

DOI: 10.13332/j.1000-1522.20150316

蒿柳雌株与雄株在高温胁迫下的生理差异及其变异

翟飞飞 刘俊祥 毛金梅 彭向永 韩蕾 孙振元

(中国林业科学研究院林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室)

摘要:利用人工气候箱模拟高温环境,研究 40 ℃/30 ℃(白天温度/晚上温度)处理下蒿柳雌株与雄株叶片电导率(EC)、超氧阴离子自由基(O_2^-)产生速率、渗透调节物质含量以及抗氧化酶活性的差异,分析各生理指标在雌株与雄株间的变异系数(VC)及分化系数(V_{ST})。结果表明:高温胁迫下,蒿柳 EC 值、 O_2^- 产生速率显著上升,但雌株 EC 值和 O_2^- 产生速率显著大于雄株;脯氨酸(Pro)含量、可溶性蛋白(SP)含量显著升高,但雄株的渗透调节物质含量显著高于雌株;超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性、抗坏血酸过氧化物酶(AsA-POD)活性显著上升,过氧化物酶(POD)活性显著下降,但雄株的4种酶活性显著高于雌株。高温处理下,蒿柳雌株与雄株各生理性状的变异系数(VC)较为接近,说明各生理性状在雌性个体与雄性个体间的变异较为一致。各生理性状的平均分化系数(V_{ST})为 17.06%,说明高温胁迫下各生理性状在雌、雄株间的变异小于雌、雄株内(无性系之间)的变异。综上所述,高温胁迫下蒿柳无性系在生理性状上存在丰富的变异,但雄株具有较强的调节、适应能力。因此,在育种工作中适当多选择雄株优树,有助于获得耐热性强的新种质。

关键词:蒿柳;雌株;雄株;性别差异;耐热性

中图分类号:S718.43 文献标志码:A 文章编号:1000-1522(2016)01-0043-07

ZHAI Fei-fei; LIU Jun-xiang; MAO Jin-mei; PENG Xiang-yong; HAN Lei; SUN Zhen-yuan.

Physiological differences and variations in male and female plants of *Salix viminalis* under high temperature stress. *Journal of Beijing Forestry University* (2016) **38** (1) 43-49 [Ch., 39 ref.]

Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry; Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Beijing, 100091, P. R. China.

In this study, we detected the physiological differences of male and female plants of *Salix viminalis* in electrical conductivity (EC), superoxide (O_2^-) production rate, contents of osmotic adjustment substances and activities of antioxidant enzymes at 40 ℃/30 ℃ (day temperature/night temperature), and analyzed the variable coefficient (VC) and differentiation coefficient (V_{ST}) of all physiological traits. The aim of this study was to provide reference for variety breeding and introduction. Under high temperature stress, EC value and O_2^- production rate increased significantly, but they were significantly higher in female plants than in male plants. Proline (Pro) and solute protein (SP) contents rose significantly, but the two contents in male plants were significantly higher than in female plants. The activities of superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and ascorbate peroxidase (AsA-POD) went up significantly, the activity of peroxidase (POD) declined markedly, but the activities of the four enzymes in male plants were significantly higher than those in female plants. Similar VC values of all physiological traits in both sexes indicated that the variation of all physiological traits for male and female plants were consistent. The mean V_{ST} of all physiological traits ($V_{ST} = 17.06\%$) indicated that the variation between male and female plants was smaller than that within male and female plants (clones). In general, abundant physiological variations under high temperature stress exist in clones of *Salix*

收稿日期:2015-09-07 修回日期:2015-10-14

基金项目:林业公益性行业科研专项(201304115)。

第一作者:翟飞飞,博士生。主要研究方向:园林植物逆境生理与分子生物学。Email:lkyzff@163.com 地址:北京市海淀区东小府1号中国林业科学研究院林业研究所。

责任作者:孙振元,研究员,博士生导师。主要研究方向:园林植物逆境生理与分子生物学。Email:sunzy@263.net 地址:同上。

本刊网址: <http://j.bjfu.edu.cn>; <http://journal.bjfu.edu.cn>

viminalis, yet male plants possess more strongly regulated and adaptive ability. Thus, to obtain heat-resistance germplasm, male *Salix viminalis* plants should be selected in future breeding project.

Key words *Salix viminalis*; female plant; male plant; sexual difference; heat resistance

雌雄异株植物虽然只占被子植物的6%,但却分布于157个科,959个属^[1]。柳属(*Salix*)植物种类多、分布广,是雌雄异株植物的代表。蒿柳(*Salix viminalis*)属杨柳科(Salicaceae)柳属,兼虫媒和风媒传粉,多生于河边、溪边、林缘水湿地、山沟路旁或杂木林中^[2]。传统上,蒿柳不仅是柳条制品的主要材料,还是柞蚕的代用饲料。近年来,蒿柳主要用于生物质能源开发、污水处理和重金属污染土壤的植物修复^[3-5]等方面,因此选育生物量大、抗性强的蒿柳新品种具有重要意义。虽然我国蒿柳资源丰富,但有关蒿柳的研究相对滞后,一些优良无性系主要从国外引进。

近年来,随着温室效应的加剧,夏季极端高温天气出现频率增加,而且持续时间加长,高温成为限制植物生长、分布和生产力的主要环境因子。蒿柳主要分布于冷凉地区:在全球范围内,北起瑞典,南至地中海^[6];在中国,主要集中于黑龙江、吉林、辽宁、内蒙古东部等地区,夏季高温有可能是限制其分布的一个主要环境因子。高温会引起许多不利影响,如活性氧积累、光合作用下降、蛋白质降解、膜完整性丧失等^[7]。在一定范围的高温环境中,植物并不是被动地承受伤害,还可以主动地适应调节^[8]。高温下,植物不仅可以合成各种酶促和非酶促活性氧清除、解毒系统,减轻膜脂过氧化^[9];还可以积累脯氨酸(Proline, Pro)、甜菜碱(Glycine Betaine, GB)、可溶性糖(Solute sugar, SS)等渗透调节物质,缓解渗透胁迫^[10]。

雌、雄株在形态、生理等方面存在差异,可能是由于其对资源的需求不同,或对环境的忍受能力不同^[11-14]。不同物种雌株与雄株应对环境胁迫的能力不同,如沙棘(*Hippophae rhamnoides*)^[15]雌株在水分胁迫下具有更强的渗透调节能力,而青杨(*Populus cathayana*)^[14]和美国红栎(*Fraxinus pennsylvanica*)^[16]雄株能更好地适应干旱环境。高温胁迫下,蒿柳雌株与雄株的适应性如何,未见报道。本研究以蒿柳雌株和雄株为研究对象,采用人工气候箱模拟增温的方法,分析高温胁迫下各项生理指标的变化,旨在研究蒿柳雌株与雄株的耐热性差异及生理分化,以为将来的良种选育及引种提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料与培养

试验所用材料取自内蒙古自治区赤峰市赛罕乌拉自然保护区(44°14' N, 118°20' E)。2015年3月,采用成对取样的方法采集20对蒿柳雌、雄株插穗。每对雌、雄株间至少相距50 m,每一对雌株与雄株控制在2 m以内。插穗采集后,立即运回温室并扦插于8 cm × 10 cm的营养钵中,栽培基质为草炭土:珍珠岩=6:1(体积比)。温室中培养35 d后,随机选取10对雌、雄株,移栽到14 cm × 17 cm的花盆中。育苗期间进行常规管理,保持幼苗正常生长。

1.2 试验设计

花盆中培养14 d后,将蒿柳幼苗移栽到人工气候箱(RXZ-500D,宁波江南仪器厂)内进行同步化培养,相对湿度为70%,最大光强为300 μmol/(m²·s),白天12 h/晚上12 h,白天25℃,晚上15℃。7 d后,采用梯度升温法以5℃/48 h的速度升高到40℃/30℃(白天温度/晚上温度,下同),进行高温处理;25℃/15℃处理作为对照。处理时间为7 d。采用完全随机区组试验设计,共4个区组。处理结束后,叶片用液氮速冻,-20℃冰箱中保存备用。

1.3 测定项目与方法

电导率(Electrical Conductivity, EC)的测定采用陈建勋^[17]的方法;超氧阴离子自由基(Superoxide Anion Radical, O₂⁻)产生速率采用对氨基苯磺酸法^[18];Pro含量采用磺基水杨酸法^[19];可溶性蛋白(Solute Protein, SP)含量采用考马斯亮蓝法^[18];超氧化物歧化酶(Superoxide Dismutase, SOD)活性采用氮蓝四唑光还原法^[18];过氧化物酶(Peroxidase, POD)活性采用愈创木酚法^[20];过氧化氢酶(Catalase, CAT)活性采用紫外吸收法^[18];抗坏血酸过氧化物酶(Ascorbate Peroxidase, AsA-POD)活性采用分光光度法^[20]。

叶片抗氧化保护酶酶液制备:称取约0.300 g叶片,于研钵中加入液氮研磨,加入0.05 mol/L(pH=7.8)的磷酸缓冲液,转移到10 mL离心管中冰浴提取30 min后,4℃下12 000 r/min离心15 min,上清液待测。

1.4 数据分析

采用Excel 2007和SPSS 18.0软件进行数据分

析,柱状图的绘制在 Origin 8.0 软件中完成。蒿柳雌株与雄株的生理差异用单因素方差分析。采用固定模型对各生理指标进行双因素巢式设计方差分析^[21-22],线性模型为:

$$Y_{ijk} = \mu + S_i + T_{ij} + \varepsilon_{ijk} \quad (1)$$

式中: Y_{ijk} 为*i*性别(雌或雄)*j*个体的*k*观测值, μ 为总均值, S_i 为*i*性别的效应值(固定), T_{ij} 为*i*性别*j*个体的效应值(随机), ε_{ijk} 为实验误差。通过最大似然法对各方差分量进行计算;生理性状分化系数的计算公式为:

$$V_{ST} = \delta_{t/s}^2 / (\delta_{t/s}^2 + \delta_s^2) \times 100\% \quad (2)$$

式中: $\delta_{t/s}^2$ 为雌、雄株间方差分量; δ_s^2 为雌、雄株内方差分量;*s*为类别数(雌和雄);*t*为类别内个体数。

2 结果与分析

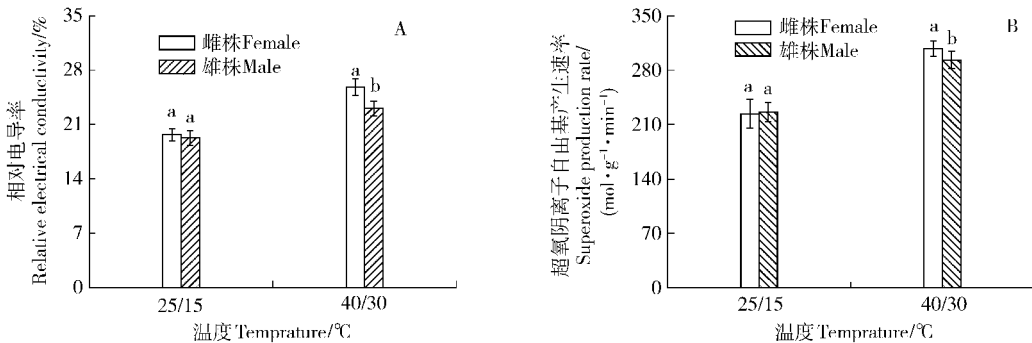
2.1 高温胁迫下蒿柳雌株与雄株叶片电导率和 O_2^- 产生速率的变化

植物在逆境条件下,细胞质膜会受到不同程度的损伤,胞内溶质外渗,电导率可以反映细胞膜透性^[23];而生物膜受损的一个主要原因是氧自由基积

累,从而引发膜脂过氧化^[8]。因此,测定高温胁迫下植物的电导率和 O_2^- 产生速率,可以了解植物组织的受损状况和耐性强弱。从图1可以看出,正常条件下蒿柳雌株与雄株的EC值和 O_2^- 产生速率无显著差异($P > 0.05$)。高温胁迫下雌雄株的EC值和 O_2^- 产生速率均显著升高($P < 0.05$):雌株EC值升高了30.99%,雄株升高了19.58%;雌株 O_2^- 产生速率上升了37.47%,雄株上升了29.60%,且雌株显著高于雄株($P < 0.05$)。以上结果表明高温对蒿柳雌株的伤害较为严重。

2.2 高温胁迫下蒿柳雌株与雄株叶片渗透调节物质含量的变化

渗透调节物质Pro、SP等的合成,是植物抵御高温胁迫的重要生理机制之一。在30℃/40℃胁迫下,蒿柳雌株与雄株叶片Pro和SP含量显著升高($P < 0.05$),Pro含量分别上升了56.95%和59.15%,SP含量分别上升了23.78%和28.81%,且雄株显著高于雌株(图2, $P < 0.05$)。说明雄株在高温胁迫下能够较好地维持原生质与环境的渗透平衡,保持膜结构的完整性。



注:横坐标为白天温度/晚上温度。图中数据为4次重复的平均值±标准误。小写字母相同,表示蒿柳雌株与雄株间无显著差异($P > 0.05$);小写字母不同,表示雌株与雄株间有显著差异($P < 0.05$);下同。Notes:x-axis: day temperature/night temperature. Data are the mean ± stand error of 4 replicates. Identical small letters indicate no significant difference in female and male plants ($P > 0.05$); different small letters indicate significant difference between female and male plants ($P < 0.05$); the same below.

图1 高温对蒿柳雌株与雄株叶片电导率(A)和 O_2^- 产生速率(B)的影响

Fig.1 Effect of heat on relative membrane permeability (A) and superoxide production rate (B) of male and female plants in *S. viminalis*

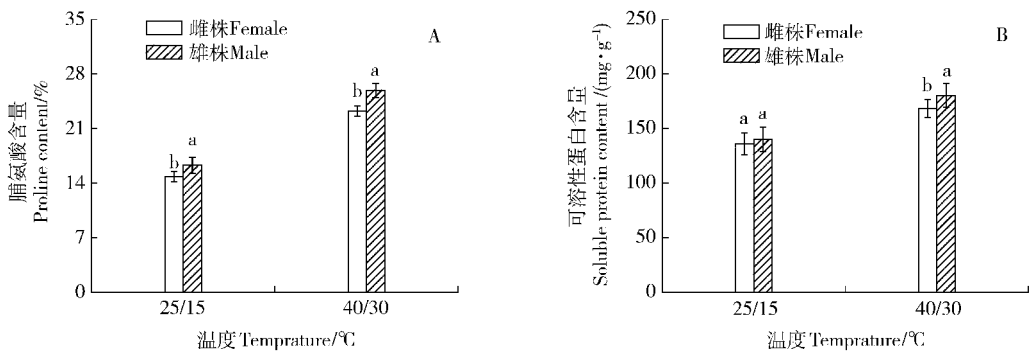


图2 高温对蒿柳雌株与雄株叶片脯氨酸(A)和可溶性蛋白(B)含量的影响

Fig.2 Effect of heat on proline (A) and soluble protein content (B) of male and female plants in *S. viminalis*

2.3 高温胁迫下蒿柳雌株与雄株叶片抗氧化酶活性的变化

逆境条件下,植物体内活性氧代谢平衡被破坏,为保证机体的正常生理活动,植物体内酶促防御系统发生相应变化^[24]。SOD是清除 O_2^- 的关键酶,POD、CAT和AsA-POD在清除 H_2O_2 中起重要作用,它们共同作用维持植物体内活性氧代谢的平衡^[25]。正常条件下,蒿柳雌株与雄株叶片的SOD、CAT、AsA-POD活性无显著差异,而雄株POD活性显著高

于雌株(图3, $P < 0.05$)。30℃/40℃胁迫下,SOD、CAT、AsA-POD活性显著升高($P < 0.05$),雌、雄株SOD活性分别上升了54.61%和65.27%,CAT活性上升了59.83%和68.58%,AsA-POD活性上升了68.07%和77.19%;POD活性显著下降($P < 0.05$),雌、雄株分别下降了33.16%和29.68%(图3, $P < 0.05$)。高温胁迫下,蒿柳雄株的4种酶活性显著高于雌株,表明雄株清除活性氧的能力强。

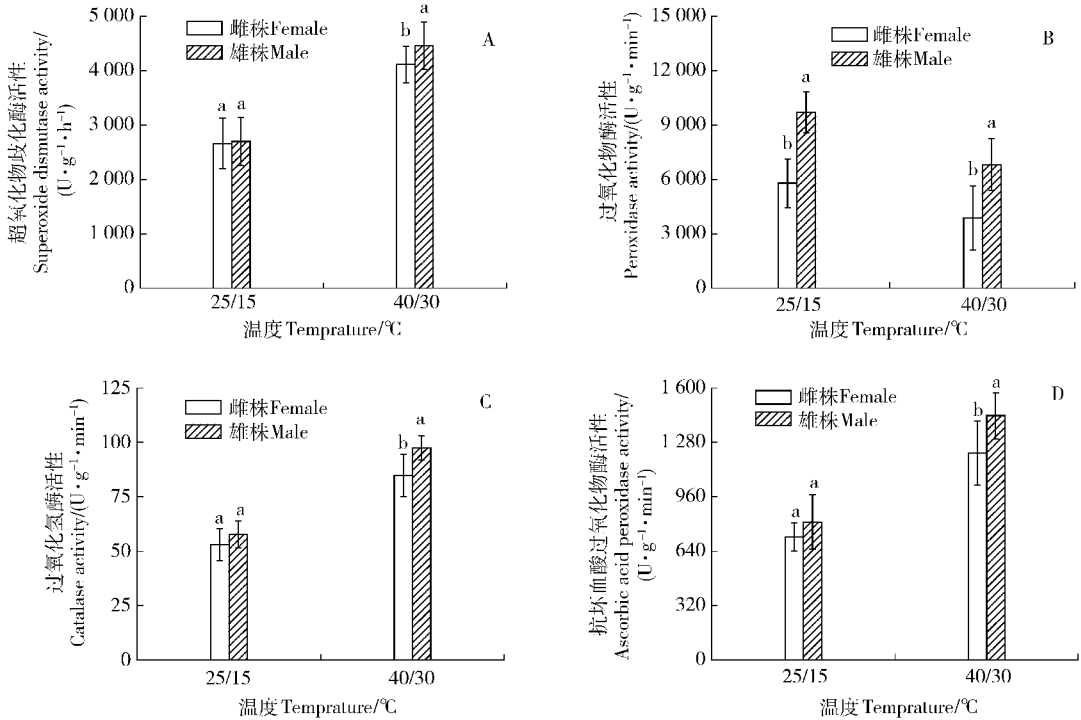


图3 高温对蒿柳雌株与雄株叶片超氧化物歧化酶(A)、过氧化物酶(B)、过氧化氢酶(C)和抗坏血酸过氧化物酶(D)活性的影响

Fig. 3 Effect of heat on superoxide dismutase (A), peroxidase (B), catalase (C) and ascorbate peroxidase (D) activities of male and female plants in *S. viminalis*

2.4 高温胁迫下蒿柳雌株与雄株的生理性状变异及分化

变异系数(Variable coefficient, VC)表示性状值的离散型特征,变异系数越大,性状值的离散程度也越大。由表1可知,蒿柳雌株与雄株8个生理性状的平均VC分别为22.85%和22.57%,表明蒿柳雌、雄株间的生理稳定性较为一致。在8个生理性状中,POD活性的VC最大,AsA-POD活性的VC最低,表明POD活性在无性系间变异最大,AsA-POD活性的稳定性最好。

为定量分析蒿柳8个生理性状的变异来源,按照巢式设计方差分析,将各性状的变异分为雌雄株间变异、雌雄株内变异和个体变异(随机误差),各层次的方差分量百分率组成了各方差分量占总变异的比,用雌、雄株间方差分量占总变异的比表示

雌、雄株的分化系数 V_{ST} ^[26-27]。由表2可知,8个生理性状的 V_{ST} 差异较大。其中,POD活性的 V_{ST} 最大,为45.09%; O_2^- 产生速率和CAT活性的 V_{ST} 最小。8个生理性状的平均 V_{ST} 为17.06%,表明生理性状在雌、雄株间的变异小于雌、雄株内的变异。

3 讨论与结论

高温胁迫下,植物膜脂过氧化水平升高,耐热性强的植物膜透性小, O_2^- 产生速率慢^[28-29]。40℃/30℃胁迫下,蒿柳雌株的质膜透性和 O_2^- 产生速率都大于雄株,说明雌株对高温较敏感,受伤程度较严重。

渗透调节是植物抵御高温逆境的重要机制之一。植物可通过增加细胞内溶质浓度,降低渗透势、维持膨压,保证生理活动的正常进行。Pro不仅可

表1 高温胁迫下蒿柳雌株与雄株生理性状变异系数

Tab.1 Variable coefficient of physiological traits for *S. viminalis* male and female plants under high temperature stress %

性别 Sex	电导率 Electrical conductivity	O ₂ ⁻ 产生速率 Production rate of superoxide anion free radical	脯氨酸含量 Proline content	可溶性蛋白含量 Soluble protein content	超氧化物歧化酶活性 Superoxide dismutase activity	过氧化物酶活性 Peroxidase activity	过氧化氢酶活性 Catalase activity	抗坏血酸过氧化物酶活 Ascorbate peroxidase activity	平均 Mean
雌株 Female plant	13.48	8.59	15.63	31.66	27.95	57.56	33.60	6.85	22.85
雄株 Male plant	7.00	10.79	15.42	28.88	26.20	56.16	26.63	9.44	22.57
总体 Total	11.67	9.85	16.36	29.66	26.74	63.67	29.54	8.95	24.56

表2 高温胁迫下蒿柳各生理性状的方差分量和分化系数

Tab.2 Variance components and differentiation coefficient of physiological traits for *S. viminalis* under high temperature stress

生理指标 Physiological traits	方差分量 Variance component			方差分量百分率 Percentage of variance component/%			生理分化系数 Physiological differentiation coefficient/%
	雌雄株间 Among male and female plants	雌雄株内 Within male and female plants	随机误差 Random errors	雌雄株间 Among male and female plants	雌雄株内 Within male and female plants	随机误差 Random errors	
电导率 Electrical conductivity	1.342 1	2.375 9	10.561 4	14.90	34.23	50.87	30.33
O ₂ ⁻ 产生速率 Production rate of superoxide anion free radical	0.000 1	784.710 6	670.123 5	0	53.94	46.06	0
脯氨酸含量 Proline content	1.150 9	6.478 2	17.974 9	5.81	24.95	69.23	18.90
可溶性蛋白含量 Soluble protein content	72.036 7	2 538.955 6	632.944 1	2.22	78.27	19.51	2.76
超氧化物歧化酶活性 Superoxide dismutase activity	90 070	1 024 435	60 990	5.22	59.41	35.37	8.08
过氧化物酶活性 Peroxidase activity	2 120 899	2 582 415	7 833 198	16.92	20.60	62.48	45.09
过氧化氢酶活性 Catalase activity	1.226 1	604.635 8	414.180 4	0.12	59.28	40.60	0.20
抗坏血酸过氧化物酶活 Ascorbate peroxidase activity	1 937	4 370	20 679	7.18	16.19	76.63	30.72
平均 Mean				6.58	40.34	50.08	17.06

以作为渗透调节物质调节细胞内的水分平衡,而且还可以作为能量和氮源的储存库,在胁迫解除后直接参与代谢^[30]。高温胁迫下SP含量增加^[29,31]:一方面可能与热激蛋白的合成有关,另一方面可能是高温诱导了某些抗逆性酶的含量和活性^[29]。高温下,蒿柳叶片中Pro和SP含量均呈上升趋势,但雄株的Pro和SP含量显著高于雌株,说明雄株在高温下具有较强的渗透调节能力,能更好地适应高温环境。

植物的保护酶系统在应对高温胁迫时起至关重要作用。SOD是生物体内唯一一种以O₂⁻为底物的抗氧化物酶,可歧化O₂⁻为H₂O₂和O₂,缓解O₂⁻的毒害作用^[32]。歧化生成的H₂O₂又可被CAT、POD和AsA-POD分解;CAT与H₂O₂的亲合力低,只有在H₂O₂浓度高时发挥作用;POD和AsA-POD与H₂O₂的亲合力高,可清除组织中较低浓度的H₂O₂^[33-34]。在高温胁迫下,不同植物的抗氧化物酶活性变化不尽相同^[28,32,35]。40℃/30℃处理7d后,蒿柳叶片中SOD、CAT和AsA-POD活性均高于对照,说明高温诱导这3种酶活性增强,活性氧清除能力增强;但

POD活性下降,可能与其易受膜脂过氧化产物MDA的抑制以及高温对酶的亚铁卟啉基的破坏有关^[36]。高温胁迫下,蒿柳雄株维持较高的SOD、POD、CAT和AsA-POD活性,可以有效清除活性氧,减轻植株的伤害。

雌雄株对环境胁迫的反应因物种而异。在干旱和低温胁迫下,青杨雄株活性氧积累较少,细胞膜受损较轻,具有较强的防御能力^[14,37]。而在干旱年份,酒神菊树(*Baccharis dracunculifolia*)雌株受水分胁迫较轻^[38];在水分条件较差的生境中,中国沙棘(*Hippophae rhamnoides* subsp. *sinensis*)雌株的适应性和生理调节能力更强^[39]。蒿柳是兼风媒和虫媒传粉的雌雄异株植物,各生理性状的变异系数和分化系数在雌、雄株间的稳定性及分化程度均存在差异。高温胁迫下,蒿柳雌、雄株的变异主要存在于雌雄株内(无性系间),但雄株受高温伤害程度轻、渗透调节能力强、抗氧化物酶活性高,能更好地适应高温环境。因此,在以后的育种工作中,适当多选雄株优树,有助于选育出耐热性强的新种质。

参 考 文 献

- [1] RENNER S S, RICKLEFS R E. Dioecy and its correlates in the flowering plants[J]. *American Journal of Botany*, 1995, 82(5): 596-606.
- [2] BERLIN S, TRYBUSH S O, FOGELQVIST J, et al. Genetic diversity, population structure and phenotypic variation in European *Salix viminalis* L. (Salicaceae)[J]. *Tree Genetics & Genomes*, 2014, 10(6): 1595-1610.
- [3] PRZYBOROWSKI A, SULIMA P. The analysis of genetic diversity of *Salix viminalis* genotypes as a potential source of biomass by RAPD markers[J]. *Industrial Crops and Products*, 2010, 31(2): 395-400.
- [4] KOCIK A, TRUCHAN M, ROZEN A. Application of willows (*Salix viminalis*) and earthworms (*Eisenia fetida*) in sewage sludge treatment[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2007, 43: 327-331.
- [5] MLECZEK M, RUTKOWSKI P, RISSMANN I, et al. Biomass productivity and phytoremediation potential of *Salix alba* and *Salix viminalis* [J]. *Biomass and Bioenergy*, 2010, 34(9): 1410-1418.
- [6] LASCoux M, THORSÉN J, GULLBERG U. Population structure of a riparian willow species, *Salix viminalis* L [J]. *Genetical Research*, 1996, 68(1): 45-54.
- [7] HASANUZZAMAN M, NAHAR K, ALAM M M, et al. Physiological, biochemical, and molecular mechanisms of heat stress tolerance in plants[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013, 14(5): 9643-9684.
- [8] 黄激激, 张念念, 胡庭兴, 等. 高温胁迫对不同种源希蒙得木叶片生理特性的影响[J]. *生态学报*, 2011, 31(23): 7047-7055.
- HUANG W W, ZHANG N N, HU T X, et al. Effects of high-temperature stress on physiological characteristics of leaves of *Simmondsia chinensis* seedlings from different provenances [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(23): 7047-7055.
- [9] APEL K, HIRT H. Reactive oxygen species: metabolism, oxidative stress, and signal transduction[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2004, 55: 373-399.
- [10] WAHID A, GELANI S, ASHRAF M, et al. Heat tolerance in plants: an overview[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 61(3): 199-223.
- [11] MARSHALL J D, DAWSON T E, EHLERINGER J R. Gender-related differences in gas exchange are not related to host quality in the xylem-tapping mistletoe, *Phoradendron juniperinum* (Viscaceae)[J]. *American Journal of Botany*, 1993, 80(6): 641-645.
- [12] UENO N, KANNO H, SEIWA K. Sexual differences in shoot and leaf dynamics in the dioecious tree *Salix sachalinensis* [J]. *Canadian Journal of Botany*, 2006, 84: 1852-1859.
- [13] DAWSON T E, EHLERINGER J R. Gender-specific physiology, carbon isotope discrimination, and habitat distribution in boxelder, *Acer negundo*[J]. *Ecology*, 1993, 74(3): 798-815.
- [14] ZHANG S, CHEN L, DUAN B, et al. *Populus cathayana* males exhibit more efficient protective mechanisms than females under drought stress[J]. *Forest Ecology and Management*, 2012, 275: 68-78.
- [15] 刘瑞香, 杨劫, 高丽. 中国沙棘和俄罗斯沙棘叶片在不同土壤水分条件下脯氨酸、可溶性糖及内源激素含量的变化[J]. *水土保持学报*, 2005, 19(3): 148-151.
- LIU R X, YANG J, GAO L. Changes in contents of proline, soluble saccharin and endogenous hormone in leaves of Chinese seabuckthorn and Russian seabuckthorn under different soil water content[J]. *Journal of Soil Water Conservation*, 2005, 19(3): 148-151.
- [16] 郭学民, 高志明, 刘振林, 等. 美国红栎雄株和雌株茎导管分子的形态解剖比较[J]. *林业科学*, 2010, 46(8): 51-55.
- GUO X M, GAO Z M, LIU Z L, et al. Comparative anatomy of vessel elements in staminate and pistillate plants of *Fraxinus pennsylvanica*[J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2010, 46(8): 51-55.
- [17] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导[M]. 2版. 广州: 华南理工大学出版社, 2006.
- CHEN J X, WANG X F. Experiment instruction of plant physiology experiment instruction [M]. 2nd ed. Guangzhou: South China University of Technology Press, 2006.
- [18] 高峻凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- GAO J F. Experiment instruction of plant physiology experiment instruction[M]. Beijing: Higher Education Press, 2006.
- [19] 张殿忠, 汪沛洪, 赵会贤. 测定小麦叶片游离脯氨酸含量的方法[J]. *植物生理学通讯*, 1990(4): 62-65.
- ZHANG D Z, WANG P H, ZHAO H X. Determination of the content of free proline in wheat leaves [J]. *Plant Physiology Communications*, 1990(4): 62-65.
- [20] 蔡永萍. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业大学出版社, 2014.
- CAI Y P. Experiment instruction of plant physiology experiment instruction [M]. Beijing: China Agricultural University Press, 2014.
- [21] 李斌, 顾万春, 卢宝明. 白皮松天然群体种实性状表型多样性研究[J]. *生物多样性*, 2002, 10(2): 181-188.
- LI B, GU W C, LU B M. A study on phenotypic diversity of seeds and cones characteristics in *Pinus bungeana* [J]. *Chinese Biodiversity*, 2002, 10(2): 181-188.
- [22] 李伟, 林富荣, 郑勇奇, 等. 皂荚南方天然群体种实表型多样性[J]. *植物生态学报*, 2013, 37(1): 61-69.
- LI W, LIN F R, ZHENG Y Q, et al. Phenotypic diversity of pods and seeds in natural populations of *Gleditsia sinensis* in southern China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, 37(1): 61-69.
- [23] 杜永吉, 于磊, 孙吉雄, 等. 结缕草3个品种抗寒性的综合评价[J]. *草业学报*, 2008, 17(3): 6-16.
- DU Y J, YU L, SUN J X, et al. Comprehensive assessment of cold resistance of three *Zoysia japonica* varieties [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2008, 17(3): 6-16.
- [24] 徐坤, 郑国生. 水分胁迫对生姜光合作用及保护酶活性的影响[J]. *园艺学报*, 2000, 27(1): 47-51.
- XU K, ZHENG G S. Effects of soil water stress on photosynthesis

- and protective enzyme activity of ginger [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2000, 27(1): 47-51.
- [25] 张桂莲, 陈立云, 张顺堂, 等. 高温胁迫对水稻剑叶保护酶活性和膜透性的影响[J]. *作物学报*, 2006, 32(9): 1306-1310. ZHANG G L, CHEN L Y, ZHANG S T, et al. Effect of high temperature stress on protective enzyme activities and membrane permeability of flag leaf in rice [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2006, 32(9): 1306-1310.
- [26] 柳新红, 李因刚, 赵勋, 等. 白花树天然群体表型多样性研究[J]. *林业科学研究*, 2011, 24(6): 694-700. LIU X H, LI Y G, ZHAO J, et al. Phenotypic diversity in natural populations of *Styrax tonkinensis* [J]. *Forest Research*, 2011, 24(6): 694-700.
- [27] 卫尊征, 潘炜, 赵杏, 等. 我国东北及华北地区小叶杨形态及生理性状遗传多样性研究[J]. *北京林业大学学报*, 2010, 32(5): 8-14. WEI Z Z, PAN W, ZHAO X, et al. Morphological and physiological genetic diversity of *Populus simonii* in northeastern and north China [J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2010, 32(5): 8-14.
- [28] 郭金丽, 张文娟, 侯雅琼, 等. 高温胁迫对景天植物膜脂过氧化及保护酶活性的影响[J]. *中国农学通报*, 2012, 28(34): 230-233. GUO J L, ZHANG W J, HOU Y Q, et al. Effects of high temperature stress on lipid peroxidation and protective enzyme activities in *Sedum* plants [J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2012, 28(34): 230-233.
- [29] 曾德静, 王铖, 刘军, 等. 高温胁迫对海州常山形态和生理特性的影响[J]. *东北林业大学学报*, 2013, 41(3): 90-94. ZHENG D J, WANG C, LIU J, et al. Effect of high temperature stress on morphological and physiological characteristics of *Clerodendrum trichotomum* [J]. *Journal of Northeast Forestry University*, 2013, 41(3): 90-94.
- [30] 李力, 刘玉民, 王敏, 等. 3种北美红枫对持续高温干旱胁迫的生理响应机制[J]. *生态学报*, 2014, 34(22): 6471-6480. LI L, LIU Y M, WANG M, et al. Physiological response mechanism of three kinds of *Acer rubrum* L. under continuous high temperature and drought stress [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(22): 6471-6480.
- [31] 许桂芳, 张朝阳. 高温胁迫对4种珍珠菜属植物抗性生理生化指标的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2009, 17(3): 565-569. XU G F, ZHANG Z Y. Effect of high-temperature stress on physiological and biochemical indices of four *Lysimachia* plants [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2009, 17(3): 565-569.
- [32] 夏钦, 何丙辉, 刘玉民, 等. 高温胁迫对粉带扦插苗形态和生理特征的影响[J]. *生态学报*, 2010, 30(19): 5217-5224. XIA Q, HE B H, LIU Y M, et al. Effects of high temperature stress on the morphological and physiological characteristics in *Scaevola albida* cutting seedlings [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(19): 5217-5224.
- [33] 刘冬峰. 砂梨对高温胁迫的响应及耐热机理研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2014: 7-8. LIU D F. Studies on the response of sand pear to high-temperature and heat-tolerance mechanism [D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2014: 7-8.
- [34] 杨淑慎, 高俊凤. 活性氧、自由基与植物的衰老[J]. *西北植物学报*, 2001, 21(2): 215-220. YANG S S, GAO J F. Influence of active oxygen and free radicals on plant senescence [J]. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica*, 2001, 21(2): 215-220.
- [35] 郭盈添, 范琨, 白果, 等. 金露梅幼苗对高温胁迫的生理生化响应[J]. *西北植物学报*, 2014, 34(9): 1815-1820. GUO Y T, FAN K, BAI G, et al. Physiological-biochemical response of *Potentilla fruticosato* high temperature stress [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, 34(9): 1815-1820.
- [36] 吴国胜, 曹婉虹, 王永健, 等. 细胞膜热稳定性及保护酶和大白菜耐热性的关系[J]. *园艺学报*, 1995, 22(4): 353-358. WU G S, CAO W H, WANG Y J, et al. Cell membrane thermostability, protective enzymes and heat tolerance in Chinese cabbage [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 1995, 22(4): 353-358.
- [37] ZHANG S, JIANG H, PENG S, et al. Sex-related differences in morphological, physiological, and ultrastructural responses of *Populus cathayana* to chilling [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(2): 675-686.
- [38] ESPÍRITO-SANTO M M, MADEIRA B G, NEVES F S, et al. Sexual differences in reproductive phenology and their consequences for the demography of *Baccharis dracunculifolia* (Asteraceae), a dioecious tropical shrub [J]. *Annals of Botany*, 2003, 91(1): 13-19.
- [39] 高丽, 杨劼, 刘瑞香. 不同土壤水分条件下中国沙棘雌雄叶片形态结构及生理生化特征[J]. *应用生态学报*, 2010, 21(9): 2201-2208. GAO L, YANG J, LIU R X. Leaf morphological structure and physiological and biochemical characteristics of female and male *Hippophae Rhamnoides* subsp. *sinensis* under different soil moisture condition [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21(9): 2201-2208.

(责任编辑 赵勃
责任编辑 蒋湘宁)