

高温对耐热大葱品种 PS II 和抗氧化酶活性的影响

梁雪¹, 颜坤², 梁燕¹, 张雯婷¹, 魏佑营^{1,*}, 董新纯¹, 孟庆伟¹, 赵世杰^{1,*}

(¹作物生物学国家重点实验室, 山东省作物生物学重点实验室, 山东农业大学生命科学学院, 山东泰安 271018;
²中国科学院烟台海岸带研究所, 山东烟台 264003)

摘要: 以‘章丘大葱’为对照, 研究了 25 ~ 50 °C 下耐热大葱品种‘春味’、‘吉叶晚抽’和‘长悦’叶片丙二醛含量, 电解质外渗率, 叶绿素荧光参数和抗氧化酶活性的变化。结果表明, 高温下耐热大葱品种叶片光系统 II (PS II) 最大光化学效率的下降和电解质外渗率的增加幅度小于章丘大葱, 说明耐热大葱品种 PS II 和细胞膜热稳定性高于章丘大葱。高温下, 3 个耐热大葱品种和章丘大葱叶片超氧化物歧化酶 (SOD)、过氧化物酶 (CAT)、抗坏血酸过氧化物酶 (APX) 活性上升, 但耐热品种上升幅度显著高于章丘大葱, 表明其叶片抗氧化能力较高。因此, 耐热大葱品种叶片较高的抗氧化酶活性是其耐热性较强的原因之一。

关键词: 大葱; 耐热性; 叶绿素荧光; 抗氧化酶

中图分类号: S 633.1

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2012) 01-0175-07

Effects of High Temperature on PS II and Antioxidant Enzymes Activities in Heat-tolerant Scallion

LIANG Xue¹, YAN Kun², LIANG Yan¹, ZHANG Wen-ting¹, WEI You-ying^{1,*}, DONG Xin-chun¹, MENG Qing-wei¹, and ZHAO Shi-jie^{1,*}

(¹State Key Lab of Crop Biology, Shandong Key Laboratory of Crop Biology, College of Life Sciences, Shandong Agricultural University, Tai'an, Shandong 271018, China; ²Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai, Shandong 264003, China)

Abstract: Using ‘Zhangqiu Dacong’ scallion as control, changes of malondialdehyde (MDA) content, electrolyte leakage, chlorophyll fluorescence parameters and antioxidant enzyme activities were studied in leaves of heat-tolerant scallion, ‘Chunwei’, ‘Jiye Wanchou’ And ‘Changyue’, at 25 - 50 °C. The results showed that the extent of decrease in the maximum photochemical efficiency of photosystem II and of the increase in electrolyte leakage in leaves of the heat-tolerant scallion was less than that in leaves of the ‘Zhangqiu Dacong’ scallion at high temperature, indicating that the thermostability of photosystem II and cell membrane was higher in the heat-tolerant scallion than that in the ‘Zhangqiu Dacong’ scallion. At high

收稿日期: 2011 - 10 - 09; **修回日期:** 2011 - 12 - 05

基金项目: 山东省科技发展计划项目 (2011GGB01013); 国家重点基础研究发展计划 (‘973’) 项目 (2009CB118505); 国家自然科学基金项目 (30970854) 基金项目

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: sjzhao@sdau.edu.cn; weiyoying911@163.com)

temperature, the activities of superoxide dismutase (SOD), catalase (CAT) and ascorbate peroxidase (APX) increased in leaves of the heat-tolerant scallion and 'Zhangqiu Dacong' scallion, but the increase extent was greater in the summer scallion, which suggests that heat-tolerant scallion had a higher antioxidant capacity than the 'Zhangqiu Dacong' scallion did. Having higher antioxidant ability is one of the reasons for higher heat tolerance in the leaves of heat-tolerant scallion.

Key words: summer scallion; heat tolerance; chlorophyll fluorescence; antioxidant enzymes

光合作用是植物对高温胁迫最敏感的生理活动之一,光系统 II (PS II) 是光合机构中最易受高温伤害的部位 (Berry & Bjorkman, 1980)。研究证实,高温胁迫首先伤害小麦叶片 PS II 受体库,随着胁迫温度的升高,PS II 供体侧才受到伤害 (陈锋 等, 2006); 高温胁迫降低柑橘叶片 PS II 光化学效率,导致光合速率下降 (Guo et al., 2006)。

植物正常生理代谢下,叶片吸收的光能大部分用于光合电子传递和热耗散,少量过剩光能会诱导活性氧生成 (王强 等, 2000)。植物体内有完善的抗氧化酶系统,负责清除正常生理代谢过程中产生的过量活性氧,保证植物正常的生长发育。高温破坏叶片光合机构,阻碍光合电子传递,导致过剩光能增加,产生较多活性氧,造成叶片氧化伤害,加重光合机构的损伤,进而影响植物的生长发育 (Allakhverdiev et al., 2008; 陈大印 等, 2011; 王俊玲 等, 2011)。因此,植物抗氧化酶在抵御高温胁迫中会起到重要作用。研究证实,在高温胁迫初期,一品红叶片抗氧化酶活性增加,缓解了活性氧含量的上升,避免了细胞膜损伤 (陶俊 等, 2008)。嫁接菊花叶片高温下较高的抗氧化酶活性是其耐热性增强的原因 (房伟民 等, 2009)。罗丽兰等 (2008) 也证实百合通过增强叶片抗氧化酶活性来保护光合机构免受高温伤害。

高温炎热的夏季,大葱生长缓慢,8~10 d 才能伸出一片叶,抗病性减弱,进入半休眠期,应加强中耕除草,并注意排水和病虫害防治 (倪会娟和高忠贤, 2001)。目前,国内外选育了部分耐热大葱新品种应对夏季高温,保证夏季大葱的供应,但耐热大葱对高温的生理响应机制未见报道。本文从抗氧化酶活性、叶绿素荧光参数、膜脂过氧化和电解质外渗率等方面探讨耐热大葱对高温的适应机理,为其高产栽培提供理论依据。

1 材料与方 法

1.1 材 料

供试材料为大葱 '春味'、'吉叶晚抽'、'长悦' 3 个耐热品种和 '章丘大葱' 品种。章丘大葱是适宜秋季栽培的品种,作为对照,购自山东省章丘市明水种子分公司,其他 3 个品种均为日本品种,购自山东省安丘市种子分公司。

章丘大葱属耐寒性蔬菜,对土壤的适应性较强,但富含有机质的粘性土壤是其获得优质高产的必须条件,忌连作,常与小麦或非鲜茎类蔬菜轮作。

'春味' 大葱生长势旺盛,不易被风折叶,可以密植栽培,抽薹晚,具有一定的耐热和耐低温能力,叶鲜绿色,叶鞘部生长快,葱白部紧实。

'吉叶晚抽' 大葱耐热性和耐寒性较强,属黑柄系列品种,叶片直立,浓绿色,不易被风折断。

'长悦' 大葱叶鞘颈部紧实,葱白部分有光泽,紧实,口味佳,品质好,抗葱锈病、霜霉病、黑斑病能力较强,耐热性较强,抽薹极晚。

1.2 方法

试验于 2006 年 9 月至 2007 年 12 月在山东农业大学网室及光合生理研究室进行。2006 年 9 月在大田里育苗, 2007 年 5 月移栽于直径 25 cm、高 23 cm 塑料盆中, 每盆 6 株, 每个品种 10 盆, 常规管理。生长 50 d 后, 选择长势一致的植株, 连盆一起放置到光照培养箱 (I36VLX, PERCIVAL, USA) 中, 分别在 25、30、35、40、45 和 50 °C 处理 2 h, 光照强度为 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 每个品种处理 1 盆 (6 株)。处理后将材料取出, 放置在 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 大型生物效应灯下光适应 1 h 之后, 取全展的倒 2 叶和倒 3 叶用于各项生理指标的测定。

1.3 测定

1.3.1 MDA 含量和电解质外渗率测定

采用硫代巴比妥酸显色法测定叶片 MDA 含量 (Heath & Packer, 1968)。采用 DDS-12DW 型电导率仪 (理达, 中国) 测定叶片电解质外渗量 (Sui et al., 2007)。

1.3.2 抗氧化酶活性的测定

抗氧化酶活性测定时采用同一提取液体系, 提取液为 pH 7.8 ($0.05 \text{ mol} \cdot \text{L}^{-1}$) 磷酸缓冲液。SOD 活性测定采用 NBT 法 (Beyer & Fridovich, 1987)。APX 酶活性的测定采用 Krivosheeva 等 (1996) 的方法。CAT 酶活性的测定采用 Aebi (1984) 的方法。

1.3.3 叶绿素荧光参数的测定

参考 Strasser 和 Strasser (1995) 的方法, 采用 Pocket PEA 植物效率仪 (Hansatech, UK) 测定大葱叶片的 OJIP 曲线。叶片测定前暗适应 15 min, 每一温度处理选择 5 个叶片作为重复。该曲线由 $3000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的饱和光诱导, 荧光信号记录从 10 μs 开始, 至 1 s 结束, 前 2 ms 内是以每秒 10^5 个点记录数据, 2 ms 以后是以每秒 1000 个点记录数据, 以 50 μs 的荧光信号作为初始荧光 F_0 , 300 μs 的荧光强度为 F_k , 2 ms 的荧光强度为 F_j , 最大荧光强度为 F_m 。在 OJIP 曲线中可以获得单位横截面积反应中心数量 (RC/CS_0), PS II 最大光化学效率 [$F_v/F_m = (F_m - F_0) / F_m$]、捕获光能用于 Q_A^- 以后的比例 [$\Psi_0 = 1 - (F_j - F_0) / (F_m - F_0)$]、K 点相对荧光强度 [$W_k = (F_k - F_0) / (F_j - F_0)$]。

1.4 数据处理

应用 SPSS16.0 软件对试验数据进行统计分析。采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 的最小显著差异法 (LSD) 比较同一指标不品种大葱间的差异是否达到显著水平 ($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 高温对耐热大葱叶绿素荧光参数的影响

由图 1 可见, 25 °C 到 40 °C 处理之间, 耐热大葱和章丘大葱叶片 F_v/F_m 、 RC/CS_0 和 W_k 无显著差异。45 °C 处理后, 耐热大葱春味、吉叶晚抽和长悦 F_v/F_m 分别下降 10.8%、20.5%、22.9%, RC/CS_0 分别下降 22.2%、33.0%、33.0%, W_k 分别上升 43.3%、174%、103%, 章丘大葱 F_v/F_m 和 RC/CS_0 分别下降 29.0 和 43.2%, W_k 上升 264%, 章丘大葱变化幅度显著高于耐热大葱 ($P < 0.05$)。当胁迫温度达到 50 °C 处理时, 耐热大葱 F_v/F_m 和 RC/CS_0 下降幅度显著低于章丘大葱, 而 W_k 上升幅度显著高于章丘大葱 ($P < 0.05$)。

30 °C 处理显著降低了章丘大葱 Ψ_0 , 耐热大葱没有显著变化, 随胁迫温度的增加, 章丘大葱 Ψ_0 下降幅度显著高于耐热大葱 ($P < 0.05$)。

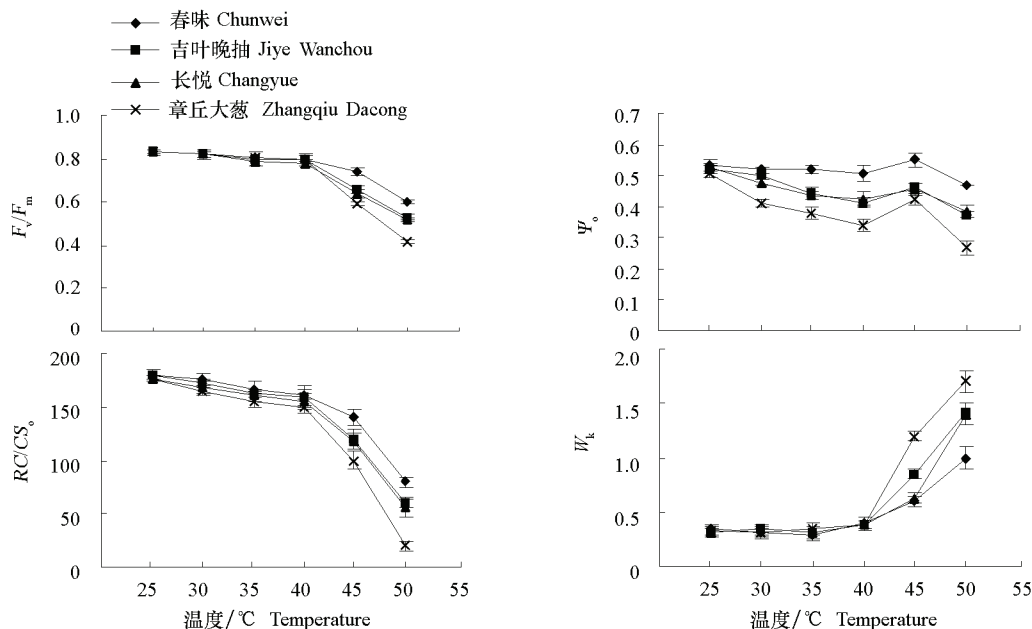


图1 高温对耐热大葱和对照章丘大葱叶片叶绿素荧光参数的影响
Fig. 1 Effects of high temperature on chlorophyll fluorescence parameters in leaves of heat-tolerant scallion

2.2 高温对耐热大葱叶片MDA含量和电解质外渗率的影响

由图2得出,随胁迫温度的增加,耐热大葱和章丘大葱叶片MDA含量和电解质外渗率逐渐上升。35 °C到40 °C之间,章丘大葱叶片MDA含量显著高于耐热大葱,40 °C处理后,耐热大葱春味、吉叶晚抽和长悦MDA含量分别上升5.88%、11.1%、9.76%,章丘大葱MDA含量上升22.7%,章丘大葱变化幅度显著高于耐热大葱 ($P < 0.05$)。45 °C到50 °C处理之间,章丘大葱叶片MDA含量与吉叶晚抽和长悦夏大葱差异不显著,但显著高于春味大葱;40 °C到50 °C处理之间,章丘大葱叶片电解质外渗率显著高于耐热大葱 ($P < 0.05$),50 °C处理后,耐热大葱春味、吉叶晚抽和长悦电解质外渗率分别上升到58.9%、62.4%、63.2%,章丘大葱电解质外渗率上升到82%,差异显著 ($P < 0.05$)。

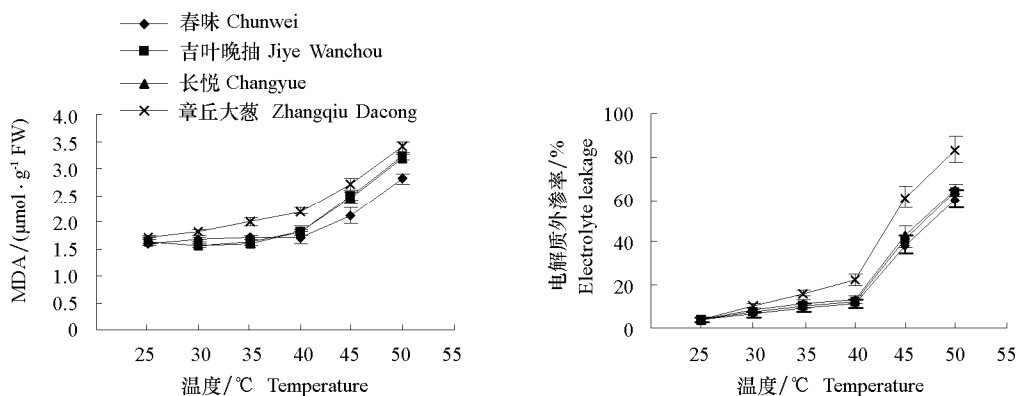


图2 高温对耐热大葱和对照章丘大葱叶片MDA含量和电解质外渗率的影响
Fig. 2 Effects of high temperature on MDA content and electrolyte leakage in leaves of heat-tolerant scallion

2.3 高温对耐热大葱叶片抗氧化酶活性的影响

从图 3 可以看出, 25 °C 到 45 °C 之间, 3 个耐热大葱品种和章丘大葱叶片 SOD 和 CAT 活性上升, 耐热大葱上升幅度较大, 35 °C 到 45 °C 之间, 耐热大葱与章丘大葱叶片 SOD 和 CAT 活性差异最为显著 ($P < 0.05$), 50 °C 处理降低了耐热大葱与章丘大葱叶片 SOD 和 CAT 活性, 两者差异不显著; 25 °C 到 40 °C 之间, 耐热大葱和章丘大葱叶片 APX 活性上升, 耐热大葱上升幅度较大, 35 °C 和 40 °C 之间, 耐热大葱与章丘大葱叶片 APX 活性差异显著 ($P < 0.05$), 40 °C 处理耐热大葱春味、吉叶晚抽和长悦 APX 活性分别上升 243%、223%、233%, 章丘大葱 APX 活性上升 195%, 耐热大葱 APX 活性升高的幅度显著高于章丘大葱 ($P < 0.05$), 随后的高温处理导致耐热大葱与章丘大葱叶片 APX 活性下降, 两者差异不显著。

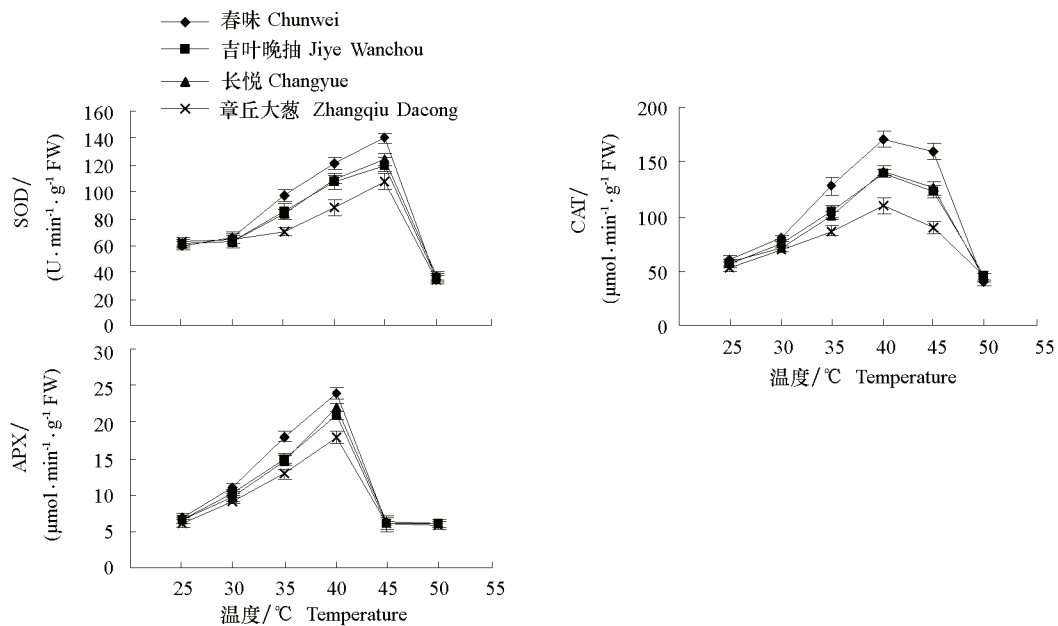


图 3 高温对耐热大葱和对照章丘大葱叶片抗氧化酶活性的影响
Fig. 3 Effects of high temperature on antioxidant enzyme activities in leaves of heat-tolerant scallion

3 讨论

F_v/F_m 是 PS II 最大光化学效率, 反映 PS II 的光化学潜力。高温下, 章丘大葱 F_v/F_m 下降幅度大于耐热大葱, 说明耐热大葱 PS II 具有较高的热稳定性。在 PS II 蛋白复合体中, 由 17 kD、23 kD 和 33 kD 外周多肽以及锰簇、氯和钙离子组成的放氧复合体, 位于类囊体膜基粒片层的外侧。由于位置上的特殊性, 它们对外界环境的变化十分敏感。一些研究表明: 放氧复合体是高温伤害 PS II 的原初部位, 对放氧复合体的损伤必然影响到 PS II 的耐热性 (Thompson et al., 1989; Mamedov et al., 1993)。 W_k 的上升表示供体侧放氧复合体受到伤害 (Strasser et al., 1997; Li et al., 2009)。高温下, 耐热大葱 W_k 上升幅度较小, PS II 供体侧供应电子的能力比章丘大葱高。此外, 高温下, 耐热大葱有活性的 PS II 反应中心数量也多于章丘大葱。研究证实 PS II 受体侧电子传递更易受高温伤害 (Wen et al., 2005; Yan et al., 2011)。30 °C 处理下, 章丘大葱 ψ_o 显著下降, 说明 PS II 受体侧电子传递已经受到高温影响, 随着胁迫温度的增加, ψ_o 下降幅度逐渐增大, 而耐热大葱 ψ_o 维持了较高水平, 说明耐热大葱 PS II 受体侧电子传递体耐热性较强。

高温下,耐热大葱 PS II 光能转换效率较高,光合机构过剩激发能较少,因此产生活性氧的几率小于章丘大葱。由于膜脂中不饱和脂肪酸双键电子云密度较大,易受到活性氧攻击,发生一系列氧化反应,造成膜脂过氧化 (Montillet et al., 2004)。MDA 作为膜脂过氧化产物,其含量大小反映了膜脂过氧化的程度。高温下,耐热大葱叶片 MDA 含量低于章丘大葱,表明受氧化伤害较轻。电解质外渗率的增加表明细胞膜受到损伤,细胞膜是细胞与外界环境联系的界面,其结构的破坏必然会影响细胞的正常生理代谢。在高温下,耐热大葱细胞膜的热稳定性也高于章丘大葱 (图 2)。

SOD、APX 和 CAT 是植物体内重要的活性氧清除酶。SOD 催化超氧阴离子发生歧化反应生成过氧化氢 (H_2O_2) 和 O_2 , CAT 和 APX 可以有效地清除 H_2O_2 。高温诱导 SOD、APX 和 CAT 活性上升,活性氧清除能力增强,减轻氧化伤害 (罗丽兰 等, 2008; 陶俊 等, 2008; 房伟民 等, 2009; Djanaguiraman et al., 2010; Zhang et al., 2010)。30 °C 到 45 °C 处理之间,耐热大葱叶片 SOD 和 CAT 活性显著高于章丘大葱,30 °C 到 40 °C 处理之间,耐热大葱叶片 APX 活性显著高于章丘大葱,这可能是耐热大葱细胞膜和 PS II 受高温伤害较轻的原因之一。50 °C 处理后,耐热大葱和章丘大葱叶片 SOD、APX 和 CAT 活性下降,这可能是高温胁迫破坏了抗氧化酶的结构,导致其活性的下降。抗氧化防御系统活性的下降会加重高温对耐热大葱和章丘大葱的伤害。50 °C 处理后,虽然耐热大葱和章丘大葱 SOD、APX 和 CAT 活性差异不显著 (图 3),但耐热大葱 PS II 和细胞膜受伤害程度仍较轻,说明其它胁迫防御系统发挥了重要作用。

总之,耐热大葱叶片细胞膜和 PS II 耐热性高于章丘大葱。高温下,耐热大葱叶片抗氧化酶活性较高是其耐热性较强的原因之一。

References

- Aebi H. 1984. Catalase *in vitro*. *Methods in Enzymology*, 5: 121 - 126.
- Allakhverdiev S I, Kreslavski V D, Klimov V V, Los D A, Carpentier R, Mohanty P. 2008. Heat stress: An overview of molecular responses in photosynthesis. *Photosynthesis Research*, 98: 541 - 550.
- Berry J, Bjorkman O. 1980. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 31: 491 - 543.
- Beyer W F, Fridovich I. 1987. Assaying for superoxide dismutase activity: Some large consequences of minor changes in conditions. *Analytical Biochemistry*, 161: 559 - 566.
- Chen Da-yin, Liu Chun-ying, Yuan Ye, Zheng Guo-sheng. 2011. Effects of temperature and light treatments on PS II photochemical activity in 'Roufurong' tree peony leaves. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (10): 1939 - 1946. (in Chinese)
- 陈大印, 刘春英, 袁野, 郑国生. 2011. 不同光强与温度处理对 '肉芙蓉' 牡丹叶片 PS II 光化学活性的影响. *园艺学报*, 38 (10): 1939 - 1946.
- Chen Feng, Tian Ji-chun, Meng Qing-wei, Zhao Shi-jie. 2006. Effects of short-term high temperature stress on flag leaf photosystem II functions of high-yielding wheat at late grain-filling stage. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 17 (10): 1854 - 1858. (in Chinese)
- 陈锋, 田纪春, 孟庆伟, 赵世杰. 2006. 短期高温胁迫对高产小麦品系灌浆后期旗叶光系统 II 功能的影响. *应用生态学报*, 17: 1854 - 1858.
- Djanaguiraman M, Prasad P V V, Seppanen M. 2010. Selenium protects sorghum leaves from oxidative damage under high temperature stress by enhancing antioxidant defense system. *Plant Physiology and Biochemistry*, 48: 999 - 1007.
- Fang Wei-min, Guo Wei-ming, Chen Jun-yu. 2009. Effects of grafting on the improvement of heat tolerance and antioxidant abilities in leaves of *Chrysanthemum*. *Acta Horticulturae Sinica*, 36 (9): 1327 - 1332. (in Chinese)
- 房伟民, 郭维明, 陈俊愉. 2009. 嫁接提高菊花耐高温与抗氧化能力的研究. *园艺学报*, 36 (9): 1327 - 1332.
- Guo Y P, Zhou H F, Zhang L C. 2006. Photosynthetic characteristics and protective mechanisms against photooxidation during high temperature stress in two citrus species. *Scientia Horticulturae*, 108: 260 - 267.
- Heath R L, Packer L. 1968. Photoperoxidation in isolated chloroplasts. I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Archives of*

- Biochemistry and Biophysics, 125: 189 - 198.
- Krivosheeva A, Tao D L, Ottander C, Wingsle G, Dube S L, Oquist G. 1996. Cold acclimation and photoinhibition of photosynthesis in Scots pine. *Planta*, 200: 296 - 305.
- Li P M, Cheng L L, Gao H Y, Jiang C D, Peng T. 2009. Heterogeneous behavior of PS II in soybean (*Glycine max*) leaves with identical PS II photochemistry efficiency under different high temperature treatments. *Journal of Plant Physiology*, 166: 1607 - 1615.
- Luo Li-lan, Shi Lei, Jiang Chuang-dao, Zhang Jin-zheng. 2008. Photosynthetic characteristics and photoprotective mechanisms under various temperatures in *Lilium* × formolongo seedling. *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (1): 131 - 136. (in Chinese)
- 罗丽兰, 石 雷, 蒋闯道, 张金政. 2008. 不同温度下新铁炮百合幼苗的光合特性及其保护机制. *园艺学报*, 35 (1): 131 - 136.
- Mamedov M, Hayashi H, Murata N. 1993. Effects of glycinebetaine and unsaturation of membrane lipids on heat stability of photosynthetic electron transport and phosphorylation reactions in *Synechocystis* PCC6803. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1142: 1 - 5.
- Montillet J L, Cacas J L, Garnier L, Montane M H, Douki T, Bessoule J J, Polkowska-Kowalczyk L, Maciejewska U, Agnel J P, Vial A, Triantaphylides C. 2004. The upstream oxylipin profile of *Arabidopsis thaliana*: A tool to scan for oxidative stresses. *The Plant Journal*, 40: 439 - 451.
- Ni Hui-juan, Gao Zhong-xian. 2001. Culture of scallion in summer. *Agriculture of Shanxi*. (7): 15. (in Chinese)
- 倪会娟, 高忠贤. 2001. 大葱的入夏管理. *山西农业*, (7): 15.
- Sui N, Li M, Zhao S J, Li F, Liang H, Meng Q W. 2007. Overexpression of glycerol-3-phosphate acyltransferase gene improves chilling tolerance in tomato. *Planta*, 226: 1097 - 1108.
- Strasser B J, Strasser R J. 1995. Measuring fast fluorescence transients to address environmental questions: The JIP test // Mathis P. *Potosynthesis: From light to biosphere*. Kluwer, Dordrecht: 977 - 980.
- Strasser R J, Strivastava A, Govindjee. 1997. Donor side capability of photosystem II probed by chlorophyll a fluorescence transients. *Photosynthesis Research*, 52: 147 - 155.
- Tao Jun, Yu Ju, Yu Li-qin, Su Jia-le, Zhang Cai-hong. 2008. Effects of short-term high temperature stress on antioxidant system in *Poinsettia*. *Acta Horticulturae Sinica*, 35 (11): 1681 - 1684. (in Chinese)
- 陶 俊, 俞 菊, 俞丽琴, 苏家乐, 张才红. 2008. 短期高温胁迫对一品红幼苗抗氧化系统的影响. *园艺学报*, 35 (11): 1681 - 1684.
- Thompson L K, Blaylock R, Sturtevant J M, Brudvig G W. 1989. Molecular basis of the heat denaturation of photosystem II. *Biochemistry*, 28: 6686 - 6695.
- Wang Jun-ling, Gao Zhi-kui, Zhao Fei. 2011. Effects of heat shock stress on the photosystem activity of tomato fruit surface. *Acta Horticulturae Sinica*, 38 (4): 675 - 682. (in Chinese)
- 王俊玲, 高志奎, 赵 飞. 2011. 热激胁迫对番茄果实表面光系统活性的影响. *园艺学报*, 38 (4): 675 - 682.
- Wang Qiang, Wen Xiao-gang, Zhang Qi-de. 2000. Progress in studies on photoinhibition. *Chinese Bulletin of Botany*, 20: 539 - 548. (in Chinese)
- 王 强, 温晓刚, 张其德. 2000. 光合作用光抑制的研究进展. *植物学通报*, 20: 539 - 548.
- Wen X G, Qin N W, Lu Q T, Lu C M. 2005. Enhanced thermotolerance of photosystem II in salt-adapted plants of the halophyte *Artemisia anethifolia*. *Planta*, 220: 486 - 497.
- Yan K, Chen P, Shao H B, Zhang L H, Xu G. 2011. Effects of short-term high temperature on photosynthesis and photosystem II performance in sorghum. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 197: 400 - 408.
- Zhang X Y, Hu C G, Yao J L. 2010. Tetraploidization of diploid *Dioscorea* results in activation of the antioxidant defense system and increased heat tolerance. *Journal of Plant Physiology*, 167: 88 - 94.