

DOI:10.13870/j.cnki.stbxb.2024.01.037

毛轩雯, 陆锦灏, 阮心依, 等. 气候变化背景下低温胁迫对三角梅叶绿素荧光参数及抗氧化体系的影响[J]. 水土保持学报, 2024, 38(1): 176-186.

MAO Xuanwen, LU Jinhao, RUAN Xinyi, et al. Effects of low-temperature stress on chlorophyll fluorescence parameters and antioxidant system of *Bougainvillea* in the context of climate change[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2024, 38(1): 176-186.

气候变化背景下低温胁迫对三角梅叶绿素 荧光参数及抗氧化体系的影响

毛轩雯, 陆锦灏, 阮心依, 白晓文, 刘宏缘, 赵杭,
林雅楠, 蒋诗睿, 宋扬, 张宝欣, 谭驭宇, 刘鹏

(浙江师范大学生命科学学院植物学实验室, 浙江 金华 321004)

摘要: [目的] 为探明气候变化背景下低温对三角梅生理生化表现及其对低温胁迫的内在适应机制。[方法] 以具有强、中、弱耐寒能力的宫粉、热火、百变三角梅为材料, 采用室内盆栽试验, 低温处理 7, 14, 21 天, 研究不同耐寒型三角梅光合系统和抗氧化体系在各周期下对低温胁迫的响应情况。[结果] (1) 低温处理期间, 各品种初始荧光(F_0)均有所上升, 其中宫粉三角梅变化最为显著, 较第 0 天增长 60.2%, 最大荧光(F_m)、PSII 有效光化学电子产量(F_v/F_m)以及光合相对电子传递速率(ETR)则迅速降低, 并于第 21 天时达到最低水平。三角梅的光化学猝灭系数(qP)均随着低温胁迫加剧而下跌, 而热火三角梅与宫粉三角梅的非光化学猝灭系数(qN)大幅提高。(2) 低温胁迫后各品种三角梅 SOD、POD、CAT 酶活性均显著下降, 并随着胁迫时间的延长而加剧, 即低温对三角梅抗氧化酶活性产生严重抑制, 其中宫粉三角梅的 SOD、POD、CAT 酶活性均高于其余 2 个品种, 可见宫粉具有强抗寒能力。(3) 在 AsA-GSH 循环体系中, 低温下各三角梅叶 AsA 含量与 DHA 含量均明显增加, 21 天时 3 个品种三角梅的 GR 活性分别较 0 天上升 180.91%, 175.97%, 112.37%, 且宫粉三角梅在 21 天时 AsA/DHA 比率、APX 活性与 DHAR 活性显著提升。[结论] 低温通过影响 PSII 光化学反应中心而抑制植株的生长, 三角梅可通过开启光合系统保护机制减少光抑制, 此外还积累渗透调节物质, 启动抗氧化系统产生应激调节作用, 以清除自身体内快速增生的 ROS 减轻低温伤害。

关键词: 抗氧化; 低温; 叶绿素荧光; AsA-GSH 循环; 三角梅

中图分类号: Q945.78

文献标识码: A

文章编号: 1009-2242-(2024)01-0176-11

Effects of Low-Temperature Stress on Chlorophyll Fluorescence Parameters and Antioxidant System of *Bougainvillea* in the Context of Climate Change

MAO Xuanwen, LU Jinhao, RUAN Xinyi, BAI Xiaowen, LIU Hongyuan, ZHAO Hang,

LIN Ya'nan, JIANG Shirui, SONG Yang, ZHANG Baoxin, TAN Yuyu, LIU Peng

(Botany Laboratory, College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China)

Abstract: [Objective] This study is aimed to explore the physiological and biochemical manifestations of *Bougainvillea spectabilis* Willd. to low temperature and the intrinsic adaptation mechanism to cold stress in the context of climate change. [Methods] Taking *Bougainvillea* Paederia Foetida, *Bougainvillea* Flaming Sumba and *Bougainvillea* Duranta with strong, medium, and weak cold tolerance as test materials, through indoor pot experiments, we conducted low temperature treatments for 7, 14 and 21 days and studied the responses of the photosynthetic and antioxidant systems of different cold tolerant *Bougainvillea* to cold stress during these different periods. [Results] (1) During the low-temperature treatment period, the initial fluorescence (F_0) of all varieties increased, with the most significant change in *B. Paederia Foetida*, which

收稿日期: 2023-08-31

修回日期: 2023-10-18

录用日期: 2023-10-29

网络首发日期(www.cnki.net): 2023-12-19

资助项目: 国家自然科学基金项目(32001224, 41461010)

第一作者: 毛轩雯(1999—), 女, 硕士研究生, 主要从事植物生理研究。E-mail: mxwmw0412@163.com

通信作者: 刘鹏(1965—), 男, 博士, 教授, 主要从事植物生理生态、环境生态、植物营养、生物多样性保护研究。E-mail: sky79@zjnu.cn

http://stbxb.alljournal.com.cn

increased by 60.2% compared to day 0. Maximum fluorescence (F_m), PSII effective photochemical electron production (F_v/F_m), and photosynthetic relative electron transfer rate (ETR) rapidly decreased and reached their lowest levels at day 21. As the intensification of low temperature stress, the photochemical quenching coefficient (qP) of the three *Bougainvillea* types decreased, while the non-photochemical quenching coefficient (qN) of *B. Flaming Sumba* and *B. Paederia Foetida* increased significantly. (2) After exposure to low temperature stress, the activities of SOD, POD and CAT enzymes in each variety decreased significantly and intensified with the extension of stress time, indicating that low temperature seriously inhibited the antioxidant enzyme activity of *Bougainvillea*. Among them, the SOD, POD and CAT enzyme activities of *B. Paederia Foetida* were higher than those of the other two varieties, indicating that *B. Paederia Foetida* had strong cold resistance. (3) In the AsA-GSH cycle system, the content of AsA and DHA of each *Bougainvillea* leaf significantly increased under low temperature. Compared to day 0, the GR activity of the three *Bougainvillea* types at day 21 increased by 180.91%, 175.97% and 112.37%, respectively. Additionally, the AsA/DHA ratio, APX activity and DHAR activity of *B. Paederia Foetida* significantly increased at day 21. [Conclusion] Low temperature inhibited plant growth through affecting the PSII photochemical reaction center. However, *Bougainvillea* could activate their photosynthetic system protection mechanism to reduce photoinhibition. Furthermore, it could accumulate osmoregulation substances, activate the antioxidant system, and exert stress regulatory effects to eliminate rapidly proliferating ROS in its own body and alleviate low-temperature damage.

Keywords: antioxidant; low temperature; Chlorophyll II fluorescence; AsA-GSH cycle; *Bougainvillea*

Received: 2023-08-31

Revised: 2023-10-18

Accepted: 2023-10-29

Online(www.cnki.net): 2023-12-19

近年来,随着工业化进程加快,全球气候变化加剧,频繁发生的极端低温天气对于植物的正常生理生长是一种较大的威胁,该天气不仅影响植物的安全越冬及来年的正常生长^[1],限制园林植物的分布,还对其景观价值产生影响,引发一定程度的经济损失。植物遭受持续的外界低温会引起细胞膜的通透性增大,膜内离子和基质失去平衡,从而引起活性氧(reactive oxygen species, ROS)的生成量增多,当这种增量超过植物组织清除 ROS 的能力时,诱发氧化应激,导致细胞氧化损伤^[2];同时引起可溶性糖含量显著变化,抑制抗氧化系统和光合作用等,阻碍其正常生长,甚至造成植株的死亡。

三角梅(*Bougainvillea spectabilis* Willd.),属紫茉莉科(Nyctaginaceae)叶子花属(*Bougainvillea* Comm. ex Juss.)常绿攀援状灌木^[3],因其花色多样、花期持久、园林观赏价值高深受人们喜爱,且具有消肿散瘀、调和气血的药用功效,其叶片和根部均含有抗病毒蛋白,能够抑制多种病毒活性^[4],是园林造景中用途最广泛、形式最多样的美化素材之一^[5]。但三角梅喜温暖湿润的环境,畏冷不耐寒,多数品种对 4 °C 以下的低温敏感^[6]。当出现低温胁迫时,三角梅 ROS 代谢平衡被打破,自身的抗氧化系统启动并产生一系列响应机制来应对低温环境^[7]。其体内的酶

促抗氧化体系所包含的超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶(peroxidase, POD)、过氧化氢酶(catalase, CAT)3 种抗氧化酶共同作用以清除 ROS,减轻细胞膜脂过氧化程度,保护细胞膜系统,在植株应答低温胁迫中起着重要作用。因此,抗氧化酶的活性可以作为衡量植物抗寒能力的关键指标。抗坏血酸(ascorbic acid, AsA)和还原型谷胱甘肽(glutathione, GSH)是一种普遍存在于植物体内的小分子非酶抗氧化物质^[8],是非酶促抗氧化体系的重要组成部分,既可以直接还原 ROS,又可以作为酶底物除去 ROS。抗坏血酸—谷胱甘肽循环(AsA-GSH cycle)能够有效促进 AsA 和 GSH 的循环,是维持氧化还原物质的平衡的关键因素之一^[9]。

目前,植物耐寒方面的相关研究较多,但与三角梅相关的甚少,有学者从生理生化角度分析提出,三角梅的越冬能力与品种差异息息相关,然而低温胁迫对三角梅的具体危害机理并未探明,且三角梅抗氧化系统的响应机制仍不清晰,少见综合抗氧化酶活性及 AsA-GSH 循环分析低温胁迫对三角梅的作用原理。本试验以耐寒性差异显著的三角梅为材料,探究低温胁迫下不同品种三角梅表观形态、各类生理代谢指标变化情况,探明低温下三角梅抗氧化系统的响应机理,完善三角梅抗寒机制,以期为三角梅及其他园林

植物的耐寒栽培提供理论参考,同时也为缓解其他植物在低温胁迫下受到的损伤提供一定新思路。

1 材料与方法

1.1 供试材料

试验于 2022 年 3—10 月在浙江师范大学生物园和植物逆境生物学实验室内进行,以购于生长在 20 个地区的三角梅为备试材料。通过预试验对不同三角梅形态学、光合作用、抗氧化系统等指标在不同温度下进行检测,筛选出强耐寒型三角梅宫粉(*Bougainvillea Paederia Foetida*, 宫粉)、中耐寒型三角梅热火桑巴(*Bougainvillea Flaming Sumba*, 热火)、弱耐寒型三角梅百变红樱(*Bougainvillea Duranta*, 百变)作为试验材料。

1.2 试验设计

选取长势一致的 3 个品种三角梅扦插苗作为试验材料;选用上、下口径分别为 30、20 cm、高度为 30 cm 的塑料花盆作为基质容器,用红心土与泥炭土(2:1, v/v)均匀混合后作为基质。每盆盛装 9 kg 基质及 1 株幼苗。将其置于光照培养箱内,设置光照和黑暗 2 个时段,分别为光强 $600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 处理 12 h 和暗处理 12 h,光照时间 7:00—19:00,期间人工气候室温度变化控制在 $18 \sim 28^\circ\text{C}$,调节空气相对湿度约 75%,采用 1/2 Hongland 的完全营养液进行浇灌,每 3 天换 1 次营养液。培养一段时间后选取长势相近、生长状况良好的三角梅植株,分别在 $0, 2, 4, 6, 8, 10^\circ\text{C}$ 下进行低温胁迫,并确定 4°C 为正式试验的胁迫温度。置于光照培养箱[光照强度: $600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 温度 4°C , 光周期 12 h]进行正式试验,分别在第 0, 7, 14, 21 天测定气体交换参数、叶绿素荧光参数及抗氧化系统等相关指标(0 天即三角梅在常温下正常生长至低温胁迫前 1 天)。试验期间每个处理其他环境条件及管理措施一致。每个处理均设置 3 个重复组。

1.3 试验方法

1.3.1 株高、叶面积及叶绿素含量测定 以三角梅主茎旁地面为起点,将直尺沿三角梅主茎测量至生长点(顶部)以测量三角梅株高;选择植株从顶端向下的第 5~8 片生长良好的功能叶片,运用 CanoScan 4400F 扫描仪测量叶面积;SPAD-502 Plus 便携式叶绿素仪测定叶绿素含量

1.3.2 叶片气体交换参数及叶绿素荧光参数测定 选择植株从顶端向下的第 5~8 片生长良好的功能叶片,采用 Li-6400 便携式光合作用测量仪测定叶片净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)、气孔导度(stomatal conductance, G_s)、胞间 CO_2 浓度(intercellular CO_2 concentration, C_i)以及蒸腾速率(transpi-

ration rate, T_r)。叶绿素荧光参数的测量同样选取顶端以下第 5~8 片功能叶片,测定前对三角梅进行 30 min 暗适应,使用 PAM-210 叶绿素荧光仪^[10]测定叶片的初始荧光(initial fluorescence, F_0)、最大荧光(maximal fluorescence, F_m)、PS II 有效光化学电子产量(maximum photochemical quantum yield of PS II, F_v/F_m)、光化学猝灭系数(photochemical quenching, qP)、非光化学猝灭系数(non-photochemical quenching, qN)以及光合相对电子传递速率(electron transport rate, ETR)。

1.3.3 抗氧化系统指标测定 选取大小均匀相同叶位的三角梅叶片,称取 0.1 g 样品洗净、剪碎后置于预冷的研钵中,分 3 次加入 1.6 mL 50 mmol/L 预冷的磷酸缓冲液($\text{pH}=7.8$)在冰浴上研磨成匀浆,转入离心管中在 4°C 、12 000 r/min 下离心 20 min,取上清液为待试酶液。按照李小芳等^[11]的方法,用氯化硝基四氮唑蓝光还原法测定 SOD 活性,愈创木酚法测定 POD 活性,紫外吸收法测定 CAT 活性。应用硫代巴妥酸法^[12]测定丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量。采用 JAMBUNATHAN^[13]的方法测定超氧阴离子(superoxide anion, O_2^-)产生速率与过氧化氢(perhydrol, H_2O_2)含量。还原型抗坏血酸(ascorbic acid, AsA)、还原型谷胱甘肽(glutathione, GSH)、脱氢抗坏血酸(dehydroascorbic acid, DHA)、氧化型谷胱甘肽(oxidized glutathione, GSSG)含量及抗坏血酸过氧化物酶(ascorbate peroxidase, APX)、脱氢抗坏血酸还原酶(dehydroascorbate reductase, DHAR)、谷胱甘肽还原酶(glutathione reductase, GR)活性均采用苏州格锐思生物试剂盒进行测定。

1.3.4 蔗糖、果糖、葡萄糖含量及相关酶活性测定 采用蒽酮比色法测定蔗糖(sucrose, SUC)含量^[14],间苯二酚法测定果糖(fructose, FUC)含量^[15],葡萄糖氧化酶法测量葡萄糖(glucose, GUC)含量^[16]。取 1.0 g 材料于预冷的研钵中,加入 3 mL 提取缓冲液(100 mmol/L $\text{pH} 7.2$ 的 Tris-HCl 缓冲液、10 mmol/L MgCl_2 、1 mmol/L EDTA-2Na、2% 乙二醇、10 mmol/L β -巯基乙醇、1% (w/v)吡咯烷酮后快速研磨成匀浆,滤液定容至 5 mL,离心后取上清液进行酶活性测定。分别采用 YAO 等^[17]、DUAN 等^[18]方法测定蔗糖合成酶(sucrose synthetase, SUS)及蔗糖磷酸合成酶(sucrose phosphate synthase, SPS)活性。

1.3.5 渗透调节物质含量的测定 采用茚三酮显色法进行脯氨酸(proline, Pro)含量的测定^[11],采用考马斯亮蓝法测定可溶性蛋白质含量^[11],随机称取 1.0 g 洗净的叶片,用 10 mL 磷酸缓冲液(50 mmol/L,

pH=7.8) 研磨提取后于 4 000 r/min 离心 20 min。取上清液 1.0 mL, 加入 5.0 mL 考马斯亮蓝蛋白试剂, 反应 2 min 后于 595 nm 处测其 OD 值, 根据标准曲线算出叶样中的可溶性蛋白质含量。

1.4 数据处理与统计分析

采用 SPSS 22.0 软件整理试验数据, 通过单因素方差分析和 Duncan 法计算平均值、标准误及显著性差异分析, 使用 Origin 2021 软件作图, 所有指标以平均值±标准误表示。

2 结果与分析

2.1 低温胁迫对三角梅株高、叶面积及叶绿素含量的影响

株高、叶面积及叶绿素含量能直观反映植物的生长状况。由表 1 可知, 随着低温胁迫时间的延长, 百变三角梅的株高未出现显著性变化, 21 天时相比 0 天仅增长 0.03 cm, 宫粉三角梅生长情况相对较好, 胁迫 21 天时株高增长 1.45 cm, 但仍远低于三角梅正常生长速度, 可见低温显著抑制植物的生长发育。此外, 百变三角梅的叶面积还出现一定程度的下降, 低温胁迫 21 天时叶面积减小 2.19 cm², 意味着低温使得三角梅叶片发生皱缩。同时, 胁迫 21 天时, 百变、热火及宫粉三角梅的叶绿素含量分别较 0 天时下降 44.77%, 30.28%, 13.24%, 特别值得注意的是, 宫粉叶绿素含量在低温胁迫后期出现了一定幅度的回升, 21 天时叶绿素含量较 14 天时上升 0.91 mg/g, 表明此时其叶片褪绿情况有所缓解。

表 1 低温胁迫对 3 个品种三角梅株高、叶面积及叶绿素含量的影响

Table 1 Effects of low temperature stress on plant height, leaf area and chlorophyll contents of three varieties of *Bougainvillea*

组别	天数/d	株高/cm	叶面积/cm ²	叶绿素含量/ (mg · g ⁻¹)
BB	0	23.05±0.379a	8.72±0.312b	27.36±1.083b
	7	23.07±0.977b	8.02±0.287b	21.68±1.045c
	14	23.07±0.571b	7.34±0.308c	17.19±0.804c
	21	23.08±0.814c	6.53±0.264c	15.11±0.936c
RH	0	23.10±0.247a	10.77±0.386a	27.05±0.927b
	7	23.51±0.284a	10.91±0.410a	25.73±1.102a
	14	23.93±0.539a	11.10±0.297a	20.72±0.983b
	21	24.02±0.437b	11.14±0.352a	18.86±0.874b
GF	0	23.08±0.915a	7.94±0.215c	33.53±1.455a
	7	23.64±0.509a	8.47±0.337b	29.04±1.231a
	14	24.27±0.733a	8.61±0.313b	28.17±1.210a
	21	24.53±0.958a	8.79±0.328b	29.09±1.094a

注: 表中数据为平均值±标准差; 同列不同小写字母表示同一种不同处理时间下差异显著($p<0.05$)。下同。

2.2 低温胁迫对三角梅叶绿素荧光参数与气体交换参数的影响

由图 1 可知, 在低温胁迫下, 3 个品种三角梅的 qP 均出现显著降低($p<0.05$), 热火和宫粉三角梅的 qN 呈上升趋势。

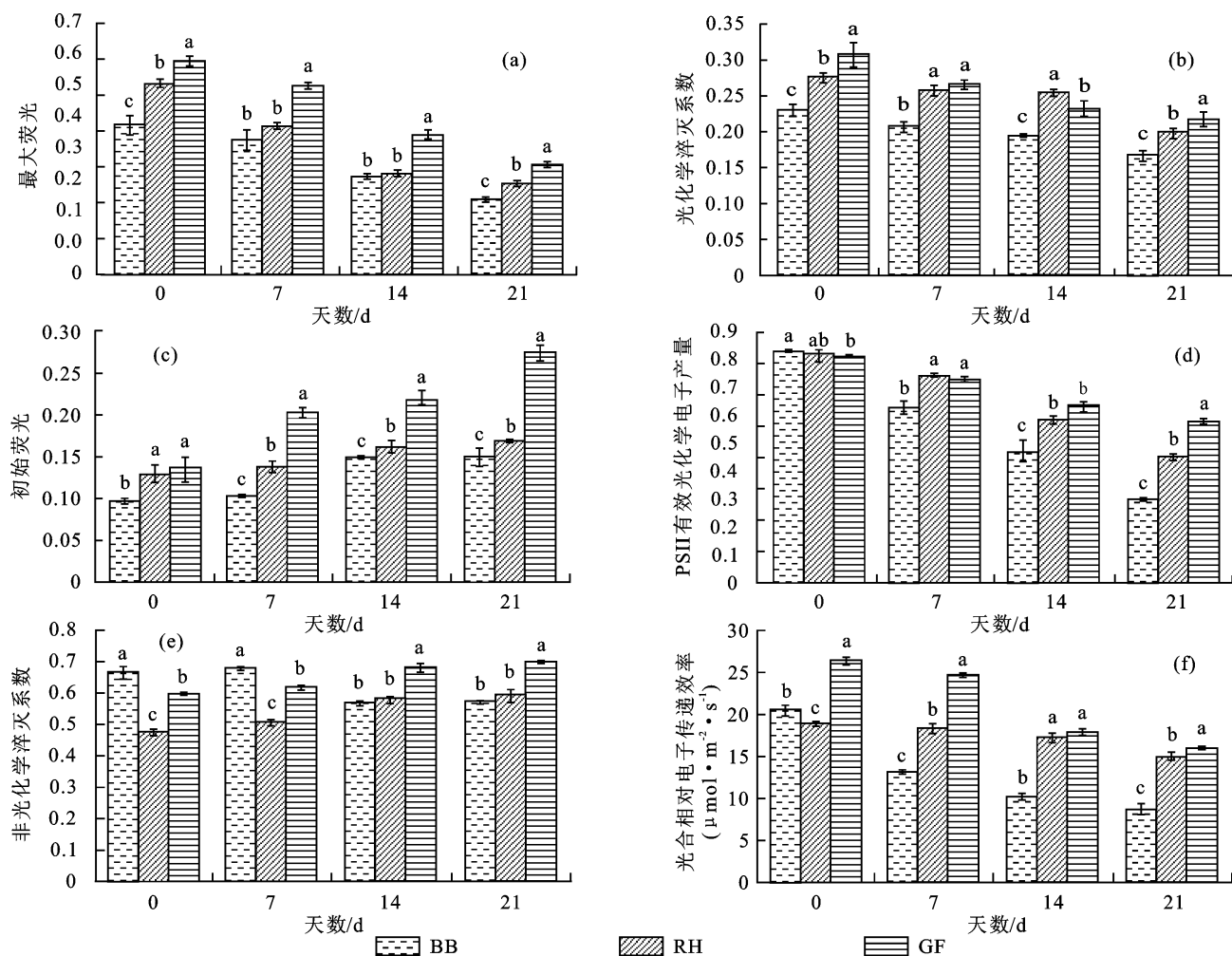
随着胁迫时间的延长, 各品种 F_0 均有所升高, 其中以宫粉三角梅变化最为明显; 三者的 F_m 大幅下降, 热火三角梅在第 7, 14, 21 天时较 0 天分别减少 23.30%, 48.09%, 52.33%。各品种三角梅的 F_v/F_m 、ETR 在第 21 天时达到最低, 其中百变三角梅的 F_v/F_m 、ETR 分别较 0 天降低 64.05%, 57.41%, 且在第 7 天时变化显著($p<0.05$)。可见低温使得植物光化学淬灭能力降低, 影响 PS II 光化学反应中心并阻碍其将光能有效作用于光合过程。

百变和热火三角梅的 G_s 、 T_r 、 P_n 在胁迫下受到较强的抑制(图 2), 百变三角梅的 G_s 、 T_r 在第 21 天时较第 0 天分别减少 82.23%, 88.64%, 热火三角梅分别降低 78.00%, 77.62%, 两者 G_s 、 T_r 受低温影响的变化整体相同, 而宫粉三角梅的 G_s 、 T_r 在周期内呈现出先升后降又上升的变化, 第 21 天较 0 天无显著差异($p>0.05$), 说明抗寒性较强的品种自我调节能力较强, 能够有效减少低温胁迫下受到的伤害, 受低温影响的程度相对较小。百变三角梅的 C_i 、 P_n 在 21 天内均随胁迫时间的延长而降低, 表明气孔因素或是导致冷敏感型品种光合速率下降的原因; 而抗寒型品种的变化趋势相反, 第 21 天热火与宫粉三角梅的 C_i 分别升高 12.30%, 41.64%, 两者的 P_n 下跌, 推测与气孔限制因素无关。

2.3 低温胁迫对三角梅叶片渗透调节物质及膜脂氧化物丙二醛含量的影响

SP 和 Pro 是植物细胞质中的主要渗透调节物质, MDA 含量变化可以有效反映植物膜脂损伤程度。低温下各品种三角梅叶片中的 SP、Pro 含量均随时间延长而上升(表 2), 胁迫后期 SP 含量最高可提升 9.15%, 11.82%, 30.24%, Pro 含量分别较 0 天增加 8.09, 8.21, 1.05 倍, MDA 含量均有不同程度的提高, MDA 最大含量分别达到 14.58, 14.76, 13.73 mg/g, 与 0 天相比存在差异较为显著($p<0.05$)。

由此可得, 低温胁迫造成细胞膜脂过氧化, 三角梅则通过积累高水平的 SP 和 Pro, 增强细胞的持水能力, 其中宫粉三角梅以积累 SP 进行自我调节且效果最佳。



注:图柱上方不同小写字母表示同一时期不同处理间差异显著($p < 0.05$)。下同。

图 1 低温胁迫下 3 个品种三角梅的叶绿素荧光参数变化

Fig. 1 Changes in Chlorophyll fluorescence parameters of three varieties of *Bougainvillea* under low temperature stress

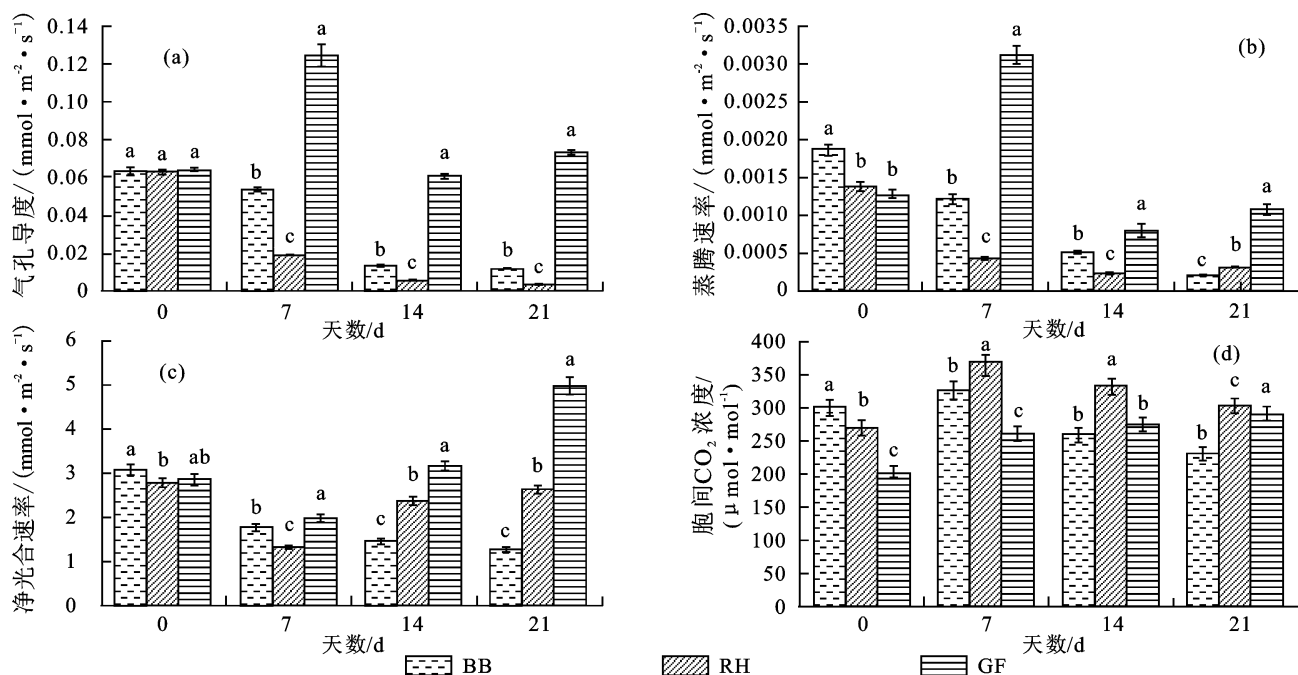


图 2 低温胁迫对 3 个品种三角梅气体交换参数的影响

Fig. 2 Effect of low temperature stress on gas exchange parameters of three varieties of *Bougainvillea*

表 2 低温胁迫对 3 个品种三角梅 SP、Pro 及 MDA 含量的影响

Table 2 Effects of low temperature stress on SP, Pro and MDA contents of three varieties of *Bougainvillea*

组别	天数/d	可溶性蛋白/ (mg·g ⁻¹)	脯氨酸/ (μmol·g ⁻¹)	丙二醛/ (mg·g ⁻¹)
BB	0	346.52±8.837a	0.063 5±0.004 2a	10.873 9±0.449 8a
	7	355.22±7.119a	0.104 2±0.004 9b	11.574 0±0.205 5a
	14	362.84±8.092b	0.469 5±0.008 8a	13.810 8±0.501 6b
	21	378.21±6.118b	0.577 0±0.007 2a	14.578 2±0.498 2a
RH	0	353.41±5.905a	0.038 0±0.001 9c	10.228 1±0.430 9a
	7	366.59±8.032a	0.341 1±0.015 3a	11.215 3±0.415 7a
	14	386.70±10.114a	0.361 5±0.006 3b	14.757 6±0.512 3a
	21	395.18±8.741a	0.349 8±0.012 1b	13.809 9±0.279 4b
GF	0	327.33±6.988b	0.049 8±0.001 4b	9.529 5±0.339 1b
	7	358.04±8.077a	0.071 2±0.001 7c	11.413 1±0.437 6a
	14	426.31±5.096ab	0.089 9±0.003 2c	13.442 4±0.325 4b
	21	406.61±6.421a	0.102 0±0.002 8c	13.728 6±0.201 1b

2.4 低温胁迫对三角梅叶片内可溶糖含量及蔗糖代谢的影响

低温处理时,三角梅叶片中 SUC、FUC 和 GLC 含量与胁迫时间呈正相关,21 天时百变、热火、宫粉三角梅的 FUC 含量较 0 天分别增加 18.51%,72.20%,83.43%,GLC 含量提高 10.07%,21.68%,56.75%,SUC 含量分别上升 49.06%,57.95%,60.93%(图 3)。可见,在低温下,百变叶片的 FUC 和 GLC 含量及其增长率明显低于其他 2 品种。由图 4 可知,低温下各品种蔗糖代谢相关酶活性变化趋势有所不同,与 0 天相比,第 21 天百变和热火三角梅的 SUS 活性分别下降 64.63%,47.51%,宫粉则提升 222.30%,各三角梅叶片的 SPS 活性变化较小,百变、热火、宫粉三角梅 SPS 活性最大增幅为 11.96%,19.31%,11.22%。可以看出,在低温胁迫下,三角梅通过调节 SUS 活性变化来增加细胞内 SUC、FUC、GLC 的储存量,以提升渗透调节能力应对胁迫。

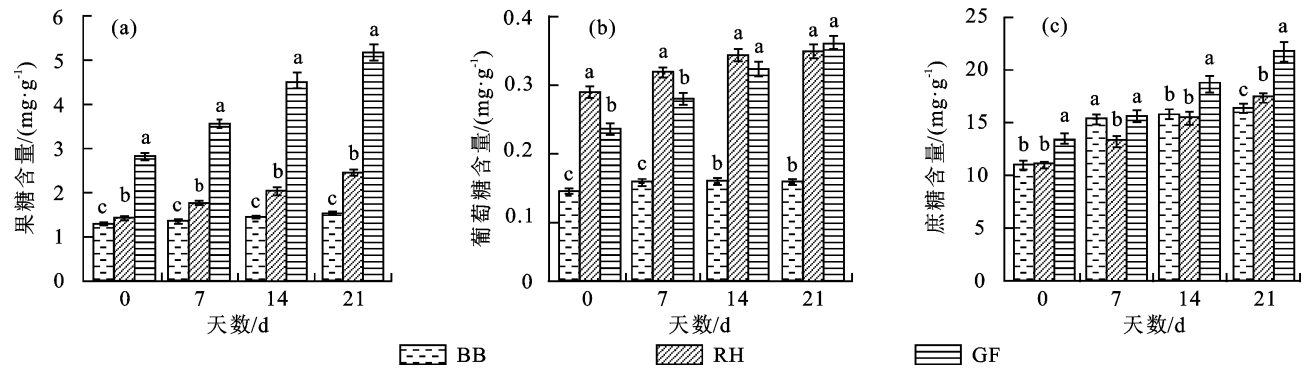
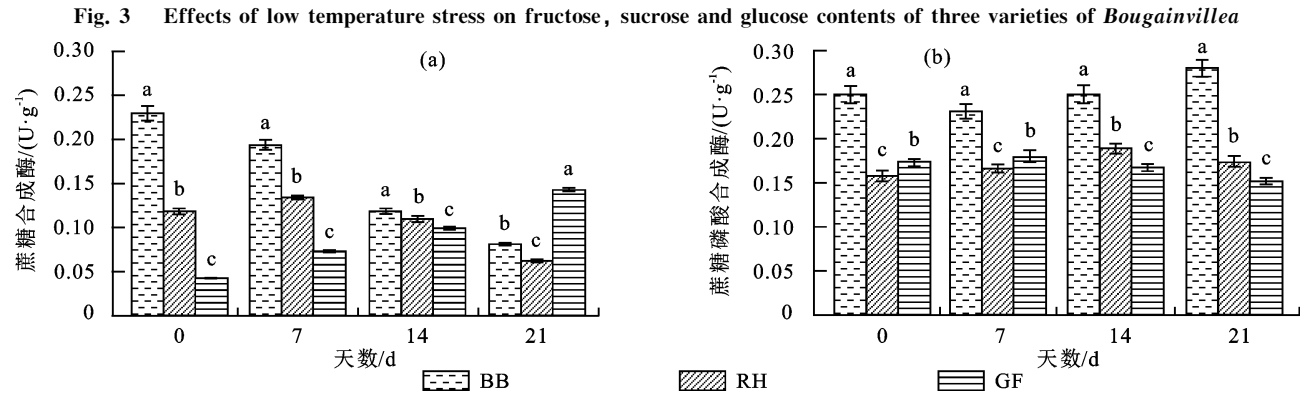


图 3 低温胁迫对 3 个品种三角梅果糖、蔗糖、葡萄糖含量的影响



注:图 a 中 U 表示每分钟催化 1 μg 果糖为 1 酶活力单位;图 b 中 U 表示每分钟催化 1 μg 蔗糖为 1 酶活力单位。

图 4 低温胁迫对 3 个品种三角梅蔗糖合成酶、蔗糖磷酸合成酶活性的影响

Fig. 4 Effects of low temperature stress on the activities of sucrose synthase and sucrose phosphate synthase of three varieties of *Bougainvillea*

2.5 低温胁迫对三角梅抗氧化系统的影响

2.5.1 低温对三角梅体内活性氧类物质的影响 低温胁迫破坏植物体内 ROS 产生与消除的平衡,损害生物膜结构,进而影响细胞正常生理功能。随着低温

处理时间的延长,3 品种三角梅中 O₂⁻ 产生速率与 H₂O₂ 含量均出现不同程度的提升(图 5)。

与 0 天相比,百变三角梅 O₂⁻ 产生速率持续上升,并于 21 天达到最大值,较 0 天提高 47.63 倍,

H_2O_2 含量较 0 天增加 182.88%。热火与宫粉三角梅在低温处理 21 天时, O_2^- 产生速率分别较 0 天增长 6.45, 5.12 倍, 体内 H_2O_2 含量总体改变均较小。百变

三角梅低温下 O_2^- 产生速率的增幅显著高于其余 2 个品种, 且 H_2O_2 含量变化明显, 百变三角梅受损严重。

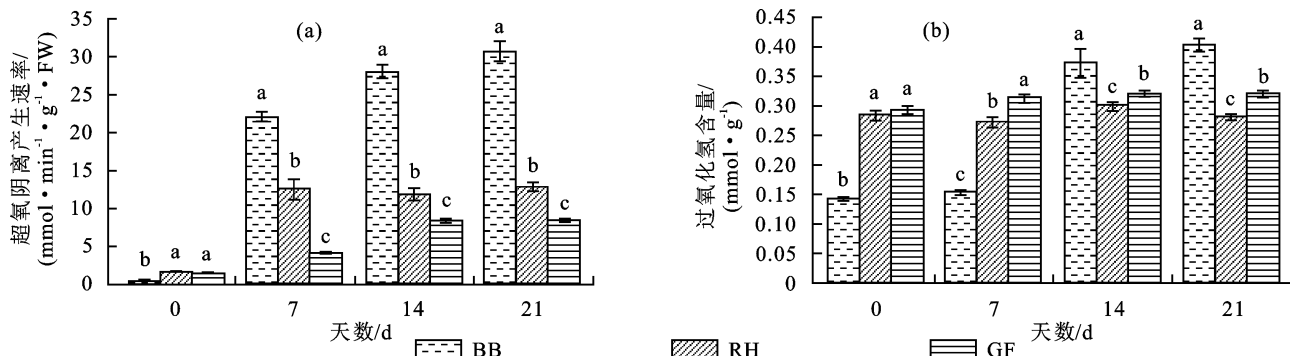
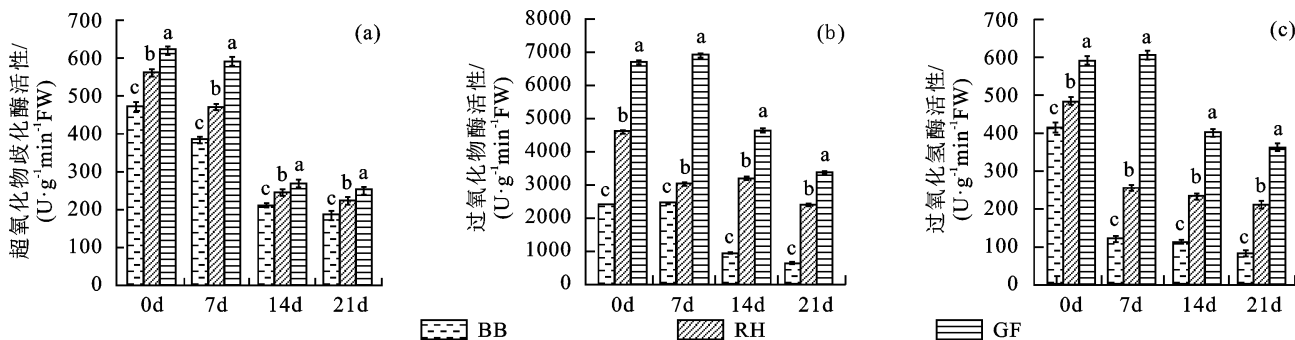


图 5 低温胁迫对 3 个品种三角梅超氧阴离子及过氧化氢含量的影响

Fig. 5 Effects of low temperature stress on superoxide anion and hydrogen peroxide contents of three varieties of *Bougainvillea*

2.5.2 低温对三角梅叶片抗氧化酶活性的影响 由图 6 可知, 各三角梅 SOD、POD、CAT 活性在低温胁迫下均不断减弱, 其中第 21 天百变、热火、宫粉的 SOD 活性较 0 天分别下降 60.78%, 97.80%, 141.38%, POD 活性较 0 天分别降低 72.91%, 47.83%, 49.25%, 达到最低值; 百变、热火三角梅 CAT 活性 21 天时较 0 天分别降低 79.78% 和 56.73%; 宫粉三角梅的 CAT 活性在低温处理 7 天时

上升 2.37%, 7 天后开始减小, 并于 21 天时达到最低值, 较 0 天减少 38.58%。可知, 3 个品种三角梅的抗氧化酶活性在低温处理下存在较显著的差异 ($p < 0.05$), 宫粉三角梅体内该 3 种酶的活性均明显高于其余 2 个品种, 一定程度上可以证明宫粉三角梅抗低温胁迫能力在三者中最强。此外, 经过 21 天低温处理后, 3 个品种的酶活性均出现大幅下降, 意味着持续低温下三角梅均受到一定程度的损害。



注: 图 a 中 U 表示抑制氯化硝基四氮唑蓝光化还原的 50% 为 1 酶活力单位; 图 b 中 U 表示样本 OD 增加 0.01 为 1 酶活力单位; 图 c 中 U 表示样本 OD 减少 0.01 为 1 酶活力单位。

图 6 低温胁迫对 3 个品种三角梅抗氧化酶活性的影响

Fig. 6 Effects of low temperature stress on antioxidant enzyme activities of three varieties of *Bougainvillea*

2.5.3 低温对三角梅叶片 AsA-GSH 循环的影响 AsA 与 GSH 是植物 AsA-GSH 循环的重要组成, 能够高效地清除植物体内过量产生的 ROS, DHA 和 GSSG 作为 AsA、GSH 还原 ROS 之后的产物, 可以在一定程度上反映 AsA-GSH 循环的活跃程度。三角梅的 AsA 含量在低温处理过程中均上升, 热火三角梅变化最为明显, 低温处理 21 天时相较于 0 天时增多约 3.74 倍(图 7)。

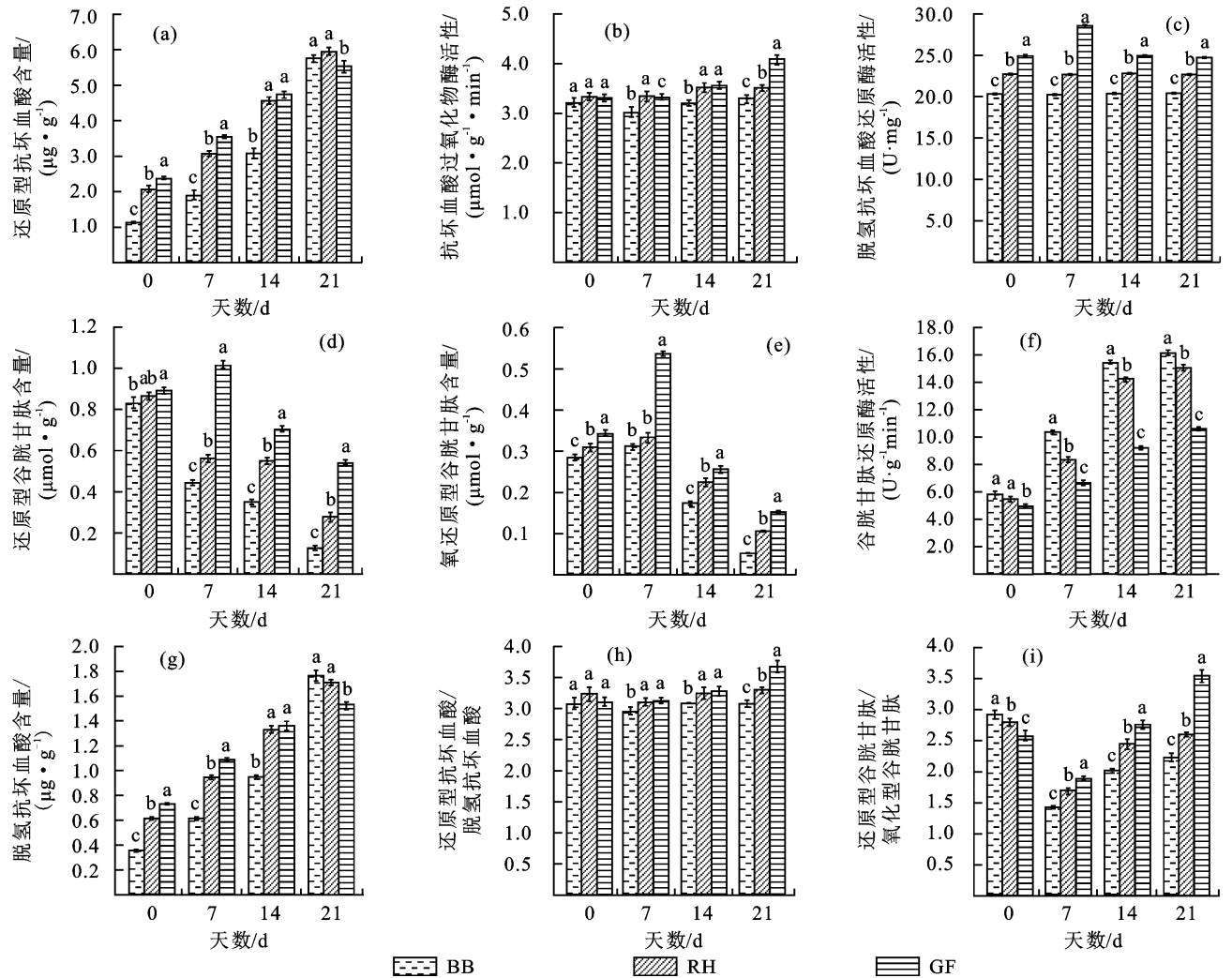
其次, 热火、百变三角梅的 GSH 含量持续减少, 第 21 天相比于 0 天分别降低 67.99%, 85.82%; 宫粉三角梅的 GSH 含量则表现为先增后降, 于 21 天时

达到最低值, 较 0 天降低 39.30%。3 个品种三角梅的 DHA 含量的降幅相对较小, 仅百变三角梅 21 天相比 0 天下跌 53.33%; GSSG 含量的变化大于 DHA, 宫粉三角梅 GSSG 含量在 7 天时相比 0 天增长约 55.91%, 随后呈现下降趋势, 并在 21 天时达到最低值。

APX、GR、DHAR 是 AsA-GSH 循环的关键作用酶。低温处理期间, 百变、热火、宫粉三角梅 GR 活性呈现一致的提升, 21 天时分别较 0 天提高 180.91%, 175.97%, 112.37%, 其中百变三角梅增长幅度最大, 且胁迫全程 GR 活性均明显高于热火三角

梅与宫粉三角梅。APX 活性与 DHAR 活性在各品种间存在显著差异($p<0.05$),宫粉三角梅在 21 天时 APX 活性出现较大幅度上升,DHAR 活性在低温处理 7 天时较 0 天增加 14.53%,随后有所下降并与 0 天时的数值基本持平,百变与热火三角梅 APX 活性与 DHAR 活性在整个低温处理周期中均未出现较明

显的变化。
综上所述,低温处理后宫粉三角梅的 AsA 含量与 GSH 含量测定值高于其余 2 个品种同时期测定值,且 GR 与 DHAR 酶活性表现优于百变与热火三角梅,一定程度证明宫粉三角梅抗低温能力在三者中相对突出。



注:图 c 中 U 表示每分钟还原生成 1 nmol AsA 为 1 酶活力单位;图 f 中每分钟还原 1 nmol GSSG 生成 2 nmol GSH 为 1 酶活力单位。

图 7 低温胁迫对 3 个品种三角梅植物 AsA—GSH 循环的影响

Fig. 7 Effects of low temperature stress on AsA-GSH cycling of three varieties of *Bougainvillea*

3 讨论

表观指标能够直接地反映植物的生长状况^[19],本研究通过测量三角梅株高、叶面积及叶绿素含量发现,3 大品种三角梅在低温胁迫下均未出现明显的生长或生长程度明显低于一般情况下的生长水平,因此推测在低温胁迫下均受到了不同程度的抑制,其中冷敏感品种受抑制情况明显高于其余 2 个品种。

叶片气体交换参数中 C_i 、 G_s 与植物光合碳同化能力密切相关, P_n 和 T_r 则决定了叶片水分利用效率^[20]。通常在低温环境下,植物 G_s 的减少会使 T_r 降低,抑制其对水分的吸收和运输,过低的 G_s 阻碍

CO_2 扩散进入叶片,导致 C_i 减少,同时光合同化原料不足引起 P_n 减弱^[21]。在试验过程中我们发现宫粉三角梅在胁迫前后 G_s 、 T_r 无明显差异,这可表明在较低温度下,宫粉三角梅主要通过减少水分蒸腾、维持叶温等方式增强低温适应性。与此同时,低温下热火和宫粉三角梅 C_i 显著上升, P_n 先降后升,可能是部分叶片组织受到低温损伤,致使 CO_2 固定能力减弱,进而细胞间隙 CO_2 累积及光合活性减弱,并非是由气孔因素引起的。叶绿素荧光参数代表着植物叶片 PSII 系统受损程度及其吸收光的分配情况^[22], F_0 、 F_m 分别与类囊体膜受损程度、PSII 关闭程度有

一定关联^[23];ETR 与 F_v/F_m 反映植物光合作用活性强弱。本试验中 3 个品种三角梅的 F_0 均升高, F_m 、 F_v/F_m 与 ETR 呈现大幅下跌趋势, 相比百变和热火三角梅, 宫粉三角梅在低温下具有更低的 F_0 和更高的 F_m 、 F_v/F_m 、ETR, 反映不同三角梅品种 PSII 功能在低温下均受到不同程度的抑制, 光能捕获效率减小, 出现光抑制现象, 这与胡雪华等^[24]对低温胁迫下番茄幼苗生理响应的探究相似。杨德光等^[25]就低温对玉米(*Zea mays* L.)幼苗叶绿素荧光参数探究, 得出低温导致水稻 qP 减弱、 qN 提高, 本试验也得出了类似的结果, 随着低温胁迫的加剧, 3 个品种三角梅的 qP 均呈现不同程度的下降, 热火与宫粉三角梅的 qN 升高较为显著。因而可知, 在低温下三角梅荧光淬灭减少, 光合能力减弱, 热耗散仍是三角梅的重要光保护机制, 但不同品种稳态调节能力不同, 部分三角梅长期处于低温胁迫下后热耗散机制响应能力降低。

SP 和 Pro 是植物细胞质中的主要渗透调节物质^[26], 能够增强组织细胞的保水能力, 提升对低温胁迫的耐受程度^[27]。本研究中三角梅在低温胁迫下的 SP 及 Pro 含量均明显上升, 其中宫粉三角梅的 SP 含量高于其他 2 个品种水平, 可见抗寒性越强的植物在逆境下产生的渗透调节物质越多, 其细胞保水力更强, 可能是其具有较强低温耐受性的因素之一。其次, 宫粉和热火三角梅品种叶片中 SUC、FUC 和 GLC 含量均大幅提高, 而百变三角梅的 FUC 和 GLC 含量及增长率则低于其他 2 个品种, 且仅有宫粉三角梅的 SUS 活性明显增强以帮助提高机体低温耐受性。植物在逆境胁迫导致的细胞内膜脂过氧化作用下产生 MDA, 通过试验进一步发现, 低温胁迫下, 宫粉三角梅 MDA 含量水平显然低于其余 2 个品种, 进一步验证 SP 与 Pro 含量对于三角梅耐寒性的重要作用。可见, 在低温胁迫影响下, 三角梅可通过调节 SUS 活性变化来增加 SUC、FUC、GLC 的含量, 且积累各渗透调节物质并维持较高水平, 从而提高细胞渗透液浓度以抵御低温威胁。

O_2^- 是植物体内一种典型的活性氧物质, 正常生长环境下, 植物体内 O_2^- 含量处于动态平衡状态, 低温等逆境胁迫促使 O_2^- 的产生速率加快, 破坏动态平衡并诱导植物叶片内 H_2O_2 增加^[7], 从而损害植物。本试验中, 随低温时间的延长, 3 个品种 O_2^- 产生速率均有所加快, 但 H_2O_2 含量相对稳定, 推测此时的 H_2O_2 很可能已经与积累的 O_2^- 进行反应, 生成毒性更强的 OH, 导致三角梅细胞膜质过氧化。抗氧化酶能够清除体内多余的 ROS, 是组成抗氧化体系的关键^[22]。试验结果显示, 宫粉三角梅 POD 和

CAT 酶活性在低温初期时出现一定程度的增长, 且 SOD、POD、CAT 酶活性均高于同时期百变与热火三角梅, 随着胁迫时间延长, 3 种酶活性均有所减弱, 这与 BATISTA 等^[28]低温下咖啡(coffee)抗氧化酶活性先增后降的结果一致。究其原因, O_2^- 快速增多会刺激抗氧化酶活性持续增强^[7], 以促使其催化 O_2^- 进行歧化转化, 进而快速清除 ROS, 使得宫粉三角梅对低温具有更好的耐受能力, 但长时间低温致使 O_2^- 过量积累, 使得抗氧化酶的结构遭到不可逆的破坏^[9], 可见植物自身调节能力存在阈值。

AsA-GSH 循环系统是植物体内抗氧化体系的另一重要部分^[29], AsA、GSH 以偶联方式产生效用, 在 APX、DHAR 与 GR 3 种酶的作用下, 可实现 AsA 与 DHAC、GSH 与 GSSG 互相转化的过程中将有毒的 H_2O_2 还原为 H_2O 。本试验显示, 在低温胁迫下, 3 个品种叶片中 AsA、DHA、GSSG 含量均大幅提升, 这与吴锦程等^[30]对低温胁迫下枇杷(*Eriobotrya japonica* L.)叶片 AsA-GSH 循环得出的结论相似。与 GSSG 含量增长相呼应的是, 胁迫初期三角梅的 GR 活性均提高, 使得 GSSG 向 GSH 的转化速率加快。综合上述结果分析, 胁迫初期, 部分 GSH 在参与对 DHA 的还原的同时, 还直接参与 ROS 的清除, 一定程度上反映胁迫初期三角梅体内抗氧化体系极有可能处于高效工作状态。在胁迫后期, 一部分的 GSH 在 DHAR 的催化下用于还原 DHA 以维持较高的 AsA 含量及 AsA/DHA 比率, 且这一反应成为 GSH 的主要消耗途径^[31], 试验结果中 DHAR 始终保持较高活性一定程度上可以证明这一观点; 其次, 三角梅的膜质遭受较大程度的损伤引发电解质渗漏, 进而导致 GSH 与 GSSG 含量的同步下跌也是引起这一情况的重要原因。由此可知, 三角梅在低温下, 可以通过上调 GR、DHAR 的活性, 促进 AsA 转变为 DHA 反应进行, 从而加速 AsA-GSH 循环以应对低温胁迫。

4 结论

(1) 4 °C 低温对三角梅的光合作用产生一定的抑制, 且随着胁迫时间的延长而不断加剧。胁迫 21 天后, 百变、热火、宫粉三角梅体内的 qP 、 F_m 、 F_v/F_m 、ETR 相比于 0 天时均显著下降($p < 0.05$), 最大降幅分别达 27.55%, 52.33%, 64.05%, 57.41%, 说明长时间的低温胁迫导致三角梅叶片 PSII 系统受损, 光能利用率低。

(2) 低温胁迫不仅导致三角梅体内的 ROS 含量增加, 同时也导致三角梅机体清除 ROS 的速率受到限制。低温胁迫后, 各三角梅品种 O_2^- 产生速率及 H_2O_2 含量均大幅提升, 宫粉三角梅的 SOD、POD、

CAT 酶活性分别下降 141.38%, 72.91%, 79.76%, 且三角梅体内 MDA 累积, 表明低温胁迫对不同品种三角梅均产生不同程度的损伤, 且该损伤超过三角梅自身调节能力。

(3) 3 个品种三角梅的 AsA/DHA、GSH/GSSG 比率在 4 °C 低温下均出现显著提高 ($p < 0.05$), 相关酶活性也检测到明显上升, 如 21 天时 GR 酶活性相比 0 天增强 180.91%, 在低温胁迫整个周期中, 整个循环仍然保持相对活跃的状态, 证明该循环在逆境下三角梅抗氧化过程中占据重要地位。

(4) 上述结果进一步验证低温对植物产生不同程度的损伤, 阐明植物在应对低温响应时会通过增加热耗散、上调抗氧化体系活力、积累渗透调节物质等方式以减轻受损, 也为深入探明缓解低温胁迫及今后相关逆境修复工作的开展奠定基础。

参考文献:

- [1] WEN Y, QIN D W, LENG B, et al. The physiological cold tolerance of warm-climate plants is correlated with their latitudinal range limit[J]. *Biology Letters*, 2018, 14(8): e20180277.
- [2] HOU Y Y, LI Z Y, ZHENG Y H, et al. Effects of CaCl_2 treatment alleviates chilling injury of loquat fruit (*Eriobotrya japonica*) by modulating ROS homeostasis[J]. *Foods*, 2021, 10(7): e1662.
- [3] 钟华珍. 三角梅在厦门市城市园林造景中的应用[J]. *南方农业*, 2019, 13(26): 52-54.
ZHONG H Z. Application of triangle plum in Xiamen City garden design[J]. *South China Agriculture*, 2019, 13(26): 52-54.
- [4] ABARCA-VARGAS R, PETRICEVICH V L. *Bougainvillea* genus: A review on phytochemistry, pharmacology, and toxicology[J]. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine eCAM*, 2018, 24: e9070927.
- [5] 黄涛, 祝遵凌. 三角梅属植物的资源及应用研究进展[J]. *分子植物育种*, 2023, 21(10): 3439-3449.
HUANG T, ZHU Z L. Research progress on resources and application of *Bougainvillea* [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2023, 21(10): 3439-3449.
- [6] 马若晨, 乔鑫, 刘秀丽. 4 个三角梅品种的耐寒性评价[J]. *分子植物育种*, 2021, 19(2): 687-696.
MA R C, QIAO X, LIU X L. Evaluation of cold resistance of four cultivars *Bougainvillea* [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2021, 19(2): 687-696.
- [7] ADHIKARI L, BARAL R, PAUDEL D, et al. Cold stress in plants: Strategies to improve cold tolerance in forage species[J]. *Plant Stress*, 2022, 4: e100081.
- [8] 李红玉, 王雅聪, 夏方山, 等. 燕麦种胚细胞和线粒体 AsA-GSH 循环对外源 H_2O_2 引发的响应[J]. *草地学报*, 2023, 31(4): 1064-1070.
- LI H Y, WANG Y C, XIA F S, et al. Response of AsA-GSH cycles to exogenous H_2O_2 priming in the embryonic cells and mitochondria of oat seeds[J]. *Acta Agraria Sinica*, 2023, 31(4): 1064-1070.
- [9] PENG X, ZHANG Y N, WAN C P, et al. Antofine triggers the resistance against *Penicillium italicum* in ponkan fruit by driving AsA-GSH cycle and ROS-scavenging system [J]. *Frontiers in Microbiology*, 2022, 13: e874430.
- [10] PATTANAYAK A, PFUKREI K. Aluminium toxicity tolerance in crop plants: Present status of research[J]. *African Journal of Biotechnology*, 2013, 12(24): 3752-3757.
- [11] 李小芳, 张志良. 植物生理学实验指导 [M]. 5 版. 北京: 高等教育出版社, 2016.
LI X F, ZHANG Z L. *Plant physiology experimental guide* [M]. Version 5. Beijing: Higher Education Press, 2016.
- [12] CHEN D M, CHEN D Q, XUE R R, et al. Effects of boron, silicon and their interactions on cadmium accumulation and toxicity in rice plants[J]. *Journal of Hazardous Materials*, 2019, 367: 447-455.
- [13] JAMBUNATHAN N. Determination and detection of reactive oxygen species (ROS), lipid peroxidation, and electrolyte leakage in plants[J]. *Methods in Molecular Biology*, 2010, 639: 292-298.
- [14] 卞能飞, 童飞, 巩佳莉, 等. 花生籽仁中蔗糖含量近红外预测群体模型的建立及在突变体筛选中的应用[J]. *核农学报*, 2022, 36(2): 251-258.
BIAN N F, TONG F, GONG J L, et al. Establishment of near infrared spectroscopy model for predicting sucrose content of peanut seed and application in mutants selection [J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2022, 36(2): 251-258.
- [15] 周振祥, 赵博, 王唯先, 等. 不同前处理对测定甜高粱茎秆汁液 3 种糖含量的影响[J]. *草业科学*, 2022, 39(5): 940-948.
ZHOU Z X, ZHAO B, WANG W X, et al. Determination of three soluble sugars in stem juice of sweet sorghum by anthrone colorimetry[J]. *Pratacultural Science*, 2022, 39(5): 940-948.
- [16] 邹仁杰, 田野, 赵熙明, 等. 银纳米团簇的过氧化物模拟酶性质及应用[J]. *黑龙江大学自然科学学报*, 2022, 39(4): 448-454.
ZOU R J, TIAN Y, ZHAO X M, et al. Peroxidase mimetic enzyme properties of silver nanoclusters and their application[J]. *Journal of Natural Science of Heilongjiang University*, 2022, 39(4): 448-454.
- [17] YAO D Y, GONZALES-VIGIL E, MANSFIELD S D. Arabidopsis sucrose synthase localization indicates a primary role in sucrose translocation in phloem[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2020, 71(6): 1858-1869.

- [18] DUAN Y K, YANG L, ZHU H J, et al. Structure and expression analysis of sucrose phosphate synthase, sucrose synthase and invertase gene families in *Solanum lycopersicum* [J]. International Journal of Molecular Sciences, 2021, 22(9): e4698.
- [19] 王荣荣, 王海琪, 蒋桂英, 等. 2 个不同抗旱性小麦品种耗水特征及根系生理特性对开花期干旱的响应[J]. 水土保持学报, 2022, 36(4): 253-264.
- WANG R R, WANG H Q, JIANG G Y, et al. Response of water consumption and root physiological characteristics of two different drought-tolerant wheat varieties to anthesis stage drought[J]. Journal of Soil and Water Conservation, 2022, 36(4): 253-264.
- [20] GULLO G, DATTOLA A, VONELLA V, et al. Effects of two reflective materials on gas exchange, yield, and fruit quality of sweet orange tree *Citrus sinensis* (L.) Osb [J]. European Journal of Agronomy, 2020, 118: e126071.
- [21] 陈斐, 闫霜, 王鹤龄, 等. 不同水分胁迫下的春小麦叶片气体交换参数和水分利用效率研究[J]. 干旱区研究, 2021, 38(3): 821-832.
- CHEN F, YAN S, WANG H L, et al. Study on gas exchange parameters and water use efficiency of spring wheat leaves under different levels of water stress[J]. Arid Zone Research, 2021, 38(3): 821-832.
- [22] 裴斌, 张光灿, 张淑勇, 等. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(5): 1386-1396.
- PEI B, ZHANG G C, ZHANG S Y, et al. Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedlings[J]. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(5): 1386-1396.
- [23] 伍成厚, 余铭杰, 温志, 等. 低温胁迫对 4 个三角梅品种叶绿素荧光参数的影响[J]. 湖南农业科学, 2022(8): 21-24.
- WU C H, YU M J, WEN Z, et al. Effects of low temperature stress on chlorophyll fluorescence parameters of *Bougainvillea* spp. four cultivars[J]. Hunan Agricultural Sciences, 2022(8): 21-24.
- [24] 胡雪华, 刘宁宁, 陶慧敏, 等. 低温胁迫对番茄幼苗不同叶龄叶片叶绿素荧光成像特性的影响[J]. 中国农业科学, 2022, 55(24): 4969-4980.
- HU X H, LIU N N, TAO H M, et al. Effects of chilling on chlorophyll fluorescence imaging characteristics of leaves with different leaf ages in tomato seedlings[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2022, 55(24): 4969-4980.
- [25] 杨德光, 马月, 刘永玺, 等. 低温胁迫下外源 CaCl_2 对玉米种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 玉米科学, 2018, 26(3): 83-88.
- YANG D G, MA Y, LIU Y X, et al. Effects of exogenous CaCl_2 on maize seed germination and seedling growth under low temperature stress[J]. Journal of Maize Science, 2018, 26(3): 83-88.
- [26] 王国莉, 郭振飞. 低温对水稻不同耐冷品种幼苗光合速率和叶绿素荧光参数的影响[J]. 中国水稻科学, 2005, 19(4): 381-383.
- WANG G L, GUO Z F. Effects of chilling stress on photosynthetic rate and the parameters of chlorophyll fluorescence in two rice varieties differing in sensitivity[J]. Chinese Journal of Rice Science, 2005, 19(4): 381-383.
- [27] 邢海盈. 低温胁迫下三角梅的生理变化及其调控机理的研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2013.
- XING H Y. Physiological changes of *Bougainvillea spectabilis* and its regulatory mechanism under cold stress[D]. Fuzhou: Fujian Agriculture and Forestry University, 2013.
- [28] BATISTA-SANTOS P, LIDON F C, FORTUNATO A, et al. The impact of cold on photosynthesis in genotypes of *Coffea* spp.: Photosystem sensitivity, photoprotective mechanisms and gene expression[J]. Journal of Plant Physiology, 2011, 168(8): 792-806.
- [29] TANG M Q, LI R, CHEN P. Exogenous glutathione can alleviate chromium toxicity in kenaf by activating antioxidant system and regulating DNA methylation[J]. Chemosphere, 2023, 337: e139305.
- [30] 吴锦程, 陈建琴, 梁杰, 等. 外源一氧化氮对低温胁迫下枇杷叶片 AsA-GSH 循环的影响[J]. 应用生态学报, 2009, 20(6): 1395-1400.
- WU J C, CHEN J Q, LIANG J, et al. Effects of exogenous NO on ascorbate-glutathione cycle in loquat leaves under low temperature stress[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2009, 20(6): 1395-1400.
- [31] 汪宽鸿, 祝彪, 朱祝军. GSH/GSSG 在植物应对非生物胁迫中的作用综述[J]. 园艺学报, 2021, 48(4): 647-660.
- WANG K H, ZHU B, ZHU Z J. Review of the role of GSH/GSSG in plant abiotic stress response[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2021, 48(4): 647-660.