

高温强光胁迫下外源钙对甜椒(*Capsicum frutescens* L.)幼苗光合生理特性的影响

孙克香^{1,2}, 杨莎², 郭峰², 刘翠敏³, 孟静静², 胡春梅^{1,*}, 李新国^{2,*}

¹南京农业大学园艺学院, 南京210095; ²山东省农业科学院生物技术研究中心, 山东省作物遗传改良与生态生理重点实验室, 济南250100; ³中国科学院遗传与发育生物学研究所, 北京 100101

摘要: 为探讨钙(Ca^{2+})对甜椒幼苗生长的影响, 以甜椒品系156为试材, 分别喷施清水(对照)、 $5 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ (T5)和 $10 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 (T10), 研究了高温($37 \text{ }^\circ\text{C}$)强光($1\ 200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)胁迫下甜椒幼苗叶片光合作用及叶片中活性氧(ROS)清除酶活性的变化。结果表明, 高温强光胁迫条件下, 与对照植株相比, 外源施钙可维持较高的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)及较低的胞间 CO_2 浓度(C_i)。甜椒幼苗功能叶在高温强光胁迫处理后, T5和T10叶片的1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)活性及叶片PSII最大光化学效率(F_v/F_m)较高, 表明 Ca^{2+} 有利于减轻胁迫条件下甜椒幼苗叶片的光抑制现象。另外, 高温强光胁迫条件下, 植株叶片活性氧清除酶活性和可溶性蛋白含量明显增加, 且 Ca^{2+} 处理(T5和T10)的植株高于对照植株, 丙二醛(MDA)含量和相对电导率则明显低于对照, 这些结果均表明胁迫条件下外源施钙可以通过提高幼苗叶片ROS清除酶活性和渗透调节物质含量来保护光系统反应中心, 从而减轻外界胁迫对植物的伤害。

关键词: 钙; 高温; 强光; 甜椒; 光合作用

Effects of Exogenous Calcium on Photosynthetic Characteristics of Sweet Pepper (*Capsicum frutescens* L.) Seedlings

SUN Ke-Xiang^{1,2}, YANG Sha², GUO Feng², LIU Cui-Min³, MENG Jing-Jing², HU Chun-Mei^{1,*}, LI Xin-Guo^{2,*}

¹College of Horticulture of Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; ²Shandong Provincial Key Laboratory of Crop Genetic Improvement, Ecology and Physiology, Biotechnology Research Center, Shandong Academy of Agricultural Sciences, Jinan 250100, China; ³Institute of Genetics and Developmental Biology, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: In order to investigate the effects of calcium (Ca^{2+}) on growth of sweet pepper seedlings, sweet pepper line 156 was used as materials which were cultured with water (control), $5 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ (T5) and $10 \text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ CaCl_2 (T10), respectively. In the present work, the photosynthesis and the activity of reactive oxygen species (ROS) scavenging enzymes in sweet pepper seedlings were studied. Relative to control, Ca^{2+} -applied seedlings kept higher net photosynthetic rate (P_n), higher stomatal conductance (G_s), higher transpiration rate (T_r), and lower intercellular CO_2 concentration (C_i). When functional leaves were exposed to high temperature ($37 \text{ }^\circ\text{C}$) and high irradiance ($1\ 200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), T5 and T10 seedlings had higher ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) activity and higher maximal photochemical efficiency of photosystem II (PSII) (F_v/F_m), indicating that Ca^{2+} could help to alleviate photoinhibition of sweet pepper seedlings under stress. Additionally, the activity of ROS scavenging enzymes and the soluble protein content were higher in T5 and T10 seedling leaves than in control seedlings, simultaneously, the content of malonaldehyde (MDA) and relative electric conductivity were lower in T5 and T10 seedling leaves. These results indicated that exogenous Ca^{2+} could alleviate the damage of environmental stress to photosynthetic reaction centers of sweet pepper leaves by improving the activity of ROS scavenging enzymes and the contents of some osmoregulation substances.

Key words: calcium; high temperature; high irradiance; sweet pepper; photosynthesis

收稿 2014-12-18 修定 2015-01-29

资助 国家科技支撑计划(2014BAD11B04)、山东省农业重大应用技术创新课题、山东省自主创新成果转化重大专项(2012ZHXX-IA0418)、山东省自然科学基金项目(ZR2011CQ042)、山东省农业科学院科技创新重点项目(2014CXZ06-6)和现代农业产业技术体系建设专项资金资助(CARS-14)。

* 共同通讯作者(E-mail: lixinguo@tom.com, Tel: 0531-83179047; E-mail: jijhcm@njau.edu.cn, Tel: 025-84395756)。

甜椒是一种重要的茄果类蔬菜, 因其果实营养丰富, 特别是维生素C含量为各种蔬菜之冠深受到人们的喜爱。近年来甜椒栽培面积不断扩大, 在亚洲、欧洲、中南美洲都有广泛种植(吴韩英等2001)。在中国, 甜椒已成为设施栽培的主要作物之一(Oyaert等1999), 因此提高甜椒的品质与产量成为迫切需要解决的问题。

温度是影响植物产量的重要因素之一(Castoria等2003; Liu等2011)。夏季经常遭遇高温天气, 收获前发生高温明显降低生物产量(Ippolito和Nigro 2000)。而自然条件下高温往往伴随强光, 二者造成的共同胁迫成为限制植物整个生命过程的主要逆境因素之一。发生高温强光胁迫时光合机构所吸收的光能不能被及时消耗, 造成光能过剩, 在这种情况下, 越来越多的电子就会通过光合作用的电子传递链传递到 O_2 , 通过Mehler反应形成活性氧(ROS) (Asada 2006), 一定水平的ROS是植物正常生理过程所必需的(张子山等2013)。但是, 极端温度等环境胁迫可以导致ROS的大量产生, 如果ROS产生速率超过其降解速率, 植物体内ROS产生和清除的动态平衡被打破, 过量的ROS便会攻击蛋白质、核酸、脂类等生物大分子引起光合机构氧化损伤(Mubarakshina等2010)。Rubisco是所有光合生物进行光合碳同化的关键酶, 在大部分真核生物和部分原核生物中均有报道(Kawashima和Wildman 1970)。它同时参与光合作用和光呼吸两个生理过程, 调节两者之间的关系。而且, Rubisco也是目前唯一发现的核基因编码的小亚基和叶绿体基因编码的大亚基共同组装的全酶。有研究指出PSII和RuBP羧化酶是主要的热敏感位点, 高温胁迫会引起Rubisco活性下降(薛伟等2011), 并且高温胁迫条件下Rubisco会被ROS降解(Roulin和Feller 1998)。为适应环境变化, 植物通过不同的信号网络共同作用以形成适当的细胞反应。

钙元素(Ca)是植物生长发育过程必需的营养元素之一, 可参与植物从种子萌发、生长分化、形态建成到开花结果等全过程。 Ca^{2+} 被认为对于维持质膜结构的稳定性和功能方面具有重要作用, 并能够提高植物抗逆境胁迫的能力(朱晓军等2004)。有研究表明 Ca^{2+} 可以缓解胁迫条件下活性氧对光合机构的伤害, 维持PSII的开放程度, 保持较高的光合能力和PSII光化学转换能力(Tan等

2011)。除此之外, 外源施钙可以提高盐胁迫条件下水稻中核酮糖-1,5-二磷酸(Rubp)羧化酶的活性, 缓解植物光合特性因逆境胁迫遭受的伤害(戴高兴等2003)。前期研究主要集中在在高温、低温、盐胁迫等单因素胁迫下钙对植物的影响, 而在高温强光双因素交叉胁迫下钙对于甜椒光合系统、抗氧化系统及Rubisco酶活性的影响还未见报道。本试验采用甜椒幼苗为供试材料, 试图探讨不同 Ca^{2+} 浓度对高温强光胁迫下甜椒幼苗光合生理特性以及相关的保护机制, 为甜椒生产中采取抗逆应变技术提供理论依据。

材料与方法

1 试材与处理

试验以甜椒(*Capsicum frutescens* L.)新品系156(由山东农业大学园艺学院魏佑营教授提供)种子为材料。挑选整齐一致饱满的甜椒种子在无菌操作台上经消毒清洗种到MS培养基中, 放置组培间(培养条件: 温度 $22\text{ }^{\circ}\text{C}$, 光强 $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 昼/夜=13 h/11 h)预培养10 d, 从中挑选整齐长势一致的幼苗再转移到基质中(培养条件: 温度 $22\text{ }^{\circ}\text{C}$, 光强 $500\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 昼/夜=13 h/11 h)培养10 d, 待长至23 d时, 分别喷施清水(对照)、 $5\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{CaCl}_2$ (T5)、 $10\ \text{mmol}\cdot\text{L}^{-1}\ \text{CaCl}_2$ (T10)。长至3 d时, 选取生长一致的甜椒幼苗为材料进行高温强光胁迫处理: 将倒三叶叶片悬浮于 $37\text{ }^{\circ}\text{C}$ 与培养溶液浓度一致的溶液上, 上方罩有带有隔热水槽, 对其进行强光处理, 光照强度为 $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

2 测定方法

2.1 光合作用参数测定

用便携式光合速率测定仪(Li2Cor6400型, 美国Li2Cor公司)测定生长点下第3片完全展开功能叶的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间二氧化碳浓度(C_i)、蒸腾速率(T_r)。采用高温强光胁迫, 其中光量子通量密度(PFD)为 $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 叶室温度为 $37\text{ }^{\circ}\text{C}$, CO_2 气体采自相对稳定的室外3~4 m的空中, 浓度为 $395\ \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{mol}^{-1}$ 。

2.2 叶绿素荧光测定

用植物效率分析仪(PEA SENIOR, Hansatech, 英国)测定PSII最大光化学效率(F_v/F_m) (van Kooten和Snel 1990), 处理之前材料暗适应2 h以上, 每个处理选取30个叶片作为重复, 胁迫过程中测定时

暗适应5 min后进行测定。 $F_v/F_m = (F_m - F_o)/F_m$, 其中 F_o 为初始荧光, F_m 为最大荧光, F_v 为可变荧光。 $V_k = (F_{300} - F_o)/(F_m - F_o)$ 为相对荧光, 表示在300 μ s时 Q_A 的还原程度。

2.3 酶活性测定

超氧化物歧化酶(SOD)活性采用Giannopolitis和Ries (1977)方法测定, 过氧化物酶(POD)活性按曾韶西等(1997)的方法测定, 过氧化物酶(CAT)活性的测定参见Aebi (1984)。

2.4 丙二醛(MDA)和质膜透性测定

MDA含量测定采用硫代巴比妥酸法测定(Health和Packer 1986)。

2.5 Rubisco活性测定

0.2 g叶片, 液氮冷冻后, 加入0.6 mL提取液[含有1 mmol·L⁻¹ PMSF, 5 mmol·L⁻¹ DTT, 2% (W/V)不溶性PVPP]研磨, 在15 000×g离心5 min, 取上清液。重复上一操作步骤。取一份1×复性分析缓冲液。准备¹⁴C混合样品, 每个离心管中加入10 μ L ¹⁴C混合液[3 μ L 1 mol·L⁻¹ NaHCO₃, 1 μ L MgCl₂, 2 μ L测定缓冲液(50 mmol·L⁻¹ Tris-HCl, pH7.6, 20 mmol·L⁻¹ MgCl₂, 20 mmol·L⁻¹ NaHCO₃, 0.2 mmol·L⁻¹ EDTA, 4 μ L NaH¹⁴CO₃)。间隔10 s后, 加入5 μ L 25 mmol·L⁻¹ RuBP, 室温计时反应10 min。反应10 s, 加入10 μ L乙酸终止反应。打开离心管盖, 将离心管放入金属恒温器(95 °C)至干(约45~50 min)。加入100 μ L ddH₂O, 混匀。加入1 mL闪烁液, 混匀, 反应1 min。将最后离心管转移到闪烁仪, 读数。

2.6 可溶性蛋白含量测定

采用考马斯亮蓝法测定叶片中可溶性蛋白含量(李合生2000)。

2.7 电导率(REC)测定

参考Campos和Thi (1997)的方法进行测定。

3 数据处理与方法

所有数据分析采用Sigmaplot 10.0软件分析作图。

实验结果

1 高温强光胁迫下Ca²⁺对甜椒幼苗叶片光合参数的影响

首先选取施钙浓度较高的株系T10研究钙对

光合参数的影响, 与对照植株相比较后研究高温强光胁迫条件下, 外源施钙是否会对甜椒幼苗叶片光合参数产生影响。结果表明, 高温(37 °C)强光(1 200 μ mol·m⁻²·s⁻¹)胁迫处理后Ca²⁺处理甜椒幼苗(T10)叶片 P_n 是对照的157.16%。在胁迫过程中 T_r 和 G_s 值均逐渐增加, 施钙植株T10中 G_s 和 T_r 要高于对照组; 施钙组的 C_i 有轻微下降趋势(图1)。

2 高温强光胁迫下Ca²⁺对甜椒幼苗叶片光抑制的影响

PSII供体侧受到逆境伤害时, 经过极短的时间(在J点之前)叶绿素荧光强度就会上升, 出现K相(照光后大约300 μ s的特征位点), 多相荧光OJIP变为OKJIP。研究表明, K点的出现是由于水裂解系统被抑制和 Q_A 之前受体侧的部分被抑制所造成的, 在此抑制过程中, 受伤害的是放氧复合体(oxygen-evolving complex, OEC), 所以K点可以作为OEC受伤害的一个特殊标记(李鹏民等2005)。

F_v/F_m 可以作为衡量PSII光抑制程度的指标。如图2-A所示, 高温强光处理短时间(2 h)内 F_v/F_m 差异不大。随着处理时间延长, 对照、T5和T10叶片的 F_v/F_m 均明显下降, 三者的下降幅度分别为51.1%、37.7%和31.7%(图2-A)。

随着胁迫时间延长三种处理植株 V_k 值不断升高, 且在整个胁迫过程中三种处理的 V_k 值没有明显差异(图2-B)。

3 高温强光胁迫下Ca²⁺对甜椒幼苗叶片质膜透性的影响

MDA是植物受到逆境胁迫时膜脂过氧化作用的最终产物, 其含量的高低反映ROS对植物细胞膜伤害的程度。在高温强光胁迫条件下, 三种处理的MDA含量均明显增加, 但T5和T10的MDA含量在整个胁迫过程均低于对照。胁迫6 h后, T5和T10的MDA含量分别为对照的90.8%和76.6%(图3-A), 说明外源Ca²⁺显著降低甜椒幼苗叶片的质膜透性, 使细胞膜的离子渗透减少, 保护了细胞膜结构的完整性。

植物在遭受高温强光逆境胁迫时, 细胞生物膜容易受到损伤, 膜透性增大, 膜内内含物质外渗, 导致相对电导率增加, 可以反应出生物膜受逆境胁迫伤害程度。随着胁迫时间延长, 对照的相对电导率(REC)也随着升高, 说明在逆境胁迫下甜椒

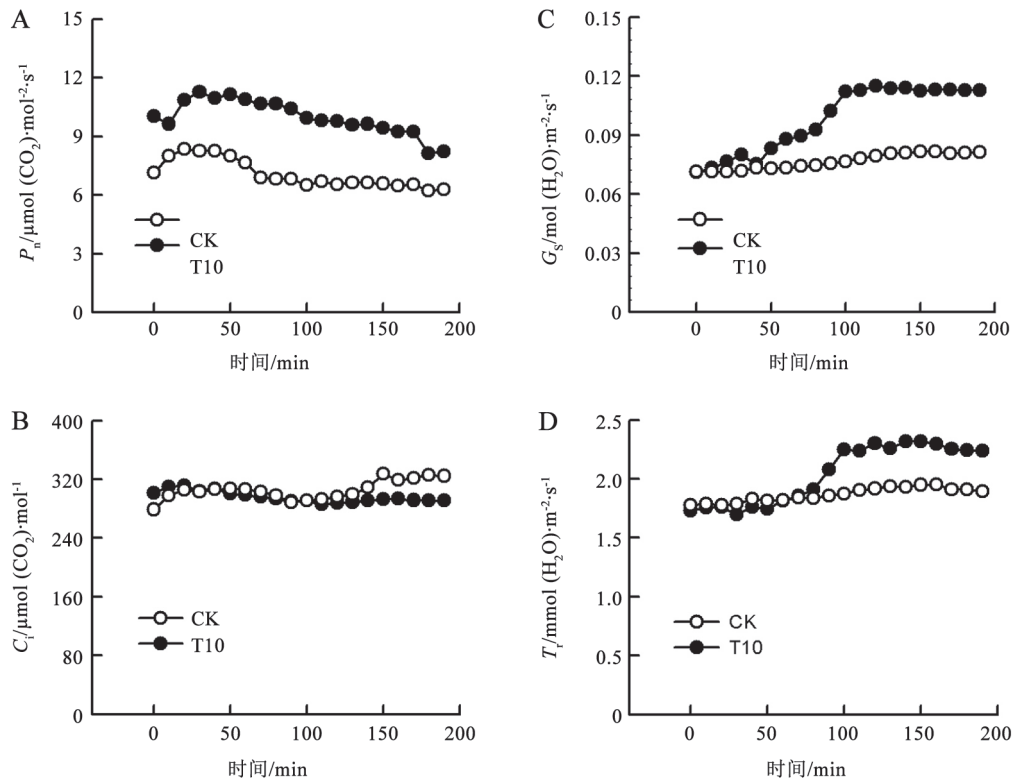


图1 高温(37 °C)强光(1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)胁迫下外源钙(Ca^{2+})对甜椒幼苗叶片光合参数的影响

Fig.1 Effects of exogenous Ca^{2+} on photosynthetic parameters of sweet pepper seedlings under high temperature (37 °C) and high irradiance (1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)

A: 净光合速率(P_n); B: 胞间 CO_2 浓度(C_i); C: 气孔导度(G_s); D: 蒸腾速率(T_r).

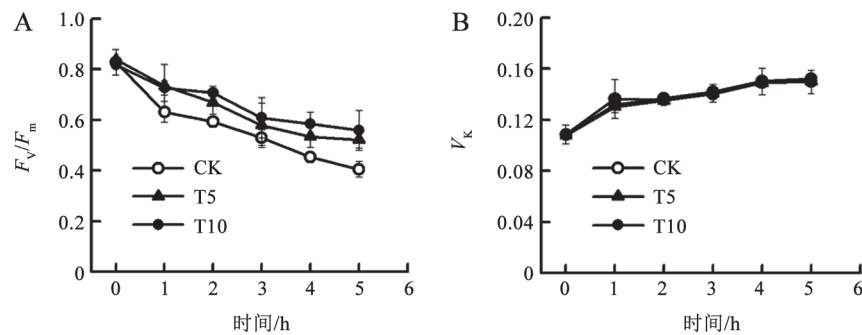


图2 高温(37 °C)强光(1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)胁迫下外源钙(Ca^{2+})对甜椒幼苗叶片最大光化学效率(F_v/F_m) (A)和相对荧光(V_r) (B)的影响

Fig.2 Effects of exogenous Ca^{2+} on maximal photochemical efficiency of PSII (F_v/F_m) (A) and relative fluorescence (V_r) (B) of sweet pepper seedlings under high temperature (37 °C) and high irradiance (1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)

图中数据为平均数 \pm 标准差, 图3~5同此。

幼苗生物膜遭受了损伤。正常培养条件下, 对照、T5和T10的REC没有明显差异, 当遭受高温强光胁迫时, 三种处理的REC均会明显升高, 但T5和T10的REC明显低于对照, 且T10的最低。在胁迫3和6 h时, T10的相对电导率仅为对照的71.2%和

76.59% (图3-B)。

4 高温强光胁迫下 Ca^{2+} 对甜椒幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

超氧化物歧化酶(SOD)是植物体内抗氧化系统极为重要的保护酶, 可快速将 O_2^- 歧化成 H_2O_2 和

O₂ 在保护酶系中处于核心地位(Genty和Harbinson 1996)。高温强光胁迫下, T5和T10甜椒幼苗的SOD(图4-A)、POD(图4-B)和CAT(图4-C)活性均明显高于对照, 结果表明外源Ca²⁺能提高甜椒幼苗活性氧清除酶的活性。

5 高温强光胁迫下Ca²⁺对甜椒幼苗叶片Rubisco活性和可溶性蛋白含量的影响

图5-A表明, 在未受到逆境胁迫前, 对照组、T5和T10的Rubisco活性无明显差异, 高温(37 °C)强光(1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹)胁迫处理后, 所测株系Rubisco活性均逐渐下降。处理3 h时, 施钙植株Rubisco活性高于对照组。处理6 h后, 施钙植株的Rubisco活性下降幅度均小于对照组, 施钙浓度较高的T10维持相对较高的Rubisco活性。说明在高温强光逆境条件下, 外源施钙可以明显改善因逆境胁迫导致的Rubisco活性降低。

细胞中可溶性蛋白是植物代谢的主要调控和

促进物质, 其含量的变化从一个方面反映了植物合成和代谢的能力。正常培养条件下, 喷施外源Ca²⁺对甜椒幼苗叶片可溶性蛋白质含量无显著影响(图5-B)。高温强光胁迫后, T5和T10植株叶片的可溶性蛋白含量较对照处理均有所提高, 胁迫3 h时, T5和T10的可溶性蛋白含量分别是对照的108.9%和111.25%。胁迫6 h后, T5和T10的可溶性蛋白分别是对照的102%和109.8%。

讨 论

钙离子作为胞内的第二信使, 在植物对各种逆境信号的转导中起着重要作用(Gilroy和Trewavas 2001)。短期喷施氯化钙能明显增强酿酒酵母耐热性(Fedoseeva等2010), 同时外源施钙能明显改善逆境花生胁迫下光抑制现象, 加快植物类囊体膜蛋白LHCII、D₁、D₂的修复速率(Yang等2014), 从而保护植物光系统。在本研究中, 外源施

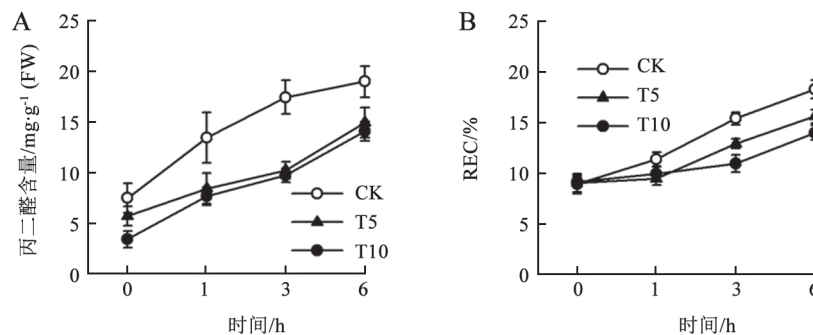


图3 高温(37 °C)强光(1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹)胁迫下外源钙(Ca²⁺)对甜椒幼苗叶片丙二醛(MDA)含量(A)和相对电导率(B)的影响
Fig.3 Effects of exogenous Ca²⁺ on the content of malonaldehyde (MDA) (A) and relative electric conductivity (REC) (B) of seedlings under high temperature (37 °C) and high irradiance (1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹)

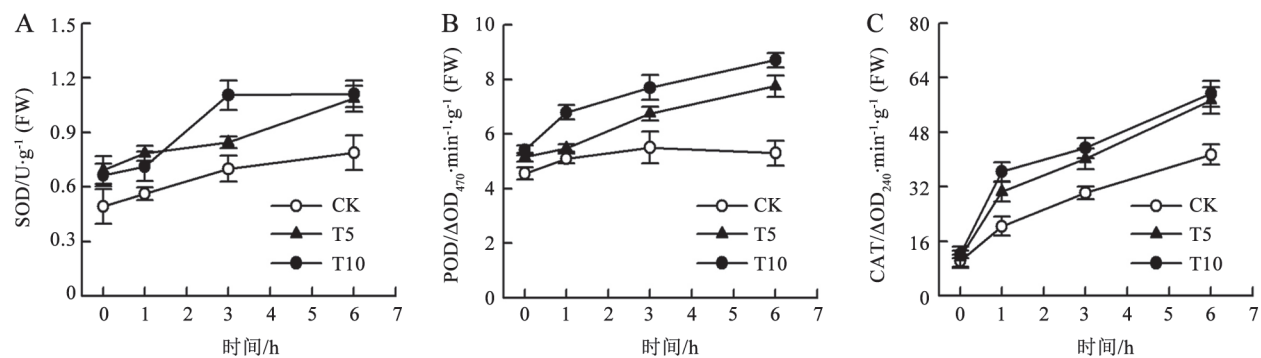


图4 高温(37 °C)强光(1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹)胁迫下外源钙(Ca²⁺)对甜椒幼苗叶片SOD (A)、POD (B)和CAT (C)活性的影响
Fig.4 Effects of exogenous Ca²⁺ on the activity of SOD (A), POD (B) and CAT (C) of seedlings under high temperature (37 °C) and high irradiance (1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹)

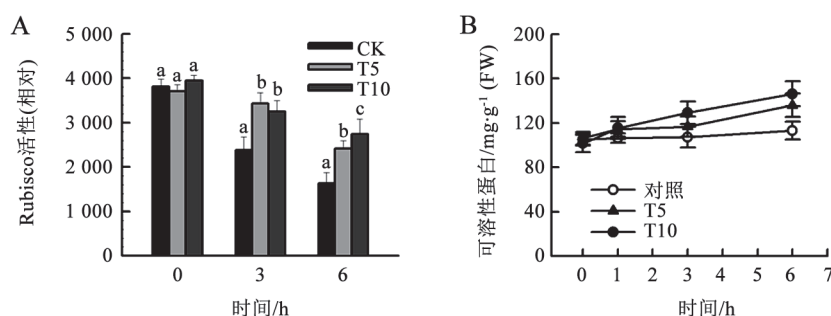


图5 高温(37 °C)强光(1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)胁迫下外源钙(Ca^{2+})对甜椒幼苗叶片Rubisco活性(A)和可溶性蛋白含量(B)的影响, Fig.5 Effects of exogenous Ca^{2+} on Rubisco enzyme activity (A) and the content of soluble protein (B) in sweet pepper seedlings under high temperature (37 °C) and high irradiance (1 200 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
柱上不同的小写字母表示同一处理时间不同处理间有显著差异($P<0.05$)。

钙的甜椒叶片 P_n 下降幅度较小,非气孔限制现象较轻(图1),这种非气孔限制因素很可能与高温强光胁迫下Rubisco酶活性有关。已有研究证明外源喷施化学物质能调节植物叶片叶绿体光化学反应和Rubisco活性,并同时影响叶片的净光合作用速率(Pessarakli 2005; Jordan等2001; Yakushevskaya等2001)。Rubisco酶可利用光反应电子传递提供的同化力将进入叶绿体的 CO_2 最终还原为有机碳。在高温和强光胁迫下甜椒幼苗叶片的气孔导度受到明显影响,由于Rubisco活性下降仍不能充分利用细胞间隙 CO_2 ,故其 C_i 略高(图1-B)。

当甜椒幼苗发生高温强光胁迫下,甜椒叶片发生了明显的光抑制,且随胁迫时间延长抑制程度加重(图2-A)。荧光诱导曲线K点通常用来反映放氧复合体(OEC)的完整性,高温强光胁迫后三种不同处理K点的荧光值均出现上升且没有差异,说明甜椒OEC对高温强光胁迫比较敏感,无论有无 Ca^{2+} 存在,甜椒OEC都会受到伤害,但施 Ca^{2+} 处理后不会改变其受伤害的程度(图2-B)。然而与对照植株相比,外施 Ca^{2+} 能明显降低膜脂过氧化程度(图3-A)和膜透性(图3-B),这很可能与外施 Ca^{2+} 对活性氧清除途径相关酶活性的具有保护作用有关(王芳等2015)。宋纯鹏等(1992)用电子顺磁共振的方法研究不同浓度 Ca^{2+} 下叶绿体中 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 的产生、膜的流动性和ACC向乙烯的转化,结果表明将高浓度 Ca^{2+} (0.1 $\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$)直接加到叶绿体反应体系后叶绿体中 $\text{O}_2^{\cdot-}$ 产量下降,膜的伤害减轻。

高温强光胁迫对植物的伤害是多方面的,能干扰植物细胞活性氧产生与消除之间的平衡(Mit-

ler 2002; 水德聚等2012)。正常条件下,植物本身活性氧产生与活性氧清除系统保持平衡,但当植株长期处于胁迫环境时,产生的活性氧就会超出活性氧清除系统的清除能力,从而积累活性氧,产生氧化伤害。本研究表明,高温强光胁迫下 Ca^{2+} 提高了甜椒叶片中SOD、POD、CAT等活性氧清除酶活性(图4),有效地降低了活性氧积累所引起的伤害,对PSII反应中心起到保护作用;同时外施 Ca^{2+} 促进渗透调节物质的增加(图5),在一定程度上可降低细胞渗透势和水势,对生物膜系统也起到了较好的保护作用,增强植物自身适应逆境的能力。

参考文献

- 戴高兴,彭克勤,皮灿辉(2003). 钙对植物耐盐性的影响. 中国农学通报, 19 (2): 97~101
- 李合生(2000). 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社, 134~161
- 李鹏民,高辉远, Strasser RJ (2005). 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用. 植物生理与分子生物学学报, 31: 559~566
- 水德聚,石瑜,曹亮亮,杨涛,汪炳良(2012). 外源水杨酸预处理对高温胁迫下白菜耐热性和光合特性的影响. 植物生理学报, 48 (4): 386~392
- 宋纯鹏,梅慧生,储钟稀,程艳丽(1992). Ca^{2+} 对叶绿体中超氧化物自由基产生以及由ACC形成乙烯的影响. 植物生理学报, 18 (1): 55~62
- 王芳,杨莎,郭峰,孟静静,李新国,万书波,孟庆伟(2015). 钙对花生(*Arachis hypogaea* L.)幼苗生长、活性氧积累和光抑制程度的影响. 生态学报, doi: 10.5846/stxb201305070965
- 吴韩英,寿森炎,朱祝军,杨信廷(2001). 高温胁迫对甜椒光合作用和叶绿素荧光的影响. 园艺学报, 28 (6): 517~521
- 薛伟,李向义,林丽莎,王迎菊,李磊(2011). 短时间热胁迫对疏叶骆驼刺光系统II, Rubisco活性和活性氧化剂的影响. 植物生态学

- 报, 35 (4): 441~451
- 曾韶西, 王以柔, 李美如(1997). 不同胁迫预处理提高水稻幼苗抗寒性期间膜保护系统的变化比较. 植物学报, 39 (4): 308~314
- 张子山, 杨程, 高辉远(2013). 植物光系统I的低温光抑制及恢复. 植物生理学报, 49 (4): 301~308
- 朱晓军, 杨劲松, 梁永超, 娄运生, 杨晓英(2004). 盐胁迫下钙对水稻幼苗光合作用及相关生理特性的影响. 中国农业科学, 37(10): 1497~1503
- Asada K (2006). Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions. *Plant Physiol*, 141: 391~396
- Aebi H (1984). Catalase *in vitro*. *Method Enzymol*, 105: 121~126
- Campos PS, Thi ATP (1997). Effect of abscisic pretreatment on membrane leakage and lipid composition of *Vigna unguiculata* leaf discs subjected to osmotic stress. *Plant Sci*, 130: 11~18
- Castoria R, Caputo L, De Curtis F, De Cicco CV (2003). Resistance of postharvest biocontrol yeasts to oxidative stress: a possible new mechanism of action. *Phytopathology*, 93: 564~572
- Fedoseeva IV, Varakina NN, Rusaleva TM, Borovskii GB, Rikhvanov EG, Voinikov VK (2010). Effect of calcium ions on the Hsp104 synthesis and heat tolerance of *Saccharomyces cerevisiae*. *Microbiology*, 79 (2): 153~159
- Genty B, Harbinson J (1996). Regulation of light utilization for photosynthetic electron transport. In: Baker NR (ed). *Photosynthesis and the Environment*. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 67~99
- Giannopolitis CN, Ries SK (1977). Purification and quantitative relationship with water 2-soluble protein in seedling. *Plant Physiol*, 59: 315~318
- Gilroy S, Trewavas A (2001). Signal processing and transduction in plant cells: the end of the beginning? *Nat Rev Mol Cell Biol*, 2: 307~314
- Health RL, Packer L (1986). Photoperoxidation in isolated chloroplasts I. Kinetics and stoichiometry of fatty acid peroxidation. *Arch Biochem Biophys*, 125: 189~198
- Ippolito A, Nigro F (2000). Impact of preharvest application of biological control agents on postharvest diseases of fresh fruits and vegetables. *Crop Prot*, 19: 715~723
- Jordan P, Fromme P, Witt HT, Klukas O, Saenger W, Krauss N (2001). Three-dimensional structure of cyanobacterial photosystem I at 2.5 Å resolution. *Nature*, 411: 909~917
- Kawashima N, Wildman SG (1970). Fraction I protein. *Ann Rev Plant Physiol*, 21: 325~358
- Liu J, Wisniewski M, Droby S, Tian S, Hershkovitz V, Tworkoski T (2011). Effect of heat shock treatment on stress tolerance and biocontrol efficacy of *Metschnikowia fructicola*. *FEMS Microbiol Ecol*, 76: 145~155
- Mittler R (2002) Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance. *Trends Plant Sci*, 7: 405~410
- Mubarakshina MM, Ivanov BN, Naydov IA, Hillier W, Badger MR, Krieger-Liszkay A (2010). Production and diffusion of chloroplastic H₂O₂ and its implication to signalling. *J Exp Bot*, 61: 3577~3587
- Oyaert E, Volckaert E, Debergh PC (1999). Growth of chrysanthemum under coloured plastic films with different light qualities and quantities. *Sci Hort*, 79: 195~205
- Pessaraki M (2005). *Handbook of Photosynthesis*. 2nd Edition. London: CRC Press, 169~451
- Roulin S, Feller U (1998). Dithiothreitol triggers photooxidative stress and fragmentation of the large subunit of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase in intact pea chloroplasts. *Plant Physiol Bioch*, 36 (12): 849~856
- Tan W, Meng QW, Bresticb M, Katarina O, Yang XH (2011). Photosynthesis is improved by exogenous calcium in heat-stressed tobacco plants. *J Plant Physiol*, 168: 2063~2071
- van Kooten O, Snel JFH (1990). The use of chlorophyll fluorescence nomenclature in plant stress physiology. *Photosynth Res*, 25: 147~150
- Yakushevskaya E, Jensen PE, Keegstra W, van Roon H, Scheller HV, Boekema E J, Dekker JP (2001). Super molecular organization of photosystem II and its associated light-harvesting antenna in *Arabidopsis thaliana*. *Eur J Biochem*, 268: 6020~6025
- Yang S, Wang F, Guo F, Meng JJ, Li XG, Wan SB (2014). Calcium contributes to photoprotection and repair of photosystem II in peanut leaves during heat and high irradiance. *J Integr Plant Biol*, doi: 10.1111/jipb.12249