

棉花不同耐高温品系的 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量差异及其对盛花期高温胁迫的响应

邓荏明¹,熊格生²,袁小玲³,贾菲¹,刘志^{1*}

(1. 湖南农业大学生物科学技术学院,长沙 410128;2. 湖南农业大学科学技术师范学院,长沙 410128;3. 湖南农大金农种业有限公司,长沙 410128)

摘要: 分别以耐高温、中度敏感与敏感型 3 个棉花品系为材料,分析了它们在不同发育时期叶片和花药中 SOD、POD、CAT 保护酶活性和 MDA 含量的差异及在盛花期高温胁迫下的变化。3 个品系间叶片保护酶活性在苗期和盛蕾期几乎相同,在盛花期和结铃盛期耐高温显著高于敏感类型,而耐高温棉花叶片 MDA 含量自盛蕾期起显著低于敏感类型。花药保护酶活性随生育进程而逐渐增加,耐高温棉花花药 SOD 和 POD 活性在花粉粒成熟期才显著高于敏感类型,而 CAT 活性和 MDA 含量在整个发育时期均分别显著高于和低于敏感类型材料。盛花期高温胁迫显著地抑制叶片和花药的保护酶活性,导致 MDA 含量极显著地增加,但耐高温棉花叶片和花药保护酶活性的降低和 MDA 含量的增加幅度明显少于敏感类型。

关键词: 棉花;耐高温性;SOD;POD;CAT;MDA

中图分类号:S562 **文献标识码:**A

文章编号:1002-7807(2010)03-0242-06

Differences in SOD, POD, CAT Activities and MDA Content and their Responses to High Temperature Stress at Peak Flowering Stage in Cotton Lines with Different Tolerance to High Temperature

DENG Jiang-ming¹, XIONG Ge-sheng², YUAN Xiao-ling³, JIA Fei¹, LIU Zhi^{1*}

(1. College of Bioscience and Biotechnology, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China; 2. Normal College of Science and Technology, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China; 3. Hunan Jin-nong Seed Co Ltd., Changsha, Hunan 410128, China)

Abstract: Activities of SOD, POD, CAT protective enzymes and MDA content in main-stem leaf and anther at different developmental stages and their responses to high temperature stress at peak flowering stage were analyzed comparatively using three cotton lines exhibiting tolerance, moderate sensitivity and sensitivity to high temperature in the present paper. The protective enzyme activities in main-stem leaves were nearly same among the three cotton lines at seedling and peak squaring stages, but significantly higher in tolerant line than susceptible ones at peak flowering and boll-setting stages. The MDA content was markedly lower in tolerant line than susceptible ones from peak squaring stage. Activities of protective enzymes in cotton anther increased with developmental processing, and remarkably higher SOD and POD activities in anther at the pollen maturing stage were measured in tolerant line. During the whole developmental period of anther, CAT activity was greater, while the MDA content was lower distinctly in tolerant line than susceptible ones. The protective enzyme activities were inhibited, and the MDA content increased excessively in main-stem leaves and anther of the three cotton lines under high temperature stress at the peak flowering stage. However, changes of decreasing in activities of protective enzymes and increasing in the MDA content in leaves and anther were less obviously in tolerant line than susceptible ones.

Key words: cotton; high temperature tolerance; SOD;POD; CAT; MDA

收稿日期:2009-10-10 作者简介:邓荏明(1983-),男,硕士研究生;* 通讯作者,tigerzhiliu@yahoo.com.cn

基金项目:国家自然科学基金(30900909);湖南省教育厅优秀青年科研项目(08B033);湖南省科技计划项目(2009NK3101)

随着温室效应的加强,全球气温持续升高,近年来我国长江流域7—8月份频繁发生的高温逆境已成为影响棉花生产的重要环境因子。据报道,在高温胁迫下,日最高温度每升高1℃可能会导致皮棉产量减少 $110\text{ kg}\cdot\text{hm}^{-2}$ 。因此,研究棉花对高温逆境的适应机制,增强高温耐性,对稳定和提高棉花产量具有重要的意义。高温胁迫严重影响植物的光合作用、膜稳定性和线粒体呼吸等正常的生理活动^[2],其中重要的一个方面是使体内活性氧(reactive oxygen species, ROS)的产生与超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)等保护酶系统和抗氧化剂类的清除作用失去动态平衡,导致活性氧的累积,造成氧化伤害,并影响植株正常的生长和发育^[3-4]。花后及灌浆期高温胁迫严重影响小麦和水稻叶片的保护酶活性,并显著增加了丙二醛(MDA)的含量,从而加剧了膜脂过氧化程度。而耐性品种具有更强的保护酶活性以减轻胁迫带来的氧化伤害^[5-7]。我们在前期的研究中发现,高温胁迫下出现的花药不开裂、散粉数量减少及雄性不育的发生是敏感类型棉花的一个重要形态特征^[8],而已有报道棉花花药中保护酶活性的降低及活性氧和MDA的累积与雄性不育的发生密切相关^[9]。目前,有关活性氧代谢在棉花对高温逆境的反应及适应性中的作用等方面缺乏详细研究^[1]。本试验以耐高温、中度敏感和敏感型棉花为材料,比较分析了3个不同耐高温类型棉花主茎功能叶和花药中保护酶活性和膜脂过氧化在不同发育时期的变化规律及其在盛花期对高温胁迫的响应,旨在探讨不同耐高温棉花保护酶活性和膜脂过氧化的差异及其与高温耐性的关系,详细了解棉花对高温逆境的生理适应机制,为耐高温棉花育种提供理论指导。

1 材料和方法

1.1 试验材料

HLY、XYM68(Xinyoumian68)和TS18分别属于耐高温、中度敏感和敏感型陆地棉常规品系,它们是结合室内花粉离体培养和田间结铃性试验,根据花粉粒萌发率、花粉管生长长度、成铃率和结铃数筛选出来的不同耐高温类型棉花材料^[8],在

多年的田间试验和高温胁迫条件下均表现稳定。

1.2 试验设计与处理

1.2.1 试验设计。试验于2008年在湖南农业大学试验农场进行。供试3个品系(HLY、XYM68和TS18)作为3个处理,采用随机区组设计,重复3次,小区面积 18 m^2 。营养钵育苗,4月10日播种,5月8日移栽,种植密度为 $4.5\text{ 万株}\cdot\text{hm}^{-2}$ 。按照常规栽培方法管理。

1.2.2 高温处理。为模拟大田生产自然高温逆境,并保证非处理期间与对照种植条件一致,我们参照对小麦进行高温胁迫处理类似的方法^[6],于棉花盛花期直接在大田中设计增温棚以进行高温胁迫处理。增温棚用 0.1 mm 厚无色透明聚乙烯塑料薄膜制成,面积与小区面积相同,高约 2 m 。在盛花期(7月15日)后连续 10 d ,每日8:00—16:00用增温棚遮盖进行高温处理,其它时间揭开薄膜,并及时通风(2年的预试验表明,高温处理与自然极端高温逆境发生的持续时间相近,且能保证各个发育阶段的花药受到较长时间的胁迫)。图1为高温处理期间增温棚内外日最高、日最低温度及日平均值气温的变化。

1.3 取样及测定

1.3.1 取样。用冰盒在早晨6:00—7:00进行取样。分别在苗期(6月10日)、盛蕾期(6月25日)、盛花期(7月15日)和结铃盛期(8月15日)摘取不同材料的主茎功能叶(倒3或4最大展开叶,在打顶后的结铃盛期取倒2叶)。在盛蕾和盛花期间,根据棉花幼蕾纵长和花药涂片法镜检,分别采集处于造孢细胞增殖期(幼蕾纵长 $<3.0\text{ mm}$)、花粉母细胞减数分裂期(幼蕾纵长 $3.1\sim 4.5\text{ mm}$)、小孢子单核期(幼蕾纵长 $4.6\sim 12\text{ mm}$)及花粉粒成熟期(幼蕾纵长 $>12\text{ mm}$)的幼蕾,剥离出花药后分别测定有关的生理生化指标。

高温胁迫处理结束后,于第二天分别采集处理与对照材料的主茎功能叶片和不同发育时期的花蕾(剥离出花药),液氮速冻后于 -80°C 保存备用。

1.3.2 生化测定。分别采用氮蓝四唑(NBT)法测定SOD活性,高锰酸钾滴定法测定CAT活性,愈创木酚法测定POD活性,硫代巴比妥酸比色法测定MDA含量^[10]。

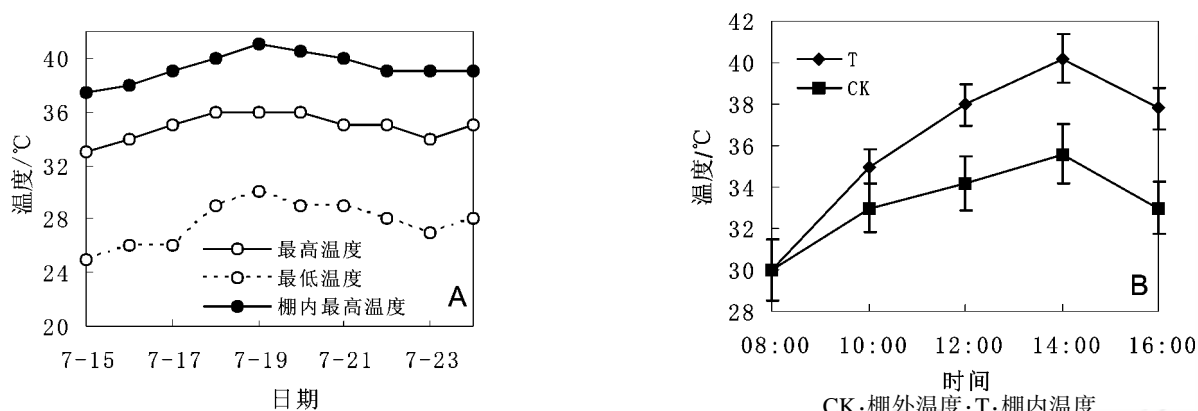


图 1 高温处理期间增温棚内外日最高、日最低温度(A)及日平均温度的变化(B)

Fig.1 The fluctuation of daily maximum and minimum temperature (A) and diurnal changes of average temperature (B) inside and outside the sheds

1.4 统计分析

采用 SAS 软件进行数据处理和统计分析。

2 结果与分析

2.1 叶片 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量的变化

从棉花苗期到结铃盛期,3 个不同耐高温类型材料的主茎功能叶中 SOD、POD 活性和 MDA 含量都随生育进程而逐渐增加,SOD 活性和 MDA 含量增加幅度大,POD 活性增加相对缓慢,而 CAT 活性到盛花期达到最高,然后活性下降。HLY、XYM68 与 TS18 之间的 SOD、POD 和 CAT 活性在苗期和盛蕾期无明显差异,到盛花期和结

铃盛期 HLY 的 SOD 和 POD 活性均显著高于 XYM68 和 TS18,XYM68 的 CAT 活性显著高于 TS18;除苗期外,HLY 叶片 MDA 含量都显著低于其它两个敏感品系,XYM68 叶片 MDA 含量则在盛花期和结铃盛期均显著低于 TS18(表 1)。由此可见,在棉花生长发育前期(苗期),耐高温与敏感型材料之间叶片的保护酶活性相当,从而膜脂过氧化程度基本一致,而在生育后期(盛花期和结铃盛期),由于耐高温品系的保护酶活性增加的速度快,能清除逐渐增多的活性氧,膜脂过氧化程度则显著低于敏感品系,因此膜系统具有更高的稳定性。

表 1 不同生长发育时期主茎叶中 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量(鲜重)的变化

Table 1 Changes of SOD, POD, CAT activities and MDA content(FW) in main-stem leaves at different growing stages

生育期	品系	SOD/(U·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	POD/(U·g ⁻¹ ·min ⁻¹)	CAT/(U·g ⁻¹ ·min ⁻¹)	MDA/(μmol·g ⁻¹)
苗期	HLY	217.0±14.6a	304.1±11.2a	38.4±2.5a	9.9±2.4a
	XYM68	226.5±12.3a	303.3±15.6a	37.3±3.6a	9.9±2.2a
	TS18	216.9±17.5a	299.3±17.4a	37.5±5.1a	10.2±2.3a
盛蕾期	HLY	477.1±20.4a	288.7±14.2a	81.7±7.5a	18.1±1.4b
	XYM68	461.3±15.9a	306.5±12.1a	79.0±4.1a	22.7±2.9a
	TS18	452.0±8.8a	294.4±13.6a	74.4±5.0a	22.6±1.8a
盛花期	HLY	663.0±11.0a	356.3±10.3a	111.2±6.9a	34.7±2.5c
	XYM68	630.4±10.1b	350.0±10.9ab	91.6±6.4b	41.2±2.6b
	TS18	608.7±7.9c	332.0±7.6b	78.0±2.8c	46.5±1.9a
结铃盛期	HLY	820.0±21.9a	457.0±10.7a	92.0±8.0a	43.4±1.0c
	XYM68	782.9±9.6b	412.7±7.9b	62.9±9.1b	50.4±1.9b
	TS18	768.7±10.8b	395.8±9.7b	43.7±3.8c	61.3±4.1a

注:平均值±标准偏差,不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著,下同。

2.2 花药 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量的变化

3个不同耐高温棉花品系花药中 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量都随着花药的发育而逐渐升高, SOD、CAT 活性和 MDA 含量增加幅度大, 而 POD 活性上升较缓。HLY、XYM68 与 TS18 之间花药中 SOD 和 POD 活性在发育前期差异不大, 到花粉粒成熟期差异达显著水平。在整个花药发育时期, HLY 的 CAT 活性均显著高

于 XYM68 和 TS18, MDA 含量则一直显著低于 XYM68 和 TS18, 而 XYM68 与 TS18 的 CAT 活性和 MDA 含量在花粉粒成熟期才差异显著, 在其它发育时期无明显差异(表 2)。耐高温品系 HLY 花药膜脂过氧化程度在整个发育时期都显著低于其它两个敏感品系, 可能与其一直保持较高的 CAT 活性及在花粉粒成熟期 SOD 和 POD 活性的快速增强有着密切关系。

表 2 不同发育时期花药中 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量(鲜重)的变化

Table 2 Changes of SOD, POD, CAT activities and MDA content(FW) in anther at different developmental stages

发育时期	品系	SOD/(U·g ⁻¹ ·h ⁻¹)	POD/(U·g ⁻¹ ·min ⁻¹)	CAT/(U·g ⁻¹ ·min ⁻¹)	MDA/(μmol·g ⁻¹)
造孢细胞增殖期	HLY	184.3±35.9a	40.5±2.9a	10.9±1.5a	6.5±0.7b
	XYM68	197.8±11.2a	41.8±4.5a	8.0±0.3b	8.4±0.5a
	TS18	180.3±30.0a	39.8±3.8a	6.6±0.8b	8.1±0.7a
花粉母细胞减数分裂期	HLY	318.4±21.9a	49.0±2.5a	17.1±1.1a	9.2±0.5b
	XYM68	329.1±18.2a	48.5±3.1a	13.7±1.0b	13.7±1.3a
	TS18	324.5±15.3a	47.4±1.6a	11.7±2.0b	13.6±2.3a
小孢子单核期	HLY	539.3±11.9a	64.3±4.9a	28.1±1.1a	19.4±1.8b
	XYM68	522.4±24.8a	60.7±1.9a	22.4±2.0b	21.2±1.5ab
	TS18	506.6±18.9a	60.1±2.4a	22.9±1.7b	24.0±1.4a
花粉粒成熟期	HLY	962.2±29.6a	77.1±4.2a	52.7±2.3a	23.4±1.6c
	XYM68	879.5±21.7b	66.3±2.1b	46.2±1.8b	30.5±0.9b
	TS18	664.0±31.7c	56.3±4.1c	40.4±1.2c	40.5±1.8a

2.3 盛花期高温胁迫对叶片和花药 SOD、POD、CAT 活性及 MDA 含量的影响

与对照相比, 盛花期高温胁迫不同程度地降低了三个棉花材料主茎功能叶和花药中保护酶 SOD、POD 和 CAT 活性, 却增加了 MDA 含量。HLY 和 XYM68 棉叶中 SOD、POD 和 CAT 活性下降幅度较小, 而 TS18 棉叶中 SOD、POD 和 CAT 活性下降幅度大, 均极显著低于对照($P<0.01$)。HLY、XYM68 与 TS18 叶片 MDA 含量分别比对照增加了 26.0%、47.4%和 68.2%, 达极显著水平(图 2)。高温胁迫对 HLY、XYM68 与 TS18 不同发育时期花药中 SOD、POD 和 CAT 活性的抑制程度有所不同, 其中, 花粉成熟期下降幅度最大, 3 种保护酶活性都显著低于对照 ($P<0.05$), 而 TS18 的降低幅度明显超过 HLY 和 XYM68。花药中 MDA 含量在花粉母细胞减数分裂期的增幅最大, 而在发育初期的造孢细胞增殖期增幅最小, HLY 的 MDA 含量在整个花药发育期间均极显著低于 TS18($P<0.01$)(图 3)。上述结果说明,

高温胁迫对棉花叶片和花药中的保护酶活性具有显著的抑制作用, 从而降低了对体内活性氧的清除能力, 使得 MDA 含量得以升高, 但耐高温材料的保护酶活性降低幅度明显少于敏感品系, 膜脂过氧化程度相对较低, 具有更加稳定的膜系统, 因而表现出对高温更强的耐性。

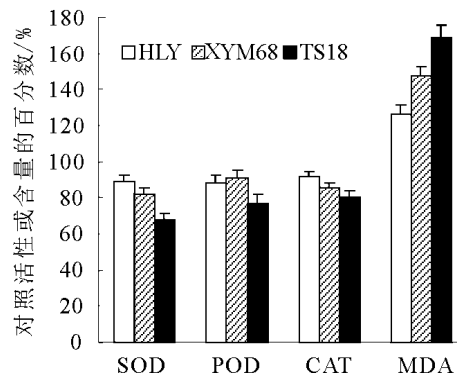


图 2 盛花期高温胁迫对主茎叶中 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量的影响

Fig.2 Effect of high temperature stress at the peak flowering stage on the SOD, POD, CAT activities and MDA content in main-stem leaves

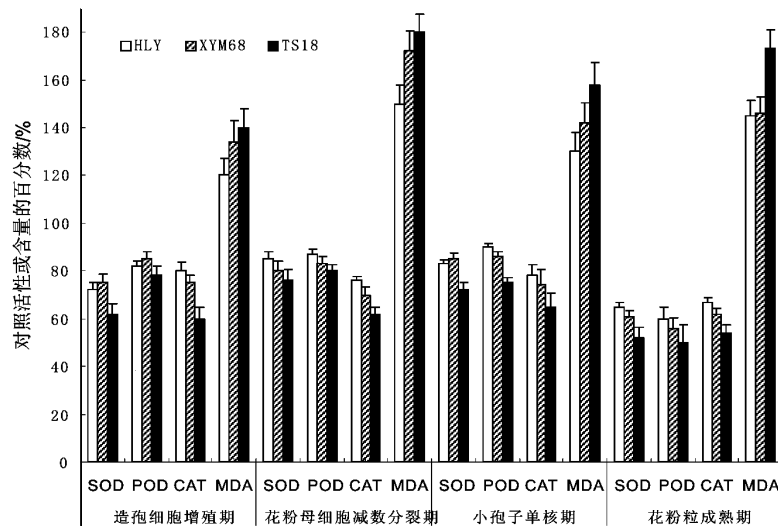


图3 盛花期高温胁迫对不同发育时期花药中 SOD、POD、CAT 活性和 MDA 含量的影响

Fig.3 Effect of high temperature stress at the peak flowering stage on the SOD, POD, CAT activities and MDA content in anther at different developmental stages

3 讨论

在正常生长条件下,植物体内活性氧自由基的产生与保护酶系统 SOD、POD 及 CAT 等和非保护酶系统如抗坏血酸和谷胱甘肽等有效的清除作用维持氧化-还原的动态平衡,从而不会引起氧化伤害^[3]。在生长发育过程中,植物体内的保护酶活性发生动态变化^[4]。棉花体内保护酶活性随生育进程而不断增加,以维持活性氧代谢和正常的生长发育状况^[11]。本研究中 3 个不同耐高温类型棉花材料主茎功能叶中保护酶活性随生育进程而逐渐增加,以清除正常生长发育中因不断增加的需氧代谢过程产生的活性氧,但 MDA 含量仍然随之升高,说明膜脂过氧化程度也是随棉株的生长发育而加剧。耐高温材料 HLY 与敏感型材料 XYM68 和 TS18 苗期叶片的保护酶活性没有差异,而在盛蕾期后开始表现出显著性差异(表 1)。棉花自盛蕾期起进入快速的营养生长和生殖生长阶段,此时也是高温等逆境频繁发生的时期,体内活性氧产生迅速,而 HLY 的保护酶活性增加的速度快,清除氧自由基的能力更强,从而膜脂过氧化程度显著低于敏感品系,膜系统具有更高的稳定性,这可能是耐高温棉花的重要生理基础。随着花药的发育,3 个不同耐高温类型棉花材料花药中保护酶活性迅速增加(表 2),与蒋培东等^[9]的研究中棉花保持系鸡 B 及其杂种 F₁ 中的变化规律一致。耐高温品系 HLY 花药膜脂过氧化程度在整个发育时期都显著低于其它两

个敏感品系,可能与其一直保持较高的 CAT 活性及在花粉粒成熟期 SOD 和 POD 活性的快速增强有着密切关系。耐高温与敏感型棉花材料叶片和花药中保护酶活性变化较大,到生育后期才表现出显著差异,而反映细胞膜过氧化程度的 MDA 含量从发育初期就一直差异显著,因而可以作为鉴定和评价耐高温资源的参考指标。

大多数研究认为,高温胁迫降低了植物体内保护酶活性,导致体内活性氧大量积累,加速了膜脂的过氧化,从而对植株产生伤害,伤害程度因耐性不同而差异较大^[12-14]。该研究结果显示,棉花盛花期的高温胁迫显著降低了叶片和花药中保护酶活性,加剧了膜脂的过氧化程度(图 2 和图 3),但耐高温材料的保护酶活性降低幅度明显小于敏感品系,仍然具有较强的活性氧清除能力,因而受到的伤害相对较轻,表现出对高温逆境更强的适应性。高温胁迫后耐高温品系 HLY 花药开裂和散粉正常,而敏感品系 XYM68 和 TS18 出现不同数量未开裂和空瘪的花药,散粉量明显减少,镜检时发现较多的畸形花粉粒,与以前的研究结果基本一致^[8]。这可能是由于高温胁迫极显著提高了敏感品系花药中的 MDA 含量,而显著降低了保护酶活性,使活性氧的产生和清除代谢失去平衡,活性氧的过量积累对雄蕊的发育造成危害^[9]。在正常条件下,处在花粉母细胞减数分裂时期的花药中 MDA 含量并不高,但在高温胁迫时增加幅度最大,该阶段可能是棉花

花药发育过程中对高温最为敏感的时期,这一时期被认为是高温导致雄性不育发生的关键时期^[7,15-16]。植物体内不同的保护酶类对不同生长发育时期高温胁迫的反应不尽相同^[6],甚至还有高温胁迫能增强保护酶活性的报道^[7,17]。可见,植物体内活性氧清除系统对高温逆境的响应比较复杂。有关棉花开花和结铃期间发生的高温胁迫对保护酶活性及膜脂过氧化的影响及其与高温耐性的关系等问题还需进一步研究。

参考文献:

- [1] SINGH R P, Prasad P V V, Sunita K, et al. Influence of high temperature and breeding for heat tolerance in cotton: a review[J]. *Advance in Agronomy*, 2007, 93: 315-385.
- [2] WAHID A, Gelani S, Ashraf M, et al. Heat tolerance in plants: a overview[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 61: 199-223.
- [3] SUZUKI N, Mittler R. Reactive oxygen species and temperature stresses: a delicate balance between signaling and destruction[J]. *Physiologia Plantarum*, 2006, 126: 45-51.
- [4] ALMESELMANI M, Deshmukh P S, Sairam R K, et al. Protective role of antioxidant enzymes under high temperature stress[J]. *Plant Science*, 2006, 171: 382-388.
- [5] 刘萍, 郭文善, 浦汉春, 等. 灌浆期高温对小麦剑叶抗氧化酶及膜脂过氧化的影响[J]. *中国农业科学*, 2005, 38(12): 2403-2407.
- LIU Ping, Guo Wen-shan, Pu Han-chun, et al. Effects of high temperature during grain filling period on antioxidant enzymes and lipid preoxidation in flag leaves of wheat[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2005, 38(12): 2403-2407.
- [6] 姜春明, 尹燕萍, 刘霞, 等. 不同耐热性小麦品种旗叶膜脂过氧化和保护酶活性对对花后高温胁迫的响应[J]. *作物学报*, 2007, 33(1): 143-148.
- JIANG Chun-ming, Yin Yan-ping, Liu Xia, et al. Response of flag leaf lipid preoxidation and protective enzyme activity of wheat cultivars with different heat tolerance to high temperature stress after anthesis[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2007, 33(1): 143-148.
- [7] 曹云英, 段骅, 杨立年, 等. 减数分裂期高温胁迫对耐热性不同水稻品种产量的影响及其生理原因[J]. *作物学报*, 2008, 34(12): 2134-2142.
- CAO Yun-ying, Duan Hua, Yang Li-nian, et al. Effect of heat-stress during meiosis on grain yield of rice cultivars differing in heat-tolerance and its physiological mechanism[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2008, 34(12): 2134-2142.
- [8] LIU Zhi, Yuan You-lu, Liu Shao-qing, et al. Screening for high-temperature tolerant cotton cultivars by testing in vitro pollen germination, pollen tube growth and boll retention[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2006, 48(6): 706-714.
- [9] 蒋培东, 朱云国, 王晓玲, 等. 棉花细胞质雄性不育花药的活性氧代谢[J]. *中国农业科学*, 2007, 40(2): 244-249.
- JIANG Pei-dong, Zhu Yun-guo, Wang Xiao-ling, et al. Metabolism of reactive oxygen species in the cytoplasmic male-sterile cotton anther[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2007, 40(2): 244-249.
- [10] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- LI He-sheng. The experiment principle and technique for plant physiology and biochemistry[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000.
- [11] 喻树迅, 宋美珍, 范术丽, 等. 双价转基因抗虫棉中棉所45的丰产性及生理特性研究[J]. *棉花学报*, 2007, 19(3): 227-232.
- YU Shu-xun, Song Mei-zhen, Fan Shu-li, et al. Study on physiology characters and high yielding capacity of CCRI 45 with transgenic double genes (*Bt+CpTI*) cotton[J]. *Cotton Science*, 2007, 19(3): 227-232.
- [12] 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 Gui-lian, Chen Li-yun, Zhang Shun-tang, 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.
- [13] JIANG Yi-wei, Huang Bing-ru. Drought and heat stress injury to two cool-season turfgrasses in relation to antioxidant metabolism and lipid peroxidation[J]. *Crop Science*, 2001, 41: 436-442.
- [14] LU Ping, Sang Wei-guo, Ma Ke-ping. Differential responses of the activities of antioxidant enzymes to thermal stresses between two invasive *Eupatorium* species in China[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2008, 50(4): 393-401.
- [15] ABIKO M, Akibayashi K, Sakata T, et al. High-temperature induction of male sterility during barley (*Hordeum vulgare* L.) anther development is mediated by transcriptional inhibition[J]. *Sexual Plant Reproduction*, 2005, 18: 91-100.
- [16] YOUNG L W, Wilen R W, Bonham-Smith P C. High temperature stress of *Brassica napus* during flowering reduces micro- and megagametophyte fertility, induces fruit abortion, and disrupts seed production[J]. *Journal Experimental Botany*, 2004, 55(396): 485-495.
- [17] 曹云英, 段骅, 杨立年, 等. 抽穗和灌浆早期高温对耐热性不同水稻品种产量的影响及其生理原因[J]. *作物学报*, 2009, 35(3): 512-521.
- CAO Yun-ying, Duan Hua, Yang Li-nian, et al. Effect of high temperature during heading and early grain filling on grain yield of Indica rice cultivars differing in heat-tolerance and its physiological mechanism[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2009, 35(3): 512-521. ●