

高温下杂交稻培矮 64S/E32 与其亲本的光合和抗逆参数的比较

欧志英^{1,2}, 彭长连^{1,2*}, 林桂珠²

(1. 华南师范大学生命科学学院, 广东广州 510631; 2. 中国科学院华南植物研究所, 广东数字植物园重点实验室, 广东广州 510650)

摘要: 超级稻培矮 64S/E32(F_1)及其亲本(父本‘E32’和母本‘培矮 64S’)的剑叶在不同温度(28、35、40 °C 和 45 °C)恒温水浴中保温 1 h, 随着处理温度的升高, F_1 除了较其亲本有更稳定的光合色素 Chl 外, 还有明显增加的 Car/Chl, 相对高的热稳蛋白含量, 高而且稳定的总的抗氧化能力。 F_1 在高温下也有较亲本高的光合能力。 高温下, 线性电子传递过程比光化学过程对温度更敏感, F_1 有比亲本更敏感的调节机制, P_n 下降比 $\Phi PS II$ 、 F_v/F_m 下降快说明光合限制步骤可能主要是位于光合碳同化而不是光化学和光合电子传递过程。

关键词: 超级稻; 光合能力; 高温; 光化学; 光合电子传递

中图分类号: Q945 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2005)06-0555-07

Comparison of parameters of photosynthesis and resistance between super high-yielding rice Peiai 64S/E32 (F_1) and its Parental Lines under high temperature

OU Zhi-ying^{1,2}, PENG Chang-lian^{1,2*}, LIN Gui-zhu²

(1. *College of Life Science, South China Normal University, Guangzhou 510631, China*; 2. *South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangdong Key Laboratory of Digital Botanical Garden, Guangzhou 510650, China*)

Abstract: The detached flag leaves of super high-yielding Peiai 64S/E32(pei' ai 64S×E32), a hybrid rice cultivars and its parental lines were soaked at a water bath in different temperature(28 °C, 35 °C, 40 °C and 45 °C) for one hour. The results were as follows: Comparison with its parental lines, Peiai 64S/E32 had an increasing Car/Chl and relative higher content of heat stable shock protein, stronger and more stable antioxidant capacity and stronger capacity of photosynthesis with temperature, which are the physiological basis of high temperature resistance. Linear electron transportation was more sensitive to high temperature than the photochemical process, while the hybrid had a more sensitive regulation ability than its parental lines. P_n decreased faster than $\Phi PS II$ and F_v/F_m under high temperature, indicating that the restricting step was possibly in CO_2 fixation but not in process photochemical and photosynthetic electron transportation.

Key words: super high-yielding rice; photosynthetic capacity; high temperature; photochemical process; photosynthetic electron transportation

收稿日期: 2004-09-28 修订日期: 2005-01-16

基金项目: 国家重点基础研究发展规划基金资助 (G1998010100) [Supported by the Chinese State Key Basic Research and Development Plan(G1998010100)].

作者简介: 欧志英(1974-), 男, 湖南郴州人, 在读博士, 从事生理生化研究。

* 通讯作者 E-mail: pengchl@scib. ac. cn.

农作物在整个生育期过程中常常经历着广幅变化的光温条件, 高低温或高光强可导致其光抑制的发生。水稻生育后期常常伴随有高温、干旱等逆境胁迫, 可以加重水稻光抑制现象甚至产生光氧化。我国小麦产区在灌浆期易受到高温、干热等灾害天气危害, 往往影响籽粒灌浆, 造成大量的空瘪不实, 产量降低(王淑俭等, 1994)。南方水稻早造灌浆期也处于高温条件下, 要提高水稻品种产量, 除了培育理想的株型加强光合作用外, 还要求水稻对外界变化的高温环境有强的适应能力(Murchie 等, 1999)。高温直接影响水稻的一系列生理生化反应, 包括膜系统的稳定性、光合碳同化的酶促反应、水分、矿物质营养的利用、激素平衡等; 类囊体膜上分布有许多与光合作用相关的膜蛋白复合体, 高温不仅抑制光合碳同化的酶促反应, 还能破坏光合组织的结构, 影响作物的光合能力进而影响其产量。培育、推广耐性强的优良品种是战胜自然灾害的有效措施(焦德茂等, 1993), 也是保证水稻高温条件下高产、稳产的一种有效方法。水稻籽粒 2/3 以上的干物质是开花后通过光合作用得到的(黄英金等, 1999), 超高产水稻及其亲本对高温适应遗传特性方面的研究能使我们深入了解水稻的光合机理, 也有助于我们进一步培育耐高温的高产、稳产新组合。本文以超高产水稻 F₁ 代‘培矮 64S/E32’及其父本‘E32’和母本‘培矮 64S’为材料探讨高产水稻及其亲本对高温适应的差异及其可能机理。

1 材料和方法

1.1 材料

超高产水稻 F₁ 代培矮 64S/E32(培矮 64S × E32, *Oryza sativa* L. Swbsp. indica cv. Peiai 64S/E32, 简称‘PA’)种子由湖南省杂交水稻中心提供, 其父本 E32(*Oryza sativa* L. cv. E32)和母本培矮 64S(*Oryza sativa* L. cv. Peiai 64S, 简称‘64S’)种子由中国科学院华南植物研究所遗传育种室提供。育秧后移栽种植于广州中国科学院华南植物研究所试验田, 常规水肥管理和病虫害防治。灌浆期取剑叶切成 5 cm 的片段, 分别置于 28、35、40、45 °C 恒温水浴中处理 60 min 后马上作有关的测定, 其中 28 °C 是室温条件。

1.2 色素含量的测定

从叶片取叶圆片用 80% 丙酮浸提, 按林植芳

等(1984)的方法用 UV-Vis 分光光度计(Lambda 25, Perkin Elmer Ins., USA)测定叶绿素含量和类胡萝卜素的含量。

1.3 光合放氧的测定

25 °C 恒温、饱和 CO₂ 情况下, 用叶圆片氧电极(Hansatech, England)测定不同光强(PPFD)条件下叶片的光合放氧速率, 以 PPFD(单位: $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)为横坐标, 光合放氧速率为纵坐标作光合放氧-光响应曲线并求出净光合放氧速率(P_n), 最大光合放氧速率(P_{max}), 表观光合量子效率(Φ_i)。

1.4 叶绿素 a 荧光测定

使用脉冲调制荧光仪 PAM 101/102/103(Heinz Walz, Effeltrich, Germany)室温 25 °C 测定离体水稻叶片叶绿素 a 荧光诱导动力学。测量前叶片暗适应 15 min, 用弱测量光 1.6 kHz(0.05 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)测定 F₀; 强饱和闪光(Schott lamp KL 1 500 FL 103, 光强 6 000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 闪光时间 2 s)诱导 F_m; 作用光 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 同时由 PAM 102 提供 100 kHz 的光以提高信噪比稳定荧光输出信号。PS II 原初光化学效率 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$, PS II 活性 $F_v/F_0 = (F_m - F_0)/F_0$; 光化学猝灭系数 qP、非光化学猝灭系数 qN 的计算根据 Schreiber 等(1986)和 Genty 等(1990)的方法, 所得荧光参数都为相对值。F₀ 随温度变化曲线的测定时, 叶圆片置于氧电极反应杯中, 反应杯用黑布包裹, 周围通以恒温水流, 升温的速度为 2 °C/min, F₀ 随温度的变化由记录仪记录。引起 F₀ 骤升的这一临界温度记作 T_i(Inflexion temperature), 引起 F₀ 下降的拐点温度记作 T_p(Peak temperature)。

1.5 可溶性蛋白含量的测定

参照 Bradford 等(1976)的方法。用考马斯亮蓝 G-250 染色, 以牛血清白蛋白作标准曲线, 在 595 nm 处测光吸收。

1.6 热稳定蛋白的提取及测定

参照 Fu 等(1997)的方法, 取 0.5 g 剑叶用 5 mL 预冷的磷酸缓冲液(50 mmol/L, pH7.0, 含 0.1 mmol/L EDTA, 0.1% Triton X-100)提取, 100 °C 沸水浴处理 15 min 后, 冰浴 30 min 使之冷却, 10 000 × g 离心 15 min, 上清液即为热稳定蛋白提取液, 其含量测定按照溶性蛋白质的测定方法

1.7 过氧化氢酶(CAT)活性的测定

取 0.5 g 叶片用 5 mL 预冷的磷酸缓冲液(50 mmol/L, pH7.0, 含 0.1 mmol/L EDTA, 0.1%

Triton X-100), 加 1% 聚乙烯吡咯烷酮 (PVPP, Polyvinylpolypyrrolidone) 和少量石英砂研磨, 20 000 ×g 离心 15 min。上清液即为粗酶提取液, CAT 活性的测定参照 Patterson 等 (1984) 的方法。

1.8 总的抗氧化能力的测定 (DPPH' 法)

DPPH' (1,1-二苯基-2-苦基苯肼, 1,1-diphenyl-2-picrylhydrazyl) 清除能力的测定参照彭长连等 (2000) 的方法稍作修改。利用 DPPH' 溶液的特征紫红色团的吸收峰, 以分光光度法测定加抗氧化剂或植物提取液后 A_{525} 光吸收的下降表示其对有机自由基的清除能力 (organic free radical scavenging capacity, ORSC)。反应体积 2 mL, DPPH' 浓度 (溶于少量甲醇后, 以 50% 乙醇配制) 为 120 $\mu\text{mol/L}$ 。反应时加植物提取液 (50% 的乙醇) 0.1 mL 及 1.9 mL DPPH'。室温下静置 20 min 后测吸光度。在此条件下保留的 DPPH' % 即 $R = [(A-B)/A_0] \times$

100%, 而清除率 (ORSC%) = $(1-R) \times 100\%$, 这里 A_0 为未加样的 DPPH' (1.9 mL DPPH' + 0.1 mL 50% 乙醇) 的吸光度, A 为样品与 DPPH' 反应后的吸光度, B 为样品的空白 (样品 0.1 mL + 1.9 mL 50% 乙醇) 的吸光度。用公式 (ORSC% × 反应加入的 DPPH' μg 数) / 样品 μg 数求得外源抗氧化剂或植物样品对 DPPH' 的清除能力 ($\mu\text{g DPPH}' \cdot \mu\text{g}^{-1}$ 样品)。

2 结果和分析

2.1 不同温度处理时超级稻及其亲本剑叶光合色素的变化

不同的高温处理后, F_1 (PA) 的 Chl 含量相对稳定, 两亲本则随温度的上升先下降后趋稳定 (图 1:A)。 F_1 的类胡萝卜素的含量则随处理温度的升高而上升, 尤其在 35~45 °C 的高温下, 上升的趋势

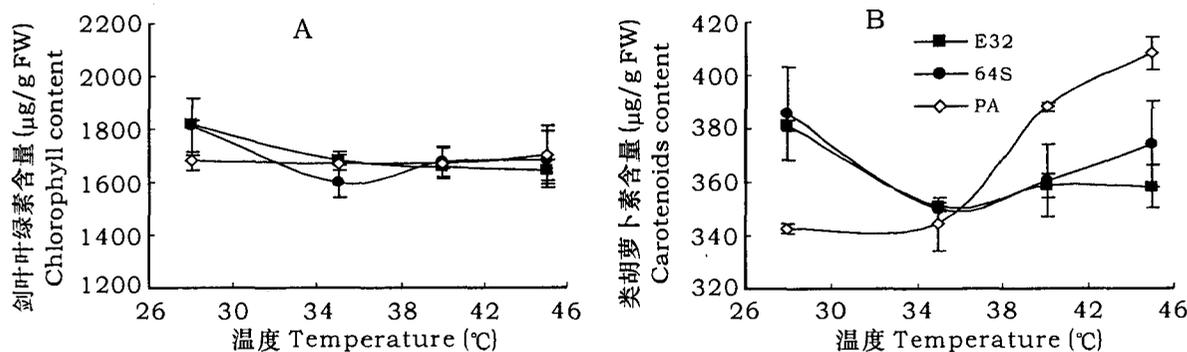


图 1 不同温度处理时 F_1 及其亲本剑叶叶绿素(A)和类胡萝卜素含量(B)的变化

Fig. 1 Changes in chlorophyll (Chl) content (A) and carotenoids (Car) content (B) in flag leaves of F_1 hybrid rice Peiai 64S/E32 and its parental lines at different high temperatures

E32, cv. E32 (♂); 64S, cv. Peiai 64S (♀); PA, cv. Peiai 64S/E3 (F_1). The same label for Fig. 2 to Fig. 6.

更加明显, 而两亲本则先下降后稍上升 (图 1:B)。结果表明 40 °C 和 45 °C 高温处理 F_1 和其两亲本的 Car/Chl 都增加, F_1 的增加比双亲都明显。

2.2 不同温度处理时 F_1 及其亲本剑叶过氧化氢酶活性 (CAT) 和总抗氧化能力的变化

F_1 及其亲本的 CAT 活性随处理温度的升高而稍有下降, 但 F_1 的 CAT 活性在高温处理时活性都高于亲本 (图 2:A)。 F_1 和亲本清除有机自由基 DPPH' 的能力都随处理温度的增高而增强 (图 2:B), F_1 有超亲的总抗氧化能力, 表现在清除 DPPH' 的能力强且增加最快, 在 35 °C 时较室温 (28 °C) 增加了 43.8%, 然后处在一个稳定的水平 (40 °C 和 45 °C 时分别是室温的 1.44 倍和 1.40 倍)。父本的清除能力较低且增加慢, 要在 45 °C 才迅速增加并

超过母本和 F_1 , 母本在 40 °C 之前介于 F_1 和父本之间, 45 °C 时总的抗氧化能力最低。

2.3 不同温度处理时 F_1 及其亲本剑叶可溶性蛋白和热稳定蛋白的变化

室温下 F_1 有稍高的可溶性蛋白含量。可溶性蛋白随处理温度的升高而先升后降, 父本在 35 °C 时出现最大值; 母本和 F_1 则在 40 °C 出现最大值, 45 °C 高温时 F_1 下降缓慢, 而母本下降迅速。40 °C 之前, F_1 有高于两亲本的热稳定蛋白含量, 父本含量大于母本 (图 3)。

2.4 不同温度处理时 F_1 及其亲本剑叶光合效率的变化

随着处理温度的增加, F_1 及其亲本的 F_v/F_m 和 $\Phi\text{PS II}$ 都呈下降趋势, $\Phi\text{PS II}$ 下降比 F_v/F_m 快;

Φ_i 和 P_n 在 35 °C 之前上升, 35 °C 后快速下降, 下降幅度超过了同一温度下的 F_v/F_m 和 $\Phi PS II$ 。室温下 F_1 有最大的 F_v/F_m 和 $\Phi PS II$, 高温时 F_1 和亲本的 F_v/F_m 差异不明显, F_1 剑叶的 $\Phi PS II$ 比亲本低

(图 4: A, B)。 F_1 及其两亲本的 Φ_i 、 P_n 在 35 °C 有最大值, F_1 的 P_n 较两亲本稳定, 40 °C 时 F_1 的 P_n 与 35 °C 时差不多, 但较明显的是母本高, 与父本接近。 45 °C 处理, F_1 和亲本的 P_n 都下降, F_1 的 P_n 下降最

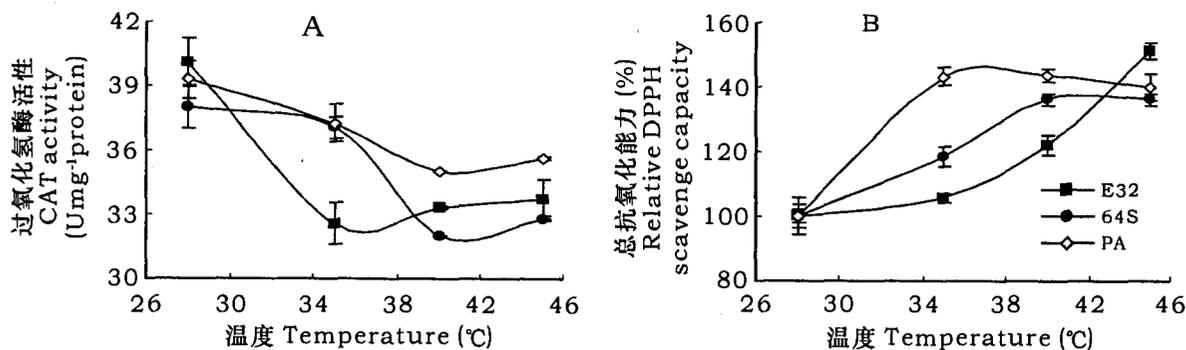


图 2 不同温度处理时 F_1 及其亲本剑叶过氧化氢酶 CAT(A)和总的抗氧化能力(B)的变化
 Fig. 2 Changes in activities of CAT (A) and total antioxidant capacity (B) in flag leaves of F_1 hybrid rice Peiai 64S/E32 and its parental lines at different high temperatures

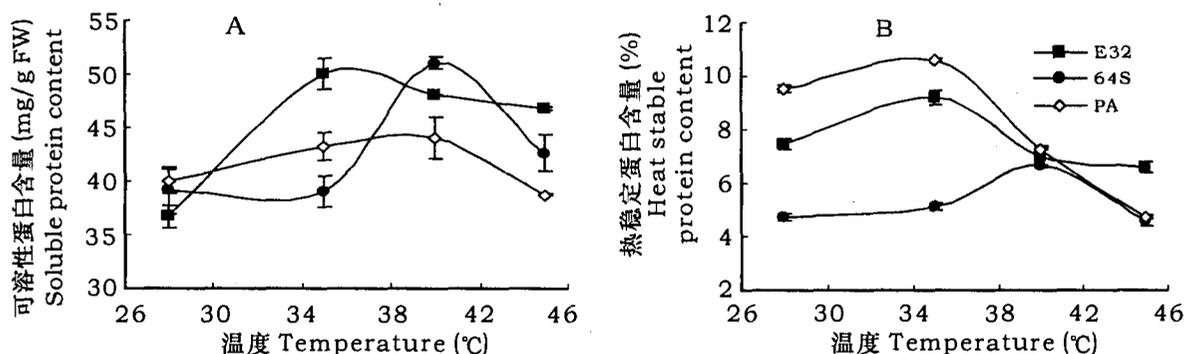


图 3 不同温度处理时 F_1 及其亲本剑叶可溶性蛋白(A)和热稳定蛋白(B)含量的变化
 Fig. 3 Changes in contents of soluble protein (A) and heat stable protein (B) in flag leaves of F_1 hybrid rice Peiai 64S/E32 and its parental lines at different high temperatures

少, 其光合能力 P_n 比两亲本都高。

2.5 不同温度处理时 F_1 及其亲本剑叶叶绿素荧光猝灭的变化

从叶绿素荧光猝灭的变化可知, F_1 在高温胁迫时有较亲本低的光化学猝灭 qP 和高的非光化学猝灭 qN (图 5)。母本在 28 °C 下有较 F_1 和父本高的 qN 和低的 qP 。

2.6 F_1 及其亲本剑叶高温诱导 F_o 的变化及其拐点温度

荧光参数 F_o 是 PS II 的电子受体完全被氧化时 (PS II 处于开放状态) 由弱红光诱导产生的, 反映光能在色素水平上的转移及激发能捕获的效率 (Krause 等, 1984)。 F_o 的产量与样品的光化学活性无关, 而与类囊体膜的结构与状态有关, 如膜的构

象、膜上色素蛋白复合物的排列与位置、PS II 反应中心与核心天线色素在功能上的分离均可影响 F_o 的产量, 从而影响光能捕获的效率 (Berry 等, 1975; Oren-Shanir 等, 1990; Schreiber 等, 1978; Weis 等, 1988)。 F_o 是叶绿体类囊体膜结构耐热性的灵敏指标 (Schreiber 等, 1978; Weis 等, 1988; Bilger 等, 1986), T_i 是植物能够忍耐最高温度的临界点。本实验中亲本和 F_1 对高温敏感性不一样 (图 6), 父本、母本和 F_1 的 T_i 分别为 48.8、47.7 °C 和 50.1 °C, F_1 表现了超亲优势。

3 讨论

类胡萝卜素 (包括叶黄素) 既是辅助光合捕光色

素,又是非常重要的结合于膜上的抗氧化剂,可与多种自由基反应生成无害的产物,或通过破坏自由基链反应,将自由基清除(Havaux 等,1991;Sarry 等,1994)。与亲本相比,F₁ 在高温逆境下除了有稳定的光合色素 Chl 含量,类胡萝卜素含量也明显增加(图 1);暗示它不仅具有稳定的光能吸收而且还能有

效地清除氧自由基,减少自由基的伤害。热稳蛋白是植物处于胁迫条件下一系列抗逆基因表达的结果,主要是由热激蛋白等抗逆蛋白增加引起(Jinn 等,1995),F₁ 有较高的热稳蛋白含量是其耐高温的生理基础。这与 F₁ 有高的膜耐受温度一致(图 6),母本热稳蛋白最少,其类囊体膜耐受高温的能力最

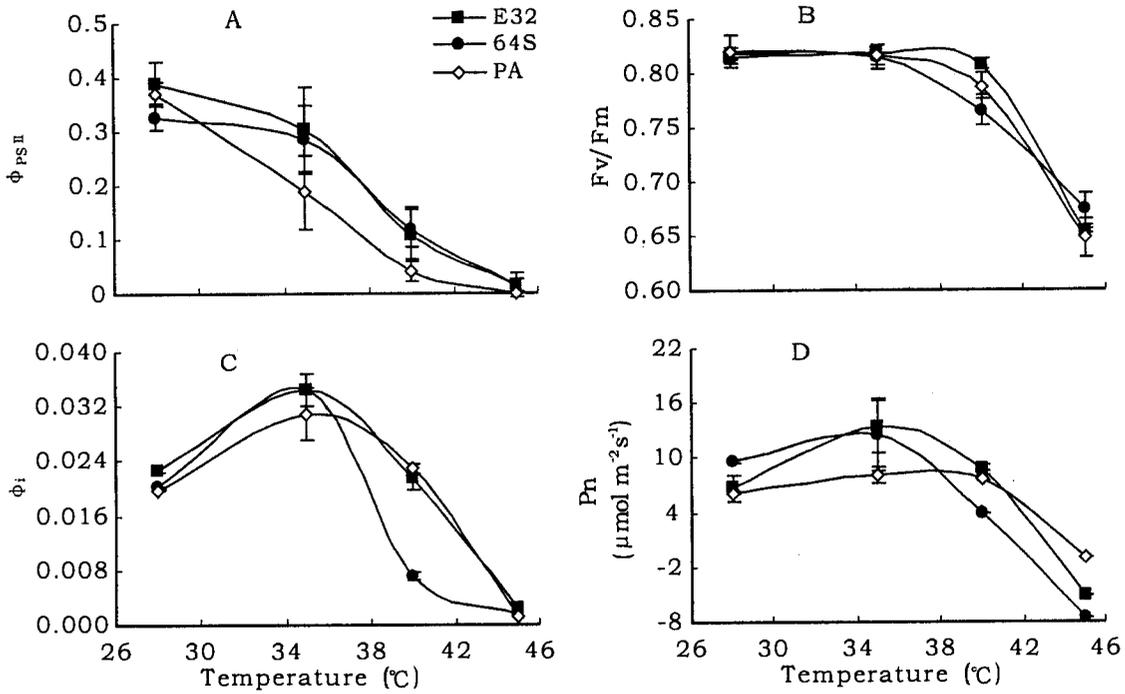


图 4 不同温度处理时 F₁ 及其亲本剑叶光合效率的变化
Fig. 4 Changes in photosynthetic efficiency in flag leaves of F₁ hybrid rice Peiai 64S/E32 and its parental lines at different high temperatures

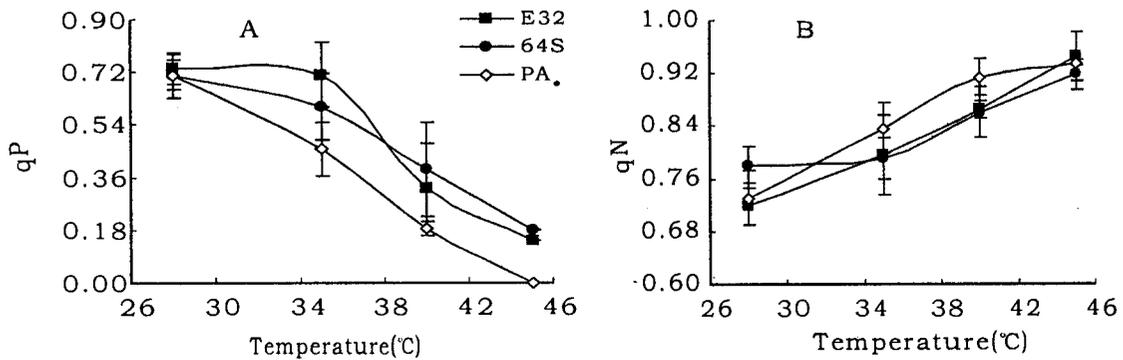


图 5 不同温度处理时 F₁ 及其亲本剑叶叶绿素荧光猝灭的变化
Fig. 5 Changes in chlorophyll fluorescence quenching in flag leaves of F₁ hybrid rice Peiai 64S/E32 and its parental lines at different high temperatures

差。父本膜系统的高温耐受能力高于母本。另外, F₁ 在高温时有相对高而且稳定的总的抗氧化能力

等都为其耐高温奠定了基础。

高温下 F₁ 及其亲本的 Φ_{PSII} 比 F_v/F_m 下降

迅速(图 3:A,B),从亲本和 F₁ 的角度证明了线性电子传递过程比光化学过程对温度更敏感。qP 与 ΦPS II 的变化一致,高温下明显降低,同时伴随 qN 升高(图 5)。qN 与叶黄素循环库中的玉米黄质(Zeaxanthin)含量密切正相关(Demmig-Adams 等, 1990),玉米黄质对保护光合机构免受过量光能的伤害起重要作用(Bilger 等,1995)。qN 升高说明高温下 F₁ 通过叶黄素循环耗散过剩激发能的能力迅速增强,并导致光合机构中分配于光化学部分的激发

45 °C 都强,可能此时细胞中与 CO₂ 固定有关的代谢酶活性最大,光合组织中过剩激发能少。F₁ 在 40 °C 时光合能力(Pn)和表观光合量子效率(Φi)表现了杂交优势;45 °C 高温时 F₁ 有较亲本高的光合能力,高的活性氧清除酶 CAT 及总的抗氧化能力等结果表明高温下 F₁ 有明显的光合优势,即 F₁ 有较强的高温逆境抵抗能力,减少了影响产量形成的重要的潜在限制因素。

参考文献:

Berry JA, Fork DC, Garrison S. 1975. Mechanistic studies of thermal damage to leaves [M]. *Carnegie Inst Yb*, 74:751.
 Bilger W, Fisahn J, Brummet W, et al. 1995. Violaxanthin cycle pigment contents in potato and tobacco plants with genetically reduced photosynthetic capacity [J]. *Plant Physiol*, 108:1 479—1 486.
 Bilger HW, Schreiber U. 1986. Energy-dependent quenching of dark level chlorophyll fluorescence in intact leaves [J]. *Photosyn Res*, 10:303.
 Bradford MM. 1976. A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding [J]. *Anal Biochem*, 72:248—254.
 Demmig-Adams B, Adams III WW, Heber U, et al. 1990. Inhibition of zeaxanthin formation and of rapid changes in radiationless energy dissipation by dithiothreitol in spinach leaves and chloroplasts [J]. *Plant Physiol*, 92:293—301.
 Fu JR, Yang XQ, Jiang XC, et al. 1997. Heat stable proteins and desiccation tolerance in recalcitrant and orthodox seeds [A]. In: Ellis RH, Black M, Murdoch AJ (Eds.). *Current plant science and biotechnology in agriculture, basic and applied aspects of seed biology* [M]. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 705—713.
 Genty B, Harbinson J, Briantais JM, et al. 1990. The relationship between non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence and the rate of photosystem II photochemistry in leaves [J]. *Photosyn Res*, 25:249—257.
 Havaux M, Gruszecki WI, Dupont I, et al. 1991. Increased heat emission and its relationship to the xanthophyll cycle in pea leaves exposed to strong light stress [J]. *J Photochem Photobiol B Biol*, 8:361—370.
 Huang JY (黄英金), Luo YF (罗永锋), Huang XZ (黄兴作), et al. 1999. Varietal different of heat tolerance at grain filling stage and its relationship to photosynthetic characteristics and endogenous polyamine of flag leaf in rice (水稻灌浆期耐热性的品种间差异及其剑叶光合特性和内源多胺的关系) [J]. *Chin J Rice Sci (中国水稻科学)*, 13(4):205—210.
 Jiao DM (焦德茂), Tong HY (童红玉), Zhang JX (张建喜). 1993. Identification of photosynthetic characteristics adapted to wild range of light intensities in rice varieties (水稻适应广幅光强的光合特性及品种间差异) [J]. *Chin J Rice Sci (中国水稻科学)*, 7(4):243—346.

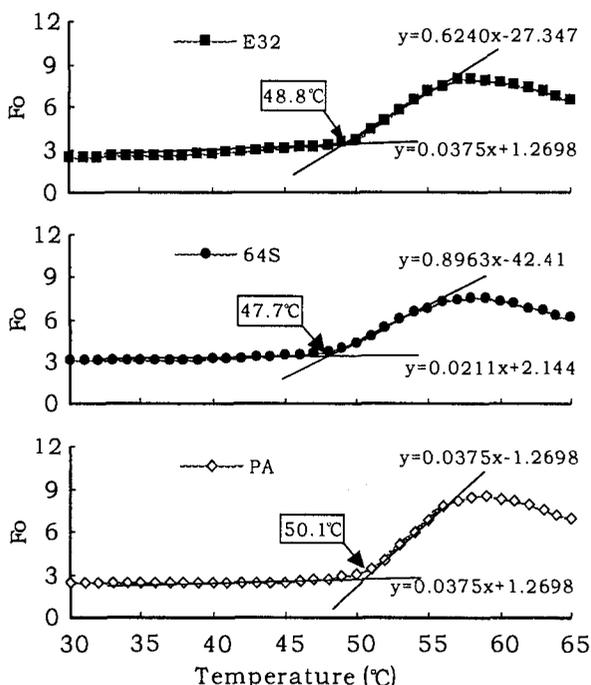


图 6 高温诱导 F₁ 及其亲本剑叶 Fo 拐点温度的比较
 Fig. 6 Comparison of the temperature of inflexion point of Fo in flag leaves of F₁ hybrid rice Peiai 64S/E32 and its parental lines with high temperature treatment

能减少,降低了高温逆境使光合电子传递链处于过高的还原电位电势的可能,避免了因激发能不能被光合利用而积累导致光合器机构损伤,即防御高温的能力都比亲本强,高温下 ΦPS II、qP 都低于亲本表明这种能力的增强是以减少激发能进入光化学途径为代价的。高温逆境胁迫下激发能分配于光合电子传递的比例减少,维持光合组织处于良好地功能状态,显示 F₁ 有比亲本更灵敏的调节机制抵御高温胁迫。Pn 下降比 ΦPS II、Fv/Fm 下降快,光合限制步骤可能主要是位于光合碳同化阶段而不是光化学和光合电子传递阶段。

F₁ 在 35~40 °C 时的光合碳同化能力比室温和

- Jinn TL, Chen YM, Lin CY. 1995. Characterization and physiological function of class I low-molecular-mass, heat shock protein complex in soybean[J]. *Plant Physiol*, **108**: 693-701.
- Krause GH, Weis E. 1984. Chlorophyll fluorescence as a tool in plant physiology, II interpretation of fluorescence signals [J]. *Photosyn Res*, **5**: 139-157.
- Lin ZF(林植芳), Li SS(李双顺), Lin GZ(林桂珠), et al. 1984. Superoxide dismutase activity and lipid peroxidation in relation to senescence of rice leaves(超氧化物歧化酶及脂酯过氧化与水稻叶片衰老的关系)[J]. *Acta Bot Sin*(植物学报), **26**(6): 605-615.
- Murchie EH, Chen YZ, Hubbart S, et al. 1999. Interactions between senescence and leaf orientation determine in situ patterns of photosynthesis and photoinhibition in field-grown rice[J]. *Plant Physiol*, **119**: 553-563.
- Oren-Shanir, Pick U, Avron M. 1990. Plasma membrane potential of the alga *Dunaliella* and its relation to osmoregulation[J]. *Plant Physiol*, **93**: 403-408.
- Patterson BD, Payne LA, Chen YZ, et al. 1984. An inhibitor of catalase induced by cold chilling-sensitive plants [J]. *Plant Physiol*, **76**: 1014-1018.
- Peng CL(彭长连), Chen SW(陈少薇), Lin ZF(林植芳), et al. 2000. Detection of antioxidative capacity in plants by scavenging organic free radical DPPH[•] (用有机自由基 DPPH[•] 法评价植物抗氧化能力)[J]. *Prog Biochem Biophys*(生物化学与生物物理进展), **27**(6): 367-370.
- Schreiber U, Schliwa U, Bilger W. 1986. Continuous recording of photochemical and non-photochemical quenching of chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer[J]. *Photosyn Res*, **10**: 51-62.
- Sarry JE, Montillet JL, Sauvaire Y, et al. 1994. The protective function of the xanthophyll cycle in photosynthesis [J]. *FEBS Lett*, **353**: 147-150.
- Schreiber U, Armond PA. 1978. Heat-induced changes of chlorophyll fluorescence in isolated chloroplast and related heat-damage at the pigment level[J]. *Biochim Biophys Acta*, **502**: 138-151.
- Wang SJ(王淑俭), Gao ZY(高远志), Peng WB(彭文博), et al. 1994. Comprehensive evaluation on heat resistance of different wheat varieties(小麦不同品种抗热性综合评价)[J]. *Acta Agric Univ Henan*(河南农业大学学报), **28**(4): 339-343.
- Weis E, Berry JA. 1988. Plant and high temperature stress [A]. In: Long SP, Woodward FI(Eds.). *Plant and Temperature*[M]. Symp Soc Exp Biol, Cambridge Company of Biologist, **42**: 129-346.

(上接第 569 页 Continue from page 569)

- tionary Biology[M]. Wuhan: Wuhan University Press, 153-208.
- Gottlieb LD. 1981. Electrophoretic evidence and plant populations[J]. *Prog Phytochem*, **7**: 1-46.
- Ge S(葛颂), Hong DY(洪德元). 1998. Biosystematic studies on *Adenophora potaninii* Korsh. Complex(Campanulaceae) IV. Allozyme variation and differentiation[J]. *Acta Phytotax Sin*(植物分类学报), **38**(6): 431-438(in Chinese).
- Hamrick JL, Godt MJW. 1992. Sherman-broyles SL. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species [J]. *New Forests*, **6**: 95-124.
- Hamrick JL, Linhart YB, Mitton JB. 1979. Relationships between life history characteristics and electrophoretically detectable genetic variation in plant[J]. *Ann Rev Ecol Syst*, **10**: 173-200.
- Hamrick JL, Godt MJW. 1989. Allozyme diversity in plant species[A]. In: Brown AHD, Clegg M T, Kahler AL(eds). *Plant Population Genetics, Breeding, and Genetic Resources* [M]. Sunderland, Mass: Sinauer. **6**: 95-124.
- Hamrick JL. 1987. Gene flow and distribution of genetic variation in plant populations[A]. In: Urbanka K. *Differentiation Patterns in Higher Plants*[M]. New York: Academic Press, 53-67.
- Lin TP, Sun YC, Lo HC, et al. 2000. Low genetic diversity of *Cycas taitungensis* (Cycadaceae), an endemic species in Taiwan, revealed by allozyme analysis[J]. *Taiwan J For Sci*, **15**(1): 13-9.
- Swofford DL, Selander RB. 1981. Biosys-1[C]. University of Illinois Urbana-Champaign.
- Wendel JF, Weeden NF. 1989. Visualization and interpretation of plant isozyme[A]. In Soltis; D E Soltis P S. *Isozyme in Plant Biology*[M]. Portland: Dioscorides Press, 9-63.
- Yang SL, Meerow AW. 1996. The *Cycas pectinata* (Cycadaceae) complex; genetic structure and gene flow[J]. *Int J Plant Sci*, **157**(4): 468-483.