

高温胁迫对蛇足石杉质膜透性及叶绿体结构的影响

马英姿¹, 张慧¹, 王志毅¹, 宋荣², 张凤宇¹

1. 中南林业科技大学生命科学与技术学院, 湖南长沙 410004

2. 湖南省农业科学院农业生物资源利用研究所, 湖南长沙 410125

摘要: 目的 蛇足石杉 *Huperzia serrata* 是治疗阿尔茨海默病的珍稀药用植物, 其生长受高温限制, 研究高温对蛇足石杉质膜及叶绿体结构与功能的影响, 为生产实践提供参考依据。方法 分别在 25、30、35、40 °C 不同温度下处理蛇足石杉, 测定不同温度下的膜脂过氧化物丙二醛 (MDA) 的量及电导率的变化, 以及叶绿素总量、叶绿素 a、叶绿素 b 及叶绿素 a/b 的变化, 并用透射电镜观察不同温度处理后的叶绿体的超微结构。结果 在 35、40 °C 的高温处理下, MDA、电导率的值明显高于对照; 40 °C 处理 4 d 后, 叶绿素总量显著下降, 6 d 时至最低值, 仅为对照的 58%, 叶绿素 a、b 量的变化与叶绿素总量的变化规律相似; 透射电镜观察显示, 35 °C 处理 4 d, 叶绿体结构出现变形, 40 °C 处理 4 d 叶绿体结构受到明显破坏, 被膜模糊并出现不同程度的断裂, 类囊体排列紊乱, 基质片层不规则, 出现断裂等。结论 结合生理指标的变化、叶绿体超微结构及外部形态的变化, 蛇足石杉生长的适宜温度在 25~30 °C; 40 °C 是蛇足石杉生长的极限温度, 胁迫 4 d 后就会引起植株死亡; 35 °C 处理对蛇足石杉生长也有明显的影响, 长时间超过 35 °C 能引起植株死亡。

关键词: 蛇足石杉; 高温胁迫; 膜结构; 叶绿体; 超微结构

中图分类号: R282.21 文献标志码: A 文章编号: 0253-2670(2013)18-2605-06

DOI: 10.7501/j.issn.0253-2670.2013.18.023

Effects of high temperature stress on plasma membrane permeability and chloroplast structure of *Huperzia serrata*

MA Ying-zi¹, ZHANG Hui¹, WANG Zhi-yi¹, SONG Rong², ZHANG Feng-yu¹

1. College of Life Science and Technology, Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004, China

2. Agriculture and Biology Resource Utilization Institute, Hunan Academy of Agriculture Sciences, Changsha 410125, China

Abstract: Objective *Huperzia serrata*, whose growth is limited by high temperature, is a rare medicinal plant with the treatment function for Alzheimer's disease (AD). To research the effect of high temperature on the structure and function of cell membrane and chloroplast, and to provide the evidence for production practices. **Methods** *H. serrata* was processed at 25, 30, 35, and 40 °C, respectively, then the content changes of malondialdehyde (MDA) and conductivity rate, and the content changes of total chlorophyll, chlorophyll a, chlorophyll b, and chlorophyll a/b values were measured. The changes of the chloroplast ultra microstructure were observed under the transmission electron microscope (TEM). **Results** The changes of MDA and conductivity rate in the process at 35 and 40 °C were significantly higher than those of the control group; After processed at 40 °C for 4 d, the total chlorophyll was decreased significantly, and became the lowest on the day 6, just was 58% compared to the control group; the change trends to the contents of chlorophyll a, chlorophyll b, and total chlorophyll were similar; TEM observation revealed that after processed at 35 °C for 4 d, the chloroplast structure appeared deformation, and after processed at 40 °C for 4 d, the chloroplast structure subjected obvious destruction capsule fuzzy, fracture in different degrees, thylakoid in disorder, matrix lamellar irregular, and so on. **Conclusion** According to the changes of physiological index, ultramicroscopic structure, and external morphology of chloroplast, the suitable temperature for *H. serrata* is 25—30 °C, 40 °C is the limited temperature, causing death after 4 d stress, and 35 °C has obvious impact on the growth, long-time stress in 35 °C could also cause plant deaths.

Key words: *Huperzia serrata* (Thunb.) Trev.; high temperature stress; membrane structure; chloroplast; ultra microstructure

收稿日期: 2013-02-16

基金项目: 湖南省教育厅科学研究重点项目 (2012A0146); 湖南省科技厅科技计划项目 (2013TZ2024); 湖南省教育厅学位与研究生教学教改项目 (JG2011B027)

作者简介: 马英姿 (1967—), 女, 河南巩义人, 博士, 副教授, 主要从事药用植物资源保护与利用。Tel: (0731)85623494 E-mail: ma_yingzi@163.com

随着社会的发展,人口老龄化速度正在加快,2012 年世界卫生日的主题就是人口老龄化与健康。据预测,到 2020 年阿尔茨海默病 (Alzheimer's disease, AD) 患者将增加 50%,至 2050 年,全世界 60 岁以上人口将增至 22%,我国将成为世界上老龄人口最多的国家。由于 AD 患者的不断增多,治疗该病的药物市场也在稳步增长。蛇足石杉 *Huperzia serrata* (Thunb.) Trev. 系石杉科石杉属多年生蕨类植物,是我国传统中药,有清热、除湿、消瘀和止血等功效^[1],其内含的石杉碱甲目前广泛用于阿尔茨海默病的治疗。由于蛇足石杉生长缓慢,野生资源数量有限,过度挖掘加剧了其野生资源的枯竭。高温是影响蛇足石杉生长的重要因素,目前关于高温药用植物生长的研究不多,孙玉芳等^[2]研究了高温影响黄连的生理机制,为黄连的人工栽培提供参考依据;曹福亮等^[3-4]研究了高温胁迫下银杏形态及生理生化指标的变化,选择银杏耐热性高的品种。但高温对其他植物的胁迫研究表明,膜脂过氧化物丙二醛 (MDA)、电导率的变化等都与植物细胞受高温破坏相关^[5-10]。本实验研究了高温胁迫下,蛇足石杉叶片 MDA、电导率的变化及叶绿体的结构和量的变化,旨在为以后蛇足石杉的人工栽培提供参考依据。

1 材料

蛇足石杉 *Huperzia serrata* (Thunb.) Trev. 活体植株采自湖南浏阳大围山,标本由中南林业科技大学喻勋林教授鉴定。光照培养箱、722S 可见分光光度计、电导仪、高速台式离心机、真空干燥器、日立 C—7000 透射电镜。

2 方法

2.1 样本培养

将植株盆栽置于温度 25 °C,相对湿度 90% 的人工气候箱内进行预培养 7 d,待长势稳定后进行相关的高温胁迫处理。随机分为 4 组 (25、30、35、40 °C),每组 3 盆,置于人工气候培养箱中进行高温胁迫处理,以 25 °C 为对照 (CK)。每个处理温度的处理时间为 2、4、6、8 d,培养条件:2 周期,光照 13 h,湿度 75%;黑暗 11 h,湿度 85%。

2.2 指标成分的测定

MDA 的测定方法参考李合生^[11]和李玲^[12]的方法;质膜相对透性 (电导率) 的测定采用电导仪法,参考李合生^[11]的方法;叶绿素量的测定方法参考李合生^[11]的方法。

2.3 叶片超微结构的观察

取处理后的蛇足石杉叶片在叶中部主脉附近切下 2 mm 的叶片,4%戊二醛前固定,1%钼酸后固定,用 PBS 清洗,梯度乙醇脱水,环氧丙烷置换,Epon812 渗透包埋,LKB2V 型超薄切片机制片,醋酸铀和柠檬酸铅对染,用日立 C—7000 透射电镜观察拍照。

3 结果与分析

3.1 高温胁迫对蛇足石杉质膜透性的影响

3.1.1 高温胁迫对蛇足石杉 MDA 量的影响 MDA 是高活性的膜脂过氧化物,在逆境条件下,植物细胞会积累大量的 MDA,MDA 能够交联脂类、糖类、蛋白质及核酸^[13],其大量积累会导致细胞质膜受到伤害。所以通常将 MDA 的生成量作为逆境条件下衡量植物生物膜受伤害程度的重要指标。

经过不同高温处理后,叶片中 MDA 的量发生了显著的变化 (图 1)。各处理组的 MDA 量与 CK 相比均有不同程度的增加,在 30、35 °C 处理温度下,随着处理时间的延长,MDA 量持续增加,在 40 °C 高温胁迫下 MDA 量上升更为明显,40 °C 处理 2 d 后,MDA 量显著增加,是 CK 的 1.19 倍,处理 8 d 后出现最大值,是 CK 的 1.32 倍。相关性分析可知,在 35 °C 和 40 °C 的高温胁迫下,胁迫时间与 MDA 量呈正相关,即随着胁迫时间的延长,蛇足石杉叶片内 MDA 量上升,相关系数分别为 0.985、0.987。

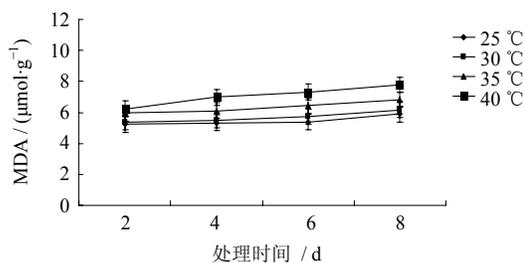


图 1 高温胁迫对蛇足石杉 MDA 量的影响
Fig. 1 Effect of high temperature stress on MDA content of *H. serrata*

3.1.2 高温胁迫对蛇足石杉叶片相对电导率的影响 高温能破坏磷脂双分子层中蛋白质的结构,从而破坏细胞膜结构的完整性,造成细胞内电解质的外渗,电导率升高,严重时会使细胞膜丧失选择性吸收功能。如图 2 所示,与 CK 相比,各处理组的相对电导率都不同程度升高,且随着胁迫时间的延长,相对电导率呈现持续上升趋势,35 °C 处理开始变化明显,

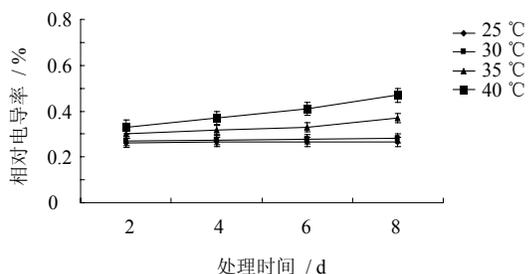


图2 高温胁迫对蛇足石杉叶片相对电导率的影响
Fig. 2 Effect of high temperature stress on electrical conductivity of *H. serrata* leaves

在 40 °C 高温胁迫下, 处理 8 d 后相对电导率达到最大值, 是 CK 的 1.77 倍。对不同时间段的各处理组蛇足石杉叶片相对电导率进行相关性分析得出, 在 35 °C 和 40 °C 的高温胁迫下, 胁迫时间和电导率都呈正相关, 即随着胁迫时间的延长, 蛇足石杉叶片相对电导率上升, 相关系数分别为 0.965、0.994, 说明叶片细胞膜受损程度随着温度的升高而升高。

3.2 高温胁迫对蛇足石杉叶片叶绿素量的影响

温度变化对光合作用影响很大, 其感受温度的最敏感的部位是光系统 II, 植物的净光合速率随着温度的升高而降低, 主要是因为高温胁迫可以诱导光系统 II 活性中心转化为无活性中心, 改变叶绿体结构, 降解叶绿素, 进而造成 CO₂ 溶解度、Rubisco 酶对 CO₂ 的亲合力和光合系统中关键组分热稳定性降低, 降低气孔导度、影响碳同化, 这些都会抑制植物的光合作用^[14]。

3.2.1 高温胁迫对蛇足石杉叶片叶绿素总量的影响
由图 3 可以看出, 在不同温度处理下, 与 CK 相比, 30 °C 叶绿素总量变化幅度不大, 总体呈现先升高再降低趋势, 最终恢复到 CK 水平。从 35 °C 开始, 叶绿素总量发生急剧变化, 先降低后逐渐升高, 但最终仍低于 CK 水平。40 °C 处理 4 d, 叶绿素总量稍升高, 6 d 后叶绿素总量急剧下降至最低值, 仅有 CK 的 58%。对 40 °C 各处理时间的蛇足石杉叶片中叶绿素量进行相关性分析, 胁迫时间和叶绿素总量的相关系数为 -0.776, 呈负相关, 表明随着胁迫时间的延长, 蛇足石杉叶片内叶绿素总量整体呈现下降趋势。

3.2.2 高温胁迫对蛇足石杉叶片叶绿素 a 量的影响
叶绿素 a 的量随胁迫时间的延长也有不同程度的变化。与 CK 相比, 从 30 °C 开始, 叶绿素 a 的量开始下降, 总体趋势与叶绿素总量的变化趋势基本相似。处理 6 d 后, 各处理组叶绿素 a 的量降到最低, 40 °C 时仅为 CK 的 49%。对 40 °C 各处理时间的蛇

足石杉叶片中叶绿素 a 量进行相关性分析, 胁迫时间和叶绿素 a 量呈负相关, 相关系数为 -0.885, 即随着胁迫时间的延长, 蛇足石杉叶片内叶绿素 a 的量呈下降趋势, 见图 4。

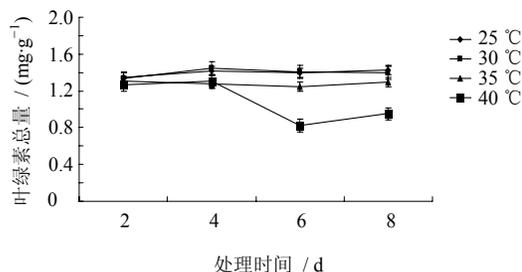


图3 高温胁迫对蛇足石杉叶片叶绿素总量的影响
Fig. 3 Effect of high temperature stress on content of chlorophyll in *H. serrata* leaves

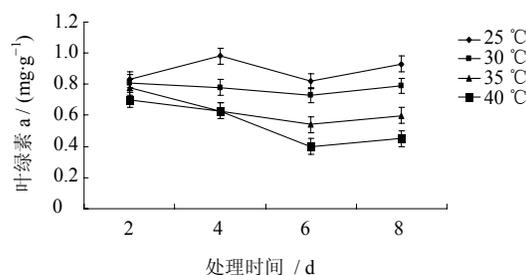


图4 高温胁迫对蛇足石杉叶片叶绿素 a 量的影响
Fig. 4 Effect of high temperature stress on content of chlorophyll a in *H. serrata* leaves

3.2.3 高温胁迫对蛇足石杉叶片叶绿素 b 量的影响
与 CK 相比, 各处理组叶绿素 b 的量变化较大, 30、35 °C 随着处理时间的延长, 叶绿素 b 的量先上升, 后趋于稳定, 但都高于对照, 40 °C 处理 4 d, 叶绿素 b 量先升高, 但随着处理时间的延长, 其量急剧下降, 6 d 时达到最低值, 仅为 CK 的 72%, 见图 5。

蛇足石杉属阴生植物, 喜阴湿环境, 通常阴生植物叶绿素 a/b 值约为 2。在 25 °C 时, 叶绿素 a/b

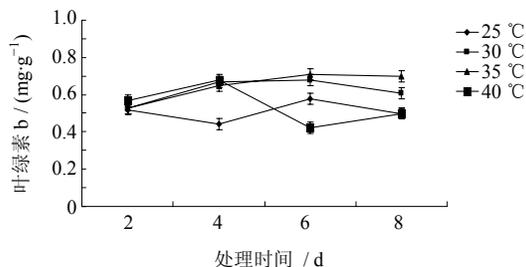


图5 高温胁迫对蛇足石杉叶片叶绿素 b 量的影响
Fig. 5 Effect of high temperature stress on content of chlorophyll b in *H. serrata* leaves

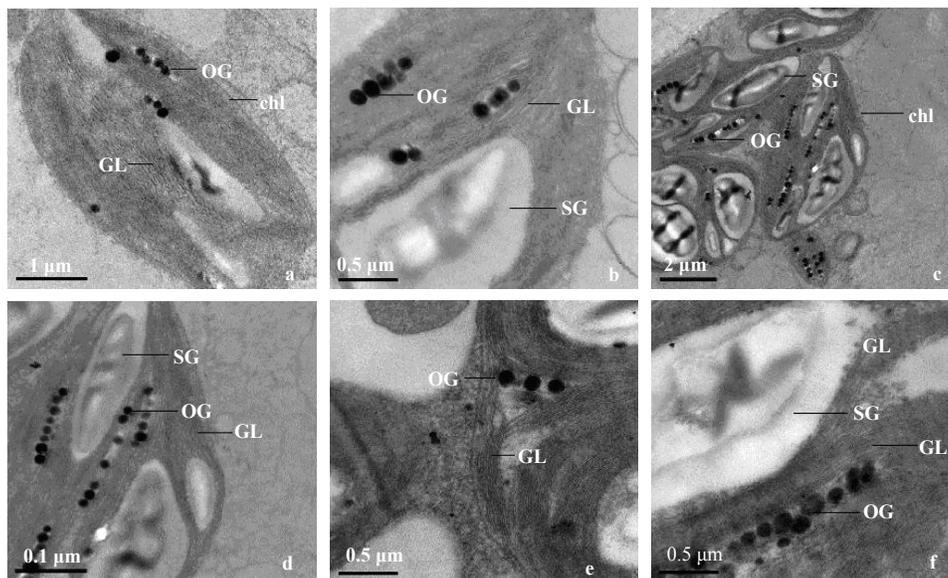
的值在 1.6~2.2, 从 30 °C 开始, 随着处理时间的延长, 叶绿素 a/b 的值发生显著的变化, 整体呈现先降低后升高的趋势, 在 40 °C 高温胁迫处理下, 叶绿素 a 的下降幅度大于叶绿素 b, 所以叶绿素 a/b 值呈现下降趋势, 并在 40 °C 处理 6 d 后达到最低值。

3.3 高温胁迫对蛇足石杉叶绿体超微结构的影响

不同的细胞器及其结构对热的稳定性有一定的差异^[15], 叶绿体是植物细胞中对温度胁迫最敏感的细胞器, 通常高温会造成叶绿体形状发生变化, 膜结构受损害, 表现为叶绿体形状不规则, 被膜模糊, 界限不分明并出现膨大或断裂的现象, 类囊体松散破裂, 核仁逐渐消失^[16-17]。

在常温下, 蛇足石杉叶肉细胞内的叶绿体超微结构良好 (图 6-e、f), 膜结构完整, 基粒片层

明显, 类囊体片层垛叠整齐, 淀粉粒和嗜锲小体数量较少, 体积相对较小; 随着温度的升高, 35 °C 处理 4 d 后, 叶绿体形状开始多变, 出现弯曲或膨大变圆, 内部淀粉粒体积变大, 嗜锲小体数量增多, 充斥在基粒片层中, 膜结构开始模糊, 基质片层被拉长, 类囊体模糊 (图 6-c、d); 40 °C 高温处理 4 d 后, 叶绿体形状发生扭曲, 叶绿体被膜模糊并出现不同程度的断裂, 淀粉粒膨大且表面出现皱褶, 嗜锲小体密度较大, 镶嵌在断裂的基粒片中, 类囊体排列紊乱, 基质片层不规则, 出现断裂, 叶绿体内部出现空洞 (图 6-a、b), 原因可能是膜破裂造成基质外流。由此可见, 高温胁迫严重破坏了蛇足石杉叶片的叶绿体的超微结构。



a、b-40 °C 处理 4 d; c、d-35 °C 处理 4 d; e、f-CK; chl-叶绿体; GL-基粒; OG-嗜锲小体; SG-淀粉粒

a and b-treated at 40°C for 4 d; c and d-treated at 35°C for 4 d; e and f-treated at 25°C (CK); chl-chloroplast; GL-granum; OG-osmiophilic body; SG-starch grain

图 6 高温胁迫对蛇足石杉叶肉叶绿体超微结构的影响

Fig. 6 Effect of high temperature stress on ultrastructure of chloroplast in *H. serrata* leaves

嗜锲小体实质是种脂质体, 它的形成是叶绿体类囊体降解聚集的结果^[18], 高温造成细胞膜脂质过氧化程度增加, 使膜脂和膜蛋白游离出来, 从而形成脂质体^[19]。脂质体可以用于更新膜结构, 从而保持细胞膜结构的完整, 温度胁迫造成膜伤害, 嗜锲小体有利于蛇足石杉适应高温逆境; 在胁迫条件下嗜锲小体会降解成糖, 从而增加植物的抗逆性。

在高温胁迫下, 细胞代谢水平整体降低, 由于酶活性下降, 导致呼吸作用减弱, 产生的三磷酸腺苷 (ATP) 减少, 从而无法正常为光合产物运输提供能量, 从而造成淀粉粒积累在叶绿体中^[19], 形成较大的颗粒, 同时淀粉粒的存在使类囊体附近具有较高的糖浓度, 可以维持正常的光合磷酸化暂时延后类囊体的解体^[20], 但是淀粉粒积累到一定程度也会对类囊体及基粒片层造成机械损伤, 从而破坏叶绿体。

4 讨论

4.1 高温胁迫对蛇足石杉叶片质膜透性的影响

植物细胞膜既是细胞质和胞外成分之间的屏障,也是细胞与外界环境进行物质交换的通道,同时还是感受环境胁迫最敏感的部位,因此细胞膜通常被认为是受高温影响的主要部位。高温胁迫对于植物细胞膜的影响,主要表现在膜结构及膜脂成分、膜上结合的酶与蛋白质的稳定性和质膜透性等几个方面。根据生物膜的流动镶嵌学说,细胞膜脂质双分子层物理状态通常呈液晶相,在温度高于或低于特定温度时,膜中脂类会由液晶相转变为液相或凝胶相,生物膜的功能也随之受到破坏。高温胁迫改变了膜脂结构,破坏了线粒体、叶绿体等内膜系统结构的完整性,改变了膜脂的选择吸收性并导致膜内电解质的渗漏。

通常 MDA 可作为判断膜脂过氧化程度的生理指标,反映细胞膜脂过氧化程度和植物对逆境条件反应的强弱关系;细胞膜受到破坏,膜透性增大,从而使细胞内的电解质外渗,引起组织浸泡液的电导率发生变化,通过测定外渗液电导率的变化,可以推测出质膜的伤害程度及材料抗逆性的大小。本研究中,随着胁迫温度的升高及时间的延长,蛇足石杉叶片内 MDA 的量及电导率都升高,说明随着温度的升高,对蛇足石杉膜结构的伤害程度越大。35 °C 和 40 °C 处理下,蛇足石杉叶片 MDA 的量及电导率较对照有较大差异,尤其是 40 °C 处理 8 d 后,MDA 的量及电导率较对照分别高出 1.32 倍和 1.77 倍,表明此时细胞的膜结构已受破坏,导致膜透性增大。

4.2 高温胁迫对蛇足石杉叶片叶绿素量的影响

叶片中的叶绿素是光合作用中吸收光能的主要色素,因此叶绿素量的变化直接影响植物的光合作用。温度对叶绿素影响较大,高温胁迫造成细胞膜脂质过氧化及蛋白质变性,因为叶绿素的生物合成是一系列的酶促反应,所以高温胁迫能够引起叶绿素结构与功能的破坏,降低叶绿素的合成速率,逆境胁迫下,叶绿素 a 对超氧负离子比叶绿素 b 敏感,叶绿素 a/b 值也会相应发生变化。

本实验结果表明,从 35 °C 胁迫开始,叶绿素总量的变化比较明显,前 6 d 呈现明显下降的趋势,随后稍上升,但仍低于对照水平;40 °C 处理对叶绿素总量影响最大,6 d 后出现最低值,仅为对照的 58%;叶绿素 a、b 的量与叶绿素总量的变化趋势相

似,叶绿素 b 与胁迫时间的相关性较叶绿素 a 弱,随着叶绿素 a 量的降低叶绿素 a/b 值也变小,明显低于对照。通过对叶绿素量的分析可以看出,40 °C 处理 6 d 已对蛇足石杉造成了严重的伤害。

4.3 高温胁迫对蛇足石杉叶绿体超微结构的影响

叶绿体是对高温胁迫反应最敏感的细胞器,叶绿体在受到高温胁迫时主要表现为膜结构的损伤,其中以类囊体膜反应最敏感,首先表现为光合磷酸化作用的水裂解,光系统 II 活动及 ATP 合成等过程受影响,类囊体外侧的酶受到高温破坏而不稳定,从而抑制光合作用^[21]。不饱和脂肪酸量和膜的热稳定性呈负相关,随着温度的升高,膜内不饱和脂肪酸量下降,从而引起膜蛋白的不稳定性及功能的丧失,从而造成类囊体膜的损伤^[22]。

通过对蛇足石杉叶片叶绿体超微结构的观察,35 °C 处理 4 d 后,叶绿体形状开始出现变化,40 °C 处理 4 d 后,叶绿体被膜被破坏,类囊体模糊,片层排列紊乱,基质片层被拉长,并出现断裂,基质外流,造成叶绿体内部出现空洞,叶绿体超微结构受到严重的破坏。表明 35 °C 处理 4 d 后,对叶绿体已经开始造成轻微的伤害,40 °C 处理 4 d 后,对叶绿体已经造成了不可逆转的伤害。

综上所述,35 °C 和 40 °C 胁迫处理达一定时间后,蛇足石杉叶片细胞膜透性及叶绿体超微结构都会受到不同程度的破坏;观察各处理组的植株外部形态观察发现,40 °C 处理 6 d 后,蛇足石杉叶片开始下垂变黄,呈失水状态,处理 8 d 后,蛇足石杉叶片枯黄下垂,植株基本死亡;35 °C 处理 8 d 后,蛇足石杉的叶片也开始轻度失水,慢慢变黄,继续培养达 12 d 后叶片开始发黄,而后死亡。因此,结合蛇足石杉内部的生理结构及外部形态的变化,可知 40 °C 为蛇足石杉生长的极限高温,连续胁迫达 4 d 以上时,蛇足石杉的细胞膜结构和叶绿体结构都会受到严重破坏,会造成植株死亡,35 °C 连续胁迫达 8 d 以上时,也会伤害细胞膜和叶绿体结构。因此,人工栽培蛇足石杉时,温度应避免 40 °C 的高温,也不宜栽培在长时间超过 35 °C 的环境中。

参考文献

- [1] 余红英,孙远明,杨跃进. 草药蛇足石杉的研究进展[J]. 中草药, 2001, 32(3): 279-281.
- [2] 孙玉芳,王三根,尹丽,等. 高温胁迫对黄连生理特

- 性的影响研究 [J]. 中国农学通报, 2006, 22(4): 236-238.
- [3] 曹福亮, 郑军, 汪贵斌, 等. 高温胁迫下银杏品种的耐热性 [J]. 林业科学, 2008, 44 (12): 35-38.
- [4] 欧祖兰, 曹福亮, 郑军. 高温胁迫下银杏形态及生理生化指标的变化 [J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2008, 32(3): 31-34.
- [5] 王锋尖, 黄英金. 水稻高温胁迫及耐热性育种 [J]. 中国农学通报, 2004, 20(3): 87-90.
- [6] 张庆峰, 徐胜, 李建龙. 高温胁迫下高羊茅生理生化特性研究 [J]. 草业科学, 2006, 23(4): 26-28.
- [7] 魏爱丽, 成峰, 赵跃平. 不同安祖花对高温胁迫的生理响应 [J]. 太原师范学院学报: 自然科学版, 2010, 9(1): 130-133.
- [8] 谢晓金, 李秉柏, 程高峰, 等. 高温对不同水稻品种剑叶生理特性的影响 [J]. 农业现代化研究, 2009, 30(4): 483-486.
- [9] 许桂芳, 张朝阳. 高温胁迫对4种珍珠菜属植物抗性生理生化指标的影响 [J]. 中国生态农业学报, 2009, 17(3): 565-569.
- [10] 李敏, 王维华, 王然, 等. 高温胁迫对菠菜叶片保护酶活性和膜透性的影响 [J]. 园艺学报, 2004, 31(1): 99-100.
- [11] 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.
- [12] 李玲. 植物生理学模块实验指导 [M]. 北京: 科学出版社, 2009.
- [13] 曾韶西, 王以柔, 刘鸿先. 低温下黄瓜幼苗子叶硫氢基(SH)含量变化与膜脂过氧化 [J]. 植物学报, 1991, 33(1): 50-54.
- [14] 商侃侃, 张德顺, 王铖. 高温胁迫下植物抗性生理研究进展 [J]. 园林科技, 2008, 1(1): 1-5.
- [15] 利容千, 王建波. 植物逆境细胞及生理学 [M]. 武汉: 武汉大学出版社, 2002.
- [16] 苗琛, 尚富德. 热胁迫下不结球白菜耐热感热品种超微结构的差异 [J]. 河南科学, 1996, 14(1): 9-13.
- [17] 苗琛, 利容千, 王建波. 甘蓝热胁迫叶片细胞的超微结构研究 [J]. 植物学报, 1994, 36(9): 730-732.
- [18] 段瑞军, 胡新文, 符少萍, 等. 盐胁迫下海马齿叶肉细胞超微结构观察 [J]. 热带作物学报, 2010, 31(3): 397-403.
- [19] 徐世昌, 沈秀瑛, 顾慰连, 等. 土壤干旱下玉米叶细胞膜脂过氧化和膜磷脂脱酯化反应以及膜超微结构的变化 [J]. 作物学报, 1994, 20(5): 564-570.
- [20] 何涛, 吴学明, 张改娜, 等. 几种高山植物叶绿体淀粉粒的变化特征 [J]. 武汉植物学研究, 2005, 23(6): 545-548.
- [21] Percy R W. Effect of growth temperature on the fatty acid composition of the leaf lipids in *Atriplex lentiformis* (Torr.) Wats [J]. *Plant Physiol*, 1978, 61(4): 484-486.
- [22] Percy R W, Berry J A, Fork D C. Effects of Growth Temperature on the Thermal Stability of the Photosynthetic Apparatus of *Atriplex lentiformis* (Torr.) Wats [J]. *Plant Physiol*, 1977, 59(5): 873-878.