

火烧处理对幼树叶片质膜透性和保护酶活性的影响

王 荣¹,胡海清^{2*},支 博¹

(1. 东北林业大学 生命科学院,黑龙江 哈尔滨 150040;2. 东北林业大学 林学院,黑龙江 哈尔滨 150040)

摘要:以3年生水曲柳、胡桃楸、黄蘖为研究对象,对幼树不同部位火烧(叶片被火烧T1、枝被火烧T2、茎被火烧T3)后叶片细胞膜相对透性、MDA含量、SOD活性、POD活性和Pro含量的变化进行研究。结果表明:水曲柳、胡桃楸、黄蘖直接火害叶相对电导率和MDA含量变化规律一致,显著高于对照,其中水曲柳叶片细胞膜破坏程度和膜脂过氧化程度最大;3种幼树直接火害叶SOD、POD活性和Pro含量都显著提高,其中水曲柳SOD活性和Pro含量提高最多。火烧后3种幼树新生叶相对电导率除胡桃楸的茎火烧处理显著提高外,其他都与对照差异不显著;茎火烧处理的胡桃楸MDA含量显著提高,水曲柳的叶和枝火烧处理、黄蘖的枝和茎火烧处理显著降低;SOD、POD活性和Pro含量因树种和火烧处理的不同而不同程度的提高。对一些树种进行适当的火烧会提高幼树对火的适应能力和抵抗能力,在计划火烧和提高树木的抗火性方面具有积极的意义。

关键词:幼树;火烧;质膜透性;保护酶活性

中图分类号:S762.8 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2016)04-0176-06

Effects of Burning on the Cell Membrane Permeability and Protective Enzyme Activity of the Saplings of Three Tree Species

WANG Rong¹, HU Hai-qing^{2*}, ZHI Bo¹

(1. College of Life Sciences, Northeast Forestry University, Harbin, Heilongjiang 150040, China;

2. College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin, Heilongjiang 150040, China)

Abstract: Using potted 3-year-old saplings of three tree species, *Fraxinus mandshurica*, *Juglans mandshurica* and *Phelodendron amurense* as objects, the effects of burning to different organs (leaf burn, T1; branch burn, T2; stem burn, T3) on the cell membrane permeability and protective enzyme (SOD, and POD) activities, as well as the contents of MDA and proline were examined. The results showed that in T1, the variation patterns of relative electrical conductivity and MDA contents were the same among the three species, and higher than those of the control. *F. mandshurica* demonstrated the serious damage on cell membrane and membrane peroxidation. SOD activity, POD activity and proline contents in the leaves of three tree species significantly increased compared to the control, in which the increases in *F. mandshurica* was the most. All relative electrical conductivity of young leaves of the three tree species, except for *J. mandshurica* whose relative electrical conductivity significantly increased in T3, there was no significant changes in three fire treatments. The MDA content significantly increased in *J. mandshurica* in T3, and significantly decreased in *F. mandshurica* in T1 and T2, and in *P. amurense* in T2 and T3. SOD and POD activities and proline contents in young leaves of three saplings showed different increases with different species and treatments. Proper burning of some tree species will improve the adaptability and resistance to fire of young trees. The results presented positive significance in improving fire resistance of the trees with intentional burning.

收稿日期:2015-10-12 修回日期:2016-01-16

基金项目:中央高校基本科研业务费专项资金(DL12BA11)。

作者简介:王 荣,女,工程师,博士,研究方向:林生生理生态。E-mail:hrbwangrong@126.com

* 通信作者:胡海清,男,博士,教授,研究方向:防火。E-mail:huhq@nefu.edu

Key words: sapling; burning; cell membrane permeability; protective enzyme activity

东北林区经常发生森林火灾,严重的森林火灾导致树木被烧死,轻度的火烧会不同程度地烧伤树木,引起内部生理代谢的变化,影响到树木的生长。目前有关火对植物影响的研究多集中在火对植物种群影响的研究和对植物个体影响的研究上,杨道贵^[1]等在调查火烧对云南松生长的影响时发现,火行为指标(林火蔓延速度和火强度)小的地块和对照地相比,火烧后林木高径年生长量不仅不会降低,反而略有增加。肖功武^[2]等研究发现低强度火烧后樟子松径阶和材积略有增加,高生长降低。东北林区的山杨桦林火烧后有根基萌芽和根蘖的现象,蒙古栎林既能增厚树皮来抗火,又能以火疤木抗火^[3],经常发生火烧的树木对火已经产生了一定的适应性。火烧后树木内部生理代谢发生怎样的变化,以适应经常发生火烧的森林环境,这方面的研究鲜见报道。火烧产生的热量,通过传导、辐射进入植物活组织,超过阈值就会产生伤害。火烧产生的热量大,瞬时即可产生高温,首先导致细胞膜的损伤,生物自由基伤害学说认为,在逆境条件下,植物体内自由基的大量积累会引发膜脂过氧化作用,最终分解的产物丙二醛(MDA)含量也会增加,破坏细胞膜,加大膜脂透性^[4],进而影响植物各种生理代谢,最终影响它的生长。超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)等是消除自由基的抗氧化酶,其可以减轻膜脂过氧化程度,保持膜系统的稳定性^[5]。火烧产生的高温可能引起植物形成水分胁迫,脯氨酸是重要的渗透调节物质,有利于维持细胞组织持水能力。水曲柳、胡桃楸、黄蘖是东北地区最珍贵的阔叶用材树种,是阔叶红松林和长白山落叶松林的主要伴生树种,在次生林的演替中起着非常重要的作用。本研究以水曲柳、胡桃楸、黄蘖幼树为研究对象,研究不同部位火烧后幼树叶片细胞膜相对透性和保护酶活性及脯氨酸含量的变化规律,比较不同幼树对叶、枝和茎分别进行火烧后的生理响应,探讨火烧对树木影响的生理机制,进而更好地研究火烧对树木生长的影响,为计划火烧和抗火树种的选择提供参考。

1 材料与方法

1.1 材料

试验树种是3年生水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)($d=1.5\text{ cm}$)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)($d=1.8\text{ cm}$)和黄蘖(*Phellodendron amurense*)($d=1.3\text{ cm}$)。2012年5月5日将幼树从黑龙江五常市林业苗圃移栽到东北林业大学哈尔滨市城市林业

示范基地实验大棚外,栽植在直径为38 cm,高为45 cm的塑料桶内,各栽植45株,每桶内栽植1株幼树。

1.2 方法

7月18日用汽油喷灯对幼树不同部位进行火烧处理,喷灯火焰大小一致,外焰温度为1000℃,火焰最前端接触幼树。

叶片火烧处理(T1):沿幼树树枝从上到下用喷灯火焰外焰接触叶片,均匀喷烧30 s;枝火烧处理(T2):对幼树的枝条从上到下用喷灯火焰外焰接触(拨开小枝),均匀喷烧60 s;茎火烧处理(T3):对幼树茎自上到下用喷灯火焰外焰接触,均匀喷烧90 s。对照(CK):未进行火烧处理。每个火烧处理各幼树为10株。

火烧后7~10 d,叶片火烧处理幼树的部分叶片未受到明显影响,部分叶片边缘或1/2叶片被烧死;枝火烧处理幼树小枝被烧死,从茎上长出新枝新叶;茎火烧处理幼树茎被烧死,在下部接近根部长出叶片。

测量取样:对幼树叶片进行火烧处理产生伤害的叶片取样,称为直接受害叶;由于枝火烧处理后小枝被烧死,茎火烧处理幼树茎被烧死,没有活叶片,所以对新长出的成熟叶片取样,称为火烧后当年新生叶,对照取样取新生叶,观察叶片颜色和大小,使其成熟度一致。叶片选向阳同一枝位的,分别从火烧处理的每株取样,叶片混合在一起,再进行测量,各指标3次测量重复。

测定方法:丙二醛(MDA)含量,采用硫代巴比妥酸法测定;细胞质膜相对透性测定,采用电导法;脯氨酸含量,采用磺基水杨酸提取茚三酮显色法测定;SOD活性,采用氮蓝四唑(NBT)光还原法测定;POD活性,采用愈创木酚法测定,参照李合生^[6]的方法。

1.3 数据处理

采用Excel2007软件进行数据分析,采用SPSS 17.0统计软件进行数据统计,用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较不同处理组数据的差异。

2 结果与分析

2.1 火烧对幼树直接受害叶和当年新生叶细胞膜相对透性和丙二醛(MDA)含量的影响

细胞电解质外渗是胁迫下细胞膜受到伤害后细胞溶质向外渗漏的现象,它的大小说明了细胞膜破

坏程度的大小。如图 1 可知, 火烧后 3 种幼树直接火灾叶细胞膜相对电导率都显著提高。水曲柳提高最多, 提高 57.81%, 其次是黄蘖, 提高 52.55%, 胡桃楸提高最少, 提高 35.71%。说明水曲柳叶片细胞膜受火烧的破坏程度最大。

火烧后 3 种幼树新生叶相对电导率除胡桃楸的茎火烧处理显著提高外, 其他都与对照差异不显著(图 2)。

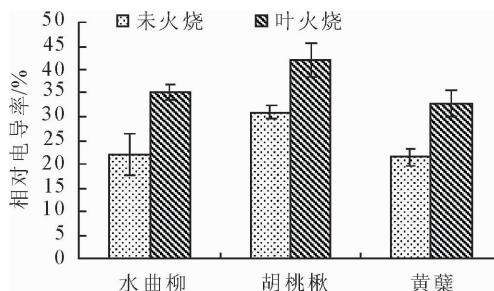


图 1 幼树直接火灾叶相对电导率

Fig. 1 The relative electrical conductivity of seedlings' leaf directly destroyed by fire

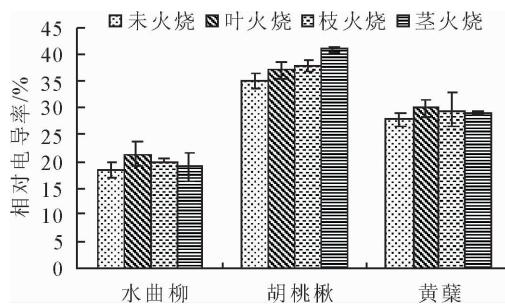


图 2 火烧后幼树新生叶相对电导率

Fig. 2 The relative electrical conductivity of the new leaves after burning

火烧后各种幼树直接火灾叶丙二醛含量显著提高(图 3)。水曲柳提高最多, 提高 22.72%, 其次是黄蘖, 提高 13.52%, 胡桃楸提高最少, 提高 11.08%。丙二醛反映细胞膜脂过氧化作用的指标。水曲柳叶片丙二醛含量增加最多, 说明水曲柳叶片膜脂过氧化程度最高, 细胞膜受到的伤害最大; 胡桃楸叶片丙二醛含量增加最少, 表明其膜脂过氧化程度最低, 细胞膜受到的伤害最小。

如图 4, 火烧后各种幼树新生叶丙二醛含量变化表现不同, 有的高于对照, 有的低于对照。对叶火烧后, 水曲柳新生叶丙二醛含量显著降低, 比对照降低 12.5%, 胡桃楸和黄蘖与对照差异不显著。对枝火烧后, 水曲柳和黄蘖新生叶丙二醛含量显著降低, 分别降低 15.61%、34.78%, 胡桃楸与对照差异不显著。对茎火烧后, 胡桃楸新生叶丙二醛含量显著提高, 提高 64.71%, 黄蘖新生叶丙二醛含量显著降低, 降低 43.48%, 水曲柳与对照差异不显著。火烧对新生叶膜脂过氧化程度也产生一定程度的影响。

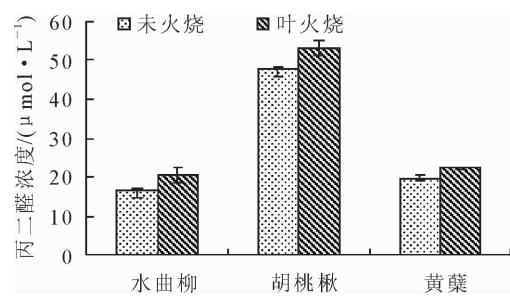


图 3 幼树直接火灾叶丙二醛含量

Fig. 3 The MDA concentration of seedlings' leaf directly destroyed by fire

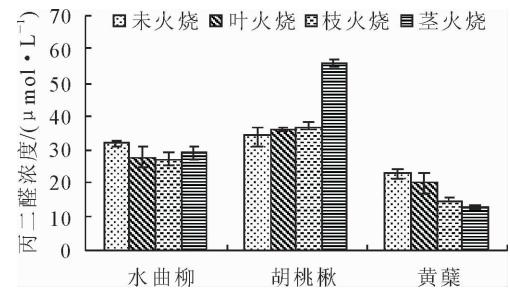


图 4 火烧后幼树新生叶丙二醛含量

Fig. 4 The MDA concentration of the seedlings' new leaves after burning

2.2 火烧对幼树直接火灾叶和当年新生叶保护酶活性的影响

SOD、POD 等是植物体内重要酶类, 被称为植物保护酶系统, 在抵抗逆境胁迫、减少活性氧积累、维护膜结构完整等方面起到重要作用^[7]。经试验测定, 火烧后 3 种幼树直接火灾叶 SOD、POD 活性与对照相比都显著提高(图 5、图 6)。其中, 水曲柳、黄蘖、胡桃楸叶片 SOD 活性分别提高 140.97%、118.41%、90.63%。火烧后 3 幼树直接火灾叶 POD 活性与对照相比显著提高, 黄蘖叶片 POD 活性提高 44.92%, 提高最多, 其次是水曲柳和胡桃楸, 分别提高 36.42%、22.20%。SOD 和 POD 活性的提高说明火烧使植物体内活性氧产生和清除的平衡遭到破坏, 加速了活性氧的积累, 而这 3 幼树启动了本身的酶促防御系统来抵御火烧引起的破坏。

火烧后 3 种幼树新生叶 SOD 活性与对照相比不同程度的提高(图 7)。其中, 对叶火烧后, 3 种幼树新生叶 SOD 活性都略有提高, 但是与对照差异不显著。对枝火烧后, 3 幼树新生叶 SOD 活性都显著提高, 其中, 黄蘖提高最多, 提高 73.89%, 其次是水曲柳提高 44.39%, 胡桃楸提高 41.05%。对茎火烧后, 黄蘖提高最多, 提高 59.45%, 水曲柳提高 39.17%, 胡桃楸提高 36.26%。对各苗木火烧后, 各处理新生叶 POD 活性有的与对照差异显著, 有的差异不显著(图 8)。对叶火烧后, 胡桃楸和黄蘖新生叶 POD 活性与对照相比显著提高, 分别提高

30.89%、213.58%，水曲柳新生叶 POD 活性没有显著变化。对枝火烧后，黄蘖新生叶 POD 活性提高最多，提高 127.78%，其次是胡桃楸，提高 42.38%，水曲柳与对照差异不显著。对茎火烧后，黄蘖、胡桃楸新生叶 POD 活性与对照相比显著提高，分别提高 230.38%、99.78%，水曲柳新生叶 POD 活性与对照无显著差异。胡桃楸和黄蘖枝和茎火烧后新生叶 SOD、POD 活性提高显著，说明对枝和茎火烧处理对幼树的影响较大，对水曲柳影响不大。

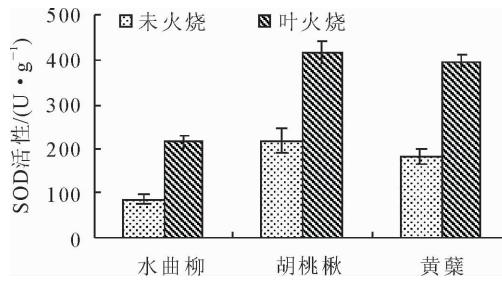


Fig. 5 The SOD activities of the seedlings' leaf directly destroyed by fire

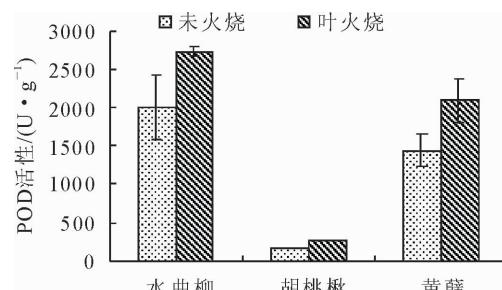


Fig. 6 The POD activities of the seedlings' leaf directly destroyed by fire

2.3 火烧对幼树直接灾害叶和当年新生叶脯氨酸含量的影响

脯氨酸是水溶性最大的氨基酸，被认为是有效的渗透调节物质，有助于提高植物细胞或组织的持水能力以增强抗逆性。火烧后各幼树直接灾害叶脯氨酸含量与对照相比显著提高（图 9），水曲柳提高最多，提高 165.37%，其次是胡桃楸和黄蘖，分别提高 53.05%、51.69%。火烧后各幼树新生叶脯氨酸含量有的与对照差异显著，有的差异不显著（图 10）。对叶火烧后，胡桃楸新生叶脯氨酸含量与对照相比差异显著，脯氨酸含量提高 23.07%；水曲柳和黄蘖新生叶脯氨酸含量与对照差异不显著。对枝火烧后，胡桃楸叶片脯氨酸含量显著提高，提高 24.04%；水曲柳和黄蘖新生叶脯氨酸含量与对照差异不显著。对茎火烧后，胡桃楸和黄蘖叶片脯氨酸含量显著提高，分别提高 20.19%、35.71%，水曲柳对照差异不显著。火烧后叶片脯氨酸含量的提高说

明火烧对幼树的渗透调节能力产生了影响，为了维持细胞的持水能力，通过脯氨酸含量的提高来调节。脯氨酸含量提高得越多，说明该幼树的持水能力越强，对火的抵抗力越强。

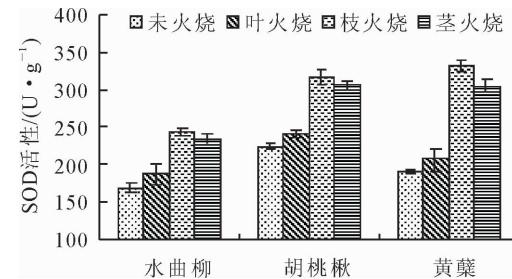


Fig. 7 The SOD activities of the new leaves after burning

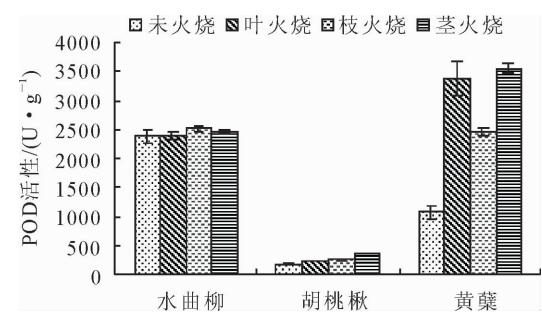


Fig. 8 The POD activities of the seedlings' new leaves after burning

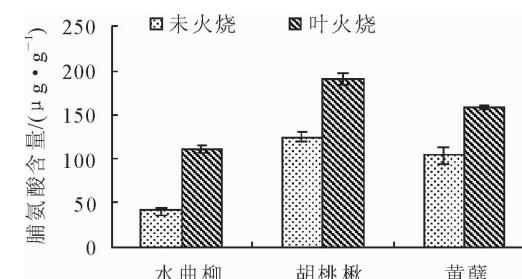


Fig. 9 Content of proline of the seedlings' leaf directly destroyed by Fire

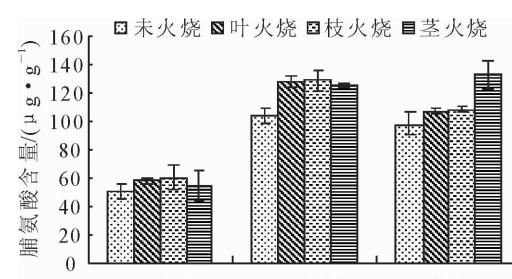


Fig. 10 Content of Proline of the seedlings' new leaves after burning

3 结论与讨论

植物受到外界逆境危害时，细胞膜的结构和功

能会受到破坏,导致膜透性增大,因此细胞膜的透性变化反映了逆境对植物细胞的伤害程度,细胞膜的稳定性也反映了植物抗逆性的高低^[8]。丙二醛是逆境下植物细胞积累的氧自由基引发膜脂过氧化的重要产物,使得细胞膜透性增大,引起膜功能的紊乱,破坏膜结构,严重地影响细胞代谢,胁迫强度越大,膜系统的损伤越大^[9]。直接火害叶是受火的高温直接受害的叶片,本研究中,3种幼树直接火害叶细胞膜透性都显著提高,膜脂过氧化程度也不同程度的增加,从叶片细胞膜稳定性和膜脂过氧化程度分析比较3幼树的抗火性,胡桃楸最强,其次是黄蘖,最后是水曲柳。火烧后幼树新生叶细胞膜透性和丙二醛含量没有一定的规律,胡桃楸的茎火烧处理后新生叶相对电导率和丙二醛含量提高显著,说明茎火烧处理后胡桃楸新生叶细胞膜透性增大,膜脂过氧化程度加大,幼树对火没有较好的适应性,火后恢复慢;而水曲柳的叶火烧和枝火烧、黄蘖的枝火烧和茎火烧处理新生叶丙二醛含量与对照相比是显著降低的,说明火烧减弱膜脂的过氧化作用,对膜脂过氧化起到一定的防御作用。

超氧化物歧化酶(SOD)是一种能消除植物体内过剩的超氧阴离子自由基(O_2^-)的酶,保护植物细胞免受活性氧伤害^[10]。POD在维持IAA库源平衡和清除植物体内产生的有毒物质中有重要意义,将 H_2O_2 转变为 H_2O 而起到解毒作用^[11-12]。在植物正常生长的条件下,它们彼此协调,使生物体内活性氧维持在较低水平,不会引起植物损伤^[13]。逆境胁迫引起植物体内活性氧水平增加的同时启动防御系统,对活性氧的清除能力是决定细胞对逆境胁迫抗性的关键因素^[14]。韩刚^[15]等研究花棒苗的SOD、POD活性在中度和重度干旱胁迫30 d时显著增加;周斌^[16]等研究短期低温胁迫能够使核桃枝条内SOD、POD活性的活性显著提高。程淑娟^[17]等研究盐胁迫条件下2种忍冬属植物都能通过启动抗氧化酶系统(SOD、POD等)降低活性氧的伤害。本试验中,3种幼树直接火害叶SOD和POD活性与以上逆境对SOD、POD活性影响研究结果一致,火烧导致了3种幼树体内活性氧产生和清除的平衡被破坏,幼树启动了保护酶系统,清除了部分活性氧,对膜系统起到了一定的保护作用,减轻火烧对其造成的伤害,也是幼树对火烧的一种适应性反应。其中SOD活性增加较高,在清除活性氧、防止膜脂过氧化方面起着主要作用。

火烧后当年新生叶SOD、POD活性的变化因树种和火烧处理的不同有不同程度的提高,说明火烧后幼树清除活性氧的能力提高,使细胞免受一定程

度的伤害,进而也增强了水曲柳、黄蘖和胡桃楸的抗火性。很多研究表明,SOD活性可作为判断植物抗逆性大小的指标^[18-19],火烧后新生叶SOD活性的提高是一种积极有效的保护机制,也说明了各幼树对火有一定的抵抗能力。

脯氨酸在植物体内含量很低,一旦发生逆境胁迫,脯氨酸便会在植物细胞质中积累,以防止细胞脱水^[20]。它的积累是一个普遍现象^[21-22]。本研究中3幼树直接火害叶脯氨酸含量显著提高,说明火烧同其他逆境一样,火烧产生的高温伤害使3幼树脯氨酸呈现一定程度的累积。水曲柳直接火害叶脯氨酸累积最多,其次是胡桃楸,再次是黄蘖。有研究表明脯氨酸的积累反映植株受到胁迫的程度^[23],水曲柳受到火的胁迫程度最大,其次是胡桃楸,黄蘖最小。

本研究中,火烧后当年新生叶脯氨酸含量的增加对于防止火烧引起的细胞内水分的损失、维持细胞膜的完整性方面到了重要的作用,也表现出3种幼树较强的抗火性,脯氨酸含量的增加也是幼树对火烧的一种适应和保护。

综上所述,火烧导致3种幼树直接火害叶细胞膜透性和膜脂过氧化程度加重,表现出火烧对幼树的不利影响,但同时幼树启动自身的抗氧化防御系统保护酶活性提高,渗透调节能力增强,以抵抗火烧产生的破坏,表现出3种幼树对火烧均具有一定的抵抗能力。火烧后3种幼树新生叶细胞膜脂过化程度因树种和火烧处理的不同而呈现不同程度的减轻,SOD、POD活性和脯氨酸含量不同程度的提高,这些都是幼树对火烧的一种适应和自我保护的机制,以适应经常发生火灾的环境,也表现出幼树火烧后具有较强的对火的抵抗能力。本研究表明,针对不同树种采取不同火烧方法,可以增强细胞的稳定性,提高叶片抗氧化能力和渗透调节能力,本研究的面还很窄,有待于更系统、全面的研究,希望能为计划火烧和提高树木的抗火性方面提供理论指导。

参考文献:

- [1] 杨道贵,王金锡,马志贵,等.计划火烧对云南松生长的影响[J].森林防火,1992(1):9-11.
- [2] 肖功武,刘凤云,高桂芹,等.低强度火烧对樟子松生长的影响[J].森林防火,1996,49(2):24.
- [3] 郑焕能.中国东北林火[M].哈尔滨:东北林业大学出版社,2000.
- [4] 邵艳军,山仑,李广敏.干旱胁迫与复水条件下高粱、玉米苗期渗透调节及抗氧化比较研究[J].中国生态农业学报,2006,14(1):68-70.

SHAO Y J, SHAN L, LI G M. Comparison of osmotic regulation and antioxidation between *sorghum* and maize seedlings under soil drought stress and water recovering conditions[J]. Chinese Journal

- of Eco-Agriculture, 2006, 14(1): 68-70. (in Chinese)
- [5] 史宝胜, 刘冬云, 张晓磊, 等. 水分胁迫对金叶榆含水量、细胞质膜相对透性和抗氧化系统的影响[J]. 西北农业学报, 2010, 19(9): 88-92.
- [6] 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.
- [7] SONJA V J, BILJANA K, BRANKA S, et al. Senescence and droughtrelated changes in peroxidases and superoxide serbica [J]. Journal of Experimental Botany, 2006, 57: 1759-1768.
- [8] CHERUTH A J, KSOURI R, RAGUPATHI G, et al. Antioxidant defense responses: physiological plasticity in higher plants under abioticconstraints [J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2009, 31: 427-436.
- [9] 王兴顺. 黄芩(*Scutellaria baicalensis*)幼苗对干旱胁迫生理适应性反应[J]. 西北林学院学报, 2014, 29(1): 55-59.
WANG X S. Physiological responses of *Scutellaria baicalensis* seedlings under drought stress[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2014, 29(1): 55-59. (in Chinese)
- [10] BOWLER C, MONTAGU V M, INZE D. Superoxide dismutase and stress tolerance[J]. Annual Review of Plant Biology, 1992, 43: 83-116.
- [11] 计汪栋, 施国新, 杨海燕, 等. 铜胁迫对竹叶眼子菜叶片生理指标和超微结构的影响[J]. 应用生态学报, 2007, 18(12): 2728-2732.
JI W D, SHI G X, YANG H Y, et al. Effect so f Cu²⁺ stress on leaf physiological in diceandul trastructure of *Potamogeton malayanus*[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2007, 18(12): 2728-2732. (in Chinese)
- [12] 周长芳, 吴国荣, 施国新, 等. 水花生抗氧化系统在抵御 Cu²⁺ 胁迫中的作用[J]. 植物学报, 2001, 43(4): 389-394.
ZHOU C F, WU G R, SHI G X. The role of antioxidant systems in Cu²⁺ stress resistance in *Alternanthera philoxeroides* [J]. Acta Botanica Sinica, 2001, 43(4): 389-394. (in Chinese)
- [13] 柯世省, 金则新. 干旱胁迫对夏腊梅叶片脂质过氧化及抗氧化系统的影响[J]. 林业科学, 2007, 43(10): 28-32.
KE S S, JIN Z X. Effects of drought stress on lipid peroxidation and antioxidant system in leaves of *Calycanthus chinensis* [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2007, 43(10): 28-32. (in Chinese)
- [14] 夏新莉, 郑彩霞, 尹伟伦. 土壤干旱胁迫对樟子松针叶膜脂过氧化、膜脂成分和乙烯释放的影响[J]. 林业科学, 2000, 36(3): 8-12.
- [15] 韩刚, 党青, 赵忠. 干旱胁迫下沙生灌木花棒的抗氧化保护响应研究[J]. 西北植物学报, 2008, 28(5): 1007-1013.
HAN G, DANG Q, ZHAO Z. Response of antioxidation protection system of *Hedysarum scoparium* to drought stress [J]. Acta Bot. Boreal-Occident. Sin., 2008, 28(5): 1007-1013. (in Chinese)
- [16] 周斌, 张金龙, 冯纪年. 短期低温胁迫对核桃抗氧化酶活性的影响[J]. 西北林学院学报, 2015, 30(3): 51-53.
ZHOU B, ZHANG J L, FENG J N. Antioxidant enzymes activities of walnut tree under short term cold stress[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2015, 30(3): 51-53. (in Chinese)
- [17] 程淑娟, 唐东芹, 刘群录. 盐胁迫对两种忍冬属植物活性氧平衡的影响[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2013, 37(1): 137-141.
- [18] 周瑞莲, 赵哈林, 陈国栋. 高寒山区植物根抗氧化酶系统的季节变化与抗冻性关系[J]. 生态学报, 2001, 26(6): 865-870.
ZHOU R L, ZHAO H L, CHENG G D. Seasonal changes in enzymatic antioxidant system in roots of alpinperennial forage gasses related to freezing tolerance[J]. Acta Ecologica Sinica, 2001, 26(6): 865-870. (in Chinese)
- [19] 左利萍, 李毅, 焦健. 渗透胁迫下河北杨叶片的生理响应及相关分析[J]. 林业科学, 2008, 44(8): 56-61.
- [20] 朱红霞, 张家洋, 张统. 绿航绿萝和金边吊兰对铅胁迫的生理响应[J]. 西北林学院学报, 2015, 30(5): 91-97.
ZHU H X, ZHANG J Y, ZHANG T. Physiological responses of scindapsus aureus and chlorophytum comosum to lead stress[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2015, 30(5): 91-97. (in Chinese)
- [21] 赵福庚, 刘有良. 胁迫条件高等植物 Pro 代谢及调节研究进展[J]. 植物学通报, 1999, 16(5): 540-546.
ZHAO F G, LIU Y L. Advances in study on metabolism and regulation of proline in higher plants under stress[J]. Chinese Bulletin of Botany, 1999, 16(5): 540-546. (in Chinese)
- [22] DASHEK W V, ERICKSO S S. Isolation, assay, biosynthesis metabolism, uptake and translation and function of proline in plant cells and tissue[J]. Botreview, 1981, 47(3): 380-385.
- [23] 王斌. NaCl 和 Na₂SO₄ 胁迫下沼泽小叶桦的生理响应[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2013, 37(1): 132-136.
- [24] 张慧, 何玉杰, 陈铁山, 等. 长期水分胁迫对不同基因型烟草生长旺盛期生理特性的影响[J]. 西北农业学报, 2009, 18(2): 144-148.

(上接第 156 页)

- [12] 高义平, 吕孟雨, 赵和, 等. 水稻细胞悬浮系的中短期保存方法[J]. 作物学报, 2013, 39(11): 2039-2045.
GAO Y P, LYU M Y, ZHAO H, et al. Short-medium term preservation of rice suspension cells[J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(11): 2039-2045. (in Chinese)
- [13] 赵继鹏, 杨淑慎. 曼地亚红豆杉细胞悬浮培养体系的建立[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2014, 42(1): 189-195.
ZHAO J P, YANG S S. Establishment of cell suspension culture system for *Taxus media*[J]. Journal of Northwest A&F University: Nat. Sci. Ed., 2014, 42(1): 189-195. (in Chinese)
- [14] KIM J H, YUN J H, HUANG Y S, et al. Production of taxol and related taxanes in *Taxus brevifolia* cell culture: effect of sugar[J]. Biotechnol Lett, 1995, 17: 101-106.
- [15] GAO W Y, JIA W, DUAN H Q, et al. Industrialization of medicinal plant tissue culture[J]. China J. Chin. Mater. Med., 2003, 28: 385-390.
- [16] 谢华永. 杨树胚性悬浮细胞系建立与原生质体融合研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2004.
- [17] 颜日明, 张志斌, 邱晓芳, 等. 杜仲细胞悬浮培养产黄酮及其动力学研究[J]. 中国生物工程杂志, 2008, 28(10): 60-65.
YAN R M, ZHANG Z B, QIU X F, et al. Study on flavonoids producing and kinetics in cell suspension culture of *Eucamnia ulmoides* Oliv[J]. China Biotechnology, 2008, 28(10): 60-65. (in Chinese)