

不同架形对阳光玫瑰葡萄叶幕生态和抗高温机制的比较研究¹

罗玲^{1,2}, 刘伟², 梁东¹, 马一君², 李然², 吕秀兰^{1*}

(¹四川农业大学园艺学院, 成都 611130; ²四川省农业科学院园艺研究所, 成都 610066)

摘要: 【目的】探究不同架形栽培的阳光玫瑰葡萄对夏季自然高温热害的生理生态响应。【方法】以阳光玫瑰葡萄为试材, 设置V型、飞鸟型、H型3种架形处理, 监测夏季(6—8月)叶幕温湿度变化情况, 于连续自然高温(>38℃)发生前6d及发生后的第3、6、9、15天测定葡萄叶片光合色素含量、光合参数、叶绿素荧光参数及抗逆基因(热激蛋白基因、热激转录因子基因、*GLOSI*)的表达量, 并分析自然高温发生前后叶片组织结构的变化。【结果】夏季自然高温天气下, 3种架形中飞鸟架葡萄叶幕温度最低, 而湿度最高, V型架次之, 葡萄叶片 P_n 下降。葡萄叶片栅栏组织厚度、 P_n 、Chl a、Chl b、Car含量及 F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 Φ_{PSII} 、 qP 、 ETR 值均表现为飞鸟架>V型架>H型架, 而叶片厚度、海绵组织厚度、 G_s 、 T_r 、 C_i 、 F_o 、 NPQ 则表现为H型架>V型架>飞鸟架; 飞鸟架葡萄叶片 $VvHSP17.9$ 、 $VvHSP22$ 、 $VvHSP70$ 、 $VvHSP90$ 、 $VvHSP100$ 、 $VvHSP101$ 、 $VvHSEF1$ 、 $VvHSEF2$ 、 $VvHSEF1$ 和 $GLOSI$ 等10个基因的相对表达量最高, 其中H型架葡萄叶片 $VvHSP17.9$ 、 $VvHSP90$ 、 $VvHSP70$ 基因的相对表达量高于V型架, 其余7个基因的相对表达量则低于V型架。【结论】夏季自然高温下, 3种架形中飞鸟架阳光玫瑰葡萄叶幕温度较低、湿度较高, 叶肉组织紧实、光合色素含量高、 P_n 较高, 抗逆基因表达量较高、PS II反应中心较为稳定是其耐热性较高的主要原因。

关键词: 阳光玫瑰葡萄; 架形; 抗高温; 叶幕生态; 光合生理

中图分类号: S663.1 文献标志码: A 文章编号: 1009-9980(2024)10-0001-08

Comparative study on canopy microclimate and high-temperature resistance mechanisms of Shine Muscat grape in different trellis systems

LUO Ling^{1,2}, LIU Wei², LIANG Dong¹, MA Yijun², LI Ran², LV Xiulan^{1*}

(¹College of Horticulture, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, Sichuan, China; ²Horticulture Research Institute, Sichuan Academy of Agricultural Sciences, Chengdu 610066, Sichuan, China)

Abstract: 【Objective】With global warming's ongoing impact, the frequency and intensity of extremely hot weather during summer have risen, and heat injury has become a significant meteorological disaster affecting grape production. Particularly in the southern region, where grapes are primarily cultivated in controlled environments like greenhouse, the enclosed ecological conditions worsen high-temperature stress (HTS). Therefore, studying how adult grapevines respond to HTS in natural surroundings is crucial. Assessing the physiological response of adult grapevines to HTS and choosing heat-resistant grape trellis systems are vital for studying heat-resistant mechanisms and heat-resistant cultivation of grapes. 【Methods】With Shine Muscat grapevines as the experimental material, three trellis-system treatments of V-shaped (Vs), Flying Bird-shaped (Fs) and H-shaped (Hs) were implemented. Canopy temperature and humidity were monitored from June to August. Subsequently, the levels of photosynthetic pigments, photosynthetic parameters, chlorophyll fluorescence parameters, and the expression of

收稿日期: 2024-05-31 接受日期: 2024-08-13

基金项目: 四川省科技资源共享服务平台(2020JDPT0004); 四川省科技计划项目(2021YFYZ0023); 国家现代农业产业技术体系四川水果创新团队(sccxtd); 四川省重点研发项目(2022YFN0005)

作者简介: 罗玲, 女, 在读博士研究生, 研究方向为果树生理生态。Tel: 16602878486, E-mail: 912778396@qq.com

*通信作者 Author for correspondence. Tel: 18608352199, E-mail: xllvjj@163.com

resistance genes (heat shock protein genes (*Hsp*), heat shock transcription factor genes (*Hsf*), *GLOSI*) were assessed. Changes in leaf tissue structure of different tree shapes before and after high-temperature occurrence in the field were analyzed. **【Results】**The frequency and intensity of extreme temperature on the canopy during the hot months in summer were significantly lower in Fs and Vs compared to those in Hs. In August, the proportion of temperatures above 40°C in Fs canopy decreased by 45.07% and 46.20% compared to those in Vs and Hs. Canopy humidity decreased gradually with the rising temperatures from June to August, with Fs having the highest humidity, followed by Vs, and the lowest in Hs. After 15 days of HTS, grapevine leaf thickness increased, with spongy tissue pores showing a notable increase. Compared to pre-high temperature, the thickness of palisade and spongy tissues of Fs changed less, while the thickness of spongy tissues of Vs increased by 43.79%, and the thickness of palisade and spongy tissues of Hs increased by 24.70% and 42.51%. As the number of days of HTS increased, the contents of chlorophyll a (Chl a), chlorophyll b (Chl b) and carotenoids (Car) in the leaves of all three trellis systems first showed an upward trend and then a downward trend. Similarly, the net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r) and intercellular CO₂ concentration (C_i) also first showed an upward trend and then a downward trend. The decrease in P_n observed in the leaves of all three trellis systems at the end of the stress period was accompanied by a significant decrease in G_s , T_r , and C_i , indicating that stomatal limiting factors were the primary reason for the decrease in P_n . Then, the results of correlation analysis showed that P_n was significantly positively correlated with photosynthetic pigment content and photochemical efficiency. However, no significant correlation were observed between P_n and G_s , T_r , and C_i . This suggests that non-stomatal limiting factors such as the reduction of photosynthetic pigment content and the impairment of the photosynthetic apparatus also played a important role in the decrease of P_n . During the experiment, the chlorophyll and carotenoid contents were highest in Fs, followed by Vs, and lowest in Hs. The photosynthetic pigment contents of Fs was 6.74%, 49.87% higher than those of Vs and Hs after 6 days of HTS, and the P_n of Fs was 14.21%, 76.22% higher than those of Vs and Hs after 15 days of HTS. Initial fluorescence (F_o) and non-photochemical quenching coefficient (NPQ) showed a continuous upward trend. The maximum fluorescence yield (F_m) and photochemical quenching coefficient (qP) showed an upward trend and then a downward trend. The maximum energy conversion efficiency (F_v/F_m), potential photochemical activity (F_v/F_o) and actual photochemical efficiency (Φ_{PSII}) remained stable in the early stages of HTS but decreased rapidly in the later stages. The ETR first showed a small decrease followed by a slight increase, and then a rapid downward trend after 6 days of HTS. During the period of HTS, the change range of the chlorophyll fluorescence parameters in Hs was greater, leading to significantly higher levels of F_o and NPQ compared to Vs and Fs ($p < 0.05$). However, the remaining fluorescence parameters of Hs were notably lower than those of Vs and Fs. No significant differences were observed between Vs and Fs, except for NPQ , which was significantly higher than that of Fs.. In this experiment, HTS induced the expression of resistance genes in the leaves of all three trellis systems. The relative expression levels of *VvHSP17.9* and *VvHSP90* increased, but the other heat shock protein genes (*VvHSP22*, *VvHSP70*, *VvHSP100*, *VvHSP101*) and three heat shock transcription factor genes (*VvHSFA1*, *VvHSFA2*, *VvHSFB1*) along with *GLOSI* showed a general trend of first increasing followed by a decreasing trend. Compared to Vs and Hs, Fs showed the most notable up-regulation of the expression of the nine genes mentioned above except for *VvHSP100* under HTS. The expression levels of *VvHSP22*, *VvHSP101*, *VvHSFA1*, *VvHSFA2*, *VvHSFB1*, and *GLOSI* were significantly higher in Vs than those in

Hs. Conversely, the expression levels of *VvHSP17.9* and *VvHSP70* were significantly lower in Vs than those in Hs. The results of correlation analysis indicated that *VvHSP70*, *VvHSP101*, and *VvHSFBI* were significantly positively correlated with Chl a, Chl b, Car, P_n , G_s , C_i , F_m , and qP_z . Conversely, *VvHSP17.9*, *VvHSP90*, *VvHSFA1*, and *GLOSI* exhibited significant negative correlations with F_v/F_m , F_v/F_o , Φ_{PSII} , and *ETR*. Furthermore, *VvHSP22*, *VvHSP100* and *VvHSFA2* showed no significant correlation with photosynthetic pigments, photosynthetic parameters, and chlorophyll fluorescence parameters. Under high-temperature treatment, the canopy temperature was lower and humidity was higher in Fs, leading to a reduction in the combined stress of high temperature and drought. Additionally, Fs had fewer changes in leaf tissue structure, higher photosynthetic pigment content and photosynthetic rate, a more stable PS II reaction center, and higher expression levels of resistance genes like *VvHSP*, *VvHSF* and *GLOSI* compared to those of Vs and Hs. 【Conclusion】 The long-term high-temperature treatment destroyed the tissue structure of grape leaves, reduced the PSII activity and inhibited photosynthesis of the three trellis systems. Compared with Vs and Hs, Fs had stronger resistance to HTS and was more able to adapt to high-temperature environments. Hs had the lowest heat resistance.

Key words: Shine Muscat grape; Trellis systems; High temperature resistance; Canopy-microclimate; Photosynthetic physiology

阳光玫瑰是日本选育出的中晚熟葡萄品种，因其无核（人工处理后）、皮薄、甜度高和香气浓郁等优异品质以及较强的环境适应性，近年来广受消费者和种植者喜爱^[1]。随着农业栽培技术和设施的不断优化，当前阳光玫瑰已成为南方地区发展的热门品种之一^[2]。然而随着全球气候变暖，中国南方夏季极端高温的日数、频率和强度全区域呈现明显增长趋势，极端高温天气已成为南方夏季的一种“新常态”^[3-4]。夏季持续高温会导致葡萄叶片卷枯、果实出现日灼，严重影响果实的产量和品质^[5]，而且南方地区葡萄普遍采用的避雨栽培模式也会进一步加重夏季高温逆境的发生。高温热害已成为南方地区阳光玫瑰健康生产最主要的限制因素。

葡萄架形可通过改变葡萄叶幕形状，改变叶片群体的受光面积及园内光照度、温度、湿度、通风性等微环境因子，也可调控葡萄营养生长和生殖生长的平衡，影响树体长势，最终影响葡萄果实产量及品质^[6]。选用合理的架形有利于减少园内高温郁积，提高树体抗逆性，增强葡萄对高温的适应力。因此，观测不同架形阳光玫瑰葡萄在自然高温天气下的生长表现，评价不同架形阳光玫瑰葡萄耐热性的差异，对于保证夏季阳光玫瑰葡萄正常生长和果实发育具有重要意义。

由于受地形和气候等多方面的影响，南方地区葡萄栽培多采用 V 型架和飞鸟架^[7]。近年来，随着葡萄现代化种植的发展，H 型平棚架因其修剪技术简单、标准化生产程度高以及架面下活动空间大，在南方平地果园和葡萄观光园采用的也越来越多^[8]。在植物对高温的生理响应中，光合作用是最敏感的生理过程^[9]。高温会导致气孔关闭、叶绿素分解、光合作用的相关酶钝化或变性，使叶片光合作用减弱^[10]。高温还会破坏光系统 II（PS II），使 PS II 捕光天线色素分解、反应中心受损、放氧复合体失活以及受体侧光合电子传递受阻，从而造成植物光能捕获减少、热耗散增加，最终导致叶片光化学效率和光能利用率降低^[9]。与 PS II 相比，PS I 在高温下比较稳定^[11]。另外，植物叶片组织结构在高温胁迫下的变化也十分明显，正常情况下植物叶肉组织排列紧密，而高温胁迫会导致叶片组织发生紊乱，在葡萄^[12]、甜樱桃^[13]、虎耳草^[14]等植物

中均发现叶肉组织在高温后出现膨大、细胞排列疏松等现象。热激蛋白 (Heat Shock Protein, HSP) 是植物受高温刺激后大量合成的一类蛋白质, 大部分 HSP 的功能是作为分子伴侣参与蛋白质的运输、折叠、组装和定位, 阻止高温胁迫下一些蛋白质的错误折叠, 帮助变性蛋白质复性或降解, 从而减少高温下细胞内受损蛋白的积累, 维护细胞正常功能, 减少高温伤害^[15]。HSP 根据分子质量大小可分为 HSP100s、HSP90s、HSP70s、HSP60s 和分子质量为 15~50 KDa 的小分子热激蛋白^[16-17]。热激转录因子 (Heat Shock Factor, HSF) 位于信号传导途径下游, 当接收到外界传来的热激信号, 就会与热激蛋白基因的启动子结合, 从而促进 HSPs 基因的表达, 增加植物的耐热性^[18-19]。HSFs 根据低聚物结构域的特点可以分为 3 大类, 即 HSFA、HSFB 和 HSFC, 在高温处理的葡萄及拟南芥中发现, *HSFA2* 可与一个肌醇半乳糖苷合成相关基因 *GLOS1* (Galactinol Synthesis) 启动子结合, 共同上调表达参与耐热性调节^[20-21]。

目前, 关于不同架形葡萄耐热性差异的研究较少。笔者在本研究中以阳光玫瑰为试验材料, 在夏季田间高温环境下, 观测 V 型架、飞鸟架和 H 型架 3 种架形葡萄叶片的组织结构、光合特性、叶绿素荧光特性和抗逆基因的表达量, 综合分析不同架形葡萄高温胁迫应答差异, 以为葡萄耐热机制及抗热栽培研究提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料与处理

试验于 2022 年 6—8 月在四川省成都市双流区太平镇前进村 5 组“一米阳光”葡萄园内 (N 30°27', E 104°13') 进行, 年均气温 16.5 °C, 年均降水量 895.6 mm, 年均日照时数 1 032.9 h。试验材料为 5 a (年) 阳光玫瑰葡萄, 南北行向种植, 设置 V 型架 (V-shaped, Vs)、飞鸟架 (Flying Bird-shaped, Fs) 和 H 型架 (H-shaped, Vs) 3 种架形处理。V 型架株行距 2 m×3 m, 叶幕分布高度为距地面 1.0~1.9 m, 叶幕开张角度约为 45°; 飞鸟架株行距 2 m×3 m, 叶幕分布高度为距地面 1.5~1.8 m, 叶幕开张角度约为 55°, 新梢下垂长度约 60 cm; H 型架株行距 4 m×6 m, 叶幕水平分布于距地面 1.8 m 高度。3 种架形均采用避雨栽培模式, 避雨棚为连栋钢架拱棚, 单棚跨 6 m, 脊高 4.3 m, 肩高 2.5 m, 南北向种植, 同侧新梢间距约为 20 cm, 新梢主梢保留 12 枚叶左右, 生长期修剪及肥水管理等技术基本一致。

成都地区每年会出现连续极端高温天气, 将日最高气温 >38 °C 出现的第 1 天定义为田间高温胁迫第 1 天。2022 年 8 月 2 日, 根据天气预报试验基地日最高气温不超过 38 °C, 因此将 8 月 2 日定义为高温发生前, 并开展相关指标的调查收集。到 2022 年 8 月 8 日, 试验基地露地日最高气温超过 38 °C, 达到了 39.2 °C, 且根据天气预报此后将出现连续高温, 因此将 8 月 8 日定义自然高温胁迫第 1 天, 而后每间隔 2~3 d 开展一次相关调查, 直至高温结束。具体试验开展时间为自然高温发生前 6 d (8 月 2 日) 及胁迫发生后的 3、6、9、15 d (8 月 10 日、13 日、16 日、22 日), 用 B6 代表自然高温发生前 6 d, 用 A3、A6、A9、A15 分别代表高温胁迫发生后的 3、6、9、15 d。如图 1 所示为 2022 年 8 月试验区实际露地日均温和日最高温的变化情况, 8 月 8 日之前日最高温低于 38 °C, 在 8 月 8—24 日每天至少有 1 h 的温度超过 38 °C, 并且最高温达到 42 °C。

在试验开始前每处理选取 10 株生长一致的葡萄植株挂牌标记确定为样株, 于 B6、A3、A6、A9、A15 日采集葡萄植株第 6~8 节位叶片进行光合色素含量测定, 每处理每次采集 10 枚叶, 其中第 6、7、8 节位每

次分别采摘 3、4、3 枚叶；再于当日 13:00—14:00 每处理采集新展开幼叶 10 枚用于抗逆基因的表达分析。同时，试验开始前每处理在样株中选取第 7 节位叶片 6 枚进行标记，其中 3 枚用于 B6、A3、A6、A9、A15 日连续观测葡萄叶片光合参数日变化，另外 3 枚用于连续观测叶绿素荧光参数日变化。另外，于 B6 和 A15 日分别采集第 7 节位叶片 5 枚，用于制作石蜡切片观测叶片解剖结构。所有分析测试所用的叶片均选择行间内同一朝向叶片。

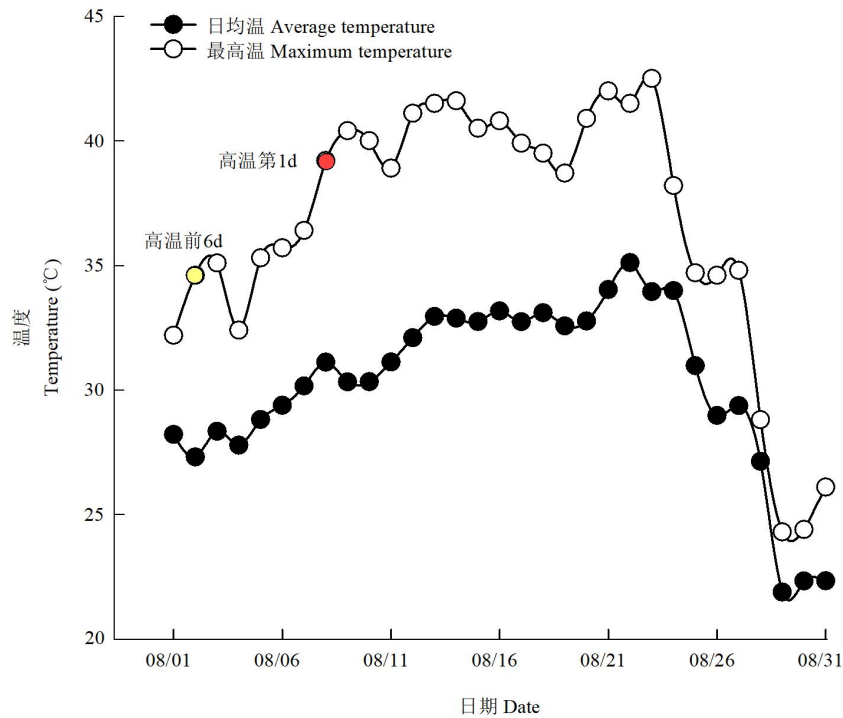


图 1 2022 年 8 月露地气温

Fig. 1 The temperature of open fields in August 2022

1.2 测定项目与方法

1.2.1 高温期间温湿度监测

于 2022 年 6—8 月成都夏季高温期间，在果穗附近叶幕处悬挂温湿度记录仪（ZDR-U1W1S-T2，杭州泽大仪器有限公司），每处理 3 台，每 1 h 记录一次叶幕温湿度，直至试验结束。统计 6—8 月的日均温、月均温、月最高温、月最低温、极温差（每个月最高温与最低温之差）；计算 $>40\text{ }^{\circ}\text{C}$ 及 $>45\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的高温时长，将其与该月份的总时长相比得到该月的高温比例；统计 6—8 月的日均湿度、月均湿度、月最高湿度、月最低湿度，并检索湿度记录仪 60%~80% 及 $\geq 80\%$ 以上的湿度时长，与该月总时长相比得到该湿度时长比例。

1.2.2 高温前后叶片组织结构观测

石蜡切片参照范志霞等^[22]的方法略作调整制作。以叶主脉中部为中心剪取 $0.5\text{ cm} \times 1.0\text{ cm}$ 的小块鲜样，立即用 FAA 固定液（百奥莱博）固定 24 h 以上，再取固定好的叶片经不同浓度乙醇脱水、二甲苯透明、浸蜡、包埋处理后，制成厚度为 $10\text{ }\mu\text{m}$ 的连续石蜡切片，后经脱蜡、番红-固绿染色后，使用荧光显微镜（BX41，Olympus）测微尺测量栅栏组织、海绵组织和叶片厚度，计算叶片栅海比。每 1 个样片观察 10 个视野，取平均值。

1.2.3 光合色素含量测定

测定方法参照李合生^[23]和张洁^[7]的方法，略有改动。取 0.1 g 叶片，置于 10 mL 80%丙酮内，在室温下避光浸提 24 h，用紫外-可见分光光度计 UV-1800（岛津，日本）测定 663、645 和 470 nm 波长下的吸光值，计算叶绿素 a（Chl a）、叶绿素 b（Chl b）、类胡萝卜素含量（Car），同时计算总光合色素含量=Chl a+Chl b+Car。

1.2.4 光合作用测定

在 08:00—18:00 期间，每隔 2 h 用便携式光合仪 LI-6400（LI-COR，美国）测定叶片的净光合速率（ P_n ）、气孔导度（ G_s ）、蒸腾速率（ T_r ）和胞间二氧化碳浓度（ C_i ），取日平均值。设定参数为：流速 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ ，相对湿度 60%， CO_2 浓度 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ，温度 25 $^\circ\text{C}$ ，光照度 1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。测定当天晴朗无风，每种架形测定 3 枚叶，3 次重复。

1.2.5 叶绿素荧光参数测定

用便携式调制叶绿素荧光仪 PAM2500（Walz，德国）测定叶绿素荧光参数，测定时间同 1.2.4 中所述光合参数的测定时间。测定前将叶片置于暗适应夹中适应 30 min，依次测定叶片初始荧光（ F_o ）、最大荧光（ F_m ）、最大光化学效率（ F_v/F_m ）、潜在光化学效率（ F_v/F_o ）、实际光化学效率（ Φ_{PSII} ）、光化学猝灭系数（ qP ）、非光化学猝灭系数（ NPQ ）与电子传递速率（ ETR ）。每种架形测定 3 枚叶片。

1.2.6 抗逆基因表达分析

利用 RNA prep Pure 多糖多酚植物总 RNA 提取试剂盒（DP441，天根，中国）提取葡萄叶片总 RNA，采用 1%琼脂糖凝胶电泳检测 RNA 完整性，并利用核酸蛋白检测仪检测 RNA 浓度及纯度。以提取的 RNA 为模板，参照 Prime ScriptTMRT reagent Kit with gDNA Eraser（Perfect Real Time）试剂盒（TaKaRa，日本）操作说明反转录合成第一链 cDNA。采用 TB Green Premix Ex TagTM II（Tli RNaseH Plus）试剂盒（TaKaRa，日本）和 CFX96 Real-Time System 荧光定量 PCR 仪（Bio-Rad，美国）进行实时荧光定量 PCR（qRT-PCR）。反应体系共 10 μL ，其中含有 TB Green Premix Ex Taq II（Tli RNaseH Plus）（2x）5 μL ，cDNA 模板 1 μL ，10 $\mu\text{mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 上游和下游引物各 0.5 μL ，ddH₂O 3 μL 。反应程序：95 $^\circ\text{C}$ 预变性 30 s 后，运行 40 个循环的 95 $^\circ\text{C}$ 变性 5 s、56.8 $^\circ\text{C}$ 退火 30 s；然后按照以下梯度采集溶解曲线：95 $^\circ\text{C}$ 保持 10 s，降温到 65 $^\circ\text{C}$ 后开始以 0.5 $^\circ\text{C}$ 每步升温，并维持 5 s 采集荧光信号，反应至 95 $^\circ\text{C}$ 结束。设 3 次生物学重复。

葡萄目的抗逆基因为热激蛋白 HSP 基因（ $VvHSP17.9$ 、 $VvHSP22$ 、 $VvHSP70$ 、 $VvHSP90$ 、 $VvHSP100$ 、 $VvHSP101$ ）、热激转录因子 HSF 基因（ $VvHSEF1$ 、 $VvHSEF2$ 、 $VvHSFB1$ ）和 $GLOS1$ ，内参基因为 $VvGAPDH$ ，使用 Primer 5.0 设计荧光定量 PCR 引物（表 1），引物由北京擎科生物科技股份有限公司合成。采用 $2^{-\Delta\Delta\text{CT}}$ 法^[24]计算基因的相对表达量，将高温前 V 型架各目的基因的相对表达量定义为 1，计算其他处理中基因的表达倍数。

表 1 葡萄目的基因实时荧光定量 PCR 引物序列
Table 1 The sequence of primer for target genes in grape

目的基因	登录号	上游引物（5'-3'）	上游引物（3'-5'）	引用文献
Target gene	Accession number	Forward primer sequence (5'-3')	Reverse primer sequence (3'-5')	Reference
$VvHsp17.9$		AACTTCCCCACCTCCTCT	CGTCAAGGAGTACCCCAATTC	[25]
$VvHsp22$	XM_034819224.1	TGCTGCTATTGCTTGTGTTCT	GCTTGGGGTTCTCTCCTCA	

<i>VvHsp70</i>	XM_010650267.3	ATGCTACGGCTGCTGAGTTT	GCTTGCCATCTGAATCCCCT	
<i>VvHsp90</i>	XM_010659145.3	ATATGGCTTCGCAACCCCAA	TCTAAGCAAGGGAGCAAGGC	
<i>VvHsp100</i>		AAGGGCATCATGGTGTTT	TGTCCCTCAAGTCGTCAAG	[26]
<i>VvHsp101</i>	NM_001280893.1	GGACATGATGAAGGTGGGCA	TCCTGACACTCCC GCATCTA	
<i>VvHsfA1</i>		GTCTTCGGCAATCTCCTC	GCTACTCCACGATAACCACC	[26]
<i>VvHsfA2</i>	XM_010650040.3	GGAGGGTCGAATGCAGAACA	CAGTCTGAAGGCGTTGCAAC	
<i>VvHsfB1</i>		TGCGAGGAGCTGATAGCG	TCACCAACCAACCCACCAT	[26]
<i>VvGOLS1</i>	XM_002279078.5	CCGAGAACCAGACCCAGTTC	TGCATGTGTCTCCTTCCC	
<i>VvGAPDH</i>		TTCCGTGTTCTACTGTG	CCTCTGACTCCTCCTTGAT	[27]

1.3 数据处理

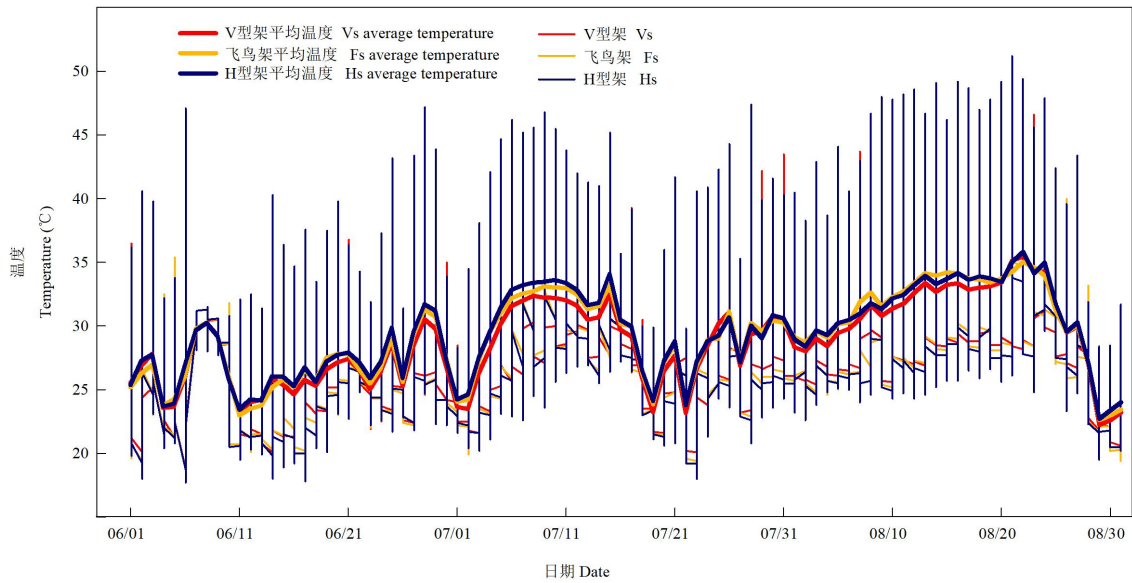
使用 Microsoft Excel 2010 对数据进行初步处理，采用 SPSS 19.0 软件进行方差分析，用邓肯氏法进行差异显著性检验，显著水平为 $\alpha=0.05$ 。使用 <https://www.chiplot.online/>网站绘制相关性分析热图，使用 SigmaPlot 14.0 绘制折线图及柱形图。

2 结果与分析

2.1 夏季不同架形葡萄叶幕温湿度比较

2.1.1 叶幕温度

图 2 反映了夏季（6—8 月）不同架形葡萄叶幕每日温度范围及平均温度。如图 2 所示，夏季（6—8 月）飞鸟架和 V 型架葡萄叶幕极限温度总体少于 H 型架。表 2 表明，6—8 月飞鸟架叶幕极温差为 21.23~25.53 °C，V 型架为 23.40~26.60 °C，H 型架为 28.40~29.40 °C。6 月 V 型架、飞鸟架和 H 型架叶幕最高温分别是 41.40、39.03、47.00 °C，V 型架叶幕 ≥ 40 °C的天数有 2.67 d，H 型架叶幕 ≥ 40 °C的天数有 6.33 d，其中有 2 d 最高温突破 45 °C；7 月 V 型架、飞鸟架和 H 型架叶幕最高温分别是 43.90、41.77、46.43 °C， ≥ 40 °C的天数 V 型架有 11 d，飞鸟架仅 6.67 d，而 H 型架有 19 d，其中有 5 d 最高温突破 45 °C；8 月不同架形葡萄叶幕温度均突破 45 °C，V 型架、飞鸟架和 H 型架叶幕最高温分别是 46.50、45.03、48.87 °C， ≥ 40 °C的天数 V 型架、飞鸟架、H 型架分别有 19.33、16.33、22.67 d，其中 ≥ 45 °C的天数分别有 9.33、1.00、16.67 d。8 月份飞鸟架叶幕 40 °C以上的高温比例较 V 型架降低了 45.07%，较 H 型架降低了 46.20%。就日平均温度来看，飞鸟架在高温天气出现的时候降温效果较显著，V 型架次之，H 型架叶幕温度最高。



细竖线代表每日的温度范围，竖线最高点和最低点分别反应当日的最高温度值和最低温度值，水平粗实线代表每日的平均温度值。

The thin vertical line represents the daily temperature range, the highest and lowest points of the vertical line reflect the highest and lowest temperature of the day, respectively; the horizontal thick solid line represents the average temperature of the day.

图 2 架形对葡萄叶幕温度的影响

Fig. 2 Effects of trellis systems on the canopy temperature of grapes

表 2 架形对夏季叶幕最低温、最高温及高于 40 °C 和 45 °C 比例的影响

Table 2 Effects of trellis systems on the minimum temperature, maximum temperature and the ratio of temperature higher than 40 °C and 45 °C of the grape canopy during the high-temperature months

月份 Month	处理 Treatment	平均温度 Average temperature /°C	最低温 Minimum temperature /°C	最高温 maximum temperature /°C	极温差 Polar temperature difference /°C	>40 °C		>45 °C	
						天数 Days /d	比例 Percentage /%	天数 Days /d	比例 Percentage /%
6 月 June	V 型架 Vs	26.81 ± 0.04 f	18.00 ± 0.10 e	41.40 ± 0.11 d	23.40 ± 0.48 d	2.67 ± 0.80 f	0.54 ± 0.41 h	0.00 e	0.00 f
	飞鸟架 Fs	26.41 ± 0.04 g	17.80 ± 0.00 f	39.03 ± 0.50 f	21.23 ± 0.50 e	0.00 g	0.00 i	0.00 e	0.00 f
	H 型架 Hs	26.98 ± 0.10 e	17.60 ± 0.00 g	47.00 ± 0.06 a	29.40 ± 0.06 a	6.33 ± 0.58 e	1.81 ± 0.12 f	2.00 ± 0.58 c	0.16 ± 0.04 d
7 月 July	V 型架 Vs	29.50 ± 0.16 c	18.80 ± 0.01 c	43.90 ± 1.06 c	25.10 ± 0.75 c	11.00 ± 1.78 d	6.32 ± 0.33 e	0.00 e	0.00 f
	飞鸟架 Fs	28.83 ± 0.12 d	18.47 ± 0.06 d	41.77 ± 0.44 d	23.30 ± 0.40 d	6.67 ± 1.53 e	1.34 ± 0.36 g	0.01 d	0.00 f
	H 型架 Hs	30.02 ± 0.21 b	18.03 ± 0.15 e	46.43 ± 1.26 ab	28.40 ± 1.18 ab	19.00 ± 1.00 b	7.73 ± 0.56 c	5.00 ± 3.46 bc	0.63 ± 0.54 c
8 月	V 型架 Vs	31.19 ± 0.13 a	19.90 ± 0.16	46.50 ± 1.06	26.60 ± 1.89	19.33 ± 1.30 ab	13.78 ± 0.42 b	9.33 ± 4.46 ab	1.48 b

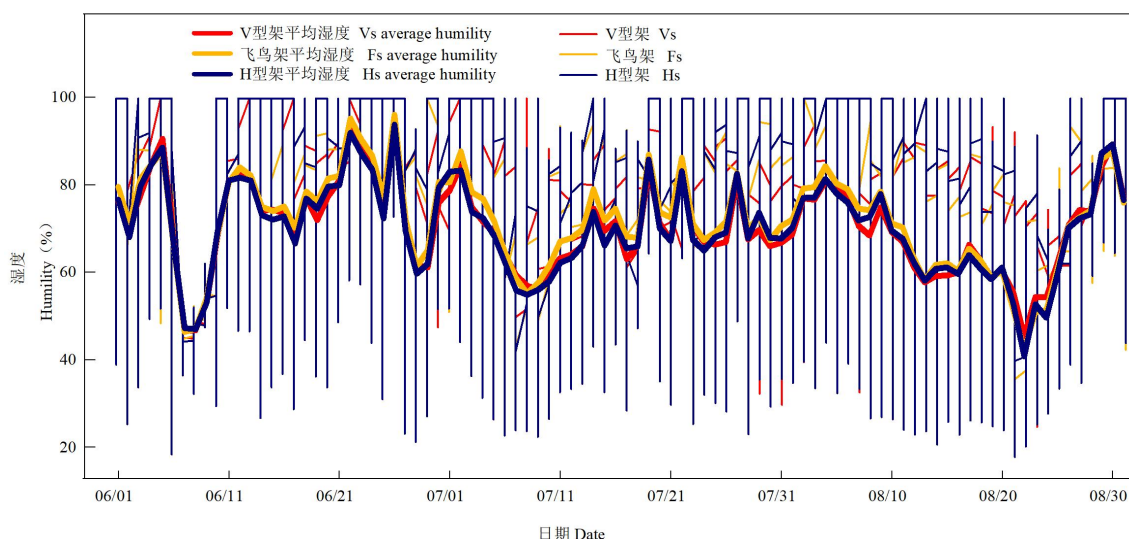
August		a	ab	bc				
飞鸟架 Fs	30.46±0.24 b	19.50 ± 0.15	45.03 ± 0.75	25.53 ± 0.67	16.33±1.15 c	7.57±1.13 d	1.00±0.54 c	0.13±0.18 e
H 型架 Hs	31.28±0.04 a	19.57 ± 0.21	48.87 ± 2.20	29.30 ± 2.26	22.67±2.31 a	14.07±0.61 a	16.67±3.51 a	2.46±0.62 a
		ab	a	ab				

注：同列数据后不同小写字母表示差异显著 ($p<0.05$)。下同。

Note: Different small letters in each column indicate significant difference ($p<0.05$). The same below.

2.1.2 叶幕湿度

如图 3 所示，6—8 月，随温度升高，各架形叶幕湿度逐渐降低。飞鸟架叶幕湿度最高，V 型架次之，H 型架最低，但波动范围相反，H 型架叶幕湿度波动大。表 3 表明，6—8 月飞鸟架叶幕湿度 60%~80% 所占比例为 20.39%~26.37%，比 V 型架平均降低 4.37%，比 H 型架平均增高 17.32%，而 6—8 月飞鸟架叶幕湿度 >80% 所占比例为 38.82%~48.91%，比 V 型架平均增高 8.89%，比 H 型架平均增高 4.53%，即 H 型架叶幕湿度较低，V 型架叶幕适宜叶片果实发育的湿度比例（60%~80%）较高，飞鸟架叶幕高湿比例较高。



细竖线代表每日的湿度范围，竖线最高点和最低点分别反应当日的最高湿度值和最低湿度值，水平粗实线代表每日的平均湿度值。

The thin vertical line represents the daily humidity range, the highest and lowest points of the vertical line reflect the highest and lowest humidity of the day, respectively; the horizontal thick solid line represents the average humidity of the day.

图 3 架形对葡萄叶幕湿度的影响

Fig. 3 Effects of trellis systems on the canopy humidity of grapes

表 3 架形对夏季叶幕最低湿度、最高湿度及 60%~80%湿度比例的影响

Table 3 Effects of trellis systems on the minimum humidity, maximum humidity and the ratio of humidity between 60% and 80% of the grape canopy during the high-temperature months

月份	处理	平均湿度	最低湿度	最高湿度	60%~80%比例	>80%比例
Month	Treatment	Average	Minimum	Maximum	Percentage	of
		humidity/%	humidity/%	humidity/%	60%~80%/%	Percentage of >80%/%
6 月	V 型架 Vs	74.26±0.54 b	25.10±0.96 cde	100 a	21.25±0.36 d	46.04±1.15 b

June	飞鸟架 Fs	75.64±0.17 a	26.10±0.00 bd	100 a	20.39±0.56 d	48.91±0.60 a
	H型架 Hs	73.78±0.36 c	18.60±0.00 i	100 a	16.99±0.53 e	48.10±0.70 a
7月	V型架 Vs	69.01±0.57 e	24.60±1.77 defg	100 a	28.29±0.52 a	35.62±0.29 f
July	飞鸟架 Fs	71.57±0.39 d	29.17±1.00 a	100 a	26.37±1.32 b	40.48±1.32 ce
	H型架 Hs	68.71±0.62 ef	22.47±0.91 gh	100 a	23.68±0.64 c	38.49±0.98 e
8月	V型架 Vs	67.58±0.56 fg	24.60±1.19 ef	100 a	25.20±1.18 bc	36.36±0.85 f
August	飞鸟架 Fs	68.31±0.31 ef	23.10±0.52 fg	100 a	24.93±0.24 b	38.82±0.30 de
	H型架 Hs	67.54±0.38 g	20.27±1.95 hi	100 a	20.68±0.47 d	36.38±0.80 f

2.2 高温对葡萄叶片解剖结构的影响

如图 4, 高温发生前及胁迫发生后均可明显区分葡萄叶片上下表皮、栅栏组织和海绵组织。高温发生前, 3 种架形葡萄叶片栅栏组织细胞呈长柱形, 排列整齐、紧密, 海绵组织细胞呈不规则形, 排列紧凑; 在高温胁迫发生 15 d 后, 3 种架形葡萄叶片厚度增加, 栅栏组织细胞形状和排列变得不规则, 海绵组织空隙增多增大, 排列疏松。表 4 表明, 高温发生前, 3 种架形葡萄叶片厚度及海绵组织厚度无显著差异, 但飞鸟架和 V 型架葡萄叶片栅栏组织厚度显著高于 H 型架; 高温胁迫发生后, V 型架和 H 型架葡萄叶片厚度显著增加, V 型架增加了 19.11%, H 型架增加了 29.16%, 而飞鸟架叶厚无显著变化, 其中 H 型架栅栏组织厚和海绵组织厚在高温后显著增加 24.70%、42.50%, V 型架海绵组织显著增加 43.79%; V 型架和飞鸟架的栅/海比在高温后显著降低, 分别降低了 30.30%、29.14%, 而 H 型架降低 11.83%, 但与高温前无显著差异。

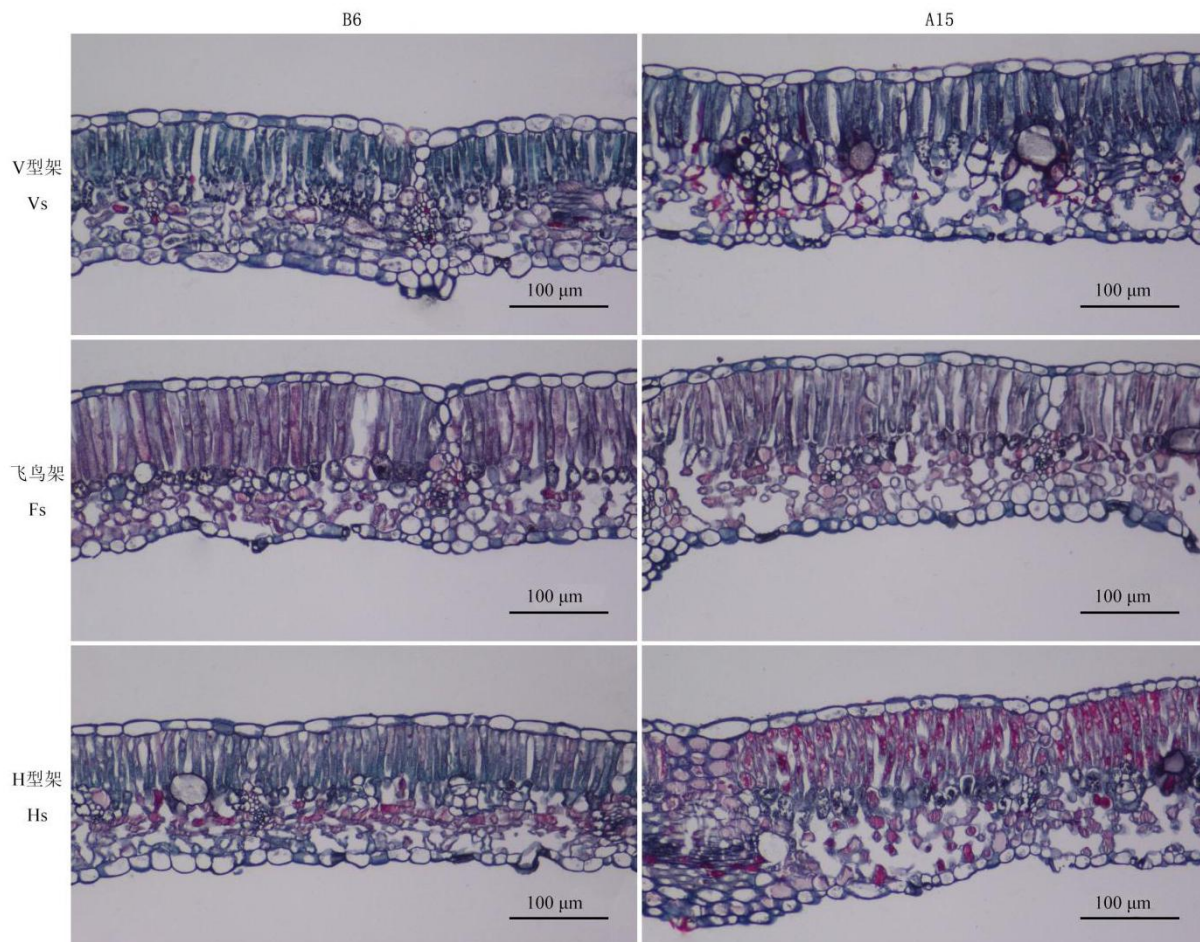
表 4 高温前后葡萄叶片解剖结构的变化

Table 4 Changes of the anatomical structure of grape leaves after high-temperature treatment

处理	时间	叶片厚度	栅栏组织厚度	海绵组织厚度	栅栏组织/海绵组织
Treatment	Time	Leaf thickness/ μm	Palisade tissue thickness/ μm	Spongy tissue thickness/ μm	Palisade/Spongy tissue
V 型架 Vs	B6	150.71±15.23 b	78.438±11.32 ab	47.817±8.61 d	1.65±0.09 a
	A15	179.51±12.63 a	78.755±9.47 ab	68.755±6.12 abc	1.15±0.09 b
飞鸟架 Fs	B6	170.93±12.67 ab	86.755±6.59 a	57.466±7.67 bcd	1.51±0.05 a
	A15	171.06±13.53 ab	79.600±12.24 ab	69.600±12.46 ab	1.07±0.10 bc
H 型架 Hs	B6	144.66±15.87 b	58.666±7.47 c	62.533±8.38 bcd	0.93±0.05 cd
	A15	186.84±9.78 a	73.155±6.77 b	89.111±14.02 a	0.82±0.07 d

注: B 代表高温发生前的天数, A 代表高温胁迫发生后的天数。

Note: B represents the days before heat stress; A represents the days after heat stress.



Bar=100 μm 。

The bar is 100 μm .

图4 高温胁迫对葡萄叶片解剖结构的影响

Fig. 4 Effects of high-temperature stress on the anatomical structure of grape leaves

2.3 高温对葡萄叶片光合色素含量的影响

如图5所示, 高温发生前3种架形葡萄叶片 Chl a、Chl b、Car 总体无显著差异, 且在高温胁迫期间均呈先上升后下降的变化趋势, 但达到最大值的时间不同, V型架、飞鸟架 Chl a 和 Chl b 含量在胁迫6 d时升至最高值, 而H型架在胁迫3 d时达到最大值, 3种架形的 Car 含量均在胁迫3 d时达到最大值。整个试验期间, 飞鸟架叶绿素及类胡萝卜素含量最高, V型架次之, H型架最低, 其中飞鸟架 Chl a 和 Car 含量与V型架无显著差异, 仅 Chl b 在胁迫6 d和胁迫9 d时显著高于V型架, 飞鸟架各光合色素含量总体显著高于H型架, 而V型架和H型架各光合色素含量在胁迫中期有显著差异, 到胁迫15 d时则无显著差异。就总光合色素而言, 到胁迫6 d时, 3种架形差异最明显, 此时飞鸟架总光合色素含量较V型架显著提高6.74%, 较H型架显著提高49.87%, 而后各架形之间差异逐渐降低。

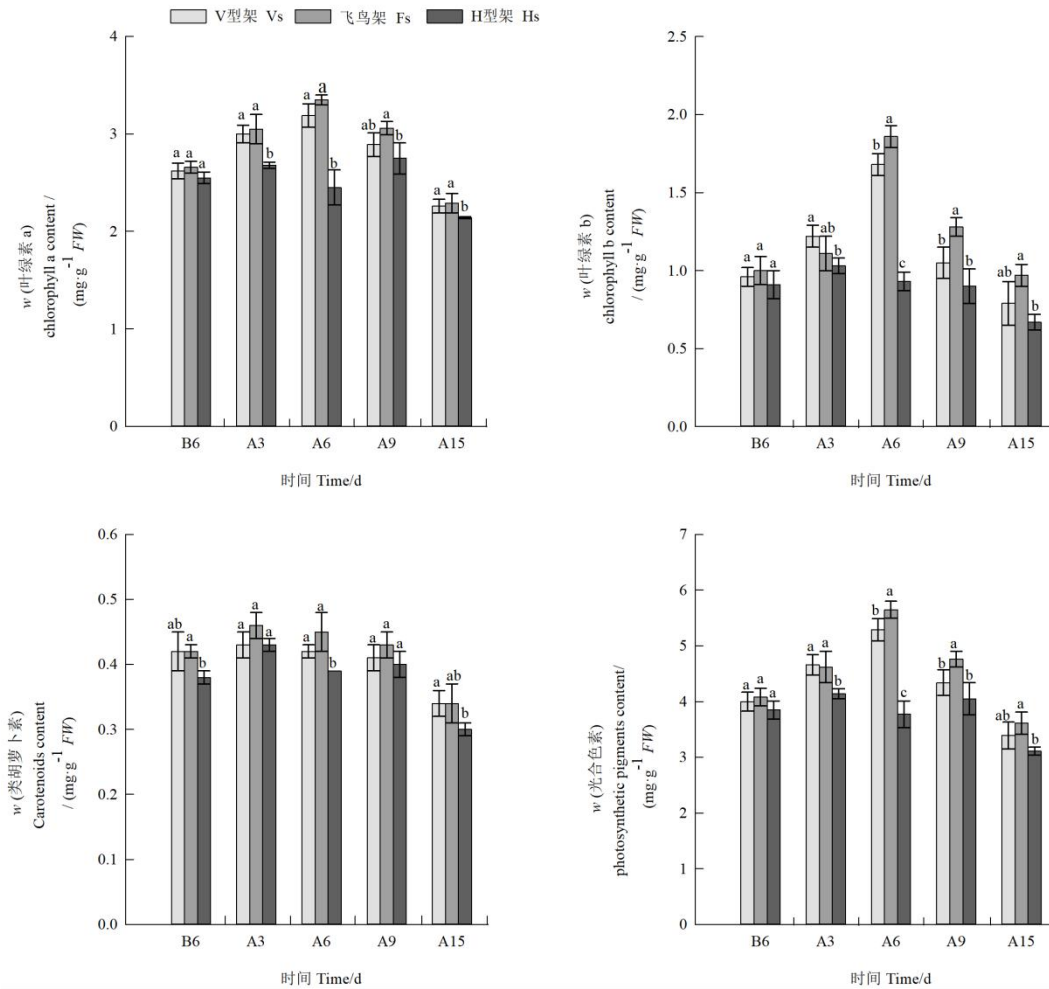


图 5 高温胁迫对葡萄叶片光合色素含量的影响

Fig. 5 Effects of high-temperature stress on the photosynthetic pigment content of grape leaves

2.4 高温对葡萄叶片光合参数的影响

如图 6 所示, 3 种架形葡萄叶片日均 P_n 、日均 G_s 、日均 T_r 和日均 C_i 变化规律一致, 随高温胁迫时间的延长先上升后下降, 除 V 型架 P_n 、 T_r 和 C_i 在胁迫 6 d 时达到最大值, 其余均在胁迫 3 d 时达到峰值。整个试验期间, P_n 总体表现为飞鸟架 > V 型架 > H 型架, G_s 、 T_r 和 C_i 则表现相反, 为 H 型架 > V 型架 > 飞鸟架, 其中 3 种架形之间 P_n 的差异随胁迫时间增加而逐渐增大, 到胁迫 15 d 时, 飞鸟架 (P_n) 较 V 型架显著增加 14.21%, 较 H 型架显著增加 76.22%; 3 种架形的 G_s 、 T_r 和 C_i 在胁迫 3 d 和胁迫 6 d 时差异较明显, 胁迫 6 d 时, H 型架的 G_s 、 T_r 和 C_i 分别比 V 型架提高 21.46%、38.38%、1.56%, 比飞鸟架提高 49.04%、81.18%、11.16%, 而后差异逐渐缩小, 到胁迫 15 d 时, 除 H 型架的 C_i 显著高于 V 型架和飞鸟架外, 其余无显著差异。

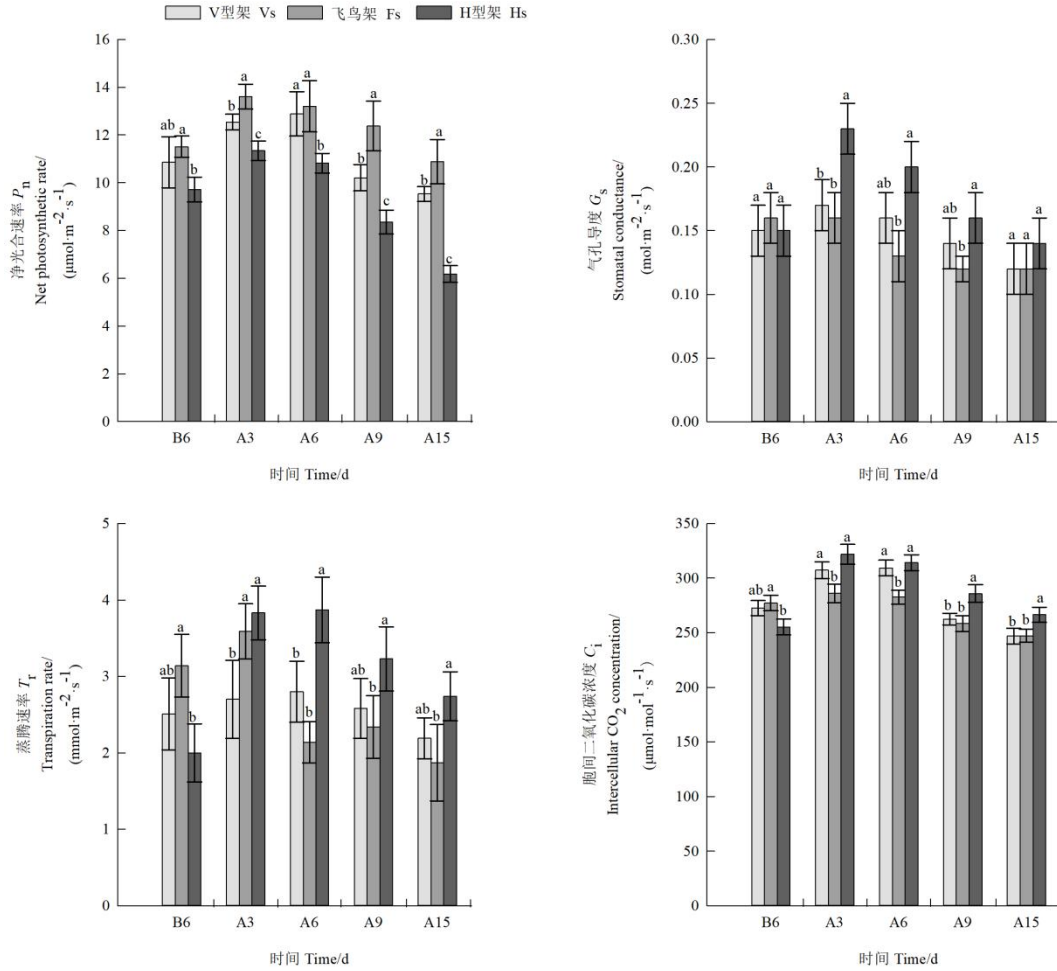


图 6 高温胁迫对葡萄叶片光合参数的影响

Fig. 6 Effects of high-temperature stress on photosynthetic parameters of grape leaves

2.5 高温对葡萄叶片叶绿素荧光参数的影响

如图 7 所示，高温前，3 种架形各荧光参数值总体无显著差异；在高温胁迫期间，3 种架形葡萄叶片各荧光参数变化规律大致相同。初始荧光 (F_0) 和非光化学猝灭系数 (NPQ) 呈逐渐上升趋势，到胁迫 15d 时，V 型架、飞鸟架和 H 型架的 F_0 分别上升了 66.37%、39.80%、101.25%， NPQ 分别上升了 67.02%、55.16%、83.86%；最大荧光 (F_m) 和光化学猝灭系数 (qP) 呈先上升后下降趋势， F_m 和 qP 分别在胁迫 3 d 和胁迫 6 d 时达到最大值，而后快速降低，与高温前相比，胁迫 15 d 后，V 型架、飞鸟架和 H 型架的 F_m 分别下降了 1.51%、14.16%、8.06%， qP 分别下降了 34.16%、32.72%、55.82%；最大光化学效率 (F_v/F_m)、潜在光化学效率 (F_v/F_0) 和实际光化学效率 (Φ_{PSII}) 在胁迫前期值较平稳， F_v/F_m 和 F_v/F_0 在胁迫 6 d 时快速降低， Φ_{PSII} 在胁迫 9 d 时快速降低，到胁迫 15 d 时，飞鸟架的 F_v/F_m (0.76)、 F_v/F_0 (3.33) 和 Φ_{PSII} (0.37) 最高，H 型架的 F_v/F_m (0.62)、 F_v/F_0 (1.78) 和 Φ_{PSII} (0.19) 最低；电子传递速率 (ETR) 在高温前至胁迫 6 d 呈小幅降低再小幅上升的趋势，胁迫 6 d 后呈急剧下降趋势，与高温前相比，胁迫 15 d 后，V 型架、飞鸟架和 H 型架分别降低 42.04%、33.86%、65.92%。在高温胁迫期间 H 型架的各荧光参数变化幅度较大，导致 H 型架的 F_0 和 NPQ 明显高于 V 型架和飞鸟架，其余荧光参数则明显低于 V 型架和飞鸟架；V 型架除了 NPQ 明显高于飞鸟架外，其余荧光参数两者无显著差异。

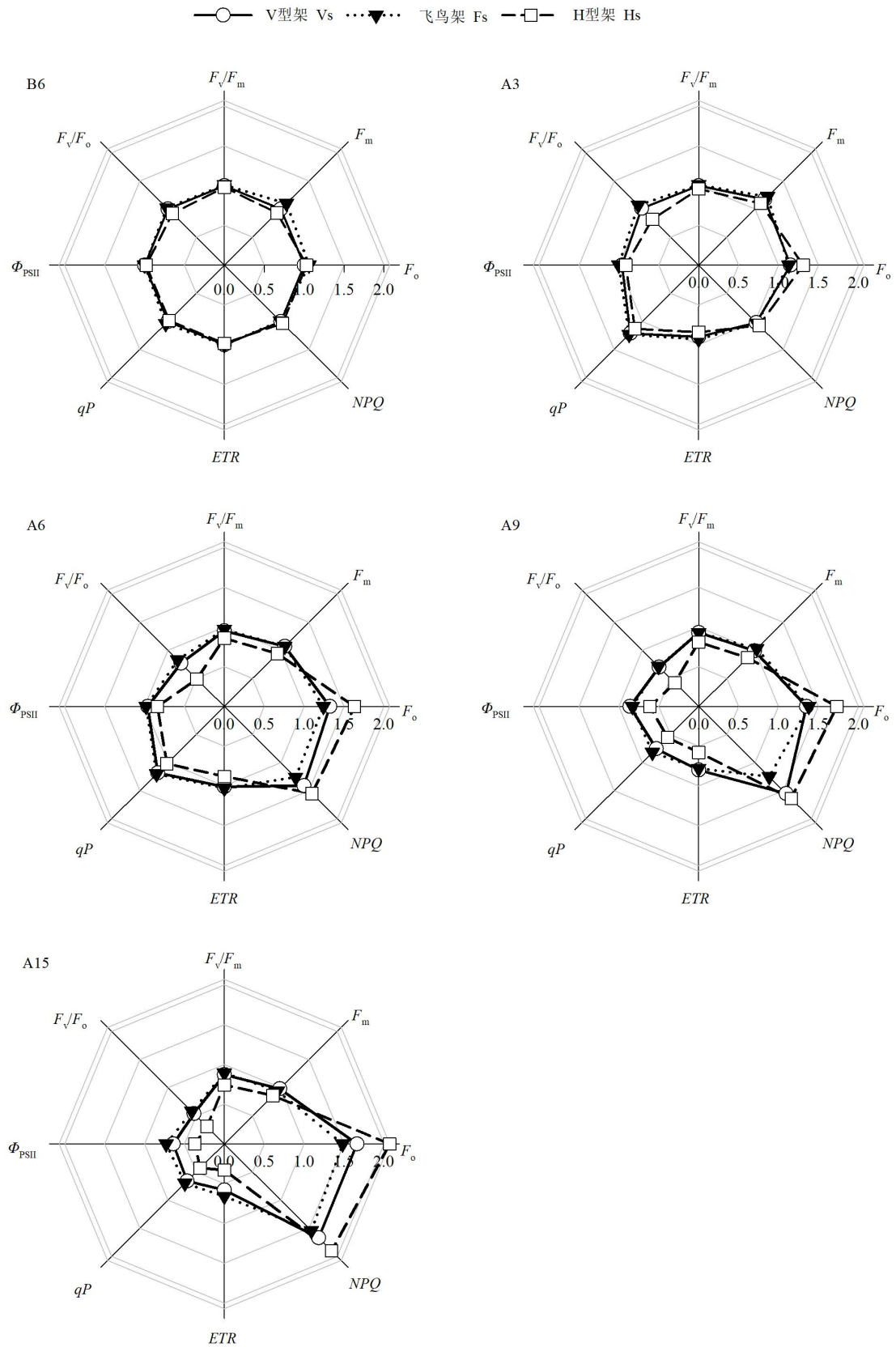


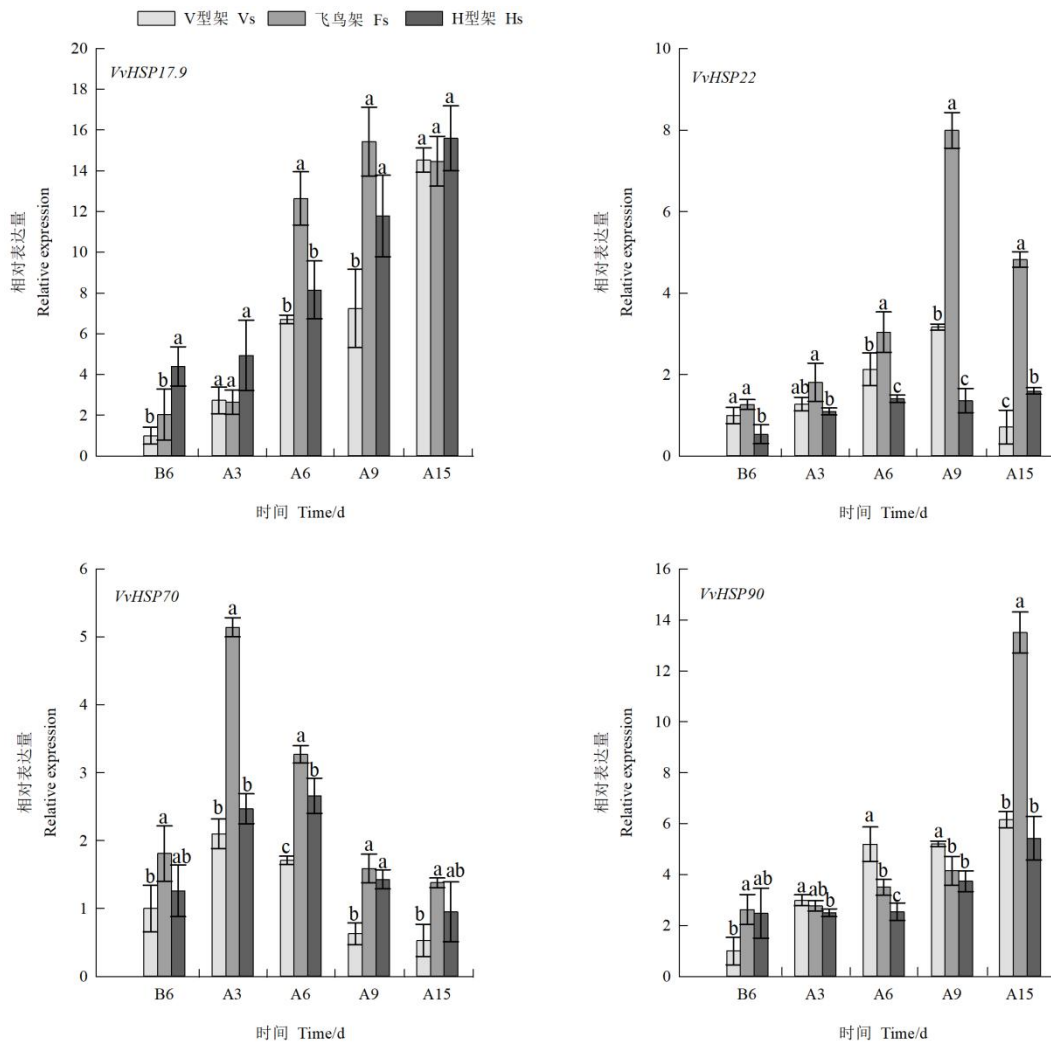
图 7 高温胁迫对葡萄叶片叶绿素荧光参数的影响

Fig. 7 Effects of high-temperature stress on the chlorophyll fluorescence parameters of grape leaves

2.6 高温对葡萄叶片抗逆基因表达的影响

2.6.1 热激蛋白 HSP 基因的表达分析

如图 8，3 种架形葡萄叶片的 *VvHSP17.9* 和 *VvHSP90* 相对表达量呈上升趋势，其中 *VvHSP17.9* 在高温胁迫 6 d 至胁迫 15 d 时表达量明显上调，此时飞鸟架 *VvHSP17.9* 的表达量较高，H 型架次之，V 型架较低；胁迫期间 V 型架和 H 型架 *VvHSP90* 表达量仅略微上升，而飞鸟架在胁迫 15 d 时显著上调了 *VvHSP90* 的表达量。3 种架形的 *VvHSP22*、*VvHSP70*、*VvHSP101* 表达量变化趋势较为一致，呈先上升后下降，*VvHSP70*、*VvHSP101* 表达量在胁迫 3 d 至胁迫 6 d 较高，而 *VvHSP22* 表达量在胁迫 9 d 至 15 d 时较高；在大部分采样时间点，飞鸟架 *VvHSP22*、*VvHSP70* 和 *VvHSP101* 的表达量最高，其中 V 型架 *VvHSP22* 和 *VvHSP101* 表达量高于 H 型架，而 *VvHSP70* 表达量低于 H 型架。飞鸟架和 H 型架的 *VvHSP100* 先上调后下降，分别在胁迫 3 d 和胁迫 6 d 时达到峰值，而后表达量急剧下调，V 型架的 *VvHSP100* 在胁迫 9 d 后显著上调，并在胁迫 15 d 时达到最高值，总体而言 V 型架 *VvHSP100* 表达量高于飞鸟架，而 H 型架表达量最低。



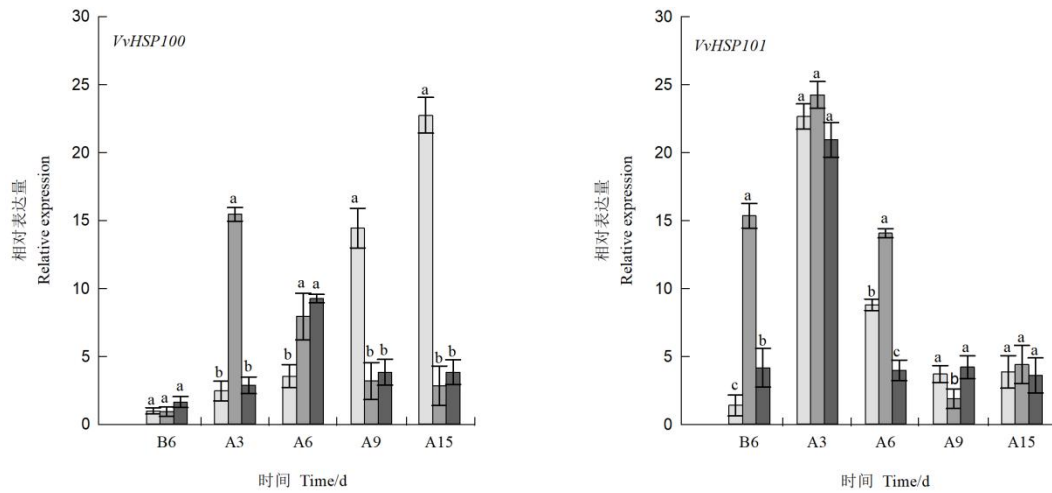


图 8 高温胁迫对葡萄叶片热激蛋白基因表达的影响

Fig. 8 Effects of high-temperature stress on the expression of HSP genes in grape leaves

2.6.2 热激转录因子 *HSF* 基因及 *GLOSI* 的表达分析

进一步对葡萄叶片中 3 个重要的热激转录因子基因(*VvHSFA1*、*VvHSFA2*、*VvHSFB1*) 和 *GLOSI* 进行了表达分析, 结果如图 9。随高温胁迫时间的延长, 3 种架形葡萄的 *VvHSFA1* 和 *GLOSI* 相对表达量总体呈上升趋势, 而 *VvHSFA2*、*VvHSFB1* 呈先上升后降低趋势, *VvHSFB1* 在胁迫 3 d 至胁迫 9 d 时表达量较高, 而 *VvHSFA2* 在胁迫 6 d 至胁迫 15 d 时表达量较高。总体而言, 飞鸟架对上述基因表达量上调的促进作用最显著, V 型架次之, H 型架上述基因表达量相对较低, 且 H 型架 *GLOSI* 在整个胁迫期间表达量均较低。

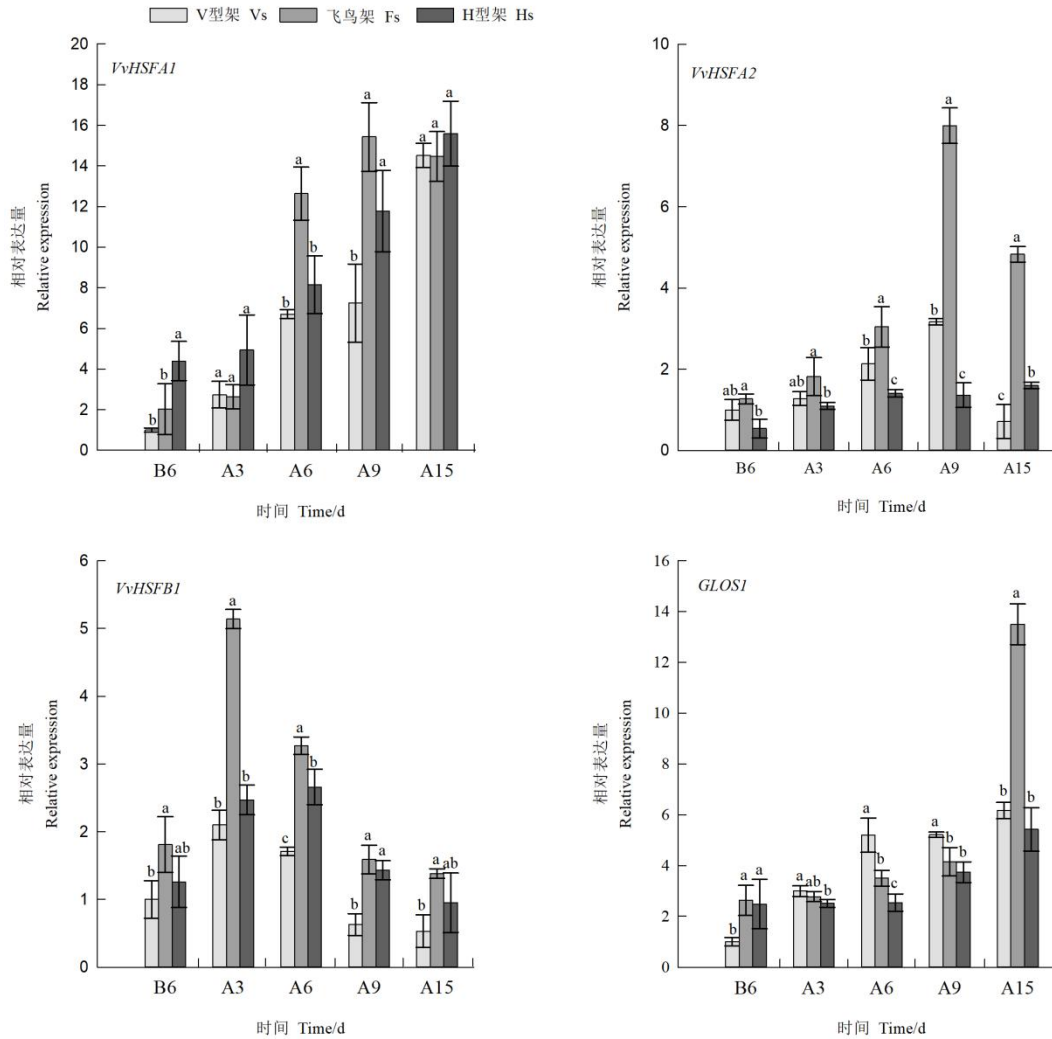
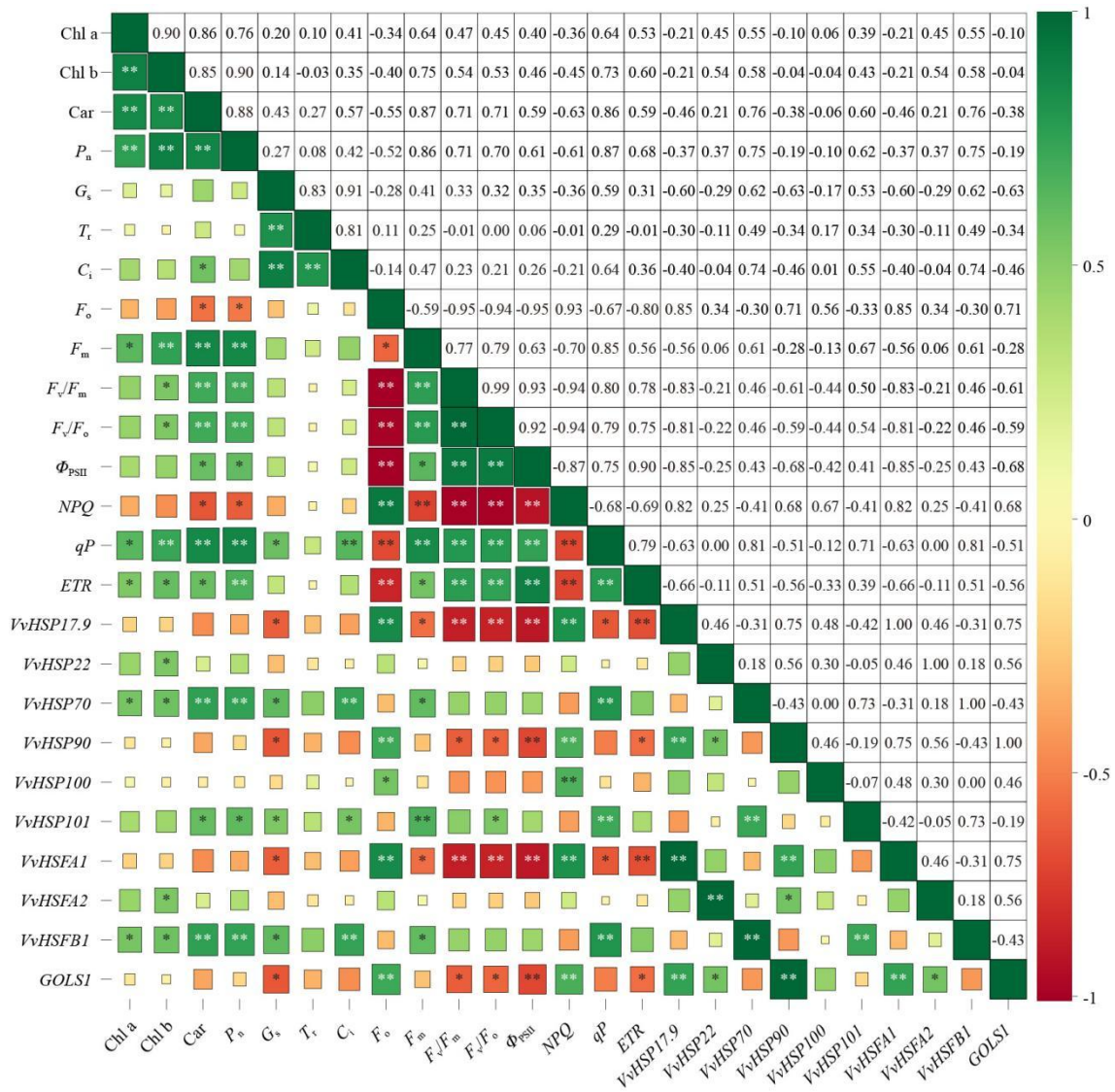


图9 高温胁迫对葡萄叶片热激转录因子基因及 *GLOS1* 表达的影响

Fig. 9 Effects of high-temperature stress on the expression of *HSF* genes and *GLOS1* in grape leaves

2.7 光合色素、光合荧光参数与抗逆基因间的相关性分析

选取3种架形葡萄夏季高温发生前6d及胁迫发生后3、6、9、15d的共15组数据，进行叶片光合色素、光合荧光参数与抗逆基因表达量间的相关性分析。如图10所示，在光合色素、光合参数和叶绿素荧光参数之间， P_n 与3种光合色素（Chl a、Chl b、Car）、6种叶绿素荧光参数（ F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 Φ_{PSII} 、 qP 、 ETR ）之间均呈显著或极显著的正相关性，但与 F_o 、 NPQ 之间呈显著负相关性。在10个抗逆基因中，*VvHSP17.9*、*VvHSP90*、*VvHsFA1*、*GOLS1* 4个抗逆基因与光合色素、光合参数和叶绿素荧光参数（除与 F_o 、 NPQ 之间呈极显著正相关性）之间呈负相关性，特别是与 G_s 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 Φ_{PSII} 、 ETR 之间呈显著或极显著的负相关性；而*VvHSP70*、*VvHSP101*、*VvHsFB1* 3个抗逆基因与光合色素、光合参数和叶绿素荧光参数（除与 F_o 、 NPQ 之间呈负相关性）之间呈正相关性，特别是与Chl a、Chl b、Car、 P_n 、 G_s 、 C_i 、 F_m 、 qP 之间呈显著或极显著的正相关性。*VvHSP22*、*VvHSP100*、*VvHsFA2*与光合色素、光合参数和叶绿素荧光参数之间的相关性总体不显著。



“*” 和 “**” 分别表示在 $p < 0.05$ 和 $p < 0.01$ 水平下的相关性显著和极显著。

“*” and “**” indicate significant and highly significant correlations at the $p < 0.05$ and $p < 0.01$ levels.

图 10 光合色素、光合荧光参数与抗逆基因间的相关性分析

Fig. 10 Correlation analysis between photosynthetic pigments, photosynthetic fluorescence parameters and resistance genes

3 讨论

前人研究发现，在葡萄成熟期 V 型架降低温度提高湿度效果优于 H 型架^[6]，研究表明，在夏季高温期间，飞鸟架和 V 型架叶幕极限温度出现的次数和程度明显低于 H 型架，飞鸟架叶幕湿度较高，V 型架次之，H 型架最低，与前人研究结果相似，表明高温天气下飞鸟架和 V 型架叶幕的降温保湿效果较好，可避免高温干旱双重胁迫的发生，其中飞鸟架优势更为显著。实际生产中，H 型架葡萄由于结果部位较高且叶幕呈水平分布，其园内通风效果是优于飞鸟架及 V 型架的，而本研究中 H 型架葡萄叶幕温度最高，其原因可是 H 型架葡萄叶幕与棚顶距离较近，接受的光照度高，导致叶幕温度升高较快；另外 H 型架叶幕透光性较强，致使悬挂在新梢中部的温湿度计易受阳光直射，最终导致 H 型架叶幕所测定的温度较高。飞鸟架葡萄枝条开张角度较大且主干较高，果园内通风透气性优于 V 型架葡萄，因此飞鸟架叶幕温度最低。

叶片的栅栏组织不仅可以使叶片含有较多叶绿素，还可以保护叶肉细胞免受灼伤^[9-12]。已有研究表明，植物叶片栅栏组织厚度与耐热性呈正相关，海绵组织厚度与耐热性呈负相关^[28]。试验研究中，高温前飞鸟架和 V 型架叶片栅栏组织厚度显著高于 H 型架，与前人在京蜜葡萄上的研究结果一致^[29]，说明飞鸟架及 V 型架葡萄耐热性高于 H 型架葡萄。高温胁迫可改变植物叶肉细胞结构，使栅栏组织和海绵组织厚度增加，且耐热性低的品种其变化幅度较大^[12]。在本研究中，高温胁迫 15 d 后，飞鸟架叶片栅栏组织及海绵组织厚度变化不明显，V 型架叶片海绵组织显著增加，H 型架叶片栅栏组织及海绵组织厚度明显增加，进一步说明 H 型架葡萄耐热性低于飞鸟架和 V 型架葡萄，其叶片受高温伤害较严重。

高温胁迫会抑制光合色素合成，同时胁迫产生的活性氧会加速叶绿素降解，导致叶片光合色素含量降低，光合速率降低^[26]。试验研究发现，3 种架形葡萄叶片的 Chl a、Chl b、Car、Chl 含量及 P_n 、 G_s 、 T_r 、 C_i 随高温胁迫时间延长先上升后降低，这与前人在多个葡萄品种^[26-30]及灰岩皱报春^[31]中的研究结果一致，表明短时间的田间高温会使葡萄产生一定的抵抗来应对高温胁迫，具体表现为叶片气孔开度增大以促进蒸腾散热、降低叶温，同时叶肉细胞内 CO_2 含量与光合色素含量增加，使叶片光合速率增加。但随着高温胁迫时间延长，为避免叶片水分散失过多，叶片气孔大量关闭，叶肉细胞内 C_i 降低，同时叶绿素含量减少，导致 P_n 大幅降低^[30]；另外高温下叶片衰老加速也将导致 P_n 降低^[32]。高温胁迫下，引起植物 P_n 下降的原因主要分为气孔限制和非气孔限制 2 种，其中气孔限制因素强调叶片 G_s 降低，导致 CO_2 供给不足从而限制叶片光合作用，具体表现为 G_s 、 C_i 、 P_n 同时降低；而非气孔限制因素偏重高温破坏光合机构、抑制光合作用关键酶活性，进而对光合作用产生影响，非气孔限制因素引起的下降表现为 G_s 下降的同时 C_i 升高^[30-33]。本研究表明，胁迫后期 3 种架形葡萄叶片 P_n 降低的同时 G_s 、 T_r 、 C_i 均显著下降，说明 P_n 降低主要由气孔限制因素导致，类似的研究结果在南丰蜜橘^[9]和白桦^[34]中也得到过证实。值得注意的是，笔者在本研究中通过相关性分析发现， P_n 与光合色素含量、光化学效率之间呈显著的正相关性，而与 G_s 、 T_r 、 C_i 之间无显著相关性，说明光合色素含量降低及光合机构受损等的非气孔限制因素也导致了葡萄 P_n 降低，但具体机制有待进一步研究。前人研究表明，夏季飞鸟架^[7]、V 型架^[29]葡萄叶片叶绿素含量、光合速率高于水平棚架。类似地，在本研究中，飞鸟架葡萄叶片 Chl、Car 含量及 P_n 最高、V 型架次之，H 型架最低，且飞鸟架葡萄叶片 Chl a、Chl b 达到最大值后下降时间晚于 V 型架和 H 型架，表明飞鸟架葡萄耐热能力较强，在受到高温胁迫时可维持较高水平的光合色素含量，使植株具有较强的光合能力。

叶绿素荧光参数中 F_o 可以反映 PS II 反应中心状态， F_o 增加则表明 PS II 反应中心失活^[30]。在本研究中，随着高温胁迫时间增加，3 种架形葡萄叶片 F_o 逐渐上升，说明高温下葡萄 PS II 反应中心逐渐失活。 F_m 与光合机构中天线色素含量成正比^[35]； F_v/F_m 和 F_v/F_o 是鉴定植物光合机构是否受高温伤害的重要指标，可衡量反应中心的光化学效率^[30]； Φ_{PSII} 反映叶片在当前生长环境中的实际光能转换效率， qP 反映 PS II 天线色素吸收的光能用于光合作用的份额， NPQ 反映植物耗散过剩光能为热的能力，也就是光保护能力， ETR 反映实际光强下光合电子链电子传递速率^[36]。在本研究中，胁迫前期 3 种架形葡萄叶片 F_m 增大，表明天线色素含量增加，这与本文中胁迫前期 3 种架形葡萄叶片叶绿素含量增加的研究结果一致，此时叶片 NPQ 增加，而 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 Φ_{PSII} 、 ETR 保持稳定，表明胁迫前期 3 种架形葡萄叶片以热耗散方式耗散多余光能来保护光合机构，维持叶片光能转换效率的稳定，此时叶片 PS II 反应中心失活或可逆，这与王虹^[37]在红叶桃中的研

究结果一致。胁迫 6 d 后, 3 种架形葡萄叶片 NPQ 继续升高, 但 F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 Φ_{PSII} 、 qP 、 ETR 陆续降低, 说明长时间自然高温胁迫下葡萄叶片吸收的过量光能不能以热能形式完全耗散, 过度光能造成光合机构中天线色素含量降低, 光合电子传递速率减缓, 此时 3 种架形葡萄叶片的光合机构已经受到高温伤害, 吸收的光能用于光合作用的份额减少, 叶片光能转换效率降低, 这与窦飞飞等^[30]、张睿佳等^[38]的研究结果一致。就供试的 3 种葡萄架形而言, 在相同高温胁迫下, 飞鸟架和 V 型架葡萄叶片的 F_m 、 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 Φ_{PSII} 、 qP 和 ETR 较 H 型架较高, F_o 、 NPQ 较低, 与 H 型架差异显著, 而飞鸟架和 V 型架差异不明显, 表明飞鸟架和 V 型架葡萄叶片在高温下 PS II 反应中心较为稳定, 耐热性较强。

通过对 3 种架形葡萄叶片的 6 个 HSP 、3 个 HSF 和 $GLOSI$ 共 10 个基因检测, 结果显示高温胁迫显著上调了这些基因的表达, 说明 $VvHSP$ 和 $VvHSF$ 、 $GLOSI$ 基因可以在短期内迅速响应以提高葡萄抗热能力, 这与前人在牡丹^[39]、葡萄^[26-27]上的研究结果一致。 $HSP70$ 基因在转基因植物中过表达可促进植株获得耐热性提高^[40], $HSP101$ 蛋白在高温下能迅速诱导启动圆锥南芥的光化学修复, 使圆锥南芥在高温胁迫中仍具有较高的光化学效率^[41]。笔者在本研究中通过相关性分析发现, $VvHSP70$ 、 $VvHSP101$ 、 $VvHSFB1$ 3 个抗逆基因与 $Chl a$ 、 $Chl b$ 、 Car 、 P_n 、 G_s 、 C_i 、 F_m 、 qP 之间呈显著的正相关性, 也表明 $VvHSP70$ 、 $VvHSP101$ 、 $VvHSFB1$ 3 个抗逆基因与葡萄耐热性呈正相关性, 可增强高温下葡萄光合系统的稳定性。 $VvHSP17.9$ 、 $VvHSP90$ 、 $VvHSFA1$ 、 $GLOSI$ 4 个抗逆基因与 F_v/F_m 、 F_v/F_o 、 Φ_{PSII} 、 ETR 之间呈显著的负相关性, 主要原因是胁迫后期上述 4 个基因的表达量仍在持续增加, 但葡萄 PS II 反应受损程度逐渐加深, 说明葡萄耐热性受多种基因共同调控, $VvHSP17.9$ 、 $VvHSP90$ 、 $VvHSFA1$ 、 $GLOSI$ 4 个抗逆基因并不起主导作用。此外, 笔者在本研究中还发现 $VvHSP22$ 、 $VvHSP100$ 、 $VvHSFA2$ 与光合色素、光合参数和叶绿素荧光参数之间的相关性总体不显著, 但与 $VvHSP90$ 、 $GLOSI$ 之间存在显著正相关性, $VvHSP22$ 、 $VvHSP100$ 、 $VvHSFA2$ 可能通过其他抗逆基因间接调控葡萄的耐热性。总体而言, 高温胁迫下飞鸟架葡萄对上述除 $VvHSP100$ 外的 9 个基因表达量的上调促进作用最显著, 其中 V 型架葡萄 $VvHSP22$ 、 $VvHSP101$ 和 $VvHSFA1$ 、 $VvHSFA2$ 、 $VvHSFB1$ 、 $GLOSI$ 基因表达量明显高于 H 型架, 而 $VvHSP17.9$ 和 $VvHSP70$ 表达量明显低于 H 型架, 表明飞鸟架葡萄抗高温胁迫能力较强, 更能适应高温环境, H 型架葡萄耐热性较差。

4 结论

通过叶片组织解剖结构、光合荧光参数及热激基因表达量的观察, 夏季连续自然高温 ($>38\text{ }^{\circ}\text{C}$) 胁迫下, V 型架、飞鸟架和 H 型架阳光玫瑰葡萄叶片厚度增加, PS II 反应中心受损, 光合色素含量和光合速率随高温胁迫时间延长先上升后降低, 气孔闭合是引起葡萄光合速率的最终下降的主要因素。飞鸟架阳光玫瑰葡萄叶幕温度较低、叶肉组织紧实、光合色素含量高、热激基因 ($VvHSP$ 、 $VvHSP$ 、 $GLOSI$) 表达量更高、PS II 反应中心较为稳定是其耐热性较高的主要原因。

参考文献 References:

- [1] 宋献策, 王世平, 顾巧英, 蔡红玲, 张伟达, 曹伟婷. 阳光玫瑰葡萄在上海的引种表现及优质栽培技术[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2015(4): 48-51.
SONG Xiance, WANG Shiping, GU Qiaoying, CAI Hongling, ZHANG Weida, CAO Weiting. Introduction performance and high-quality cultivation techniques of Shine Muscat grape in Shanghai[J]. Sino-Overseas Grapevine & Wine, 2015(4): 48-51.
- [2] 王荣, 雷舒敏, 杜肇轩, 岳领齐, 张雪枫, 杨国顺, 王美军, 谭君, 许延帅. 南方六个地区不同成熟期‘阳光玫瑰’葡萄

- 果实品质评价[J/OL]. 分子植物育种, 2024: 1-15(2024-05-31)[2024-07-11].
<https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20240530.1707.006.html>.
- WANG Rong, LEI Shumin, DU Zhaoxuan, YUE Lingqi, ZHANG Xuefeng, YANG Guoshun, WANG Meijun, TAN Jun, XU Yanshuai. 'Shine Muscat' grape fruit quality evaluation in different mature periods of six areas in the South of China[J/OL]. *Molecular Plant Breeding*, 2024: 1-15(2024-05-31)[2024-07-11]. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20240530.1707.006.html>.
- [3] PAPALEXIOU S M, AGHAKOUCHAK A, TRENBERTH K E, FOUFOULA-GEORGIOU E. Global, regional, and megacity trends in the highest temperature of the year: Diagnostics and evidence for accelerating trends[J]. *Earth's Future*, 2018, 6(1): 71-79.
- [4] 贾子康. 中国南方夏季极端高温和地表气温的多时间尺度变化及预报研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2023.
- JIA Zikang. Multi-timescale variations and forecasts of summer extreme high-temperature and surface air temperature in Southern China[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2023.
- [5] 江莉, 牛先前, 王鹏博, 陈婷, 刘鑫铭, 谢倩, 陈清西, 雷夔. 开窗对设施大棚葡萄植株光合特性和果实品质的影响[J]. *西北农业学报*, 2023, 32(12): 1933-1942.
- JIANG Li, NIU Xianqian, WANG Pengbo, CHEN Ting, LIU Xinming, XIE Qian, CHEN Qingxi, LEI Yan. Effects of windows opening on photosynthetic characteristics and fruit quality of grape plants in greenhouses[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2023, 32(12): 1933-1942.
- [6] 郭伟琛. 不同葡萄品种果实质地评价及‘阳光玫瑰’两种不同架型比较研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2023.
- GUO Weichen. Evaluation of fruit texture of different grape varieties and comparative study on two different trellis system of 'Shine-Muscat' [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2023.
- [7] 张洁. 棚架不同叶幕类型对葡萄冠层结构、光截获及光合的数字化模拟研究[D]. 石河子: 石河子大学, 2020.
- ZHANG Jie. Impacts of canopy shapes on canopy structure, light interception and photosynthetic capacities for pergola trellis grapevines based on digitizing and modelling[D]. Shihezi: Shihezi University, 2020.
- [8] 郑婷, 吴江, 刘凡启, 许瀛之, 李生保, 房经贵. 葡萄种植架式及其应用[J]. *中外葡萄与葡萄酒*, 2021(2): 40-45.
- ZHENG Ting, WU Jiang, LIU Fanqi, XU Yingzhi, LI Shengbao, FANG Jinggui. Introduction and application of training system on grapevine[J]. *Sino-Overseas Grapevine & Wine*, 2021(2): 40-45.
- [9] 徐超, 杨再强, 王雨亭, 刘布春, 杨惠栋, 汤雨晴, 胡新龙, 胡钟东. 南丰蜜橘对高温热害的生理响应及耐热性评价模型构建[J]. *果树学报*, 2023, 40(12): 2638-2651.
- XU Chao, YANG Zaiqiang, WANG Yuting, LIU Buchun, YANG Huidong, TANG Yuqing, HU Xinlong, HU Zhongdong. Physiological response to high temperature and heat tolerance evaluation of different lines in Nanfeng tangerine[J]. *Journal of Fruit Science*, 2023, 40(12): 2638-2651.
- [10] GU L H. Comment on "Climate and management contributions to recent trends in U. S. agricultural yields" [J]. *Science*, 2003, 300(5625): 1505.
- [11] HAVAUX M, TARDY F. Temperature-dependent adjustment of the thermal stability of photosystem II in vivo: possible involvement of xanthophyll-cycle pigments[J]. *Planta*, 1996, 198(3): 324-333.
- [12] 查倩, 奚晓军, 和雅妮, 蒋爱丽. 田间高温对不同葡萄叶片组织结构的影响[J]. *中国农学通报*, 2019, 35(13): 74-77.
- ZHA Qian, XI Xiaojun, HE Yanni, JIANG Aili. High temperature in field: effect on the leaf tissue structure of grape varieties[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2019, 35(13): 74-77.
- [13] 孟祥丽. 五种不同甜樱桃砧木旱涝和高温胁迫适应性评价[D]. 金华: 浙江师范大学, 2011.
- MENG Xiangli. Comprehensive evaluation of the tolerance of sweet cherry drafted on five different rootstocks under drought, waterlogging and high-temperature stress by subordinate function values analysis[D]. Jinhua: Zhejiang Normal University, 2011.
- [14] 贺安娜, 林文强, 姚奕, 谭晓利. 不同温度处理对虎耳草叶片气体交换及叶肉结构的影响[J]. *植物研究*, 2012, 32(4): 410-414.

- HE Anna, LIN Wenqiang, YAO Yi, TAN Xiaoli. Gas exchange and leaf structure of *Saxifraga stolonifera* Curt. under different temperatures[J]. Bulletin of Botanical Research, 2012, 32(4): 410-414.
- [15] XU Y, ZHAN C Y, HUANG B R. Heat shock proteins in association with heat tolerance in grasses[J]. International Journal of Proteomics, 2011: 529648.
- [16] 王涛, 田雪瑶, 谢寅峰, 张往祥. 植物耐热性研究进展[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2013, 28(5): 719-726.
WANG Tao, TIAN Xueyao, XIE Yinfeng, ZHANG Wangxiang. Research advance on heat-stress tolerance in plants[J]. Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science), 2013, 28(5): 719-726.
- [17] HELM K W, LAFAYETTE P R, NAGAO R T, KEY J L, VIERLING E. Localization of small heat shock proteins to the higher plant endomembrane system[J]. Molecular and Cellular Biology, 1993, 13(1): 238-247.
- [18] SULEMAN P, REDHA A, AFZAL M, AL-HASAN R. Temperature-induced changes of malondialdehyde, heat-shock proteins in relation to chlorophyll fluorescence and photosynthesis in *Conocarpus lancifolius* (Engl.)[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2013, 35(4): 1223-1231.
- [19] 刘冬峰. 砂梨对高温胁迫的响应及耐热机理研究[D]. 杭州: 浙江大学, 2014.
LIU Dongfeng. Studies on the response of sand pear to high-temperature and heat-tolerance mechanism[D]. Hangzhou: Zhejiang University, 2014.
- [20] OGAWA D, YAMAGUCHI K, NISHIUCHI T. High-level overexpression of the *Arabidopsis* HsfA2 gene confers not only increased thermotolerance but also salt/osmotic stress tolerance and enhanced callus growth[J]. Journal of Experimental Botany, 2007, 58(12): 3373-3383.
- [21] PILLET J, EGERT A, PIERI P, LECOURIEUX F, KAPPEL C, CHARON J, GOMÈS E, KELLER F, DELROT S, LECOURIEUX D. VvGOLS1 and VvHsfA2 are involved in the heat stress responses in grapevine berries[J]. Plant & Cell Physiology, 2012, 53(10): 1776-1792.
- [22] 范志霞, 陈越悦, 付荷玲. 成都地区 10 种园林灌木叶片结构与抗旱性关系研究[J]. 植物科学学报, 2019, 37(1): 70-78.
FAN Zhixia, CHEN Yueyue, FU Heling. Study on drought resistance and leaf structure in 10 species of garden shrubs in Chengdu[J]. Plant Science Journal, 2019, 37(1): 70-78.
- [23] 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 Hesheng. Principles and techniques of plant physiological biochemical experiment[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000.
- [24] LIVAK K J, SCHMITTGEN T D. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the $2^{-\Delta\Delta Ct}$ Method[J]. Methods, 2001, 25(4): 402-408.
- [25] 杨娅倩. 外源亚精胺对高温胁迫下葡萄幼苗生理生化特性的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2020.
YANG Yaqian. Effects of exogenous spermidine on physiological and biochemical characteristics of grape seedlings under high temperature stress[D]. Taian: Shandong Agricultural University, 2020.
- [26] 肖芳. 高温胁迫对苗期红提葡萄生理及基因表达特性的影响[D]. 南京: 南京信息工程大学, 2018.
XIAO Fang. Effects of high temperature stress on physiological and gene expression characteristics of grapevine (*Vitis vinifera* L. Hongti) during seedling stage[D]. Nanjing: Nanjing University of Information Science & Technology, 2018.
- [27] 查倩, 奚晓军, 蒋爱丽, 田益华. 高温胁迫对葡萄高温相关基因和蛋白表达的影响[J]. 中国农业科学, 2017, 50(9): 1674-1683.
ZHA Qian, XI Xiaojun, JIANG Aili, TIAN Yihua. Influence of heat stress on the expression of related genes and proteins in grapevines[J]. Scientia Agricultura Sinica, 2017, 50(9): 1674-1683.
- [28] 申惠翡, 赵冰, 徐静静. 15 个杜鹃花品种叶片解剖结构与植株耐热性的关系[J]. 应用生态学报, 2016, 27(12): 3895-3904.
SHEN Huipei, ZHAO Bing, XU Jingjing. Relationship between leaf anatomical structure and heat resistance of 15 *Rhododendron* cultivars[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(12): 3895-3904.

- [29] 史祥宾, 刘凤之, 程存刚, 王孝娣, 王宝亮, 郑晓翠, 王海波. 不同叶幕形对设施葡萄叶幕微环境、叶片质量及果实品质的影响[J]. 应用生态学报, 2015, 26(12): 3730-3736.
- SHI Xiangbin, LIU Fengzhi, CHENG Cungang, WANG Xiaodi, WANG Baoliang, ZHENG Xiaocui, WANG Haibo. Effects of canopy shapes of grape on canopy microenvironment, leaf and fruit quality in greenhouse[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(12): 3730-3736.
- [30] 窦飞飞, 张利鹏, 王永康, 于坤, 刘怀锋. 高温胁迫对不同葡萄品种光合作用和基因表达的影响[J]. 果树学报, 2021, 38(6): 871-883.
- DOU Feifei, ZHANG Lipeng, WANG Yongkang, YU Kun, LIU Huaifeng. Effects of high temperature stress on photosynthesis and gene expression of different grape cultivars[J]. Journal of Fruit Science, 2021, 38(6): 871-883.
- [31] 张路, 张启翔. 高温胁迫对灰岩皱叶报春生理指标的影响[J]. 西南农业学报, 2011, 24(5): 1728-1732.
- ZHANG Lu, ZHANG Qixiang. Effects of high temperature stress on physiological indicators of *Primula forrestii*[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2011, 24(5): 1728-1732.
- [32] 雷虎, 江晓东, 张建取. 高温高湿环境下调亏灌溉对番茄叶片光合和衰老特性的影响[J]. 中国瓜菜, 2023, 36(3): 58-63.
- LEI Hu, JIANG Xiaodong, ZHANG Jianqu. Effects of regulated deficit irrigation on photosynthetic and senescence characteristics of tomato leaves under high temperature and high relative humidity environment in summer[J]. China Cucurbits and Vegetables, 2023, 36(3): 58-63.
- [33] 黄显雅, 陈格, 黄永才, 桂杰, 黄诚梅, 鞠莹, 盛静文, 蒋萍, 杨柳. 持续高温条件对4个百香果品种开花坐果习性及其光合的影响[J/OL]. 果树学报, 2024: 1-13(2024-05-16)[2024-07-11]. <https://doi.org/10.13925/j.cnki.gsx.20240144>.
- HUANG Xianya, CHEN Ge, HUANG Yongcai, GUI Jie, HUANG Chengmei, JU Ying, SHENG Jingwen, JIANG Ping, YANG Liu. Effects of continuous high-temperature on flowering and fruit-setting habits and photosynthesis of four passion fruit varieties[J/OL]. Journal of Fruit Science, 2024: 1-13(2024-05-16)[2024-07-11]. <https://doi.org/10.13925/j.cnki.gsx.20240144>.
- [34] 胡荣云. 沈阳地区高温干旱和强光胁迫条件下白桦光合生理研究[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2019.
- HU Rongyun. Photosynthetic physiology of *Betula platyphylla* under high temperature, drought and high light stress in Shenyang area[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2019.
- [35] CHEN L S, LI P M, CHENG L L. Effects of high temperature coupled with high light on the balance between photooxidation and photoprotection in the Sun-exposed peel of apple[J]. Planta, 2008, 228(5): 745-756.
- [36] 曾宝珍, 成永娟, 车莉莉, 杨娟博, 卢世雄, 梁国平, 吴志国, 赵毅, 毛娟. 纳米零价铁对武威产区黑比诺葡萄新梢和叶片生长及光合特性的影响[J]. 果树学报, 2024, 41(3): 481-493.
- ZENG Baozhen, CHENG Yongjuan, CHE Lili, YANG Juanbo, LU Shixiong, LIANG Guoping, WU Zhiguo, ZHAO Yi, MAO Juan. Effects of nano zero-valent iron on the growth and photosynthetic characteristics of the new shoots and leaves of Pinot Noir in Wuwei production area[J]. Journal of Fruit Science, 2024, 41(3): 481-493.
- [37] 王虹. 夏秋季节干旱胁迫对红叶桃光合特性及相关生理指标的影响[D]. 南京: 南京农业大学, 2008.
- WANG Hong. Study on the photosynthesis characteristics and relative physiological index of red-leaf peach under drought stress in summer and autumn[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2008.
- [38] 张睿佳, 李瑛, 虞秀明, 姜玉穗, 许文平, 张才喜, 赵丽萍, 王世平. 高温胁迫与外源油菜素内酯对‘巨峰’葡萄叶片光合生理和果实品质的影响[J]. 果树学报, 2015, 32(4): 590-596.
- ZHANG Ruijia, LI Ying, YU Xiuming, LOU Yusui, XU Wenping, ZHANG Caixi, ZHAO Liping, WANG Shiping. Effects of heat stress and exogenous brassinolide on photosynthesis of leaves and berry quality of ‘Kyoho’ grapevine[J]. Journal of Fruit Science, 2015, 32(4): 590-596.
- [39] 郝力慧, 董彬, 朱绍华, 马进. 牡丹响应高温胁迫的转录组分析及PsHSP基因表达[J]. 浙江农林大学学报, 2021, 38(4): 802-811.

- HAO Lihui, DONG Bin, ZHU Shaohua, MA Jin. Transcriptome analysis and PsHSP gene expression of *Paeonia suffruticosa* in response to high temperature stress[J]. Journal of Zhejiang A & F University, 2021, 38(4): 802-811.
- [40] SAKUMA Y, MARUYAMA K, QIN F, OSAKABE Y, SHINOZAKI K, YAMAGUCHI-SHINOZAKI K. Dual function of an *Arabidopsis* transcription factor *DREB2A* in water-stress-responsive and heat-stress-responsive gene expression[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103(49): 18822-18827.
- [41] 唐婷, 郑国伟, 李唯奇. 高山植物圆锥南芥的光合系统耐热性及其修复机制[J]. 植物分类与资源学报, 2015, 37(1): 46-54.
- TANG Ting, ZHENG Guowei, LI Weiqi. The thermotolerance and repair mechanism of photosystem in alpine plant *Arabis paniculata* (cruciferae)[J]. Plant Diversity, 2015, 37(1): 46-54.