解梦洁, 贺　烽, 张丽萍, 等. H_2S 和 NO 在大白菜抵抗高温胁迫中的作用[J]. 农业环境科学学报, 2018, 37(6): 1079-1085.
XIE Meng-jie, HE Feng, ZHANG Li-ping, et al. Effects of H_2S and NO on resistance to high temperature stress in Chinese cabbage[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2018, 37(6): 1079-1085.

H_2S 和 NO 在大白菜抵抗高温胁迫中的作用

解梦洁, 贺　烽, 张丽萍, 金竹萍, 刘旦梅, 裴雁曦 *

(山西大学生命科学学院, 太原 030006)

摘　要:结合药理学和植物生理生化的方法,通过外源施加供体或清除剂,并观察幼苗生长的变化,意在研究 H_2S 和 NO 两种气体信号分子在大白菜抵抗高温胁迫中的生理作用及相互影响。实验结果表明:高温胁迫明显抑制大白菜幼苗的生长,导致植株叶片明显萎蔫卷曲。胁迫条件下,植株可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸含量以及相对电导率均显著升高,内源 H_2S 和 NO 含量明显上升,外源生理浓度 H_2S 和 NO 处理可明显缓解高温胁迫对幼苗生长的影响,并且两种信号分子存在相互作用,外源 H_2S 缓解内源 NO 含量的上升,而外源 NO 对内源 H_2S 含量变化并没有显著影响。综上,气体信号分子 H_2S 和 NO 交叉互作参与大白菜抵御高温胁迫。

关键词:硫化氢;一氧化氮;高温胁迫;大白菜
中图分类号:X503.231　　**文献标志码**:A　　**文章编号**:1672-2043(2018)06-1079-07　　doi:10.11654/jaes.2017-1403

Effects of H_2S and NO on resistance to high temperature stress in Chinese cabbage

XIE Meng-jie, HE Feng, ZHANG Li-ping, JIN Zhu-ping, LIU Dan-mei, PEI Yan-xi*
(College of Life Science, Shanxi University, Taiyuan 030006, China)

Abstract: We discussed their interactions and physiological effects on the resistance to high temperature stress in Chinese cabbage using pharmacological and plant biochemical methods. It was found that high temperature stress significantly inhibited the growth of Chinese cabbage seedlings and led to wilting and obvious curling of leaves. The content of soluble sugar, soluble protein, and proline, and endogenous H_2S and NO, as well as the relative conductivity, increased considerably under high temperature stress. Physiological concentrations of exogenous H_2S and NO could notably mitigate the inhibition of high temperature stress on seedling growth; a strong interaction between H_2S and NO was found. Exogenous H_2S can alleviate the formation of endogenous NO, but not vice versa. Overall, H_2S and NO together enhance the response of cabbage to high temperature stress.

Keywords: hydrogen sulfide; nitric oxide; high temperature stress; *Brassica rapa Pekinensis*

植物对环境胁迫的承受和适应能力,是当前植物生理生态研究的热点之一。随着全球温室效应加剧,高温对植物生长的影响也日趋显著。高温胁迫可能扰乱细胞内稳态,造成植物叶片萎蔫、植物体生长发育迟缓、甚至死亡[1]。

长期以来,一氧化氮(Nitric oxide,NO)被认为是一种大气污染物,直到 20 世纪 80 年代,美国药理学家 Furchgott 等发现血管内皮细胞在乙酰胆碱等作用下产生了一种新型血管内皮细胞松弛因子(Endothelium-derived relaxing factor,EDRF), 这种因子就是 NO。至此,有关 NO 信号分子作用的研究得到快速发展[2]。作为重要的气体信号分子,NO 参与植物的多种生理过程,如种子萌发、叶的伸展、根生长、去黄化、花的形成、果实的成熟及衰老等,同时也通过多种信号

收稿日期:2017-10-17　　**录用日期**:2018-01-04
作者简介:解梦洁(1993—),女,山西临汾人,硕士研究生,从事植物分子与生理方向研究。E-mail:893590786@qq.com
* **通信作者**:裴雁曦　E-mail:peiyanxi@sxu.edu.cn
基金项目:国家自然科学基金面上项目(31672140);山西省青年基金项目(2016021097);山西省回国留学项目(2016-008)
Project supported: The National Natural Science Foundation of China(31672140); The Young Scientists Fund of Shanxi Province(2016021097); Shanxi Scholarship Council of China(2016-008)

通路提高植物对生物和非生物胁迫的耐受性，研究表明，NO 可以通过与 H_2O_2 和水杨酸共同作用，提高水稻幼苗抵抗盐胁迫的能力[1-3]。此外，有报道称，NO 在胁迫期间还可触发全身生物反应[2]。

硫化氢（Hydrogen sulfide，H_2S）在植物体生长发育及胁迫响应中的生理作用也受到广泛关注[4]。早在 20 世纪 80 年代就发现植物体可以释放 H_2S，但其生理功能近年来才逐渐被揭示。研究表明，H_2S 供体硫氢化钠（NaHS）可以缓解甘薯叶片中叶绿素浓度的下降。另外，喷洒 NaHS 可以增加抗氧化酶、超氧化物歧化酶、过氧化氢酶和抗坏血酸过氧化物酶的活性，同时降低小麦幼苗中过氧化氢的浓度和脂氧合酶活性，表明 H_2S 在保护植物氧化应激方面起着重要的作用[11]。除此之外，H_2S 还参与植物生长发育的许多过程，如调节气孔运动、促进根的发育以及增强光合作用[5-7]；H_2S 还参与植物应答环境胁迫，能缓解干旱、渗透和金属离子等多种非生物胁迫对植物造成的伤害[8-11]。

作为气体信号分子，NO 和 H_2S 均能增强植物对逆境的耐受能力，但是两者在植物对高温胁迫的共同响应关系方面尚不明确。大白菜是我国北方重要的经济作物，高温胁迫严重影响其生长。本文以大白菜为材料，结合药理学和植物生理生化研究方法，检测高温下大白菜幼苗的生长情况，测定胁迫条件下的内源 H_2S 和 NO 含量、渗透调节物质的含量、细胞死亡率等的变化，并结合气体信号分子外源处理的方法，探讨二者在大白菜响应高温胁迫时的生理作用及其相互影响。

1 材料与方法

1.1 材料培养和处理

实验材料为津育 75 大白菜（*Brassica rapa Pekinensis*）。将经过 4 ℃过夜浸泡的种子均匀播种在铺好纱布的培养皿中，加蒸馏水 20 mL，23 ℃黑暗处理 2 d，然后在温度 23 ℃、湿度 50%、光照强度 3000 lx、光周期 16 h/8 h（昼夜）条件下培养，7 d 后进行相关预处理，之后放入 43 ℃人工气候培养箱中进行高温胁迫处理[12]。

处理分为 3 个阶段：在热胁迫对白菜幼苗生长及内源 H_2S、NO 含量影响实验中，处理分为 6 组，分别为热胁迫 0、1、3、5、7、9 h。在外源 H_2S 和 NO 预处理对胁迫下幼苗生长的影响实验中，实验分为 2 个部分，每部分有 6 个处理组（表 1），其中外源 H_2S 与外源 NO 处理分别用 50 μmol·L^{-1} 的 H_2S 供体硫氢化钠（Sodium hydrosulfide，NaHS）和 50 μmol·L^{-1} 的 NO 供体硝普钠（Sodium Nitroprusside，SNP）溶液进行熏蒸，白菜处理的熏蒸装置为容积 7 L 的密封透明玻璃缸，将相应浓度的 NaHS 和 SNP 溶液分别加入 1.5 mL 离心管，开盖暴露在玻璃缸内进行熏蒸处理，对照（CK）处理组放入盛有蒸馏水的离心管。清除内源 H_2S 和 NO 分别用 1 mmol·L^{-1} 的 H_2S 清除剂亚牛磺酸（Hypotaurine，HT）和 1 mmol·L^{-1} 的 NO 清除剂 cPTIO（Carboxy-PTIO）溶液处理，将以上两种溶液加入培养皿中，对照组加入等量蒸馏水，所有实验组进行 4 h 处理后，去掉玻璃缸进行热胁迫。每个处理做 3 次实验内重复。

整个实验做 3 次生物学重复。

表 1 外源 H_2S 和外源 NO 不同处理组

Table 1 Different treatment for exogenous H_2S and NO

H_2S处理	1	2	3	4	5	6	NO 处理	1	2	3	4	5	6
23 ℃	+	+	+	−	−	−	23 ℃	+	+	+	−	−	−
43 ℃	−	−	−	+	+	+	43 ℃	−	−	−	+	+	+
NaHS	−	+	−	−	+	−	SNP	−	+	−	−	+	−
HT	−	−	+	−	−	+	cPTIO	−	−	+	−	−	+

注："+"表示施加处理；"−"表示未施加处理。

Note："+" Indicates that the treatment is applied；"−" indicates that the treatment is not applied.

1.2 测定方法

H_2S 含量测定参考金竹萍等[13]的方法；NO 含量测定使用碧云天（S0021）NO 检测试剂盒；可溶性糖含量测定参考文献[14]；可溶性蛋白含量及脯氨酸含量测定参考李合生[15]的方法；相对电导率测定使用上海雷磁（DDS-11 D）电导率仪。

1.3 统计分析

数据使用 SPSS 17 软件 Duncan 检测进行显著性分析，图表由 SigmaPlot 10 软件绘制。

2 结果与分析

2.1 高温胁迫对大白菜幼苗生长及内源 H_2S、NO 含量的影响

高温胁迫对大白菜幼苗造成损伤，随着胁迫时间的延长，幼苗的受伤害程度不断加深。43 ℃处理 1 h，植株长势相对弱小，叶片卷曲。随着处理时间的延长，叶片萎蔫，翻卷程度加深，处理 9 h，部分幼苗出现整株萎蔫枯死现象（图 1）。

H_2S 和 NO 都是植物体内重要的气体信号分子，研究表明内源 H_2S 和 NO 均能对高温胁迫做出响应。随胁迫时间的延长，内源 H_2S 含量逐渐上升，胁迫 5 h

时幼苗 H_2S 含量最高，并在 5 h 之后呈现下降趋势；同时胁迫 1~5 h,NO 含量变化不明显，但在胁迫 7 h 时 NO 含量显著升高。根据以上实验结果,后续实验分别选取胁迫 5 h 和 7 h 的幼苗进行 H_2S 和 NO 含量测定(图 2)。

2.2 不同处理对高温胁迫下白菜幼苗表型变化的影响

正常生长情况下(23 ℃)NaHS 和 HT 处理的幼苗生长状态与 CK 相比区别不大。43 ℃胁迫条件下,未经 NaHS 处理的幼苗叶片明显萎蔫、翻卷；而 NaHS 预处理后,胁迫并未造成明显的幼苗变弱甚至萎蔫的现象;HT 处理后的幼苗，胁迫造成的萎蔫更加严重,甚至有部分幼苗枯死(图 3A)。说明外源 H_2S 处理可以改善高温胁迫对白菜幼苗叶片的损伤,相反 HT 会加重胁迫对幼苗的损伤。

正常生长情况下(23 ℃)SNP 和 cPTIO 处理对幼苗生长没有明显影响。43 ℃胁迫时,未经处理的幼苗

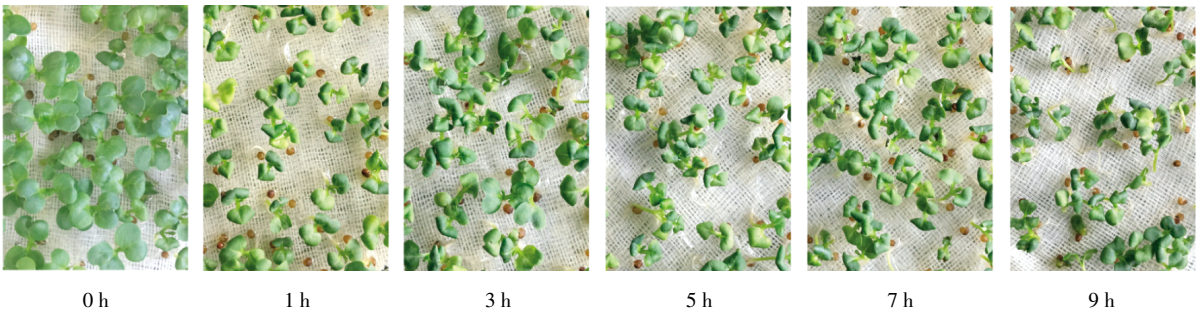
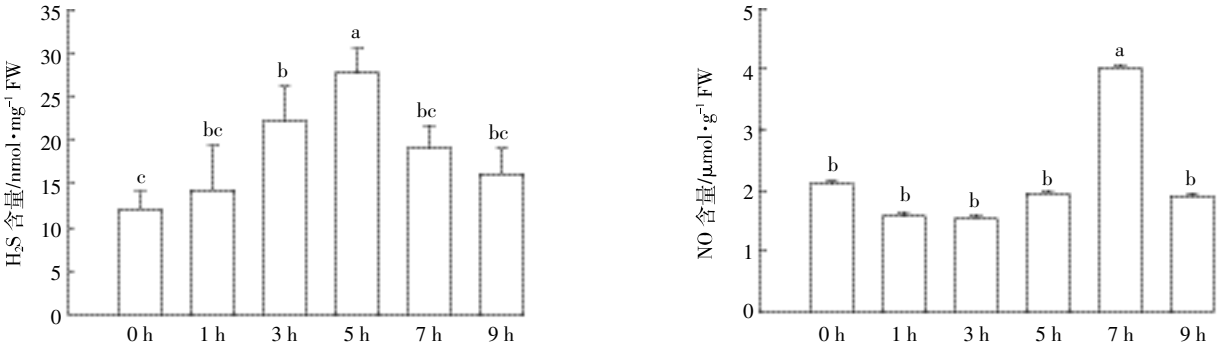


图 1 高温胁迫对大白菜幼苗生长的影响

Figure 1 Effect of heat stress on the growth of Chinese cabbage seedlings



不同的英文字母表示用 Duncan 检验分析不同处理组间的差异显著。下同

The different letters indicated significant difference with regard to treatments. The same below

图 2 高温胁迫下内源 H_2S、NO 含量变化

Figure 2 Changes of endogenous H_2S and NO contents under heat stress

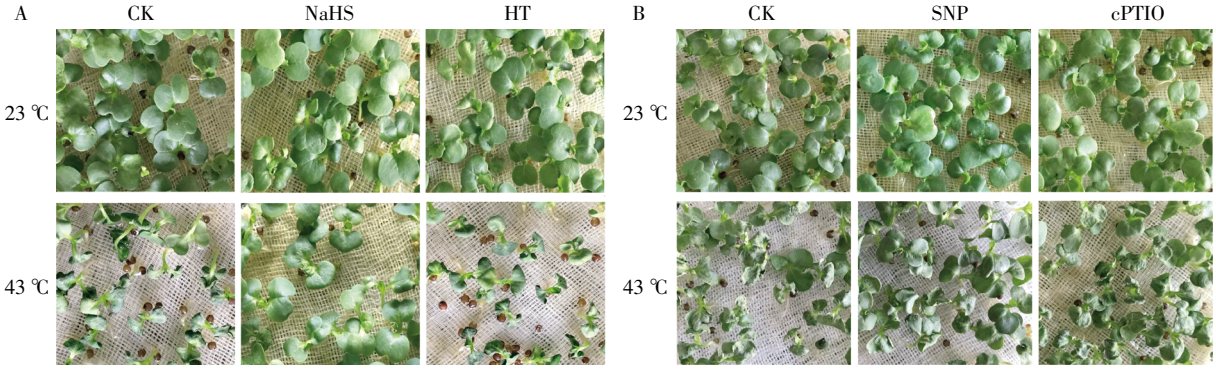


图 3 不同处理下大白菜幼苗的生长情况

Figure 3 Growth of Chinese cabbage seedlings under different treatments

出现明显的萎蔫翻卷现象，甚至个别幼苗枯死；SNP 预处理后，幼苗失绿并有部分萎蔫；cPTIO 处理的幼苗，萎蔫严重，也有枯死现象（图 3B）。说明外源 NO 也能帮助大白菜幼苗抵御胁迫，而 NO 清除剂 cPTIO 起到相反作用。

2.3 H_2S 和 NO 对高温胁迫下白菜幼苗的生理影响

可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸是植物中重要的渗透调节物质，在维持植物蛋白质稳定及对保持细胞与环境的渗透平衡中起到重要作用[16]。

正常生长状态下，NaHS、HT、SNP、cPTIO 处理的幼苗与 CK 相比，可溶性糖含量无明显变化。43 ℃胁迫条件下，未处理的大白菜幼苗可溶性糖含量显著升高，而与 23 ℃ CK 相比，NaHS 预处理后可溶性糖含量升高不显著，HT 预处理后可溶性糖含量显著升高；同样，分别将 43 ℃时 SNP 处理后幼苗和 cPTIO 处理后的幼苗与 CK（23 ℃）的幼苗进行对比，可溶性糖含量的变化趋势与上述 NaHS 和 HT 处理后的变化趋势相类似（图 4A 和图 4B）。

参考上述相同的方法处理大白菜幼苗并检测其可溶性蛋白含量，结果如图 4 中 C、D 所示。23 ℃环境中生长的大白菜幼苗，CK 与 NaHS、HT、SNP、cPTIO 处理的幼苗可溶性蛋白含量无明显差异。与 23 ℃ CK 相比，43 ℃胁迫条件下，未经预处理及 HT、cPTIO 预处理后的幼苗可溶性蛋白含量显著升高，而 NaHS 和 SNP 预处理后可溶性蛋白升高不显著。

如图 4 中 E、F 结果可见，23 ℃环境中生长的大白菜幼苗，无论是否进行预处理，脯氨酸含量均无显著变化。而 43 ℃胁迫时脯氨酸含量与 23 ℃ CK 相比显著升高，NaHS 和 SNP 预处理后升高不明显，HT 和 cPTIO 预处理后显著升高。上述实验结果说明高温胁迫条件下细胞渗透性物质可溶性糖、可溶性蛋白与脯氨酸含量升高，外源 H_2S 与 NO 能够降低胁迫下细胞渗透性物质的含量，缓解高温对细胞渗透性的破坏。

细胞膜透性的大小可用组织的相对电导率衡量，组织相对电导率越高，说明细胞膜遭到破坏的程度越大。正常环境（23 ℃）中生长的幼苗，处理组与 CK 相比，相对电导率没有明显差异。43 ℃环境中生长的幼苗相对电导率显著升高，NaHS 预处理使胁迫下的幼苗相对电导率恢复到与 23 ℃ CK 同一水平，而 SNP 预处理，相对电导率较 CK 没有明显变化，但显著低于 cPTIO 处理组；同时 HT 和 cPTIO 预处理的幼苗相对电导率与 CK（23 ℃）相比显著升高（图 4G 和图 4H）。该实验结果也说明高温胁迫会使细胞膜完整性遭到破坏，H_2S 和 NO 清除剂会加剧高温对细胞膜的损伤作用，而外源 H_2S 与 NO 部分降低细胞在胁迫条件下的损伤率。

2.4 不同处理对高温胁迫下白菜幼苗 H_2S 和 NO 含量的影响

在动物的生理活动中，NO 和 H_2S 可以调节彼此的代谢，甚至共同起作用[17]。由于气体信号分子可自由通过细胞膜，其作用可不依赖于质膜受体，因此在外源施加 H_2S 或 NO 供体时，气体信号分子进入植物体内，导致内源 H_2S 和 NO 含量上升，外源施加清除剂时，内源气体信号分子含量下降（图 5A 和图 5B）。23 ℃生长环境下，外源施加 NO 和 H_2S 分别对内源 H_2S 和 NO 的产生没有明显影响。而 43 ℃胁迫时，内源 H_2S 与 NO 含量显著升高，外源施加 NO 后，内源产生的 H_2S 含量变化不明显，用 cPTIO 预处理后 H_2S 含量变化不显著，说明在热胁迫时，外源 NO 对白菜幼苗产生 H_2S 能力没有显著影响（图 5C）。胁迫条件下，外源施加 H_2S 后 NO 含量明显降低，相反若用 H_2S 清除剂 HT 预处理，NO 含量恢复到 CK 水平，可以看出在热胁迫时，外源 H_2S 可能会使内源 NO 含量升高（图 5D）。

3 讨论

逆境胁迫会导致叶片失水，进而影响叶绿素生物合成，加速叶绿素的分解，导致叶片萎蔫变黄[18]。本实验中 43 ℃胁迫 1 h 后，大白菜幼苗生长受到抑制，并且随着高温胁迫的时间延长，幼苗受损加剧，该现象与其他作物在高温下的表现相同[19]。可见大白菜幼苗对高温敏感，对持续高温抵御能力差。有报道表明，在植物受到非生物胁迫时，内源 H_2S 和 NO 含量都会上调[16]。本实验中，外源施加 H_2S 和 NO，可缓解高温胁迫下大白菜幼苗的受损伤程度，表明 H_2S 和 NO 作为气体信号分子，参与对大白菜幼苗对高温胁迫的响应。

渗透调节物质是植物耐热和抵御高温逆境的重要生理机制之一，高温胁迫诱发的细胞脱水而使渗透调节物质积累是高温对细胞造成损害的主要原因[20]。但也有研究表明，高温导致的光合色素降低会使光合产生的可溶性糖含量降低[21]。本实验中，高温造成细胞膜损伤，导致细胞渗透性遭到破坏，渗透调节物质含量升高。外源施加 H_2S 和 NO 后，高温胁迫下的大白菜幼苗中渗透调节物质含量都有所降低。说明大白菜幼苗的渗透性调节物质会对高温胁迫做出响应，并

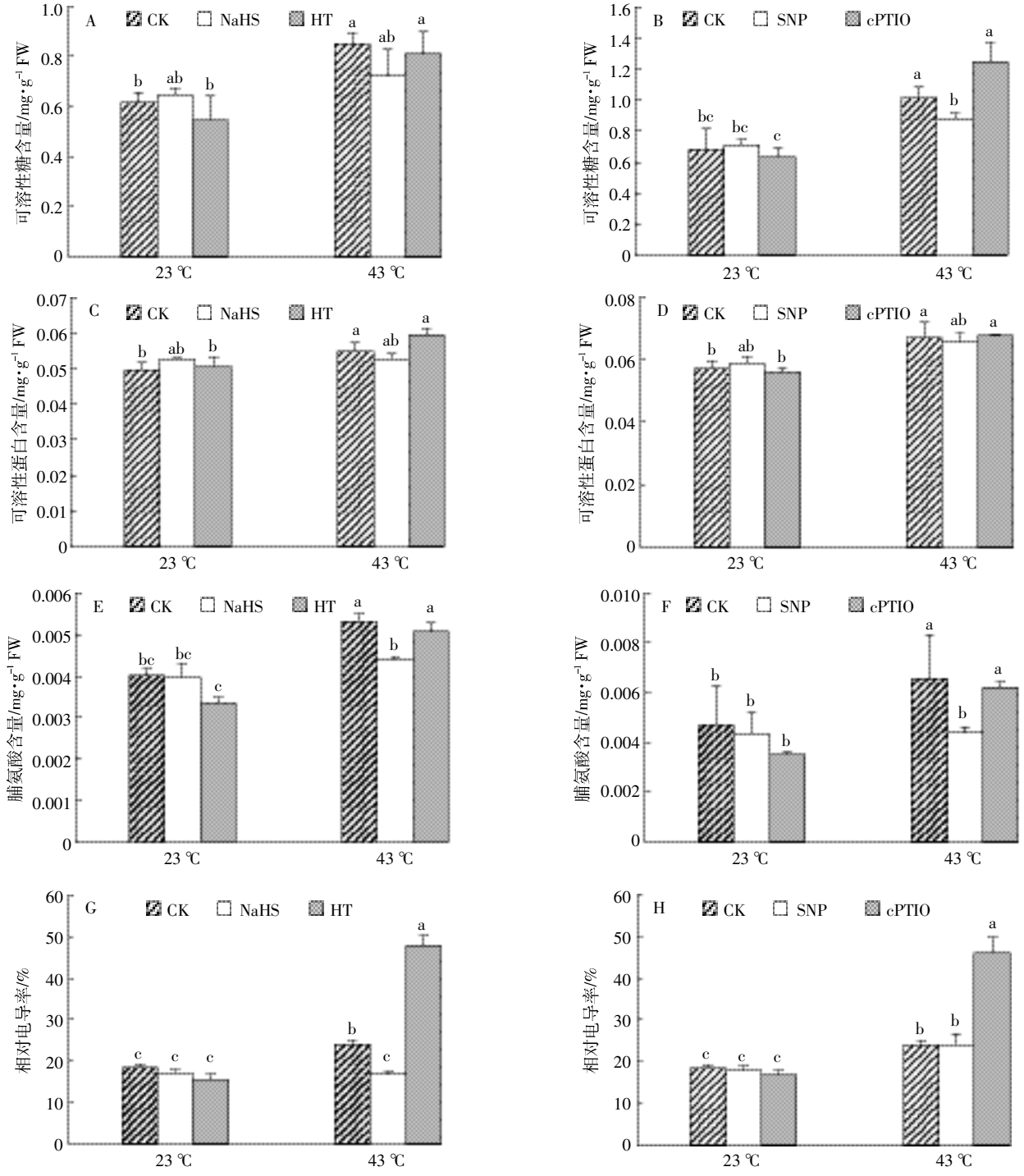


图 4 不同处理对高温胁迫下白菜幼苗的生理影响

Figure 4 Effects of different treatments on physiology of cabbage seedlings during heat stress

且外源 H_2S 和 NO 有调控渗透调节物质的作用,可能通过降低高温胁迫对细胞膜造成的损伤来缓解渗透性调节物质的积累。

植物受到高温胁迫时脱水造成细胞膜液态化,膜结构发生改变,引起蛋白的凝聚和变性,导致外渗液急剧增加,相对电导率升高[19]。H_2S 可以通过调节气孔开度响应逆境[22]。本实验中高温胁迫下的白菜幼苗细胞外渗液相对电导率显著升高,可以看出高温胁迫会使白菜幼苗细胞受损严重,细胞死亡率升高。而施加外源 H_2S 后,相对电导率降低,施加外源 NO 供体,相对电导率变化不明显,但清除剂的相反作用十分显著,说明 NO 对热胁迫下电导率有部分的恢复作用,

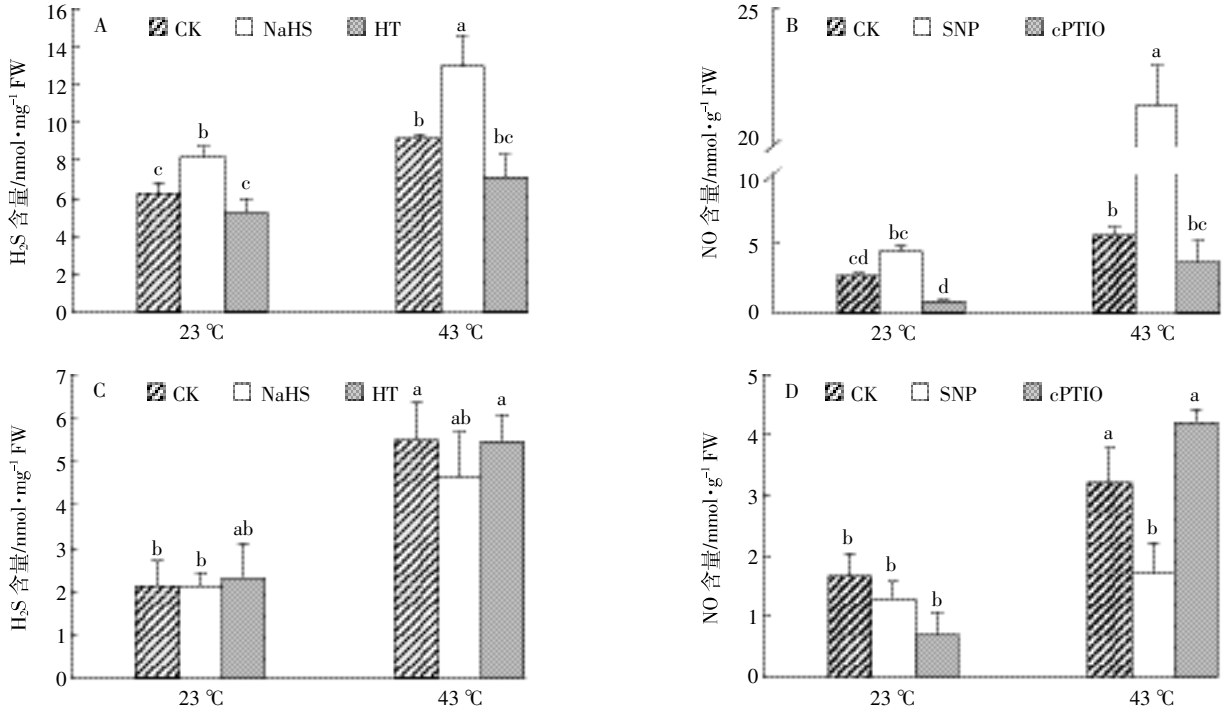


图 5 不同处理对高温胁迫下大白菜幼苗 H_2S 和 NO 含量的影响

Figure 5 Effects of different treatments on the H_2S and NO contents of cabbage seedlings after during heat stress

这可能是通过 H_2S 和 NO 对气孔的调节，减少细胞水分散失来减缓细胞受损伤程度，降低细胞死亡率。

H_2S 和 NO 作为植物的气体信号分子，参与植物对非生物胁迫的响应。本实验中，当白菜幼苗受到高温胁迫时，H_2S 含量和 NO 含量都显著上调，H_2S 含量变化尤为明显，随着胁迫时间延长呈现倒“U”趋势，可能是因为胁迫时间过长，大多数幼苗受到严重损伤，部分丧失调节能力造成。

Shi 等[23]指出，NO 会诱导 H_2S 的合成进而增强植物对镉胁迫的耐受，表明镉胁迫下 NO 的产生先于 H_2S 的产生。本研究结果可见，H_2S 对高温胁迫的响应优先于 NO。外源施加 NO 后，内源产生的 H_2S 含量稍有降低，但不显著；但外源施加 H_2S 后，植物内源产生的 NO 含量显著下调。由此推测，高温胁迫时 H_2S 和 NO 的相互作用模式与镉胁迫不完全一致。

4 结论

大白菜幼苗在热胁迫条件下，可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸含量以及相对电导率等生理指标均出现不同程度的波动来响应胁迫，外源施加 H_2S 和 NO 可缓解胁迫对幼苗造成的损伤。并且在热胁迫响应过程中，外源 H_2S 会抑制 NO 的产生，而 NO 对 H_2S 的含量变化没有明显影响。

参考文献：

[1] Mohammad G M, Masayuki F, Lam-Son P T. Nitric oxide mediates hydrogen peroxide-and salicylic acid-induced salt tolerance in rice(*Oryza sativa* L.)seedlings[J]. *Plant Growth Regulation*, 2015, 77(3): 265-277.

[2] Shi J Y, Liu N, Gu R X, et al. Signals induced by exogenous nitric oxide and their role in controlling brown rot disease caused by *Monilinia fructicola* in postharvest peach fruit[J]. *Journal of General Plant Pathology*, 2015, 81(1): 68-76.

[3] Sanz L, Albertos P, Mateos I, et al. Nitric oxide(NO) and phytohormones crosstalk during early plant development[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(10): 2857-2868.

[4] Wang R. Physiological implications of hydrogen sulfide: A whiff exploration that blossomed[J]. *Physiological Reviews*, 2012, 92(2): 791-896.

[5] Jin Z P, Pei Y X. Physiological implications of hydrogen sulfide in plants: Pleasant exploration behind its unpleasant odour[J]. *Oxidative Medicine and Cellular Longevity*, 2015(3): 1-6.

[6] Lin Y T, Li M Y, Cui W T, et al. Haem oxygenase-1 is involved in hydrogen sulfide-induced cucumber adventitious root formation[J]. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2012, 31(4): 519-528.

[7] Wang L, Wan R J, Shi Y H, et al. Hydrogen sulfide activates S-type anion channel via *OST1* and Ca^{2+} modules[J]. *Molecular Plant*, 2016, 9(3): 489-491.

[8] Jin Z P, Xue S W, Luo Y N, et al. Hydrogen sulfide interacting with abscisic acid in stomatal regulation responses to drought stress in arabidopsis[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2013, 62(1):41-46.

[9] Papanatsiou M, Scuffi D, Blatt M R, et al. Hydrogen sulfide regulates inward-rectifying K^+ channels in conjunction with stomatal closure[J]. *Plant Physiology*, 2015, 168(1):29-35.

[10] 裴雁曦. 植物中的气体信号分子硫化氢:无香而立, 其臭如兰[J]. 中国生物化学与分子生物学, 2016, 32(7):721-733.
PEI Yan-xi. Gasotransmitter hydrogen sulfide in plants:Stinking to high heaven, but refreshing to fine life[J]. *Chinese Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 2016, 32(7):721-733.

[11] Xie Y J, Zhang C, Lai D W, et al. Hydrogen sulfide delays GA-triggered programmed cell death in wheat aleurone layers by the modulation of glutathione homeostasis and heme oxygenase-1 expression[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2014, 171(2):53-62.

[12] Li Z G, Gong M, Xie H, et al, Hydrogen sulfide donor sodium hydrosulfide-induced heat tolerance in tobacco(*Nicotiana tabacum* L.) suspension cultured cells and involvement of Ca^{2+} and calmodulin[J]. *Plant Science*, 2012, 185(4):185-189.

[13] 金竹萍, 裴雁曦. 植物 H_2S 气体信号分子的生理功能研究进展[J]. 中国细胞生物学学报, 2013, 35(6):880-888.
JIN Zhu-ping, PEI Yan-xi. Research progress on hydrogen sulfide signaling in plants[J]. *Chinese Journal of Cell Biology*, 2013, 35(6):880-888.

[14] 中国科学院上海生物生理研究所. 现代植物生理学实验指南[M]. 北京:科学出版社, 1999.
Shanghai Institute of Plant Physiology. Experiment guide of modern plant physiology[M]. Beijing:Science Press, 1999.

[15] 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, 2006.
LI He-sheng. Technology of plant physiological and biochemical[M]. Beijing:China Higher Education Press, 2006.

[16] 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 Yan-jun, SHAN Lun, LI Guang-min. Comparison of osmotic regulation and antioxidation between sorghum and maize seedling under soil drought sress and water recovering condition[J]. *Chinese Joural of Eco-Agriculture*, 2006, 14(1):68-70.

[17] Kajimura M, Fukuda R, Bateman R M, et al. Interactions of multiple gas-transducing systems:Hallmarks and uncertainties of CO, NO, and H_2S gas biology[J]. *Antioxid Redox Signal*, 2010, 13(2):157-192.

[18] Yin Z P, Liu X M, Shang Z W, et al. Response of photosynthesis and chlorophy Ⅱ fluorescence parameters to different drought stress in *Cerasus humilis bunge*[J]. *Plant Physiology Journal*, 2011-05.

[19] Chen P Q, Yu S L, Zhan Y N, et al. A review on plant heat stress physiology[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2006, 26(5):224-225.

[20] Carlos G M, Lorenzo L. Gasotransmitters are emerging as new guard cell signaling molecules and regulators of leaf gas exchange[J]. *Plant Science*, 2013, 11(7):201-202.

[21] Dong Y C, Liu Y Q. Soil water influences on protective enzymes and osmolytes of *Urtica dioica* and their correlations with leaf photosynthesis and biomass[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(6):2845-2851.

[22] 孙丽敏, 裴雁曦, 刘志强. H_2S 信号和 WRKY 在 ABA 调节根生长和气孔运动中的关系[J]. 植物研究, 2016, 36(1):97-104.
SUN Li-min, PEI Yan-xi, LIU Zhi-qiang. Relationship between H_2S signal and WRKY in ABA regulating root growth and stomatal movement[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2016, 36(1):97-104.

[23] Shi H T, Ye T T, Chan Z L. Nitric oxide-activated hydrogen sulfide is essential for cadmium stress response in bermudagrass(*Cynodon dactylon*(L). *Pers.*)[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2014, 74(136):99-107.