

高温干旱胁迫下考来木幼苗的生理响应

张志录¹, 刘中华², 陈明辉¹, 刘永金¹, 王擎¹

(1. 平顶山学院 化学与环境工程学院,河南 平顶山 467000;2. 平顶山学院 艺术设计学院,河南 平顶山 467000)

摘要:以盆栽考来木幼苗为试材,采用人工气候室模拟高温环境的方法,研究了高温干旱复合胁迫对考来木保护性酶系统生理活性的影响,以期为考来木的栽培与推广、园林植物的抗逆育种等提供科学理论依据,为植物生理生态研究贡献微薄的力量。结果表明:干旱或高温单一胁迫下,考来木幼苗的 H_2O_2 、 O_2^- 等活性氧代谢物含量及丙二醛(MDA)含量增加,超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)等抗氧化性酶活性亦同步显著增高。在高温、干旱复合胁迫下,活性氧代谢物含量及抗氧化性酶活性均显著高于单一胁迫,SOD 活性近乎叠加增长;较之单一胁迫,复合胁迫下 MDA 含量并无显著升高。随胁迫时间延长或胁迫程度增加,抗氧化性酶活性持续增强;当胁迫增加到一定程度或持续一定时间后,抗氧化酶活性显著下降。干旱胁迫对考来木的伤害大于高温胁迫。结果表明,考来木可通过大幅提高抗氧化性酶系统的活性来抵御高温干旱胁迫所产生的活性氧伤害,因而具有较强的耐高温干旱能力。但抗氧化酶活性的提高是有限的,高强度或长时间胁迫下活性氧大量积累,抗氧化性酶被破坏而活性下降,则作物受害。

关键词:抗氧化酶活性;复合胁迫;考来木;干旱;高温;活性氧代谢

中图分类号:S 687.9 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2017)19-0081-08

活性氧(ROS)是植物代谢过程中的毒副产品,若在体内积累会产生植物细胞膜脂过氧化等有害的细胞学效应,对植物造成伤害^[1]。正常情况下,植物可以通过各种抗氧化防御机制清除体内的活性氧。但在胁迫条件下,活性氧的产生速度和积累量增加,植物需要进一步提高防御系统的活性来抵御活性氧的伤害,否则植物将逐渐表现出受害症状。提高保护性酶的活性来抵御活性氧的伤害是植物适应胁迫的一种重要的生理机制,已成为近年来植物生理生态研究的热点之一^[2-6]。研究植物应对逆境的适应机制,有助于正确制定科学、合理的栽培、应用和管理措施,同时

还可为逆境耐受品种的培育发现或提供优良的种质资源。

考来木(*Correa carmen*)属芸香科考来木属常绿灌木,澳大利亚特有。2010年上海园林科研所首次将其引入我国,作为园林植物进行栽培繁育。其株型密集、花朵繁多、花型奇特、芳香且多彩、花期长,具有较高的园林观赏价值,被誉为“冬之精灵”^[7]。在原产地,考来木耐盐碱、耐干旱、耐寒耐霜、耐贫瘠,几乎在任何土壤条件下都能良好生长,具有很强的生态适应性。但考来木的生态适应机制尤其是其对高温干旱的适应机制的研究,国内外均鲜见报道。随全球气候变暖,中国北方地区夏季的高温干旱现象日益严重,已成为限制农业生产与发展的关键生态因子,耐高温干旱的作物种质资源的研究与开发成为生态学、园艺学等许多学科领域的研究热点。基于此,现以盆栽考来木为试材,采用人工气候室模拟高温环境的方法,研究考来木应对高温干旱复合胁迫的生

第一作者简介:张志录(1967-),男,博士,副教授,现主要从事园艺学及种群生态学等研究工作。E-mail:276996899@qq.com。

基金项目:河南省科技攻关计划资助项目(162120110070,132102110138)。

收稿日期:2017-06-06

理指标变化,以揭示其生态适应机制,为考来木的栽培与推广、园林植物的抗逆育种等提供科学理论依据,为植物生理生态研究贡献微薄的力量。

1 材料与方法

1.1 试验材料

2年生考来木幼苗,于2016年3月初购自上海园林科研所,定植于平顶山学院智能温室栽培试验区。

栽培容器为圆形塑料盆,规格为10 cm×12 cm×9 cm(高度×口径×下口径)。将每个花分编号并称重,备用。

盆土取用平顶山市新华区白龟湖畔田园土0~20 cm表层土,黄棕壤,pH 7.0~7.5,肥力中等偏低,有机质含量21.2 g·kg⁻¹(干土,下同),硝态氮含量7.88 mg·kg⁻¹,铵态氮含量13.16 mg·kg⁻¹,速效磷含量16.3 mg·kg⁻¹,有效钾含量79.2 mg·kg⁻¹。土风干后粉碎备用。

试验用水为平顶山市的自来水,经四川优普超纯科技有限公司生产的优普 UPT-II-20T UPT超纯水机进行超纯过滤后直接使用或贮存备用。

1.2 试验方法

试验在平顶山学院低山丘陵区生态修复重点实验室进行。2016年3月15—16日,选择健壮、丰满、株高与长势基本一致的考来木2年生扦插苗,定植在塑料盆中,每盆1株,平均株高12 cm。每盆装土0.34 kg。幼苗定植后先置于智能温室中常温抚育14 d,于3月31日移至FYS-8智能人工气候室开始胁迫试验,时间持续28 d。

人工气候室的温度环境(T)设置3个梯度:25 °C(T1)、33 °C(T2)、41 °C(T3),其它环境参数设置一致:空气相对湿度60%,模拟自然光、中日照,最大光合有效辐射1 800 μmol·m⁻²·s⁻¹。每间人工气候室中放置15盆考来木,盆土含水量(S)设置3个梯度,分别为90%田间持水量(S1)、60%田间持水量(S2)、30%田间持水量(S3),每个水分梯度5盆。每天06:00采用称重法对考来木花盆补水,确保土壤含水率在试验设计水平。

自2016年4月1日起,分别在第1、7、14、21、28天测定考来木叶片净光合速率,并采集叶

片样品测定抗氧化酶活性、活性氧含量及丙二醛含量等。共5次测定和采样,每次测定和采样均3次重复,采样时间固定在17:00进行。

1.3 项目测定

1.3.1 抗氧化酶(SOD、POD、CAT)活性及O₂⁻产生速率的测定

取0.2 g新鲜叶片洗净后置于预冷的研钵中,加入1.6 mL 50 mmol·L⁻¹预冷的磷酸缓冲液(pH 7.8)在冰浴上研磨成匀浆,转入离心管中在4 °C、12 000 r·min⁻¹下离心20 min,上清液即为酶液。取上清液,采用氯蓝四唑光化还原法^[8]测定超氧化物歧化酶(SOD)活性;采用愈创木酚显色法^[9]测定过氧化物酶(POD)活性;采用紫外吸收法^[10]测定过氧化氢酶(CAT)活性;采用荧光猝灭法^[11]测定O₂⁻产生速率。

1.3.2 H₂O₂含量的测定

取0.2 g新鲜叶片洗净后置于研钵中,加入10 mL冰丙酮研磨成匀浆,转入离心管中在3 000 r·min⁻¹下离心10 min,即得上清液。取上清液,采用刘俊等^[12]改进的比色法测定H₂O₂含量。

1.3.3 MDA含量的测定

取0.2 g考来木叶片洗净后置于研钵中,加入1.6 mL 10% TCA研磨成匀浆,转入离心管中在12 000 r·min⁻¹下离心10 min得上清液。取上清液,采用硫代巴比妥酸法^[13]测定丙二醛(MDA)含量。

1.4 数据分析

采用Microsoft Excel 2010软件进行数据的统计、整理与制图;不同温度和土壤水分处理对考来木幼苗抗氧化酶活性与活性氧代谢的影响,采用双因素方差分析(Two-Way ANOVA)法进行分析,分析在软件SPSS 20.0中完成。

2 结果与分析

2.1 不同处理对考来木幼苗活性氧代谢的影响

2.1.1 对H₂O₂含量的影响

由图1可知,在各温度条件下,考来木苗的H₂O₂含量随土壤含水率的降低而升高,即S1< S2< S3;各土壤含水率S1、S2、S3的考来木苗,

H_2O_2 含量均随温度升高而增加,且 S1、S2、S3 之间的差异亦随温度升高而加大。说明在高温或干旱单一胁迫下,考来木苗的 H_2O_2 含量随胁迫程度增加而增加。在 T1 条件下,胁迫第 7 天时,S1 的 H_2O_2 含量为 $225 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$,S3 为 $325 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$,S3 比 S1 提高了 45%;在 T3 条件下,胁迫第 7 天时,S1 的 H_2O_2 含量为 $279 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$,S3 为 $394 \mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1}$,分别比 T1 条件下的 S1、S3 提高了 24% 和 21%,说明干旱胁迫对考来木的影响大于高温胁迫。在 T2、T3(高温)条件下,S3(严重干旱)处理的考来木 H_2O_2 含量显著高于同温度下的 S1、S2 和 T1(适温)条件下的 S3,表明高温干旱复合胁迫下考来木的

H_2O_2 含量高于单一胁迫。随胁迫时间的延续,不同处理下幼苗的 H_2O_2 含量变化动态不同。S1(水分充足)处理的 H_2O_2 含量,在各温度条件下均无明显的升降变化;S2(中等干旱)处理在 T1、T2 条件下增长平缓,在 T3 条件下前期增长较慢、后期增幅明显;S3 处理在 T1 条件下前期缓慢增长、后期增幅加大,在 T2、T3 条件下前期下降后期上升,最低点在第 14 天。说明随胁迫的持续,活性氧的积累增多。胁迫前期因活性氧积累增多,激发了保护性酶活性的提高,从而使 H_2O_2 含量下降;但在长时间、高水平的 H_2O_2 含量最终会使细胞受害,进而使保护性酶系统遭破坏而活性降低,故胁迫后期 H_2O_2 含量大幅上升。

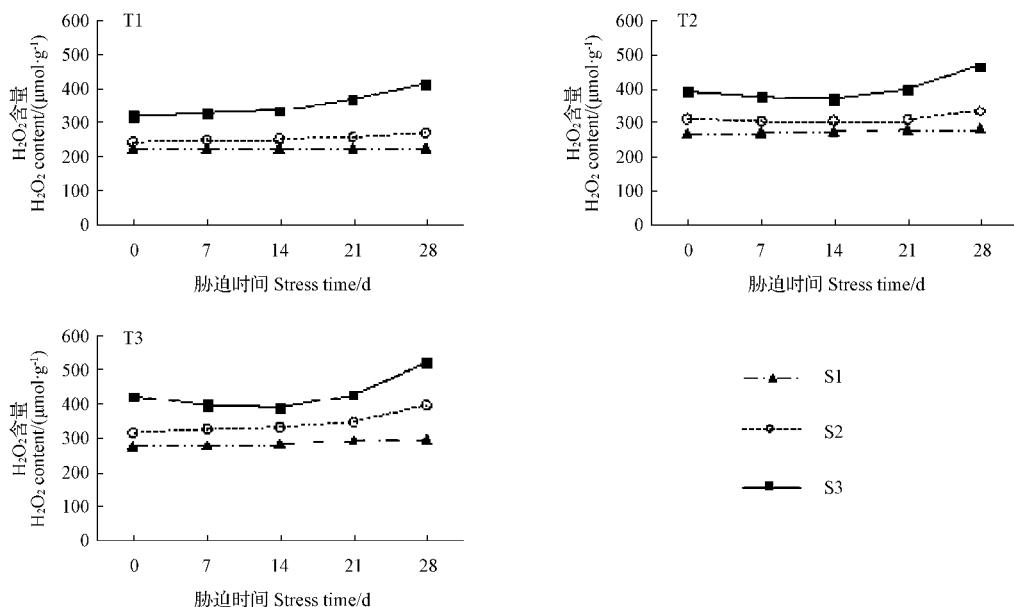


图 1 不同处理下考来木幼苗 H_2O_2 含量的动态变化

Fig. 1 Dynamics of H_2O_2 content of *Correa carmen* seedling under different treatments

2.1.2 对 O_2^- 产生速率的影响

由图 2 可知,在高温或干旱单一胁迫下, O_2^- 产生速率随胁迫程度增加而增大,对干旱胁迫的响应大于高温胁迫;在高温干旱复合胁迫下, O_2^- 产生速率显著高于单一胁迫,说明复合胁迫加剧了对考来木的伤害。随胁迫时间的持续,不同处理的 O_2^- 产生速率呈现不同的变化趋势:S1、S2 处理在各温度条件下均无显著升降变化;S3 处理在 T1 条件下增长平缓,在 T2 条件下前期下降后期上升,第 14 天为最低点,在 T3 条件下呈持续上升的动态,后期升幅增大。

2.2 不同处理对考来木幼苗抗氧化酶活性的影响

2.2.1 对超氧化物歧化酶(SOD)活性的影响

由图 3 可知,在相同温度条件下,SOD 活性随土壤含水率降低而升高;在不同温度条件下,各土壤含水率的 SOD 活性及其间的差异,均随温度升高而增大,说明在干旱或高温单一胁迫下,SOD 活性随胁迫程度的增加而增强。在高温干旱复合胁迫下,SOD 活性高于单一胁迫,几乎是单胁迫下活性值的累加。随胁迫时间的延续,不同处理

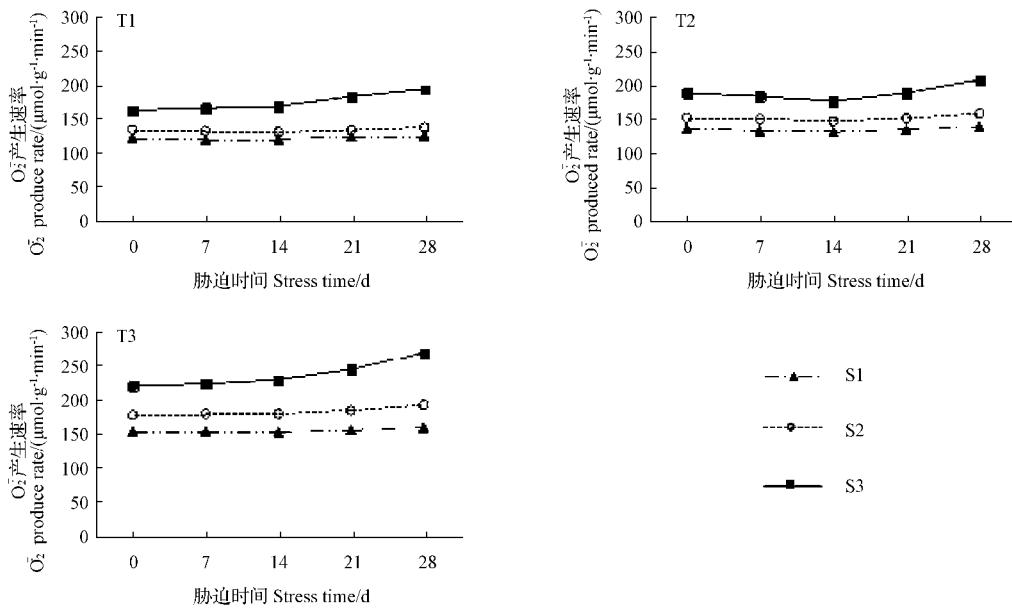
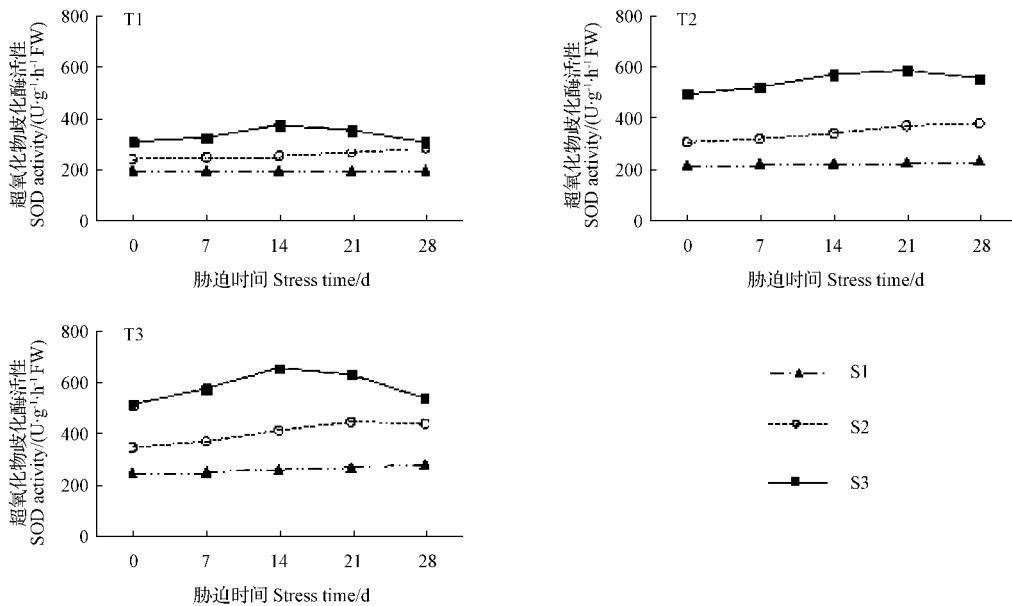
图 2 不同处理下考来木幼苗 O₂⁻ 产生速率的动态变化Fig. 2 Dynamics of O₂⁻ produce rate of *Correa carmen* seedling under different treatments

图 3 不同处理下考来木幼苗 SOD 活性的动态变化

Fig. 3 Dynamics of SOD activity of *Correa carmen* seedling under different treatments

的 SOD 活性变化动态不同: S1 处理在各温度条件下均增减不明显; S2 处理在 T1 条件下无显著增减变化, 在 T2 条件下持续缓慢增长, 在 T3 条件下前期增长后期下降, 最大值在 21 d; S3 处理在 T1 条件下呈前期持续增长、后期持续下降的趋势, 在 T2、T3 条件下前期迅速增长后期明显下

降, 最大值分别出现在第 21、14 天。说明考来木可通过不断提高 SOD 活性来清除因胁迫而逐渐增多的活性氧, 以免细胞受伤害。但高强度、长时间的胁迫, SOD 遭破坏而活性降低, 这与裴斌等^[14]对沙棘上的研究结果一致。S1、S2、S3 的变化动态还表明干旱胁迫对考来木的影响较高温胁

迫明显。

2.2.2 对过氧化物酶(POD)活性的影响

由图4可知,POD活性随胁迫程度的增加而增加,复合胁迫下的POD活性高于单一胁迫。随胁迫时间的延续,不同处理的POD活性呈现不同的变化趋势:S1处理的POD活性在各温度条件下均呈平稳或微弱增长趋势;S2处理在T1条件下呈缓慢增长状态,在T2、T3条件下呈迅速增长

状态;S3处理在各温度条件下均呈显著增长趋势,在T2条件下第21天达到最大值,而后下降;在T3条件下第14天达最大值,而后下降。S1、S2、S3处理间的POD活性差异,随温度升高而增大。结果表明,胁迫程度的增加和时间的延续积极诱导了POD活性以保护细胞免受伤害。但在重度或长期胁迫下,POD被破坏而活性下降。

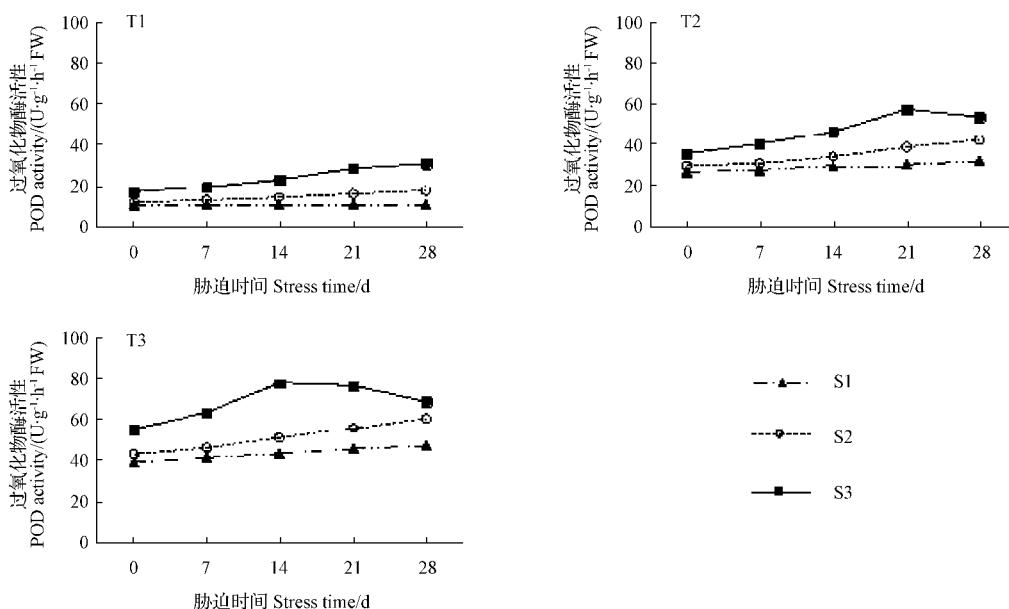


图4 不同处理下考来木幼苗POD活性的动态变化

Fig. 4 Dynamics of POD activity of *Correa carmen* seedling under different treatments

2.2.3 对过氧化氢酶(CAT)活性的影响

由图5可知,CAT活性随胁迫程度的增加而增大,复合胁迫下CAT活性高于单一胁迫。随胁迫时间的延续而升高,各处理的CAT活性变化动态不同:在胁迫后期下降。S1处理在各温度条件下均呈平稳或缓慢增长趋势;S2处理在T1条件下增长缓慢,在T2、T3条件下前期增长较快后期变缓;S3处理在T1条件下前期增长逐渐加快而后期增长变缓,在T2、T3条件下前期迅速增加后期下降,最大值均出现在第21天。说明考来木幼苗在胁迫条件下产生的活性氧诱导或激发了CAT活性,因而在胁迫的初、中期,有较强的活性氧清除能力,胁迫后期CAT活性被抑制。

2.3 不同处理对考来木幼苗膜脂过氧化程度的影响

由图6可知,在干旱单一胁迫下,MDA含量随胁迫程度的增加和时间延续而增加,前期变化平缓,后期迅速增加;在高温单一胁迫下,MDA含量高于正常温度。与单一胁迫相比,高温干旱复合胁迫下MDA含量没有显著变化,说明复合胁迫对考来木幼苗MDA含量的影响不显著。在试验期间,S3(严重干旱)处理植株的MDA含量一直高于高温胁迫植株,即使是S2(中度干旱)处理植株的MDA含量也一直高于T2条件下非干旱处理植株,与T3条件下植株的MDA含量相当,表明干旱胁迫对植株的伤害大于高温胁迫。

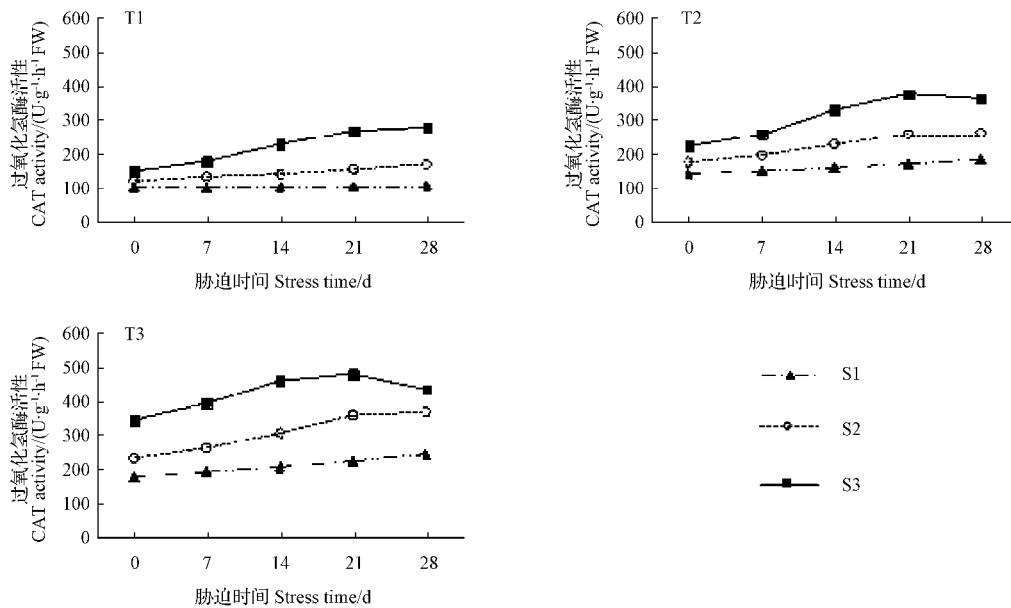


图 5 不同处理下考来木幼苗 CAT 活性的动态变化

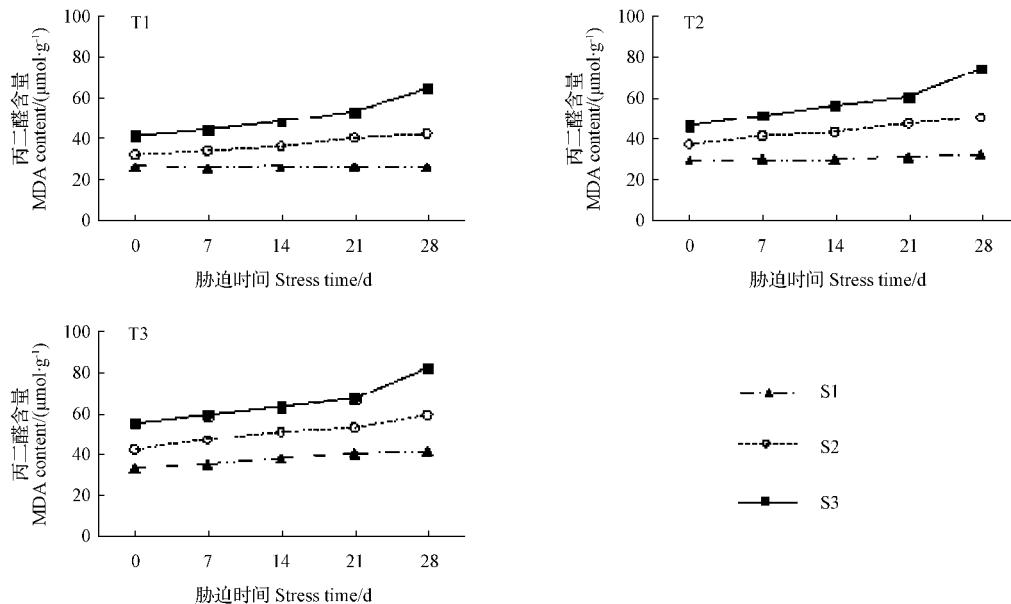
Fig. 5 Dynamics of CAT activity of *Correa carmen* seedling under different treatments

图 6 不同处理下考来木幼苗 MDA 含量的动态变化

Fig. 6 Dynamics of MDA content of *Correa carmen* seedling under different treatments

2.4 不同处理下考来木幼苗抗氧化酶活性与活性氧代谢的方差分析

由表 1 可知,不同种类的活性氧代谢物对不同胁迫的响应不同: H_2O_2 含量极显著地受干旱的影响,而 O_2^- 产生速率却极显著地受高温的影响。不同种类的保护性酶对胁迫的响应不同:

SOD、CAT 活性受温度变化的影响极显著,POD 活性受温度变化的影响显著;SOD、POD 活性受干旱的影响显著,CAT 活性受干旱的影响不显著;SOD 活性极显著地受高温、干旱双因素的影响。反映细胞受伤害程度的丙二醛(MDA)含量,受温度变化及土壤水分的影响均达极显著水平。

表 1

不同处理下活性氧代谢物含量与抗氧化酶活性的方差分析

Table 1

The variance analysis of the content of reactive oxygen metabolite and antioxidant activity

因子 Factor	自由度 <i>df</i>	H ₂ O ₂ 含量		O ₂ ⁻ 产生速率		超氧化物歧化酶活性		过氧化物酶活性		过氧化氢酶活性		丙二醛含量	
		H ₂ O ₂ content		O ₂ ⁻ produce rate		SOD activity		POD activity		CAT activity		MDA content	
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
T	2	5.19	0.005*	18.72	0.000**	12.46	0.000**	5.89	0.005*	12.96	0.000**	6.97	0.001**
S	2	30.49	0.000**	3.37	0.041*	6.33	0.005*	5.36	0.005*	2.58	0.079	20.18	0.000**
T×S	4	0.87	0.426	1.69	0.101	7.24	0.000**	1.66	0.149	1.27	0.281	0.73	0.603

注:T为温度处理,S为土壤水分处理,T×S为温度与土壤水分的复合作用;* 0.01<P<0.05; ** 0.001<P<0.01。

Note: T is the temperature treatment, S is the soil water content treatment, T×S is the compound action of temperature and soil water; * 0.01<P<0.05, ** 0.001<P<0.01.

3 结论与讨论

在胁迫条件下,考来木体内活性氧代谢增强,活性氧代谢物累积水平提高。高水平的活性氧代谢物干扰细胞正常的代谢活动,甚至会破坏细胞的生物膜结构。活性氧种类有多种,其中 O₂⁻、H₂O₂ 是最常见、也是活性氧代谢中最先产生的 2 种,对细胞膜脂质均具有较强的氧化作用。MDA 是活性氧与细胞的生物膜脂质发生过氧化作用的产物,MDA 含量增高,膜的透性增大,植物受伤害的程度增加。

在高温单一胁迫下,H₂O₂ 含量增加不明显,而 O₂⁻ 产生速率与 MDA 含量同步显著增加,表明高温胁迫下,考来木体内产生大量的 O₂⁻,伤害细胞膜系统;在干旱单一胁迫下,O₂⁻ 产生速率增加不明显,而 H₂O₂ 含量与 MDA 含量却同步显著增加,表明在干旱胁迫下,考来木体内产生大量的 H₂O₂,对细胞膜系统产生伤害。在高温干旱复合胁迫时,H₂O₂ 含量、O₂⁻ 产生速率及 MDA 含量均显著高于单一胁迫,表明复合胁迫加剧对植物的伤害,这与胡文海等^[15]对辣椒的研究结果一致。

SOD 可将 O₂⁻ 歧化为 H₂O₂ 和 O₂,生成的 H₂O₂ 可诱导清除 POD 和 CAT 的活性提高。因此,考来木幼苗在高温干旱单一或复合胁迫下,SOD、POD、CAT 等保护性酶的活性均有一定程度的提高,这与周广等^[16]的研究结果一致。SOD 能在考来木体内自然生成,植物的抗逆性与 SOD 活性呈正相关。植物体内 O₂⁻ 的产生与积累可诱导 SOD 活性的提高,随着保护性酶活性的提高,活性氧被部分或全部清除,表现为 H₂O₂ 含量和

O₂⁻ 产生速率下降,同时 MDA 含量降低,细胞受伤害减轻。SOD 活性越高,防御 O₂⁻ 的能力越强,则植物的适应性、抗逆性就越强。

重度胁迫或长时间胁迫下,MDA 含量显著升高,保护性酶活性下降,可能是生物膜系统遭活性氧破坏程度加重而使保护性酶的合成受阻或酶结构破坏的缘故。说明植物通过提高抗氧化酶活性来抵御胁迫所造成的活性氧伤害,能力是有限的。这与吴永波等^[2]对构树幼苗的研究结果一致。

参考文献

- LOW P S, MERIDA J R. The oxidative burst in plant defense: Function and signal transduction[J]. *Physiologia Plantarum*, 1996, 96(3): 533-542.
- 吴永波,叶波. 高温干旱复合胁迫对构树幼苗抗氧化酶活性和活性氧代谢的影响[J]. 生态学报, 2016, 36(2): 403-410.
- 吴雪霞,查丁石,朱宗文,等. 外源 24-表油菜素内酯对高温胁迫下茄子幼苗生长和抗氧化系统的影响[J]. 植物生理学报, 2013, 49(9): 929-934.
- DAS S, KRISHNAN P, NAYAK M, et al. High temperature stress effects on pollens of rice (*Oryza sativa L.*) genotypes [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2014, 101: 36-46.
- RANG Z W, JAGADISH S V K, ZHOU Q M, et al. Effect of high temperature and drought stress on pollen germination and spikelet fertility in rice [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, 70: 58-65.
- LIANG C G, ZHANG Q, XU G L, et al. High temperature during rice grain filling enhances aspartate metabolism in grains and results in accumulation of aspartate-family amino acids and protein components[J]. *Rice Science*, 2013, 20(5): 343-348.
- 吕秀立. 冬之精灵:考来木[J]. 园林, 2011(6): 76.
- 郑炳松. 现代植物生理生化研究技术[M]. 北京:气象出版社, 2006: 91-92.
- 孙群,胡景江. 植物生理学研究技术[M]. 杨凌:西北农林科

- 技大学出版社,2006;167-170.
- [10] 杨兰芳,庞静,彭小兰,等.紫外分光光度法测定植物过氧化氢酶活性[J].现代农业科技,2009(20):364-366.
- [11] 蒲法章,马淑慧,韦继超,等.荧光猝灭法测定超氧阴离子自由基的研究[J].分析科学学报,2009,25(5):575-578.
- [12] 刘俊,吕波,徐朗莱.植物叶片中过氧化氢含量测定方法的改进[J].生物化学与生物物理进展,2000(5):548-551.
- [13] 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.
- [14] 裴斌,张光灿,张淑勇,等.土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响[J].生态学报,2013,33(5):1386-1396.
- [15] 胡文海,曹玉林,曾建军,等.高温干旱对不同品种辣椒生长及呼吸作用的影响[J].植物研究,2008,28(2):199-204.
- [16] 周广,孙宝腾,张乐华,等.井冈山杜鹃叶片抗氧化系统对高温胁迫的响应[J].西北植物学报,2010,30(6):1149-1156.

Physiology Response of *Correa carmen* Seedlings to Combined Elevated Temperature and Drought Stress

ZHANG Zhilu¹, LIU Zhonghua², CHEN Minghui¹, LIU Yongjin¹, WANG Qing¹

(1. College of Chemistry and Environmental Engineering, Pingdingshan University, Pingdingshan, Henan 467000;
2. College of Art Design, Pingdingshan University, Pingdingshan, Henan 467000)

Abstract: Cultivated *Correa carmen* seedlings in pot as test material in phytotron to study the effects of combined stress of elevated temperature and drought on the physiological activities of the protective enzyme system of the seedlings, with a view to providing scientific theoretical basis for the cultivation and promotion of *Correa carmen*, and the anti-breeding of garden plants, a small contribution to the research of plant physiology and ecology. The results showed that, under the single stress of drought or high temperature, H₂O₂ content, O₂⁻ produce rate and MDA content of *Correa carmen* seedlings increased significantly, at the same time the activities of SOD, POD and CAT antioxidant enzyme also increased significantly. Under the composite stress of high temperature and drought, ROS content and antioxidant enzyme activities were significantly higher than that of single stress, SOD activity nearly superposition growth; compared with the single stress, MDA content had no significant change under complex stress. ROS content and antioxidant enzyme activities progressively increased along with the extension of stress time and the increase of the stress degree. Nevertheless, antioxidant enzyme activities decreased significantly when the stress increased to a certain degree or lasted a certain period. The hurt to *Correa carmen* of the stress of drought was significantly than elevated temperature. All above results showed that *Correa carmen* seedlings could significantly improve its activity of antioxidant enzyme system to defense ROS caused by stress of high temperature and drought, thus they had outstanding ability of resistance to high temperature and drought. But the degree increased of the antioxidant enzymes activity was limited, when the stress time extended or stress degree increased, reactive oxygen accumulated, the antioxidant enzyme system were destroyed and the activity decreased, so the plants hurt by ROS finally.

Keywords: anti-oxidant enzyme activity; combined stress; *Correa carmen*; drought; elevated temperature; ROS metabolism