

齐阳阳,杜晓华,王梦叶,等. 大花三色堇和角堇对低温胁迫的生理响应及其抗寒性[J]. 江苏农业科学,2017,45(15):115-118.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.15.029

大花三色堇和角堇对低温胁迫的生理响应及其抗寒性

齐阳阳,杜晓华,王梦叶,刘会超

(河南科技学院园艺园林学院,河南新乡 453003)

摘要:为探讨大花三色堇和角堇响应低温胁迫的生理特性,为我国低温条件下大花三色堇和角堇的栽培及抗寒育种提供参考,以1个大花三色堇资源 HAR 和3个角堇资源 JB、E01、08H 为材料,分别在 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 8 h、 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 16 h、 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 24 h、 $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 7 h、 $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 14 h 条件下对其进行低温胁迫处理,以 $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 为对照,研究低温胁迫下三色堇叶片的电解质外渗率、叶绿素荧光参数(F_v/F_m)值、脯氨酸和可溶性糖含量的变化。结果表明,4个三色堇材料的电解质外渗率大致随低温胁迫程度的增加极显著升高,但增幅变化不同,大花三色堇 HAR 的电解质外渗率在 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 处理16 h 时出现急剧升高,而3个角堇品种 JB、E01、08H 则在 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 处理24 h 或 $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 处理7 h 时迅速升高。4个三色堇材料叶片的 F_v/F_m 值在 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温处理24 h 或 $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 处理7 h 时,与对照相比极显著下降。4个三色堇品种叶片的脯氨酸、可溶性糖含量随胁迫程度的增加均大致呈先升后降的趋势。在低温胁迫程度达到及轻于 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 16 h 时,大花三色堇与角堇的可溶性糖、脯氨酸含量呈逐渐增加趋势;随着低温胁迫程度的加剧,可溶性糖、脯氨酸含量呈下降趋势。对各材料在低温胁迫下各项生理指标变化进行比较,推断出三色堇抗寒性大小排序为 E01 > JB > 08H > HAR。

关键词:三色堇;细胞膜透性;可溶性糖;游离脯氨酸;叶绿素荧光

中图分类号: S681.901 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)15-0115-04

大花三色堇(*Viola × wittrockiana*)、角堇(*Viola cornuta*)为堇菜科堇菜属多年生草本植物,起源于欧洲,常作一年生或二年生栽培。其园艺品种繁多,花色丰富,花期长,是春、秋季重要的花坛花卉,素有“花坛皇后”之美誉,在欧美国家十分流行^[1-2]。我国自20世纪80年代将其引入北京、上海等大城市公园栽培,近年来大花三色堇在全国很多城市开始普遍应用。

低温是限制植物区域性分布、季节性生长的重要环境因素之一。研究大花三色堇、角堇对低温胁迫的生理响应及其适应能力,对于了解大花三色堇、角堇的适宜栽培区域和栽培季节具有重要的指导意义。罗玉兰等曾研究了上海市自然低温条件下当地三色堇(紫花地丁)与荷兰引进三色堇的生理响应^[3],但该研究未能明确三色堇所能承受的具体低温范围及在不同程度低温胁迫下的生理响应,对其他地区的三色堇抗寒栽培缺乏指导性。至于大花三色堇、角堇是否可抵御我国长江以北地区(如河南省)的冬季低温,满足圣诞节、元旦等节日的城乡美化需要,或可承受北方秋冬季哪段时间的低温,是需要解答的现实问题。

本研究以河南省豫北的新乡市冬季1月份平均气温 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、极端最低气温 $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 为参照^[4],分别设置 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 2个低温温度,并根据冬季气温的日变化情况,设置不同的低温胁迫时间。以引自国内外不同地区的4份大花三

色堇、角堇品种资源为试验材料,通过人工模拟不同程度的低温胁迫,研究低温胁迫下三色堇细胞膜透性、可溶性糖含量、脯氨酸含量等生理指标的变化情况。此外,由于叶绿素荧光已成为逆境生理研究的光合探针^[5],而目前在大花三色堇、角堇的低温胁迫中尚未见相关研究报道,因此本研究同时将叶绿素荧光参数(F_v/F_m)纳入观测指标。通过以上研究,以期探讨大花三色堇、角堇响应低温胁迫的生理特性,为我国寒冷季节或凉爽地区大花三色堇、角堇的栽培及其抗寒材料的选择提供参考。

1 材料与方 法

1.1 材 料

试验材料为引自国内外不同地区的4份大花三色堇、角堇品种资源(表1)。种子由河南科技学院新乡市草花育种重点实验室提供。试验材料于2014年10月播种于200孔穴盘中,长至2~3张真叶后移栽于10 cm × 10 cm 营养钵中,15~20 $^{\circ}\text{C}$ 培养,生长期采用常规管理。待苗长至7~10张叶时进行低温胁迫处理。

1.2 方 法

1.2.1 材料的处理 各品种选择长势基本一致的植株,先在 $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下进行1周抗寒锻炼,然后进行低温胁迫处理。设5个低温处理: $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 8 h、 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 16 h、 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 24 h、 $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 7 h、 $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 14 h,以 $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ 为对照。胁迫处理后,分别测定植株叶片叶绿素荧光参数(F_v/F_m)、可溶性糖含量,游离脯氨酸含量及细胞膜透性。试验设3次重复。

1.2.2 生理指标测定 叶绿素荧光参数(F_v/F_m)的测定采用YaXin-1611G 叶绿素荧光仪进行。用叶夹夹住第3~5张叶,暗适应20 min,在光化光强度为2500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 、持续时间10 s 条件下测量得到叶绿素荧光参数(F_v/F_m)。

收稿日期:2016-10-15

基金项目:河南省科技攻关项目(编号:152102110088)。

作者简介:齐阳阳(1989—),女,河南郑州人,硕士研究生,主要从事观赏植物遗传育种研究。E-mail:909135303@qq.com。

通信作者:杜晓华,博士,副教授,研究方向为观赏植物育种与栽培。E-mail:duxiaohua0124@sina.com。

表1 试验用大花三色堇与角堇来源与特征

材料名称	来源	花色	花的大小	品种
JB	美国高美斯公司 Penny Blue	纯蓝色	小	角堇
E01	上海园林科学研究所	紫色白心	小	角堇
08H	荷兰 BUZZY 公司 Johnny jump up	紫色黄斑	小	角堇
HAR	荷兰 BUZZY 公司 Alpenglow	红色黑斑	大	大花三色堇

细胞膜透性测定采用电导法^[6]进行。具体方法:取低温胁迫的植物叶片,自来水洗净后用蒸馏水冲洗3次,再用滤纸吸干表面,然后将叶片剪成适宜长度的长条(避开主脉),快速称取鲜样3份,每份0.1g,分别置于10mL盛有去离子水的刻度试管中,盖上玻璃塞后置于室温下浸泡处理12h,用DDS-307电导仪测定蒸馏水电导率(S_0)、浸提液电导率(S_1),然后沸水浴加热30min,冷却至室温后摇匀,再次测定浸提液电导率(S_2)。相对电导率计算公式:

$$\text{相对电导率} = (S_1 - S_0) / (S_2 - S_0) \times 100\%$$

可溶性糖含量的测定采用蒽酮法^[6],游离脯氨酸含量用茚三酮法测定^[6]。以上指标均重复测定3次。

1.2.3 数据处理 采用Excel 2003、DPSv3.01软件分析试验数据,利用Duncan's多重比较法进行差异显著性分析。

2 结果与分析

2.1 大花三色堇和角堇在低温胁迫下的叶片细胞膜透性变化

低温胁迫常造成植物细胞质膜损伤,导致溶质泄漏,因此常用电解质外渗率评价膜结构受损情况^[7]。由图1、表2可见,在对照温度下,4份试验材料的电解质外渗率(相对电导率)无显著差异。在 -5°C 低温胁迫8h时,角堇JB、08H及大花三色堇HAR的电解质外渗率与其对照(20°C)相比表现出提高,达极显著水平,说明后三者的叶片开始出现冻害;而角堇E01的电解质外渗率与其对照相比无显著差异,且其电解质外渗率显著低于HAR,说明其抗寒性较强。当 -5°C 处理延长至16h时,角堇E01的电解质外渗率与其对照存在极显著差异,说明其叶片开始受冻;角堇JB、08H的电解质外渗率继续缓慢增加;大花三色堇HAR的电解质外渗率则迅速提高,达到37.48%,达到其对照的4.34倍,显著高于3份角堇品种,表明其叶片已出现严重冻害,最不抗寒。当 -5°C 处理延长至24h时,角堇JB、E01、08H的电解质外渗率均急剧提高,分别达到34.12%、30.13%、36.78%,分别为对照的4.33、3.70、4.47倍,表明3份角堇材料已出现严重冻害,各品种电解质外渗率与对照相比存在极显著差异,排序依次为 $E01 < JB < 08H < HAR$ 。4份试验材料 -10°C 低温胁迫7h与 -5°C 处理24h的电解质外渗率无显著差异。而 -10°C 处理14h时,3份角堇JB、E01、08H的电解质外渗率极显著高于 -10°C 7h、 -5°C 24h处理,电解质外渗率均达到对照的4倍以上,表明冻害程度进一步加深,此时08H的电解质外渗率接近HAR,显著高于JB、E01的电解质外渗率。

2.2 大花三色堇和角堇在低温胁迫下叶片脯氨酸含量的变化

脯氨酸是参与植物细胞抗寒的主要渗透调节物质之一,能够提高细胞液浓度、降低水势、增加细胞的保水能力,从而

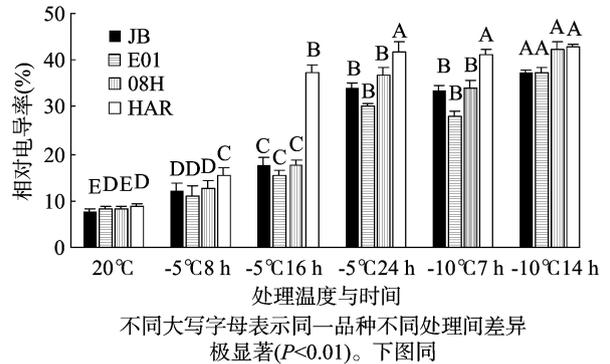


图1 低温胁迫下4种三色堇叶片相对电导率的变化

降低冰点,增强植物忍受一定程度的低温胁迫能力^[8]。从图2可以看出,随着低温胁迫程度的加重,4份试验材料(JB、E01、08H、HAR)的游离脯氨酸含量呈现先上升后下降的变化趋势,在 -5°C 16h处理下达到最大值,4个品种分别比对照增加了87%、60%、64%、40%;之后,随着低温胁迫程度加重,脯氨酸含量逐渐降低,至 -10°C 14h处理下,3个角堇品种叶片的脯氨酸含量降至对照水平,而大花三色堇HAR的脯氨酸含量低于对照。

在同一处理条件下,不同品种叶片脯氨酸含量的比较表明,大花三色堇HAR在常温下的脯氨酸含量与3份角堇品种无显著差异,但在 -5°C 8h、 -5°C 16h低温条件下,显著低于3份角堇品种;3份角堇品种的叶片脯氨酸含量以08H最高,E01次之,JB较低(图2、表2),表明大花三色堇HAR通过脯氨酸含量变化的调渗能力明显低于其他3个角堇品种,在3份角堇品种中,角堇08H通过脯氨酸含量变化的调渗能力最强。

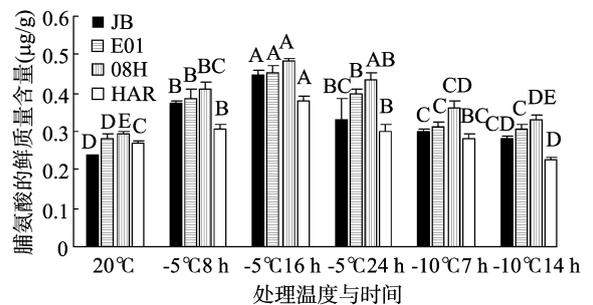


图2 低温胁迫下4种三色堇叶片脯氨酸含量的变化

2.3 大花三色堇和角堇在低温胁迫下叶片可溶性糖含量的变化

可溶性糖也是植物细胞的主要调渗物质之一,在一定的低温胁迫条件下,其含量的增加可提高植物的抗寒能力^[9]。由图3、表2可知,在低温胁迫下,随着胁迫程度的加剧,4份三色堇试验材料(JB、E01、08H、HAR)的可溶性糖含量变化整

表2 低温胁迫下4种三色堇各生理指标的变化

品种	相对电导率(%)					
	20℃	-5℃ 8 h	-5℃ 16 h	-5℃ 24 h	-10℃ 7 h	-10℃ 14 h
JB	7.9 ± 0.6a	12.3 ± 1.7ab	17.7 ± 1.5b	34.1 ± 1.2c	33.6 ± 1.1b	37.5 ± 0.6b
E01	8.1 ± 0.9a	10.8 ± 2.4b	15.2 ± 1.3b	30.1 ± 0.9d	27.8 ± 1.2c	37.2 ± 1.2b
08H	8.2 ± 0.4a	12.6 ± 1.7ab	17.6 ± 0.8b	36.8 ± 1.5b	34.3 ± 1.5b	42.3 ± 1.4a
HAR	8.6 ± 0.9a	15.6 ± 1.4a	37.5 ± 1.4a	41.9 ± 1.9a	41.4 ± 1.0a	42.6 ± 7.0a
品种	脯氨酸含量(μg/g)					
	20℃	-5℃ 8 h	-5℃ 16 h	-5℃ 24 h	-10℃ 7 h	-10℃ 14 h
JB	0.237 ± 0.004b	0.372 ± 0.006c	0.444 ± 0.015b	0.331 ± 0.055b	0.301 ± 0.006b	0.282 ± 0.004c
E01	0.285 ± 0.011a	0.386 ± 0.007b	0.455 ± 0.011ab	0.400 ± 0.003a	0.314 ± 0.005b	0.306 ± 0.006b
08H	0.296 ± 0.047a	0.410 ± 0.008a	0.484 ± 0.026a	0.437 ± 0.004a	0.364 ± 0.007a	0.332 ± 0.010a
HAR	0.269 ± 0.005ab	0.305 ± 0.005d	0.377 ± 0.017c	0.300 ± 0.004b	0.282 ± 0.013c	0.224 ± 0.011d
品种	可溶性糖含量(mg/g)					
	20℃	-5℃ 8 h	-5℃ 16 h	-5℃ 24 h	-10℃ 7 h	-10℃ 14 h
JB	0.355 ± 0.025a	0.516 ± 0.013b	0.511 ± 0.009c	0.293 ± 0.002b	0.286 ± 0.003d	0.256 ± 0.007c
E01	0.239 ± 0.005c	0.550 ± 0.003a	0.619 ± 0.005b	0.314 ± 0.002a	0.457 ± 0.003a	0.305 ± 0.017b
08H	0.257 ± 0.005bc	0.389 ± 0.002d	0.796 ± 0.004a	0.228 ± 0.005d	0.384 ± 0.002b	0.328 ± 0.006a
HAR	0.282 ± 0.015b	0.458 ± 0.005c	0.490 ± 0.003d	0.242 ± 0.008c	0.346 ± 0.003c	0.343 ± 0.003a
品种	F_v/F_m 值					
	20℃	-5℃ 8 h	-5℃ 16 h	-5℃ 24 h	-10℃ 7 h	-10℃ 14 h
JB	0.537 ± 0.015c	0.580 ± 0.053a	0.530 ± 0.052ab	0.413 ± 0.047ab	0.417 ± 0.040b	0.383 ± 0.038a
E01	0.587 ± 0.025bc	0.563 ± 0.047a	0.490 ± 0.026b	0.453 ± 0.061ab	0.440 ± 0.035ab	0.303 ± 0.012ab
08H	0.670 ± 0.040a	0.593 ± 0.045a	0.580 ± 0.035a	0.513 ± 0.029a	0.503 ± 0.050a	0.223 ± 0.058b
HAR	0.630 ± 0.062ab	0.570 ± 0.053a	0.530 ± 0.044ab	0.367 ± 0.084b	0.333 ± 0.031c	0.223 ± 0.059b

注:同列数据后不同小写字母表示相同低温胁迫条件下不同品种之间的差异达显著水平($P < 0.05$)。

体呈先上升后下降的变化趋势,角堇 JB 在 -5℃ 8 h、-5℃ 16 h 时达到最大值,分别比对照提高了 45%、44%;角堇 E01、08H、大花三色堇 HAR 在 -5℃ 处理 16 h 时达到最大值,分别比对照提高了 159%、210%、74%;之后,随着低温胁迫程度加重,在 -5℃ 24 h、-10℃ 7 h、-10℃ 14 h 时,各品种的叶片可溶性糖含量极显著降低,至 -10℃ 14 h 处理时,4 个品种的叶片可溶性糖含量降至接近对照水平。

在同一胁迫条件下,不同品种叶片可溶性糖含量的比较表明,-5℃ 16 h 条件下,4 个品种的可溶性糖含量差异显著,其中 08H 可溶性糖含量最高,与对照相比增幅最大,说明它通过可溶性糖含量变化的抗寒调渗能力最强;而大花三色堇 HAR 的可溶性糖含量显著低于 3 个角堇品种,仅比对照增加 74%,说明它通过可溶性糖含量的变化进行抗寒调渗的能力较差(表 2)。

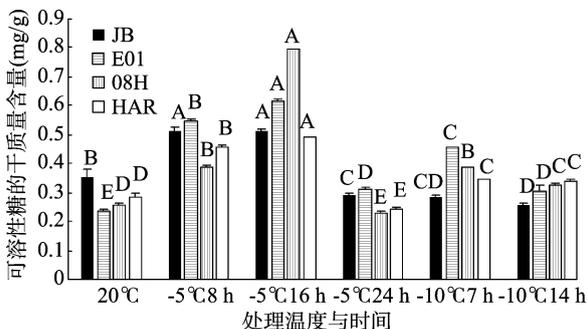
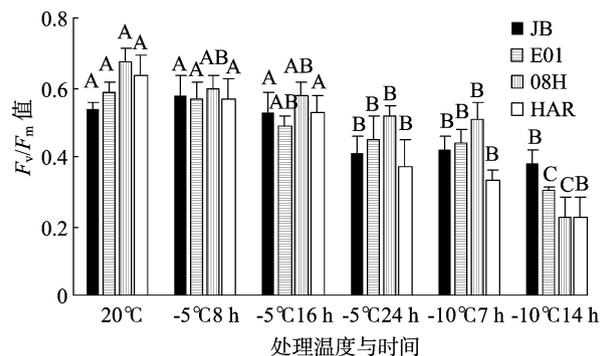


图3 低温胁迫下4种三色堇可溶性糖含量的变化

显示 PS II 的最大潜在光合能力,可反映 PS II 反应中心内原初光能的转化效率。在低温胁迫下,植物叶绿体膜受损,原初光能转化率下降^[5]。抗寒能力强的品种其 F_v/F_m 下降较慢,因此该指标可作为鉴定植物抗寒能力大小的指标。由图 4 可知,在 -5℃ 8 h、-5℃ 16 h 条件下,4 个品种叶片的 F_v/F_m 值与对照相比差异未达极显著水平,说明当低温胁迫程度轻于 -5℃ 16 h 时,PS II 反应中心原初光能转化率并未出现明显下降。但当 -5℃ 低温延长至 24 h 时或 -10℃ 处理 7 h 时,4 个品种叶片的 F_v/F_m 值与对照相比极显著下降,表明大花三色堇与角堇的 PS II 反应中心受到损伤,导致光合能力降低。至 -10℃ 14 h 时,角堇 JB、E01、08H 和大花三色堇 HAR 的 F_v/F_m 值分别比对照分别下降了 28.5%、48.2%、66.6%、64.5%,此时大花三色堇 HAR、角堇 08H 的 F_v/F_m 值显著低于角堇 JB,与对照相比下降幅度也最大,说明 HAR、08H 的光合器官的抗寒性较差。

图4 低温胁迫下4中三色堇叶片 F_v/F_m 值的变化

2.4 低温胁迫对三色堇叶片 F_v/F_m 的影响

F_v/F_m 是 PS II 光化学反应状况的重要荧光动力学参数,

3 讨论

3.1 大花三色堇与角堇可忍受的低温胁迫范围

植物在受到低温危害时,细胞的质膜透性增大,电解质外渗,因此电解质外渗率越高,说明细胞膜受伤程度越重^[6]。本研究表明,随着低温胁迫程度的加剧,大花三色堇与角堇的电解质外渗率呈现先缓慢提高,后急剧提高,再缓慢提高的趋势,这与其他植物的研究相一致。大花三色堇 HAR 在 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 16 h 的低温胁迫下,电解质外渗率出现迅速提高。而 3 个角堇品种是在 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 24 h 或 $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 7 h 时迅速提高,因此, $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 16 h 可能是大花三色堇 HAR 的叶片出现严重冷害的低温临界点,而 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 24 h 或 $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 7 h 可能是角堇叶片出现严重冷害的低温临界点。低于 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 16 h 的低温胁迫条件下,大花三色堇、角堇可能不会出现严重冻害。这与笔者多年来在河南新乡地区的观测基本一致。在该地区,冬季的冷棚足可以保证大花三色堇种质资源安全越冬,叶片无明显冻害症状,翌年春季正常开花。

在低温胁迫下,植物叶绿体膜受伤,导致光合光能转化效率下降,释放的荧光量增加,光合速率下降。叶绿素荧光参数 (F_v/F_m) 是 PS II 光化学反应状况的荧光动力学参数,表征 PS II 的最大潜在光合能力,反映 PS II 反应中心内原初光能的转化效率^[5,10]。 F_v/F_m 值下降,说明植物光合器官受损。在 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温处理 24 h 时或 $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 处理 7 h 时,4 个品种叶片的 F_v/F_m 值与对照相比极显著下降,表明大花三色堇与角堇的 PS II 反应中心会受到损伤,光合能力降低。由此说明,叶绿素荧光参数显著下降时,植物叶片已严重受害,与质膜透性研究结果基本接近,且该指标测定无损、快速,因此可以作为植物寒害测定与资源抗寒性评价指标的首选。

3.2 低温胁迫下大花三色堇和角堇的生理响应及其抗寒性

可溶性糖、脯氨酸是植物主要的渗透调节物质,能够提高细胞液浓度,降低水势,增加细胞的保水能力,从而降低冰点,增强植物忍受一定程度的低温胁迫能力^[8]。对许多植物的研究表明,在一定程度的低温胁迫下,植物可通过增加其体内的可溶性糖、脯氨酸含量提高抵御寒害的能力^[11-13]。本研究结果与其一致,在低温胁迫程度达到及轻于 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 16 h 时,大花三色堇与角堇的可溶性糖、脯氨酸含量呈逐渐增加趋势。随着低温胁迫程度的加剧,大花三色堇与角堇的可溶性糖、脯氨酸含量呈下降趋势。这与茶树、油棕的研究结果相一致^[14-15]。有关可溶性糖含量的降低,可能是低温胁迫下植物体内的无氧呼吸增加,能量消耗增大,随着低温胁迫持续或加重,最终导致可溶性糖含量降低^[11]。关于脯氨酸含量的变化,不同研究结果不一致,在一些植物上的研究表明,随着低温胁迫加重,脯氨酸含量上升并维持在较高水平,是蛋白质降解的结果^[7-8,11]。但在另一些植物上的研究表明,当低温胁迫加重到一定程度时,脯氨酸含量开始下降,导致这一结果的原因可能是植物体内防御机制被破坏,使可溶性糖、脯氨酸含量下降^[16-17]。

抗寒性较强的植物品种在相同的低温胁迫条件下其质膜受损越轻,电导率越低,反之电导率越大,但变化情况因品种不同而异,HAR 是在 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 16 h 的低温胁迫下,电解质外渗率出现迅速增加,说明其抗寒性比 3 个角堇品种差。由于在 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 8 h 胁迫条件下,E01 未出现明显电解质外渗现象,而其他 2 个角堇品种均出现了较明显的电解质外渗,说明 E01 的抗寒性较强。在低温胁迫下,JB 的电解质外渗率始终低于 08H,说明 JB 的抗寒性要强于 08H,因此,4 份材料的抗寒性大小依次为 E01 > JB > 08H > HAR。本研究显示,不同植物抗寒性的提升途径可能不同,有些通过增加脯氨酸含量,有些通过增加可溶性糖含量,有些可能通过抗氧化酶活性的提高减轻低温引起的伤害等。因此,对于不同的植物材料应作具体分析。

参考文献:

- [1] 张其生,包满珠,卢兴霞,等. 大花三色堇育种研究进展[J]. 植物学报,2010,45(1):128-133.
- [2] 王晓磊,胡宝忠. 三色堇 (*Viola tricolor* L.) 生物学特性及栽培管理[J]. 东北农业大学学报,2008,39(6):132-135.
- [3] 罗玉兰,陆亮,王泰哲. 本地和荷兰三色堇抗寒性的比较(简报)[J]. 植物生理学通讯,2001,37(1):27-28.
- [4] 中国天气[EB/OL]. (2015-02-01)[2016-09-10]. <http://www.weather.com.cn/weatherId/101180301.shtml>.
- [5] 陈建明,俞晓平,程家安. 叶绿素荧光动力学及其在植物抗逆生理研究中的应用[J]. 浙江农业学报,2006,18(1):51-55.
- [6] 王学奎. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京:高等教育出版社,2006.
- [7] 高丽慧. 12 个禾本科牧草对低温胁迫的生理响应[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学,2009.
- [8] 刘金文,沙伟,王艳君. 低温胁迫对不同物候期细叶杜香的生理影响[J]. 植物研究,2004,24(2):197-200.
- [9] 刘从霞. 4 种李属彩叶植物抗寒生理研究[D]. 保定:河北农业大学,2007.
- [10] 武丽丽. SA 与 CaCl_2 对低温胁迫下辣椒种子萌发及幼苗生理生化特性影响的研究[D]. 兰州:甘肃农业大学,2009.
- [11] 何若韞. 植物低温逆境生理[M]. 北京:中国农业出版社,1995.
- [12] 王树刚. 不同冬小麦品种对低温胁迫的生理生化反应及抗冻性分析[D]. 泰安:山东农业大学,2011.
- [13] 夏金婵,何奕昆. 敲除 *DWF4* 基因提高拟南芥对低温胁迫的抗性[J]. 江苏农业学报,2015,31(3):505-511.
- [14] 李叶云,庞磊,陈启文,等. 低温胁迫对茶树叶片生理特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版),2012(4):134-138.
- [15] 杨华庚. 低温胁迫对油棕幼苗生理生化特性的影响[D]. 海口:华南热带农业大学,2007.
- [16] 张丽,贾志国. 低温对不同萌发状态裸燕麦种子生长生理特性的影响[J]. 江苏农业科学,2016,44(6):161-164.
- [17] 李根,周广柱. 低温胁迫下 3 种竹柳品系的抗寒性[J]. 江苏农业科学,2016,44(6):307-310.