

刘建新,丁华侨,徐笑寒. 红火炬郁金香种球的抗寒生理及植物生长调节剂的低温保护效果[J]. 江苏农业科学,2018,46(10):149-153.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2018.10.038

红火炬郁金香种球的抗寒生理及植物生长调节剂的低温保护效果

刘建新,丁华侨,徐笑寒

(浙江省农业科学院花卉研究开发中心,浙江杭州 311202)

摘要:为了明确红火炬郁金香(*Curcuma hybrida* 'Red Torch')种球的抗寒生理,并找出提升种球抗寒性的方法,对经不同低温胁迫处理红火炬郁金香种球的各种生理生化指标进行了检测,并开展了种球的抗寒性植物生长调节剂筛选试验。种球抗寒性生理生化指标检测试验表明,种球在9℃时开始受逆境胁迫,-3℃时胁迫程度最高;低温胁迫激活生成的各抗氧化酶表现并不一致,POD活性在5℃时最高,CAT活性在1℃时最高,而SOD在-3℃时活性达到最高状态。渗透调节系统中,可溶性蛋白含量在9℃达到最高,可溶性糖及PRO含量在5℃时达到最高。综合种球受损程度及抗逆系统的反应,种球保存过程中以不低于5℃为宜。抗寒性植物生长调节剂筛选试验表明,各植物生长调节剂处理[包括脱落酸(ABA)、水杨酸(SA)、油菜素内酯(BR)、6-BA、多效唑(PP₃₃₃)等]对增强红火炬郁金香种球的抗寒性都有一定的作用,其中6-BA和ABA处理对种球的保护效果是最好的。

关键词:红火炬郁金香;姜荷花;种球;抗寒性;脱落酸;水杨酸;油菜素内酯;6-BA;多效唑

中图分类号:S682.2⁺90.1 **文献标志码:**A **文章编号:**1002-1302(2018)10-0149-05

红火炬郁金香(*Curcuma hybrida* 'Red Torch')是国内花卉市场近年出现的球根花卉新品种^[1],与姜荷花同属于姜黄属(*Curcuma* Linnaeus)植物^[2],可作盆花、切花及园林花境应用,具体株型如图1-A所示,穗状花序,苞片阔卵形莲座状排列,苞片深红色。整个花期从7月中上旬至10月底,株高46~50 cm,全花长33~39 cm,花序长20 cm左右(全花长去掉花茎、花梗以外的长度),花序宽7.0~7.5 cm,目前已在广东、浙江、山东等地得到应用。除刘建新等对其切花保鲜^[3]、花茎延长^[1]做过研究外,尚无其他相关报道。红火炬郁金香是一种热带花卉,种球需要较高的温度才能顺利越冬,温度较低则会导致种球冻坏。在我国的绝大部分地区,种球都无法自然越冬,因此有必要使用抗寒相关植物生长调节剂来提升种球的抗寒能力。脱落酸(abscisic acid, ABA)是抗寒基因表达的信号分子,对植物抗寒力的调控起重要作用,能提高植物的抗逆性^[4-6]。水杨酸(salicylic acid, SA)是一种植物内源信号物质和植物激素,能抑制气孔开放,从而使叶片具有抗蒸腾的作用,进而减少植物的水分蒸腾,提高植物的抗逆性^[7-8];多效唑(pacllobutrazol, PP₃₃₃)是一种高效、低毒的植物生长调节剂,可以抑制细胞纵向生长、缩短茎节、降低株高、改善植物群体结构、提高作物抗寒性、耐旱性和光合活性等^[9-10];6-BA(6-benzylaminopurine)的主要生理效应除促进细胞分裂、促

进芽的分化、促进细胞扩大、延缓叶片衰老等等^[11],也可提高植物的抗逆性^[8]。如0.5 mg/L 6-BA诱导香根草能提高香根草的抗寒性,使得香根草能在低温下生长良好^[12]。油菜素内酯(brassinolide, BR)浸种能增强花生对低温的忍耐能力^[13-14]。

本试验研究红火炬郁金香种球的抗寒生理,明确种球的所能耐受的低温,并尝试采用各种具有抗寒潜力的植物生长调节剂处理种球,以期找出能提升红火炬郁金香种球抗寒性的方法,为国内的红火炬郁金香种球生产提供支持,促进红火炬郁金香的推广应用。

1 材料与方法

1.1 试验材料

采用笔者所在单位生产的红火炬郁金香的成熟种球(图1-B,上部为球茎、萌芽部位,为本试验的材料。下部多个椭圆形球为营养球,仅用于贮存营养),该种球大小一致、无病虫害及外伤。取样时,从种球的中间位置纵切开,从中切取完整小片(包含外中内各层组织,确保取样代表性)。丙二醛(MDA)含量、超氧化物歧化酶(SOD)活性、过氧化物酶(POD)活性、过氧化氢酶(CAT)活性、脯氨酸含量、可溶性糖含量、蛋白质含量的测定试剂盒均由苏州科铭生物技术有限公司提供。相关试验皆于2016年在浙江省农业科学院花卉研究开发中心完成。

1.2 试验方法

1.2.1 不同低温胁迫对红火炬郁金香种球的生理生化指标的影响 将红火炬郁金香种球分别置于24(常温,对照组)、9、5、1、-3℃下48 h,然后取出存放于超低温冰箱备用。

1.2.2 不同植物生长调节剂处理对红火炬郁金香种球的生理生化影响 将红火炬郁金香种球用不同的植物生长调节剂分别

收稿日期:2017-11-10

基金项目:浙江省杭州市科技计划引导项目(编号:20163501Y78);浙江省农业科学院青年人才培养项目(重大课题主持能力培养类);浙江省农业科学院农业科技发展专项。

作者简介:刘建新(1980—),男,湖南祁阳人,博士,助理研究员,主要从事花卉育种和栽培研究。Tel: (0571) 83713882; E-mail: liujianxin2000@aliyun.com。

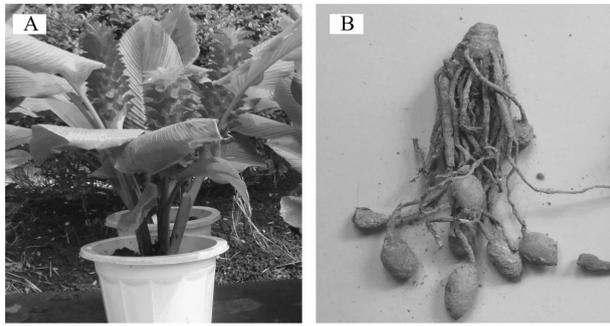


图1 红火炬郁金香植株和种球

浸泡处理 24 h, 再转入 1 °C 环境中冷胁迫 48 h, 然后取出存放于 -80 °C 超低温冰箱冻存备用。试验植物生长调节剂包括 1 mg/L 脱落酸、11 mg/L (或 80 μmol/L) 水杨酸、0.01 mg/L 油菜素内酯、0.08 mg/L 6-BA、100 mg/L 多效唑等。另设阳性对照 (PCK): 清水浸泡 24 h 后, 1 °C 环境中冷胁迫 48 h, 冻存备用; 阴性对照 (NCK): 水浸泡 24 h 后, 常温处理 48 h, 冻存备用。

1.2.3 生理生化指标检测 相对电导率的测定采用电导仪直接测定沸水加热前后的电导率, 然后再计算出相对电导率。束缚水含量的测定采用阿贝折光仪法^[15]。用折光仪测定经蔗糖透析前后的浓度, 再计算出束缚水的含量。MDA 含量、SOD 活性、POD 活性、CAT 活性、脯氨酸含量、可溶性糖含量、蛋白质含量的测定均按照试剂盒说明书方法进行。所有测定重复 3 次。

1.3 数据分析

相关数据以 Excel 2007 软件分析并生成图片。

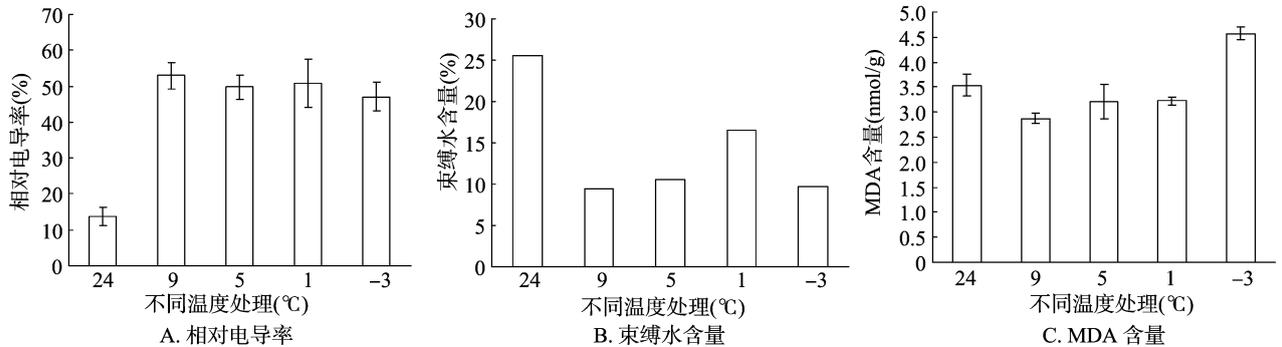


图2 低温胁迫下种球细胞受损程度分析

2.1.2 低温胁迫下抗氧化酶系统的分析 在低温胁迫条件下植物体积累活性氧自由基, 积累的自由基对植物的膜系统造成伤害, 使膜脂产生过氧化作用, 导致细胞膜结构和功能受到破坏^[21-22], 而自由基的产生和消除又被细胞中的保护酶系统所控制^[21]。植物体内存在活性氧和自由基的清除保护酶系统, 包括过氧化氢酶 (CAT)、过氧化物酶 (POD)、超氧化物歧化酶 (SOD) 等^[15]。SOD 在生物体内对防御活性氧伤害起重要作用^[16], 可专一清除超氧阴离子自由基 ($O_2^{\cdot-}$), 将其转变成过氧化氢 (H_2O_2)。而 POD 和 CAT 可以有效地将 H_2O_2 转变成 O_2 , 从而消除 $O_2^{\cdot-}$ 对生物体的毒害^[23]。本研究对经低温胁迫处理种球的抗氧化酶系统进行了测定, 结果如图 3 所示。从图 3-A 可知, 低温胁迫处理下, SOD 活性表现出逐渐升高的趋势, 在 -3 °C 时 SOD 的活性最高。从图 3-B 可

2 结果与分析

2.1 不同低温胁迫下红火炬郁金香种球的生理生化变化

2.1.1 低温胁迫下细胞受损程度分析 植物受到低温危害时, 细胞膜系统最先受到影响, 细胞的质膜透性增大, 电解质会有不同程度的外渗, 导致电导率会有不同程度的增大^[16]。膜透性的大小反映了细胞膜受损的程度, 相对电导率与膜受伤程度呈正相关, 电导率越高说明细胞膜受到的伤害越大^[17]; 束缚水是指在植物体内和原生质胶体紧密结合的水分, 不易结冰和蒸腾, 与植物的抗性有密切关系, 束缚水含量相对增加可以增强植物的抗寒能力^[18-19]。植物器官在逆境条件下往往发生膜脂过氧化作用, 膜脂过氧化过程发生伴随着 MDA 含量的增加, 而 MDA 会严重损伤生物膜。通常用 MDA 含量作膜脂过氧化指标, 表示细胞膜脂过氧化程度及对逆境反应的剧烈程度^[20]。本研究对低温胁迫下细胞受损的 3 个指标特征进行检测, 结果如图 2 所示。图 2-A 中红火炬郁金香种球在 24 °C 时的相对电导率是最低的, 而在 9 °C 时电导率显著升高, 说明种球此时已处于受低温胁迫的状态了, 其后的 5、1、-3 °C 大致相近, 此时细胞膜受损较严重。图 2-B 所示, 对照组 (24 °C) 的束缚水含量是最高的。除对照组外, 束缚水含量随着温度的降低 (9 °C 降至 1 °C) 而逐渐升高, 在 -3 °C 时再降低。图 2-C 显示, 低温胁迫处理后 (9 °C 降至 1 °C 时), MDA 含量变化并不明显, 而在 -3 °C 时显著增高, 此时的细胞膜脂过氧化程度最高, 受损最严重。结合这 3 个指标可知, 低温胁迫条件下, 种球在 9 °C 环境下已经处于逆境胁迫状态了, 1 °C 时束缚水含量增加得最为明显, -3 °C 时膜脂氧化最严重。

知, 9 ~ -3 °C 的低温胁迫处理过程中, POD 活性表现出明显的先增加后降低的趋势, 在 5 °C 时达到了最高水平, 在 -3 °C 时降低到最低的水平。从图 3-C 可知, 从 9 ~ -3 °C 的低温胁迫处理过程中, CAT 活性变化的规律性并不明显, 但 -3 °C 时 CAT 活性是最低的。综上所述, 在低温胁迫下, 各抗氧化酶的表现并不一致, 5 °C 时 POD 活性最高, 1 °C 时 CAT 活性最高, 而在 -3 °C 时 SOD 的活性达到最高状态。

2.1.3 低温胁迫下细胞浸透调节系统变化 植物细胞遭到伤害时, 必须通过渗透调节保证一定的膨压来维持正常的生理功能^[24]。大多数植物遭受环境低温胁迫时均在体内积累脯氨酸、可溶性蛋白及可溶性糖等物质^[25], 这些物质能有效降低细胞液的渗透势, 防止细胞过度失水, 有利于提高植物抗寒性^[26]。低温胁迫时, 脯氨酸能维持细胞水势, 促进蛋白

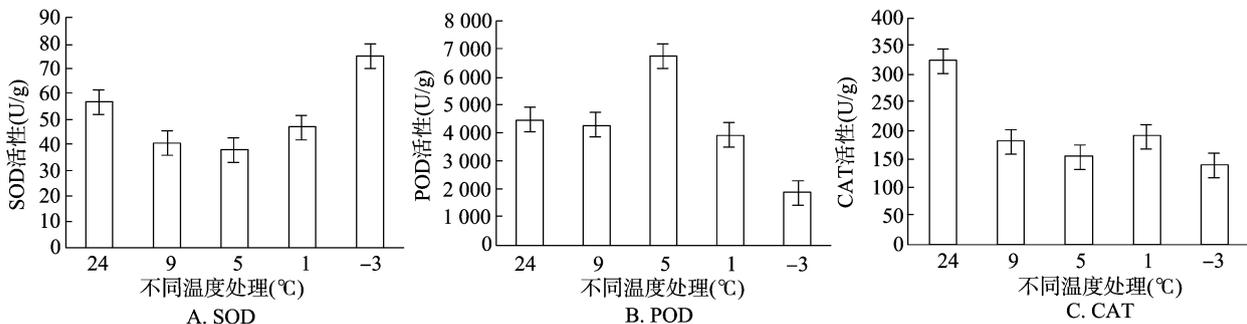


图3 低温胁迫下种球抗氧化酶系统的变化

质的水合作用,并能维持细胞结构、物质运输和渗透调节等^[23-27];可溶性糖可以提高细胞液浓度,降低水势,增加保水能力,具有冰冻保护剂的作用^[23]。可溶性蛋白有较强的亲水性,可束缚更多的水分,减少原生质内结冰而伤害致死的概率^[27-29]。如图4-A所示,低温胁迫状态下,脯氨酸的含量

先增加后降低,5 °C时最高,其余各低温处理都较对照组(24 °C)低;图4-B所示,低温胁迫下,各处理的可溶性糖含量在5 °C时升到最高状态,然后再降低;图4-C所示,9 °C低温时开始发生胁迫,可溶性蛋白质的含量达到最高状态,然后逐渐降低,在-3 °C时达到最低点。

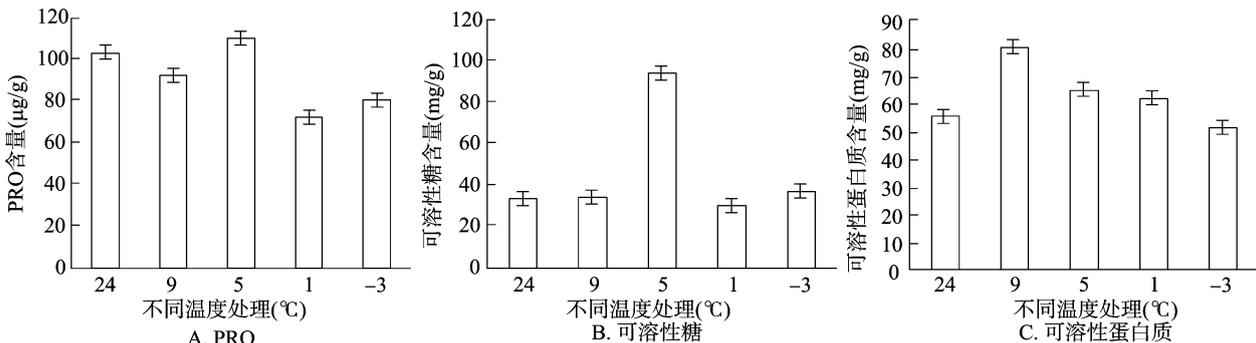


图4 低温胁迫下种球细胞渗透调节系统的变化

2.2 不同植物生长调节剂处理对红火炬郁金香种球抗寒性的影响

从图5-A中可以看出,清水浸泡24 h后,常温处理48 h的阴性对照(NCK)相对电导率最低,而同样清水浸泡后1 °C低温处理48 h的阳性对照(PCK)的相对电导率最高,其他各植物生长调节剂处理的相对电导率都介于这两者之间,都比PCK低,说明这些植物生长调节剂处理对细胞膜都有一定的保护作用,其中以SA和BR的相对电导率较高,保护效果相

对较差,6-BA处理的最低,保护效果最好,ABA次之。图5-B所示,各植物生长调节剂处理后的束缚水含量基本上都处于NCK和PCK之间,BR和6-BA处理的含量较低,与PCK较为接近;ABA和PP₃₃₃的束缚水含量较高,效果较好。图5-C所示,各植物生长调节剂处理的MDA含量依次是SA > PP₃₃₃ > ABA > BR > 6-BA,说明SA处理的膜脂氧化程度最高,6-BA处理的膜脂氧化程度最低。综上所述,各植物生长调节剂都能一定程度上缓解低温胁迫带来的伤害。

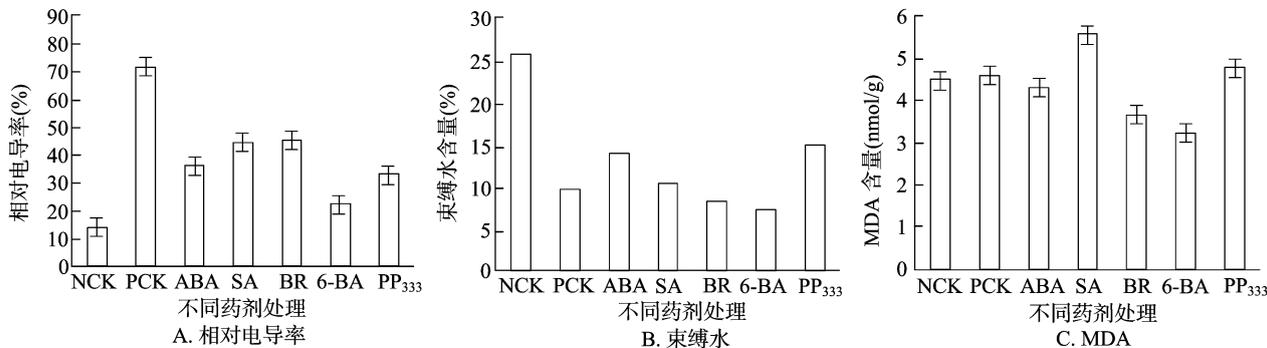


图5 低温胁迫下不同植物生长调节剂处理对种球细胞膜受损程度的影响

2.3 不同植物生长调节剂处理对低温胁迫下抗氧化酶系统的影响

如图6-A所示,除PP₃₃₃外,各处理的SOD活性都介于NCK和PCK之间,从高到低依次是ABA > SA > BR > 6-BA > PP₃₃₃,ABA处理的效果最好,PP₃₃₃处理的最差;图6-B所示,

各处理的CAT活性从高到低依次是BR > ABA > 6-BA > PP₃₃₃ > SA, BR、ABA和6-BA处理的效果较好,而PP₃₃₃和SA处理的CAT活性大致接近,但都比PCK活性弱;图6-C所示,各处理的POD活性都介于NCK和PCK之间,从高到低依次是SA > PP₃₃₃ > BR > 6-BA > ABA。可见,各处理植物生长

调节剂在低温胁迫状态下促进生成的抗氧化酶种类各有所侧重,如 ABA 处理,以促进 SOD 和 CAT 为主;SA 处理以促进 SOD 和 POD 为主;BR 处理以促进 CAT 和 POD 为主;6-BA

处理以 POD 为主;PP₃₃₃ 处理以 POD 为主,对 SOD 和 CAT 则产生明显的抑制作用。

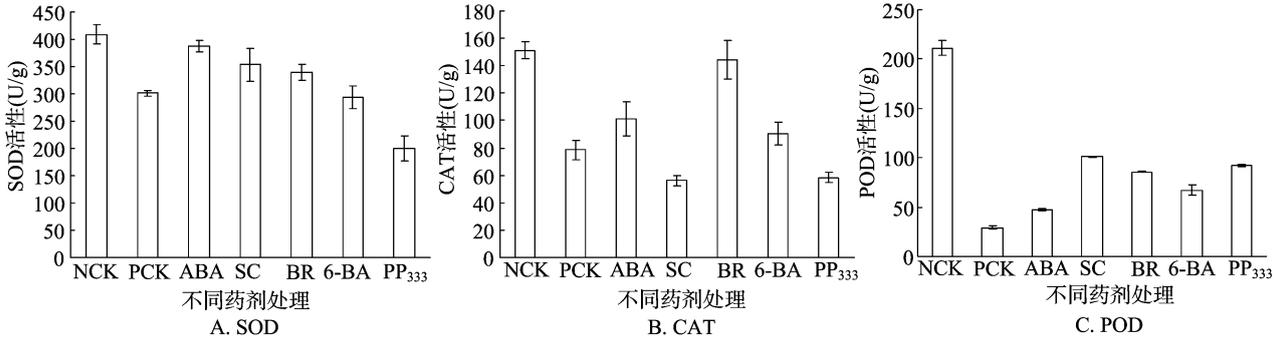


图6 低温胁迫下不同植物生长调节剂处理对种球抗氧化酶系统的影响

2.4 不同植物生长调节剂处理对低温胁迫下细胞渗透调节系统变化

如图 7-A 所示,各植物生长调节剂处理的脯氨酸含量出现了分化,SA 和 ABA 处理的 PRO 含量明显超出了 PCK 处理,其余的 BR、6-BA 和 PP₃₃₃ 处理的 PRO 含量都有不同程度的降低。图 7-B 所示,各处理的可溶性糖含量也出现了分化,SA 处理的含量是最高的,BR 处理的反而降低了。图

7-C 所示,各处理的可溶性蛋白质含量都比 PCK 对照明显增加,增加较明显的是 ABA 和 6-BA 处理。可见,各处理植物生长调节剂在低温胁迫状态下对细胞渗透调节系统各有所侧重,SA 和 ABA 处理的细胞渗透调节综合表现较优,6-BA 处理明显地促进了可溶性蛋白质的含量,但却抑制了 PRO 的含量。

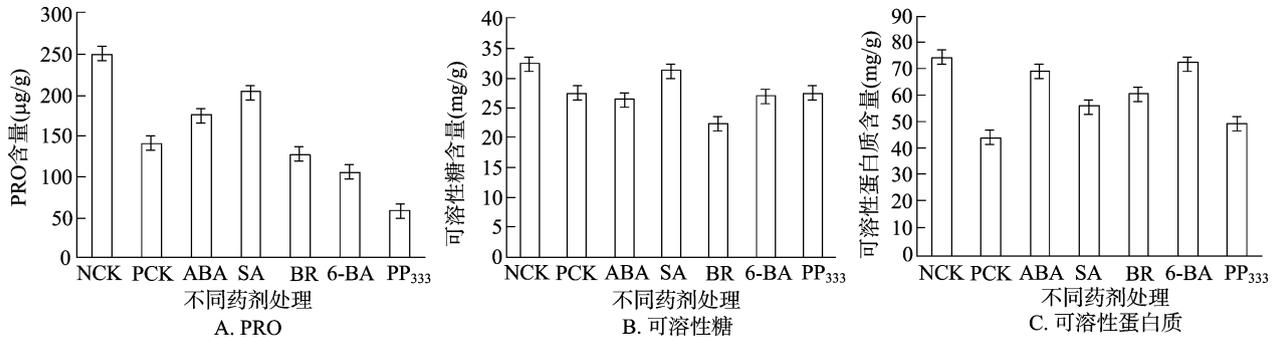


图7 低温胁迫下不同植物生长调节剂处理对种球细胞渗透调节系统的影响

3 结论与讨论

3.1 不同低温胁迫下红火炬郁金香种球的生理生化变化

根据受损程度分析,红火炬郁金香种球在 9℃ 左右时已经在受逆境胁迫状态了,-3℃ 时胁迫程度最高,根据抗氧化酶系统可知,各抗氧化酶的表现趋势大致一致,即随着温度的降低,酶活性逐渐增强,超过耐受极限后再逐渐降低。但各酶活性变化的极点温度并不一致,POD 活性在 5℃ 时最高,CAT 活性在 1℃ 时最高,而 SOD 的活性在 -3℃ 时达到最高状态。渗透调节系统中,可溶性蛋白质含量在 9℃ 达到最高,可溶性糖及 PRO 含量在 5℃ 时达到最高。SOD 活性和 MDA 含量的变化趋势大致一致,即在低温胁迫状态下,都随着温度的降低而增加,都在 -3℃ 时达到最高,推测 SOD 活性的增强主要用来处理膜脂过氧化产生的 MDA。MDA 是膜脂过氧化作用的最终产物,而 SOD 为酶防御系统的核心酶^[30],提高 SOD 活性可使细胞内的活性氧维持在一个较低的水平,从而达到抵御低温的作用^[30]。在细胞渗透调节系统的变化中,低温胁迫状态下,PRO、可溶性糖和可溶性蛋白质含量表现趋势较为明显,都呈现出先增高后降低的趋势,但极点温度并不一致,

PRO 含量和可溶性糖含量的最高点温度都是 5℃,而可溶性蛋白质的最高点温度则是 9℃。因此,综合种球受损程度及抗逆系统的反应,红火炬郁金香种球保存过程中以不低于 5℃ 为宜,9℃ 种球即已开始受低温胁迫了,而 5℃ 时种球的多数抗逆机制都已处于极限抵制状态,温度如果进一步降低则有可能会造成种球损害。

3.2 不同植物生长调节剂处理对红火炬郁金香种球抗寒性的影响

抗寒性植物生长调节剂筛选试验表明,各植物生长调节剂处理[包括脱落酸(ABA)、水杨酸(SA)、油菜素内酯(BR)、6-BA、多效唑(PP₃₃₃)等]对增强红火炬郁金香种球的抗寒性都有一定的作用。根据细胞受损程度分析,6-BA 和 ABA 处理的细胞完整性较好(相对电导率较低),而且膜脂氧化程度也较低(MDA 含量较低),它们对种球的保护效果是最好的。SA 和 PP₃₃₃ 虽然也能一定程度上保护膜完整性,但膜脂的氧化程度很高,甚至高于不加任何植物生长调节剂处理的 PCK(阳性对照)。

为分析各植物生长调节剂处理对抗氧化酶系统的总体效用,将 SOD、POD 和 CAT 的活性各按 1:1:1 的均等权重累

加,并构建一个不同植物生长调节剂处理的总抗氧化酶活性图(图8,PCK的总抗氧化酶活性定为1),各植物生长调节剂处理的总抗氧化酶活性都有明显增加,按从大到小顺序依次是BR>SA>PP₃₃₃>6-BA>ABA>PCK,与各植物生长调节剂处理的相对电导率的存在明显的一致性(图5-A),说明各处理都明显促进了抗氧化酶的生成,其生成的产量与膜的受损程度存在明显的正向关系。此外,这些植物生长调节剂处理的总抗氧化酶活性都远低于正常条件下未经低温胁迫处理阴性对照(NCK)。结合NCK组的超低相对电导率可知,保持合适的温度是种球贮藏过程的关键,低温条件下抗寒相关植物生长调节剂处理虽能一定程度上增加种球的抗寒性,但都有一定的滞后性,进行反射性、应激性的修复工作。细胞渗透调节系统方面,各植物生长调节剂处理所促进相关物质含量也各有侧重,但在可溶性蛋白含量方面都表现出明显一致的促进效应。

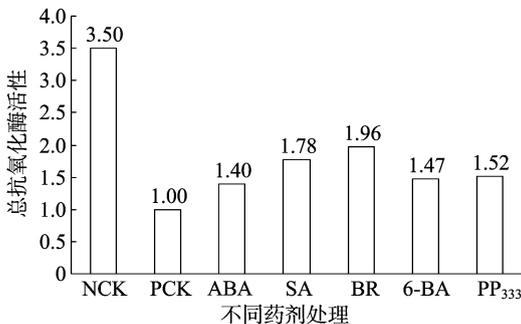


图8 低温胁迫下不同植物生长调节剂处理对种球抗总抗氧化酶活性的影响

综上所述,红火炬郁金香种球在9℃时开始受低温逆境胁迫,-3℃时胁迫程度最高;而各抗氧化酶的表现并不一致,POD活性在5℃时最高,CAT活性在1℃时最高,而SOD在-3℃时活性达到最高状态。渗透调节系统中,可溶性蛋白质含量在9℃时达到最高,可溶性糖及PRO含量在5℃时达到最高。综合种球受损程度及抗逆系统的反应,种球保存过程中以不低于5℃为宜。此外,各抗寒相关植物生长调节剂处理[包括脱落酸(ABA)、水杨酸(SA)、油菜素内酯(BR)、6-BA、多效唑(PP₃₃₃)等]对增强红火炬郁金香种球的抗寒性都有一定的作用,其中6-BA和ABA处理对种球的保护效果较好。

参考文献:

[1]刘建新,丁华侨,邱春英,等.赤霉素处理对红火炬郁金香鲜花品质的影响[J].浙江农业科学,2014(12):1886-1887.
 [2]刘建新,丁华侨,钱萍,等.姜荷属优良植物种质资源及其园林应用[J].杭州风景园林,2015,4:44-47.
 [3]刘建新,丁华侨,李明江,等.姜荷属花卉的切花保鲜试验[J].浙江农业科学,2015,56(6):890-892.
 [4]赵春江,康书江,王纪华,等.植物内源激素与不同基因型小麦抗寒性关系的研究[J].华北农学报,2000,15(3):51-54.
 [5]卢少云,郭振飞.草坪草逆境生理研究进展[J].草业学报,2003,12(4):7-13.
 [6]刘海卿,方园,武军艳,等.低温胁迫下内源ABA,GA及比值对白菜型(*Brassica rapa* L.)和甘蓝型(*Brassica napus* L.)冬油菜抗寒性的响应[J].中国生态农业学报,2016,24(11):1529-1538

[7]李才生,秦燕,宗盼.外源水杨酸对玉米幼苗生理特性的影响[J].玉米科学,2010,18(3):98-100,104.
 [8]方基建.磷钾及6-BA处理对丝瓜幼苗抗寒性的影响[D].合肥:安徽农业大学,2010.
 [9]刘波,刘志雄.多效唑对几个狗牙根品种抗寒性的影响[J].安徽农业通报,2007,13(12):36-37.
 [10]黄国弟.乙烯利、多效唑在生产中的应用[J].广西热带农业,2005(3):17.
 [11]王忠.植物生理学[M].北京:中国农业出版社,2000:280-284.
 [12]Yang B B,Wu G J,Ma Z R,et al. Efficient regeneration system and *Agrobacterium* - mediated transformation of *Vetiveria zizanioides* (L.) Nash[J]. Pakistan Journal of Botany,2008,40(2):911-921.
 [13]董登峰,李杨瑞,江立庚,等.长效油菜素内酯TS303和二氢茉莉酸丙酯增强花生抗寒能力[J].广西植物,2008,28(5):675-680.
 [14]许绍惠,韩忠环,何若韞.油菜素内酯对白皮松幼苗抗寒性的生理效应[J].沈阳农业大学学报,1991,22(2):123-127.
 [15]王依,靳娟,罗强勇,等.4个酿酒葡萄品种抗寒性的比较[J].果树学报,2015,4:612-619.
 [16]李艰,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.
 [17]雷红灵,胡雪雷,吴永尧.硒对恩施碎米荠叶片抗氧化酶活性的影响[J].华中科技大学学报,2010,3(38):78-85.
 [18]孙玉洁,王国槐.植物抗寒生理的研究进展[J].作物研究,2009,23(增刊1):293-297.
 [19]李玉梅,陈艳秋,李莉.梨品种枝条膜透性和水分状态与抗寒性的关系[J].北方果树,2005(1):3-5.
 [20]刘锦川,云锦凤,张磊.氯化钠胁迫下3种披碱草属牧草生理特性的研究[J].草地学报,2010,18(5):694-697.
 [21]朱政,蒋家月,江昌俊,等.低温胁迫对茶树叶片SOD、可溶性蛋白和可溶性糖含量的影响[J].安徽农业大学学报,2011,38(1):24-26.
 [22]房用,李秀芬,慕宗昭,等.茶树抗寒性研究进展[J].经济林研究,2004,22(2):69-72.
 [23]邱乾栋,吕晓贞,臧德奎,等.植物抗寒生理研究进展[J].山东农业科学,2009(8):53-57.
 [24]闫洪奎,刘祥,王会广,等.低钾胁迫下耐低钾玉米可溶性蛋白、可溶性糖和钾含量的变化及其关系[J].玉米科学,2012,20(6):81-84.
 [25]朱金方,陆兆华,夏江宝,等.盐旱交叉胁迫对柽柳幼苗渗透调节物质含量的影响[J].西北植物学报,2013,33(2):357-363.
 [26]闫世江,张继宁,刘洁.茄子幼苗耐低温性生理机制研究[J].西北植物学报,2011,31(12):2498-2502.
 [27]黄洪云. He-Ne 激光辐照小麦种子提高幼苗的抗寒性[J].江苏农业科学,2016,44(3):111-113.
 [28]Guy C L,Hummel R L,Haskell D. Induction of freezing tolerance in spinach during cold acclimation [J]. Plant Physiology, 1987, 84(3):868-871.
 [29]Mohapatra S S,Poole R J,Dhindsa R S. Changes in protein patterns and translatable messenger RNA populations during cold acclimation of alfalfa[J]. Plant Physiology, 1987,84(4):1172-1176.
 [30]武彦霞,田建保,乔永胜,等.低温胁迫下核桃叶片抗寒性生理生化指标分析[J].中国农学通报,2016,32(1):101-106.