

引用格式: 付宇航, 杨甜, 温瑞琦, 等. 嫁接方式对低温胁迫下甜瓜幼苗光合特性及抗氧化系统的影响[J]. 西北植物学报, 2024, 44(7): 1017-1027. [FU Y H, YANG T, WEN R Q, et al. Effects of grafting patterns on photosynthetic characteristics and antioxidant system of *Cucumis melo* seedlings under low temperature stress[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024, 44(7): 1017-1027.] DOI:10.7606/j.issn.1000-4025.20230552

嫁接方式对低温胁迫下甜瓜幼苗 光合特性及抗氧化系统的影响

付宇航, 杨甜, 温瑞琦, 王香, 张显, 马建祥*

(西北农林科技大学 园艺学院, 陕西杨凌 712100)

摘要 【目的】探讨不同嫁接方式缓解甜瓜幼苗低温伤害的生理机制, 为选取适宜嫁接方式以提高甜瓜低温抗性提供理论依据。【方法】以 2 个厚皮甜瓜品种和 1 个薄皮甜瓜品种为接穗, ‘白籽南瓜’为砧木, 并以甜瓜自根苗为对照, 考察 3 类嫁接苗(双根嫁接、靠接、贴接)在 15 °C/10 °C 低温处理前、中、后期(复温)叶片的光合色素含量、光合气体交换参数、细胞膜透性及抗氧化酶活性变化特征。【结果】(1)各甜瓜品种各类嫁接苗叶片的光合色素含量、光合气体交换参数在低温处理下均显著降低, 在复温后均比低温处理有所上升, 并以贴接苗下降幅度最小, 上升幅度最大; (2)各甜瓜品种各类嫁接苗叶片相对电导率、丙二醛含量、过氧化氢含量及超氧阴离子产生速率在低温处理下均显著升高, 在复温处理后均比低温处理有所下降, 并以贴接苗上升幅度最小, 下降幅度最大; (3)各甜瓜品种各类嫁接苗叶片超氧化物歧化酶、过氧化物酶和过氧化氢酶活性在低温处理下均显著提高, 在复温处理后均比低温处理显著升高, 并均以贴接苗上升幅度最为显著。【结论】3 种嫁接方式均可显著增强低温胁迫和复温后甜瓜幼苗抗氧化酶活性, 有效降低活性氧积累, 维持光合能力, 提高低温耐受性, 并均以贴接方式表现最佳。

关键词 甜瓜; 低温胁迫; 嫁接方式; 光合作用; 抗氧化系统

中图分类号 Q945.78; S652 文献标志码 A

Effects of grafting patterns on photosynthetic characteristics and antioxidant system of *Cucumis melo* seedlings under low temperature stress

FU Yuhang, YANG Tian, WEN Ruiqi, WANG Xiang, ZHANG Xian, MA Jianxiang*

(College of Horticulture, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract [Objective] The study aims to explore the physiological mechanism of different grafting patterns in alleviating the low temperature stress of melon (*Cucumis melo* L.) seedlings, in order to provide a theoretical basis for selecting appropriate grafting patterns to improve the resistance of melon to low temperature. [Methods] Taking the thick and thin skin melon varieties as scions, respectively, and the white seed pumpkin as a rootstock, with the self-rooted melon seedling as control, the effects of double root, adhe-

收稿日期: 2023-08-26; 修改稿收到日期: 2024-03-20

基金项目: 国家西甜瓜产业技术体系专项(CARS-25); 陕西省西甜瓜产业技术体系建设项目(省创新驱动 40)

作者简介: 付宇航(1997—), 男, 在读硕士研究生, 主要从事甜瓜生理生态研究。E-mail: hanyuying1113@163.com

* 通信作者: 马建祥, 研究员, 主要从事西瓜甜瓜育种栽培研究。E-mail: majianxiang@126.com

ring, and attaching grafting patterns on the photosynthetic pigment content, photosynthetic gas exchange parameters, cell membrane permeability, and antioxidant enzyme activity of leaves of melon seedlings were studied under three treatments, including before low temperature (15 °C/10 °C), low temperature, and after low temperature treatment (rewarming treatment). [Results] (1) The photosynthetic pigment content and photosynthetic gas exchange parameters of leaves of the grafted seedlings of various melon varieties were decreased under low temperature treatment; these physiological parameters were increased after rewarming treatment, among which the attaching grafted seedling had the lowest decrease and the highest increase. (2) The relative conductivity, malondialdehyde content, hydrogen peroxide content, and superoxide anion production rate in leaves of the grafted seedlings of all melon varieties were increased under low temperature treatment, and were decreased under rewarming treatment, among which the attaching grafted seedlings had the lowest increase and the highest decrease. (3) The activities of superoxide dismutase, peroxidase, and catalase in leaves of the grafted seedlings of all melon varieties were increased under low temperature, and were increased under rewarming treatment, and the attaching grafted seedlings had the most significant increase. [Conclusion] The three grafting patterns enhance the activities of antioxidant enzymes of thick-skinned and thin-skinned melon seedlings under low temperature stress and rewarming, and effectively reduce the accumulation of reactive oxygen species, maintain the photosynthetic capacity of seedlings, and improve low temperature tolerance of seedlings. The attaching grafting has the best performance.

Key words *Cucumis melo* L.; low temperature stress; grafting patterns; photosynthesis; antioxidant system

甜瓜(*Cucumis melo* L.)作为常见畅销果品,深受消费者喜爱,在世界范围内都有种植,尤其是在中国各地广泛栽培,然而随着甜瓜栽培面积的扩大,影响其栽培的许多问题也接踵而来。低温是制约保护地甜瓜早春提早栽培和冬季越冬栽培的主要因素。低温的耐受能力成为早春保护地甜瓜栽培和冬季越冬栽培中衡量品种优劣的一个重要指标^[1]。目前中国早春茬甜瓜主要栽培方式以塑料大棚为主,然而塑料大棚与温室相比保温性较差,使早春茬定植的甜瓜苗易受到低温的危害,最终影响甜瓜的生长和产量^[2]。因此近些年来提高甜瓜低温抗性已成为育种的重要目标之一。

嫁接是一项古老的农艺措施,它能够提高瓜类产量、品质及抗逆境能力,已被广泛用于西瓜和甜瓜等瓜类的生产中^[3-5]。研究发现,葫芦砧木嫁接能够在稳定品质的情况下显著提高西瓜产量^[6],嫁接处理可使甜瓜果实中心可溶性固形物、葡萄糖、蔗糖和可滴定酸含量均显著提高^[7];不同砧木嫁接虽然对甜瓜果实产量、品质无太大影响,但提高了对枯萎病抗性^[8];嫁接能够显著提高西瓜苗对低温胁迫耐性^[9];嫁接能不同程度提高短期低温胁迫下甜瓜苗超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性,显著降低丙二醛(MDA)含量,且能通过降低光合效率参数、最大光化学效率(F_v/F_m)、量

子产额(Φ_{PSII})、光化学淬灭系数(q_p)提高其低温耐性^[10-11]。同时,对不同嫁接方式的研究发现,插接法的西瓜苗在整个幼苗期的生长比较旺盛,且生长量高于贴接和劈接,同时具有更高的叶片叶绿素含量和根系活力^[12];劈接处理番茄苗的枯萎病发病率明显高于贴接苗^[13];双根嫁接与双断根嫁接的黄瓜生长速度优势大于靠接,双断根嫁接黄瓜品质明显优于双根嫁接和靠接^[14]。

目前,甜瓜栽培应用的嫁接方式主要有贴接、靠接和插接等,插接在提高厚皮甜瓜产量方面比靠接和贴接的效果更明显,且插接处理的果实成熟更早,但贴接植株长势相比靠接更旺^[15]。迄今,现有部分瓜类嫁接研究主要集中在不同嫁接方法工效的比较,以及对瓜类产量、品质等影响方面,而不同嫁接方法在甜瓜上的应用系统研究较少^[15]。因此,本试验通过对厚皮和薄皮甜瓜进行不同嫁接方式处理,研究低温(15 °C/10 °C)后恢复常温处理对甜瓜幼苗光合特性、细胞膜透性、抗氧化酶活性的影响,以为生产实践中选取适宜嫁接方式提高甜瓜低温抗性提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试供材料为厚皮甜瓜品种‘早蜜1号’、‘冰糖雪

梨’以及薄皮品种‘芝麻蜜’,砧木材料选用‘黑籽南瓜’。种子均由西北农林科技大学园艺学院西甜瓜课题组提供。

1.2 材料培养与处理

每个甜瓜品种各包括自根苗(对照,无嫁接处理)和靠接、贴接和双根嫁接 3 种方式嫁接苗,双根嫁接即在靠接的基础上不去除接穗根^[16]。各类苗均进行 3 个阶段温度处理:常温处理 48 h(25 °C/20 °C),低温处理 48 h(15 °C/10 °C),恢复常温处理 48 h(25 °C/20 °C)。

选取饱满、大小一致的甜瓜种子浸种催芽,待种子露白后,播种于 50 孔穴盘中育苗。待甜瓜幼苗子叶平展时播南瓜种子,南瓜幼苗生长 1 周后进行嫁接处理。待嫁接苗成活长至三叶一心进行低温处理。每品种每类苗重复 3 次,每重复 15 株。低温处理前将所有材料放置温室 24 h 进行静置处理。3 个阶段温度处理均在培养箱中进行,在每个处理阶段结束后立即采集幼苗第 3 片真叶局部储存在-80 °C 超低温冰箱中,后续进行各种生理指标测定。

3 个甜瓜品种‘早蜜 1 号’(EH)、“冰糖雪梨”(SP)、“芝麻蜜”(SH)各设置自根苗(CK)、双根嫁接(S)、靠接(K)和贴接(T)4 种处理,共组成 12 个(3×4)嫁接处理幼苗,分别表示为 EH_{CK},EH_S,EH_K,EH_T,SP_{CK},...,SH_T 等。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 光合气体交换参数

光合相关参数采用美国 Li-COR 公司生产的 Li-6800 型高级光合仪测定,测定时用仪器自身感光器感受外界光强之后利用红蓝光源对甜瓜叶片施加光照,苗期设置光合有效辐射强度为 800 μmol/(m²·s)、叶室温度为(28±2) °C、CO₂ 浓度为(360±20) μL/L。

测定时间为培养箱晴天上午 9:00—11:30。每个处理测定 6 个重复(6 株)。选择每株生长点下面第 3~4 片完全展开功能叶,测定其净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、胞间 CO₂ 浓度(C_i)、气孔导度(G_s)等光合气体交换参数^[17]。

1.3.2 叶片光合色素含量

叶片叶绿素 a、叶绿素 b、总叶绿素以及类胡萝卜素的含量采用 95%乙醇浸提法,分光光度计测定提取液吸光度值,依据相关公式计算光合色素含

量^[17]。各处理重复 3 次。

1.3.3 叶片相对电导率(REC)

使用电导率仪分别测定叶片煮沸前后的电导率,再计算叶片相对电导率[(叶片煮沸前电导率/叶片煮沸后电导率)×100%]^[18]。

1.3.4 叶片 MDA、H₂O₂ 含量及 O₂⁻ 产生速率

MDA 含量采用硫代巴比妥酸(TBA)法^[19]测定。称取 0.15 g 研磨均匀的叶片样品加入 2.5 mL 10% TCA,8 000g 离心 15 min,然后取 1 mL 上清液加入 1 mL TBA 反应液;煮沸 15 min,拿出立刻放入冰中停止反应;10 000g 离心 10 min 后,测定上清液在 450,532 nm 的吸光度,计算 MDA 含量。

H₂O₂ 含量采用二甲酚橙法^[20]测定。称取 0.2 g 研磨均匀的叶片样品加入 2 mL 丙酮,匀浆,然后 10 000 r/min 离心 10 min,上清液即为 H₂O₂ 提取液;测定 560 nm 处的吸光度,计算 H₂O₂ 含量。

O₂⁻ 产生速率参考刘碧容等方法^[21]测定。称取 0.15 g 研磨均匀的叶片样品加入 3 mL 50 mmol/L pH 为 7.8 的 PBS,冰浴放置 30 min,4 °C、12 000 r/min 离心 10 min,上清液即为待测酶液。取 0.2 mL 酶液加入 0.6 mL PBS、0.2 mL 盐酸羟胺,25 °C 水浴保温 20 min 后,再加入 1 mL 对-氨基苯磺酸、1 mL α-萘胺,25 °C 水浴 30 min 后,测定 530 nm 处的吸光度,计算 O₂⁻ 产生速率。

1.3.5 叶片抗氧化酶活性

称取 0.3 g 研磨均匀的叶片样品,加入 50 mmol/L pH 为 7.8 的磷酸缓冲液 6 mL,冰浴 30 min 后,4 °C、12 000g 离心 10 min,上清液即为提取的粗酶液,可用于超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)活性测定。各处理均重复 3 次。

SOD 活性采用氮蓝四唑(NBT)还原法测定^[18]。酶反应体系为 50 mmol/L pH 为 7.8 的磷酸缓冲液、136 mmol/L 甲硫氨酸、20 μmol/L 核黄素、750 μmol/L NBT、100 μmol/L 乙二胺四乙酸二钠、0.5 mL 蒸馏水和 0.1 mL 粗酶液(对照加 0.1 mL 蒸馏水),其中一管对照放置黑暗中作为空白管,将其与各管光照 30 min,以空白调零,测定反应液在 560 nm 处的吸光度。

POD 活性采用愈创木酚比色法测定^[18]。酶反应体系为 50 mmol/L 愈创木酚 100 μL、20 μL 粗酶液,立即测定 470 nm 处吸光度,每隔 15 s 读数 1

次,共测 2 min。

CAT 活性采用紫外吸收法测定^[22]。酶反应体系为 50 mmol/L pH 为 7.0 的磷酸缓冲液 780 μ L、20 μ L 粗酶液,最后加入 200 mmol/L H_2O_2 启动液 200 μ L,立即测定 240 nm 处吸光度,每隔 10 s 读数 1 次,共测 1.5 min。

1.4 数据分析

用 Excel 2019 进行数据处理,用 SPSS 23 软件进行方差分析,Duncan 检验法进行多重比较,显著性水平 $\alpha=0.05$,用 Origin Pro 2022 软件做图。

2 结果与分析

2.1 嫁接方式对低温胁迫下甜瓜幼苗叶片光合色素含量的影响

由表 1 可知,厚皮甜瓜品种‘早蜜 1 号’(EH)和‘冰糖雪梨’(SP)叶片叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总含量及类胡萝卜素含量在低温处理前(B)、低温处理中(L)、低温处理后(A)3 个时期均表现为嫁接苗大于自根苗(CK),在嫁接苗中又以双根嫁接(S)和贴接(T)相对较高,并与相应 CK 差异显著,均以靠接(K)最低,但多与相应 CK 差异不显著。与 B 时期相比,2 个厚皮甜瓜品种各处理幼苗的叶绿素含量在 L 时期均有所降低,EH 幼苗叶绿素总含量在 CK、S、K、T 处理下降幅分别为 22.11%、12.74%、7.70%、4.55%,SP 幼苗则分别为 34.98%、26.06%、18.84%、11.17%;与 L 时期相比,A 时期各处理幼苗叶绿素含量均有所升高,EH 幼苗叶绿素总含量升幅分别为 2.73%、6.65%、9.39%、13.83%,SP 幼苗上升幅度分别为 9.60%、11.32%、15.33%、18.30%,均以贴接处理升高幅度最大。与此同时,两厚皮甜瓜品种幼苗类胡萝卜素含量在低温胁迫前、中、后 3 个时期的变化规律与叶绿素含量相似,只是变化幅度明显较小。

同时,由表 1 可知,薄皮甜瓜 SH 在 3 个时期的叶绿素 a、叶绿素 b、叶绿素总含量均同样表现为嫁接苗大于自根苗,且差异大多达到显著水平,在嫁接苗中也均以 S 和 T 处理相对较高,K 处理最低;其类胡萝卜素含量表现为 S 和 T 处理显著高于 CK,而 K 处理与 CK 无显著差异。

与 B 时期相比,SH 幼苗 4 种处理光合色素含量在 L 时期均有所降低,其 CK、S、K、T 处理叶绿素

总含量下降幅度分别为 13.84%、7.03%、5.59%、1.48%,以贴接处理最低;与 L 时期相比,幼苗各处理光合色素含量均有所回升,其叶绿素总含量增幅在 0.14%~2.13%之间,仍以贴接处理增幅最高。因此,各品种甜瓜嫁接苗叶片光合色素含量相较于自根苗均不同程度提高,尤其是叶绿素含量,且在低温处理前以双根嫁接表现最佳,在低温处理期和低温处理后均以贴接处理表现最佳,说明各嫁接方式均能提高甜瓜幼苗的耐寒性,并以贴接处理幼苗低温后恢复效果最佳;两类甜瓜相比较,厚皮品种各处理幼苗叶绿素含量在低温处理前后升降幅度明显大于薄皮品种。

2.2 嫁接方式对低温胁迫甜瓜幼苗叶片光合参数的影响

表 2 表明,3 个甜瓜品种幼苗叶片 P_n 、 T_r 、 C_i 、 G_s 在 B 时期均表现为 $S>T>K>CK$ 。其中,EH 叶片 P_n 在各嫁接处理间及其与 CK 间均差异显著,SP 叶片 P_n 在 S 处理与 CK 间差异显著,而 T、K 处理与 CK 均无显著差异,而 SH 叶片 P_n 在各嫁接处理与 CK 间均无显著差异。在 L 时期,各品种幼苗叶片的 P_n 、 T_r 和 G_s 值仍表现为 $S>T>K>CK$,而 C_i 值均表现为 $T>S>K>CK$;与 B 时期相比,各品种 4 种处理幼苗叶片 P_n 、 T_r 、 C_i 、 G_s 在 L 时期均不同程度降低,并均以贴接处理下降率最低,EH 品种分别显著下降 5.30%、6.03%、6.42%、9.54%,SP 品种分别显著下降 3.52%、10.42%、12.34%、18.97%,SH 品种分别显著下降 6.42%、9.10%、3.32%、10.44%。

在 A 时期,除 SP 品种 P_n 外,其余品种各参数均表现为 $T>S>K>CK$,SP 品种 P_n 表现为 $S>T>K>CK$;与 L 时期相比,各品种甜瓜幼苗叶片的 P_n 、 T_r 、 C_i 、 G_s 均不同程度升高,并均以贴接处理上升率最高,EH 品种分别显著上升 48.59%、64.11%、9.43%、64.10%,SP 品种分别显著上升 15.53%、42.02%、20.01%、65.11%,SH 品种分别显著上升 37.90%、76.27%、14.26%、75.45%。因此,各嫁接方式均能够显著提高低温处理前、中、后期厚皮和薄皮甜瓜幼苗的各项光合参数,并分别以双根嫁接、贴接、贴接处理表现最佳,说明嫁接均能显著缓解低温对甜瓜幼苗光合作用的伤害,提高幼苗对低温的适应性。

表 1 嫁接方式对低温胁迫下甜瓜幼苗叶片光合色素含量的影响

Table 1 Effects of different grafting methods on photosynthetic pigment content in leaves of melon seedlings under low temperature stress

处理 Treatment	叶绿素 a Chl a	叶绿素 b Chl b	总叶绿素 Total Chl	类胡萝卜素 Car
B-EH _{CK}	5.36±0.69c	2.43±0.25b	7.80±0.55c	0.67±0.12b
B-EH _S	6.86±0.56a	2.97±0.48a	9.83±0.40a	1.05±0.09a
B-EH _K	5.15±0.43c	2.30±0.07b	7.44±0.25c	0.65±0.11b
B-EH _T	6.14±0.54b	2.76±0.28ab	8.90±0.41b	0.76±0.07b
L-EH _{CK}	4.31±0.71b	1.70±0.45c	6.07±0.58b	0.55±0.05b
L-EH _S	6.05±0.74a	2.52±0.28a	8.58±0.51a	0.95±0.12a
L-EH _K	4.68±0.73b	2.09±0.59b	6.87±0.66b	0.63±0.07b
L-EH _T	5.90±0.52a	2.59±0.34a	8.49±0.43a	0.74±0.74b
A-EH _{CK}	4.43±0.56c	1.81±0.29c	6.48±0.42c	0.57±0.07b
A-EH _S	6.74±1.01a	2.74±0.47a	9.48±0.74a	0.93±0.04a
A-EH _K	5.30±0.71b	2.21±0.46b	7.51±0.58b	0.65±0.03b
A-EH _T	6.86±0.66a	2.81±0.44a	9.67±0.55a	0.74±0.04b
B-SP _{CK}	6.51±0.56b	1.97±0.37b	8.49±0.47b	0.69±0.11b
B-SP _S	7.05±0.40a	2.97±0.69a	10.03±0.55a	0.87±0.06a
B-SP _K	6.03±0.64c	2.72±0.50a	8.76±0.57b	0.65±0.18b
B-SP _T	6.10±0.88c	2.75±0.10a	8.86±0.49b	0.93±0.02a
L-SP _{CK}	4.03±0.66c	1.49±0.26b	5.52±0.44b	0.53±0.02b
L-SP _S	4.79±0.55b	2.63±0.44a	7.42±0.50a	0.81±0.11a
L-SP _K	4.69±0.49b	2.41±0.41a	7.11±0.45a	0.60±0.07b
L-SP _T	5.48±1.00a	2.63±0.26a	7.87±0.63a	0.92±0.07a
A-SP _{CK}	4.53±0.48c	1.52±0.48c	6.05±0.36c	0.56±0.05b
A-SP _S	5.53±0.55b	2.73±0.41b	8.26±0.48b	0.85±0.13a
A-SP _K	5.54±0.30b	2.66±0.37b	8.20±0.34b	0.64±0.11b
A-SP _T	6.48±0.94a	3.06±0.63a	9.31±0.78a	0.93±0.08a
B-SH _{CK}	4.96±0.75b	2.12±0.28c	7.08±0.56c	0.81±0.05a
B-SH _S	6.15±0.67a	2.81±0.17a	8.97±0.42a	0.91±0.08a
B-SH _K	5.34±0.26b	2.42±0.07b	7.76±0.16b	0.64±0.12b
B-SH _T	5.81±0.13a	2.56±0.48b	8.37±0.18ab	0.83±0.11a
L-SH _{CK}	4.38±0.38b	1.72±0.15b	6.10±0.26c	0.60±0.06b
L-SH _S	5.72±0.88a	2.52±0.33a	8.26±0.22a	0.80±0.10a
L-SH _K	5.01±0.34ab	2.32±0.21a	7.33±0.27b	0.53±0.37b
L-SH _T	5.73±0.23a	2.54±0.21a	8.34±0.60a	0.75±0.09a
A-SH _{CK}	4.38±0.43c	1.73±0.14b	6.11±0.28b	0.62±0.11b
A-SH _S	5.92±0.68a	2.60±0.39a	8.30±0.43a	0.88±0.09a
A-SH _K	5.19±0.44b	2.41±0.25a	7.41±0.35ab	0.65±0.10b
A-SH _T	5.93±0.70a	2.65±0.17a	8.42±0.53a	0.82±0.01a

注: B. 低温胁迫前常温处理(25 °C/20 °C); L. 低温处理(15 °C/10 °C); A. 低温胁迫后恢复常温处理(25 °C/20 °C); EH、SP、SH 分别表示品种‘早蜜1号’、‘冰糖雪梨’以及‘芝麻蜜’, CK 及 S、K、T 分别表示自根苗对照及双根嫁接、靠接和贴接方式; 表中数值为“平均值±标准差”。同时段同列不同的小写字母并表示处理间在 0.05 水平差异显著($P < 0.05$)。下同。

Note: B, normal temperature treatment (25 °C/20 °C) before low temperature stress; L, low temperature treatment (15 °C/10 °C); A, normal temperature treatment (25 °C/20 °C) was restored after low temperature stress. EH, SP, and SH represent cultivar ‘Early Honey 1’, ‘Snow Pear’, and ‘Sesame Honey’, respectively. CK, S, K, and T represent self-rooted seedling control and double root grafting, close grafting, and bonding methods, respectively. The values in the table are “mean ± standard deviation”. The different lowercase letters in same column and duration indicates significant differences among treatments at 0.05 level ($P < 0.05$). The same as below.

表 2 嫁接方式对低温胁迫下甜瓜幼苗叶片光合参数的影响

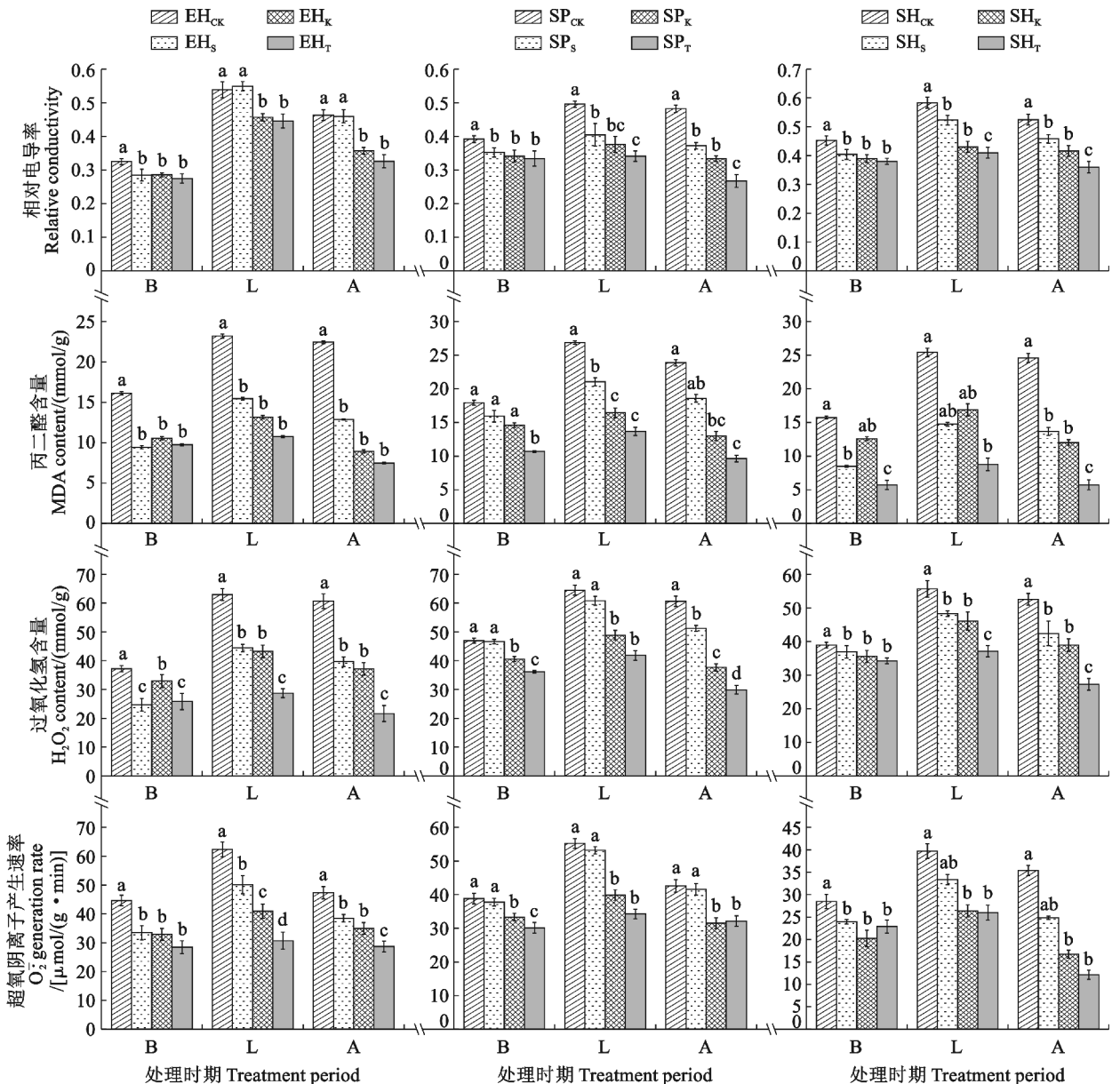
Table 2 Effects of grafting methods on the photosynthetic parameters in leaves of melon seedlings under low temperature stress

处理 Treatment	净光合速率 $P_n/[\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$	蒸腾速率 $T_r/[\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$	胞间 CO_2 浓度 $C_i/(\mu\text{mol}/\text{mol})$	气孔导度 $G_s/[\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})]$
B-EH _{CK}	3.28±0.47d	0.07±0.02b	273.29±19.89c	0.03±0.01a
B-EH _S	5.65±0.74a	0.13±0.05a	337.71±12.48a	0.07±0.01a
B-EH _K	4.08±0.42c	0.08±0.02b	300.46±25.76b	0.04±0.02a
B-EH _T	4.91±0.37b	0.09±0.03b	333.53±6.50a	0.05±0.01a
L-EH _{CK}	2.21±0.46c	0.04±0.02a	203.12±12.42b	0.02±0.01a
L-EH _S	4.89±0.36a	0.10±0.01a	284.52±9.87a	0.05±0.02a
L-EH _K	3.66±0.37b	0.06±0.01a	261.00±12.51a	0.03±0.01a
L-EH _T	4.65±0.42a	0.08±0.02a	312.12±8.20a	0.03±0.01a
A-EH _{CK}	2.55±0.99c	0.06±0.01b	216.05±18.86b	0.02±0.01b
A-EH _S	5.51±1.28a	0.14±0.01a	301.75±48.48a	0.08±0.01a
A-EH _K	4.63±0.77b	0.11±0.02a	284.39±48.44a	0.08±0.01a
A-EH _T	5.80±1.07a	0.15±0.01a	341.57±26.87a	0.09±0.01a
B-SP _{CK}	5.33±1.46b	0.07±0.02b	267.26±32.66a	0.07±0.02b
B-SP _S	9.86±1.18a	0.15±0.02a	299.34±20.26a	0.13±0.11a
B-SP _K	6.12±1.37b	0.11±0.02a	272.15±21.86a	0.08±0.03b
B-SP _T	6.97±1.36b	0.13±0.06a	286.07±25.46a	0.08±0.03b
L-SP _{CK}	4.29±0.81b	0.04±0.01b	209.72±18.02b	0.03±0.01c
L-SP _S	9.00±0.69a	0.13±0.01a	253.16±18.57a	0.10±0.06a
L-SP _K	5.56±1.35b	0.10±0.01a	236.00±22.71a	0.06±0.04b
L-SP _T	6.73±1.19b	0.11±0.02a	256.28±20.62a	0.07±0.02b
A-SP _{CK}	4.34±1.02c	0.04±0.01b	230.78±22.43c	0.03±0.01b
A-SP _S	9.50±1.17a	0.15±0.03a	284.94±36.69b	0.10±0.01a
A-SP _K	6.31±1.44b	0.13±0.02a	276.13±15.32b	0.09±0.01a
A-SP _T	7.77±1.00ab	0.15±0.01a	307.51±38.22a	0.11±0.01a
B-SH _{CK}	3.60±0.18a	0.05±0.01c	292.13±16.76b	0.05±0.02a
B-SH _S	4.60±0.66a	0.14±0.02a	346.73±18.22a	0.07±0.01a
B-SH _K	4.27±1.47a	0.09±0.02b	311.38±20.21b	0.05±0.01a
B-SH _T	3.97±1.64a	0.10±0.03b	322.04±11.41b	0.05±0.01a
L-SH _{CK}	2.55±0.36b	0.01±0.01c	483.93±16.62a	0.02±0.01a
L-SH _S	4.01±0.89a	0.12±0.01a	316.10±21.91b	0.04±0.01a
L-SH _K	3.90±0.89a	0.08±0.02b	293.43±42.83b	0.04±0.01a
L-SH _T	3.72±1.30a	0.09±0.03b	311.34±32.43b	0.06±0.01a
A-SH _{CK}	2.60±0.50c	0.04±0.02b	252.85±27.23b	0.02±0.02c
A-SH _S	4.67±0.93b	0.16±0.02a	334.87±37.09a	0.06±0.04b
A-SH _K	4.91±1.08b	0.13±0.02a	330.36±15.56a	0.07±0.04b
A-SH _T	6.39±0.87a	0.16±0.01a	355.73±33.51a	0.10±0.08a

2.3 嫁接方式对低温胁迫甜瓜幼苗叶片膜透性和活性氧含量的影响

图 1 显示,各甜瓜幼苗叶片相对电导率(REC)、超氧阴离子产生速率(O_2^-)、MDA 含量和 H_2O_2 含量在各个时期均以 CK 最高,S、K 处理次之,T 处理最低,且各嫁接处理大多与 CK 差异显著。与 B 时期相比,各品种 4 个处理幼苗叶片 REC、MDA 含量、 H_2O_2 含量和 O_2^- 产生速率在 L 时期均不同程度升高,并以贴接处理(T)上升幅度最小,EH 品种分

别上升 4.1%、10.42%、11.27%、7.76%,SP 品种分别上升 0.73%、20.95%、15.60%、13.63%,SH 品种分别上升 14.50%、8.29%、1.39%、6.82%;与 L 时期相比,A 时期上述各指标均不同程度下降,并以贴接处理下将幅度最大,EH 品种幼苗叶片的 REC、MDA、 H_2O_2 和 O_2^- 分别显著下降 7.98%、30.50%、48.70%、36.21%,SP 品种分别显著下降 7.38%、29.53%、28.50%、48.02%,SH 品种分别显著下降 8.04%、34.70%、26.49%、27.04%。



同期不同小写字母代表处理间在 0.05 水平差异显著($P < 0.05$)。下同。

图 1 嫁接方式对低温胁迫下各品种甜瓜幼苗叶片 REC、 O_2^- 产生速率以及 MDA、 H_2O_2 含量的影响
Different lowercase letters within the same stage represent significant differences among treatments at 0.05 level ($P < 0.05$). The same as below.

Fig. 1 Effects of grafting patterns on the REC, O_2^- generation rate, MDA, and H_2O_2 levels in leaves of melon seedlings under low temperature stress

因此,在低温处理的3个时期中,嫁接均能够显著减少厚皮和薄皮甜瓜幼苗有害物质的产生、积累,减轻活性氧对细胞膜的伤害,并以贴接处理表现最佳。

2.4 嫁接方式对低温胁迫下甜瓜幼苗叶片的SOD、POD、CAT活性的影响

由图2可知,SP和SH幼苗叶片POD活性在各个时期均表现为处理 $K>T>S>CK$,各品种叶片的SOD、CAT活性及EH品种的POD活性在各个时期大多表现为 $T>K>S>CK$,且各嫁接处理大多与对照差异显著,并以贴接处理表现得更为明显。同时,各品种幼苗叶片SOD、POD、CAT活性在各嫁接处理下均表现为A时期 $>$ L时期 $>$ B时期,且

在A和L时期均以贴接处理上升幅度最高。与B时期相比,L时期EH品种贴接处理幼苗叶片的SOD、POD、CAT活性分别显著上升52.44%、39.21%、26.74%,SP品种分别显著上升46.56%、14.56%、21.25%,SH品种分别显著上升86.01%、40.48%、20.43%;与L时期相比,A时期EH品种贴接处理幼苗叶片的SOD、POD、CAT活性分别显著上升16.21%、40.33%、12.46%,SP品种分别上升17.72%、30.98%、12.87%,SH品种分别显著上升51.34%、34.38%、13.08%。因此,在3个低温处理时期中,嫁接均能够显著提高厚皮和薄皮甜瓜幼苗3种抗氧化酶活性,增强其抗低温能力,并以贴接处理表现最佳。

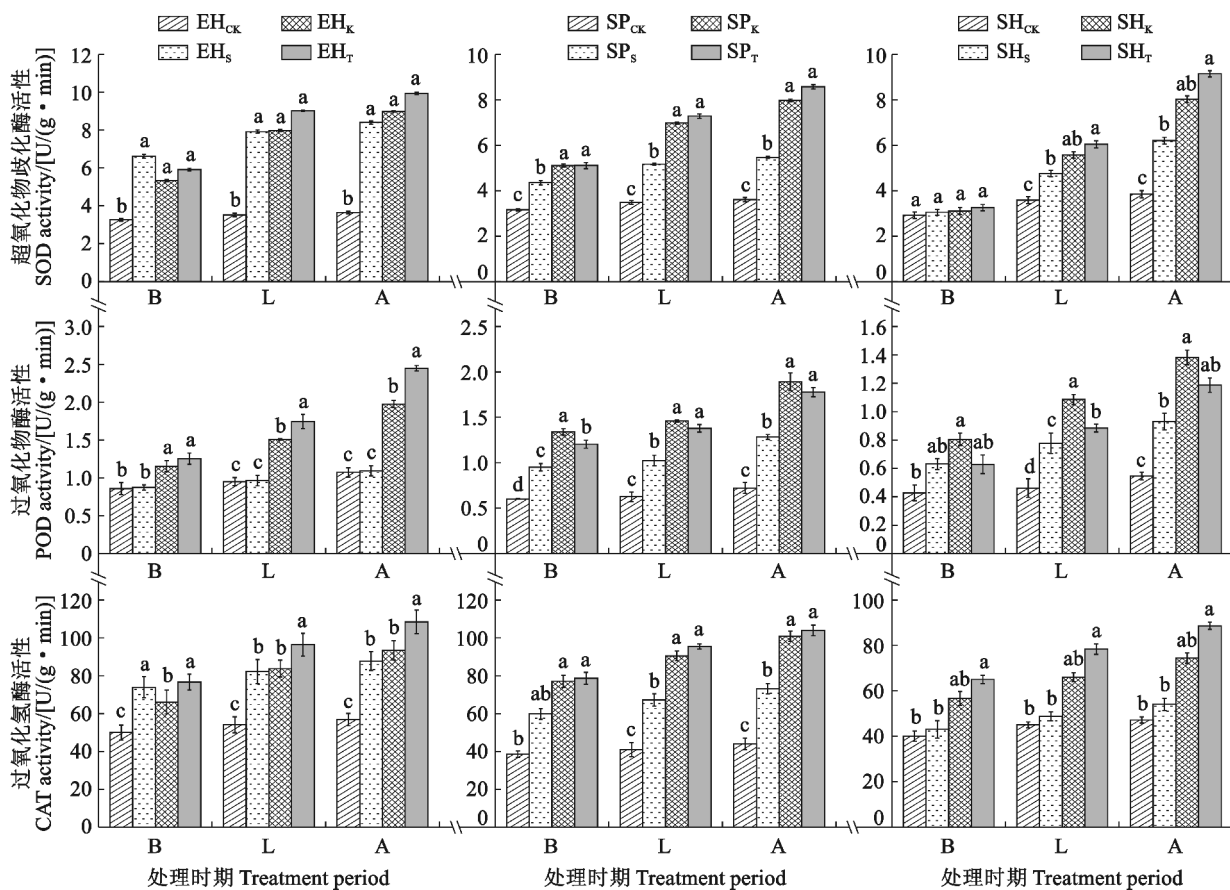


图2 嫁接方式对低温胁迫下不同甜瓜品种幼苗叶片SOD、POD、CAT活性的影响

Fig. 2 Effects of grafting patterns on the activity of SOD, POD, and CAT in leaves of melon seedlings under low temperature stress

3 讨论

低温是多数植物生长发育过程中经常遇到的自然灾害,它会抑制光合电子传递进而导致活性氧(ROS)的积累,从而抑制植物的生长,最终影响生物量的积累。嫁接作为一种常规的栽培手段在植物

的生长和生产中发挥着重要的作用,不仅能够缩短植物的生长周期,还能提高植物对低温、病害等逆境胁迫的耐受性^[23]。低温胁迫会导致叶绿体生长缓慢,并影响了一些叶绿素生物合成酶的合成,进而损害植物叶绿素的生物合成。在低温胁迫下,植物对光吸收和利用的需求也降低,进而需要叶绿体缓慢

发育或叶绿素快速降解来利用过剩的能量,导致植物光合能力降低^[24]。本试验结果表明,低温胁迫使不同品种各处理甜瓜幼苗叶片的叶绿素含量显著下降,但嫁接苗叶片叶绿素含量较自根苗对照下降幅度小,并且以贴接处理幼苗的降幅最小,这与胡晨曦等^[12]关于不同嫁接方式对西瓜幼苗生长和生理影响的研究结果相似。同时,本研究中温度恢复处理后,各处理甜瓜幼苗叶片的叶绿素含量均有所上升,且以贴接处理的恢复效果最佳,这与胡文海等^[25]关于低温胁迫及复温对番茄快速叶绿素荧光诱导动力学特征影响的研究结果相似。而且,本研究中‘早蜜1号’的贴接和靠接方式嫁接苗以及‘冰糖雪梨’和‘芝麻蜜’的贴接嫁接苗经过复温处理后相比于低温处理前的叶绿素含量均有所增加,其具体机制需要进一步的研究。另外,本研究中不同甜瓜品种的自根苗和不同方式的嫁接幼苗叶片光合气体交换参数在低温胁迫下均显著下降,而复温处理后‘早蜜1号’、‘冰糖雪梨’和‘芝麻蜜’甜瓜品种各处理幼苗叶片的光合参数均有所恢复,并以贴接处理恢复效果最为显著,这与张永平等^[5]关于低温胁迫及复温对厚皮甜瓜光合作用影响的研究结论相似。叶绿体是光合作用的重要场所,光合色素含量的高低是反映植物光合能力的一个重要指标^[26]。3个甜瓜品种的贴接苗在复温后的净光合速率均有所增加,这与复温后其体内的叶绿素含量增加具有一致性。因此,甜瓜幼苗进行贴接处理能够有效缓解低温胁迫引起的叶片光合色素的降解,有效增加复温后甜瓜幼苗光合色素的含量和净光合速率,促进受胁迫甜瓜幼苗生长。

当植物处于低温环境中,细胞膜会首先接收到低温信号,如果细胞膜受到损伤,就无法为植物提供更好的保护,而且会引起细胞的一系列生理生化反应,如增加细胞膜的渗透性、扰乱活性氧的代谢平衡、刺激膜脂过氧化等,严重时会导致植物死亡^[27]。植物体内的相对电导率、MDA含量、 O_2^- 产生速率以及 H_2O_2 含量可以间接反映膜系统的损伤程度,以及植物的耐低温能力^[28]。在本研究中,与低温处理前相比,不同品种甜瓜自根苗以及不同方式(双根嫁接、靠接、贴接)嫁接幼苗的相对电导率、MDA含量、 O_2^- 产生速率以及 H_2O_2 含量在低温胁迫下总体呈上升趋势,而各品种不同方式嫁接幼苗各指标的上升幅度显著小于自根苗,在各方式嫁接苗中又以贴接方式幼苗各指标的上升幅度最小;在复温处理阶段,各品种自根苗及嫁接苗的相对电导率、MDA含量、 O_2^- 产生速率以及 H_2O_2 含量均不同程度降低,

且嫁接苗降幅大于自根苗,嫁接苗中又以贴接苗降幅最大。这说明贴接嫁接方式有效地缓解了低温胁迫对各品种甜瓜幼苗细胞膜的损坏,从而有效减轻了低温胁迫的伤害。

植物体内的ROS代谢在正常生长时处于动态平衡状态,而在低温胁迫下会产生大量的ROS,引起DNA损伤、蛋白质失活、细胞膜过氧化甚至细胞功能障碍和死亡等一系列生化反应^[29]。这时候植物体内的抗氧化酶系统开始发挥作用,清除过量ROS。其中的SOD、POD、CAT等是植物体内重要抗氧化酶,SOD主要负责清除低温胁迫过程中产生的负氧离子,POD、CAT则负责清除细胞内的 H_2O_2 ,从而减轻低温胁迫对植物的伤害^[30]。在本研究中,低温和复温处理阶段各品种甜瓜不同方式嫁接苗(双根嫁接、靠接、贴接)SOD、POD、CAT活性均显著高于同期自根苗。进一步在低温和复温处理阶段各方式嫁接苗间相比较,‘早蜜1号’甜瓜幼苗的SOD、POD、CAT活性表现为贴接方式显著高于同期双根嫁接和靠接方式;‘冰糖雪梨’甜瓜幼苗SOD、POD、CAT活性在贴接与靠接方式间无显著差异,但均显著高于同期双根嫁接方式;‘芝麻蜜’甜瓜中SOD和CAT活性表现为贴接方式显著高于同期双根嫁接和靠接方式,而POD活性表现为靠接方式显著高于双根嫁接和贴接方式。可见,嫁接可以提高甜瓜幼苗的抗氧化酶活性,有效清除低温诱导产生的过量活性氧,从而提高甜瓜幼苗的耐寒性,其中以贴接方式效果最佳。

本研究试验设计与实际生产紧密结合,所选品种和嫁接方式均在生产中普遍应用,研究结果可为甜瓜耐低温栽培提供理论依据和技术支持,降低甜瓜在栽培生产中因低温造成的经济损失。今后应进一步研究不同嫁接方式如何影响甜瓜接穗的耐冷性,以及对甜瓜产量和品质的影响。

4 结 论

双根嫁接、靠接和贴接甜瓜幼苗的耐冷性均优于自根苗,且在不同嫁接方式间也存在明显差异,贴接诱导的各个品种甜瓜幼苗耐冷性比双根嫁接苗和靠接苗具有绝对优势。在 $15\text{ }^\circ\text{C}/10\text{ }^\circ\text{C}$ 低温胁迫条件下,与自根苗相比,3种嫁接方式均能缓解各品种甜瓜叶片光合气体交换参数的下降,及其MDA含量、REC、 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量的升高,均可增强不同品种甜瓜叶片SOD、POD、CAT的活性,而贴接幼苗具有更高的光合能力、抗氧化能力和较

低的活性氧含量。在复温处理阶段,与自根苗相比,3种嫁接方式甜瓜幼苗叶片光合气体交换参数均上升,MDA含量、REC、 O_2^- 产生速率和 H_2O_2 含量显著降低,抗氧化酶SOD、POD、CAT活性升高,而此

时贴接幼苗仍具有更高的光合能力、抗氧化能力和更低的活性氧含量。因此,不同嫁接方式均能明显提高各品种甜瓜幼苗的耐冷性,并以贴接幼苗的耐性最强。

参考文献:

- [1] 许永安. 低温胁迫对甜瓜幼苗光合能力及叶绿素荧光参数的影响[J]. 中国瓜菜, 2020, 33(2): 22-26.
XU Y A. Effects of low-temperature stress on photosynthetic capacity and chlorophyll fluorescence parameters in melon[J]. *China Cucurbits and Vegetables*, 2020, 33(2): 22-26.
- [2] 谭方颖, 何亮, 赵晓凤, 等. 日光温室和塑料大棚风灾指标构建[J]. 气象, 2022, 48(9): 1186-1194.
TAN F Y, HE L, ZHAO X F, *et al.* Construction of wind disaster indexes for solar greenhouses and plastic tunnels[J]. *Meteorological Monthly*, 2022, 48(9): 1186-1194.
- [3] 王亚武. 不同砧木嫁接对甜瓜植株抗冷性及生长和品质的影响[D]. 邯郸: 河北工程大学, 2022.
- [4] 侯伟, 孙爱花, 杨福孙, 等. 低温胁迫对西瓜幼苗光合作用与叶绿素荧光特性的影响[J]. 广东农业科学, 2014, 41(13): 35-39.
HOU W, SUN A H, YANG F S, *et al.* Effects of low temperature stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in watermelon seedlings[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2014, 41(13): 35-39.
- [5] 张永平, 姚雪琴, 杨少军, 等. 低温胁迫及恢复对厚皮甜瓜光合作用和抗氧特性的影响[J]. 上海农业学报, 2017, 33(1): 41-49.
ZHANG Y P, YAO X Q, YANG S J, *et al.* Effects of low temperature treatment and recovery on the photosynthesis and antioxidant characteristics in melon seedlings[J]. *Acta Agriculturae Shanghai*, 2017, 33(1): 41-49.
- [6] 邹宜静, 江建红, 王光锋, 等. 葫芦砧木嫁接对西瓜生长、果实性状和产量的影响[J]. 农学学报, 2022, 12(3): 50-54.
ZOU Y J, JIANG J H, WANG G F, *et al.* Effects of calabash rootstock grafting on growth, fruit traits and yield of watermelon[J]. *Journal of Agriculture*, 2022, 12(3): 50-54.
- [7] 李菊芬, 林涛, 张克岩, 等. 不同砧木对嫁接甜瓜植株生长及果实品质的影响[J]. 上海农业学报, 2023, 39(4): 40-46.
LI J F, LIN T, ZHANG K Y, *et al.* Effects of different rootstocks on the growth and fruit quality of melon[J]. *Acta Agriculturae Shanghai*, 2023, 39(4): 40-46.
- [8] 王豪杰, 毛建才, 李俊华, 等. 不同砧木嫁接对甜瓜生长、产量和果实品质的影响[J]. 新疆农业科学, 2021, 58(6): 1048-1054.
WANG H J, MAO J C, LI J H, *et al.* Effects of different rootstock grafting on the growth, yield and fruit quality of muskmelon[J]. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2021, 58(6): 1048-1054.
- [9] 王喜庆, 齐秀兰, 刘力勇等. 低温胁迫对嫁接西瓜幼苗耐冷性和生理生化指标的影响[J]. 北方园艺, 2008(7): 52-55.
WANG X Q, QI X L, LIU L Y, *et al.* Influence of low temperature stress to cold resistance and physiological indicators of watermelon grafted seedlings[J]. *Northern Horticulture*, 2008(7): 52-55.
- [10] 吕星光, 周梦迪, 李敏. 低温胁迫对甜瓜嫁接苗及自根苗光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. 植物生理学报, 2016, 52(3): 334-342.
LÜ X G, ZHOU M D, LI M. Effects of low temperature stress on characteristics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence in leaves of grafted and own root muskmelon seedlings[J]. *Plant Physiology Journal*, 2016, 52(3): 334-342.
- [11] 吕星光, 周梦迪, 李敏. 低温胁迫对甜瓜嫁接苗和自根苗生长及生理特性的影响[J]. 中国蔬菜, 2016(5): 53-57.
LÜ X G, ZHOU M D, LI M. Effects of low temperature stress on growth and physiological characteristics of grafted and own root melon seedlings[J]. *China Vegetables*, 2016(5): 53-57.
- [12] 胡晨曦, 张甜, 陈刚, 等. 不同嫁接方式对西瓜幼苗生长和生理的影响[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(1): 139-143.
HU C X, ZHANG T, CHEN G, *et al.* Influences of different grafting methods on growth and physiology of watermelon seedlings[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2022, 50(1): 139-143.
- [13] 肖春光, 唐兴发, 黄涛, 等. 不同嫁接方式对番茄生长的影响[J]. 耕作与栽培, 2022, 42(4): 24-27.
XIAO C G, TANG X F, HUANG T, *et al.* Effects of different grafting methods on the growth of tomato[J]. *Tillage and Cultivation*, 2022, 42(4): 24-27.
- [14] 彭杏敏, 陈之群, 石芳华, 等. 不同嫁接方式对日光温室黄瓜生长及品质的影响[J]. 北方园艺, 2010(15): 122-124.
PENG X M, CHEN Z Q, SHI F H, *et al.* Effects of different grafting methods on growth and fruit quality of cucumber in solar greenhouse[J]. *Northern Horticulture*, 2010(15): 122-124.
- [15] 董玉梅, 王崇启, 赵西, 等. 不同嫁接方式对厚皮甜瓜植株生长及果实性状的影响[J]. 中国瓜菜, 2017, 30(9): 34-37.

- DONG Y M, WANG C Q, ZHAO X, *et al.* Influences of different grafting methods on the plant growth and fruit characters of muskmelon[J]. *China Cucurbits and Vegetables*, 2017, 30(9): 34-37.
- [16] 张小平, 郭智勇, 纪辉, 等. 早春大棚厚皮甜瓜双根嫁接育苗新技术[J]. 西北园艺(蔬菜), 2015(5): 24-25.
- ZHANG X P, GUO Z Y, JI H, *et al.* New technique of grafting seedling of muskmelon with two roots in greenhouse in early spring[J]. *Northwest Horticulture*, 2015(5): 24-25.
- [17] 孙德智, 杨恒山, 张庆国, 等. 外源一氧化氮供体硝普钠对番茄幼苗盐胁迫伤害的缓解作用[J]. 浙江农业学报, 2019, 31(8): 1286-1294.
- SUN D Z, YANG H S, ZHANG Q G, *et al.* Alleviating effect of exogenous nitric oxide donor sodium nitroprusside on tomato seedlings under salt stress[J]. *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 2019, 31(8): 1286-1294.
- [18] 高俊凤. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [19] DOGAN M, YUMRUTAS O, SAYGIDEGER S D, *et al.* Effects of bisphenol A and tetrabromobisphenol A on chickpea roots in germination stage[J]. *American Eurasian Journal Agricultural & Environmental Science*, 2010, 9: 182-196.
- [20] GAY C, GEBICKI J M. A critical evaluation of the effect of sorbitol on the ferric-xylenol orange hydroperoxide assay[J]. *Analytical Biochemistry*, 2000, 284(2): 217-220.
- [21] 刘碧容, 甄畅迪, 萧洪东, 等. 硼对草坪草超氧化物歧化酶活性、超氧阴离子产生速率和丙二醛含量的影响[J]. 华中农业大学学报, 2008, 27(3): 378-381.
- LIU B R, ZHEN C D, XIAO H D, *et al.* Influences of boron on the activity of superoxide dismutase (SOD), production rate of superoxide anion radical and content of malondialdehyde in turfgrasses[J]. *Journal of Huazhong Agricultural University (Natural Science Edition)*, 2008, 27(3): 378-381.
- [22] 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.
- [23] 白如意, 宋希梅, 沈健, 等. 叶面喷施褪黑素对低温胁迫下南瓜幼苗生长和生理特性的影响[J]. 西北植物学报, 2023, 43(5): 805-813.
- BAI R Y, SONG X M, SHEN J, *et al.* Effect of foliar spraying melatonin on growth and physiological characteristics of pumpkin seedlings under cold stress[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2023, 43(5): 805-813.
- [24] KALISZ A, JEZDINSKÝ A, POKLUDA R, *et al.* Impacts of chilling on photosynthesis and chlorophyll pigment content in juvenile basil cultivars[J]. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 2016, 57(4): 330-339.
- [25] 胡文海, 胡雪华, 闫小红, 等. 低温胁迫及恢复对番茄快速叶绿素荧光诱导动力学特征的影响[J]. 中国农业气象, 2021, 42(10): 859-869.
- HU W H, HU X H, YAN X H, *et al.* Response of chlorophyll fluorescence transient in leaves of tomato under chilling stress and subsequent recovery[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2021, 42(10): 859-869.
- [26] 李雪梅, 黄禹翕, 蔡晓婧, 等. 外源氯化钙对铅胁迫下水稻幼苗生长、SPAD 值和荧光特性的影响[J]. 江苏农业科学, 2022, 50(14): 73-79.
- LI X M, HUANG Y X, CAI X J, *et al.* Impacts of exogenous CaCl_2 on growth, SPAD and fluorescence characteristics of rice seedlings under lead stress[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2022, 50(14): 73-79.
- [27] 李丽杰, 顾万荣, 李从锋, 等. DCPTA 对低温下玉米叶片抗氧化系统及渗透调节物质的影响[J]. 植物生理学报, 2016, 52(12): 1829-1841.
- LI L J, GU W R, LI C F, *et al.* Effect of DCPTA on antioxidant system and osmotic adjustment substance in leaves of maize seedlings under low temperature stress[J]. *Plant Physiology Journal*, 2016, 52(12): 1829-1841.
- [28] 张永吉, 苏芑, 祁建波, 等. 外源一氧化氮对低温胁迫下茄子幼苗抗性的影响[J]. 植物生理学报, 2020, 56(1): 66-72.
- ZHANG Y J, SU P, QI J B, *et al.* Effects of exogenous nitric oxide on the resistance of eggplant seedlings to low temperature stress[J]. *Plant Physiology Journal*, 2020, 56(1): 66-72.
- [29] LI S H, LIU S, ZHANG Q, *et al.* The interaction of ABA and ROS in plant growth and stress resistances[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1050132.
- [30] WANG Y, WANG J, SARWAR R, *et al.* Research progress on the physiological response and molecular mechanism of cold response in plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15: 1334913.