



白菜型冬油菜萌动种子低温春化的生理生化特征

徐春梅, 邹娅, 刘自刚, 米文博, 徐明霞, 董小云, 曹小东, 郑国强, 方新玲

(甘肃农业大学农学院/甘肃省油菜工程与技术研究中心/甘肃省干旱生境作物学重点实验室/甘肃省作物遗传改良与种质创新重点实验室,
兰州 730070)

摘要:【目的】探讨白菜型冬油菜萌动种子低温春化的可能性, 以及萌动种子春化过程其生理生化状态和植株结实性等表型变化特征, 为白菜型冬油菜人工加代繁育和加速育种进程提供理论基础。【方法】以3个不同感温性的白菜型冬油菜品种为材料, 于4℃对油菜萌动种子进行春化处理, 春化处理过程中(0、20、30、40、50和60 d)测定萌动种子的硝酸还原酶、抗氧化酶活性、渗透调节物、丙二醛含量等生理生化指标; 同时播种各春化处理萌动种子, 观察记录种子形成植株的生育期进程、测定植株结实性能等。【结果】随着春化处理时间的增加, 白菜型冬油菜萌发种子形成的植株春化率、初花期株高、成熟期株高、一次分枝数、单株角果数、角果长、角粒数、单株产量等总体呈逐渐升高趋势; 春化处理前期(0—40 d), 植株结实性能在不同品种间表现较明显差异, 春化时间增加后(50—60 d), 不同品种结实能力虽略有差异, 但均无显著差异水平。回归分析结果显示, 在4℃条件下, 强冬性冬油菜陇油7号萌动种子完全春化(春化率>95%)需处理76.9 d, 陇油9号和天油4号分别为54.0和39.4 d。相关分析结果表明, 春化率与株高、结实性能等各表型性状均呈极显著正相关, 其中与初花期株高、成熟期株高相关系数最大为0.947和0.985, 表明白菜型冬油菜春化程度显著影响着植株株高、结实性能等。随低温春化时间增加, 白菜型冬油菜萌动种子硝酸还原酶、超氧化物歧化酶、过氧化物酶、丙二醛、可溶性蛋白、可溶性糖呈先升高后降低的趋势, 过氧化氢酶活性呈不断降低趋势。与对照(未低温处理的萌动种子)相比, 低温春化处理的陇油7号、陇油9号萌动种子 GA_3 含量均明显降低, 春化30 d的天油4号萌动种子 GA_3 含量明显比对照增加。与对照相比, 春化处理的冬油菜萌动种子IAA含量均明显增加(陇油9号春化40 d处理除外), 其中, 春化50 d的天油4号萌动种子IAA含量比对照增加197.0%。陇油7号春化处理的萌动种子ABA含量比对照明显增加。【结论】白菜型冬油菜萌动种子可以感受低温使其完成春化作用, 品种春化所需低温时间取决于品种冬性强弱; 低温春化过程中, 白菜型冬油菜萌动种子生理生化状态发生了一些变化, 并最终影响植株的生长发育及其结实性能。

关键词: 白菜型冬油菜; 萌动种子; 表型特征; 生理生化

Physiological and Biochemical Characteristics of Low Temperature Vernalization of Germinating Seeds of *Brassica rapa*

XU ChunMei, ZOU Ya, LIU ZiGang, MI WenBo, XU MingXia, DONG XiaoYun,
CAO XiaoDong, ZHENG GuoQiang, FANG XinLing

(Agronomy College, Gansu Agricultural University/Gansu Rapeseed Engineering and Technology Research Center/Key Laboratory of Arid Land Crop Science in Gansu Province/Gansu Key Laboratory of Crop Improvement and Germplasm Enhancement,
Lanzhou 730070)

收稿日期: 2019-08-07; 接受日期: 2019-11-03

基金项目: 国家自然科学基金(31660404)、国家重点基础研究发展计划(2018YFD0100500)、甘肃省高校科研成果转化培育项目(2018D-13)、甘肃省现代农业产业技术体系建设专项资金(17ZD2NA016-4)

联系方式: 徐春梅, E-mail: 1403934875@qq.com. 通信作者刘自刚, E-mail: lzgworking@163.com

Abstract: 【Objective】 To explore the possibility of low temperature through vernalization to the germination of *Brassica rapa*, and the phenotypic changes of seed physiology and biochemistry and plant set during vernalization, so as to provide theoretical basis for artificial breeding and accelerating breeding process of *B. rapa*. **【Method】** Three different temperature-sensitive of *B. rapa* were used as materials, the germinated seeds were placed in 4℃ of low temperature for vernalization treatment. During the vernalization process (0 d, 20 d, 30 d, 40 d, 50 d, 60 d) the physiological and biochemical indexes such as nitrate reductase, antioxidant enzyme activity, osmotic regulator and malondialdehyde content of the germinated seeds were measured. Simultaneously germinated seeds of each vernalization treatment, the growth period of the seed formation plant was observed, and the seed-setting performance of the plants were measured. **【Result】** With the increase of vernalization time, the vernalization rate (V), plant height (FPH), mature plant height (MPH) and primary branch number (PB), the number of pods per plant (SP), the length of pods (LS), the number of pods (SS) and the yield per plant (YP) of germinated seeds of *B. rapa* showed an increasing trend; the early stage of vernalization (0-40 d), the plant's seed-setting performance showed significant differences among different varieties. After the vernalization time increased (50-60 d), the seed-setting ability of different varieties was slightly difference, but they were not significantly difference. The results of regression analysis showed that the germination seeds of strong winter *rapa* Longyou 7 at 4℃ were completely vernalized (springing rate >95%) and need to be treated 76.9 d, Longyou 9 and Tianyou 4 were 54.0 d, 39.4 d, respectively. Correlation analysis showed that the vernalization rate was extremely significant positive correlated with plant height and seed-setting performance and other phenotypic traits. The correlation coefficient between vernalization rate with average first flower plant height and average mature plant height was 0.947 and 0.985, which indicated that vernalization degree of winter *B. rapa* significantly affected plant height and seed-setting performance. With the increase of low temperature vernalization time, the germinated seeds of winter *B. rapa* with nitrate reductase (NR), superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD), malondialdehyde (MDA), soluble protein (SP), Soluble sugar (SS) were increased first and then decreased, and the activity of catalase (CAT) decreased continuously. Compared with the control (the germinated seeds not treated at low temperature), the content of GA₃ in the germinated seeds of Longyou 7 and Longyou 9 decreased significantly at the low temperature vernalization treatment, and the content of GA₃ in the germinated seeds of Tianyou 4 was significantly higher than that of the control at 30 days. Compared with the control, the content of IAA in the winter rapeseed germinated in vernalization increased significantly (except for the treatment 40 days of Longyou9). Among them, the content of IAA in the seeds treated with vernalization for 50 days of Tianyou 4 increased by 197.0% compared with the control. The ABA content of the Longyou 7 was significantly increased compared with the control. **【Conclusion】** The germination seeds of winter *Brassica rapa* can be perceived the low temperature to complete the vernalization. The low temperature time required for vernalization of the variety depends on the winter strength. During the process vernalization of low temperature, the physiological and biochemical status is occurring some changes of the seed of winter *B. rapa*, and ultimately affect the growth and development of the plant and its seed setting performance.

Key words: *Brassica rapa*; germination seed; phenotypic characteristics; physiological and biochemical

0 引言

【研究意义】中国北方冬季严寒漫长,属于传统一年一熟制区,白菜型冬油菜是该区主要越冬作物。白菜型冬油菜具有优异抗寒性和较强的感温性,强冬性冬油菜幼苗完成春化所需时间长,南繁或室内加代存在较大困难,使冬油菜育种进程极为缓慢,不适应高效育种的需求^[1-2]。本研究探讨白菜型冬油菜萌动种子低温春化的可能性,萌动种子如能感受低温完成春化,即可简便地对大规模育种材料等进行春化处理,对缩短冬油菜育种周期、提高育种效率具有重要意义。

【前人研究进展】春化作用是冬性植物感受环境低温机体由营养生长转向生殖生长,最终诱导植株成花的过程^[3]。植物春化分为绿体春化和种芽春化2种方式,

绿体春化需要植株生长至一定大小,此时幼苗才可感受低温通过春化,缺点是占用空间大,费时费力;种芽春化是在种子萌动状态下进行春化处理,可同时对大量种子进行处理,要求设备简单,省时省力^[4],能满足对育种材料繁育加代的需求。研究表明冷藏柜和生长室4℃低温对油菜萌动种子进行春化处理,可实现冬性和半冬性品种的加代;感温性不同的大白菜品种通过春化所需低温处理时间不同,冬性越强低温处理时间越长;随低温春化时间的延长,冬性材料现蕾的时间逐渐提早,开花株率增加;半冬性甘蓝型油菜试管苗置于6—8℃光照培养箱处理32d,所有植株均可通过春化^[5-10]。青花菜^[11]和小麦^[12]萌动种子低温处理后,青花菜促进其花芽分化;小麦抽穗提前,粒重增加。通过在高纬度高海拔地区早春播种不同感温性

白菜型冬油菜育种材料,发现显蕾不抽薹、抽薹不开花、结实不正常等明显不完全春化现象,其生育期进程、植高、结籽率等经济性状与春化率密切相关。另外,激素、硝酸还原酶、胞内生理状态等均与植物低温春化状态和程度有关^[13-15]。【本研究切入点】白菜型冬油菜^[16]的春化研究中,采用 5—6 叶龄的幼苗进行自然越冬和低温培养,易受空间限制,繁育加代困难。而萌动种子低温春化能够加快繁育速度,但目前对不同感温性冬油菜品种萌动种子低温春化的研究较少,且具体春化时间不明确。【拟解决的关键问题】本研究以不同感温性白菜型冬油菜品种为材料,萌动后低温(4℃)春化处理不同时间(20—60 d),研究萌动种子能否感受低温完成春化,对其生理生化响应、激素水平、萌动种子播种后株高、结实性差异进行研究,明确不同感温性白菜型冬油菜春化所需低温时长,探讨北方白菜型冬油菜利用人工低温春化加代的方法,为加快育种进程提供依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

材料为白菜型冬油菜陇油 7 号、陇油 9 号和天油 4 号的萌动种子,均由甘肃农业大学提供;陇油 7 号、陇油 9 号和天油 4 号在兰州新区气候条件下的越冬率分别为 97.6%、89.3%和 80.2%,冬性强弱顺序为陇油 7 号>陇油 9 号>天油 4 号。

1.2 种子的处理方法

试验于 2018 年 5 月在甘肃农业大学干旱生境作物学重点实验室进行,选取饱满均匀、大小一致的陇油 7 号、陇油 9 号和天油 4 号白菜型冬油菜种子,用 70%酒精消毒 1 min,无菌水冲洗 3 遍,再用 0.01%氯化汞消毒 5 min,无菌水冲洗 3 遍,播于铺有两层滤纸的玻璃培养皿中,在光照培养箱(25℃)中萌动,待种子露白后,4℃低温处理。5 月 10 日开始,处理 20 d 后取出一批萌动种子;之后,每隔 10 d 取出一批萌动种子,直至低温春化处理 60 d,共 5 个处理时间(20、30、40、50 和 60 d),0 d 为对照。每处理的萌动种子均分成 2 份,一份播种于装满营养土的盆钵中,用于观察统计春化率、测定表型性状等;另一份萌动种子液氮速冻,用于测定激素等生理指标。试验均重复 3 次。

1.3 测定指标和方法

1.3.1 表型统计 播种于营养钵中的萌动种子,待幼苗生长 15 d 后,需每天观察生育期进程,现蕾即看作

通过春化,计算春化率,公式为:春化率=(现蕾株数+抽薹株数+开花株数)/总株数×100%^[17];初花期、成熟期各测量一次株高,成熟期测定结实率等经济性状。

1.3.2 生理指标的测定 按照邹琦^[18]的方法测定叶片生理生化指标,采用离体法测定硝酸还原酶(nitrate reductase, NR)活性, NBT 光还原法检测超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD)活性,愈创木酚法检测过氧化物酶(peroxidase, POD)活性,紫外吸收法检测过氧化氢酶(catalase, CAT)活性,考马斯亮蓝 G-250 法检测可溶性蛋白(soluble protein, SP)含量,蒽酮法检测可溶性糖(soluble sugar, SS)含量,2-硫代巴比妥酸法测定丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量。

1.3.3 内源激素的测定 采用液相色谱质谱联用仪 Agilent LC-MS(美国安捷伦公司)测定赤霉素(gibberellin, GA₃)、生长素(auxin, IAA)和脱落酸(abscisic acid, ABA)^[19-20]。

色谱参数:色谱柱:Agilent SB-C18(50 mm×2.1 mm, 1.8 μm);流动相:A 泵溶液:0.1%甲酸水溶液,B 泵溶液:甲醇;流速:0.3 mL·min⁻¹;柱温:40℃;进样量:2 μL。质谱参数:在 MRM 模式下,用负离子模式,毛细管电压为 4 kV,干燥器流量为 11 L·min⁻¹,干燥器温度为 350℃,MS 参数见表 1。

1.4 数据处理

运用 Excel 2013 和 SPSS19 统计软件进行数据整理和分析。

2 结果

2.1 春化时间对白菜型冬油菜现蕾开花的影响

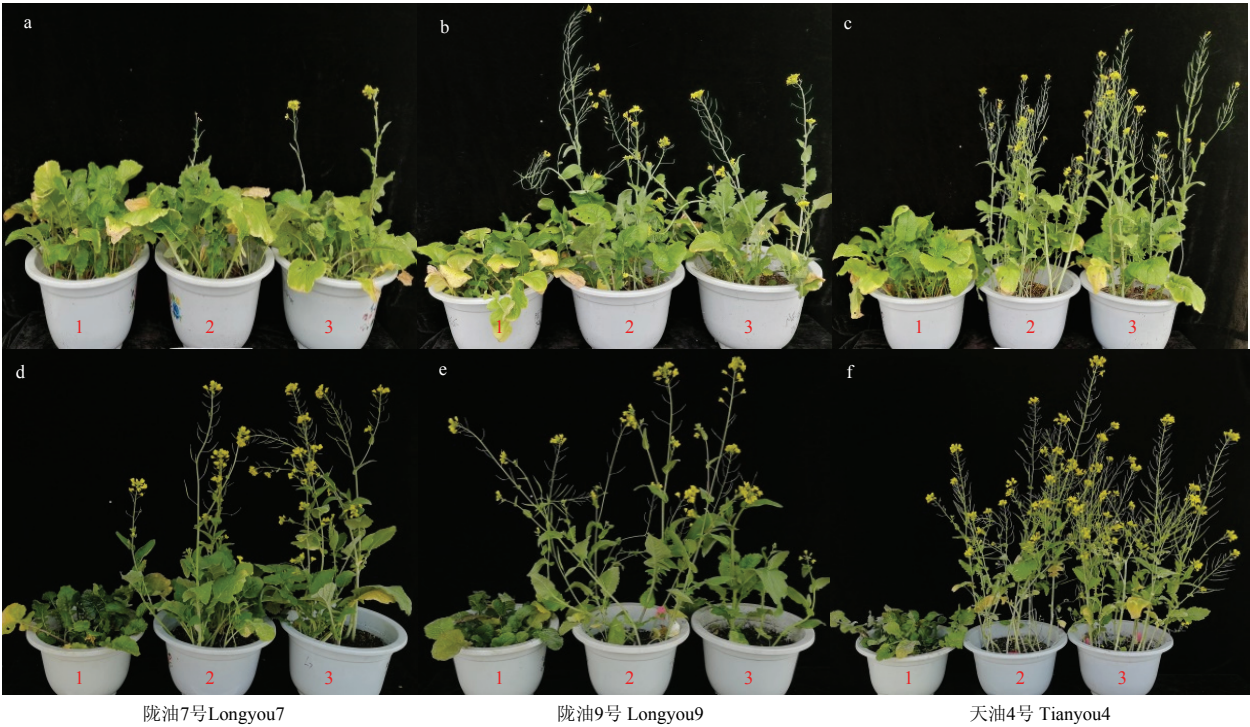
随低温春化处理天数的增加,白菜型冬油菜的春化率基本呈上升趋势;未进行低温春化处理的萌动种子形成的植株(CK),未见现蕾开花单株,各品种春化率均为 0。陇油 7 号萌动种子低温春化处理 20 d 所形成的植株,其春化率仅为 25.81%,当春化时间增加至 60 d 时,其春化率达到 86.96%;陇油 9 号、天油 4 号均呈相似趋势(图 1 和表 2)。

不同感温性白菜型冬油菜品种萌动种子通过春化(春化率>95%)所需低温处理时间明显不同。陇油 7 号所需低温处理时间最长,为 76.9 d,陇油 9 号为 54.0 d,天油 4 号最短为 39.4 d。天油 4 号萌动种子低温处理 30 d 形成植株春化率达到 93.10%;而陇油 9 号和陇油 7 号春化率仅为 56.52%和 19.23%(表 2)。

表 1 不同内源植物激素在 MRM 模式下的 MS 参数

Table 1 MS/MS conditions for different endogenous plant hormones

激素	母离子	子离子	碎裂电压	碰撞能量	线性方程
Hormone	Parent ion (m·z ⁻¹)	Daughter ion (m·z ⁻¹)	Fragmentation voltage (V)	Collision energy (V)	Linear equation
GA ₃	345.1	239.0	75	9	y=8.333311x-7.130558
IAA	174.1	129.9	80	13	y=1.528595x-3.011945
ABA	263.1	218.9	90	10	y=16.050096x-14.3815



a、b、c: 春化处理 30 d 后移栽营养钵生长的植株；d、e、f: 春化处理 60 d 后移栽营养钵生长的植株；1: 对照（CK）；2、3: 春化
a, b, and c: Plants grown in a nutrient bowl after 30 days of vernalization; d, e, and f: Plants grown in a nutrient bowl after 60 days of vernalization; 1: CK; 2, 3: Vernalization

图 1 不同春化时间对白菜型冬油菜表型的影响

Fig. 1 Effect of vernalization time on phenotype of *B. rapa*

表 2 不同春化时间对白菜型冬油菜春化率的影响

Table 2 Effect of vernalization time on the number of flowering plants of *B. rapa* (%)

时间 Time (d)	陇油 7 号 Longyou7	陇油 9 号 Longyou9	天油 4 号 Tianyou4
0 (CK)	0.00	0.00	0.00
20	25.81	27.27	56.25
30	19.23	56.52	93.10
40	38.24	73.68	97.06
50	60.00	95.00	96.15
60	86.96	100.00	96.88
线性拟合方程 Linear fitting equation	y =1.3567x-6.85 (R ² =0.8901)	y = 1.7954x-1.1007 (R ² =0.9785)	y =1.6169x+19.344 (R ² =0.7924)
春化率 95%所需低温处理天数 TTT (d)	76.9	54.0	39.4

TTT: 春化率 95%所需低温处理天数。表中 y 为春化率；x 为春化率达到 y 时所需低温春化的时间
TTT: The number of low temperature treatment days required for the vernalization rate of 95%. y is the vernalization rate in the table; x is the time required for the low temperature vernalization when the vernalization rate reaches y

此外，白菜型冬油菜感温性（春化所需低温天数）与抗寒性（越冬率）呈显著正相关（ $r=0.988$ ），表明白菜型冬油菜冬性越强的品种其抗寒性也越强。

2.2 春化时间对白菜型冬油菜株高的影响

随着春化处理时间的增加，白菜型冬油菜初花期和成熟期株高均呈升高趋势（表 3）。陇油 7 号萌动种

子低温春化处理 20 d 时初花期、成熟期平均株高仅为 5.68 和 15.16 cm；60 d 时初花期、成熟期平均株高可达 29.80 和 68.26 cm。低温春化处理相同时间时，不同品种初花期和成熟期株高总体表现为冬性越弱，株高越高；低温春化处理 20—60 d，天油 4 号株高均明显高于陇油 9 号和陇油 7 号。

表 3 春化时间对白菜型冬油菜株高的影响
Table 3 Effect of vernalization time on plant height of *B. rapa*

品种 Variety	时间 Time (d)	陇油 7 号 Longyou7	陇油 9 号 Longyou9	天油 4 号 Tianyou4
初花期株高 FPH (cm)	0 (CK)	0.00	0.00	0.00
	20	5.68	6.48	11.67
	30	3.65	13.47	22.81
	40	8.56	21.37	26.04
	50	18.90	31.03	30.45
	60	29.80	34.00	43.92
成熟期株高 MPH (cm)	0 (CK)	0.00	0.00	0.00
	20	15.16	15.61	34.31
	30	10.19	35.23	62.69
	40	23.32	48.88	66.49
	50	45.00	72.36	76.60
	60	68.26	85.50	80.08

FPH: 平均初花株高; MPH: 平均成熟株高。下同
FPH: First flower plant height; MPH: Mature plant height. The same as below

2.3 春化时间对白菜型冬油菜结实性能的影响

随着低温春化处理时间增加，白菜型冬油菜植株的一次分枝数、单株角果数、角果长度、角果粒数、单株产量等性状均呈升高趋势（表 4），表明随着低温春化时间增加，可明显提高植株结实能力。如陇油 7 号萌动种子低温春化 20 d，角果数 37 个，角粒数 12.33 粒，平均单株产量 0.74 g；当低温春化时间增至 60 d 时，植株角果数增加 54.9%，角粒数、单株产量均增加 73.0%；萌动种子低温春化时间增加后，陇油 7 号植株结实能力大量提高。

各品种在低温春化处理前期，通过春化植株的结实能力在品种间差异表现明显；随春化处理时间延长，品种间结实能力的差异逐渐减小。低温春化 20—30 d，陇油 9 号植株分枝数显著高于陇油 7 号和天油 4 号，延长至 40 d 以上，陇油 9 号分枝数仍略高于其他 2 个品种，但品种间差异均未达到显著水平。表明春化不完全的植株结实能力受其春化程度的影响较大，完全春化植株结实能力主要取决于品种特性。

2.4 白菜型冬油菜不同感温性品种表型特征与春化率的相关性分析

不同感温性白菜型冬油菜低温春化处理后，其春化率与平均初花株高、平均成熟株高、相对株高、一次分枝数、单株角果数、角果长度、角果粒数、单株产量呈极显著正相关（ $P<0.01$ ）；表明低温春化处理的白菜型冬油菜萌动种子春化程度，与之后其所形成植株的生长发育、结实能力等密切相关；且各表型性状之间也呈极显著正相关（ $P<0.01$ ），表明春化率能够显著的影响表型特征（表 5）。其中，春化率与初花期和成熟期株高的相关系数最大，分别为 0.947 和 0.985，说明春化率与株高关联密切；单株产量与单株角果数、角果长度、角果粒数相关系数达 0.980，说明单株产量受单株角果数、角果长度、角果粒数影响。

2.5 春化处理对白菜型冬油菜萌发幼苗硝酸还原酶活性的影响

随着春化处理时间的增加，白菜型冬油菜硝酸还原酶活性总体呈降低趋势（图 2）。低温春化处理 20 d，

表 4 不同春化时间对白菜型冬油菜结实性的影响

Table 4 Effect of vernalization time on seed set of *B. rapa*

品种 Variety	时间 Time(d)	陇油 7 号 Longyou7	陇油 9 号 Longyou9	天油 4 号 Tianyou4
PB	20	1.00±1.00b	2.00±1.00a	1.67±0.58b
	30	0.67±0.58b	2.33±0.58a	2.00±1.00b
	40	1.67±0.58ab	1.67±1.15a	1.33±0.58b
	50	2.00±0ab	2.67±0.58a	2.33±0.58ab
	60	3.00±1.00a	2.67±0.58a	3.33±0.58a
SP	20	37.00±8.19bc	40.3±4.73b	38.00±5.57b
	30	30.33±3.21c	42.67±6.81b	42.67±4.04b
	40	45.0±10.54abc	49.00±7.00ab	49.67±5.51ab
	50	53.33±10.07ab	57.33±9.71a	53.67±13.05ab
	60	57.33±10.07a	59.33±6.66a	60.67±10.60a
LS	20	4.38±0.47b	4.39±1.06b	4.97±0.46c
	30	4.47±0.26b	3.83±0.26b	5.10±0.53bc
	40	4.64±0.30b	4.83±0.58b	5.56±1.09abc
	50	7.03±0.38a	6.34±.53a	6.20±0.45ab
	60	6.91±0.25a	6.42±0.52a	6.66±0.21a
SS (mm)	20	12.33±3.48b	12.67±3.18b	14.11±2.14b
	30	14.78±2.22b	12.78±9.22b	16.67±4.63a
	40	16.89±3.66a	15.22±7.50a	19.44±3.37a
	50	21.78±2.50a	24.22±4.17a	22.33±6.77a
	60	21.33±1.15a	24.56±1.26a	23.33±0.58a
YP (g)	20	0.74±0.10b	0.78±0.18c	0.75±0.10b
	30	0.67±0.09b	0.69±0.08c	0.92±0.13b
	40	0.91±0.18b	0.97±0.17bc	1.21±0.09a
	50	1.22±0.10a	1.14±0.22ab	1.25±0.24a
	60	1.28±0.18a	1.32±0.17a	1.27±0.07a

PB：一次分枝数；SP：单株角果数；LS：角果长度；SS：角果粒数；YP：单株产量。不同小写字母表示在 0.05 水平存在显著差异。下同
PB: Number of primary branches; SP: Number of siliques per plant; LS: Lengths per silique; SS: Seeds per silique; YP: Yield per plant. Different lowercase letters indicate significant differences at the 0.05 level. The same as below

表 5 不同冬性白菜型油菜春化率、表型特征之间的相关性

Table 5 Correlation between vernalization rate and phenotypic traits of *B. rapa*

性状 Trait	春化率 V	初花期株高 FPH	成熟期株高 MPH	一次分枝数 PB	单株角果数 SP	角果长度 LS	角果粒数 SS	单株产量 YP
春化率 V	1							
初花期株高 FPH	0.947**	1						
成熟期株高 MPH	0.985**	0.978**	1					
一次分枝数 PB	0.841**	0.862**	0.847**	1				
单株角果数 SP	0.876**	0.837**	0.854**	0.915**	1			
角果长度 LS	0.839**	0.798**	0.820**	0.867**	0.974**	1		
角果粒数 SS	0.881**	0.854**	0.877**	0.874**	0.972**	0.978**	1	
单株产量 YP	0.893**	0.858**	0.882**	0.870**	0.982**	0.979**	0.982**	1

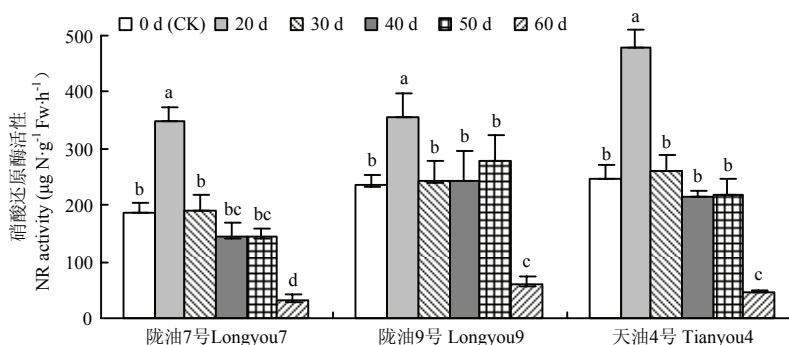
V：春化率。**：在 0.01 水平（双侧）差异极显著；*：在 0.05 水平（双侧）差异显著。下同
V: Vernalize rate. **: Significantly correlated at 0.01 level (both sides); *: Significantly correlated at 0.05 level (both sides). The same as below

陇油 7 号、陇油 9 号和天油 4 号 NR 活性显著升高, 相比对照分别增加 86.48%、51.98%、95.02%; 之后随低温春化时间延长 (30—50 d), 各品种 NR 活性明显下降, 并与对照始终保持在同一水平; 春化时间增至 60 d 时, 各品种 NR 活性相比对照均显著降低。

2.6 春化处理对白菜型冬油菜萌动种子抗氧化酶活性的影响

SOD 可以清除植物体内积累的 $O_2^{\cdot-}$, 与 POD、CAT 共同作用生成 H_2O , 减轻逆境对植物的伤害。随低温

春化时间的延长, 陇油 7 号、陇油 9 号、天油 4 号 SOD 活性呈先逐渐升高后降低的趋势 (图 3-a); 春化处理 0 d (CK) 时, 供试品种 SOD 均处于较低水平, 春化处理 40 d 时, 各品种 SOD 活性达到最大值, 与对照相比, 分别增加 53.6%、52.1%和 41.8%, 强冬性品种增加幅度高于冬性品种, 说明强冬性品种对低温春化处理的耐受性更强; 春化处理至 60 d 时, 天油 4 号 SOD 活性较陇油 7 号、陇油 9 号最低, 春化处理时间过长导致天油 4 号 $O_2^{\cdot-}$ 积累, 萌动种子受害。



不同小写字母表示处理在 0.05 水平差异显著。下同
Different letters indicate significant differences at $P < 0.05$. The same as below

图 2 春化处理对白菜型冬油菜萌动种子硝酸还原酶活性的影响

Fig. 2 Effects of low temperature vernalization on nitrate reductase activity of *B. rapa*

随低温春化时间的延长, 陇油 7 号、陇油 9 号、天油 4 号 POD 酶活性呈先逐渐增加后降低的趋势 (图 3-b); 春化处理 0 d (CK) 时, 各品种 POD 均处于较低水平, 春化处理 40 d 时 POD 活性达到最大值, 相比对照分别增加 110.02%、78.29%和 100.2%, 达显著水平 ($P < 0.05$), 春化处理 50—60 d, 各品种 POD 酶活性下降趋势明显。POD 活性与 SOD 活性变化一致。

随春化时间的增加, 各白菜型油菜 CAT 活性随春化时间增加而逐渐下降 (图 3-c); 在春化处理 40 d 时稍有波动, 但整体呈下降趋势, 与对照相比, 达显著水平 ($P < 0.05$)。MDA 含量高低可反映细胞膜脂过氧化水平和膜受伤害的程度^[21]。随低温春化时间的增加, 各白菜型冬油菜 MDA 含量逐渐升高, 春化处理后期稍有下降, 但相比对照均增加显著 (图 3-d); 陇油 7 号 MDA 含量在春化处理 50 d 达到最大, 相比对照增加 52.12%, 陇油 9 号和天油 4 号均在春化处理 40 d 达到最大值, 相比对照分别增加 81.98%和

173.93%, 达显著水平 ($P < 0.05$), MDA 含量增量陇油 7 号 < 陇油 9 号 < 天油 4 号, 说明天油 4 号对低温春化处理更敏感。

2.7 低温春化处理对白菜型冬油菜萌发幼苗渗透调节物质及质膜透性的影响

低温春化过程中, 随春化时间的增加, 白菜型冬油菜各品种 SP、SS 含量呈先增加后降低的趋势 (图 4-a)。陇油 7 号和陇油 9 号 SP 含量在春化处理 30 d 达到峰值, 较对照分别增加 24.65%和 35.92%, 春化处理中期 SP 含量达到相对平衡的状态, 60 d SP 含量下降; 天油 4 号在春化处理 20 d 达到峰值, 较对照增加 13.34%, 40—60 d 呈下降趋势。

陇油 7 号萌动种子 SS 含量在春化处理 30 d 时达到峰值, 之后呈波动变化 (图 4-b), 与对照相比, 各处理时间 SS 含量升高, 达显著水平 ($P < 0.05$); 陇油 9 号 SS 含量在春化处理 20 d 达到最大值, 天油 4 号 SS 含量在春化处理 30 d 时达到最大, 40—60 d 时 SS 含量下降显著。

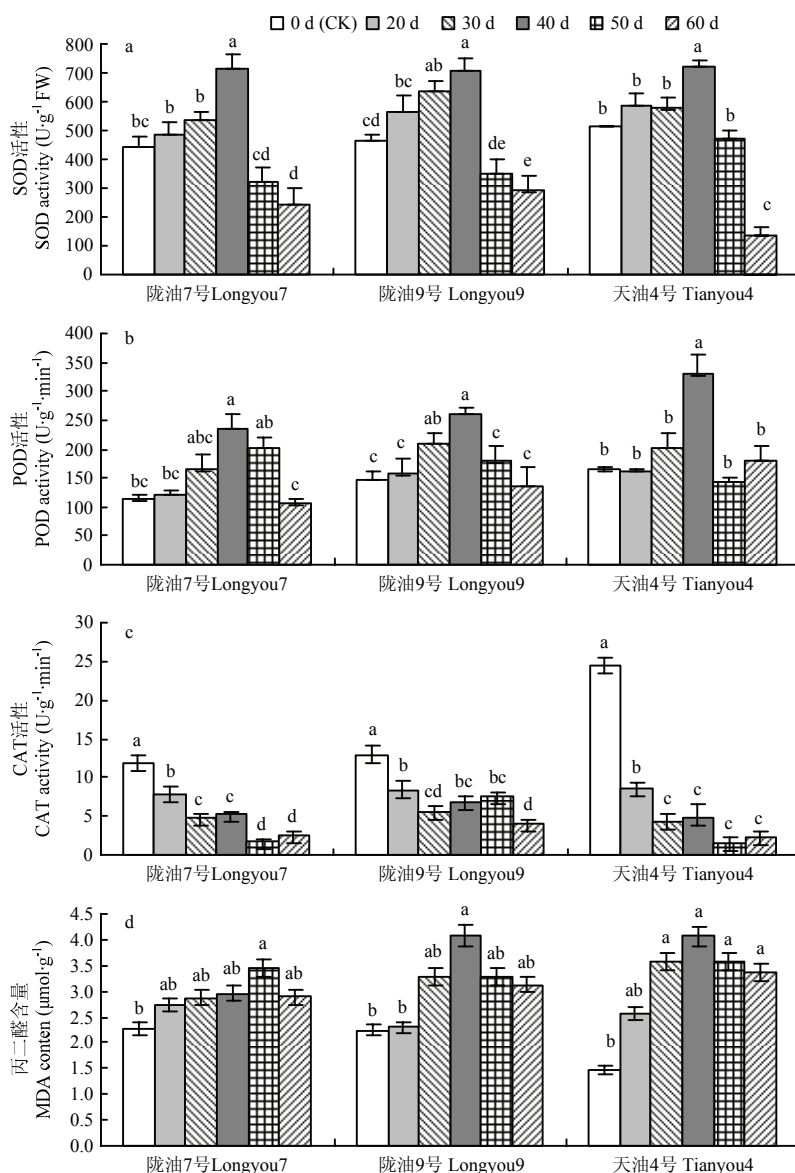


图3 春化处理对白菜型冬油菜萌动种子抗氧化酶活性的影响

Fig. 3 Effect of low temperature vernalization on antioxidant enzyme activity of *B. rapa*

2.8 低温春化处理对白菜型冬油菜萌发种子植物激素的影响

随春化时间的增加,白菜型冬油菜不同感温品种 GA_3 含量的变化趋势不同;低温春化处理后,与对照相比,陇油7号、陇油9号萌动种子中 GA_3 含量明显下降;而天油4号萌动种子在春化处理20—30 d后 GA_3 含量明显升高,30 d时相比对照增加14.51%;随后萌动种子中 GA_3 含量有所下降(图5-a)。

低温春化处理白菜型冬油菜萌动种子后,与对照相比,不同感温品种的 IAA 含量均有所增加。陇油7

号春化处理后 IAA 含量相比对照增量基本一致;陇油9号 and 天油4号 IAA 含量呈逐渐升高后稍有下降的趋势,在春化50 d时 IAA 增幅最大,分别增加39.9%和197.0%(图5-b)。

随低温春化时间的增加,白菜型冬油菜各品种萌动种子中 ABA 含量呈先增加后降低的趋势,与对照相比,陇油7号的 ABA 含量在春化20 d达到最大,增加94.23%,之后逐渐下降;陇油9号、天油4号在春化40 d时 ABA 含量达到最大,分别增加34.87%和61.24%,之后迅速下降至对照水平(图5-c)。

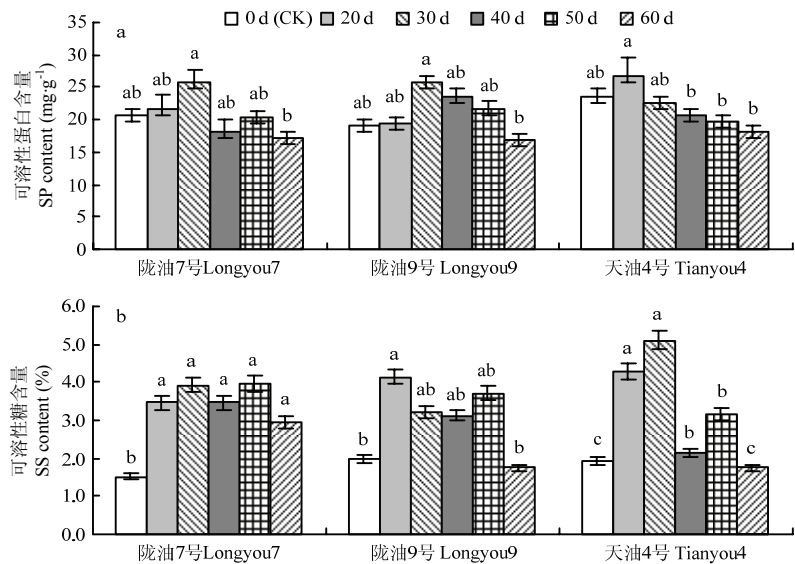


图 4 低温春化处理对白菜型冬油菜萌动种子渗透调节物质及质膜透性的影响

Fig. 4 Effects of low temperature vernalization on osmotic adjustment substances and plasma membrane permeability of *B. rapa*

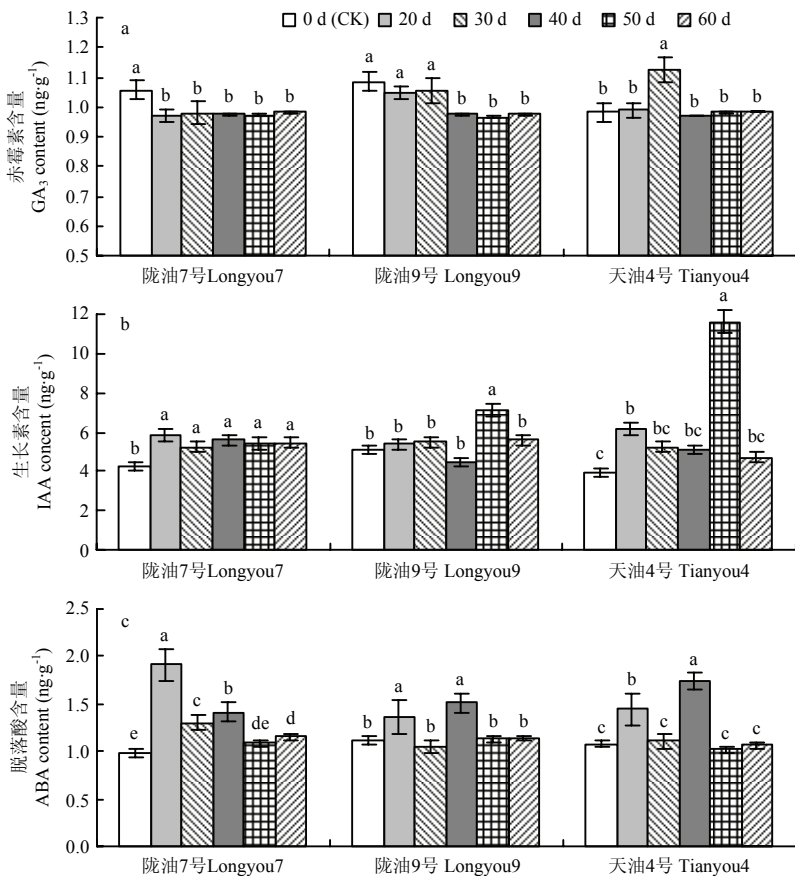


图 5 低温春化处理对白菜型冬油菜萌动种子植物激素的影响

Fig. 5 Effects of low temperature vernalization on plant hormones of *B. rapa*

2.9 生理生化指标与春化率的相关性分析

采用相关分析计算各生理指标(NR、SOD、POD、CAT、MDA、SP、SS、GA₃、IAA、ABA)与春化率

的相关系数(表6),春化率与CAT呈极显著负相关($P<0.01$),与MDA呈极显著正相关($P<0.01$)。NR与SOD显著正相关($P<0.05$),与SP呈极显著

表6 不同冬性白菜型油菜春化率、生理指标之间的相关性
Table 6 Correlation between vernalization rate and physiological indexes of *B. rapa*

	春化率 V	NR	SOD	POD	CAT	MDA	SP	SS	GA ₃	IAA	ABA
春化率 V	1										
NR	-0.192	1									
SOD	-0.194	0.485*	1								
POD	0.379	-0.031	0.536*	1							
CAT	-0.698**	0.403	0.231	-0.224	1						
MDA	0.808**	-0.216	0.093	0.641**	-0.764**	1					
SP	-0.150	0.604**	0.411	0.132	0.258	-0.041	1				
SS	0.272	0.441	0.159	0.044	-0.373	0.248	0.337	1			
GA ₃	0.108	-0.059	-0.011	-0.024	-0.277	0.001	0.474*	0.246	1		
IAA	0.451	0.057	-0.157	-0.173	-0.341	0.294	-0.057	0.191	-0.011	1	
ABA	-0.028	0.306	0.524*	0.388	-0.101	0.225	0.103	0.085	0.032	-0.322	1

正相关;SOD与POD、ABA呈显著正相关,POD与MDA呈极显著正相关,CAT与MDA呈极显著负相关,SP与GA₃呈显著正相关。

3 讨论

3.1 白菜型冬油菜萌动种子低温春化的表型特征

成花过程是植物发育的重要环节,是繁衍后代群体、维持种群稳定的重要生存策略。多数温带植物都需感受一定时间的低温,才可完成茎尖分生组织花芽的分化转化,形成花芽原基实现开花结实的过程,称为春化现象。一般而言,植物低温春化对温度的敏感期是种子萌动至幼苗发育的某一时期。依据低温春化作用敏感时期,可将春化作用分为萌动种子春化型和绿体春化型^[22]。萌动种子春化型植物在种子萌动期即可感受低温,完成春化作用,若需要人工春化处理时,即可很方便的处理大量种子材料,这对具有感温特性,特别是强冬性作物开展繁育加代、缩短育种周期非常有效。中国北方白菜型冬油菜属于强冬性作物类型,本研究以3个不同感温品种为材料,探讨了萌动种子感受低温春化的生理过程,及春化后植株表型发育特性,结果表明,白菜型冬油菜种子萌动期可以感受低温春化作用,依据冬性强弱,通过春化作用所需的低温时间不同,强冬性陇油7号、陇油9号、冬性品种天油4号完全通过(春化率>95%)春化需要时

间分别为76.9、54.0和39.4 d。随春化处理时间的增加,陇油7号、天油4号、陇油9号初花株高、成熟期株高、一次分枝数、单株角果数、角果长度、角果粒数、单株产量逐渐增加,各指标与春化率极显著相关,且各表型之间也极显著相关,表明春化时长对株型、结实等表型有较大影响,这与杨国浪等的研究结果一致^[23]。

3.2 白菜型冬油菜萌动种子低温春化的生理生化特征

硝酸还原酶是一个对温度敏感的诱导酶^[24]。研究表明低温诱导可使植物体内NR酶活性升高,不同感温性白菜型冬油菜在春化处理过程中NR活性呈先升高后逐渐下降趋势,这与以玉米为材料的研究结果一致^[25]。逆境下植物大量积累活性氧等自由基,加剧膜脂过氧化从而导致膜系统受损。抗氧化酶系可有效清除这类自由基,改善胞内生理状态,提升植物对逆境的适应能力。本研究中白菜型冬油菜萌动种子低温春化处理初期SOD、POD活性均有显著提高,这很可能是种子对春化低温做出的应激反应;同时,种子内MDA含量呈升高的趋势,表明在低温逆境下种子胞内氧自由基产生量,超过抗氧化酶的清除能力,积累活性氧等自由基氧化攻击膜脂等还原物质,其产物MDA在胞内积累,导致膜系统受损。低温春化40 d时,SOD和POD活性出现峰值,之后酶活性均有所降低,可能是由于在春化过程中,低温明显抑制了萌

动种子代谢活动, 其胞内 SOD 和 POD 等抗氧化酶系活性随之下降, 这与闫利恒等^[26]的研究一致。在低温春化期间, CAT 活性呈逐渐降低的趋势, 这与 KAR 等^[27]、李琦瑶等^[28]研究结果吻合。

渗透调节物质能增加细胞质浓度, 降低渗透势, 维持细胞膨压, 有利于保持水分和细胞各种生理过程的正常进行^[29]。SP、SS 等物质在稳定细胞内生物大分子结构等方面具有重要作用。本研究结果表明, 在春化过程中 SP 和 SS 含量呈先升高后降低的趋势, 处理初期 (20—30 d), 其萌动种子 SP 和 SS 含量比对照明显升高; 春化处理中期 (40—60 d), 其含量明显下降; 表明长时间的低温春化使萌动种子渗透调节能力减弱; 与菜用豌豆和花生的研究结果一致^[30-31]。

激素是植物通过次生代谢途径产生的, 并能从产生部位转运至作用部位, 在低浓度下就具有明显生物学效应的内源微量物质。GA₃ 是最早被认为是植物春化激素, 在低温条件下 GA₃、ABA 等激素含量增加^[32]。冬油菜萌动种子低温春化处理后, 内源激素水平发生显著变化, 随春化时间延长, 陇油 7 号和陇油 9 号 GA₃ 含量呈下降趋势; 春化 30 d, 天油 4 号 GA₃ 含量显著增加, 其他处理 GA₃ 含量与对照在同一水平。IAA 含量略微升高, 但变化不显著; ABA 含量升高, 且强冬性陇油 7 号 ABA 含量明显高于陇油 9 号和天油 4 号, 这与周碧燕等^[33]和王兴等^[34]研究结果基本一致。ABA 被认为是一种逆境激素, 在春化处理过程中, 萌动种子 ABA 含量变化幅度较大, 这可能与 ABA 在抵御冷胁迫方面发挥的作用有关。GA₃ 被认为在在冬性植物春化过程中发挥正调控作用, 本研究结果显示, 冬油菜萌动种子春化过程中 GA₃ 含量明显下降, 表明 GA₃ 在萌动种子春化过程中可能并未发挥调控作用, 萌动种子春化途径是否有别于绿体春化途径, 值得进一步研究。

4 结论

白菜型冬油菜萌动种子可感受环境低温完成春化作用, 冬性越强, 完成春化所需的低温 (4℃) 时间越长。陇油 7 号萌动种子完成春化 (春化率>95%) 需低温处理 76.9 d, 陇油 9 号、天油 4 号分别为 54.0 和 39.4 d。低温春化过程中, 白菜型冬油菜萌动种子生理状态变化与其春化程度密切相关, 并显著影响其后植株生长发育与结实性能。低温春化处理萌动种子可用于白菜型冬油菜的加代繁育等育种实践工作。

References

- [1] 张腾国, 李瑶, 刁志宏, 史中飞, 王娟, 郑晟. 白菜型油菜 *RbohC* 和 *RbohF* 基因克隆与表达分析. 西北植物学报, 2018, 38(10): 7-16. ZHANG T G, LI Y, DIAO Z H, SHI Z F, WANG J, ZHENG S. Cloning and expression analysis of *RbohC* and *RbohF* genes in *Brassica rapa* L.. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, 38(10): 7-16. (in Chinese)
- [2] 赵彩霞, 孙万仓, 武军艳. 北方白菜型冬油菜杂种优势分析. 西北农业学报, 2013, 22(2): 76-84. ZHAO C X, SUN W C, WU J Y. Analysis of heterosis of winter *Brassica rapa* in Gansu Province, Northern China. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2013, 22(2): 76-84. (in Chinese)
- [3] 宋杨, 窦连登, 张红军. 高等植物成花诱导调控的分子和遗传机制. 植物生理学报, 2014, 50(10): 1459-1468. SONG Y, DOU L D, ZHANG H J. Molecular and genetic mechanisms of control of floral induction in higher plants. *Plant Physiology Journal*, 2014, 50(10): 1459-1468. (in Chinese)
- [4] 于锐芳, 苏同兵, 于拴仓, 张凤兰, 余阳俊, 张德双, 赵岫云, 汪维红, 卢桂香. 种芽春化和绿体春化对大白菜现蕾及开花时间的影响. 中国蔬菜, 2016(5): 27-32. YU R F, SU T B, YU S C, ZHANG F L, YU Y J, ZHANG D S, ZHAO X Y, WANG W H, LU G X. Effects of plumule-vernalization and seedling-vernalization on bolting and flowering times of different Chinese cabbage varieties. *China Vegetables*, 2016(5): 27-32. (in Chinese)
- [5] 赵华, 方光华. 甘蓝型冬油菜人工春化技术的利用. 上海农业科技, 1992(5): 19+18. ZHAO H, FANG G H. Utilization of artificial vernalization techniques of *Brassica napus* L.. *Shanghai Agricultural Science and Technology*, 1992(5): 19+18. (in Chinese)
- [6] 孙超才, 方光华, 赵华, 王伟荣. 甘蓝型油菜(*Brassica napus* L.)的春化作用及其应用. 上海农业学报, 1996(2): 5-9. SUN C C, FANG G H, ZHAO H, WANG W R. Vernalization and application of *Brassica napus* L.. *Acta Agriculturae Shanghai*, 1996(2): 5-9. (in Chinese)
- [7] 孔小平. 大白菜春化特性及其生理生化指标的研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2007. KONG X P. The vernalization of Chinese cabbage and its biochemical-physiology [D]. Yangling: Northwest A&F University, 2007. (in Chinese)
- [8] XU S J, CHONG K. Remembering winter through vernalisation. *Nature Plants*, 2018, 4(12): 997-1009.
- [9] 杨德光, 孙玉珺, IRFAN Ali Raza, 刘昕萌, 吕金莹, 蔚菊萍, 宫磊,

- 刘哲, 白冰. 低温胁迫对玉米发芽及幼苗生理特性的影响. 东北农业大学学报, 2018, 49(5): 4-11.
- YANG D G, SUN Y X, IRFAN A R, LIU X M, LV J Y, YU J P, GONG L, LIU Z, BAI B. Effects of low temperature stress on germination and physiological of maize seedling. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2018, 49(5): 4-11. (in Chinese)
- [10] 张旭. 春化过程对甘蓝型油菜甲基化水平及蛋白质影响的分析[D]. 郑州: 郑州大学, 2013.
- ZHANG X. Analysis of the vernalization process effect on DNA methylation and protein level in *Brassica napus* L. [D]. Zhengzhou: Zhengzhou University, 2013. (in Chinese)
- [11] 赵凯. 早播条件下低温处理小麦萌动种子对生育期及产量的影响[D]. 雅安: 四川农业大学, 2017.
- ZHAO K. Effect of low temperature treated wheat germinating seeds on growth period and yield under early sowing condition [D]. Yaan: Sichuan Agricultural University, 2017. (in Chinese)
- [12] 蒋欣梅, 于锡宏. 低温处理青花菜萌动种子对花芽分化的促进作用. 植物生理与分子生物学学报, 2004(4): 421-427.
- JIANG X M, YU X H. Stimulatory effects of low temperature treatment of germinating seeds on flowerbud differentiation in Broccoli. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2004(4): 421-427. (in Chinese)
- [13] TURAN O, EKMEKCI Y. Activities of photosystem II and antioxidant enzymes in chickpea (*Cicer arietinum* L.) cultivars exposed to chilling temperatures. *Acta Physiologia Plant*, 2011, 33: 67-78.
- [14] 李彦奇, 姚正培, 张桦, 代培红. 低温胁迫对三种早春短命植物生理生化指标的影响. 新疆农业科学, 2012, 49(9): 1608-1615.
- LI Y Q, YAO Z P, ZHANG H, DAI P H. Effects of low temperature stress on physiological-biochemical indexes of three early spring ephemeral plants. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 2012, 49(9): 1608-1615. (in Chinese)
- [15] 陈奇, 袁金海, 孙万仓, 刘自刚, 赵新旺, 方彦, 武军艳, 李学才, 曾秀存, 米超, 蒲媛媛, 马骊, 赵艳宁, 方园, 许耀照. 低温胁迫下白菜型冬油菜与春油菜叶片光合特性及内源激素变化比较. 中国油料作物学报, 2017, 39(1): 37-46.
- CHEN Q, YUAN J H, SUN W C, LIU Z G, ZHAO X W, FANG Y, WU J Y, LI X C, ZENG X C, MI C, PU Y Y, MA L, ZHAO Y N, FANG Y, XU Y Z. Leaf photo synthetics and endogenous hormones of spring and winter Rape (*Brassica rapa* L.) under low temperature. *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2017, 39(1): 37-46. (in Chinese)
- [16] 杨刚, 孙万仓, 王丽萍, 曾秀存, 刘自刚, 李学才, 方彦, 武军艳, 王凯音, 侯献飞, 钱武, 马骊, 刘海卿. 白菜型油菜春化基因 *BrFLC* 序列变异分析. 中国油料作物学报, 2015, 37(2): 167-172.
- YANG G, SUN W C, WANG L P, ZENG X C, LIU Z G, LI X C, FANG Y, WU J Y, WANG K Y, HOU X F, QIAN W, MA L, LIU H Q. Sequence variation of vernalization gene *BrFLC* in turnip rapes (*Brassica rapa* L.). *Chinese Journal of Oil Crop Sciences*, 2015, 37(2): 167-172. (in Chinese)
- [17] 杨宁宁. 白菜型冬油菜抗寒机理与选择指标体系研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2014.
- YANG N N. Study on cold resistance mechanism and selection index evaluation system of winter turnip rape (*Brassica napus* L.) [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2014. (in Chinese)
- [18] 邹琦. 植物生理学实验指导. 北京: 中国农业出版社, 2003: 23 - 27.
- ZOU Q. *Plant Physiology Experiment Guide*. Beijing: China Agriculture Press, 2003: 23-27. (in Chinese)
- [19] 郭建恒, 张航航, 黎莎莎, 孟庆艳, 张吉忠. LC-MS 测定大花罗布麻中植物激素的方法学研究. 西南民族大学学报(自然科学版), 2017(6): 593-598.
- GUO J H, ZHANG H H, LI S S, MENG Q Y, ZHANG J Z. LC-MS determination of plant hormones in *Poa cynosuroides*. *Journal of Southwest Minzu University (Natural Science Edition)*, 2017(6): 593-598. (in Chinese)
- [20] 陈康, 刘娟, 周修腾, 纪瑞锋, 童宇茹, 陈童, 袁媛. UPLC-MS/MS 测定人参花中 5 种内源植物激素含量. 中国现代中药, 2018, 20(6): 77-82.
- CHEN K, LIU J, ZHOU X T, JI R F, TONG Y R, CHEN T, YUAN Y. Determination of various endogenous hormones in flower buds of panax ginseng by UPLC-MS/MS. *Modern Chinese Medicine*, 2018, 20(6): 77-82. (in Chinese)
- [21] ESIM N, TIRYAKI D, KARADAGOGU O, ATICI O. Toxic effects of boron on growth and antioxidant system parameters of maize (*Zea mays* L.) roots. *Toxicology and Industrial Health*, 2013, 29(9): 800-805.
- [22] 胡巍, 侯喜林, 史公军. 植物春化特性及春化作用机理. 物学报, 2004, 21(1): 26-36.
- HU W, HOU X L, SHI G J. Vernalization characteristics and mechanism of plant vernalization. *Chinese Bulletin of Botany*, 2004, 21(1): 26-36. (in Chinese)
- [23] 杨国浪, 张小强, 徐长虹, 拉巴仓决. 油菜年河 18 号经济性状与产量的相关性分析. 浙江农业科学, 2019, 60(2): 186-188.
- YANG G L, ZHANG X Q, XU C H, LA B C J. Correlation analysis between economic characteristics and yield of rape Nianhe 18. *Journal of Zhejiang Agricultural Sciences*, 2019, 60(2): 186-188. (in Chinese)

- Chinese)
- [24] 田华, 段美洋, 王兰. 植物硝酸还原酶功能的研究进展. 中国农学通报, 2009, 25(10): 96-99.
- TIAN H, DUAN M Y, WANG L. Research progress of nitrate reductase function in plants. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2009, 25(10): 96-99. (in Chinese)
- [25] 龚士琛. 玉米幼苗硝酸还原酶活性受低温的影响. 玉米科学, 2003, 11(2): 73-74.
- GONG S Z. The influence of on nitric reductase active in maize seedling stage in low temperature. *Journal of Maize Sciences*, 2003, 11(2): 73-74. (in Chinese)
- [26] 闫利恒, 代海芳, 贺杰. 小麦春化脱春化、抗寒处理后 POD 活性变化的研究. 中国农学通报, 2014, 30(9): 99-104.
- YAN L H, DAI H F, HE J. The research on POD isozyme activity change of wheat after treatment of vernalization devernization or cold acclimation. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2014, 30(9): 99-104. (in Chinese)
- [27] KAR R K, CHOUDHURI M A. Possible mechanisms of lighter induced chlorophyll degradation in senescing leaves of *Hydrilla verticillata*. *Physiologia Plantarum*, 1987, 70(4): 729-734.
- [28] 李琦瑶, 王树声, 周培禄, 刘光亮, 曾文龙, 周道金, 郑璇, 陈爱国. 低温胁迫对烟苗叶形及生理特性的影响. 中国烟草科学, 2018, 39(1): 17-23
- LI Q Y, WANG S S, ZHOU P L, LIU G L, ZENG W L, ZHOU D J, ZHENG X, CHEN A G. Effects of low temperature stress on leaf shape and physiological characteristics in tobacco seedlings. *Chinese Tobacco Science*, 2018, 39(1): 17-23. (in Chinese)
- [29] 黄伟超, 范宇博, 王泳超. 低温胁迫对玉米幼苗抗氧化系统及渗透调节物质的影响. 中国农学通报, 2018, 34(24): 6-12.
- HUANG W C, FAN Y B, WANG Y C. Low temperature stress and maize seedlings: Effect on antioxidant enzyme system and osmotic regulation. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2018, 34(24): 6-12. (in Chinese)
- [30] 于龙龙, 袁星星, 邵奇, 陈新, 崔晓燕, 王学军. 不同春化时间对菜用豌豆幼苗保护酶活性及可溶性蛋白含量的影响. 福建农业学报, 2016, 31(5): 460-464.
- YU L L, YUAN X, SHAO Q, CHEN X, CUI X Y, WANG X J. Effects of vernalization duration on activity of protective enzyme and content of soluble protein in leaves of peas. *Fujian Journal of Agricultural Sciences*, 2016, 31(5): 460-464. (in Chinese)
- [31] 常博文, 钟鹏, 刘杰, 唐中华, 高亚冰, 于洪久, 郭炜. 低温胁迫和赤霉素对花生种子萌发和幼苗生理响应的影响. 作物学报, 2019, 45(1): 118-130.
- CHANG B W, ZHONG P, LIU J, TANG Z H, GAO Y B, YU H J, GUO W. Effects of low temperature stress and gibberellin on seed germination and seedling physiological responses in peanut seedlings. *Acta Agronomica Sinica*, 2019, 45(1): 118-130. (in Chinese)
- [32] LI C Y, XU W, LIU L W, YANG J, ZHU X K, GUO W S. Changes of endogenous hormone contents and antioxidative enzyme activities in wheat leaves under low temperature stress at jointing stage. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2015, 26(7): 2015-2022.
- [33] 周碧燕, 李宇彬, 陈杰忠, 季作梁, 胡志群. 低温胁迫和喷施 ABA 对荔枝内源激素和成花的影响. 园艺学报, 2002, 29(6): 577-578.
- ZHOU B Y, LI Y B, CHEN J Z, JI Z L, HU Z Q. Effects of low temperature stress and ABA on flower formation and endogenous hormone of litchi. *Acta Horticulturae Sinica*, 2002, 29(6): 577-578. (in Chinese)
- [34] 王兴, 于晶, 杨阳, 苍晶, 李卓夫. 低温条件下不同抗寒性冬小麦内源激素的变化. 麦类作物学报, 2009, 29(5): 827-831.
- WANG X, YU J, YANG Y, CANG J, LI Z F. Changes of endogenous hormones of winter wheat varieties with different cold-resistances under low temperature. *Journal of Triticeae Crops*, 2009, 29(5): 827-831. (in Chinese)

(责任编辑 李莉)