

Research Progress on the Mechanism of Alfalfa Cold Resistance During Overwintering Period

Wu Jiabin^{1,2,*}, Miao Shu², Zhang Ruiqiang², Miao Henglu², Wang Sen¹

¹School of Life Sciences, Inner Mongolia University, Hohhot, China

²Institute of Water Resources for Pastoral Area, MWR, Hohhot, China

Email address:

mkswjb@163.com (Wu Jiabin), miaoshu@vip.sina.com (Miao Shu), 764040433@qq.com (Zhang Ruiqiang), 1143889464@qq.com (Miao Henglu), 2998222713@qq.com (Wang Sen)

To cite this article:

Wu Jiabin, Miao Shu, Zhang Ruiqiang, Miao Henglu, Wang Sen. Research Progress on the Mechanism of Alfalfa Cold Resistance During Overwintering Period. *Agriculture, Forestry and Fisheries*. Vol. 4, No. 6, 2015, pp. 300-304. doi: 10.11648/j.aff.20150406.21

Abstract: Understanding and research on the mechanism of alfalfa cold resistance has become one of the hot spots in grassland and pasture accompany the rapid development of the scale of feeding grassland construction. This paper expounds the origin of damage to the alfalfa caused by low temperature stress in winter, and summarizes the physiological and biochemical changes of alfalfa and its cold resistance, and discusses the countermeasures to improve the cold resistance of Alfalfa from three aspects: variety selection and cold resistance breeding, cultivation and management, genetic engineering. The prospect of future research on improving cold resistance of alfalfa was discussed.

Keywords: Alfalfa, Cold Resistance, Mechanism, Research Progress

紫花苜蓿越冬期抗寒机理研究进展

邬佳宾^{1,2,*}, 苗澍², 张瑞强², 苗恒录², 王森¹

¹生命科学学院, 内蒙古大学, 内蒙古, 呼和浩特, 中国

²灌溉与排水技术研究室, 水利部牧区水利科学研究所, 内蒙古, 呼和浩特, 中国

邮箱

mkswjb@163.com (邬佳宾), miaoshu@vip.sina.com (苗澍), 764040433@qq.com (张瑞强), 1143889464@qq.com (苗恒录), 2998222713@qq.com (王森)

摘要: 伴随着饲草地建设规模的迅猛发展, 认识和研究紫花苜蓿越冬期抗寒机理, 已经成为草原牧区研究热点之一。阐述越冬期低温胁迫对苜蓿造成损害的成因, 总结和归纳低温胁迫下苜蓿生理生化变化及其抗寒性能力, 从品种选择和抗寒育种、栽培管理综合技术、基因工程三个方面探讨了增强苜蓿抗寒能力的措施, 并对提高苜蓿抗寒性研究进行了展望。

关键词: 紫花苜蓿, 抗寒性, 机理, 研究进展

1. 引言

紫花苜蓿 (*Medicago sativa* L) 作为一种多年生豆科优质牧草, 因其具有适应性好、品质良好、抗逆性好、产量高等特点, 在畜牧业生产中占据了重要的地位。多年

生牧草越冬期低温造成的冻害是生产上的一大威胁, 不仅影响苜蓿草地的持续高效利用, 而且限制了栽培区域的发展。近年来, 气候异常变化加剧, 局部地区冻旱灾害呈多发态势, 在中国北方草原牧区表现的尤为突出。中国内蒙古自治区提出到2020年发展1000万亩节灌饲草地, 新疆、

西藏也提出发展目标。伴随着饲草地建设规模的迅猛发展, 认识和研究紫花苜蓿越冬期抗寒机理, 已经成为草原牧区研究热点之一。

2. 越冬期低温胁迫与抗寒性

温度是限制植物地理分布的重要因素, 适宜的温度是决定植物能否生存的必要条件。紫花苜蓿作为重要的冷季型牧草, 广泛分布于中国北方及南北气候过渡区, 越冬期的低温胁迫是影响其安全越冬的主要环境因素[1-3]。

低温胁迫造成的寒害又可以分为冷害与冻害。冷害是0℃以上的低温对植物造成的危害, 是直接由于低温造成的损害, 以植物细胞膜损害为主。细胞膜是植物与外界环境联系的界面, 是细胞乃至植物赖以生存的基础。植物遭受冷害后出现各种代谢变化, 当膜脂发生降解时, 就可能出现组织受害甚至植株死亡。冻害是指温度低于0℃, 会引起植物体内水分结冰, 冰晶体会破坏细胞质膜和液泡膜, 严重影响细胞正常代谢, 造成植株损伤或死亡。研究表明, 冻害造成的植物伤害和死亡, 大部分是由于细胞间隙结冰所致[4-6]。

在一定的低温胁迫范围内, 多年生植物形成了适应环境胁迫的生理抗性, 通过自身的变异和自然选择, 获得的一种抗寒性。这种抗寒性在生长季最小, 晚秋通过抗寒锻炼逐渐提高, 冬季最高, 春天气温回升后又逐渐消失。苜蓿抗寒性的强弱与诸多因素有关, 在植物自身方面, 品种、遗传、叶片形态、根系类型、发育状况等都与抗寒性密切相关; 同时种植及田间管理、土壤温度水分状况、雪被、倒春寒、坡向、光照等外部环境因素, 也对苜蓿越冬期抗寒性起着关键作用[7-15]。所以从不同角度入手, 综合多方面因素研究抗寒性也是未来的研究方向之一[16]。

3. 苜蓿生理生化变化与其抗寒性

苜蓿作为一种抗寒性较强的植物品种, 当受到低温胁迫时, 其酶活性、渗透调节物质、植物激素等生理生化指标都会发生明显变化。

3.1. 保护性酶与抗寒性

苜蓿收到低温胁迫时细胞会产生和积累大量生物氧自由基, 这些物质的过度累积会损伤膜系统, 最终导致细胞功能的丧失甚至植株死亡。苜蓿体内保护酶系统通过清除活性氧和自由基来增强其抗性和免于逆境伤害。过氧化物酶、超氧化物歧化酶、过氧化氢酶是苜蓿体内重要的三种保护酶, 它们能消除生物氧自由基造成的伤害, 维持细胞膜稳定。酶活性的大小可反映出苜蓿抗寒性的强弱。

3.1.1. 过氧化物酶

过氧化物酶 (Peroxidase, 简称POD) 广泛存在与生物体内, 可将生物体内有害过氧化物转化为无害氧化物。其活性程度及增幅大小直接关系到植物细胞的损伤程度, 因此可用其确定植物抗逆性的强弱。通常抗寒性强的品种过氧化物酶活性高, 对环境反应快, 抗冻能力强[17]。研

究表明, 抗寒性较强的品种通过提高的POD活性来增加植物体的抗寒性, 从而减轻低温胁迫对植物体的伤害[18]; 受低温胁迫的紫花苜蓿, 其两条POD同工酶区带的活性增加[17]; 秋冬随温度的降低, 苜蓿POD同工酶谱带和活性明显增加, 有利于及时清除细胞内的有害物质, 保护生物膜不受损害[19]。

3.1.2. 超氧化物歧化酶

超氧化物歧化酶 (Superoxide dismutase, 简称SOD) 是植物抗氧化系统的第一道防线, 是酶促清除系统的核心酶。逆境中的许多植物, 其体内SOD的活性都发生了变化[20], 当然苜蓿也不例外。罗新义等在对肇东苜蓿的研究中发现, 低温胁迫诱发SOD酶活性上升, 当低温持续一段时间后, 活性下降但仍具有较高活性, 这可能是SOD保护酶已形成一定的耐寒机制, 使活性氧代谢处于平衡状态, 从而降低了细胞膜的破坏程度[21]。邓雪柯等研究低温胁迫下紫花苜蓿的幼苗的生理生化变化, 表明苜蓿植株可以通过提高SOD酶活性以减少低温胁迫产生的自由基的伤害[22]。可见, SOD的高活性避免了活性氧自由基的大量积累, 有利于苜蓿细胞膜的稳定, 从而提高苜蓿的抗寒性。

3.1.3. 过氧化氢酶

过氧化氢酶 (catalase, 简称CAT) 普遍存在与植物组织中, 其活性与植物的代谢强度及抗寒能力有一定关系。低温胁迫条件下, 植物体内的活性氧会加强代谢, 使得过氧化氢 (H_2O_2) 得以积累, H_2O_2 能够破坏核酸和蛋白质等大分子结构, 破坏细胞膜, 加速细胞的衰老和解体, 而CAT能够清除细胞中 H_2O_2 。研究表明, 低温处理后, 植物中的CAT活性强, 则可增强其在低温胁迫时的抗逆能力, 提高了低温存活率[23]。因此苜蓿组织中CAT活性与其抗寒性密切相关。

3.2. 渗透调节物质与抗寒性

在低温胁迫环境下, 苜蓿体内积累各种渗透调节物质, 使植株具有渗透调节的能力。植物在环境胁迫下, 通过细胞内代谢活动, 合成某些对原生质无伤害的渗透调节物质从而降低水势以平衡周围环境的胁迫。在低温胁迫下, 细胞膜透性增大使细胞内大量物质渗出, 此时苜蓿细胞内代谢加强, 合成渗透调节物质降低细胞渗透势从而减轻细胞伤害。

3.2.1. 可溶性糖

植物体受低温胁迫初期, 细胞内可溶性糖含量的增加可帮助其适应低温环境[24]。伴随环境温度下降, 苜蓿细胞内大分子物质发生水解从而增加可溶性糖, 可溶性糖含量越大苜蓿的抗寒能力越强。苜蓿根及根颈中可溶性糖的积累与其抗寒及越冬性呈显著的正相关[25]。

3.2.2. 游离脯氨酸

处于低温等逆境时, 植物体会积累数量与植物抗逆性相关的游离脯氨酸。植物体内的游离脯氨酸进行有效的渗透调节作用, 维持原生质与环境的渗透平衡, 以保持细胞内环境的相对稳定。苜蓿植株体内脯氨酸的含量增加有利

于提高其抗寒性[26], 并且随着低温胁迫时间的延长, 苜蓿体内游离脯氨酸绝对含量逐渐增加[21]。可见脯氨酸含量是一种衡量苜蓿抗寒性的重要生理生化指标。

3.2.3. 丙二醛

苜蓿在逆境中受到伤害, 伴随发生膜脂过氧化作用, 丙二醛(malondialdehyde, MDA)是这一作用的最终分解产物, 因此越冬期苜蓿根部的MDA含量能够代表膜脂过氧化的程度, 从而间接反映苜蓿抗寒能力的强弱。以内蒙古赤峰市林西县为例, 9月份气温下降, 个苜蓿品种根部积累大量的MDA, 而后由于苜蓿经过抗寒锻炼, 体内的抗寒机制逐渐启动, 低温保护物质开始增加, 从而控制了细胞内膜脂过氧化, 减小了低温对膜脂的损害, MDA含量降低; 1月份以后, 可能由于低温保护物质逐渐减少及其他抗氧化保护作用减弱, MDA含量又开始逐渐升高[27]。

3.3. 植物激素与抗寒性

低温胁迫下植物内源激素的变化与抗寒性密切相关, 这些激素包括脱落酸(Abcisic acid, ABA)、水杨酸(Salicylic acid, SA)、赤霉素(Gibberellin, GA)等。尽管存在争议, 但很多研究均表明, 植物抗寒性是不同激素协同作用的结果。低温胁迫下紫花苜蓿的试验结果表明, ABA更多的参与了苜蓿体内脯氨酸的合成、代谢与转运, SA则更多的与苜蓿体内可溶性糖等糖类物质相互促进[28]。在苜蓿、冬小麦等多种植物研究中发现, 低温可以降低GA水平, 是植株生长速度减慢以适应越冬期的低温。

3.4. 根系活力

根系是牧草重要的吸收器官和合成器官, 根系的生长状况及其活力水平直接影响牧草的品质和产量。苜蓿作为宿根牧草, 主要依赖根部的活力渡过越冬期, 所以, 苜蓿根系活力在很大程度上不仅能衡量其生长状况, 更能反映出植株抗寒性的强弱。研究表明, 宿根花卉、野牛草、玉簪等植物在低温胁迫下[29-31], 根系活力均与植物抗寒性呈显著的相关关系。可见根系活力是衡量植物抗寒性的重要指标, 并且实践中应结合更多的抗寒指标, 综合评价和判断植物抗寒性。

4. 增强苜蓿抗寒能力的措施

4.1. 适宜品种选择与抗寒育种

因地制宜的选择苜蓿品种是保证苜蓿安全越冬的首要条件, 在中国北方寒冷地区, 品种的选择应首先考虑秋眠级和抗寒性。秋眠级高的品种再生株高度高, 对应产量高, 但其抗寒能力弱, 越冬期损伤重, 反之亦然。因此根据生产目标、当地气候条件、现场调查、引种试验等多方面因素综合分析, 确定适宜品种, 才能保证苜蓿安全越冬。中国苜蓿品种来源主要有三个方面, 分别是地方品种、国外引进品种以及国内育成品种。利用田间选择、回交、杂交, 通过连续多代选择, 可以显著提高苜蓿品种的抗寒性。

科研和生产已经证明, 培育抗寒优良品种, 是减轻植物冻害的有效手段和根本途径, 对提高植物抗寒性非常重要, 也非常有潜力, 但是育种周期较长, 成本较高。

4.2. 栽培管理综合技术

常见的提高苜蓿抗寒能力的栽培管理技术有适时早播、合理刈割和冬春季田间管理。适时早播增加了苜蓿生长时间, 根颈粗, 扎根深, 有利于根系物质与养分的积累, 提高了苜蓿越冬期抗寒能力。苜蓿每年刈割2~3次, 最后一次刈割时间对苜蓿越冬影响较大, 一般应在霜冻前4~6周进行, 以便苜蓿积累足够的养分越冬。刈割留茬高度与苜蓿的越冬率成正比, 但留茬过高会影响末茬草产量, 留茬高度应该在5~10cm之间。冬春季田间管理是保证和提高苜蓿越冬率的重要措施之一, 主要内容有入冬前灌封冻水, 春季解冻后灌化冻水, 通过覆土、覆肥等措施增加保温层, 消除鼠虫病害, 喷施防冻剂等。栽培管理技术的综合应用可为苜蓿越冬创造良好的生境条件, 从而增强抗寒能力, 促进苜蓿安全越冬。

4.3. 基因工程

基因工程是以分子遗传学为理论基础, 将分子生物学和微生物学的现代方法作为手段, 将不同来源的基因按通过载体导入活性细胞中, 从而改变生物原有的遗传特性, 对生物进行改造。分子水平上提高苜蓿的抗寒性可以快速的改良现有品种, 提高其抗寒性。研究发现, 低温锻炼能够诱导和增强植物一些基因的表达, 并使多种基因表达发生改变, 国际植物抗寒基因工程主要从导入抗寒调控基因和导入抗寒功能基因两方面开展研究[32], 苜蓿也不例外。研究发现, CBF1转录激活因子是一类受低温特异诱导的反式作用因子, 能与CRT/DRE调控元件结合, 促进低温胁迫诱导基因的表达, 并激活植物体内的多种耐逆机制。徐春波等成功构建了含有AtCBF1基因的表达载体, 导入紫花苜蓿进行遗传转化, 并获得了抗寒性转化植株[33]。Brouwer[34]等将Mn-SOD基因导入紫花苜蓿, 发现转基因植株SOD活性增强, 越冬率平均提高25%, McKersie[35]等、Samis[36]等也得到了类似的研究成果。抗寒功能基因Mn-SOD的导入和表达, 直接增强了苜蓿的抗氧化能力, 细胞膜的稳定性、植株抗逆性均明显提高。苜蓿抗寒性是多种基因协同表达的结果, 同时抗寒功能基因的表达可能会抑制苜蓿其它优良特性, 因此苜蓿抗寒基因工程任重而道远。

5. 结论与展望

紫花苜蓿越冬期低温造成的冻害是生产上的一大威胁, 不仅影响苜蓿草地的持续高效利用, 而且限制了栽培区域的发展。苜蓿作为一种抗寒性较强的植物品种, 当受到低温胁迫时, 其渗透调节物质等生理生化指标都会发生明显变化, 保护性酶活性一般与苜蓿抗寒性呈正相关, 渗透调节物质中除植物受损产生的副产品外, 一般的指标值也与苜蓿抗寒性呈正相关。植物激素方面, 苜蓿抗寒性是多种激素协同作用的结果, 而根系活力则最直接的体现了

植物越冬期的活力与生长状况。提高苜蓿抗寒能力可以从品种选择与抗寒育种、栽培管理综合技术、基因工程三个方面入手,帮助苜蓿种植业安全越冬并获得优质高产。

伴随着中国农牧业产业结构不断调整和种草畜牧业的迅速发展,紫花苜蓿的种植区域不断扩大,这些区域地形复杂,气候多样,苜蓿越冬除需适应低温胁迫,还面临干旱、盐渍化等多种环境胁迫。要解决苜蓿安全越冬这一问题,就需要对其抗逆机理进行深入研究。多年来随着对苜蓿抗寒性研究的逐步深入,我们对其适应低温胁迫的机理有了一定的认识,但如何保证苜蓿安全越冬才是我们的目的所在。为了减轻冻害,有条件的地区可以通过灌水、覆土、调整种植制度等措施帮助苜蓿安全越冬。改良育种也是保证苜蓿安全生产的关键所在,在引进国外优良苜蓿品种的同时,积极培育和改良适合中国地理环境的苜蓿品种。利用传统育种技术,中国先后于育成了多种耐寒品种,但由于常规育种周期长、成本高,尚不能完全满足苜蓿生产的需要。近年来分子生物学、生物化学技术不断发展,为抗寒机理和改良育种提供了有效的技术支撑,尽管基因工程可迅速提高苜蓿的抗寒越冬能力,但是考虑到安全性、稳定性等因素,转基因苜蓿大多还停留在试验阶段,尚未进入生产应用,同时常规育种与现代育种技术还未有机结合。在未来的研究中应将多层次的方法、技术结合起来,充分关注并切实提高苜蓿的抗寒越冬能力。

致谢

本文为国家自然科学基金青年基金项目(51309165),中国水利水电科学研究院科研专项(MK2014J05)的阶段性成果之一。

参考文献

- [1] 覃凤飞,李强,崔焯茗,等. 越冬期遮阴条件下3个不同秋眠型紫花苜蓿品种叶片解剖结构与其光生态适应性[J]. 植物生态学报, 2012, 36(4): 333-345.
- [2] Murata N, Ishizaki-Nishizawa O. Genetically Engineered Alteration in the Chilling Sensitivity of Plants. *Nature*, 1992, 356: 710-713.
- [3] Webb MS, Uemura M, Steponkus PL. A Comparison of Freezing Injury in Oat and Rye: Two Cereals at the Extremes of Freezing Tolerance. *Plant Physiology*, 1994, 104(2): 467-478.
- [4] Earce R S. Molecular analysis of acclimation to cold [J]. *Plant Growth Regulation*, 1999, 29: 47-76.
- [5] 高媛,齐晓花,杨景华,等. 高等植物对低温胁迫的响应研究[J]. 北方园艺, 2007(10): 58-61.
- [6] LYONS J M, RAISON J K. Oxidative activity of mitochondria isolated from plant tissues sensitive and resistant to chilling injury [J]. *Plant Physiol*, 1970, 45: 386-389.
- [7] 孙启忠,王育青,侯向阳. 紫花苜蓿越冬性研究概述[J]. 草业科学, 2004, 21(3): 21-25.
- [8] Bertamini M, Muthuchelian K, Rubinigg M, et al. Low-night Temperature Increased the Photoinhibition of Photosynthesis in Grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling) Leaves [J]. *Environ Exp Bot*, 2006, 57: 25-31.
- [9] 崔国文,马春平. 紫花苜蓿叶片形态结构及其与抗寒性的关系[J]. 草地学报, 2007, 15(1): 70-75.
- [10] Viands D R. Variability and selection for characters associated with root regeneration capability in alfalfa [J]. *Crop Science*, 1998, 28: 232-236.
- [11] Stout P C, Hall J W. Fall growth and winter survival of alfalfa in interior British Columbia [J]. *Can. J. Plant Science*, 1989, 69: 491-499.
- [12] 曹致中,贾笃敬,汪玺. 根茎型苜蓿的引种和育种[J]. 中国草地, 1990, (4): 25-30.
- [13] Schwab P M, Barnes D K, Sheaffer C C. The relationship between field winter injury and fall growth score for 251 alfalfa cultivars [J]. *Crop Science*, 1996, 36: 418-426.
- [14] Campbell T A, Bao G, Xia Z L. Completion of the agronomic evaluation of *Medicago ruthenica* (L.) germplasm collected in Inner Mongolia [J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 1999, 46(5): 477-484.
- [15] Viands D R. Variability and selection for characters associated with root regeneration capability in alfalfa [J]. *Crop Science*, 1998, 28: 232-236.
- [16] DaMatta FM, Ramalho J D C. Impacts of Drought and Temperature Stress on Coffee Physiology and Production: a Review [J]. *Brazilian Journal of plant Physiology*, 2006, 18(1): 55-81.
- [17] Gerloff E D, Stahmann M A. Soluble proteins in alfalfa related to cold hardiness [J]. *Plant Physiology*, 1967, 42(7): 213-217.
- [18] 冯昌军,罗新义,沙伟,等. 低温胁迫对苜蓿品种幼苗SOD、POD活性和脯氨酸含量的影响[J]. 草业科学, 2005, 22(6): 29-32.
- [19] 梁慧敏,夏阳. 苜蓿抗寒性及根茎性状的表现与过氧化物酶同工酶关系的研究[J]. 草业学报, 1998, 7(4): 55-60.
- [20] 杜秀敏,殷文璇,张慧,等. 超氧化物歧化酶(SOD)研究进展[J]. 中国生物工程杂志, 2003, 23(1): 48-50.
- [21] 罗新义,冯昌军,李红,等. 低温胁迫下肇东苜蓿SOD、脯氨酸活性变化初报[J]. 中国草地, 2004, 26(4): 79-81.
- [22] 邓雪柯,乔代蓉,李良,等. 低温胁迫对紫花苜蓿生理特性影响的研究[J]. 四川大学学报(自然科学版), 2005, 42(1): 190-194.

- [23] 王曙阳, 李景华, 姜伯玲, 等. 12C6+离子辐照对苜蓿M1低温胁迫存活率、过氧化氢酶及过氧化物酶活性的影响[J]. 原子核物理评论, 2014, 31(3): 411-415.
- [24] 简令成. 生物膜与植物寒害和抗寒性的关系[J]. 植物学通报, 1983, (1): 17-22.
- [25] Smith D. Winter injury and the survival of forage plants [J]. Herb Abstr, 1964, (33): 203-209.
- [26] 韩瑞宏, 卢欣石, 余建斌, 等. 苜蓿抗寒性研究进展[J]. 中国草地, 2005, 27(2): 60-64.
- [27] 陶雅, 孙启忠. 不同紫花苜蓿品种可溶性糖、全氮、丙二醛含量动态变化及其与抗寒性关系研究[J]. 中国农业科技导报, 2008, 10(S1): 56-60.
- [28] 王英哲, 任伟, 徐安凯, 等. 低温胁迫下紫花苜蓿对外源SA和ABA的生理响应[J]. 华北农学报, 2012, 27(5): 144-149.
- [29] 刘志洋, 宫书, 陈曦, 等. 低温处理对六种宿根花卉根系活力的影响[J]. 北方园艺, 2009, (7): 201-203.
- [30] 康俊梅, 李燕, 沈静, 等. 低温胁迫对野牛草幼苗渗透调节物与根系活力的影响[J]. 中国畜牧兽医, 2010, 37(12): 18-21.
- [31] 许怡玲, 遇文婧, 周玉迁, 等. 低温胁迫对玉簪根系活力的影响[J]. 林业科技, 2010, 35(3): 55-58.
- [32] 徐呈祥. 提高植物抗寒性的机理研究进展[J]. 生态学报, 2012, 32(24): 7966-7980.
- [33] 徐春波, 王勇, 周赵海霞, 等. 冷诱导转录因子AtCBF1转化紫花苜蓿的研究[J]. 草业学报, 2012, 21(4): 168-174.
- [34] Brouwer D J, Duke S H, Osborn T C. Mapping genetic factors associated with winter hardiness, fall growth and freezing injury in autotetraploid alfalfa [J]. Crop Science, 2000, 40(5): 1387-1396.
- [35] McKersie B D, Murnaghan J, Jones K S, et al. Iron-superoxide expression in transgenic alfalfa increases winter survival without a detectable increase in photosynthetic oxidative stress tolerance [J]. Plant Physiology, 2000, 122(4): 1427-1437.
- [36] Samis K, Bowley S, McKersie B. Pyramiding Mn-superoxide dismutase transgenes to improve persistence and biomass production in alfalfa [J]. Journal of Experimental Botany, 2002, 53(372): 1343-1350.
- [37] 田小霞, 孟林, 毛培春, 等. 低温条件下不同抗寒性薰衣草内源激素的变化[J]. 植物生理学报, 2014, 50(11): 1669-1674.
- [38] 翟飞飞, 韩蕾, 李伟, 等. 田间低温下多年生黑麦草再生株系的抗寒性研究[J]. 核农学报, 2015, 29(5): 0961-0971.
- [39] 刘敏, 龚吉蕊, 张梓瑜, 等. 北方干旱区优良牧草抗旱性和抗寒性研究进展[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2015, 43(3): 56-62.
- [40] 王世发, 黄淑兰. 北方旱寒区白菜型冬油菜品种抗寒性与适应性分析[J]. 北方园艺, 2015, (04): 58-60.
- [41] 王涛, 王晓楠, 王明芳, 等. 低温下冬小麦水分含量的变化与抗寒性鉴定[J]. 作物杂志, 2015, 1: 61-66.
- [42] 刘鹏, 曹林, 王利华, 等. 低温胁迫下外源水杨酸对栝楼幼苗抗寒性影响[J]. 浙江师范大学学报(自然科学版), 2015, 38(1): 9-14.