

陆晨萱, 宗学风. 外源脱落酸对低温胁迫下烟草幼苗生长的影响 [J]. 广东农业科学, 2025, 52 (1): 37–48.

LU Chenxuan, ZONG Xuefeng. Effect of Exogenous Absciscic Acid on the Growth of Tobacco Seedlings under Low Temperature Stress [J]. Guangdong Agricultural Sciences, 2025, 52 (1): 37–48.

外源脱落酸对低温胁迫下烟草幼苗生长的影响

陆晨萱, 宗学风

(西南大学农学与生物科技学院 / 南方山地农业教育部工程研究中心, 重庆 400715)

摘 要: 【目的】探究外源脱落酸 (ABA) 对低温胁迫下烟草抗逆性的影响, 为其在烟草抗寒生理基础研究和应用上提供理论参考。【方法】以六叶一心的“渝金香 1 号”烟草幼苗为试验材料, 以喷施清水室温处理的烟苗为正向对照 (CK), 喷施清水 $8 (\pm 1) ^\circ\text{C}$ 处理的烟苗为负向对照 (CK-0), 采用盆栽试验研究不同浓度 (10、20、30、50 $\mu\text{mol/L}$) ABA 对低温胁迫下烟草幼苗中光合色素含量、可溶性蛋白含量、可溶性糖含量、MDA 含量、脯氨酸含量、POD 及 SOD 活性的影响, 同时利用主成分分析法和隶属函数法分析外源脱落酸处理下烟草幼苗生理指标并进行综合评价。【结果】施加不同浓度的外源 ABA 对烟草短期低温胁迫具有剂量效应, 随着外源 ABA 浓度增加, 其对烟草幼苗低温胁迫的缓解作用, 整体上呈现出从促进到抑制的趋势转变, 但低浓度 ABA 会抑制低温胁迫下渗透调节物质含量上升。结合生理生化指标及隶属函数进行分析可知, 外源施加 20 $\mu\text{mol/L}$ ABA 处理能最大程度解除烟草幼苗低温胁迫条件下的生长抑制作用, 特别是经过 72 h 低温胁迫条件下烟草幼苗叶片内光合色素、叶绿素 a、可溶性蛋白、可溶性糖含量以及 POD、SOD 活性分别比对照 (CK-0) 提高 33.54%、36.19%、12.62%、33.34%、40.87% 和 9.92%。MDA 和脯氨酸含量分别比 CK-0 组降低 18.16% 和 14.31%。该处理 ABA 用量较少, 可节约冷害预防成本。【结论】在生产中, 低温天气如“倒春寒”前可喷施 20 $\mu\text{mol/L}$ ABA 来提升烟苗对低温胁迫的耐受性, 有效预防冷害, 显著减轻低温伤害。

关键词: 低温胁迫; 烟草幼苗; 脱落酸; 生理特性; 耐低温鉴定

中图分类号: S572

文献标志码: A

文章编号: 1004-874X (2025) 01-0037-12

Effect of Exogenous Absciscic Acid on the Growth of Tobacco Seedlings under Low Temperature Stress

LU Chenxuan, ZONG Xuefeng

(College of Agriculture and Biotechnology, Southwest University / Engineering Research Center of Southern Mountain Agriculture Ministry of Education, Chongqing 400715, China)

Abstract: 【Objective】To explore the effect of exogenous absciscic acid (ABA) on tobacco young seedlings under low temperature stress, and to provide a theoretical basis for the fundamental research and practical application of ABA in tobacco cold resistance physiology. 【Method】Tobacco seedlings ‘Yujinxiang 1’ with six leaves were used as the experimental material. Tobacco seedlings treated with water at room temperature served as the positive control (CK), while tobacco seedlings treated with water at $8 (\pm 1) ^\circ\text{C}$ under low temperature stress served as the negative control (CK-0). A pot experiment was conducted to investigate the effects of different concentrations of ABA (10, 20, 30, 50 $\mu\text{mol/L}$) on various physiological indices of tobacco seedlings under low temperature stress, including photosynthetic pigment content, soluble protein content, soluble sugar content,

收稿日期: 2024-10-08

基金项目: 重庆市技术创新与应用发展项目 (cstc2021jscx-tpyzxX0011); 中国烟草总公司重庆市公司重点科技项目 (B20232NY1307)

作者简介: 陆晨萱 (2004—), 女, 在读本科生, 研究方向为植物生理, E-mail: 2011918231@qq.com

通信作者: 宗学风 (1971—), 女, 博士, 副教授, 研究方向为植物生理, E-mail: zxfeng@swu.edu.cn

MDA content, proline content, as well as POD and SOD activities. The physiological indices of tobacco seedlings treated with exogenous ABA were analyzed using principal component analysis and the membership function method. 【Result】 Exogenous ABA at different concentrations had a dose-effect on the short-term cold stress of tobacco seedlings. With the increase of exogenous ABA concentration, the alleviating effect of exogenous ABA on the cold stress of tobacco seedlings as a whole showed a trend change from promoting to inhibiting, but low concentration of ABA could inhibit the increase of the content of osmoregulatory substances under cold stress. Based on the analysis of physiological and biochemical indicators combined with membership functions, exogenous application of 20 $\mu\text{mol/L}$ ABA can maximize the alleviation of growth inhibition in tobacco seedlings under cold stress conditions. Specifically, after 72 hours of cold stress, the contents of photosynthetic pigments, chlorophyll a, soluble protein, soluble sugar, and the activities of POD and SOD in the leaves of tobacco seedlings treated with 20 $\mu\text{mol/L}$ ABA were 33.54%, 36%, 12.62%, 33.34%, 40.87%, and 9.92% higher, respectively, compared to the control group (CK-0). Meanwhile, the contents of MDA and proline were 18.16% and 14.31% lower, respectively, compared to the CK-0 group. The treatment amount is less and the cost of prevention of cold injury can be saved. 【Conclusion】 In production, 20 $\mu\text{mol/L}$ ABA can be sprayed before low temperature weather such as “Late spring cold snap” to improve the tolerance of tobacco seedlings to low temperature stress, effectively prevent cold damage, and significantly reduce low temperature damage.

Key words: low temperature stress; tobacco seedlings; abscisic acid; physiological characteristics; low temperature tolerance identification

【研究意义】低温胁迫是植物生长过程中常见的非生物胁迫之一，会给植物带来严重伤害，导致其产量下降甚至死亡。烟草 (*Nicotiana tabacum* L.) 为喜温作物，对低温胁迫尤为敏感。在烟草生产过程中，从幼苗移植到大田的这一阶段至关重要^[1]。然而，烟草幼苗通常会受到“倒春寒”等低温天气的影响，导致减产^[2]。研究表明，当遭遇零下 2~3℃ 的极端低温时，烟草可能会死亡；而在苗期，如果持续受到 12~16℃ 的低温影响，烟草会出现提前开花的现象。提前开花会干扰烟草正常的生长周期，使其为生长活动所提供的养分减少，进而导致烟草的生长高度降低、叶片数量减少、叶片展开不良。这些问题最终均会导致烟草的产量和品质大幅下降。因此，增强烟草幼苗的抗寒性，对确保烟草生产中的产量和品质性状具有重要意义^[3-4]。【前人研究进展】脱落酸 (ABA) 是植物五大激素之一，在调控植物生长发育中起到重要作用，如抑制植物生长、促进植物休眠或脱落、使气孔关闭等^[5-7]。已有研究发现，与植物的低温应答相关的许多基因都有参与到 ABA 信号转导途径中^[3]。由此推测 ABA 对低温胁迫下烟草的生理活动应有明显影响以缓解烟草的受害程度。另外，在水稻^[8]、小麦^[9]等作物上的研究发现，施加外源 ABA 有利于缓解低温胁迫对作物的负面影响，以增强作

物抗逆性进而提高产量。近年来多数研究认为，通过一定浓度的外源 ABA 处理，能够在低温胁迫的前提下促进植物生理生化各项指标。唐润钰等^[10]发现施加外源 ABA 可以提高油茶花粉萌发率、增长花丝长度，从而增强油茶花器官的抗寒能力；王鹏博等^[11]发现外源 ABA 可以提高菜豆抗氧化酶活性与渗透调节物质含量；张适阳等^[12]发现通过施加 ABA 可以提高低温胁迫下的株花草叶片光合色素含量、可溶性蛋白、抗氧化酶活性而使株花草冷害指数下降；房祥军等^[13]研究发现喷淋 ABA 能使采后低温贮藏的蓝莓保持较高的抗氧化酶活性和抗氧化物含量，提高蓝莓果实的抗寒性，最终保持蓝莓果实的品质。此外，杨小雯等^[14]对玉米耐寒性进行研究，发现低温胁迫下玉米幼苗的丙二醛 (MDA)、脯氨酸及可溶性糖等渗透调节物质含量显著升高，同时抗氧化酶活性也显著增强，而外施 ABA 处理可以降低低温胁迫下不同种类玉米中的 MDA 含量，缓解低温胁迫对玉米生长的抑制程度。【本研究切入点】上述众多研究已表明外源 ABA 可有效调控多种作物抵御低温胁迫的能力，但目前关于低温胁迫下外源 ABA 对烟草抗寒性影响的研究鲜有报道^[15-18]。【拟解决的关键问题】以我国西南地区广泛种植的特色烟草品种‘渝金香 1 号’幼苗作为试验对象，该品种前期发育较慢、

为非耐寒性品种,通过盆栽试验探究不同浓度外源 ABA 处理对遭受低温胁迫的烟草幼苗中多项关键生理指标的影响,包括光合色素、可溶性、可溶性糖 (SP)、MDA、脯氨酸 (Pro) 含量以及过氧化物酶 (POD)、超氧化物歧化酶 (SOD) 活性。进一步采用主成分分析法和隶属函数法等统计学手段,对外源 ABA 处理下烟草幼苗的各项生理指标进行综合评价,以期全面、准确地评估 ABA 处理对烟草幼苗低温适应性的提升效果。通过深入分析,初步探究外源施加 ABA 缓解烟草幼苗低温胁迫条件下最适浓度及其生长生理特性,为通过人工调控手段增强烟草的抗寒能力提供科学依据和理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

供试材料为‘渝金香 1 号’烟草种子,由重庆烟草科学研究所提供。ABA 试剂购自索莱宝生物有限公司,纯度 $\geq 99.00\%$ 。

1.2 试验方法

试验于 2022 年 1—3 月在西南大学农学与生物科技学院进行。选取大小均匀、籽粒饱满的烟草种子播种于育苗盘中,按照常规管理方式进行漂浮育苗。待幼苗长至 4 片真叶时,挑选长势良好、大小一致的幼苗移栽至装有育苗基质的塑料小盆中 (长 10 cm、宽 10 cm、高 9 cm),并置于人工气候培养箱 (昼夜光照周期 14 h/10 h,昼夜温度 $25 (\pm 1) ^\circ\text{C}$ / $18 (\pm 1) ^\circ\text{C}$,昼夜光强 10 000 Lx/0 Lx) 培养,每隔 3 d 添加 1/2 Hoagland 营养液 50 mL,待烟苗长至 6 叶 1 心时进行试验。

选择长势一致的烟苗随机分为 6 组,每组 3 次重复,每次重复 3 盆烟苗,每盆 1 株。采用单因素随机区组设计,以喷施清水室温处理的烟苗为正向对照 (CK),以喷施清水 $8 (\pm 1) ^\circ\text{C}$ 低温胁迫下处理的烟苗为负向对照 (CK-0),其余 4 组分别喷施浓度为 10 (T1)、20 (T2)、30 (T3)、50 (T4) $\mu\text{mol/L}$ 的外源 ABA 试剂。所有 ABA 处理组在喷施试剂后均持续培养 3 d,随后转移至 $8 (\pm 1) ^\circ\text{C}$ 、湿度 50% 的人工气候箱中,以模拟低温胁迫环境。在处理开始后的 0、24、48 和 72 h,分别从每株烟苗的第 3、4 片烟

叶部位采集样本,3 次重复,用于后续生理指标测定。

1.3 测定指标与方法

1.3.1 光合色素含量测定 光合色素含量采用分光光度计比色法测定。

1.3.2 抗氧化酶活性测定 POD 活性采用愈创木酚法^[19]测定, SOD 活性采用南京建成生物工程研究所生产的检测试剂盒测定。

1.3.3 渗透调节物质测定 MDA 含量采用硫代巴比妥酸法测定, Pro 含量采用茚三酮比色法测定, SP 含量采用考马斯亮蓝 G-250 染色法测定,可溶性总糖 (SS) 含量用蒽酮比色法测定。

1.3.4 耐低温能力综合评价 采用主成分分析法,将经过 72 h 低温胁迫处理烟草幼苗叶片的生理生化指标进行降维,并筛选出抗寒性综合指标,最后采用隶属函数法综合评价不同处理下烟草幼苗的抗寒能力^[20]。

综合指标隶属函数值 (U):

$$U(X_j) = \frac{X_j - X_{\min}}{X_{\max} - X_{\min}} \quad j=1,2,3,\dots,n$$

式中, X_j 表示第 j 个综合指标; X_{\min} 表示第 j 个综合指标的最小值; X_{\max} 表示第 j 个综合指标的最大值。

综合指标权重 (W):

$$W_j = P_j / \sum_{j=1}^n P_j$$

式中, W_j 表示第 j 个综合指标在所有综合指标中的重要程度,即权重; P_j 为第 j 个综合指标的贡献率。

抗寒能力综合评价:

$$D = \sum_{j=1}^n P_j [U(X_j) \times W_j]$$

式中, D 为低温胁迫下由综合指标评价所得的烟草幼苗抗寒能力值。

1.4 数据处理

采用 Excel 2010 软件对数据进行统计,并用 SPSS 22.0 软件进行相关分析。

2 结果与分析

2.1 外源 ABA 对低温胁迫下烟草幼苗叶片光合色素含量的影响

由表 1 可知,持续低温胁迫可降低烟草叶

表 1 外源 ABA 对低温胁迫下烟草幼苗叶片叶绿素含量的影响

Table 1 Effect of exogenous ABA on chlorophyll contents in tobacco seedlings leaves under low temperature stress												
处理 Treatment	叶绿素总含量 Total content of chlorophyll (mg/g)				叶绿素 a 含量 Chlorophyll a content (mg/g)				叶绿素 b 含量 Chlorophyll b content (mg/g)			
	0 h	24 h	48 h	72 h	0 h	24 h	48 h	72 h	0 h	24 h	48 h	72 h
CK	1.81 ± 0.16ab	1.60 ± 0.14bc	1.27 ± 0.02b	2.08 ± 0.20a	1.24 ± 0.11ab	1.11 ± 0.10bc	0.88 ± 0.01b	1.35 ± 0.14a	0.45 ± 0.04a	0.40 ± 0.04bc	0.32 ± 0.01a	0.58 ± 0.05ab
CK-0	1.79 ± 0.53ab	1.89 ± 0.07ab	1.23 ± 0.16b	1.64 ± 0.26b	1.00 ± 0.03bc	1.28 ± 0.05ab	0.85 ± 0.11b	1.05 ± 0.15b	0.47 ± 0.17a	0.48 ± 0.02ab	0.31 ± 0.04a	0.48 ± 0.08bc
T1	1.76 ± 0.21ab	2.17 ± 0.18a	1.96 ± 0.06a	1.85 ± 0.09ab	1.22 ± 0.14abc	1.48 ± 0.10a	1.35 ± 0.04a	1.20 ± 0.06ab	0.42 ± 0.06a	0.55 ± 0.06a	0.50 ± 0.01a	0.52 ± 0.02abc
T2	2.12 ± 0.44a	1.77 ± 0.10ab	1.87 ± 0.62ab	2.19 ± 0.10a	1.43 ± 0.25a	1.20 ± 0.07ab	1.25 ± 0.36ab	1.43 ± 0.06a	0.54 ± 0.14a	0.45 ± 0.02ab	0.49 ± 0.19a	0.60 ± 0.03a
T3	1.60 ± 0.19ab	1.21 ± 0.29c	1.82 ± 0.21ab	1.87 ± 0.14ab	1.11 ± 0.13abc	0.82 ± 0.20c	1.23 ± 0.13ab	1.25 ± 0.09ab	0.40 ± 0.04a	0.31 ± 0.07c	0.47 ± 0.06a	0.50 ± 0.04bc
T4	1.26 ± 0.24b	1.67 ± 0.42abc	1.79 ± 0.16ab	1.62 ± 0.06b	0.86 ± 0.17c	1.14 ± 0.28abc	1.22 ± 0.10ab	1.08 ± 0.05b	0.32 ± 0.06a	0.43 ± 0.11abc	0.46 ± 0.04a	0.44 ± 0.01c

注：同列数据后小写英文字母不同者表示差异显著 ($P<0.05$)。
Note: Different lowercase letters in the same column indicated significant differences ($P<0.05$).

片叶绿素总含量, 低温处理 72 h 后, CK-0 组烟草幼苗光合色素总量较 CK 显著降低 21.15%。低温处理 48 h 后 T1 处理的叶绿素含量显著高于 CK-0, 低温处理 72 h 后 T2 处理的叶绿素含量显著高于 CK-0。表明喷施低浓度外源 ABA (T1 和 T2 处理) 可在一定程度上缓解低温胁迫下烟草叶绿素含量的下降。表 1 显示, 在低温胁迫 48 h 时, 喷施外源 ABA 处理的烟草叶片内叶绿素 a 含量均高于 CK-0, 其中 T1 处理增幅为 58.82%, 与 CK-0 差异显著。在低温胁迫时间延长至 72 h 后, 喷施外源 ABA 处理的烟草叶片叶绿素 a 含量仍高于 CK-0, 此时 T2 处理增幅为 36.19%, 与 CK-0 差异显著; T4 处理烟草叶片的叶绿素 a 含量与 CK-0 相比无显著差异, 但显著低于未经低温胁迫的对照组 CK。表明 T4 处理的外源 ABA 浓度在缓解低温胁迫下烟草叶绿素 a 含量降低方面的效果并不理想, 而 T2 处理的外源 ABA 浓度则能在一定程度上缓解低温胁迫导致的叶绿素 a 含量下降。

由表 1 和表 2 可知, 在低温胁迫后, CK-0 处理烟草叶片叶绿素 b 和类胡萝卜素含量与 CK 差异不显著, 但随着低温胁迫时间的延长, 低温胁迫 72 h 后前者较后者叶片叶绿素 b 和类胡萝卜素含量有降低趋势, 而 T2 处理烟草叶绿素 b 和类胡萝卜素含量均显著高于 CK-0、增幅分别为 25.00% 和 50.00%。表明低温胁迫持续一定时间后会使得烟草叶片中叶绿素 b 和类胡萝卜素含量有所降低, 而 T2 处理的外源 ABA 浓度可在一定程度上缓解低温胁迫下叶绿素 b 和类胡萝卜素含量的下降。

表 2 外源 ABA 对低温胁迫下烟草幼苗叶片类胡萝卜素含量的影响

Table 2 Effects of exogenous ABA on carotenoid content in tobacco seedlings leaves under low temperature stress				
处理 Treatment	类胡萝卜素含量 Carotenoid content (mg/g)			
	0 h	24 h	48 h	72 h
CK	0.22 ± 0.03ab	0.19 ± 0.02bc	0.15 ± 0.01b	0.21 ± 0.04b
CK-0	0.20 ± 0.04ab	0.23 ± 0.01ab	0.15 ± 0.01b	0.18 ± 0.03b
T1	0.21 ± 0.03ab	0.28 ± 0.02a	0.25 ± 0.01a	0.21 ± 0.01b
T2	0.28 ± 0.05a	0.21 ± 0.02b	0.24 ± 0.07a	0.27 ± 0.01a
T3	0.17 ± 0.02b	0.13 ± 0.03ce	0.21 ± 0.04ab	0.23 ± 0.02ab
T4	0.15 ± 0.05b	0.19 ± 0.05bcd	0.21 ± 0.03ab	0.19 ± 0.02b

注：同列数据后小写英文字母不同者表示差异显著 ($P<0.05$)。
Note: Different lowercase letters in the same column indicated significant differences ($P<0.05$).

2.2 外源 ABA 对低温胁迫下烟草幼苗叶片渗透调节物质含量的影响

2.2.1 可溶性蛋白含量 由表 3 可知, 随着低温胁迫处理时间的延长, 不同处理烟草叶片中可溶性蛋白含量呈升高或降低的波动变化趋势。低温胁迫 72 h 后, T2、T3、T4 处理组的可溶性蛋白含量均较 CK-0 处理组有所提升, 其中 T2 和 T4 处理增幅分别为 33.33% 和 29.17%, 差异达显著水平, 表明喷施合适浓度的外源 ABA 能在一定程度上缓解持续低温胁迫对烟草叶片可溶性蛋白含量的负面影响, 从而帮助烟草植株更好地适应和抵御低温胁迫。

2.2.2 可溶性糖含量 在低温胁迫处理的 0~72 h, 除 CK-0 外, 其他处理组烟草叶片中可溶性糖含量均呈先降低再升高的变化趋势, 于 24 h 时达最低值, 在 72 h 时升至最高值。在低温处理 24 h 后, 喷施外源 ABA 处理烟草的可

表 3 外源 ABA 对低温胁迫下烟草幼苗叶片渗透调节物质含量的影响

Table 3 Effect of exogenous ABA on osmotic regulating substance content in tobacco seedlings leaves under low temperature stress												
处理 Treatment	可溶性蛋白含量 Soluble protein content (mg/g)				可溶性糖含量 Soluble sugar content (mg/g)				脯氨酸含量 Proline content (μg/g)			
	0 h	24 h	48 h	72 h	0 h	24 h	48 h	72 h	0 h	24 h	48 h	72 h
CK	9.02 ± 0.55ab	8.03 ± 0.79a	8.03 ± 0.01abc	7.48 ± 0.71ab	52.92 ± 0.17d	17.06 ± 3.64c	45.73 ± 7.77b	73.52 ± 5.03c	49.95 ± 7.97c	49.79 ± 10.52d	84.09 ± 10.31b	73.52 ± 5.03c
CK-0	8.50 ± 0.55abc	6.84 ± 0.59ab	8.87 ± 0.81ab	7.20 ± 0.18b	66.63 ± 4.81bc	92.94 ± 2.90a	53.61 ± 6.11ab	162.69 ± 9.33a	57.10 ± 8.91bc	184.42 ± 17.14a	130.16 ± 1.71a	162.69 ± 9.33a
T1	4.63 ± 0.83d	7.72 ± 0.77ab	7.84 ± 0.37abc	7.12 ± 0.77b	56.19 ± 1.27cd	32.19 ± 4.61b	65.31 ± 5.15ab	37.72 ± 7.15d	81.30 ± 10.95ab	94.46 ± 0.67bc	83.65 ± 6.40b	37.72 ± 7.15d
T2	7.43 ± 0.32bc	6.28 ± 0.02bc	9.43 ± 0.65a	9.60 ± 0.43a	99.17 ± 3.83a	35.90 ± 0.77b	67.06 ± 0.98ab	84.32 ± 11.86c	81.72 ± 11.13ab	79.00 ± 4.95c	111.53 ± 9.92ab	84.32 ± 11.86c
T3	9.32 ± 0.48a	5.04 ± 0.44c	7.16 ± 0.79bc	8.17 ± 0.28a	76.69 ± 2.10b	18.44 ± 3.48c	72.46 ± 9.00a	63.42 ± 3.63c	60.88 ± 1.09bc	88.39 ± 6.59bc	116.40 ± 11.53a	63.42 ± 3.63c
T4	7.18 ± 0.28c	6.53 ± 0.28abc	6.77 ± 0.45c	9.30 ± 0.62a	58.33 ± 5.56cd	29.46 ± 3.71b	60.78 ± 10.02ab	121.27 ± 4.38b	87.65 ± 2.77a	107.60 ± 12.79b	119.90 ± 3.11a	121.27 ± 4.38b

注：同列数据后小写英文字母不同者表示差异显著（ $P<0.05$ ）。

Note: Different lowercase letters in the same column indicated significant differences ($P<0.05$).

溶性糖含量均显著低于 CK-0，但低温处理 48~72 h，T1、T2、T3、T4 处理的可溶性糖含量均高于 CK-0，其中低温处理 72 h 后较 CK-0 分别提高 3.07%、12.62%、29.79%、4.95%（表 3）。表明喷施外源 ABA 在低温胁迫下对烟草叶片可溶性糖含量的提升具有显著促进作用。尽管在处理初期，喷施外源 ABA 处理组的可溶性糖含量低于 CK-0，但随着时间延长，其可溶性糖含量逐渐上升并超过 CK-0 组。这表明外源 ABA 在调节烟草植株应对低温胁迫时的碳代谢和能量储备方面可能发挥重要作用。

2.2.3 脯氨酸含量 由表 3 可知，在 0~72 h 低温胁迫期间，CK、T2、T3、T4 处理的烟草叶片，其内部脯氨酸含量均呈现先降低后升高的变化趋势。在低温处理持续 48 h 后，外源喷施 ABA 处理的烟草叶片，其脯氨酸含量显著低于 CK-0 但仍显著高于 CK。当低温处理时间延长至 72 h 后，T1 处理烟草叶片的脯氨酸含量显著低于 CK-0 初始水平。随着喷施外源 ABA 浓度的增加，烟草叶片中的脯氨酸含量呈现上升趋势。这一结果表明，低浓度的外源 ABA 喷施在低温胁迫初期可能会在一定程度上抑制烟草叶片脯氨酸含量的自然增长反应。然而，随着喷施 ABA 浓度的提升，这种抑制作用得到一定程度的缓解，意味着较高浓度的外源 ABA 有助于烟草植株在低温胁迫下维持或提升脯氨酸的合成能力，从而增强其抗逆性。

2.3 外源 ABA 对低温胁迫下烟草幼苗叶片 MDA 含量的影响

根据表 4 可知，在低温胁迫处理的 0~72 h，

表 4 外源 ABA 对低温胁迫下烟草幼苗叶片 MDA 含量的影响

Table 4 Effect of exogenous ABA on MDA content in tobacco seedlings leaves under low temperature stress				
处理 Treatment	MDA 含量 MDA content (nmol/g)			
	0 h	24 h	48 h	72 h
CK	10.60 ± 1.19bc	13.18 ± 0.60a	10.01 ± 1.65abc	10.63 ± 0.34a
CK-0	15.63 ± 1.15a	9.22 ± 1.03c	8.98 ± 0.62abc	7.60 ± 0.05b
T1	8.55 ± 0.95c	13.06 ± 0.04a	15.84 ± 4.63a	6.98 ± 0.16bc
T2	13.34 ± 0.11ab	5.69 ± 0.24d	12.2 ± 0.13ab	6.22 ± 0.34d
T3	16.22 ± 1.30a	11.55 ± 0.69b	4.76 ± 1.17bc	4.46 ± 0.62e
T4	9.04 ± 0.64c	8.62 ± 1.27c	3.95 ± 0.85c	6.46 ± 0.45cd

注：同列数据后小写英文字母不同者表示差异显著（ $P<0.05$ ）。

Note: Different lowercase letters in the same column indicated significant differences ($P<0.05$).

T3 处理烟草叶片中 MDA 含量的变化趋势与 CK-0 相似，均呈现下降趋势。具体来说，在低温处理 0 h 时，CK-0 组烟草叶片 MDA 含量显著高于 CK，这显示了低温胁迫初期对叶片 MDA 含量的直接影响。然而，在低温处理持续 72 h 后 MDA 含量显著低于 CK，表明烟草幼苗在一定程度上具有调节 MDA 含量的能力，其可能是通过自身的生理机制来应对低温胁迫。此外，在低温处理 0 h 后，T1 和 T4 处理的烟草叶片 MDA 含量已经显著低于 CK-0。表明喷施外源 ABA 可能在低温胁迫初期就发挥一定保护作用、减缓 MDA 含量的上升。随着低温处理时间的延长，至 24 h 后 T1、T2 和 T3 处理的 MDA 含量均显著低于 CK-0，这进一步证实了外源 ABA 的缓解作用。而在低温处理达到 72 h 后，T2、T3 和 T4 处理烟草的 MDA 含量仍然显著低于 CK-0，这充分证明喷施外源 ABA 可有效缓解低温胁迫

导致的烟草叶片 MDA 含量上升,从而可能对烟草幼苗的低温适应性产生积极影响。

2.4 外源 ABA 对低温胁迫下烟草幼苗叶片抗氧化酶活性的影响

从表 5 可以看出,在低温处理 0 h 和 48 h 后,CK-0 烟草叶片 POD 活性显著高于 CK。然而,在低温处理 24 h 和 72 h 后,CK-0 处理烟草叶片的 POD 活性与 CK 相比无显著区别,但

CK-0 组 POD 活性仍然分别比 CK 组高出 7.82%、16.90%。在低温处理 24 h 后,T1、T2、T4 处理的 POD 活性显著高于 CK-0,同时 T3 处理 POD 活性也比 CK-0 高出 13.71%。类似地,在低温处理 48 h 后 T1、T2、T4 处理的 POD 活性也显著高于 CK-0,而在低温处理 72 h 后 T1、T2 处理的 POD 活性显著高于 CK-0,而 T3、T4 处理与 CK-0 无显著差异。

表 5 外源 ABA 对低温胁迫下烟草幼苗叶片抗氧化酶活性的影响
Table 5 Effect of exogenous ABA on antioxidant oxidase activity in tobacco seedlings leaves under low temperature stress

处理 Treatment	POD 活性 POD activity (U/g)				SOD 活性 SOD activity (U/g)			
	0 h	24 h	48 h	72 h	0 h	24 h	48 h	72 h
CK	1032.33 ± 62.33c	1667.00 ± 5.67d	766.00 ± 163.33d	1428.89 ± 157.27b	1495.38 ± 87.63b	2124.48 ± 57.92bc	1409.88 ± 89.32b	1955.21 ± 10.51b
CK-0	2300.00 ± 154.67a	1797.33 ± 40.00cd	1546.67 ± 139.33c	1670.33 ± 118.33b	2453.99 ± 28.75a	1877.34 ± 88.39c	2063.98 ± 159.61ab	2207.07 ± 208.74ab
T1	1855.33 ± 118.67b	3183.33 ± 13.33a	2546.33 ± 15.00ab	2448.56 ± 273.32a	2642.71 ± 36.83a	2572.84 ± 63.93ab	2576.70 ± 154.03a	1979.46 ± 62.64b
T2	1845.33 ± 208.00b	2510.67 ± 142.00b	2220.00 ± 282.11b	2353.00 ± 6.33a	2615.11 ± 59.42a	2235.17 ± 114.13abc	2456.57 ± 128.72a	2425.89 ± 173.98a
T3	1836.00 ± 144.85b	2043.67 ± 11.00c	1732.89 ± 134.90c	1287.00 ± 54.33b	2412.59 ± 106.62a	2780.44 ± 17.52a	2161.60 ± 139.37a	2298.46 ± 59.42ab
T4	2504.00 ± 96.67a	2479.33 ± 147.33b	2758.00 ± 72.00a	1641.00 ± 159.00b	2540.96 ± 75.08a	2693.19 ± 355.47ab	2671.74 ± 355.47a	2282.16 ± 30.68ab

注: 同列数据后小写英文字母不同者表示差异显著 (P<0.05)。
Note: Different lowercase letters in the same column indicated significant differences (P<0.05).

表 5 显示,在低温处理开始时(0 h),CK-0 烟草叶片中 SOD 活性显著高于 CK。在低温处理 48h 和 72 h 后,虽然 CK-0 的 SOD 活性与 CK 无显著差异,但分别比 CK 高出 46.39% 和 12.88%。在低温处理 24 h 后,T1、T3、T4 处理烟草 SOD 活性显著高于 CK-0,而 T2 处理 SOD 活性也比 CK-0 高出 19.06%。在低温处理 48 h 后,所有喷施外源 ABA 处理的 SOD 活性均与 CK-0 无显著差异,但其 SOD 活性分别比 CK-0 高 24.84%、19.02%、4.73% 和 29.45%。这些数据表明喷施外源 ABA 可有效提高低温胁迫下烟草叶片中 SOD 和 POD 活性。

2.5 低温胁迫下外源 ABA 处理烟草幼苗生理指标的主成分分析

综合低温胁迫下不同处理的烟草幼苗生理生化指标,根据主成分分析中特征值大于 1 的标准选取 3 个主成分,第一、第二和第三主成分的贡献率分别为 47.023%、31.927%、15.641%,其累积贡献率为 94.591%,具有较好的代表性,其余成分贡献率可忽略不计(表 6)。

第一主成分中,叶绿素 a 和类胡萝卜素的贡献率尤为突出,这表明在低温胁迫下,烟草幼苗的光合作用受到显著抑制。叶绿素 a 和类胡萝卜素作为光合作用的关键色素,其含量的变化直接反映了光合作用效率的高低。第二主成分中,叶绿素 b 和 POD 活性的贡献率较大。叶绿素 b 虽然与光合作用也密切相关,但在此主成分中更侧重于反映烟草幼苗在低温条件下细胞内保护酶活性的变化。POD 活性作为细胞内一种重要的保护酶,其活性的变化能够体现烟草幼苗对抗低温胁迫的能力。第三主成分则主要涵盖了可溶性蛋白、可溶性糖、MDA、Pro 含量以及 SOD 活性等指标。这些指标共同反映了细胞内渗透调节物质的浓度水平,这一水平对维持植物体内水盐平衡、保证细胞膜稳定性至关重要。因此,第三主成分主要表明烟草幼苗在低温胁迫下通过调节渗透物质来应对逆境的能力。

2.6 低温胁迫下外源 ABA 处理烟草幼苗生理指标的隶属函数法分析

对烟草性状标准化处理后,将喷施不同浓度

表 6 低温胁迫下外源 ABA 处理烟草幼苗 9 个性状的主成分分析

Table 6 Principal component analysis of 9 traits of tobacco seedlings treated by exogenous ABA under low temperature stress			
性状 Trait	第一主成分 Principal component 1	第二主成分 Principal component 2	第三主成分 Principal component 3
叶绿素 a 含量 Chlorophyll a content	0.222	0.115	-0.015
叶绿素 b 含量 Chlorophyll b content	0.180	0.193	0.082
类胡萝卜素含量 Carotenoid content	0.229	0.085	0.000
可溶性蛋白含量 Soluble suger content	0.155	-0.095	0.363
可溶性糖含量 Soluble suger content	0.163	-0.165	-0.387
MDA 含量 MDA content	-0.155	0.174	0.388
Pro 含量 Pro content	-0.021	-0.280	0.347
POD 活性 POD activity	0.039	0.333	0.157
SOD 活性 SOD activity	0.160	-0.186	0.355
特征值 Eigenvalues	4.232	2.873	1.408
贡献率 Contribution rate (%)	47.023	31.927	15.641
累积贡献率 Cumulative contribution rate (%)	47.023	78.949	94.591

注：同列数据后小写英文字母不同者表示差异显著（ $P<0.05$ ）。

Note: Different lowercase letters in the same column indicated significant differences ($P<0.05$).

外源 ABA 的烟草幼苗各主成分得分分别与其所对应的贡献率相乘，进而得到综合得分。以综合得分为依据对烟草幼苗抗寒性进行综合评价。如表 7 所示，烟草幼苗的抗寒能力综合评价 D 值随着喷施外源 ABA 浓度的升高，呈现出先增加后减少的趋势，T2 处理烟草幼苗的抗寒能力达到最高水平。通过隶属函数法分析可知，喷施适当浓度的外源 ABA 能够在一定程度上提升烟草的耐寒性。当喷施的外源 ABA 浓度过高时，其效果并不总是积极的，如在 T4 处理条件下 D 值低于未喷施 ABA 的对照 CK-0，这表明过高的外源 ABA 浓度可能会在一定程度上削弱烟草抗寒性。

表 7 烟草幼苗各综合指标的隶属函数值、D 值及综合评价

Table 7 Membership function value, D value and comprehensive evaluation of each comprehensive index of tobacco seedlings

处理 Treatment	$U(X_1)$	$U(X_2)$	$U(X_3)$	D 值 D value	抗寒性排序 Cold resistance ranking
CK-0	0.000	0.307	0.849	0.244	4
T1	0.220	1.000	0.190	0.447	2
T2	1.000	0.640	1.000	0.713	1
T3	0.690	0.000	0.000	0.343	3
T4	0.232	0.131	0.856	0.160	5

注：同列数据后小写英文字母不同者表示差异显著（ $P<0.05$ ）。

Note: Different lowercase letters in the same column indicated significant differences ($P<0.05$).

综上所述，在喷施外源 ABA 时，需选择适当的浓度范围，以达到最佳抗寒效果，浓度过低可能效果不明显，而浓度过高则可能产生负面影响。

3 讨论

3.1 生理机制

低温胁迫作为一种严重的非生物胁迫，对植物生长和发育构成阻碍^[21]。为深入理解低温胁迫对烟草幼苗的影响，本研究比较了常温与低温条件下，喷施清水处理的烟草植株内多项生理指标的变化。研究结果显示，低温胁迫促使烟草叶片内光合色素（特别是叶绿素 a）和可溶性蛋白含量下降，而可溶性糖、MDA、脯氨酸含量以及 POD、SOD 活性则呈现上升趋势。这一发现与其他研究者的结论相吻合，即低温胁迫会引发植株体内活性氧类物质的积累，进而损伤细胞膜结构和功能，导致抗氧化系统受损，破坏植株内部代谢平衡，最终显著降低植物的抗逆性^[22-24]。进一步推测，在低温胁迫下，植株内源 ABA 可能通过与 ABA 结合蛋白的结合，作为信号分子传递环境胁迫信息。ABA 作为一种被称为“胁迫激素”（Stress hormone）的植物生长调节剂，在植物的生长和发育过程中扮演着至关重要的角色。众多研究表明，干旱、盐度、寒冷、高温等

非生物胁迫条件均会引起植物体内 ABA 水平的升高^[25]。这一发现揭示了植物通过 ABA 这一关键信号分子来调控对非生物胁迫的响应,进而参与调控种子休眠、萌发、幼苗早期发育、果实发育、叶片衰老以及气孔运动等多个生理过程^[3, 21]。因此,ABA 不仅是植物应对环境胁迫的重要调节因子,也是连接植物生长发育与环境适应性的关键桥梁。

低温胁迫不仅通过光抑制直接影响光合作用,还会抑制光合作用相关酶的活性,从而导致光合速率显著降低。史中飞等^[26]研究表明,低温胁迫对油菜光合系统造成损伤,且胁迫程度越严重,油菜叶片中的光合色素含量越低。在低温胁迫条件下,植物体内渗透调节物质浓度越高,其抗寒性通常越强^[27-28]。以往研究已经证实,对处于低温胁迫下的植物施加适当浓度的外源 ABA,可以通过提升渗透调节物质的浓度水平,有效维持植物体内的水分平衡,保持细胞膜的稳定性,并诱导抗氧化系统的激活,从而减轻低温胁迫对烟草植株的损害^[29]。低温胁迫下,自由基等有害物质增多,活性氧会加剧 MDA 的积累,从而破坏膜结构,降低细胞膜的稳定性。POD 和 SOD 是活性氧清除过程中的关键酶类,构成抗氧化酶系统的重要组成部分,它们在抵御氧化应激、减轻由此对细胞膜造成的伤害方面扮演着至关重要的角色^[30]。

3.2 生理指标分析

植物光合色素的含量是衡量光合作用效率的重要指标之一,为评估植物的抗寒能力提供参考^[31]。樊怀福等^[32]、项洪涛等^[33]研究表明,叶绿素 a 含量的增加能提升植株光能的即时转换速率,这在一定程度上能够减轻低温胁迫对烟草植株光合作用器官的损伤,并缓解对烟草生长的抑制作用。本研究结果显示,烟草遭受低温胁迫时,施加外源 ABA 能提高叶片中叶绿素 a 含量,使叶绿素 a 与叶绿素 b 含量比值增大。这可能是喷施外源 ABA 增强了光合作用相关酶的活性,从而提高植株光能的即时转换效率。在低温胁迫处理 72 h 后,经 20 $\mu\text{mol/L}$ ABA 处理 (T2) 的烟草植株内光合色素含量显著高于 CK-0,这表明外源 ABA 对光合色素含量的下降有较好的缓解

作用。表明提前喷施外源 ABA 能有效减轻低温胁迫对植株的危害,这与李进等^[34]的研究结果相吻合。本研究推测外源 ABA 的喷施之所以能提高烟草植株的抗寒能力,可能是因为它促进了植株对水分的利用效率,进而有利于光合色素合成。这一机制可能涉及 ABA 在调节气孔开闭、水分关系改善以及光合作用相关酶活性增强等方面的综合作用,从而帮助植株在低温胁迫下保持较高的光合作用效率和生长活力。

可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸等渗透调节物质的浓度,已被广泛用作评估植物抗寒能力的重要指标^[33]。本研究中,经 20、30、50 $\mu\text{mol/L}$ ABA 处理 (T2、T3、T4) 72 h 的烟草植株内可溶性蛋白含量显著高于未喷施 ABA 的 CK-0,表明提前喷施外源 ABA 对促进烟草内可溶性蛋白含量的上升具有较好促进作用,从而验证了其对低温胁迫的缓解作用,这与于晶等^[35]研究结果一致。同时,在处理 48 h 和 72 h 后,30 $\mu\text{mol/L}$ ABA 处理 (T3) 的烟草植株内可溶性糖含量也显著高于 CK-0,进一步证明提前喷施外源 ABA 对提升烟草内可溶性糖含量的积极作用以及低温胁迫的缓解效果,这与项洪涛等^[36]研究结果相符。推测外源 ABA 可能通过提高 Δ -二氢吡咯-5-羧酸合成酶的合成,进而促进植株脯氨酸含量的增加。值得注意的是,在处理 72 h 时,虽然 30、50 $\mu\text{mol/L}$ ABA 处理的烟草内脯氨酸含量显著高于 CK,但 10 $\mu\text{mol/L}$ ABA 处理烟草的脯氨酸含量却显著低于 CK-0,且在同一处理时间内,喷施外源 ABA 的浓度越高,脯氨酸含量也越高。在喷施更高浓度的外源 ABA 时,低温胁迫下的烟草幼苗中的脯氨酸含量可能会进一步提高。

此外,MDA 含量也是反映植物抗寒性的一个重要指标。周伟江等^[37]研究发现,随着细胞受损程度提高,植物中 MDA 含量也会相应增加。而在本研究中,处理 72 h 后,20、30、50 $\mu\text{mol/L}$ ABA 处理 (T2、T3、T4) 的烟草植株内 MDA 含量显著低于 CK-0,这表明提前喷施外源 ABA 对抑制烟草内 MDA 含量的上升具有显著效果,从而验证了其对低温胁迫的缓解作用,这与纪环宇等^[38]研究结果一致。推测外源 ABA 可能通过调节细胞壁代谢相关基因来维持细胞壁

的完整性,同时抑制膜脂质过氧化过程,从而减少低温胁迫下细胞膜的损伤,进而抑制MDA含量的提高。

王调叶等^[39]在研究葡萄时发现随着低温胁迫强度的增加,植物体内的POD、SOD活性呈上升趋势,表明这两种酶在植物应对低温伤害时发挥积极的防御作用。本试验在此基础上,深入探索了外源ABA处理对低温胁迫下烟草POD、SOD活性的影响,结果显示在经历48 h低温处理后,所有接受外源ABA喷施的烟草样本,其SOD活性均高于CK-0。特别地,在低温处理达到72 h时,使用10、20 $\mu\text{mol/L}$ 浓度ABA处理的烟草组(T1、T2),其POD活性显著高于CK。基于上述发现,推测外源ABA可能通过诱导抗氧化酶相关基因的表达量增加使烟草内POD、SOD活性增强。这一推测不仅解释了为何经ABA处理的烟草能在低温胁迫下展现出更高的抗氧化酶活性,也进一步表明预先喷施外源ABA能够有效缓解低温对烟草造成的胁迫效应,这与张婷等^[40]研究结果一致,共同强调了ABA在提升植物抗寒能力方面的积极作用。

结合生理生化指标的测定结果及隶属函数分析,可以观察到在经历72 h的低温胁迫后,烟草幼苗的抗寒性随着施加外源ABA浓度的增加呈现出先上升后下降的趋势,且50 $\mu\text{mol/L}$ ABA处理(T4)的烟草幼苗的抗寒性反而低于未施加ABA的CK-0。这一现象表明,过高浓度的外源ABA喷施处理可能会削弱烟草幼苗对低温胁迫的耐受能力,而10、20、30 $\mu\text{mol/L}$ ABA处理(T1、T2、T3)的烟草的抗寒性均高于CK-0,表明喷施一定浓度的外源ABA可以提高烟草对抗低温能力。

与王原秀等^[41]研究相比,本试验在处理材料数量上较少且各处理仅喷施1次,但设置外源ABA的浓度梯度,更侧重于探究最适外源ABA喷施浓度,结果表明喷施20 $\mu\text{mol/L}$ ABA的处理对烟草幼苗低温胁迫的缓解作用较佳。本试验未设置对烟草品种、大小和外源ABA不同喷施次数等差异效果的探究,在未来的试验设计中可以增加相关设计。

4 结论

本研究结果表明低温胁迫严重影响烟草幼苗生长,损害光合系统、抗氧化系统及细胞膜功能。喷施外源ABA能有效减轻其对光合作用的伤害,促进光合作用,降低MDA含量,保护细胞膜稳定性。同时,外源ABA还能增强抗氧化酶活性,提高氧化应激抵抗力和渗透调节物质含量,缓解冷害损伤。本研究结果表明,外源ABA对烟草短期冷害具有剂量效应,其中外源喷施20 $\mu\text{mol/L}$ ABA效果最佳,既能显著减轻低温伤害,又能降低ABA用量,节约成本。这一发现为实际生产中应对低温胁迫、保护烟草幼苗提供了技术支持和理论依据。

参考文献(References):

- [1] 李禹,马建彬,代惠娟,白羽祥,王戈,王圣丰,刘波,谭宏祥,吴姝媛,沈永祥,王娜.氮肥减施对烤烟生长及氮肥利用效率的影响[J].广东农业科学,2024,51(8):92-103.DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2024.08.010.
LI Y, MA J B, DAI H J, BAI Y X, WANG G, WANG S F, LIU B, TAN H X, WU S J, SENG Y X, WANG N. Effects of nitrogen fertilizer reduction on growth and nitrogen use efficiency of flue-cured tobacco [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2024,51(8):92-103. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2024.08.010.
- [2] 叶晓青,曾嘉楠,邹勇,周诚,李俊业,李淮源,邓世媛,陈建军,王媛媛.温度胁迫对烤烟生理机制的影响及相关调控研究进展[J].广东农业科学,2023,50(8):105-117.DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2023.08.011.
YE X Q, ZENG J N, ZOU Y, ZHOU C, LI J Y, LI H Y, DENG S Y, CHEN J J, WANG Y Y. Research progress on the physiological mechanism and related regulation of temperature stress on flue-cured tobacco [J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2023,50(8):105-117. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2023.08.011.
- [3] 马斯琦,刘万峰,吕林,李义强,高军平,杜兴华,蒲文宣.烟草中脱落酸的相关研究进展[J].中国烟草科学,2020,41(1):94-100. DOI:10.13496/j.issn.1007-5119.2020.01.015.
MA S Q, LIU W F, LYU L, LI Y Q, GAO J P, DU X H, PU W X. Review on abscisic acid (ABA) in tobacco [J]. *Chinese Tobacco Science*, 2020,41(1):94-100. DOI:10.13496/j.issn.1007-5119.2020.01.015.
- [4] BEN SAAD R, BEN ROMDHANE W, BAAZAOU N, BOUTERAAM T, CHOUAIBI Y, MNIF W, BEN HSOUNA A, KAČÁNIOVÁ M. Functional characterization of *Lobularia maritima* LmTrxh2 gene involved in cold tolerance in Tobacco through alleviation of ROS damage to the plasma membrane [J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 2023,24(3):3030. DOI:10.3390/ijms24033030.
- [5] 王利斌,牛军鹏,王国栋,谢玉花,张琛,郁志芳,谢兵,张秋勤,郑贺云,原瑞鸿,耿新丽,张绍铃.果实发育和成熟过程中糖信号

- 的研究进展[J]. 广东农业科学, 2024,51(10):1-16.DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2024.10.001.
- WANG L B, NIU J P, WANG G D, XIE Y H, ZHANG C, YU Z F, XIE B, ZHANG Q Q, ZHENG H Y, YUAN R H, GENG X L, ZHANG S L. Research progress on sugar signaling during fruit development and ripening[J]. *Guangdong Agricultural Sciences*, 2024,51(10):1-16. DOI:10.16768/j.issn.1004-874X.2024.10.001.
- [6] SAH S K, REDDY K R, LI J. Absciscic acid and abiotic stress tolerance in crop plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016,7:571. DOI:10.3389/fpls.2016.00571.
- [7] SHU K, ZHOU W, CHEN F, LUO X, YANG W. Absciscic acid and gibberellins antagonistically mediate plant development and abiotic stress responses[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018,9:416. DOI:10.3389/fpls.2018.00416.
- [8] 邓化冰, 车芳璐, 肖应辉, 唐文帮, 盘毅, 刘志贤, 陈立云. 开花期低温胁迫对水稻花粉性状及剑叶理化特性的影响[J]. 应用生态学报, 2011,22(1):66-72.DOI:10.13287/j.1001-9332.2011.0022.
- DENG H B, CHE F L, XIAO Y H, TANG W B, PAN Y, LIU Z X, CHEN L Y. Effects of low temperature stress during flowering period on pollen characters and flag leaf physiological and biochemical characteristics of rice[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011,22(1):66-72.DOI:10.13287/j.1001-9332.2011.0022.
- [9] 宋凤斌, 孙露莹, 李向楠, 朱先灿, 刘胜群, 王洋, 齐晓宁. 脱落酸及其类似物调控小麦低温抗性的生理机制[J]. 吉林农业大学学报, 2018,40(4):393-398.DOI:10.13327/j.jjlau.2018.4622.
- SONG F B, SUN L Y, LI X N, ZHU X C, LIU S Q, WANG Y, QI X N. Physiological mechanism of wheat resistance under low temperature stress[J]. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2018,40(4):393-398.DOI:10.13327/j.jjlau.2018.4622.
- [10] 唐润钰, 孙敏红, 吴玲利, 李建安, 王楠, 熊利. 不同外源物质对低温胁迫下油茶花器官的缓解效应[J]. 植物生理学报, 2023,59(1):219-230.DOI:10.13592/j.cnki.ppj.100194.
- TANG R Y, SUN M H, WU L L, LI J A, WANG N, XIONG L. Alleviating effect of different exogenous substances on floral organs of *Camellia oleifera* under low temperature stress[J]. *Plant Physiology Communications*, 2023,59(1):219-230.DOI:10.13592/j.cnki.ppj.100194.
- [11] 王鹏博, 杨茂林, 冯国军, 刘大军, 杨晓旭, 刘畅. 低温胁迫下脱落酸对菜豆种子萌发的影响[J]. 北方园艺:1-10.DOI:10.11937/bfy.20241997.
- WANG P B, YANG M L, FENG G J, LIU D J, YANG X X, CHANG L. The impact of absciscic acid on the germination of phasebean seeds under low temperature stress: an investigation into its influence[J]. *Northern Horticulture*:1-10.DOI:10.11937/bfy.20241997.
- [12] 张适阳, 刘凤民, 崔均涛, 何磊, 冯月燕, 张伟丽. 三种外源物质对低温胁迫下柱花草生理与荧光特性的影响[J]. 草业学报, 2023,32(6):85-99.DOI:10.11686/cyxb2022322.
- ZHANG S Y, LIU F M, CUI J T, HE L, FENG Y Y, ZHANG W L. Effects of three exogenous substances on the physiological and fluorescence characteristics of *Stylosanthes guianensis* under low-temperature stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2023,32(6):85-99.DOI:10.11686/cyxb2022322.
- [13] 房祥军, 吴伟杰, 穆宏磊, 陈杭君, 郑小林, 郅海燕. 外源脱落酸处理对蓝莓采后低温胁迫下生理响应的影响[J]. 中国食品学报, 2023,23(2):232-242.DOI:10.16429/j.1009-7848.2023.02.023.
- FANG X J, WU W J, MU H L, CHEN H J, ZHENG X L, GAO H Y. Effect of exogenous absciscic acid on physiological response of blueberries to low temperature stress during postharvest[J]. *Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology*, 2023,23(2):232-242. DOI:10.16429/j.1009-7848.2023.02.023.
- [14] 杨小雯, 庄泽龙, 周玉梅, 雷恭鑫, 万文华, 彭云玲. 低温胁迫下不同外源激素对玉米发芽及幼苗生理特性的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2024,59(3):117-128. DOI:10.13432/j.cnki.jgsau.2024.03.014.
- YANG X W, ZHUANG Z L, ZHOU Y M, LEI G X, WAN W H, PENG Y L. Effects of different exogenous hormones on germination and seedling physiology of maize under low temperature stress[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2024,59(3):117-128. DOI:10.13432/j.cnki.jgsau.2024.03.014.
- [15] 谢小玉, 侯爽, 郭金格, 汪芬芬, 崔凯东, 杨奇, 陈锦芬, 顾开元. 烤烟伸根期对低温胁迫的生理响应[J]. 中国烟草学报, 2022,28(5):47-55. DOI:10.16472/j.chinatobacco.2021.T0149.
- XIE X Y, HOU S, GUO J G, WANG F F, CUI K D, YANG Q, CHEN J F, GU K Y. Physiological responses of fluecured tobacco to low temperature stress at root-extending stage[J]. *Acta Tabacaria Sinica*, 2022,28(5):47-55.DOI:10.16472/j.chinatobacco.2021.T0149.
- [16] 沈少君, 郭学清, 郑玉木, 曹睿玄, 邱志丹. 低温胁迫对烤烟生长和产质量的影响[J]. 中国烟草科学, 2010,31(6):35-37. DOI:10.3969/j.issn.1007-5119.2010.06.009.
- SHENG S J, GUO X Q, ZHENG Y M, CAO R X, QIU Z D. Effects of low temperature stress on the growth and yield of flue-cured tobacco[J]. *Chinese Tobacco Science*, 2010,31(6):35-37. DOI:10.3969/j.issn.1007-5119.2010.06.009.
- [17] 张嘉雯, 卢绍浩, 赵喆, 赵铭钦. 外源褪黑素对低温胁迫下烟草幼苗生理指标的影响[J]. 中国农业科技导报, 2020,22(9):78-86. DOI:10.13304/j.nykjdb.2019.0578.
- ZHANG J W, LU S H, ZHAO Z, ZHOU M G. Influences of exogenous melatonin on physiological properties of tobacco seedlings under low temperature stress[J]. *Journal of Agricultural Science and Technology*, 2020,22(9):78-86.DOI:10.13304/j.nykjdb.2019.0578.
- [18] 邹平, 杨霞, 云龙, 龚鹏飞, 丁朋辉, 周家新, 杜秀春, 杨伟, 徐海波, 李义强, 曹亚凡. 巨藻 *Lessonia nigrescens* 岩藻多糖对烟草幼苗低温胁迫的缓解效应[J]. 山东农业科学, 2022,54(12):97-103. DOI:10.14083/j.issn.1001-4942.2022.12.015.
- ZOU P, YANG X, YUN L, GONG P F, DING P H, ZHOU J X, DU X C, YANG W, XU H B, LI Y Q, CAO Y F. Alleviating effects of fucoidan from *Lessonia nigrescens* on low temperature stress to tobacco seedlings[J]. *Shandong Agricultural Sciences*, 2022,54(12):97-103. DOI:10.14083/j.issn.1001-4942.2022.12.015.
- [19] 刘艳菊, 周丽霞, 曹红星. 低温胁迫下不同浓度 ABA 对 4 个油棕新品种幼苗生理特性的影响[J]. 热带作物学报, 2020,41(6):1124-1131. DOI:10.3969/j.issn.1000-2561.2020.06.008.
- LIU Y J, ZHOU L X, CAO H X. Effects of exogenous ABA on physiology of four new oil palm varieties under cold stress[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2020,41(6):1124-1131.

- DOI:10.3969/j.issn.1000-2561.2020.06.008.
- [20] 赵文武,黄莉娟,赵丽丽,王雷挺,谢文辉.低温胁迫对葛藤幼苗生长发育及生理特性的影响[J].南方农业学报,2022,53(11):3068-3078. DOI:10.3969/j.issn.2095-1191.2022.11.007.
- ZHAO W W, HUANG L J, ZHAN L L, WANG L T, XIE W H. Effects of low temperature stress on growth and development and physiological characteristics of *Pueraria lobata* seedlings [J]. *Journal of Southern Agriculture*, 2022,53(11):3068-3078. DOI:10.3969/j.issn.2095-1191.2022.11.007.
- [21] 王金丽,杜晨曦,周华坤,殷恒霞.外源 ABA 与植物非生物胁迫抗逆机制[J].安徽农业科学,2019,47(13):12-15. DOI:10.3969/j.issn.0517-6611.2019.13.004.
- WANG J L, DU C X, ZHOU H K, YIN H X. Exogenic ABA and plant abiotic stress resistance mechanism [J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2019,47(13):12-15. DOI:10.3969/j.issn.0517-6611.2019.13.004.
- [22] VISHWAKARMA K, UPADHYAY N, KUMAR N, YADAV G, SINGH J, MISHRA R K, KUMAR V, VERMA R, UPADHYAY R G, PANDEY M, SHARMA S. Absciscic acid signaling and abiotic stress tolerance in plants: A review on current knowledge and future prospects [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017,8:161. DOI:10.3389/fpls.2017.00161.
- [23] 屈旭,胡海洲,鲁雪莉,王德权,臧传江,赵栋霖,王仁汉,刘少云,张成省,李义强,徐宗昌.不同药剂引发对烤烟种子萌发和幼苗低温响应的影响[J].中国烟草科学,2024,45(1):7-16. DOI:10.13496/j.issn.1007-5119.2024.01.002.
- QU X, HU H Z, LU X L, WANG D Q, ZANG C J, ZHAO D L, WANG R H, LIU S Y, ZHANG C S, LI Y Q, XU Z C. Effects of different chemicals on seed germination and seedling response to low temperature of flue-cured tobacco [J]. *Chinese Tobacco Science*, 2024,45(1):7-16. DOI:10.13496/j.issn.1007-5119.2024.01.002.
- [24] 张庆怡,李悦,董佳伟,徐洪伟,周晓馥.外源 ABA 对低温胁迫下牛皮杜鹃气孔性状及光合性能的影响[J].北方园艺,2022(1):72-79. DOI:10.11937/bfy.20213003.
- ZHANG Q Y, LI Y, DONG J W, XU H W, ZHOU X F. Effects of exogenous ABA on Stomatal characters and photosynthetic characteristics of *Rhododendron chrysanthum* Pall. under low temperature stress [J]. *Northern Horticulture*, 2022(1):72-79. DOI:10.11937/bfy.20213003.
- [25] VERMA V, RAVINDRAN P, KUMAR P P. Plant hormone-mediated regulation of stress responses [J]. *BMC Plant Biology*, 2016,16(1):86. DOI:10.1186/s12870-016-0771-y.
- [26] 史中飞,梁娟红,张小花,成宏斌,郑晨,王娟,张腾国.外源褪黑素对低温胁迫下油菜幼苗抗寒性的影响[J].干旱地区农业研究,2019,37(4):163-170. DOI:10.7606/j.issn.1000-7601.2019.04.22.
- SHI Z F, LIANG J H, ZHANG X H, CHENG H B, ZHENG S, WANG J, ZHANG T G. Effect of exogenous melatonin on cold resistance of *Brassica rapa* seedlings under low temperature stress [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2019,37(4):163-170. DOI:10.7606/j.issn.1000-7601.2019.04.22.
- [27] YADAV S K. Cold stress tolerance mechanisms in plants: A review [J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2010,30(3): 515-527. DOI:10.1051/agro/2009050.
- [28] KRASENSKY J, JONAK C. Drought, salt, and temperature stress-induced metabolic rearrangements and regulatory networks [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2012,63(4):1593-1608. DOI:10.1093/jxb/err460.
- [29] WAADT R, SELLER C A, HSU P, TAKAHASHI Y, MUNEMASA S, SCHROEDER J I. Plant hormone regulation of abiotic stress responses [J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2022,23(10):680-694. DOI:10.1038/s41580-022-00479-6.
- [30] DAS K, ROYCHOUDHURY A. Reactive oxygen species (ROS) and response of antioxidants as ROS-scavengers during environmental stress in plants [J]. *Frontiers in Environmental Science*, 2014, 2:53. DOI:10.3389/fenvs.2014.00053.
- [31] 蒋朝维,陶轩,杨雷,李洋洋,肖汉乾,张明发,张一扬.低温胁迫下2个烤烟品种幼苗对外源亚精胺的生理响应[J].江苏农业科学,2024,52(02):73-78. DOI:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.21.010.
- JIANG C W, TAO X, YANG L, LI Y Y, XIAO H Q, WU J J, ZHANG M F, JIANG H, TAO X, YANG L, ZHANG Y Y. Physiological response of flue-cured tobacco seedlings to exogenous melatonin spray under low temperature stress [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2024,52(02):73-78. DOI:10.15889/j.issn.1002-1302.2023.21.010.
- [32] 樊怀福,蒋卫杰,郭世荣.低温对番茄幼苗植株生长和叶片光合作用的影响[J].江苏农业科学,2005(3):89-91. DOI:10.3969/j.issn.1002-1302.2005.03.030.
- FAN H F, JIANG W J, GUO S R. Effects of low temperature on growth and photosynthesis of tomato seedlings [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2005(3):89-91. DOI:10.3969/j.issn.1002-1302.2005.03.030.
- [33] 项洪涛,李琬,郑殿峰,王诗雅,何宁,王曼力,王彤彤,杨纯杰,李博.外源 ABA 对低温胁迫下小豆幼苗生理及产量的影响[J].干旱地区农业研究,2020,38(6):52-60. DOI:10.7606/j.issn.1000-7601.2020.06.08.
- XIANG H T, LI W, ZHENG D F, WANG S Y, HE N, WANG M L, WANG T T, YANG C J, LI B. Effects of exogenous ABA on cold resistance physiology and yield of adzuki bean seedlings under low temperature stress [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2020,38(6):52-60. DOI:10.7606/j.issn.1000-7601.2020.06.08.
- [34] 李进,张军高,刘梦丽,杜鹏程,郝江,杨久嗣,雷斌.4种外源物质对低温胁迫下棉花 (*Gossypium hirsutum*) 幼苗的缓解效应分析[J].分子植物育种,2019,17(17):5792-5800. DOI:10.13271/j.mph.017.005792.
- LI J, ZHANG J G, LIU M L, DU P C, XI J, YANG J S, LEI B. Mitigation effect analysis of four exogenous substances on *Gossypium hirsutum* seedlings under low temperature stress [J]. *Molecular Plant Breeding*, 2019,17(17):5792-5800. DOI:10.13271/j.mph.017.005792.
- [35] 于晶,张林,苍晶,王兴,周子珊,郝再彬,李卓夫.外源 ABA 对寒地冬小麦东农冬麦1号幼苗生长及抗冷性的影响[J].麦类作物学报,2008,25(5):883-887. DOI:10.7606/j.issn.1009-1041.2008.05.188.
- YU J, ZHANG L, CANG J, WANG X, ZHOU Z S, HAO Z B, LI Z F. Effects of exogenous ABA on cold resistance and tender seedlings growth of winter wheat dongnongdongmail in cold area [J]. *Journal of Triticeae Crops*, 2008,25(5):883-887. DOI:10.7606/

- j.issn.1009-1041.2008.05.188.
- [36] 项洪涛, 郑殿峰, 何宁, 李琬, 王曼力, 王诗雅. 植物对低温胁迫的生理响应及外源脱落酸缓解胁迫效应的研究进展[J]. 草业学报, 2021,30(1):208-219.DOI:10.11686/cyxb2020091.
- XIANG H T, ZHENG D F, HE N, LI W, WANG M L, WANG S Y. Research progress on the physiological response of plants to low temperature and the amelioration effectiveness of exogenous ABA [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2021,30(1):208-219.DOI:10.11686/cyxb2020091.
- [37] 周伟江, 吴旺娣, 唐才宝, 肖志芳, 陈光辉, 王悦. 外源油菜素内酯对低温胁迫下水稻幼苗生长及生理特性的影响[J]. 西北农业学报, 2020,29(9):1410-1416.DOI:10.7606/j.issn.1004-1389.2020.09.014.
- ZHOU W J, WU W P, TANG C B, XIAO Z F, CHEN G H, WANG Y. Effect of exogenous 2,4-epibrassinolide on germination and physiological characteristics of rice seedlings under chilling stress[J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2020,29(9):1410-1416. DOI:10.7606/j.issn.1004-1389.2020.09.014.
- [38] 纪环宇, 刘晓嘉, 唐雪东, 王明月, 陈国双, 刘海瀛. 外源 ABA 对低温胁迫下越橘花期和幼果期抗寒性的影响[J]. 北方园艺, 2023(1):27-33. DOI:10.11937/bfy.20221946.
- JI H Y, LIU X J, TANG X D, WANG M Y, CHEN G S, LIU H Y. Effects of exogenous ABA on cold resistance of blueberry at flowering stage and young fruit stage under low temperature stress [J]. *Northern Horticulture*, 2023(1):27-33.DOI:10.11937/bfy.20221946.
- [39] 王调叶, 梁靖, 刘雅诗, 王鑫, 毛娟, 褚明宇. 低温胁迫下褪黑素对葡萄悬浮细胞生长及生化特性的影响[J]. 西北植物学报, 2024,44(9):1376-1385. DOI:10.7606/j.issn.1000-4025.20240094.
- WANG T Y, LIANG J, LIU Y S, WANG X, MAO J, CHU M Y. Effects of melatonin on growth and biochemical effects of melatonin on growth and biochemical [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2024,44(9):1376-1385.DOI:10.7606/j.issn.1000-4025.20240094.
- [40] 张婷, 寇旭娥, 刘昊臻, 李亚鹏, 张等龙, 曾秀存, 许耀照. 外源 ABA 喷施对低温下冬油菜陇油 7 号幼苗生理特性的影响[J]. 农业科技通讯, 2023(6):125-128.DOI:10.3969/j.issn.1000-6400.2023.06.034.
- WANG T, KOU X E, LIU H Z, LI Y P, ZHANG D L, ZENG X C, XU Y Z. The impact of exogenous abscisic acid (ABA) spray on the physiological characteristics of winter rapeseed (*Brassica napus* L.) cultivar 'Longyou 7' seedlings under low temperature conditions. [J]. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, 2023(6):125-128. DOI:10.3969/j.issn.1000-6400.2023.06.034.
- [41] 王原秀, 兰梦云, 范吴蔚, 唐博希, 田慧源, 刘国琴. 外源 ABA 对烟草苗期冷胁迫伤害的缓解效应研究[J]. 山地农业生物学报, 2023,42(3):21-28. DOI:10.15958/j.cnki.sdnyswx.2023.03.004.
- WANG Y X, LAN M Y, FAN W W, TANG B X, TIAN H Y, LIU G Q. Alleviating effect of exogenous aba on tobacco seedlings under cold stress [J]. *Journal of Mountain Agriculture and Biology*, 2023,42(3):21-28. DOI:10.15958/j.cnki.sdnyswx.2023.03.004.

【责任编辑 张辉玲】