

玉米黄质对低温弱光下辣椒光合能力和叶黄素循环的影响

蒲凯国,丁东霞,李能慧,张 淼,王甜甜,颌建明,李 静

(甘肃农业大学园艺学院,甘肃 兰州 730070)

摘 要:为进一步探究玉米黄质对辣椒低温弱光耐受性的影响,以低温敏感性辣椒‘航椒2号’为试验材料,通过叶面喷施玉米黄质,研究其对低温弱光(15℃/5℃, 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)胁迫下辣椒光合作用关键酶活性、叶绿素荧光参数、内源激素含量、叶黄素循环及相关基因表达量的影响,探究玉米黄质缓解辣椒幼苗低温弱光胁迫的生理机制。结果表明:喷施玉米黄质显著提高辣椒幼苗低温弱光下的光合能力,PS II最大光化学量子产量(F_v/F_m)、实际光化学量子产量 $Y(II)$ 分别显著提高5.90%和54.33%,处理后168 h茉莉酸(JA)和生长素(IAA)含量分别显著增加16.70%和62.30%;辣椒幼苗花药黄质、紫黄质、叶黄素和玉米黄质含量分别增加了1.06、0.48、0.19倍和1.57倍,同时在胁迫处理24、48、168 h时CaZEP基因表达量分别显著增加了3.44、1.64倍和5.50倍,而CaVDE基因表达量与对照相比未达到显著性差异。综上所述,喷施玉米黄质可能通过增强低温弱光下辣椒幼苗光合能力、调控激素代谢以及促进辣椒幼苗启动叶黄素循环来提高辣椒幼苗对低温弱光胁迫的耐受性。

关键词:辣椒;外源玉米黄质;低温弱光胁迫;光合能力;叶黄素循环

中图分类号:S641.3;S143.8 **文献标志码:**A

Effects of zeaxanthin on photosynthesis capacity and xanthophyll cycle of pepper under low temperature and weak light

PU Kaiguo, DING Dongxia, LI Nenghui, ZHANG Miao, WANG Tiantian, XIE Jianming, LI Jing

(College of Horticulture, Gansu Agriculture University, Lanzhou, Gansu 730070, China)

Abstract: To further explore the effects of zeaxanthin on weak temperature and weak light tolerance of hot pepper, the effects of zeaxanthin on the activities of key photosynthetic enzymes, chlorophyll fluorescence parameters, endogenous hormone content, xanthophyll cycle and related gene expression in pepper ‘Hangjiao 2’ under low temperature and weak light stress (15℃/5℃, 100 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) were studied, and the physiological mechanism of zeaxanthin in alleviating low temperature and weak light stress of pepper seedlings were explored. The results showed that spraying zeaxanthin significantly increased the photosynthetic capacity of pepper seedlings under low temperature and weak light, and the maximum photochemical quantum yield (F_v/F_m) and actual photochemical quantum yield $Y(II)$ were significantly increased by 5.90% and 54.33%, respectively. The contents of jasmonic acid (JA) and auxin (IAA) increased significantly by 16.70% and 62.30%. The contents of antheraxanthin, violaxanthin, xanthophyll and zeaxanthin in pepper seedlings increased by 1.06, 0.48, 0.19 times and 1.57 times, respectively. At the same time, the expression of CaZEP gene increased significantly by 3.44, 1.64 times and 5.50 times at 24, 48, 168 h, but there was no significant difference in CaVDE gene expression. To sum up, spraying zeaxanthin might enhance the tolerance of pepper seedlings to low temperature and low light stress by enhancing the photosynthetic capacity of pepper seedlings, regulating hormone metabolism, and promoting the initiation of xanthophyll cycle in pepper seedlings.

Keywords: pepper; exogenous zeaxanthin; low temperature and weak light stress; photosynthetic capacity; xanthophyll cycle

收稿日期:2023-06-21

修回日期:2023-10-25

基金项目:国家自然科学基金(32360789);甘肃省自然科学基金(23JRRA1417);甘肃省科技特派团专项(23CXNA0037);甘肃省科技创新发展引导科研专项基金(2018ZX-02);国家自然科学基金(32072657)

作者简介:蒲凯国(1998-),男,甘肃古浪人,硕士研究生,研究方向为蔬菜栽培与生理生态。E-mail:pukaiguo1998@163.com

通信作者:李静(1990-),女,甘肃景泰人,副教授,主要从事蔬菜栽培与生理生态研究。E-mail:lj@gau.edu.cn

辣椒原产于南美洲,是我国设施蔬菜栽培的主要作物之一。低温弱光是西北地区冬春季节设施内限制辣椒产量的关键因子^[1]。低温弱光下辣椒叶片中的叶绿素含量显著下降,净光合速率降低,丙二醛(MDA)含量显著升高,细胞膜透性增大^[2],导致辣椒生长发育受到抑制,给辣椒生产造成严重损失。另外,低温弱光胁迫使叶绿素代谢相关基因表达下调或酶的翻译后修饰受到影响,进而导致叶绿素含量降低以及渗透调节物质变化^[3]。所以,如何提高设施内辣椒的低温弱光耐性成为辣椒早春栽培及提高辣椒产量的关键。

玉米黄质是一种含氧类胡萝卜素,又称玉米黄素,普遍存在于植物果实、花草、蔬菜及藻类植物中,在动植物体内发挥着重要作用。有研究表明玉米黄质较其他叶黄素类物质对类囊体膜更具有保护作用^[4];此外,玉米黄质是一种重要的抗氧化剂,可以作为脂质保护剂和活性氧清除剂^[5]。Tang等^[6]研究发现,外源喷施玉米黄质对‘航椒4号’辣椒幼苗进行预处理时,玉米黄质合成关键酶基因表达量显著上调,抗氧化酶活性提高,幼苗对低温胁迫的耐受性增强。本课题组前期研究也发现,辣椒低温弱光耐受性与玉米黄质含量存在极显著正相关关系^[7],并且外源喷施 50 mg · L⁻¹的玉米黄质能显著缓解低温弱光对辣椒幼苗生长的抑制,提高抗氧化酶活性,保护细胞膜的完整性^[8]。而外源喷施玉米黄质是否通过改变辣椒光合特性和叶绿素荧光参数、调控激素代谢以及叶黄素循环来提高植株抗逆性仍无定论。因此,本研究选择低温敏感型辣椒品种‘航椒2号’作为试验材料,通过叶面喷施玉米黄质,探索低温弱光胁迫对辣椒幼苗光合关键酶活性、叶绿素荧光参数、激素含量以及叶黄素循环物质和关键基因表达量的影响,以期对冬、春季辣椒栽培管理提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及试验地点

供试材料为‘航椒2号’辣椒种子,购自天水神舟绿鹏农业科技有限公司;玉米黄质(高效液相检测纯度(HPLC)≥85%)购自上海源叶生物公司。试验于2022年5—9月在甘肃农业大学园艺学院植物组织培养室中进行。

1.2 试验设计

挑选优质饱满的‘航椒2号’辣椒种粒,于55℃浸种30 min并不断搅拌,随后在25℃自来水中浸泡6 h,放在人工气候箱(RDN-400E-4,浙江宁波)中

进行催芽(温度:28℃,湿度:80%,光照:0 μmol · m⁻² · s⁻¹)。露白后挑选萌芽程度一致的种子播种在装有基质(草炭:蛭石:珍珠岩=3:1:1)的营养钵中,出苗后在人工气候箱中培养(温度28/18℃,光照300 μmol · m⁻² · s⁻¹)。待幼苗长至5~6片真叶时(苗龄35~40 d),选择长势一致的辣椒进行处理。试验采用随机区组设计,共设4个处理:(1)CK:正常处理(叶面喷施蒸馏水,含0.01% Tween-80);(2)CK+Z:正常+玉米黄质(叶面喷施50 mg · L⁻¹玉米黄质溶液,含0.01% Tween-80);(3)LL:低温弱光处理(叶面喷施蒸馏水,含0.01% Tween-80);(4)LL+Z:低温弱光+玉米黄质(叶面喷施50 mg · L⁻¹玉米黄质溶液,含0.01% Tween-80),每处理设置3个重复。玉米黄质喷施量以辣椒叶片正、反面均匀喷施至湿润不滴水为宜,每天20:00喷施一次,处理4 d后进行低温弱光处理(15℃/5℃,100 μmol · m⁻² · s⁻¹);正常处理(28℃/18℃,300 μmol · m⁻² · s⁻¹)。分别在处理后0、6、12、24、48 h和168 h随机选取各处理植株,将辣椒植株功能叶片(第3~4片真叶)在液氮中迅速冷冻,之后在-80℃冰箱保存,测定相关指标,各指标的测定重复3次。

1.3 指标测定

1.3.1 叶绿素含量的测定 采用80%丙酮浸提法^[9]进行叶绿素含量的测定。处理168 h时,选取功能叶,避开主叶脉打孔(0.5 cm),称取叶圆片0.1 g,加入80%丙酮10 mL浸提48 h,为保证叶绿素充分提取,每12 h振荡试管一次,使用分光光度计(UV-1780,岛津仪器(苏州)有限公司)分别测定470、663、645 nm下浸提液的OD值,叶绿素含量依据如下公式计算:

$$C_a(\text{叶绿素 a 含量}) = 12.71OD_{663} - 2.59OD_{645} \quad (1)$$

$$C_b(\text{叶绿素 b 含量}) = 22.88OD_{645} - 4.67OD_{663} \quad (2)$$

$$C_{a+b}(\text{叶绿素 a+b 含量}) = 20.29OD_{645} + 8.04OD_{663} \quad (3)$$

$$C_{car}(\text{总类胡萝卜素含量}) = 4.70D_{470} - 0.27C_{a+b} \quad (4)$$

$$\text{叶绿素含量}(\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}, \text{以鲜质量计}) = [C(\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}) \times \text{提取液总体积}(\text{ml}) / 1000] / \text{样品鲜质量}(\text{g}) \quad (5)$$

1.3.2 卡尔文循环中相关酶活性的测定 果糖1,6-二磷酸醛缩酶(FBA)、1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)、果糖-1,6-二磷酸酶(FBPase)、转酮醇酶(TK)和3-甘油醛-磷酸脱氢酶(GAPDH)活性均采用ELISA(酶联免疫法)试剂盒(上海远慕生物科

技有限公司)测定,具体测定方法依据试剂盒说明书步骤进行。

1.3.3 叶绿素荧光参数的测定 使用调制叶绿素荧光成像仪 IMAGIN-PAM (Heinz Waltz, Germany) 并参照胡琳莉^[10]的方法进行叶绿素荧光参数(PSII 最大光化学效率(F_v/F_m))、PSII 实际光化学量子效率($Y(II)$)、非光化学淬灭量子产量($Y(NPQ)$)、非调节性热耗散($Y(NO)$)、非光化学淬灭(NPQ)、非光化学淬灭系数(qN)、光化学淬灭系数(qP)、PSII 激发压($1-qP$)、过剩激发能[($1-qP$)/ NPQ])的测定。

1.3.4 快速叶绿素荧光诱导动力学曲线(OJIP)测定和 JIP-test 分析 利用植物效率分析仪 Handy PEA(Han satech, 英国)测定叶片 OJIP 曲线。参照李鹏民等^[11]和 Stirbet 等^[12]方法对 OJIP 曲线进行 JIP-test 分析。

1.3.5 辣椒幼苗内源激素含量的测定 玉米素(ZT)、赤霉素(GA_3)、脱落酸(ABA)、水杨酸(SA)、茉莉酸(JA)、生长素(IAA)等内源激素含量用液相色谱-质谱联用仪(Agilent 1290-6460, USA)测定,参照唐超男^[13]的方法。

1.3.6 叶黄素循环物质的提取和测定 花药黄质、紫黄质、叶黄素、玉米黄质含量的提取和测定(高效液相色谱法)参照李静^[14]的方法。

1.3.7 叶黄素循环相关基因表达量的测定 *CaVDE* 和 *CaZEP* 基因表达量的测定参照唐超男^[13]的方法。辣椒幼苗叶片总 RNA 采用 RNA 提取试剂盒(天根生物科技有限公司,北京)提取。将提取的 RNA 样本用 cDNA 试剂盒反转录得到 cDNA。通过 NCBI 基因网站(<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/gene>)查询并获取基因序列,使用 NCBI BLAST 进行序列比对。引物由 NCBI Primer-BLAST (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/primer-blast>)设计,由上海生工生物科技有限公司合成,基因序列如表 1 所示。按照 SYBR Green Priemix Pro Taq HS *qPCR* 试

剂盒(艾科瑞生物技术有限公司)的说明书,使用 Light Cycler 96 real-time PCR System (Roche, Switzerland) 进行实时 PCR 反应。预变性反应条件为 95℃,15 min;PCR 反应变性条件为 95℃,10 s;退火/延伸条件为 60~66℃,20~32 s,共 40 次循环。每个样品重复测量 3 次。以 *Actin* 作为内参基因,根据 $2^{-\Delta\Delta Ct}$ 法计算 mRNA 相对表达量。

1.4 数据处理

试验数据统计分析采用 SPSS 22.0 软件,并用 Duncan's 法进行多重比较($P<0.05$),用 Microsoft Excel 2019、Origin 2021Pro 制图。

2 结果与分析

2.1 玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗光合能力的影响

2.1.1 玉米黄质对低温弱光下辣椒幼苗光合色素含量的影响 如图 1 所示,CK+Z 处理较 CK 处理 C_a 、 C_b 和 C_{a+b} 含量无显著变化,类胡萝卜素含量显著增加;LL 处理显著降低了辣椒幼苗 C_a 、 C_b 和 C_{a+b} 的含量,分别比 CK 下降了 31.66%、33.86% 和 32.22%, C_{car} 含量无显著变化。LL+Z 处理的辣椒叶片 C_a 、 C_{a+b} 和 C_{car} 含量均比 LL 处理显著升高,分别升高 29.10%、28.61% 和 22.21%,而 C_b 无显著变化。表明玉米黄质在一定程度上能促进低温弱光胁迫下辣椒叶片光合色素的积累。

2.1.2 玉米黄质对低温弱光下辣椒幼苗光合作用相关酶活性的影响 CK+Z 处理与 CK 处理相比,FBA、Rubisco、TK 活性显著降低,GAPDH 和 FBP 活性变化不显著;LL 处理显著降低 FBA、Rubisco、GAPDH 和 TK 活性,分别较 CK 下降 64.46%、24.02%、18.76% 和 17.72%。LL+Z 处理提高了辣椒幼苗 FBA、Rubisco、GAPDH 和 TK 活性,分别较 LL 提高 60.54%、26.65%、4.66% 和 28.21%,其中 FBA、Rubisco 和 TK 活性提高显著,且 Rubisco 与 TK 提高达到了对照水平(图 2)。低温弱光胁迫及外源玉米黄质对 FBPase 活性无显著影响。

2.1.3 玉米黄质对低温弱光下辣椒幼苗叶片荧光参数的影响 在胁迫处理 168 h 时,各处理辣椒叶片叶绿素荧光参数如图 3 和表 2 所示,结果显示,玉米黄质处理显著降低辣椒叶片的 qN 、 $1-qP$ 和 $Y(NPQ)$,显著提高 qP 和 $Y(II)$;LL 处理辣椒叶片的 PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)、 $Y(II)$ 、 qP 较 CK 显著降低。但 LL+Z 处理的 F_v/F_m 、 $Y(II)$ 、 qP 均较 LL 增加,分别增加 5.90%、54.33%、32.92%,说明喷施玉米黄质能在一定程度上减缓胁迫条件下各参数的

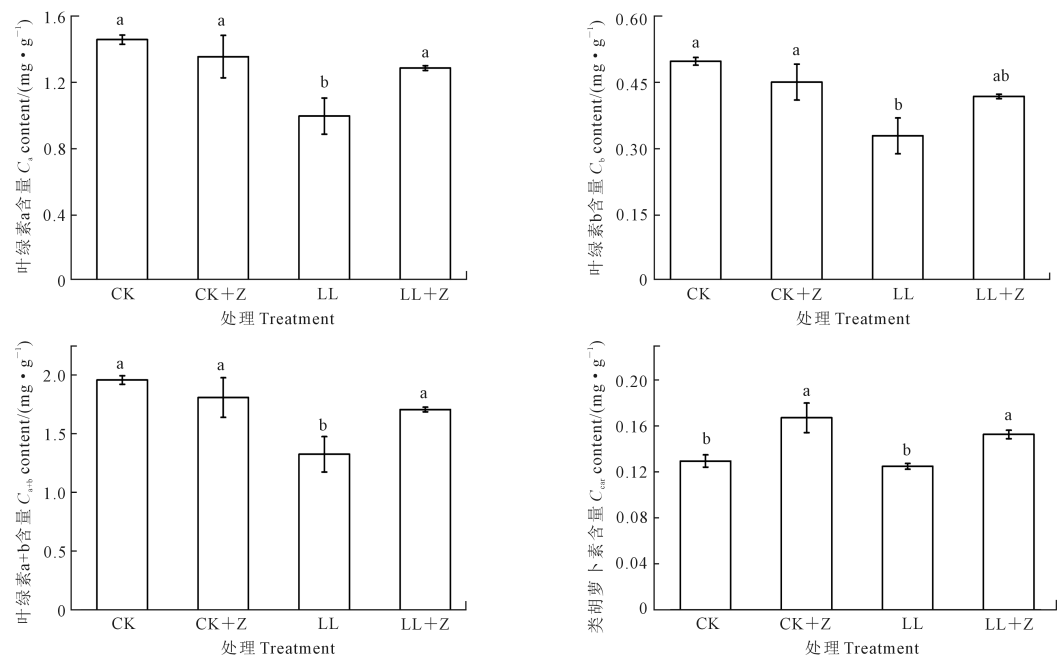
表 1 qRT-PCR 基因序列

Table 1 Sequences of primers used for the qRT-PCR

基因名称 Gene name	引物序列 Sequence (5'-3')	登录号 Accession number
<i>CaVDE</i>	F: CGAGAGGCTCTGCAACTGTCTATCAC	XM_016694947.1; 286-1704
	R: CCATTTCTTCCGCACCATCAAAGC	
<i>CaZEP</i>	F: TTGAGAAAGCATGGAGCCGAAGTG	X91491.1; 13-1995
	R: TGATTGCAGCCATTCTAGCCAGTC	
<i>Actin</i>	F: GTCCTTCCATCGTCCACAGG	XM_016722297.1
	R: GAAGGGCAAAGTTTACAACA	

注: F:上游引物;R:下游引物。

Note: F: Forward primer; R: Revers primer.



注:不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$),下同。
Note: Different lowercase letters indicate significant differences ($P<0.05$) among treatments. The same below.

图 1 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗光合色素含量的影响
Fig.1 Effects of exogenous zeaxanthin on photosynthesis pigment contents in pepper under low temperature and weak light stress

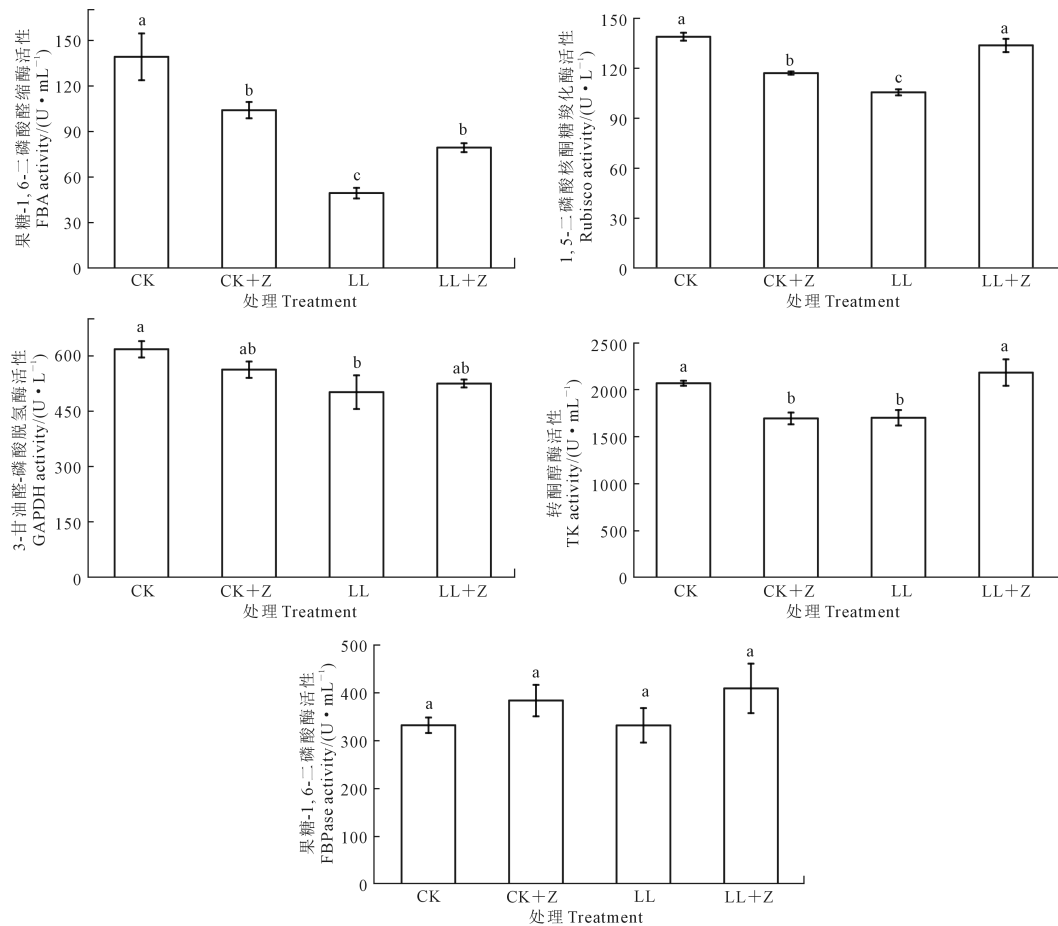


图 2 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗光合作用关键酶活性的影响
Fig.2 Effects of exogenous zeaxanthin on key photosynthetic enzyme activities of pepper under low temperature and weak light stress

下降。相较于 CK, LL 处理下辣椒叶片 NPQ、Y(NPQ)、 $1-qP$ 、 $(1-qP)/NPQ$ 和 qN 则明显升高,分别提高 44.74%、49.31%、56.83%、7.88% 和 20.59%。低温弱光对辣椒叶片 Y(NO) 无显著影响。LL+Z 处理较 LL 处理 NPQ、 qN 、 $1-qP$ 和 $(1-qP)/NPQ$ 显著降低,分别下降 23.05%、13.18%、62.66% 和 50.99%。

低温弱光胁迫 168 h 对辣椒叶片快速荧光诱导曲线的影响如图 4 所示,CK 处理辣椒叶片表现出典型的 OJIP 曲线形状,与 CK 相比,低温弱光处理导致 OJIP 曲线发生明显的变形,I 相和 P 相大幅下降;玉米黄质处理可使低温弱光下 OJIP 曲线有所恢复,但是正常条件下喷施玉米黄质对辣椒 OJIP 曲线影响不明显。

表 2 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒叶片叶绿素荧光参数的影响

Table 2 Effects of exogenous zeaxanthin on chlorophyll fluorescence parameters of pepper leaves under low temperature and weak light stress

处理 Treatment	F_v/F_m	qN	NPQ	qP	$1-qP$	$(1-qP)/NPQ$
CK	0.722±0.005a	0.587±0.016b	0.209±0.011bc	0.780±0.009b	0.220±0.009b	1.057±0.055ab
CK+Z	0.718±0.006a	0.543±0.003c	0.178±0.001c	0.843±0.010a	0.157±0.010c	0.882±0.061b
LL	0.685±0.005b	0.707±0.009a	0.303±0.011a	0.656±0.027c	0.344±0.027a	1.141±0.091a
LL+Z	0.725±0.005a	0.614±0.019b	0.233±0.014b	0.871±0.005a	0.129±0.005c	0.559±0.036c

注:表中数据为平均值±标准差;同列数据后不同小写字母代表处理间显著差异($P<0.05$)。
Note: Data in the table are the mean values± standard deviation. Different lowercase letters in the same column indicate significant differences among treatments ($P<0.05$).

喷施玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒 JIP-test 参数的影响如图 5A 所示。与 CK 相比,低温弱光导致 J 点相对可变荧光(V_j)显著增加,电子传输通量的量子产率(φE_o)和光合性能 $PI(abs)$ 显著降低,对 I 点相对可变荧光(V_i)、归一化总余量区域(S_m)、每光子吸收的 PSII 最终电子受体还原的量子产量(φR_o)和初级 PSII 光化学的最大量子产率(φP_o)未产生显著影响。玉米黄质处理显著缓解了胁迫下 $PI(abs)$ 的下降,对其他参数无显著影响。正常条件下玉米黄质处理参数变化不显著。

喷施玉米黄质对低温弱光下 PS II 单位截面积能量分配和单位反应活性中心能量分配的影响如图 5B 和图 5C 所示。CK+Z 处理未引起这些参数的变化。而与 CK 相比,低温弱光显著降低辣椒幼苗叶片中单个活性反应中心的捕获能(TR_o/RC)、电子传递的光量子通量(ET_o/RC)、单位激发截面吸收俘获(TR_o/CS_m)和电子传递的能量通量(ET_o/CS_m),分别降低 10.80%、35.44%、22.01% 和 38.46%,但对光能吸收(ABS/RC)、热耗散(DI_o/RC)和热耗散的能量(DI_o/CS_m)未产生显著影响。

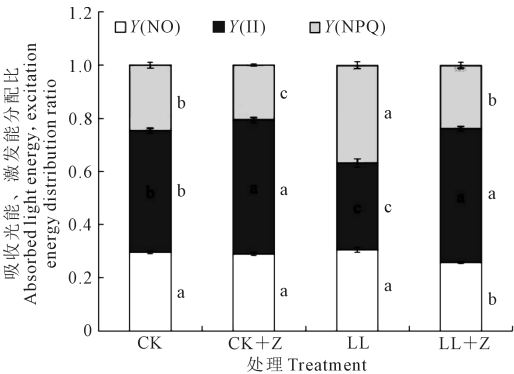


图 3 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒叶片吸收光能和激发能分配的影响

Fig.3 Effects of exogenous zeaxanthin on light energy absorbed by PS II and excitation energy of pepper leaves under low temperature and weak light stress

2.2 玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒叶片内源激素含量的影响

图 6 为玉米黄质对低温弱光下辣椒叶片内源 ZT、GA₃、IAA、SA、ABA 和 JA 含量的影响。由图 6A 可知,玉米黄质处理 6 h 和 24 h 时玉米素含量显著增加,168 h 时显著降低,其余时段无显著变化;胁迫前期(0~24 h)辣椒叶片 ZT 含量较 CK 增加,胁迫处理 6 h 和 24 h 时与 CK 间差异显著,分别增加 53.12% 和 132.08%;在胁迫处理 168 h 时,ZT 含量较 CK 显著下降 54.61%。与 LL 处理相比,LL+Z 处理辣椒 ZT 含量随时间延长表现出先下降后升高的趋势,在胁迫 6、12 h 和 24 h 时显著下降,分别下降 78.06%、42.49% 和 85.28%;在第 168 h 时较 LL 处理显著增加 1.02 倍。低温弱光以及胁迫前喷施玉米黄质均对辣椒叶片 GA₃ 含量无显著影响(图 6B)。

低温弱光下辣椒叶片 IAA 含量如图 6C 所示,LL 处理 6 h 时较 CK 升高,但随时间延长呈现出下降趋势,胁迫 168 h 时下降幅度最大。其中处理 24、48 h 和 168 h 时,LL 处理的 IAA 含量较 CK 分别下

降 16.03%、13.43% 和 30.32%。LL+Z 处理较 LL 处理 IAA 含量增加,其中在 48 h 和 168 h 差异显著,分别增加 18.58% 和 62.30%。CK+Z 处理辣椒叶片 IAA 含量除了在处理 24 h 时较 CK 降低外,其余处理时间段无显著影响。

图 6D 反映了水杨酸含量的变化,CK+Z 处理较 CK 在 6 h 和 12 h 降低了 SA 含量,其余处理时段无显著差异。LL 处理 24 h 和 48 h 时分别较 CK 处理升高 108.1% 和 48.09%,168 h 时和对照无差异;LL 处理 24 h 和 48 h 时较 CK+Z 处理的辣椒叶片 SA 含量显著增加,分别增加 42.5% 和 85.36%,其余处理时间段均无显著差异。

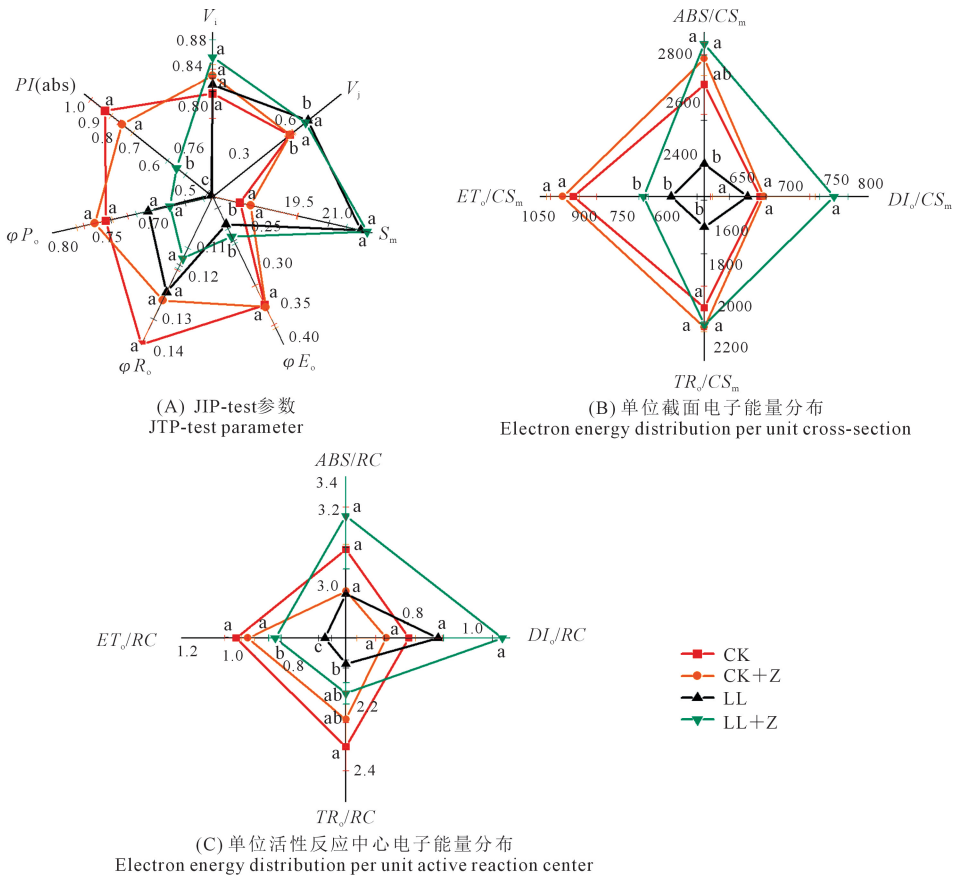


图 5 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒叶片 JIP-test 参数及 PS II 单位反应活性中心能量分配和单位截面能量分配的影响

Fig.5 Effects of exogenous zeaxanthin on JIP-test parameters of pepper leaves and energy distribution per RC and unit cross-sectional area of PS II in pepper leaves under low temperature and weak light stress

由图 6E 可知,胁迫处理前期 LL 处理对辣椒叶片 ABA 含量无显著影响,直到胁迫处理 48 h 和 168 h 时较 CK 处理 ABA 含量增加,分别增加 12.55% 和 11.45%。相较于 LL 处理,LL+Z 处理能降低辣椒叶片 ABA 含量,其中在处理 12、24 h 和 48 h 分别下降 3.69%、3.72% 和 7.64%,差异显著。

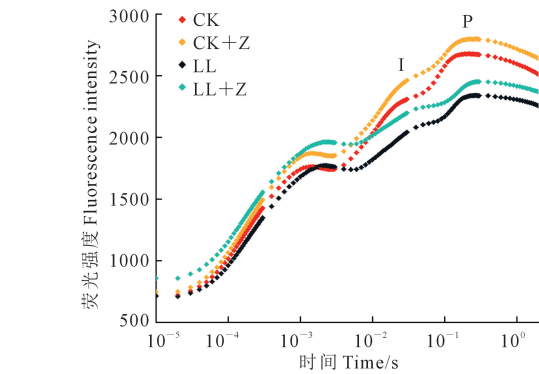


图 4 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒叶片叶绿素荧光动力学 (OJIP) 曲线的影响

Fig.4 Effects of exogenous zeaxanthin on chlorophyll fluorescence kinetics (OJIP) curves of pepper leaves under low temperature and weak light stress

低温弱光对辣椒叶片 JA 含量影响显著(图 6F),其中在 12、48 h 和 168 h 时,胁迫处理 JA 含量较 CK 显著增加,分别增加 12.31%、65.43% 和 2.95%。相较于 LL 处理,LL+Z 处理在 12、24 h 和 168 h 时 JA 含量显著增加,分别增加 14.3%、50.1% 和 16.7%。CK+Z 处理下辣椒幼苗叶片 JA 含量与 CK 间差异不显著。

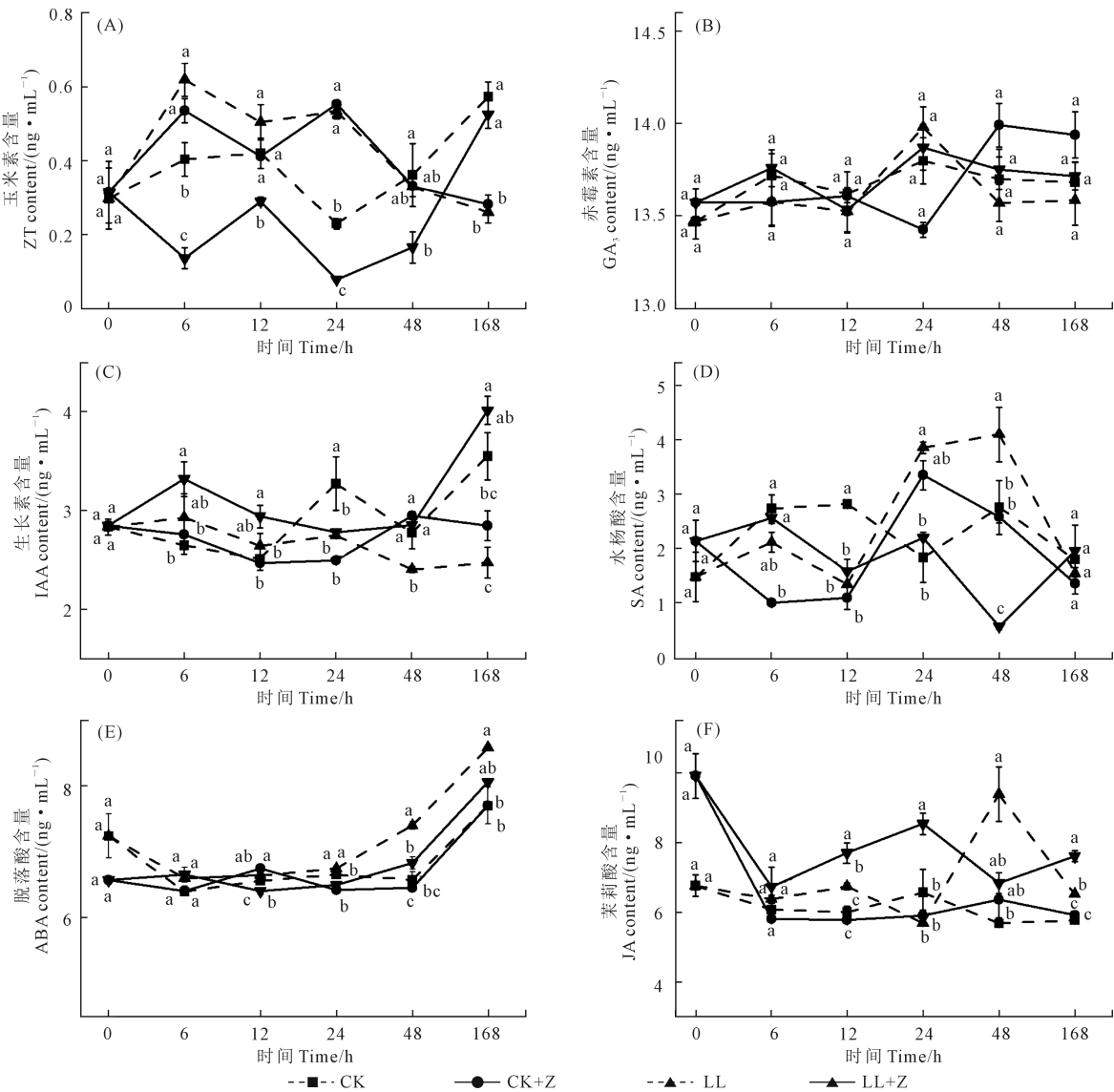


图 6 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒叶片内源激素含量的影响

Fig.6 Effects of exogenous zeaxanthin on endogenous hormone contents in pepper leaves under low temperature and weak light stress

2.3 外源喷施玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒叶片叶黄素循环的影响

2.3.1 玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒叶片类胡萝卜素含量的影响 图 7 所示为第 168 h 时不同处理辣椒类胡萝卜素含量的变化,与正常处理的辣椒相比,LL 处理辣椒花药黄质与紫黄质的含量显著降低,分别较 CK 下降 42.30%和 46.36%;叶黄素和玉米黄质含量较 CK 显著增加,分别增加 0.25 倍和 1.29 倍。LL+Z 处理下的花药黄质、紫黄质、叶黄素和玉米黄质含量分别是 LL 处理的 1.06、0.48、0.19、1.57 倍。与 CK 相比,正常条件下喷施玉米黄质预处理对以上 4 种色素含量无显著影响。

2.3.2 玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒叶片叶黄素循环关键酶相关基因表达量的影响 图 8 所示为

CaZEP 和 *CaVDE* 基因的相对表达量,玉米黄质处理 *CaZEP* 相对表达量与 CK 相比无显著变化;*CaZEP* 在低温胁迫 6 h 时与 CK 相比显著下调表达,但是随着胁迫时间的延长表现出先上调后下调的趋势,其中在处理 48 h 和 168 h 时显著下调,分别较 CK 下调 0.57 倍和 0.55 倍。与 LL 处理相比,LL+Z 处理在 24、48 h 和 168 h 时 *CaZEP* 表达显著上调,分别上调 3.44、1.64、5.50 倍(图 8A)。

由图 8B 可知,胁迫 48 h 时 *CaVDE* 基因相对表达量与 CK 无显著差异,其余胁迫时间下 *CaVDE* 基因较 CK 显著下调表达。与 LL 处理相比,LL+Z 处理 *CaVED* 基因在 6 h 和 12 h 时显著上调表达,分别上调 2.23 倍和 0.63 倍。在 24、48 h 和 168 h 时,LL+Z 与 LL 处理的 *CaVDE* 基因表达量无显著差异。

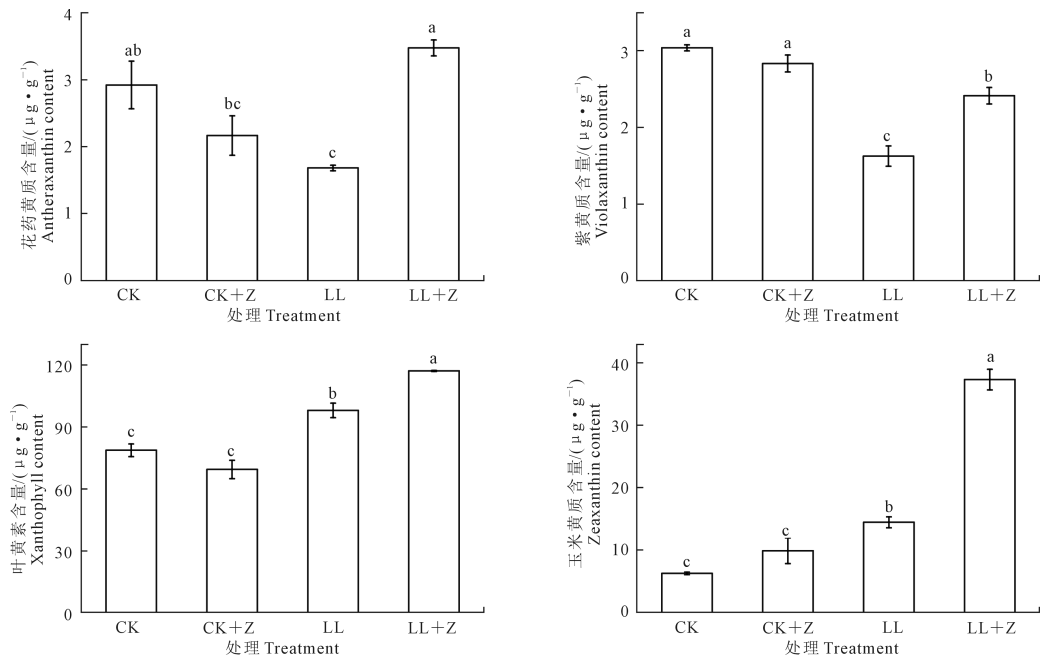


图 7 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒叶片光保护类胡萝卜素含量的影响
Fig.7 Effects of exogenous zeaxanthin on photoprotective carotenoid contents of pepper leaves under low temperature and weak light stress

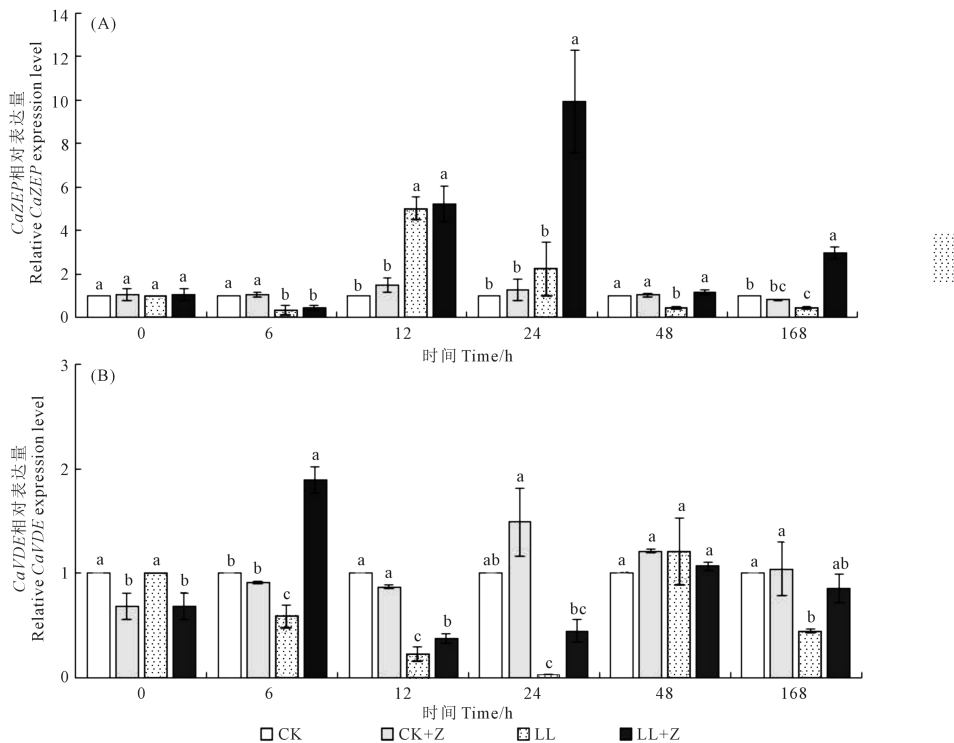


图 8 外源玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒叶片叶黄素循环相关基因表达量的影响
Fig.8 Effects of exogenous zeaxanthin on xanthophyll cycle related genes expression in pepper leaves under low temperature and weak light stress

3 讨 论

3.1 玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗光合特性和荧光参数的影响

叶绿素作为植物进行光合作用的重要色素,其生物合成过程及光合作用的进行依赖于一系列酶

促反应,而温度和光照影响着其中许多酶的活性,低温弱光会使酶活性受到抑制进而影响酶促反应^[15]。同时,叶绿素也是衡量植物对逆境作出响应的重要生理指标之一。唐懿等^[16]发现喷施褪黑素提高了低温弱光下叶片总叶绿素含量、类胡萝卜素含量和净光合速率,从而增强茄子对低温弱光的耐

受性。这与本研究结果一致。本试验中,低温弱光下辣椒叶片光合色素含量显著降低,影响辣椒的正常生长,而喷施玉米黄质则显著提高光合色素含量。可能是玉米黄质提高了低温弱光下叶绿素合成关键酶活性或抑制了胁迫引起的叶绿素降解过程,进而提高叶绿素含量。此外,光合作用中 Rubisco 活性直接影响 CO_2 的同化速率和净光合速率,是光合碳同化中最初固定 CO_2 的酶;FBPase 存在于细胞质中,通过催化果糖-1,6-二磷酸水解为果糖-6-磷酸和无机盐,参与糖异生和卡尔文循环;FBA 是植物正常生长不可或缺的关键酶,为植物生理生化过程提供碳骨架,此外在糖酵解、糖异生和碳同化中发挥重要作用;TK 在卡尔文循环中发挥核心作用,影响植物最大光合速率,其活性下降会导致植物生长速度下降且影响氨基酸代谢。本试验结果表明,低温弱光会影响以上酶的活性,减弱光合作用以抑制植物的正常生长,喷施玉米黄质则显著提高了低温弱光下辣椒幼苗 FBA、Rubisco 和 TK 活性。同时,束胜等^[17]发现 24-表油菜素内酯可以提高低温弱光下番茄叶片中 Rubisco 的活性和数量;与本试验结果一致,表明玉米黄质的喷施有利于胁迫下 CO_2 的固定,提高 CO_2 固定效率,促进糖酵解顺利进行和有机物的积累,进而增强光合能力。在卡尔文循环中,GAPDH 催化 3-磷酸甘油酸还原成 3-磷酸甘油醛,其酶活性直接影响光合碳同化的转运效率^[18]。本试验中喷施玉米黄质对低温弱光下辣椒幼苗 GAPDH 活性无显著影响,说明玉米黄质可能通过提高光合作用中其他酶活性来提高胁迫下辣椒的净光合速率。

叶绿素荧光参数能反映植物 PS II 的运行状态,不适宜环境会诱导植物发生 PS II 的光抑制。研究发现低温弱光不仅会降低辣椒光能捕获能力,还会引起光能分配的变化^[19]。本试验结果表明,低温弱光下 $Y(\text{II})$ 显著降低, $Y(\text{NPQ})$ 显著升高,这与 Yu 等^[20]研究结果一致。但本研究中外源玉米黄质预处理后 PSII 反应中心光量子产量增加,非调节性的量子产量降低,这说明喷施玉米黄质可以调节胁迫下辣椒幼苗 PS II 的量子产量,减轻光抑制。PS II 最大光能转化效率 F_v/F_m 反映植物 PS II 受光抑制的状况,可以作为表征植物逆境耐受性的重要指标,逆境胁迫会导致其降低。在本研究中,与低温弱光处理相比,外源喷施玉米黄质辣椒植株 F_v/F_m 和 qP 显著升高,而 NPQ 、PS II 激发压 $(1-qP)$ 和过剩激发能 $[(1-qP)/\text{NPQ}]$ 显著下降;而 Xu 等^[21]研究表明,在低温弱光条件下,耐受性强的植物非光化学猝灭

系数 NPQ 较高,这与本研究结果不一致。

快速叶绿素荧光诱导动力学曲线反映了光合作用 PS II 反应中心的原初光化学反应、光合机构和状态等变化以及对 PS II 供体侧、受体侧和反应中心电子传递的影响^[11]。本试验中,低温弱光下,玉米黄质预处理后辣椒 OJIP 曲线明显上升,说明玉米黄质能够有效缓解低温弱光造成的电子传递抑制,保护 PS II 受体侧。此外, V_j 下降,说明 j 点关闭的反应中心数量减少,加快了 PSII 受体侧电子传递速度。 $PI(\text{abs})$ 可以作为评价胁迫下植物健康水平的重要指标,低温弱光处理导致 TR_o/RC 、 ET_o/RC 、 TR_o/CS_m 和 ET_o/CS_m 的下降,说明胁迫抑制了有活性的 PSII 反应中心捕获光能和电子传递的能力,导致辣椒叶片单位面积上的激发能(TR_o/CS_m)和还原能(ET_o/CS_m)减少,这与胡文海等^[22]、Liang 等^[23]的研究结论一致。玉米黄质预处理后显著增加了低温弱光下辣椒 TR_o/RC 、 ET_o/RC 、 TR_o/CS_m 和 ET_o/CS_m ,说明外源玉米黄质提升了辣椒幼苗在胁迫下的光能转化效率和吸收能量的能力,以及 PSII 反应中心对光能的捕获和电子传递能力,从而提高辣椒对低温弱光的耐受性。

3.2 玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗内源激素水平的影响

植物内源激素水平在干旱、高温和低温弱光等胁迫下会发生变化,植株会通过调节植物营养物质分配及抗逆基因表达等机制来适应环境改变^[24]。本试验中,辣椒幼苗中 IAA 和 ZT 含量在胁迫前期升高,胁迫后期下降,而 ABA、JA 和 SA 含量在所有胁迫时期均增加,这与低温胁迫下油菜^[25]和黄瓜^[26]中的研究结果一致,随着温度的降低内源 ABA 含量明显升高;随处理时间的延长,IAA 含量下降,基本恢复到初期水平,可能是由于植株对低地温具有一定的适应能力。然而,本研究发现外源喷施玉米黄质处理能显著增加胁迫后 168 h 辣椒幼苗 IAA、JA 和 ZT 含量,降低 ABA 和 SA 含量。Heidari 等^[27]也发现低温下喷施 24-油菜素内酯处理能够增加番茄幼苗的 IAA 含量,进而提高其抗氧化酶的活性,提高番茄幼苗的低温耐受性。同时,与本研究相似的是内源 JA 通过抑制植物生长来调控植物对低温胁迫的响应,胡美斯^[28]认为低温胁迫下 JA 会诱导 *CBF* 基因的表达上调,提高植物的抗冷性,说明外源喷施玉米黄质可能通过增加 IAA 和 JA 含量来促进细胞的伸长和分裂,诱导抗冷基因的表达,进而提高辣椒幼苗对低温弱光的耐受性。ABA 与 SA 含量高的植物能表现出更强的抗逆性,与之不同的是本研究外源玉米黄质降低了胁迫下辣椒

幼苗 ABA 和 SA 含量,可能是胁迫下喷施玉米黄质上调了 ABA 和 SA 降解基因的表达^[29],导致 ABA 含量下降,继而诱导辣椒叶片气孔开张,单位叶面积气孔密度增加。低温弱光胁迫及胁迫前玉米黄质预处理均对辣椒幼苗 GA_3 含量无影响,这与王丽丽等^[26]的研究结果不同,其原因可能是胁迫条件及物种不同,具体机制有待进一步试验验证。

3.3 玉米黄质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗叶黄素循环的影响

叶黄素循环存在于高等植物和绿色藻类中,是花药黄质、玉米黄质、紫黄质经过紫黄质环氧化酶(VDE)和玉米黄质环氧化酶(ZEP)两种酶相互转化的循环机制^[30],而 *CaZEP* 和 *CaVDE* 基因分别编码 VDE 和 ZEP 两种酶。VDE 和 ZEP 在保护光合器官过度光损害方面起着关键作用,过表达 *VDE* 能减轻植株在低温胁迫下光合系统的光抑制,反义介导玉米黄质环氧化酶抑制玉米黄质积累,从而减轻了低温胁迫下 PSII 和 PSI 的光抑制^[31];过表达 *ZEP* 能降低玉米黄质含量,增加 PSII 在低温下的热耗散^[32]。郭淑华等^[33]研究表明,葡萄在碱性盐胁迫下玉米黄质含量增加,从而提高植物的抗逆性。本试验与上述研究结果一致,玉米黄质预处理后胁迫 168 h 时,辣椒叶片花药黄质、紫黄质和玉米黄质的含量均升高,可能是 *CaZEP* 和 *CaVDE* 基因显著上调表达的原因。说明玉米黄质预处理能通过调控叶黄素循环中不同类胡萝卜素组分及关键基因的表达来提高辣椒对低温弱光的耐受性。

4 结 论

外源玉米黄质在低温弱光胁迫下提高了叶绿素含量,促进了总类胡萝卜素积累;促进了 FBA、Rubisco、GAPDH 和 TK 活性的升高;同时增加了 PS II 最大光化学量子产量(F_v/F_m)及实际光化学量子产量 $Y(II)$,降低了 PSII 激发压($1-qP$)和 $[(1-qP)/NPQ]$,且提高了低温弱光下辣椒幼苗的光合性能 $PI(abs)$,缓解了低温弱光胁迫下 TR_o/RC 、 ET_o/RC 、 TR_o/CS_m 和 ET_o/CS_m 的下降;外源喷施玉米黄质后胁迫 168 h 时辣椒幼苗 ZT、IAA 和 JA 含量提高,促进了低温弱光胁迫下辣椒幼苗叶片内源紫黄质、花药黄质和叶黄素的积累,上调了胁迫下辣椒幼苗叶黄素循环中 *CaVDE* 和 *CaZEP* 相关基因的表达量。综上所述,外源喷施玉米黄质可以通过提高低温弱光条件下辣椒光合能力,调控激素代谢和叶黄素循环等措施有效地缓解低温弱光胁迫对辣椒幼苗造成的抑制和损伤。

参 考 文 献:

- [1] 王丽萍,王鑫,邹春蕾.低温弱光胁迫下辣椒植株生长特性的研究[J]. 辽宁农业科学, 2007, (6): 7-9.
WANG L P, WANG X, ZOU C L. Study on low temperature and poor light on growth characteristics of capsicum[J]. Liaoning Agricultural Sciences, 2007, (6): 7-9.
- [2] 郁继华,张国斌,冯致,等.低温弱光对辣椒幼苗抗氧化酶活性与质膜透性的影响[J]. 西北植物学报, 2005, 25(12): 2478-2483.
YU J H, ZHANG G B, FENG Z, et al. Effects of low temperature and weak light on anti-oxidative enzyme activities and plasm- membrane permeability of pepper seedlings[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2005, 25(12): 2478-2483.
- [3] 颜建明,郁继华,颜敏华,等.低温弱光下辣椒 3 种渗透调节物质含量变化及其与品种耐性的关系[J]. 西北植物学报, 2009, 29(1): 105-110.
JIE J M, YU J H, JIE M H, et al. Changes of three osmotic regulatory metabolites in leaves of pepper under low temperature and poor light stress and relations between its and varietal tolerance[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2009, 29(1): 105-110.
- [4] DALL'OSTO L, CAZZANIGA S, HAVAUX M, et al. Enhanced photo-protection by protein-bound vs free xanthophyll pools: a comparative analysis of chlorophyll *b* and xanthophyll biosynthesis mutants[J]. Molecular Plant, 2010, 3(3): 576-593.
- [5] HAVAUX M, DALL'OSTO L, BASSI R. Zeaxanthin has enhanced antioxidant capacity with respect to all other xanthophylls in *Arabidopsis* leaves and functions independent of binding to PSII antennae[J]. Plant Physiology, 2007, 145(4): 1506-1520.
- [6] TANG C N, XIE J M, LV J, et al. Alleviating damage of photosystem and oxidative stress from chilling stress with exogenous zeaxanthin in pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2021, 162: 395-409.
- [7] ZHANG J F, LI J, XIE J M, et al. Changes in photosynthesis and carotenoid composition of pepper (*Capsicum annuum* L.) in response to low-light stress and low temperature combined with low-light stress[J]. Photosynthetica, 2020, 58(1): 125-136.
- [8] DING D X, LI J, XIE J M, et al. Exogenous zeaxanthin alleviates low temperature combined with low light induced photosynthesis inhibition and oxidative stress in pepper (*Capsicum annuum* L.) plants[J]. Current Issues in Molecular Biology, 2022, 44(6): 2453-2471.
- [9] 曾晓波,吴谋成,王海英.丙酮浸提法制取菜籽浓缩蛋白[J]. 中国粮油学报, 2001, 16(4): 10-13.
ZENG X B, WU M C, WANG H Y. Preparation of concentrated rapeseed protein by extraction with acetone[J]. Journal of the Chinese Cereals and Oils Association, 2001, 16(4): 10-13.
- [10] 胡琳莉. 铵营养缓解小型大白菜幼苗弱光胁迫的生理和分子机制[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2016.
HU L L. Physiological and molecular mechanism of the alleviation role of ammonium: nitrate in mini Chinese cabbage under low light intensity[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2016.
- [11] 李鹏民,高辉远,STRASSER R J. 快速叶绿素荧光诱导动力学分析在光合作用研究中的应用[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2005, 31(6): 559-566.
LI P M, GAO H Y, STRASSER R J. Application of the fast chlorophyll fluorescence induction dynamics analysis in photosynthesis study[J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2005, 31(6): 559-566.
- [12] STIRBET A, GOVINDJEE. On the relation between the Kautsky effect

- (chlorophyll *a* fluorescence induction) and Photosystem II: basics and applications of the OJIP fluorescence transient [J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*, 2011, 104(1/2): 236-257.
- [13] 唐超男. 外源独脚金内酯调控辣椒幼苗低温耐受性的生理与分子机制[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2021.
- TANG C N. Physiological and molecular mechanism of strigolactones-regulated chilling stress tolerance in pepper[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2021.
- [14] 李静. 低温弱光下辣椒叶片中类胡萝卜素组分的变化及其与品种耐性的关系研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2018.
- LI J. Study on the changes of carotenoid compositions in pepper (*Capsicum annuum* L.) leaves under low temperature and light and its relationship with the tolerance of varieties[D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2018.
- [15] 胡文海, 喻景权. 低温弱光对番茄植株生长发育及生理功能的影响[J]. *中国生态农业学报*, 2003, 11(3): 55-57.
- HU W H, YU J Q. Effects of low temperature and low light on the growth, development and physiological functions of tomato plants[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2003, 11(3): 55-57.
- [16] 唐懿, 余雪娜, 何娟, 等. 外源褪黑素对低温弱光胁迫下茄子幼苗生理特性的影响[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2017, 43(3): 257-261.
- TANG Y, YU X N, HE J, et al. Effects of exogenous melatonin on physiological properties of eggplant (*Solanum melongena* L.) seedlings under the stress of low light and low temperature[J]. *Journal of Hunan Agricultural University(Natural Sciences)*, 2017, 43(3): 257-261.
- [17] 束胜, 汤园园, 罗佳音, 等. 外源 24-表油菜素内酯对亚低温弱光胁迫下番茄叶片碳同化和抗氧化代谢的影响[J]. *植物生理学报*, 2016, 52(8): 1295-1304.
- SHU S, TANG Y Y, LUO J Y, et al. Effects of exogenous 24-epibrassinolide on carbon assimilation and antioxidant metabolism of tomato leaves under sub-low temperatures and weak light stress [J]. *Plant Physiology Journal*, 2016, 52(8): 1295-1304.
- [18] 何莉, 罗英, 王志敏, 等. 弱光对蔬菜作物光合特性影响的研究进展[J]. *中国蔬菜*, 2014, (11): 9-14.
- HE L, LUO Y, WANG Z M, et al. Progress in studying effect of weak light on photosynthetic characteristics of vegetable crops[J]. *China Vegetables*, 2014, (11): 9-14.
- [19] 何勇, 符庆功, 朱祝军. 低温弱光对辣椒叶片光合作用、叶绿素荧光猝灭及光能分配的影响[J]. *核农学报*, 2013, 27(4): 479-486.
- HE Y, FU Q G, ZHU Z J. Effects of chilling under low irradiance on photosynthesis, chlorophyll fluorescence quenching and light allocation in pepper leaves[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2013, 27(4): 479-486.
- [20] YU J Q, ZHOU Y H, HUANG L F, et al. Chill-induced inhibition of photosynthesis: genotypic variation within *Cucumis sativus* [J]. *Plant & Cell Physiology*, 2002, 43(10): 1182-1188.
- [21] XU S, LI J L, ZHANG X Q, et al. Effects of heat acclimation pretreatment on changes of membrane lipid peroxidation, antioxidant metabolites, and ultrastructure of chloroplasts in two cool-season turfgrass species under heat stress [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2006, 56(3): 274-285.
- [22] 胡文海, 闫小红, 李晓红, 等. 24-表油菜素内酯对干旱胁迫下辣椒叶片快速叶绿素荧光诱导动力学曲线的影响[J]. *植物研究*, 2021, 41(1): 53-59.
- HU W H, YAN X H, LI X H, et al. Effects of 24-epibrassinolide on the chlorophyll fluorescence transient in leaves of pepper under drought stress[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2021, 41(1): 53-59.
- [23] LIANG Y, CHEN H, TANG M J, et al. Responses of *Jatropha curcas* seedlings to cold stress: photosynthesis-related proteins and chlorophyll fluorescence characteristics[J]. *Physiologia Plantarum*, 2007, 131(3): 508-517.
- [24] 魏湜, 罗宁, 李晶, 等. 低温胁迫下玉米苗期根系保护酶活性及内源激素变化[J]. *东北农业大学学报*, 2014, 45(9): 1-8.
- WEI S, LUO N, LI J, et al. Change of the root protective enzyme activities and endogenous hormones of maize seedling under low-temperature stress[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2014, 45(9): 1-8.
- [25] 刘海卿, 方园, 武军艳, 等. 低温胁迫下内源 ABA、GA 及比值对白菜型和甘蓝型冬油菜抗寒性的响应[J]. *中国生态农业学报*, 2016, 24(11): 1529-1538.
- LIU H Q, FANG Y, WU J Y, et al. Response of endogenous ABA and GA to cold resistance of *Brassica rapa* L. and *Brassica napus* L. [J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2016, 24(11): 1529-1538.
- [26] 王丽丽, 于锡宏. 低地温对黄瓜幼苗内源 GA₃ 和 IAA 含量的影响[J]. *北方园艺*, 2004, (3): 44-45.
- WANG L L, YU X H. Effect of low soil temperature on contents of cucumber seedlings endogenesis GA₃ and IAA [J]. *Northern Horticulture*, 2004, (3): 44-45.
- [27] HEIDARI P, ENTAZARI M, EBRAHIMI A, et al. Exogenous EBR ameliorates endogenous hormone contents in tomato species under low-temperature stress[J]. *Horticulturae*, 2021, 7(4): 84.
- [28] 胡美斯. 茉莉酸甲酯处理对冷胁迫青椒中 CBF 信号通路的调控[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2020.
- HU M S. Regulation of methyl jasmonate treatment on CBF signal pathway of bell pepper in cold stress[D]. Shenyang: Shenyang Agricultural University, 2020.
- [29] 李亮, 董春娟, 尚庆茂. 内源水杨酸参与黄瓜叶片光合系统对低温胁迫的响应[J]. *园艺学报*, 2013, 40(3): 487-497.
- LI L, DONG C J, SHANG Q M. Role of endogenous salicylic acid in responding of cucumber leaf photosynthetic systems to low temperature stress[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2013, 40(3): 487-497.
- [30] 崔海岩, 靳立斌, 李波, 等. 大田遮阴对夏玉米光合特性和叶黄素循环的影响[J]. *作物学报*, 2013, 39(3): 478-485.
- CUI H Y, JIN L B, LI B, et al. Effects of shading on photosynthetic characteristics and xanthophyll cycle of summer maize in the field[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39(3): 478-485.
- [31] GAO S, HAN H, FENG H L, et al. Overexpression and suppression of violaxanthin de-epoxidase affects the sensitivity of photosystem II photoinhibition to high light and chilling stress in transgenic tobacco[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2010, 52(3): 332-339.
- [32] WANG N, FANG W, HAN H, et al. Overexpression of zeaxanthin epoxidase gene enhances the sensitivity of tomato PSII photoinhibition to high light and chilling stress[J]. *Physiologia Plantarum*, 2008, 132(3): 384-396.
- [33] 郭淑华, 牛彦杰, 翟衡, 等. 碱性盐胁迫对葡萄杂交砧木荧光特性、叶黄素循环与抗氰呼吸的影响[J]. *植物生理学报*, 2017, 53(11): 2013-2021.
- GUO S H, NIU Y J, ZHAI H, et al. Effect of alkaline salt stress on fluorescence characteristics, xanthophyll cycle and cyanide-resistant respiration of grape hybrid rootstocks[J]. *Plant Physiology Journal*, 2017, 53(11): 2013-2021.