

doi: 10.19928/j.cnki.1000-6346.2024.4002

http://www.cnveg.org

外源生长调节物质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗生长的影响

朱程红¹, 付稳¹, 张正¹, 兰嘉仪¹, 李诗¹, 袁思怡¹, 戴雄泽^{1, 2, 3*}

(¹ 湖南农业大学园艺学院, 湖南长沙 410128; ² 园艺作物种质创新与新品种选育教育部工程研究中心, 湖南长沙 410128; ³ 蔬菜生物学湖南省重点实验室, 湖南长沙 410128)

摘要: 为研究外源生长调节物质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗形态和生理指标的影响, 以兴蔬 301 为试材, 采用 $0.1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的油菜素内酯 (BRs)、 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的褪黑素 (MT)、 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的水杨酸 (SA)、 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的脱落酸 (ABA)、 $300 \text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 6-苄基腺嘌呤 (6-BA)、 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的茉莉酸甲酯 (MeJA)、 $20 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的独角金内酯 (GR24) 7 种外源生长调节物质处理辣椒幼苗。结果表明: 与常温对照相比, 低温弱光胁迫下辣椒幼苗的壮苗指数显著降低, 叶片中可溶性糖、脯氨酸和丙二醛含量显著增加; 叶绿素含量和过氧化氢酶活性显著下降。与低温弱光对照相比, 各外源生长调节物质处理的幼苗壮苗指数和叶片可溶性糖、脯氨酸、叶绿素含量及过氧化氢酶活性明显增加, 丙二醛含量降低, 叶绿素荧光参数 F_v/F_m 和光化学猝灭系数 (qP) 升高, 非光化学猝灭系数 (NPQ) 降低。但不同外源生长调节物质缓解低温弱光胁迫效果有差异, ABA、MT、GR24 效果更好。外源生长调节物质处理在低温弱光胁迫前期 (5 d) 效果明显, 恢复生长 5 d 后差异不显著。表明低温弱光胁迫会影响辣椒幼苗生长, 外源生长调节物质处理在早期能有效缓解逆境胁迫对辣椒幼苗的伤害; 不同外源生长调节物质处理效果有差异, ABA、MT 和 GR24 能显著增强辣椒幼苗的耐低温弱光能力, 其中 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的 ABA 效果最佳。

关键词: 辣椒; 外源生长调节物质; 低温弱光胁迫; 生长生理

Effect of Exogenous Growth Regulating Substances on the Growth of Chilli Seedlings under Low Temperature and Low Light Stress

ZHU Chenghong¹, FU Wen¹, ZHANG Zheng¹, LAN Jiayi¹, LI Shi¹, YUAN Siyi¹, DAI Xiongzai^{1, 2, 3*}

(¹ College of Horticulture, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, Hunan, China; ² Engineering Research Centre of the Ministry of Education for Germplasm Innovation and New Variety Selection of Horticultural Crops, Changsha 410128, Hunan, China; ³ Hunan Provincial Key Laboratory of Vegetable Biology, Changsha 410128, Hunan, China)

Abstract: In order to study the effects of exogenous growth regulators on morphological and physiological indexes of seedlings under low-temperature and low-light stress, seven exogenous growth regulators were used to treat chilli seedlings with 'Xingshu 301', including $0.1 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ oleandrin lactones (BRs), $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ melatonin (MT), $500 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ salicylic acid (SA), $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ abscisic acid (ABA), $300 \text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 6-benzyl adenine (6-BA), $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ methyl jasmonate (MeJA), and $20 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ monocrotaline (GR24). The results showed that, compared with the ambient control, the stoutness index

朱程红, 女, 硕士研究生, 专业方向: 蔬菜栽培生理, E-mail: 985748542@qq.com

* 通信作者 (Corresponding author): 戴雄泽, 男, 博士, 研究员, 专业方向: 辣椒种质资源创制与新品种选育, E-mail: xiongzedai@126.com

收稿日期: 2023-11-03; 接受日期: 2023-12-14

基金项目: 特色蔬菜产业技术体系项目 (CARS-24-A-15)

of chilli seedlings under low-temperature low-light stress was significantly reduced, and the contents of soluble sugars, proline and malondialdehyde in the leaves were significantly increased; the chlorophyll content and catalase activity were significantly decreased. Compared with the low-temperature and low-light control, the seedling index and leaf soluble sugars, proline, chlorophyll content and catalase activity were significantly increased, malondialdehyde content was decreased, chlorophyll fluorescence parameter F_v/F_m and photochemical burst coefficient (qP) were increased, and non-photochemical burst coefficient (NPQ) was decreased by the treatments of the exogenous growth regulators. However, the effects of different exogenous growth regulators to alleviate low-temperature and low-light stress varied, and ABA, MT, and GR24 were more effective. The effect of exogenous growth regulators was obvious in the early stage of low-temperature and low-light stress (5 days), and the difference was not significant after 5 days of growth resumption. It has shown that low temperature and low light stress would affect the growth of chilli seedlings, and exogenous growth regulator treatments were effective in alleviating the damage of adversity stress on chilli seedlings in the early stage; there were differences in the effects of different exogenous growth regulator treatments, and ABA, MT, and GR24 significantly enhanced the ability of chilli seedlings to tolerate low temperature and low light, of which $100 \mu\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA had the best effect.

Keywords: *Capsicum annuum* L.; growth regulating substances; low temperature and low light stress; growth physiology

辣椒(*Capsicum annuum* L.)是茄科(Solanaceae)辣椒属(*Capsicum*)一年生或有限多年生植物,营养丰富,风味独特,是我国人民喜食的蔬菜之一。目前,我国辣椒年种植面积达213.33万 hm^2 ,总产量约6400万t。辣椒已成为我国种植范围最广、消费量最大、加工方式最多、消费功能最多、经济效益最高的蔬菜作物(周书栋等,2020;邹学校等,2022)。辣椒原产南美洲,喜温喜光(邹学校和朱凡,2022)。低温弱光环境会对幼苗生长发育造成较大影响。因此,研究如何提高幼苗抗冷害能力对辣椒产业发展具有重要意义。

低温会影响物种分布并抑制植物生长发育,一般可分为冷害(高于 0°C 的低温)和冻害(低于 0°C 的低温)(Guo et al., 2018)。植物不同发育阶段都会受到低温胁迫的影响。育苗期低温会抑制种子发芽,降低种子发芽率、发芽势、发芽指数及胚根长度,延缓幼苗生长(武丽丽,2009)。低温逆境降低了细胞膜的流动性,使细胞膜从液晶态变为凝胶态,增加透性(He et al., 2015)。低温胁迫会促进植物体内渗透调节物质的积累,植物通过调节自身代谢来增强抵抗逆境的能力(黄伟超等,2018)。低温胁迫还会影响叶绿素的合成,从而影响植物对光能的吸收、传递和转换,抑制光合作用

(Hu et al., 2010; 邱喜岩等,2022)。低温也会导致植物体内的过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化氢酶(CAT)等抗氧化酶活性发生变化(郁继华等,2005)。另外,低温胁迫会使植物细胞发生一系列复杂的信号感知和信号转导,并诱导转录因子激活抗寒基因的表达(郭佳强等,2023)。

温度是培育辣椒优质幼苗的关键因子。辣椒种子发芽时期适宜温度为 $25\sim 28^\circ\text{C}$ 。温度低于 15°C 时种子萌发速度下降,造成出苗不整齐或不出苗(詹永发等,2012)。低温弱光易导致辣椒幼苗僵化,发生病害,影响幼苗株高、茎粗等壮苗指标(高晶霞等,2016)。辣椒春提早栽培和春夏栽培都需要在冬季育苗。预防低温弱光胁迫是辣椒冬季育苗的关键技术。除加温、保温等物理措施外,施用外源生长调节物质也是目前育苗企业常用技术。已有研究发现,油菜素内酯(杨萍和李杰,2017)、褪黑素(Li et al., 2022)、水杨酸(张素勤等,2008)、脱落酸(徐珊珊等,2015)、6-苄氨基嘌呤(张国斌等,2013)、茉莉酸甲酯(刘小阳,2017)、独角金内酯(Cooper et al., 2018)等植物生长调节物质都能够提高辣椒、番茄等蔬菜的抗寒能力。但在低温弱光逆境下喷施不同外源生长调节物质对辣椒

幼苗生长影响的系统研究较少,因此,本研究以兴蔬301为试验材料,探索低温弱光胁迫下不同外源生长调节物质对辣椒幼苗形态和生理指标的影响,筛选效果较好的外源生长调节物质,以期为企业提供技术参考。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验选用湖南省蔬菜研究所提供的辣椒品种兴蔬301,于2023年4—7月在湖南农业大学西大棚基地第十一教学楼实验室进行。

油菜素内酯(BRs)、褪黑素(MT)、水杨酸(SA)、脱落酸(ABA)、6-苄氨基嘌呤(6-BA)、茉莉酸甲酯(MeJA)、独角金内酯(GR24)等7种外源生长调节物质(纯度均≥95.0%)购于北京索莱宝科技有限公司。可溶性糖(SS)、脯氨酸(Pro)、丙二醛(MDA)、过氧化氢酶(CAT)、叶绿素含量(Chl)等生理指标测试试剂盒购于上海苗彩生物有限公司。

1.2 试验设计

选择颗粒饱满、大小均匀的辣椒种子,室温下浸种4h,置于28℃恒温培养箱催芽,暗培养3~5d,种子80%露白时播种。采用72孔穴盘育苗,基质配方为蛭石:珍珠岩=3:1(体积比)。待辣椒幼苗长至两片真叶时分苗至10cm×10cm营养钵中,在大棚中进行常规育苗培养。

试验共设9个处理:以常温+蒸馏水为对照(CK1),以低温弱光+蒸馏水为另一对照(CK2),低温弱光下7种外源生长调节物质的施用浓度见表

表1 外源生长调节物质处理辣椒幼苗的浓度设置

处理	浓度
CK1	常温+喷施蒸馏水
CK2	低温弱光+喷施蒸馏水
L+BRs	低温弱光+油菜素内酯(0.1 μmol·L ⁻¹) (杨萍和李杰, 2017)
L+MT	低温弱光+褪黑素(100 μmol·L ⁻¹) (丁东霞等, 2022)
L+SA	低温弱光+水杨酸(500 μmol·L ⁻¹) (马占青等, 2013)
L+ABA	低温弱光+脱落酸(100 μmol·L ⁻¹) (徐珊珊等, 2015)
L+6-BA	低温弱光+6-苄氨基嘌呤(300 mg·L ⁻¹) (吴雪霞等, 2013)
L+MeJA	低温弱光+茉莉酸甲酯(100 μmol·L ⁻¹) (刘小阳, 2017)
L+GR24	低温弱光+独角金内酯(20 μmol·L ⁻¹) (唐超男, 2021)

1.采用随机区组设计,每处理20株,设置3次重复,共60株。辣椒幼苗长至六叶一心时,挑选生长一致的健壮植株进行外源生长调节物质处理。连续3d于18:00对各处理幼苗喷施1次生长调节物质或蒸馏水,每20株苗喷施200mL,叶片正、背面均匀喷施,以表面附着一层液珠为准。

在人工智能气候箱进行低温弱光胁迫处理。设定温度4℃/4℃(昼/夜),光照强度100 μmol·m⁻²·s⁻¹,光周期12h/12h(昼/夜)。低温弱光连续胁迫15d后,再将幼苗置于常温条件(28℃,光照强度300 μmol·m⁻²·s⁻¹)下恢复培养5d。

在外源生长调节物质处理后的第5、15、20d测定形态指标;第5、10、15、20d测定生理指标和叶绿素荧光参数,选取植株从生长点往下数第4~6片叶测定生理指标。各个处理随机测定6株幼苗。

1.3 测定项目与方法

株高:用直尺测量辣椒幼苗茎基部到生长点顶端的距离。茎粗:用游标卡尺测量辣椒幼苗紧靠子叶节下部的的位置。鲜质量及干质量:将辣椒幼苗从育苗钵中连根取出,用自来水小心冲洗掉根系上附着的基质,再用卫生纸吸干根系表面水分,分别取辣椒幼苗地上部和地下部,称其鲜质量;然后置于通风干燥箱105℃杀青,65℃烘干至恒重后称其干质量。壮苗指数=(茎粗/株高+地下部干质量/地上部干质量)×全株干质量(陈潇等, 2021)。

生理指标:采用上海苗彩生物有限公司生产的丙二醛含量试剂盒、植物可溶性糖含量试剂盒、脯氨酸含量检测试剂盒、植物叶绿素类胡萝卜素含量试剂盒、过氧化氢酶检测试剂盒分别测定MDA、SS、Pro、Chl含量和CAT活性。叶绿素荧光参数采用FluorPen FP110手持式叶绿素荧光仪进行测定。

1.4 数据处理

使用Excel 2010进行数据统计和图表绘制,试验数据采用SPSS 26.0软件中Duncan检验法进行显著性分析(P<0.05)。

2 结果与分析

2.1 不同外源生长调节物质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗生长形态的影响

由表2可知,低温弱光胁迫下的辣椒幼苗的

株高、茎粗、地上部干质量、地下部干质量、壮苗指数均比 CK1 显著降低。比较 7 种外源生长调节物质处理后第 5、15、20 天的壮苗指数发现 (图 1), 胁迫后第 5 天, ABA 处理显著高于 BRs、SA

和 MeJA 处理, 但与 MT、6-BA 和 GR24 处理差异不显著; ABA 处理各项生长指标较好 (表 2), 株高、茎粗、地上部干质量、地下部干质量、壮苗指数分别比 CK2 提高 12.55%、18.65%、43.82%、

表 2 低温弱光胁迫下外源生长调节物质处理辣椒幼苗生长指标的变化

处理天数/d	处理	株高/cm	茎粗/mm	地上部干质量/g	地下部干质量/g	壮苗指数
5	CK1	11.95 ± 0.55 a	2.39 ± 0.15 a	0.243 ± 0.011 a	0.042 ± 0.004 a	0.107 ± 0.007 a
	CK2	9.16 ± 0.14 d	1.93 ± 0.11 e	0.089 ± 0.006 d	0.021 ± 0.002 d	0.050 ± 0.003 f
	L + BRs	9.61 ± 0.30 cd	2.07 ± 0.13 cde	0.103 ± 0.026 cd	0.027 ± 0.005 cd	0.063 ± 0.012 de
	L + MT	10.11 ± 0.48 bc	2.24 ± 0.07 abc	0.122 ± 0.005 bc	0.031 ± 0.004 bc	0.074 ± 0.007 bc
	L + SA	10.16 ± 0.38 bc	2.12 ± 0.21 bcd	0.111 ± 0.023 bcd	0.029 ± 0.006 bc	0.066 ± 0.010 cde
	L + ABA	10.31 ± 0.66 b	2.29 ± 0.10 ab	0.128 ± 0.009 b	0.034 ± 0.002 b	0.079 ± 0.006 b
	L + 6-BA	9.97 ± 0.25 bc	2.19 ± 0.10 bc	0.116 ± 0.017 bc	0.030 ± 0.002 bc	0.071 ± 0.005 bcd
	L + MeJA	9.80 ± 0.36 bcd	2.01 ± 0.08 de	0.101 ± 0.009 cd	0.026 ± 0.005 cd	0.059 ± 0.007 ef
	L + GR24	10.23 ± 0.55 bc	2.27 ± 0.09 ab	0.122 ± 0.014 bc	0.033 ± 0.003 b	0.076 ± 0.006 bc
15	CK1	17.97 ± 0.74 a	2.97 ± 0.10 a	0.727 ± 0.052 a	0.199 ± 0.022 a	0.406 ± 0.047 a
	CK2	9.46 ± 0.46 d	2.06 ± 0.17 e	0.089 ± 0.010 c	0.022 ± 0.004 c	0.052 ± 0.010 c
	L + BRs	9.75 ± 0.42 cd	2.19 ± 0.27 de	0.102 ± 0.014 bc	0.024 ± 0.007 bc	0.059 ± 0.016 bc
	L + MT	10.27 ± 0.49 bc	2.47 ± 0.13 bc	0.126 ± 0.006 b	0.030 ± 0.005 bc	0.075 ± 0.006 bc
	L + SA	9.91 ± 0.25 bcd	2.27 ± 0.13 cde	0.123 ± 0.020 bc	0.027 ± 0.004 bc	0.068 ± 0.009 bc
	L + ABA	10.64 ± 0.25 b	2.54 ± 0.11 b	0.130 ± 0.005 b	0.036 ± 0.008 b	0.087 ± 0.014 b
	L + 6-BA	9.84 ± 0.58 cd	2.21 ± 0.08 de	0.119 ± 0.009 bc	0.027 ± 0.006 bc	0.066 ± 0.011 bc
	L + MeJA	9.81 ± 0.80 cd	2.20 ± 0.19 de	0.113 ± 0.041 bc	0.026 ± 0.003 bc	0.064 ± 0.010 bc
	L + GR24	10.48 ± 0.41 bc	2.34 ± 0.15 bcd	0.128 ± 0.014 b	0.033 ± 0.007 bc	0.078 ± 0.013 bc
20	CK1	20.07 ± 0.87 a	3.20 ± 0.22 a	0.799 ± 0.107 a	0.202 ± 0.042 a	0.414 ± 0.085 a
	CK2	9.85 ± 0.95 d	2.27 ± 0.08 d	0.161 ± 0.018 c	0.063 ± 0.005 c	0.140 ± 0.011 c
	L + BRs	10.40 ± 0.53 cd	2.57 ± 0.17 cd	0.185 ± 0.030 bc	0.076 ± 0.004 bc	0.173 ± 0.011 bc
	L + MT	12.96 ± 0.84 b	2.86 ± 0.07 bc	0.221 ± 0.026 bc	0.085 ± 0.008 b	0.187 ± 0.013 b
	L + SA	11.18 ± 0.77 c	2.67 ± 0.22 bc	0.202 ± 0.016 bc	0.080 ± 0.008 bc	0.179 ± 0.017 bc
	L + ABA	13.79 ± 0.55 b	2.99 ± 0.18 ab	0.241 ± 0.028 b	0.088 ± 0.006 b	0.193 ± 0.008 b
	L + 6-BA	11.53 ± 0.55 c	2.73 ± 0.33 bc	0.219 ± 0.033 bc	0.082 ± 0.007 bc	0.184 ± 0.011 bc
	L + MeJA	10.75 ± 0.79 cd	2.55 ± 0.13 cd	0.194 ± 0.020 bc	0.077 ± 0.005 bc	0.172 ± 0.007 bc
	L + GR24	12.89 ± 1.14 b	2.94 ± 0.41 ab	0.238 ± 0.009 b	0.087 ± 0.005 b	0.193 ± 0.008 b

注: 表中同列数据后不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$), 下表同。

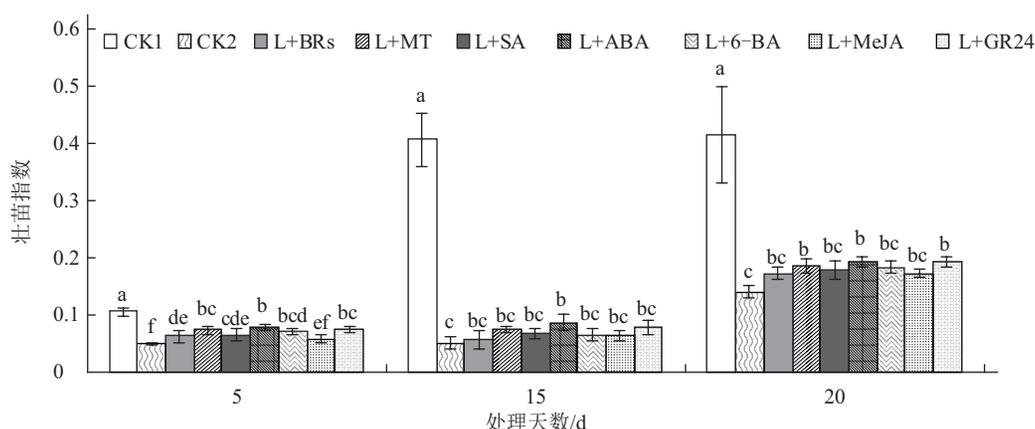


图 1 低温弱光胁迫下外源生长调节物质处理辣椒幼苗壮苗指数的变化
柱图上不同小写字母表示相同处理天数下处理间差异显著 ($P < 0.05$), 下同。

61.90%、58.00%。胁迫后第 15 天，各外源生长调节物质处理的生长指标变化不大，与低温弱光胁迫第 5 天情况相似，MT、ABA 和 GR24 处理的辣椒幼苗壮苗指数较高。恢复生长第 5 天，外源生长调节物质处理间辣椒幼苗壮苗指数差异不显著（图 1），但 ABA、GR24 处理的辣椒幼苗恢复较好。通过观察辣椒幼苗生长情况，CK2 处理辣椒幼苗叶片在胁迫阶段出现不同程度边缘卷曲、萎蔫下垂等冷害症状，恢复生长 5 d 后出现黄叶和落叶，而外源生长调节物质处理的幼苗受害程度相对较轻。7 种外源生长调节物质处理的幼苗外部形态有差异，说明通过外源生长调节物质处理有利于缓解辣椒幼苗低温弱光胁迫，且前期效果明显，喷施 ABA 效果最佳。

2.2 不同外源生长调节物质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗生理指标的影响

2.2.1 对辣椒幼苗叶片可溶性糖含量的影响

细胞内可溶性糖（SS）含量增加是植物抵御逆境胁迫的重要生理反应（黄伟超等，2018）。由图 2 可

知，CK2 辣椒幼苗叶片中的 SS 含量随着胁迫时间延长逐渐增加，第 15 天含量最高，比 CK1 增加 43.00%；胁迫期间 CK2 辣椒幼苗叶片中 SS 含量显著高于 CK1，但恢复生长 5 d 已达到 CK1 水平。7 种外源生长调节物质处理的辣椒幼苗叶片中 SS 含量在 4 个阶段比 CK2 均有不同程度增加。第 5 天，MT、ABA 和 GR24 处理的辣椒幼苗叶片中 SS 含量显著高于 CK2；第 10 天，各外源生长调节物质处理间差异明显，MT、SA、ABA 和 GR24 处理的 SS 含量显著高于 CK2，其中 ABA 处理比 CK2 提高 39.00%；第 15 天，各外源生长调节物质间差异逐渐变小，但 MT、ABA、MeJA 和 GR24 处理的辣椒幼苗叶片中 SS 含量显著高于 CK2；恢复生长第 5 天，各外源生长调节物质处理与 CK2 辣椒幼苗中 SS 含量差异变小，只有 MT、ABA 处理与 CK2 有显著差异。结果表明：辣椒幼苗叶片中 SS 含量增加主要受低温弱光胁迫影响，外源生长调节物质处理也能提高幼苗中 SS 含量，以此进一步增强幼苗抵御逆境的能力；不同外源生长调节物质影

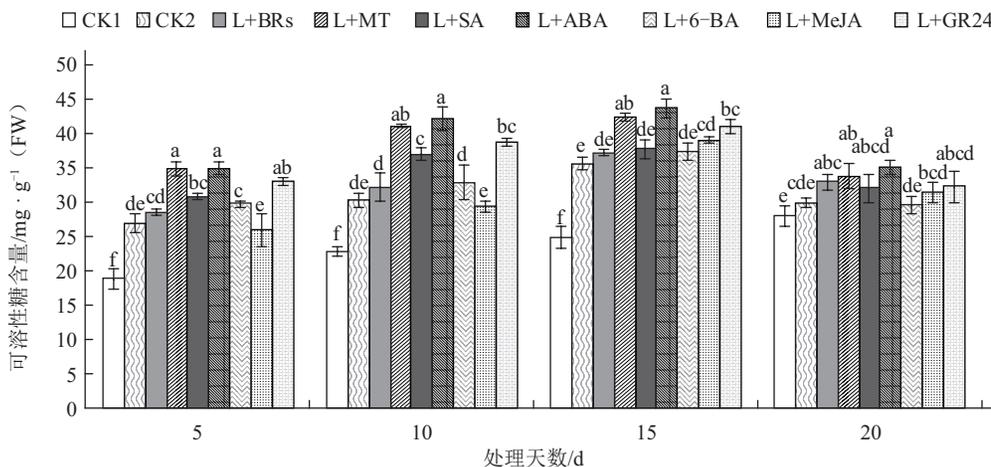


图 2 低温弱光胁迫下外源生长调节物质处理辣椒幼苗叶片可溶性糖含量的变化

响效果不同，MT、ABA 和 GR24 处理的辣椒幼苗在胁迫前 10 d 叶片中 SS 含量较高。

2.2.2 对辣椒幼苗叶片脯氨酸含量的影响

脯氨酸（Pro）是植物细胞内重要的渗透调节物质。由图 3 可知，CK2 辣椒幼苗叶片中 Pro 含量随着低温弱光胁迫时间延长逐渐增加，胁迫第 15 天 Pro 含量最高，比 CK1 增加 165.00%；恢复生长 5 d，辣椒幼苗叶片中 Pro 含量下降，CK2 与 CK1 差异不显著。胁迫期间，7 种外源生长调节物质处理辣椒幼苗叶

片的 Pro 含量比 CK2 均有不同程度增加。胁迫 5 d 时，ABA 处理的辣椒幼苗叶片中 Pro 含量显著高于 CK2，其他外源生长调节物质处理与 CK2 差异不显著；随着低温胁迫时间延长，辣椒叶片中 Pro 含量增加，胁迫第 15 天达到最高水平，各外源生长调节物质处理间差异变大，MT、ABA 和 GR24 处理辣椒幼苗叶片中 Pro 含量较高；恢复生长 5 d 后，辣椒幼苗叶片中 Pro 含量急剧下降。结果表明：低温弱光胁迫是辣椒幼苗叶片中 Pro 积累的主要因

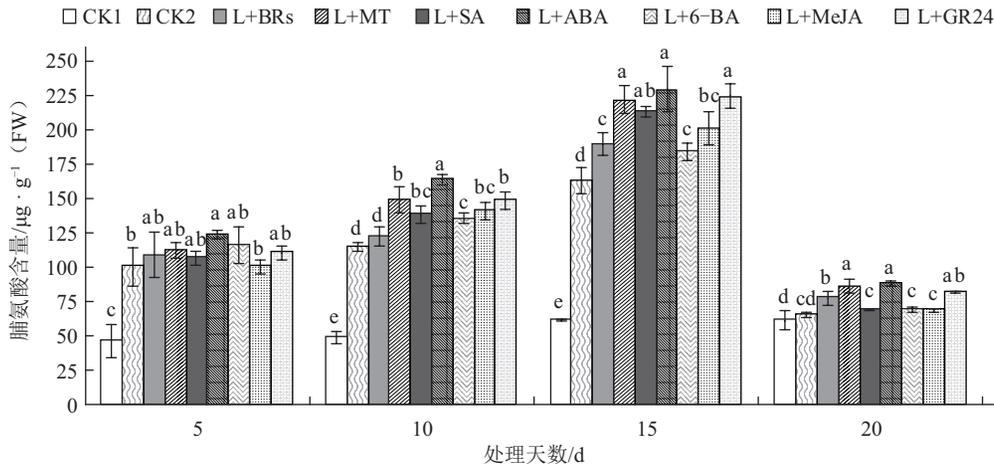


图3 低温弱光胁迫下外源生长调节物质处理辣椒幼苗叶片脯氨酸含量的变化

素, 喷施外源生长调节物质能进一步提高辣椒幼苗叶片中 Pro 含量, 增强其抗寒能力; 喷施 MT、ABA 和 GR24 缓解辣椒幼苗的低温弱光胁迫效果较好。

2.2.3 对辣椒幼苗叶片过氧化氢酶活性的影响 由图4可知, CK1 的辣椒幼苗叶片中过氧化氢酶 (CAT) 活性较稳定。CK2 的辣椒幼苗叶片中 CAT 活性在胁迫处理第5天升高, 后持续下降, 恢复生长第5天, CAT 活性下降至最低水平。说明低温弱光胁迫造成辣椒幼苗叶片中 CAT 活性降低, 且短时间难以恢复。胁迫第5天, MT、6-AB、GR24

和 ABA 处理的辣椒幼苗叶片中 CAT 活性显著高于 CK1 和 CK2; 胁迫第10天, 各处理辣椒幼苗叶片中 CAT 活性下降, CK2 显著低于 CK1, 除 BRs 外的其他外源激素处理辣椒幼苗叶片中 CAT 活性与 CK1 无显著差异。胁迫第15天, 辣椒幼苗叶片中 CAT 活性继续下降, MT、ABA、GR24 处理显著高于 CK2。恢复生长5d, 各外源生长调节物质处理的辣椒幼苗叶片中 CAT 活性显著低于 CK1, 但显著高于 CK2, 除 ABA 处理 CAT 活性较高外, 其他外源生长调节物质处理间差异不明显; 与胁迫处理第15天比较, 恢复生长5d后各外源生长调节物

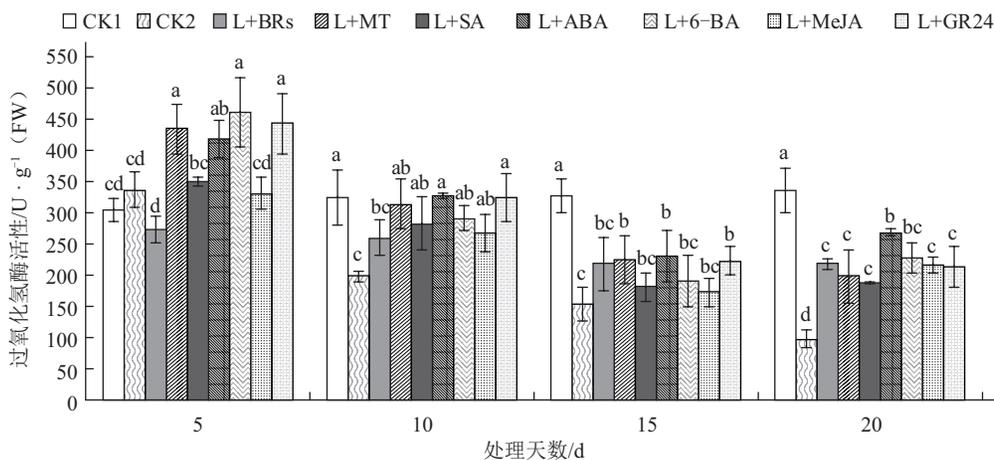


图4 低温弱光胁迫下外源生长调节物质处理辣椒幼苗叶片过氧化氢酶活性的变化

质处理的辣椒幼苗叶片中 CAT 活性除 MT、GR24 外均有增长。结果表明: 低温弱光胁迫造成辣椒幼苗叶片中 CAT 活性下降, 且短时间难以恢复; 外源生长调节物质处理在低温弱光胁迫前5d 辣椒幼

苗叶片中 CAT 活性迅速增加, 对胁迫有一定的缓解效果; ABA 处理的辣椒幼苗叶片提高 CAT 活性的效果更佳。

2.2.4 对辣椒幼苗叶片丙二醛含量的影响 丙二

醛 (MDA) 是细胞膜脂过氧化反应的最终分解产物。植物遭受逆境时细胞内 MDA 含量会升高 (郁继华等, 2005)。由图 5 可知, 4 个阶段 CK1 的辣椒幼苗叶片中 MDA 含量变化较小, 均值为 $28.01 \text{ nmol} \cdot \text{g}^{-1}$; 胁迫 5 d, CK2 的辣椒幼苗叶片中 MDA 含量大幅增加, 后逐步上升; 恢复生长 5 d 后, CK2 的 MDA 含量下降, 但显著高于 CK1。各外源生长调节物质处理的辣椒幼苗叶片在低温弱光胁迫期间 MDA 含量显著低于 CK2, 不同外源生长调节物质处理间有差异。胁迫 5 d, ABA 和 GR24 处

理的辣椒幼苗叶片中 MDA 含量显著低于 CK2, 与 CK1 差异不显著; 胁迫 10 d, 各外源生长调节物质处理的辣椒幼苗叶片中 MDA 含量增加, 均显著高于 CK1; 胁迫 15 d, ABA 处理的辣椒幼苗叶片中 MDA 含量较低, 与 CK1 差异不显著; 恢复生长 5 d 后, 外源生长调节物质处理的 MDA 含量低于 CK1 水平, 处理间差异不显著。结果表明: 辣椒幼苗叶片中 MDA 对低温弱光胁迫比较敏感, 外源生长调节物质处理能有效降低胁迫时辣椒幼苗叶片中 MDA 含量; 喷施 ABA 对缓解逆境伤害的效果

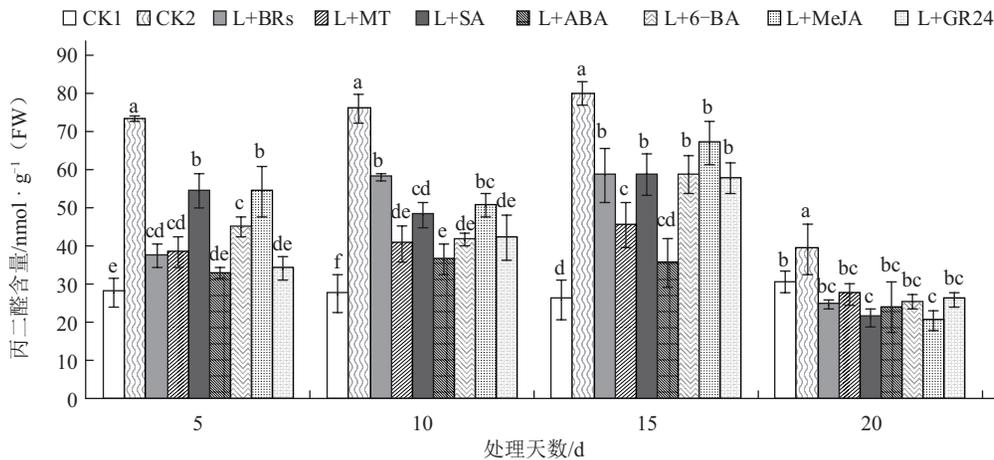


图 5 低温弱光胁迫下外源生长调节物质处理辣椒幼苗叶片丙二醛含量的变化

最好。

2.3 不同外源生长调节物质对低温弱光胁迫下辣椒幼苗叶片光合作用的影响

叶绿素含量是反映植物光合强度的重要指标 (吴雪霞等, 2013)。由图 6 可以看出, CK2 的辣椒幼苗叶片中总叶绿素 (Chl T) 含量随胁迫时间延长而逐渐下降, Chl T 含量显著低于 CK1。外源生长调节物质处理第 5、10、15 天和恢复生长 5 d 后, 7 种外源生长调节物质处理的辣椒幼苗叶片中 Chl T 含量均显著高于 CK2, 外源生长调节物质处理间有差异。低温弱光胁迫第 5 天, ABA 处理的辣椒幼苗叶片中 Chl T 含量较高, 除与 MT 和 GR24 处理差异不明显外, 显著高于其他 4 种外源生长调节物质的处理。随着胁迫时间延长, 外源生长调节物质处理后辣椒幼苗叶片中 Chl T 含量逐渐下降, 且处理间差异变小, ABA 处理的辣椒幼苗叶片中 Chl T 含量保持较高; 恢复生长第 5 天, 外源生长调节物质处理辣椒幼苗叶片中 Chl T 含量升

高, 但显著低于 CK1、显著高于 CK2, 除 BRs 和 SA 外的其他外源生长调节物质处理辣椒幼苗叶片中 Chl T 含量差异不显著。结果表明: 低温弱光胁迫能够降低辣椒幼苗叶片中叶绿素的含量, 外源生长调节物质能有效缓解胁迫伤害; 喷施 ABA 效果较好。

逆境条件会引起植物叶绿素荧光参数发生不同变化 (胡丰姣等, 2017)。由表 3 可知, 在外源生长调节物质处理后的 4 个测定时间段内, CK1 的辣椒幼苗叶片 PS II 最大光化学效率 (F_v/F_m)、光化学猝灭系数 (qP) 和非光化学猝灭系数 (NPQ) 变化较小。随着低温胁迫时间的延长, 低温弱光胁迫时段内 CK2 处理的辣椒幼苗的 F_v/F_m 和 qP 均低于 CK1, NPQ 均高于 CK1。胁迫 15 d 时, 外源生长调节物质处理的幼苗 NPQ 均显著低于 CK2, F_v/F_m 除 6-BA 外均显著高于 CK2; ABA 处理的幼苗 qP 显著高于 CK2, 其他外源物处理 qP 均与 CK2 差异不显著。恢复生长 5 d, 辣椒幼苗叶片中

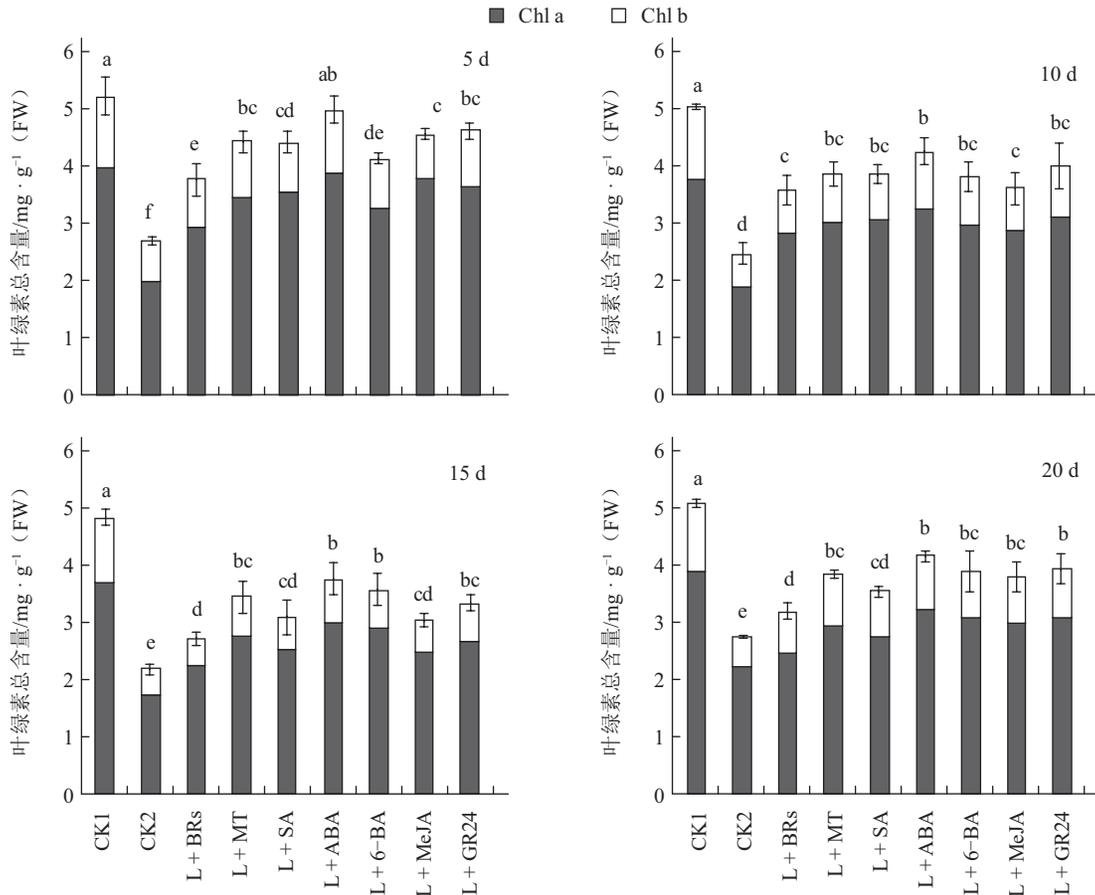


图6 低温弱光胁迫下外源生长调节物质处理辣椒幼苗叶片叶绿素含量的变化

图柱上不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

表3 低温弱光胁迫下外源生长调节物质处理辣椒幼苗叶片叶绿素荧光参数的变化

处理天数/d	处理	PS II最大光化 学效率 (F_v/F_m)	非光化学淬灭 系数 (NPQ)	光化学淬灭 系数 (qP)	处理天数/d	处理	PS II最大光化 学效率 (F_v/F_m)	非光化学淬灭 系数 (NPQ)	光化学淬灭 系数 (qP)
5	CK1	0.678 ± 0.020 a	0.39 ± 0.09 a	0.73 ± 0.07 a	15	CK1	0.784 ± 0.010 a	0.32 ± 0.09 b	0.73 ± 0.08 a
	CK2	0.299 ± 0.050 c	0.43 ± 0.11 a	0.61 ± 0.15 a		CK2	0.206 ± 0.025 d	0.43 ± 0.10 a	0.57 ± 0.05 b
	L+BRs	0.404 ± 0.009 bc	0.19 ± 0.06 b	0.63 ± 0.08 a		L+BRs	0.371 ± 0.152 bc	0.17 ± 0.04 c	0.67 ± 0.09 ab
	L+MT	0.403 ± 0.079 bc	0.17 ± 0.09 b	0.72 ± 0.04 a		L+MT	0.408 ± 0.072 b	0.17 ± 0.05 c	0.69 ± 0.07 ab
	L+SA	0.411 ± 0.057 bc	0.17 ± 0.06 b	0.66 ± 0.04 a		L+SA	0.349 ± 0.026 bc	0.16 ± 0.03 c	0.66 ± 0.04 ab
	L+ABA	0.485 ± 0.148 b	0.15 ± 0.03 b	0.73 ± 0.03 a		L+ABA	0.399 ± 0.078 b	0.15 ± 0.03 c	0.72 ± 0.03 a
	L+6-BA	0.415 ± 0.052 bc	0.14 ± 0.02 b	0.63 ± 0.06 a		L+6-BA	0.251 ± 0.038 cd	0.18 ± 0.06 c	0.69 ± 0.08 ab
	L+MeJA	0.403 ± 0.051 bc	0.17 ± 0.03 b	0.65 ± 0.05 a		L+MeJA	0.381 ± 0.058 b	0.22 ± 0.05 bc	0.69 ± 0.09 ab
	L+GR24	0.424 ± 0.064 b	0.15 ± 0.07 b	0.63 ± 0.05 a		L+GR24	0.372 ± 0.065 bc	0.15 ± 0.03 c	0.70 ± 0.08 ab
10	CK1	0.706 ± 0.022 a	0.31 ± 0.07 b	0.73 ± 0.05 a	20	CK1	0.722 ± 0.026 a	0.42 ± 0.03 b	0.74 ± 0.04 ab
	CK2	0.196 ± 0.030 c	0.66 ± 0.08 a	0.59 ± 0.06 c		CK2	0.565 ± 0.053 b	0.61 ± 0.07 a	0.67 ± 0.03 b
	L+BRs	0.376 ± 0.019 b	0.14 ± 0.04 c	0.62 ± 0.07 bc		L+BRs	0.657 ± 0.031 a	0.47 ± 0.07 b	0.70 ± 0.03 b
	L+MT	0.399 ± 0.136 b	0.12 ± 0.04 c	0.66 ± 0.09 abc		L+MT	0.651 ± 0.066 a	0.49 ± 0.02 b	0.73 ± 0.02 ab
	L+SA	0.336 ± 0.105 b	0.14 ± 0.08 c	0.72 ± 0.05 ab		L+SA	0.659 ± 0.028 a	0.42 ± 0.10 b	0.70 ± 0.04 b
	L+ABA	0.424 ± 0.053 b	0.14 ± 0.01 c	0.73 ± 0.06 ab		L+ABA	0.716 ± 0.006 a	0.48 ± 0.06 b	0.79 ± 0.01 a
	L+6-BA	0.422 ± 0.027 b	0.16 ± 0.05 c	0.72 ± 0.11 ab		L+6-BA	0.684 ± 0.010 a	0.51 ± 0.06 ab	0.71 ± 0.03 b
	L+MeJA	0.355 ± 0.036 b	0.15 ± 0.03 c	0.68 ± 0.06 abc		L+MeJA	0.705 ± 0.041 a	0.49 ± 0.04 b	0.69 ± 0.01 b
	L+GR24	0.422 ± 0.123 b	0.15 ± 0.06 c	0.74 ± 0.03 a		L+GR24	0.692 ± 0.035 a	0.41 ± 0.05 b	0.74 ± 0.06 ab

F_v/F_m 、 qP 和 NPQ 恢复至 CK1 水平, MT、ABA 和 GR24 处理的 qP 值高于其他外源生长调节物质处理。结果表明: 外源生长调节物质处理能减轻光抑制, 在一定程度上能促进光能转换效率, 缓解低温弱光胁迫对辣椒幼苗叶片造成的伤害; 从恢复生长 5 d 后测定的辣椒幼苗叶片中叶绿素荧光参数来看, ABA 处理的辣椒幼苗恢复状况较佳。

3 讨论

培育壮苗是辣椒生产过程中的关键环节。一般认为壮苗的主要特征是茎粗、苗高适中, 节间较短, 叶色深绿, 根系发达且较重, 无病虫害(路立峰和张卫霞, 2019)。岳振平和张雪平(2011)研究发现, 辣椒幼苗期遭受低温弱光胁迫, 会出现生长缓慢、叶片萎蔫下垂直至变黄变褐、分枝落叶等冷害症状。高晶霞等(2016)和胡晨曦等(2022)研究认为, 低温弱光胁迫会降低不同辣椒品种幼苗的株高、茎粗、叶面积和植株干质量等生长指标。本研究发现, 低温弱光胁迫会引起辣椒幼苗株高、茎粗、地上部和地下部干质量、壮苗指数下降, 叶片萎蔫、变黄, 且随着胁迫时间延长, 症状越严重, 与前人研究结果基本相同。经过 15 d 的低温弱光胁迫和 5 d 恢复生长, 脱落酸(ABA)、6-苄氨基嘌呤(6-BA)、茉莉酸甲酯(MeJA)、水杨酸(SA)、油菜素内酯(BRs)、褪黑素(MT)、独角金内酯(GR24)这 7 种外源生长调节物质处理辣椒幼苗的壮苗指标显著优于蒸馏水对照。胁迫处理前期即第 5 天的效果最明显, 说明对辣椒幼苗喷施外源生长调节物质能有效抵御低温弱光胁迫, 且外源生长调节物质效果具有时效性。另外, 不同外源生长调节物质对辣椒幼苗胁迫缓解效果存在差异, 其中 ABA 效果最佳。程琳琳等(2020)认为低温弱光会对植物生长发育造成各种伤害, 植物激素如脱落酸等和其他化学物质的合理利用能有效抵御低温弱光胁迫。徐珊珊等(2015)对辣椒幼苗进行 ABA 喷施处理, 发现能明显增强辣椒幼苗抵抗低温胁迫的能力。

植物抵御低温胁迫会产生渗透物质调节和活性氧清除两种重要的生理反应。逆境胁迫时, 植物通过提高 SS 和 Pro 含量, 从而增加细胞液浓度, 降低细胞质冰点, 维持细胞结构, 最终缓解逆境造成的伤害(孙群和胡景江, 2006)。本研究发现, 低

温弱光胁迫会使辣椒幼苗叶片中 SS 和 Pro 含量显著增加, 并随着胁迫时间延长积累; 外源生长调节物质处理会进一步提高辣椒幼苗叶片中 SS 和 Pro 含量, 但恢复生长 5 d, SS 和 Pro 含量基本恢复到正常水平; 不同外源生长调节物质处理有差异, MT、ABA 和 GR24 处理效果较好。颜建明等(2009)发现低温弱光胁迫会使辣椒幼苗细胞被动积累 SS 和 Pro, 以达到增强抗寒性的目的, 其中 Pro 含量随胁迫时间延长表现出上升趋势, SS 含量在胁迫前 5 d 大幅度升高, 与本研究结果一致。任旭琴等(2009)认为在低温环境中对辣椒喷施 $150 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ ABA 效果较好, 能显著提高辣椒幼苗 Pro 含量, 增强其抵御冷害的能力。

逆境胁迫使植物产生大量的活性氧, 损伤细胞膜系统。CAT 是活性氧清除系统中的重要酶, MDA 则是细胞膜脂过氧化反应的最终分解产物。它们在植物遭受逆境时会发生显著变化(Dat et al., 2000)。本研究发现, 在低温弱光胁迫的前 5 d, 外源生长调节物质处理的辣椒幼苗叶片中 CAT 活性上升, 随后下降, 恢复生长 5 d, CAT 活性显著低于正常生长的辣椒幼苗。外源生长调节物质处理辣椒幼苗叶片的 MDA 含量随着胁迫时间延长而增加, 但恢复 5 d 后, 下降到或低于正常生长幼苗水平。不同外源生长调节物质处理差异明显, ABA 处理效果较好。这与前人研究结果相同(钱芝龙等, 1994; 马艳青和戴雄泽, 2000; 郁继华等, 2005)。外源 ABA 和 MT 处理相较于同一阶段低温胁迫喷施蒸馏水的对照(CK2)能显著提高低温弱光胁迫下辣椒幼苗叶片中 CAT 活性, 显著降低 MDA 含量, 以减轻对细胞膜的伤害。徐姗姗等(2015)和 Li 等(2022)也分别证明外源 ABA 和 MT 能够降低辣椒幼苗中 MDA 含量并增强 SOD、CAT、POD 等的活性。

叶绿素含量的高低体现了植物光合能力的强弱。本试验发现, 辣椒幼苗叶片在遭受低温弱光胁迫后表现为叶片变黄变褐, Chl a+b 含量显著下降, 叶绿素荧光参数中 F_v/F_m 和 qP 降低, NPQ 升高。这与前人研究结果一致(胡文海和喻景权, 2001; 曹克友等, 2008; 何勇等, 2013)。外源生长调节物质能显著提高低温弱光胁迫下辣椒幼苗的叶绿素含量、 F_v/F_m 和 qP ; NPQ 在胁迫期间低于常温和低

温弱光对照, 外源生长调节物质间无显著差异, 恢复生长 5 d 测定值达正常水平。丁东霞等 (2022) 的研究也有类似结论, 认为外源褪黑素对低温弱光胁迫下辣椒叶片有影响, 叶片中 F_v/F_m 和 qP 与对照 (低温弱光, 喷施清水) 相比显著增加, NPQ 降至最低。

此外, 关于这 7 种外源生长调节物质具体调控辣椒幼苗生长发育的机制, 如植物体内外源生长调节物质的变化过程等问题还有待进一步研究。

4 结论

低温弱光胁迫会对辣椒幼苗造成伤害, 抑制辣椒幼苗的生长, 显著降低辣椒幼苗的株高、茎粗、地上部干质量、地下部干质量、壮苗指数等指标, 并且随着胁迫时间的延长, 辣椒幼苗出现的冷害症状愈加严重; 胁迫会引起辣椒幼苗叶片中生理指标变化, 如 SS、Pro 和 MDA 含量增加, CAT 活性降低; 抑制光合作用, 使幼苗叶片中叶绿素含量降低, F_v/F_m 和 qP 降低, NPQ 升高。喷施外源生长调节物质能够提高低温弱光胁迫下辣椒幼苗叶片中 SS 和 Pro 含量, 促进渗透调节物质积累, 提高 CAT 活性, 清除体内超氧阴离子和降低 MDA 含量, 增加叶绿素含量, 提高 F_v/F_m 和 qP , 降低 NPQ 。ABA、MT、GR24 对抑制低温弱光胁迫有较好效果, 且在喷施 5 d 效果较明显。综上所述, 外源生长调节物质处理能不同程度地缓解低温胁迫对辣椒幼苗的伤害, 其中 ABA 处理各项抗逆指标表现最好。

参考文献

曹克友, 魏佑营, 吴静, 王军伟, 魏秉培, 邱红. 2008. 低温弱光胁迫对辣椒 CMS 三系幼苗光合特性与叶绿素含量的影响. 山东农业科学, (6): 13-16, 19.

陈潇, 钟昆恒, 曹健, 张白鸽, 何裕志, 宋钊, 余超然. 2021. 钵育苗对番茄、辣椒幼苗生长和壮苗指数的影响. 长江蔬菜, (10): 14-17.

程琳琳, 安锋, 谢贵水, 王立丰, 张希财, 王纪坤. 2020. 植物抗寒调节物质研究进展. 热带农业科学, 40 (5): 65-75.

丁东霞, 李能慧, 李静, 唐超男, 王成, 牛天航, 杨滢, 杨海涛, 颀建明. 2022. 外源褪黑素对低温弱光胁迫下辣椒叶绿素荧光和抗氧化系统的影响. 浙江农业学报, 34 (9): 1935-1944.

高晶霞, 颜秀娟, 李宁, 王学梅. 2016. 低温弱光对不同辣椒品种生长发育及光合特性的影响. 北方园艺, (1): 6-9.

郭佳强, 曾鑫, 陈孝平. 2023. 植物抗低温胁迫的研究进展. 武汉

工程大学学报, 45 (2): 119-125.

何勇, 符庆功, 朱祝军. 2013. 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. 核农学报, 27 (4): 479-486.

胡晨曦, 李子恒, 张云虹, 张林巧, 祁建波, 张瑛, 周如美, 张永泰, 张永吉. 2022. 低温弱光对不同品种辣椒幼苗生长和光合特性的影响. 福建农业学报, 37 (5): 617-625.

胡丰姣, 黄鑫浩, 朱凡, 邹志刚, 刘俊文, 郑芬. 2017. 叶绿素荧光动力学技术在胁迫环境下的研究进展. 广西林业科学, 46 (1): 102-106.

胡文海, 喻景权. 2001. 低温弱光对番茄叶片光合作用和叶绿素荧光参数的影响. 园艺学报, 28 (1): 41-46.

黄伟超, 范宇博, 王泳超. 2018. 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, 34 (24): 6-12.

颀建明, 郁继华, 颀敏华, 冯致. 2009. 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. 西北植物学报, 29 (1): 105-110.

刘小阳. 2017. 茉莉酸甲酯对低温胁迫下辣椒幼苗抗性的影响. 宿州学院学报, 32 (12): 109-111.

路立峰, 张卫霞. 2019. 蔬菜壮苗的培育方法. 河北农业, (4): 22-24.

马艳青, 戴雄泽. 2000. 低温胁迫对辣椒抗寒性相关生理指标的影响. 湖南农业大学学报 (自然科学版), 26 (6): 461-462.

马占青, 李新旭, 孙国钧, 任红旭. 2013. 水杨酸在诱导番茄抗冷性中的作用. 兰州大学学报 (自然科学版), 49 (4): 515-524.

钱芝龙, 丁犁平, 曹寿椿. 1994. 低温胁迫对辣 (甜) 椒幼苗膜脂过氧化水平及保护酶活性的影响. 园艺学报, 21 (2): 203-204.

邱喜岩, 段颖, 张硕, 张蒙, 疏琴, 孙雅佩, 何亚迪, 廖青桂, 王长林, 薄凯亮. 2022. 低温胁迫下不同耐低温性中国南瓜苗期生理差异分析. 中国蔬菜, (10): 74-80.

任旭琴, 刘美琴, 陈葛亮, 王蓉. 2009. 外源 ABA 对辣椒抗冷性生理指标的影响. 长江蔬菜, (8): 30-32.

孙群, 胡景江. 2006. 植物生理学研究技术. 杨凌: 西北农林科技大学出版社.

唐超男. 2021. 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 (博士学位论文). 兰州: 甘肃农业大学.

武丽丽. 2009. SA 与 $CaCl_2$ 对低温胁迫下辣椒种子萌发及幼苗生理生化特性影响的研究 (硕士学位论文). 兰州: 甘肃农业大学.

吴雪霞, 杨晓春, 朱宗文, 查丁石, 许爽. 2013. 外源 6-BA 对低温胁迫下茄子幼苗光合作用、叶绿素荧光参数及光能分配的影响. 植物生理学报, 49 (11): 1181-1188.

徐珊珊, 史星雲, 李强. 2015. 外源 ABA 对辣椒幼苗抗冷性的影响. 长江蔬菜, (24): 55-58.

杨萍, 李杰. 2017. 2, 4-表油菜素内酯对低温胁迫下辣椒幼苗抗氧化系统的影响. 北方园艺, (21): 7-12.

郁继华, 张国斌, 冯致, 李霞. 2005. 低温弱光对辣椒幼苗抗氧化酶活性与质膜透性的影响. 西北植物学报, 14 (12):

- 2478-2483.
- 岳振平, 张雪平. 2011. 低温逆境对辣椒影响的研究进展. 农业科技通讯, (11): 183-185.
- 詹永发, 田应书, 杨红, 何建文, 涂祥敏, 刘崇政. 2012. 温度对辣椒种子发芽的影响. 农技服务, 29 (8): 949-951.
- 张国斌, 杨芳芳, 郁继华. 2013. 6-BA 预处理对低温弱光胁迫下辣椒幼苗光合特性和内源激素含量的影响. 草业学报, 22 (3): 177-183.
- 张素勤, 耿广东, 谭玉丽. 2008. 水杨酸对辣椒抗寒性的影响. 华北农学报, 23 (增刊 1): 118-120.
- 周书栋, 殷武平, 杨博智, 马艳青. 2020. 湖南辣椒产业发展现状及存在问题与建议. 辣椒杂志, 18 (2): 8-13.
- 邹学校, 胡博文, 熊程, 戴雄泽, 刘峰, 欧立军, 杨博智, 刘周斌, 索欢, 徐昊, 朱凡, 远方. 2022. 中国辣椒育种 60 年回顾与展望. 园艺学报, 49 (10): 2099-2118.
- 邹学校, 朱凡. 2022. 辣椒的起源、进化与栽培历史. 园艺学报, 49 (6): 1371-1381.
- Cooper J W, Hu Y, Beyyoudh L, Yildiz D H, Kunert K, Beveridge C A, Foyer C H. 2018. Strigolactones positively regulate chilling tolerance in pea and in *Arabidopsis*. *Plant Cell & Environment*, 41 (6): 1298-1310.
- Dat J, Vandenabeele S, Vranová E, van Montagu M, Inzé D, van Breusegem F. 2000. Dual action of the active oxygen species during plant stress responses. *Cellular and Molecular Life Sciences: CMLS*, 5: 779-795.
- Guo X Y, Liu D F, Chong K. 2018. Cold signaling in plants: Insights into mechanisms and regulation. *Journal of Integrative Plant Biology*, 60 (9): 745-756.
- He J, Yang Z J, Hu B B, Ji X L, Wei Y L, Lin L B, Zhang Q. 2015. Correlation of polyunsaturated fatty acids with the cold adaptation of *Rhodotorula glutinis*. *Yeast*, 32 (11): 683-690.
- Hu W H, Wu Y, Zeng J Z, He L, Zeng Q M. 2010. Chill-induced inhibition of photosynthesis was alleviated by 24-epibrassinolide pretreatment in cucumber during chilling and subsequent recovery. *Photosynthetica*, 48 (4): 537-544.
- Li J, Xie J M, Yu J H, Lyu J, Zhang J F, Ding D X, Li N H, Zhang J, Bakpa E P, Yang Y, Niu T H, Gao F. 2022. Melatonin enhanced low-temperature combined with low-light tolerance of pepper (*Capsicum annuum* L.) seedlings by regulating root growth, antioxidant defense system, and osmotic adjustment. *Frontiers in Plant Science*, 13: 998293.