



不同外源试剂对菜用大豆低温胁迫的调控效应

陈凤琼, 陈秋森, 刘汉林, 褚霈宇, 任春元, 于高波, 王孟雪, 张玉先

(黑龙江八一农垦大学 农学院, 黑龙江 大庆 163319)

摘要: 为了筛选可以有效缓解菜用大豆低温胁迫伤害的外源试剂, 并明确其对菜用大豆低温胁迫的调控效应。本试验以菜用大豆品种辽鲜1号为供试品种, 以赤霉素、乙烯利、阿魏酸、 γ -氨基丁酸、壳聚糖和绿原酸为供试试剂, 比较外源试剂对低温胁迫下菜用大豆的抗氧化系统、渗透调节物质和氮代谢的影响, 筛选能够增强菜用大豆低温胁迫耐性的外源试剂。结果表明: 外源 GA_3 、GABA 处理显著提高了低温胁迫下菜用大豆的抗氧化酶活性, 尤其是 SOD 和 CAT 活性, 并显著提高了 AsA 和 GSH 含量, 显著降低了超氧阴离子(O_2^-)含量, 缓解了菜用大豆受到的氧化损伤。此外, 外源 GA_3 、GABA 处理使菜用大豆可溶性糖和蔗糖含量显著增加, 增强其细胞保水能力; 同时显著提高了菜用大豆氮代谢酶活性, 尤其是硝酸还原酶(NR)、谷氨酸合酶(GOGAT)和谷氨酸脱氢酶(GDH)活性, 促进菜用大豆氮代谢作用, 增强其低温胁迫耐性。由此可知, 外源 GA_3 和 GABA 处理通过调节抗氧化性、渗透调节物质和氮代谢来缓解菜用大豆的耐冷能力。

关键词: 菜用大豆; 低温胁迫; 外源试剂; 赤霉素; γ -氨基丁酸

Regulatory Effects of Different Exogenous Reagent on Vegetable Soybean Under Low Temperature Stress

CHEN Feng-qiong, CHEN Qiu-sen, LIU Han-lin, CHU Pei-yu, REN Chun-yuan, YU Gao-bo, WANG Meng-xue, ZHANG Yu-xian

(Agricultural College, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing 163319, China)

Abstract: In order to select the exogenous reagents that can effectively alleviate the injury of vegetable soybean, and clarify its regulatory effect on vegetable soybean under low temperature stress, the vegetable soybean variety Liaoxian 1 was used as the test variety, and compared the effects of gibberellin, ethephon, ferulic acid γ -aminobutyric acid, chitosan and chlorogenic acid on antioxidant system, osmoregulation substances and nitrogen metabolism of vegetable soybean under low temperature stress. The results showed that exogenous GA_3 and GABA treatment significantly increased the antioxidant enzyme activities, especially the activities of SOD and CAT, significantly increased the contents of ASA and GSH, significantly reduced the content of superoxide anion (O_2^-) and alleviated the oxidative damage of vegetable soybean under low temperature stress. In addition, exogenous GA_3 and GABA treatment significantly increased the soluble sugar and sucrose content of vegetable soybean and enhanced its cell water holding capacity. At the same time, it significantly improved the activities of nitrogen metabolism enzymes in vegetable soybean, especially the activities of nitrate reductase (NR), glutamate synthase (GOGAT) and glutamate dehydrogenase (GDH), promoted the nitrogen metabolism of vegetable soybean and enhanced the tolerance to low temperature stress. It can be seen that exogenous GA_3 and GABA treatment can alleviate the cold tolerance of vegetable soybean by regulating antioxidant, osmotic regulatory substances and nitrogen metabolism.

Keywords: vegetable soybean; chilling; exogenous reagent; gibberellin; γ -aminobutyric acid

菜用大豆作为一种特用大豆 (*Glycine max* L. Merr.), 是指在 R6 (鼓粒盛期) 至 R7 (初熟期) 生育期间采青用于食用的大豆, 是一种特用大豆类型^[1]。菜用大豆营养丰富, 富含蛋白质、多种游离氨基酸、维生素等, 对人体食疗保健具有一定作用^[2]。近年来, 我国菜用大豆发展迅速, 已成为世界上最大的菜用大豆生产国和出口国^[3], 年产量约 170 万 t, 出口量约占世界的 52%^[4], 且种植菜用大豆的经济效益是传统大豆的 3~4 倍。因此, 发展菜用大豆将是我国大豆

产业突破的重要途径之一。

低温是影响植物生长发育的主要逆境之一, 菜用大豆属于喜温作物, 对低温敏感。陈远东等^[5]研究发现在弱光和低温胁迫下, 菜用大豆种子发芽出苗时间延长、幼苗存活率降低。胡俊杰等^[6]研究发现在低温胁迫下, 菜用大豆的地上鲜干重及地下鲜干重均显著降低, 生物量积累受到显著抑制。其次, 菜用大豆的超氧阴离子(O_2^-)在低温胁迫后生成速率加快, 过氧化氢(H_2O_2)爆发, 丙二醛(MDA)

收稿日期: 2021-08-15

基金项目: 国家重点研发计划(2018YFD02010000); 财政部和农业部中国农业研究系统(CARS-04-01A); 黑龙江省博士后科研启动项目(LBH-Q20052); 人才引进研究启动计划(XYB202011); 黑龙江省农垦局重点科研项目(HKKY190206-1)。

第一作者: 陈凤琼(1996—), 女, 硕士研究生, 主要从事菜用大豆非生物胁迫研究。E-mail: 1922925586@qq.com。

通讯作者: 王孟雪(1978—), 女, 博士, 副教授, 硕导, 主要从事大豆逆境栽培生理及分子研究。E-mail: wangmengxue@163.com;

张玉先(1968—), 男, 博士, 教授, 主要从事土壤耕作和大豆高产栽培技术研究。E-mail: zyx131415926@hotmail.com。

含量显著增加,对菜用大豆造成了严重的损伤。张洪刚等^[7]研究发现,低温会影响菜用大豆的出苗及幼苗生长,显著降低鲜荚及鲜仁产量。

前人的研究表明外源试剂处理可有效提高植物的耐冷性。菜用大豆耐冷性的相关研究发现,外源油菜素内酯、复硝酚钠、三十烷醇等^[8]处理可通过提高抗氧化酶活性和抗氧化物质含量,清除植物体内的自由基,并且提高植物的渗透调节物质含量,增强菜用大豆的低温耐受性,但其他关于菜用大豆耐冷性的研究鲜有报道。关于作物耐冷性的相关研究表明,GA₃、ETH、壳聚糖(CTS)、 γ -氨基丁酸(GABA)外源处理可提高花生^[9]、葡萄^[10]、茄子^[11]和烟草^[12]的耐冷性,且效果较为显著。此外,在缓解植物的逆境胁迫的研究中发现,绿原酸(CA)^[13]、阿魏酸(FA)^[14]作为植物界中广泛存在的有机酚酸类物质,具有清除自由基的作用,而这些物质在菜用大豆低温胁迫中尚鲜见报道。

因此,本研究以菜用大豆为材料,选择GA₃、ETH、FA、GABA、CTS和CA共6种外源试剂,针对外源试剂是否对菜用大豆低温胁迫具有缓解作用开展研究,以期通过研究外源试剂对低温胁迫下菜用大豆的抗氧化系统、渗透调节物质和氮代谢的影响,明确其调控作用,为提高菜用大豆低温胁迫耐性奠定研究基础。

1 材料与方法

1.1 材料

1.1.1 供试大豆 供试菜用大豆品种为辽鲜1号,由辽宁省农业科学院油料所提供,适于江、浙、沪地区种植,种植范围广泛。

1.1.2 试剂 赤霉素、乙烯利、阿魏酸、 γ -氨基丁酸、壳聚糖和绿原酸,均购自Sigma试剂公司。

1.2 试验设计

试验于2021年在黑龙江八一农垦大学实验实习基地进行,种子播种于塑料桶内,桶口直径24 cm、高19 cm,每个盆中播种6粒种子,于V2期定苗3株,采用完全随机试验设计。

试验土壤基本状况为草炭土与蛭石以4:1混合,幼苗培养至V3期,选择无病、健壮、生长势均一的植株。以常温下喷施清水为对照(CK),以4℃低温下喷施清水为低温处理(LN),以叶面喷施25 mg·L⁻¹赤霉素(GA₃+LN)、400 mg·L⁻¹乙烯利(ETH+LN)、5 mmol·L⁻¹阿魏酸(FA+LN)、5 mmol·L⁻¹ γ -氨基丁酸(GABA+LN)、0.2 mg·mL⁻¹壳聚糖(CTS+LN)和0.5 mmol·L⁻¹绿原酸(CA+LN)为外源试剂处理。

试验设置3次重复。各处理试剂喷施于每个叶片正反面,至叶面滴液为止。喷施处理24 h后,置于光照培养箱进行4℃低温处理,光/暗周期为14 h/10 h,光照强度为4 000 lx,并于低温处理5 d后取

样,于-20℃冰箱冻存,用于后续试验分析。

1.3 测定项目及方法

超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)、过氧化氢酶(CAT)、抗坏血酸过氧化物酶(APX)、超氧阴离子(O₂⁻)、抗坏血酸(AsA)和谷胱甘肽(GSH)等测定参考燕飞^[15]的方法。可溶性糖含量采用蒽酮比色法测定^[16]、蔗糖含量参照刘鹏等^[17]的方法测定。硝酸还原酶(NR)活性采用活体法测定^[18],谷氨酸合酶(GOGAT)和谷氨酸脱氢酶(GDH)活性的测定参照Debouba等^[19]的方法,转氨酶(GOT)活性参考Quan等^[20]的方法测定。

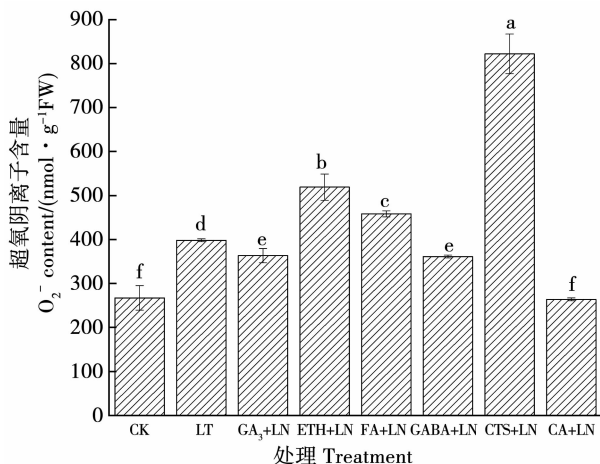
1.4 数据分析

试验数据采用SPSS 20.0进行统计分析和差异显著性检验,采用软件Origin 2017作图。

2 结果与分析

2.1 外源试剂对低温胁迫下菜用大豆叶片超氧阴离子(O₂⁻)含量的影响

如图1所示,当菜用大豆受到低温胁迫时,O₂⁻含量增加了48.9%,显著高于对照。与低温胁迫相比,外源赤霉素(GA₃)、 γ -氨基丁酸(GABA)和绿原酸(CA)处理后,菜用大豆的O₂⁻含量分别降低了8.7%、9.3%和33.7%,差异达到显著性水平,且CA处理后O₂⁻含量恢复至对照(CK)水平。但ETH、FA和CTS处理后,菜用大豆的O₂⁻含量分别显著增加了30.3%、15.1%和106.4%。以上结果说明,CA、GABA和GA₃可减缓菜用大豆低温胁迫造成的氧化损伤,且CA处理效果最为显著,GABA效果次之,而ETH、FA和CTS加剧了菜用大豆在低温胁迫下的损伤。



注:不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。下同。

Note: Different lowercase indicate significant difference among different treatments ($P < 0.05$). The same below.

图1 外源试剂对低温胁迫下菜用大豆超氧阴离子含量的影响
Fig.1 The effects of exogenous reagents on O₂⁻ content in vegetable soybean under the low temperature stress

2.2 外源试剂对低温胁迫下菜用大豆叶片抗氧化酶活性的影响

2.2.1 CAT 低温条件下,菜用大豆的 CAT 活性增加了 63.9%,差异达到显著性水平。外源赤霉素(GA₃)和 γ-氨基丁酸(GABA)处理显著提高了低温胁迫下菜用大豆的 CAT 活性,而外源乙烯利(ETH)、绿原酸(FA)、壳聚糖(CTS)和阿魏酸(CA)处理降低了低温胁迫下菜用大豆的 CAT 活性,分别降低了 23.7%、41.8%、5.1% 和 68.9%,除 CTS 处理外,差异均达到显著性水平(图 2A)。

2.2.2 SOD 低温条件下,菜用大豆的 SOD 活性是对照的 7.5 倍,差异达到显著性水平。外源 GA₃、ETH、CTS、FA 和 GABA 处理显著提高了低温胁迫下菜用大豆的 SOD 活性,其中以 ETH 处理效果最为显著,是低温胁迫下的 1.88 倍,GA₃处理效果次之,而 CA 处理后,SOD 活性显著降低,仅为 LN 处理的 15%(图 2B)。

2.2.3 POD 低温条件下,菜用大豆的 POD 活性增加了 201.2%,差异达到显著性水平。外源 GA₃

处理显著提高了低温胁迫下菜用大豆的 POD 活性,是低温胁迫的 1.15 倍,其余外源处理均使菜用大豆的 POD 活性显著降低,其中以 GABA 处理最为显著,与低温胁迫相比,POD 活性下降 76.9%,其次为 CA 处理,降低 73.2%(图 2C)。

2.2.4 APX 低温胁迫下,菜用大豆的 APX 活性增加了 10%,未达到显著性水平。外源 CA 和 GABA 处理显著提高了低温胁迫下菜用大豆的 APX 活性,分别提高了 146.36% 和 50.91%。外源 GA₃、FA 和 ETH 处理也提高了低温胁迫下菜用大豆的 APX 活性,分别提高了 10.91%、5.45% 和 9.09%,但与 LN 处理相比未达到显著性水平,而 CTS 处理使低温胁迫下菜用大豆 APX 活性降低 3.6%,未达到显著性水平(图 2D)。

以上研究结果表明,外源 GA₃ 处理提高了低温胁迫下菜用大豆的 CAT、SOD、POD 和 APX 活性,对提高低温胁迫下菜用大豆抗氧化酶活性效果最好,外源 GABA 处理也提高了低温胁迫下菜用大豆的 CAT、SOD 和 APX 活性,效果次之。

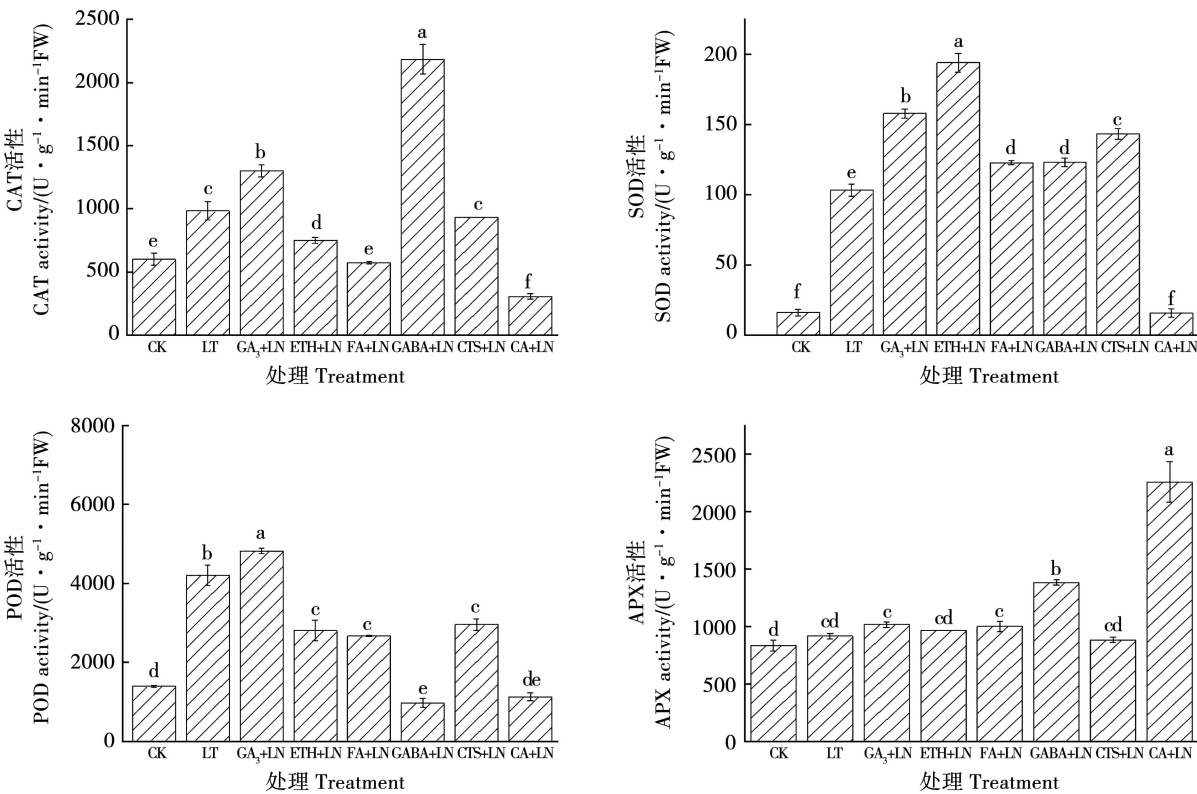


图 2 外源试剂对低温胁迫下菜用大豆 CAT、SOD、POD 和 APX 活性的影响

Fig.2 The effects of exogenous reagents on CAT, SOD, POD and APX activities in vegetable soybean under low temperature stress

2.3 外源试剂对低温胁迫下菜用大豆叶片抗坏血酸和谷胱甘肽含量的影响

2.3.1 抗坏血酸 菜用大豆受到低温胁迫时,抗坏

血酸(AsA)含量与对照(CK)相比显著升高。外源 CA 处理后,菜用大豆的 AsA 含量与低温胁迫相比显著增加了 19.8%。但外源 GA₃、GABA 和 CTS 处

理后 AsA 含量均显著降低,分别降低了 11.6%、12.1% 和 13.7%,且恢复至正常对照水平。外源 ETH 和 FA 处理后,AsA 含量显著降低,分别降低了 28.6% 和 45.3%,且低于对照(CK)水平(图 3A)。

2.3.2 谷胱甘肽 低温胁迫下,菜用大豆的谷胱甘肽(GSH)含量与对照(CK)相比增加了 2.02%,未达到显著性水平;外源 GA₃、FA 和 GABA 处理后,菜用大豆的 GSH 含量与低温胁迫相比显著增加,分别增加了 7.41%、4.07% 和 6.17%。而外源 CTS 和

CA 处理后,与低温胁迫相比,菜用大豆的 GSH 含量减少,但仍高于正常对照水平。外源 ETH 处理使 GSH 含量较低温处理显著降低 10.5%,低于对照(CK)水平(图 3B)。

以上研究结果表明:外源 CA 处理有助于促进菜用大豆细胞内的 AsA 合成,而 GA₃、GABA 和 FA 有助于细胞内 GSH 的合成,且 GA₃ 处理效果最佳, GABA 效果次之。

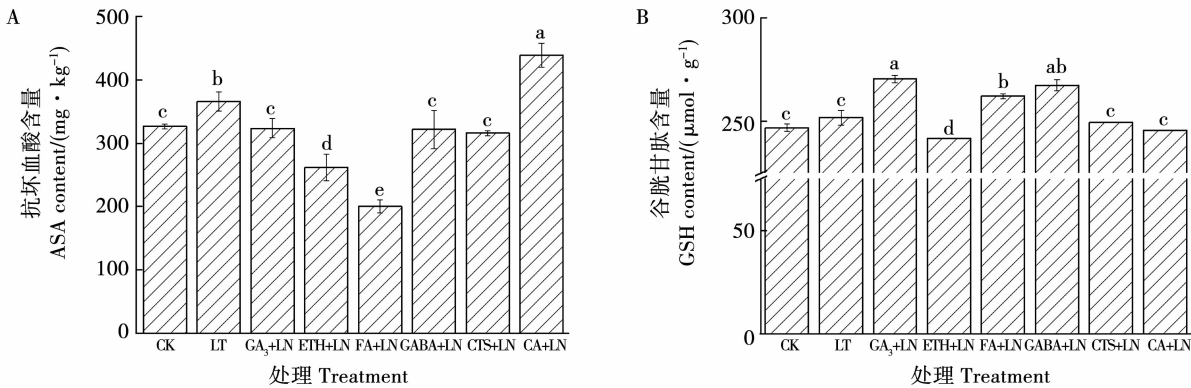


图 3 外源试剂对菜用大豆叶片 AsA 和 GSH 含量的影响

Fig. 3 The effects of exogenous reagents on AsA and GSH content in vegetable soybean under low temperature stress

2.4 外源试剂对低温胁迫下菜用大豆叶片可溶性糖及蔗糖含量的影响

2.4.1 可溶性糖含量 当菜用大豆受到低温胁迫时,可溶性糖含量为对照(CK)的 3.89 倍,外源 GA₃、GABA、CTS 和 CA 处理均增加了菜用大豆的可溶性糖含量,分别增加了 40.86%、12.38%、16.57% 和 23.58%,达到显著性水平。而外源 ETH 和 FA 处理后菜用大豆的可溶性糖含量显著降低,但仍显著高于对照(CK)水平(图 4A)。

2.4.2 蔗糖含量 当菜用大豆受到低温胁迫时,蔗糖含量显著增加,是 CK 的 2.19 倍。外源 GA₃、

GABA 和 CA 处理显著增加了低温胁迫下菜用大豆的蔗糖含量,含量分别增加了 25.1%、24.4% 和 25.7%,外源 ETH、FA 和 CTS 处理显著降低了低温胁迫下菜用大豆的蔗糖含量,但仍显著高于对照水平(图 4B)。

以上结果说明 GA₃、CA 和 GABA 均能增加低温胁迫下菜用大豆体内的可溶性糖及蔗糖含量,增加低温胁迫下菜用大豆渗透调节物质含量,缓解菜用大豆受到的低温损伤,其中以外源 GA₃ 处理效果最佳,CA 处理效果次之。

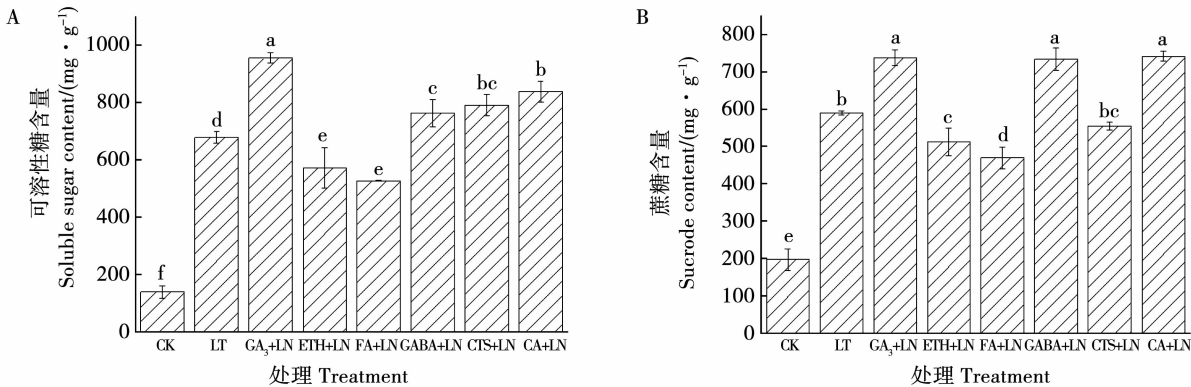


图 4 外源试剂对菜用大豆叶片可溶性糖和蔗糖含量的影响

Fig. 4 The effects of exogenous reagents on soluble sugar and sucrose vegetable soybean under low temperature stress

2.5 外源试剂对低温胁迫下菜用大豆叶片氮代谢酶活性的影响

2.5.1 NR 菜用大豆受到低温胁迫时,与 CK 相比 NR 活性降低了 7.1%,差异不显著。外源喷施 GA₃、ETH、FA、GABA、CTS 和 CA 后,菜用大豆的 NR 活性较低温胁迫相比均显著增加,分别增加了 169.2%、192.3%、46.1%、161.5%、146.1% 和 161.5%。可见外源 ETH 处理效果最佳,GA₃效果次之(图 5A)。

2.5.2 GOGAT 与 CK 相比,GOGAT 活性在低温胁迫后降低了 38.5%,达到了显著性差异。外源 GA₃、ETH、FA、GABA、CTS 和 CA 处理均增加了低温胁迫下菜用大豆 GOGAT 的活性,分别增加了 43.1%、100.4%、74.7%、167.6%、106.1% 和 77.0%,且高于对照水平。可见,外源 GABA 处理效果最为显著,CTS 处理效果次之(图 5B)。

2.5.3 GDH 低温胁迫下,菜用大豆的 GDH 活性

与对照相比降低了 8.7%。外源 ETH 处理提高了菜用大豆 GDH 活性,但与低温胁迫相比,未达到显著性差异,而外源 GA₃、FA、GABA、CTS 和 CA 处理显著增加了低温胁迫下菜用大豆 GDH 的活性,分别增加了 49.64%、18.98%、117.52%、104.00% 和 120.41%。可见,外源 CA 处理效果最佳,GABA 处理效果次之(图 5C)。

2.5.4 GOT 低温胁迫下,菜用大豆的 GOT 活性与 CK 相比下降了 5.13%,差异显著;GA₃处理后,GOT 活性显著升高且恢复至对照(CK)水平,其余处理均使 GOT 活性显著降低(图 5D)。

以上结果说明,GA₃、ETH、FA、CTS、GABA 和 CA 有助于 GS、GOGAT 和 GDH 催化 NH₄⁺合成氨基酸和蛋白质,其中以 GABA、CA 和 GA₃处理效果较好,除 GA₃外,其余外源试剂均抑制了 GOT 活性,阻碍了 GOT 参与的菜用大豆转氨过程。

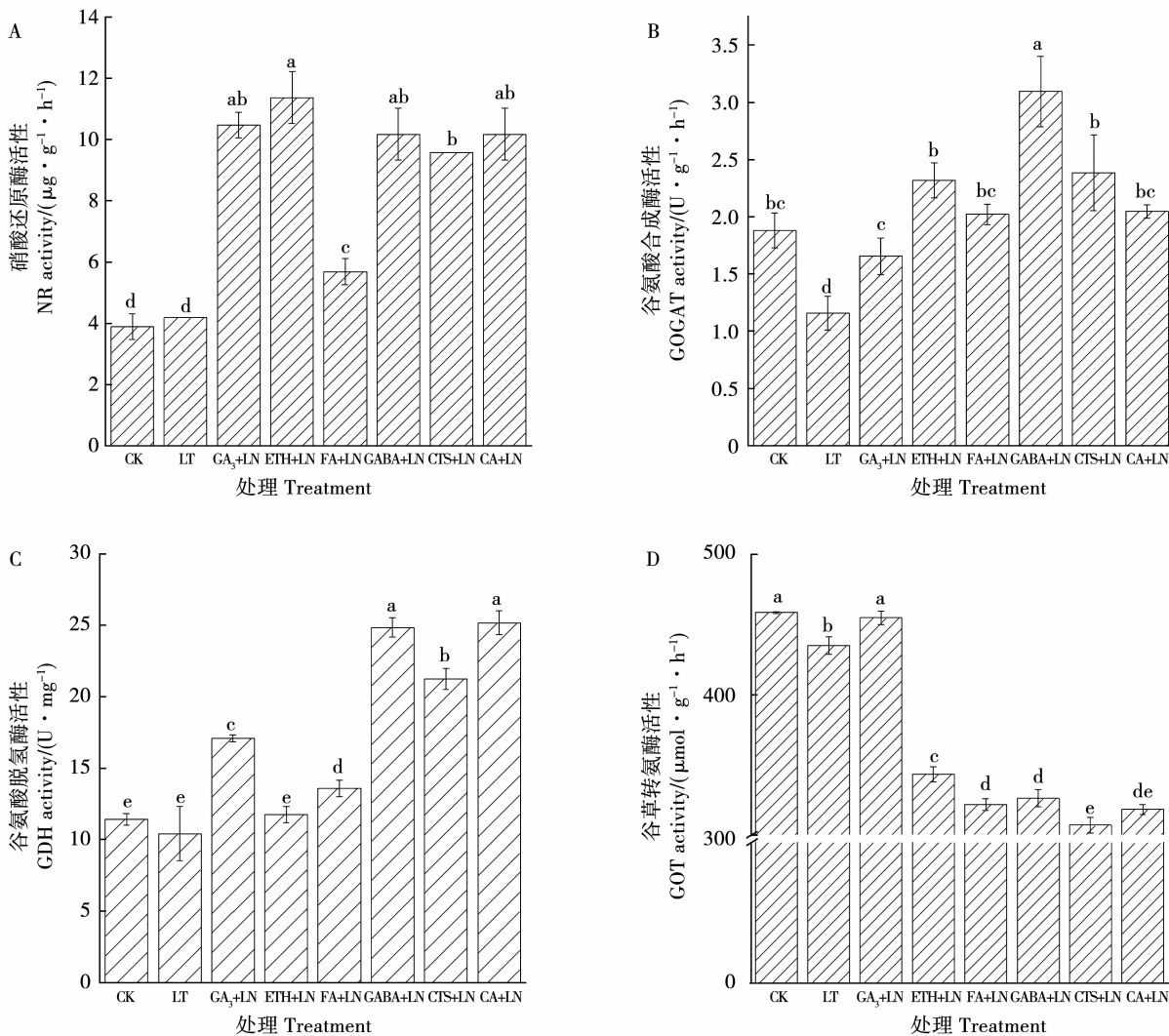


图 5 外源试剂对菜用大豆叶片 NR、GOGAT、GDH 和 GOT 活性的影响

Fig. 5 The effects of exogenous reagents on NR, GOGAT, GDH and GOT activities in vegetable soybean under low temperature stress

3 讨论

菜用大豆属喜温作物,对低温较为敏感。已有研究表明 GA_3 和 GABA 在植物的生长调节和胁迫耐受性调控方面发挥重要功能^[21-24]。在本研究中也发现当菜用大豆受到低温胁迫时, O_2^- 含量显著增加,使其受到氧化损伤,而外源 GA_3 和 GABA 处理有效地提高了菜用大豆的 CAT、SOD 和 APX 等酶活性,增强菜用大豆清除自由基的能力,降低了 O_2^- 含量,维持细胞内氧化还原系统的动态平衡,从而提高菜用大豆的低温耐受性。李艳军^[25] 关于番茄低温胁迫的研究中发现,外源 GA_3 可通过增强幼苗 POD 酶活性,降低相对电导率,提高冷胁迫抗性。Yang 等^[26] 研究还发现 GABA 通过提高抗氧化酶活性和 ATP 含量,诱导了桃果实的耐冷性。此外,本研究还发现外源 GABA 处理后,菜用大豆 GSH 含量也显著增加,但 AsA 含量显著下降。这可能由于外源 GABA 处理显著增强了 APX 酶活性,使活性氧进入 AsA-GSH 循环系统,较多地消耗了其底物 AsA,与此同时,促进了 GSH 的合成,以清除过剩的活性氧。江洪强等^[27] 关于外源 α -萘乙酸对大豆抗氧化系统影响的研究也有相似的发现。因此,AsA-GSH 循环系统也是 GABA 清除菜用大豆低温胁迫产生的 O_2^- 的主要途径之一。而外源 ETH、FA、CTS 和 CA 处理对抗氧化酶系统、渗透调节物质的调控效应并不显著,未能有效地降低 O_2^- 含量,但显著提高了氮代谢相关酶活性,尤其是 NR、GOGAT 和 GDH 活性,其对菜用大豆低温胁迫耐性的调控作用有待进一步研究。

另外,在本研究中还发现外源 GA_3 和 GABA 处理使菜用大豆的可溶性糖和蔗糖含量显著增加。由于可溶性糖具有较强的亲水性,是细胞内主要的渗透调节物质,可通过提高细胞液浓度,降低水势,增强细胞持水力,从而减少低温导致的原生质状态的变化。因此,外源 GA_3 和 GABA 处理增强了低温条件下菜用大豆的水解能力,调节细胞渗透压,从而提高菜用大豆的抗寒能力。常博文等^[28] 研究也发现外源 GA_3 可通过提高花生种子的可溶性糖含量,防止细胞过度失水,减轻花生的低温损伤。

本研究发现低温胁迫降低了菜用大豆的 GOGAT、GDH 和 GOT 活性,在一定程度上抑制了氮代谢作用。由于植物吸收的硝态氮被 NR 还原为铵态氮,之后在 GS、GOGAT、GDH 及转氨酶的作用下,被迅速同化为氨基酸和蛋白质^[29]。而 GA_3 和 GABA 处理使菜用大豆的 NR、GOGAT 和 GDH 酶活性显著增加,加快了菜用大豆体内的 NH_4^+ 向氨基酸转化。高青海等^[30] 也发现亚低温条件下甜瓜幼

苗的氮代谢酶活性降低, NH_4^+ 积累,植株生长受到抑制,而外源褪黑素 (MT) 可以通过提高亚低温胁迫下甜瓜的氮代谢活性来提高耐冷性,与本研究结果相似。因此,外源 GA_3 和 GABA 可通过增加氮代谢相关酶活性,减少 NH_4^+ 的积累,加强对铵态氮的同化,从而减缓菜用大豆受到的低温损伤。此外, GABA 处理显著降低了 GOT 活性,抑制了谷氨酸向其他氨基酸和蛋白质的转化过程,说明 GABA 有利于菜用大豆体内谷氨酸的积累。

4 结论

本研究通过外源 GA_3 、ETH、FA、GABA、CTS 和 CA 分别处理低温胁迫的菜用大豆,发现外源 GA_3 和 GABA 处理可通过提高抗氧化酶活性及抗氧化物质含量,增强菜用大豆清除活性氧的能力。同时,其通过增加细胞内渗透调节物质含量,促进氮代谢,从而有效地提高菜用大豆的低温胁迫耐性。

参考文献

- [1] O'ROURKE A D. Understanding the Japanese Food and Agrimarket: A multi-faceted opportunity [M]//KONOVSKY J, LUMPKIN T A, MCCLARY D. Edamame: The vegetable soybean. Binghamton: Haworth Press, 1994: 173-181.
- [2] 张秋英, 李彦生, 刘长锴, 等. 菜用大豆食用品质关键组分及其积累动态研究[J]. 作物学报, 2015, 41(11): 1692-1700. (ZHANG Q Y, LI Y S, LIU C K, et al. Study on key components of edible quality and their accumulation dynamics of vegetable soybean [J]. Journal of Crops, 2015, 41(11): 1692-1700.)
- [3] JUWATTANASOMRAN R, SOMTA P, CHANKAEW S, et al. A SNP in *GmBADH2* gene associates with fragrance in vegetable soybean variety "Kaori" and SNAP marker development for the fragrance [M]. Theoretical and Applied Genetics, 2011, 122: 533-541.
- [4] 李彦生. 菜用大豆食用品质形成及调控研究[D]. 哈尔滨: 中国科学院研究生院(东北地理与农业生态研究所), 2013. (LI Y S. Study on the formation and regulation of edible quality of vegetable soybean [D]. Harbin: Graduate School of Chinese Academy of Sciences (Northeast Institute of Geography and Agricultural Ecology), 2013.)
- [5] 陈远东, 顾卫红, 马坤, 等. 菜用大豆耐低温弱光鉴定方法和评价指标的研究[J]. 中国农学通报, 2011, 27(19): 150-155. (CHEN Y D, GU W H, MA K, et al. Study on identification method and evaluation index of low temperature and low light resistance of vegetable soybean [J]. Chinese Agronomy Bulletin, 2011, 27(19): 150-155.)
- [6] 胡俊杰, 张古文, 胡齐赞, 等. 低温胁迫对菜用大豆生长、叶片活性氧及多胺代谢的影响[J]. 浙江农业学报, 2011, 23(6): 1113-1118. (HU J J, ZHANG G W, HU Q Z, et al. Effects of low temperature stress on growth, leaf reactive oxygen species and polyamine metabolism of vegetable soybean [J]. Acta Agriculturae Zhejiangensis, 2011, 23(6): 1113-1118.)
- [7] 张洪刚, 周琴, 何小红, 等. 播期、密度和肥料对菜用大豆南农 9610 产量和品质的影响[J]. 江苏农业学报, 2008(5):

662-667. (ZHANG H G, ZHOU Q, HE X H, et al. Effects of sowing date, density and fertilizer on yield and quality of vegetable soybean Nannong 9610 [J]. Jiangsu Journal of Agriculture, 2008 (5): 662-667).

[8] 陆晓民, 吴建国. 低温胁迫下几种药剂对毛豆幼苗某些生理指标的影响[J]. 热带作物学报, 2006(3): 36-39. (LU X M, WU J G. Effects of several chemicals on some physiological indexes of soybean seedlings under low temperature stress [J]. Journal of Tropical Crops, 2006 (3): 36-39.)

[9] 常博文, 钟鹏, 刘杰, 等. 低温胁迫和赤霉素对花生种子萌发和幼苗生理响应的影响[J]. 作物学报, 2019, 45 (1): 118-130. (CHANG B W, ZHONG P, LIU J, et al. Effects of low temperature stress and gibberellin on peanut seed germination and seedling physiological response [J]. Acta Agronomica Sinica, 2019, 45 (1): 118-130.)

[10] 王文举, 王振平, 平吉成. 乙烯利对赤霞珠葡萄几种抗寒性指标的影响[J]. 中外葡萄与葡萄酒, 2005, 4 (5): 14-15. (WANG W J, WANG Z P, PING J C, et al. Effects of ethephon on several cold resistance indexes of Cabernet Sauvignon grapes [J]. Chinese and Foreign Grapes and Wines, 2005, 4 (5): 14-15.)

[11] 刘术均, 张青, 姜闯, 等. 壳聚糖对茄子幼苗抗冷性的影响[J]. 辽宁农业科学, 2012(2): 14-18. (LIU S J, ZHANG Q, JIANG C, et al. Effect of chitosan on chilling resistance of eggplant seedlings[J]. Liaoning Agricultural Science, 2012(2): 14-18.)

[12] 马晓寒. β -氨基丁酸不同浓度和施用方式及与 Ca^{2+} 互作对烟草幼苗低温的缓解[D]. 郑州: 河南农业大学, 2019. (MA X H. Different concentrations and application methods of β -aminobutyric acid and interaction with Ca^{2+} on the alleviation of low temperature tobacco seedlings [D]. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2019.)

[13] 沈奇, 金春雁, 张卫明, 等. 蒲公英绿原酸及其包合物对葡萄保鲜作用的研究[J]. 食品科学, 2007, 28 (6): 332-335. (SHEN Q, JIN C Y, ZHANG W M, et al. Study on the effect of dandelion chlorogenic acid and its inclusion compound on grape preservation[J]. Food Science, 2007, 28(6): 332-335.)

[14] 胡斌, 潘洁, 陈丽, 等. 阿魏酸处理对番茄采后果实品质和青霉病害的影响[J]. 保鲜与加工, 2019, 19 (1): 14-18, 24. (HU B, PAN J, CHEN L, et al. Effects of ferulic acid treatment on postharvest fruit quality and penicillium disease of tomato [J]. Preservation and Processing, 2019, 19 (1): 14-18, 24.)

[15] 燕飞. 外源 5-氨基乙酞丙酸(ALA)对盐胁迫下黄瓜幼苗生理调控效应研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2014. (YAN F. Effects of exogenous 5-aminolevulinic acid (ALA) on physiological regulation of cucumber seedlings under salt stress[D]. Yangling: Northwest University of Agriculture and Forestry Science and Technology, 2014.)

[16] 张志良, 瞿伟菁. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国高等教育出版社, 2003: 127-128. (ZHANG Z L, QU W J. Experimental guidance of plant physiology [M]. Beijing: China Higher Education Press, 2003: 127-128.)

[17] 刘鹏, 胡昌浩, 董树亭, 等. 甜质型与普通型玉米籽粒糖代谢相关酶活性的比较[J]. 中国农业科学, 2005 (1): 52-58. (LIU P, HU C H, DONG S T, et al. Comparison of enzyme activities related to glucose metabolism during grain development of sweet and common maize [J]. Scientia Agricultura Sinica, 2005 (1): 52-58.)

[18] 赵世杰. 植物生理学实验指导[M]. 北京: 中国农业科学技术出版社, 2002. (ZHAO S J. Experimental guidance of plant physiology [M]. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press, 2002.)

[19] DEBOUBA M, MAËROUFI-DGHIMI H, SUZUKI A, et al. Changes in growth and activity of enzymes involved in nitrate reduction and ammonium assimilation in tomato seedlings in response to NaCl stress[J]. Annals of Botany, 2007, 99 (6): 1143-1151.

[20] QUAN X, QIAN Q, YE Z, et al. Metabolic analysis of two contrasting wild barley genotypes grown hydroponically reveals adaptive strategies in response to low nitrogen stress[J]. Journal of Plant Physiology, 2016, 206: 59-67.

[21] SHELP B J, BOWN A W, MCLEAN M D, et al. Metabolism and functions of γ -aminobutyric acid[J]. Trends Plant Science, 1999, 41: 446-452.

[22] KINNERSLEY A M, TURANO F J. Gamma aminobutyric (GABA) and plant responses to stress [J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2000, 19: 479-509.

[23] BARBOSA J M, SINGH N K, CHERRY J H, et al. Nitrate uptake and utilization is modulated by exogenous γ -aminobutyric acid in *Arabidopsis thaliana* seedlings[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2010, 48: 443-450.

[24] YANG A, CAO S, YANG Z. γ -aminobutyric acid treatment reduces chilling injury and activates the defence response of peach fruit[J]. Food Chemistry, 2011, 129: 1619-1622.

[25] 李艳军. 外源化学物质诱导对番茄苗期抗冷性的影响[D]. 哈尔滨: 东北农业大学, 2005. (LI Y J. Effects induced by exogenous chemical matter on resistance of seeding of tomato to chilling injury [D]. Harbin: Northeast Agricultural University, 2005.)

[26] YANG A, CAO S, YANG Z, et al. γ -aminobutyric acid treatment reduces chilling injury and activates the defence response of peach fruit[J]. Food Chemistry, 2011, 129: 1619-1622.

[27] 江洪强, 邢兴华, 周琴. 外源 α -萘乙酸对花期长期干旱大豆叶片抗氧化系统的影响[J]. 应用生态学报, 2015, 26 (6): 1718-1726. (JIANG H Q, XING X H, ZHOU Q. Effects of α -naphthylacetic acid on antioxidant system of soybean leaves under long-term drought at flowering stage [J]. Journal of Applied Ecology, 2015, 26 (6): 1718-1726.)

[28] 常博文, 钟鹏, 刘杰, 等. 低温胁迫和赤霉素对花生种子萌发和幼苗生理响应的影响[J]. 作物学报, 2019, 45 (1): 118-130. (CHANG B W, ZHONG P, LIU J, et al. Effects of low temperature stress and gibberellin on peanut seed germination and seedling physiological response [J]. Acta Agronomica Sinica, 2019, 45 (1): 118-130.)

[29] 彭金光, 孙玉宏, 师瑞红, 等. 10℃低温对西瓜幼苗耐性生理指标的影响[J]. 安徽农学通报, 2006, 4 (10): 42-45. (PENG J G, SUN Y H, SHI R H, et al. Effects of 10℃ low temperature on physiological indexes of watermelon seedling tolerance[J]. Anhui Agronomy Bulletin, 2006, 4(10): 42-45.)

[30] 高青海, 贾双双, 苗永美, 等. 亚低温条件下外源褪黑素对甜瓜幼苗氮代谢及渗透调节物质的影响[J]. 应用生态学报, 2016, 27(2): 519-524. (GAO Q H, JIA S S, MIAO Y M, et al. Effects of exogenous melatonin on nitrogen metabolism and osmoregulation substances in melon seedlings under mild low temperature[J]. Journal of Applied Ecology, 2016, 27 (2): 519-524.)