

植物低温胁迫响应机理的研究进展

薛爽¹, 饶丽莎¹, 左丹丹¹, 汪凤林¹, 林思祖^{1,2*}

(1. 福建农林大学林学院, 福建福州 350002; 2. 国家林业局杉木工程技术研究中心, 福建福州 350002)

摘要 温度是影响植物生长发育的重要环境因子。低温是一个主要的逆境因子, 限制植物生长和分布, 是农业生产中经常发生的自然灾害。综述了近年来国内外有关低温胁迫下植物的形态特征、渗透调节物质、膜系统、抗氧化系统和基因等的研究进展, 并探讨了今后植物耐寒性的研究方向, 旨在为植物耐寒育种实践提供重要的理论依据。

关键词 低温胁迫; 渗透调节物质; 膜系统; 抗氧化能力; 基因

中图分类号 Q945.78 **文献标识码** A **文章编号** 0517-6611(2016)33-0017-03

Research Progress on the Response Mechanism of Plants to Low Temperature Stress

XUE Shuang¹, RAO Li-sha¹, ZUO Dan-dan¹, LIN Si-zu^{1,2*} et al (1. Forestry College, Fujian Agriculture and Forestry University, Fuzhou, Fujian 350002; 2. State Forestry Administration Engineering Research Center of Chinese Fir, Fuzhou, Fujian 350002)

Abstract Temperature is an important environmental factor affecting the growth and development of plants. Low temperature, as a major stress factor that limits the growth and distribution of plants, is a kind of natural disaster that occurs frequently in agricultural production. The recent progresses in the studies on the morphological characteristics, osmotic adjustment substance, membrane system, antioxidant system and related genes of plants under low temperature stress at home and abroad were reviewed. And the future research directions of the cold tolerance of plants were discussed, so as to provide important theoretical basis for breeding of cold-tolerant plants.

Key words Low temperature stress; Osmotic adjustment substance; Membrane system; Antioxidant capacity; Gene

植物在生长发育过程中与其生长的环境密切相关, 只有在适合的环境条件下才能正常地进行物质和能量的交换。温度作为生物机能的一种动力, 对植物的生长发育起着重要的作用, 是一个重要的环境因子。目前, 农作物的寒冻灾害日趋严重, 低温作为一个逆境因子, 影响植物正常的生理活动, 限制植物分布, 影响农作物产量与质量, 并会造成冻害和冷害的发生。

根据低温程度和植物受害情况, 可将低温伤害分为冷害和冻害。冻害是植物在 0℃ 以下的低温使作物体内结冰而对植物造成的伤害, 植物对这种伤害的适应性叫做抗冻性。冷害是指 0℃ 以上低温对植物的损害, 往往又称低温冷害, 植物对这种伤害的适应性叫做抗冷性^[1-2]。低温胁迫对植物的损伤主要表现为出现坏死斑、叶片干枯、阻碍生长、不易发芽等。

早在 19 世纪 30 年代就有学者开展了关于植物低温胁迫的研究, 迄今已经有 180 多年的历史^[3]。近年来, 对植物低温胁迫的研究取得了较大的进展, 从外部形态结构学研究到内部生理指标研究, 进而涉及分子生物学和转基因技术方面的研究。目前, 植物的抗寒性研究尚未找到能够解决植物抵御低温胁迫的根本办法。因此, 研究低温对植物造成的伤害, 探索植物的耐寒机制及其预防措施, 具有重要的理论和实际意义。笔者综述了近年来国内外有关低温胁迫下植物的形态特征、渗透调节物质、膜系统、抗氧化系统和基因等的研究进展, 并探讨了今后植物抗寒性的研究方向, 旨在为植物耐寒育种实践提供重要的理论依据。

1 形态结构与植物低温胁迫

对多种植物进行低温胁迫处理后的研究表明, 植物外部形态表现为叶片明显褐变, 呈水渍状, 并萎蔫皱缩, 冻害斑点明显, 低温胁迫对植物整个生长发育均会造成不利的影响, 如植物苗弱、生长缓慢或者受阻、产量低及品质差等^[4]。田丹青等^[5]对“阿拉巴马”“大哥大”和“粉冠军”3 个红掌品种进行了低温胁迫, 结果发现低温对 3 个品种所表现的冷害症状差异比较明显, 在 6℃ 低温胁迫 48 h 后“阿拉巴马”出现轻微的冷害症状, 新叶稍有变红, 其冷害表现最轻; “大哥大”出现新叶萎蔫, 老叶焦枯增加, 部分花变黑, 其冷害表现居中; “粉冠军”出现叶柄变色发软, 叶片变化较小, 而温度回升后大量叶片枯死甚至整株死亡, 冷害表现具有延后性, 其冷害表现最重。王树刚等^[6]对不同小麦品种进行了低温胁迫, 结果发现低温胁迫 3 d 后, 小麦幼苗叶片受到一定的伤害, 出现卷曲和大部分叶片萎蔫, 植株叶片失绿, 下垂披散, 局部坏死, 个别植株死亡。周建等^[7]对广玉兰幼苗进行低温胁迫后, 发现在 -12 和 -16℃ 处理下, 幼苗的叶片发生明显黄化, 冻害斑点明显, 根系颜色加深, 表明幼苗冷害严重。

此外, 也有研究者将植物的根茎直径、芽的数量作为植物体抗寒性的参数指标。乔洁等^[8]对紫花苜蓿、鹰嘴紫云英、红豆草、百脉根 4 种豆科牧草的抗寒性能进行了比较, 通过对比根茎直径、芽的数量发现当年培育根颈的粗度、分枝数、株高及单株重量, 与植物抗寒性呈正相关。从根茎粗壮程度来看, 抗寒性强的豆科牧草较粗, 而抗寒性弱的豆科牧草根茎较细小; 从芽的生长量来看, 抗寒性强的豆科牧草生长量较大, 而抗寒性弱的豆科牧草次生生量小。因此, 根茎直径、芽的数量都与抗寒性有关。

2 渗透调节物质与植物低温胁迫

植物在生长过程中受到逆境胁迫时, 通常通过体内渗透调节物质来降低或消除胁迫的伤害, 调控相关的代谢途径, 其

作者简介 薛爽(1989-), 女, 吉林长春人, 硕士研究生, 研究方向: 森林培育。* 通讯作者, 教授, 博士, 从事森林培育与林木遗传育种方面的研究。

收稿日期 2016-09-20

中渗透调节物质主要包括脯氨酸、可溶性蛋白和可溶性糖。

2.1 脯氨酸与植物低温胁迫 脯氨酸是重要的渗透调节物质之一,普遍存在于植物体内,具有很强的亲水性,其含量的增加可以提高细胞内束缚水的含量,防止水分散失,维持细胞正常的功能代谢,进而保护细胞膜蛋白和免受脱水的伤害,提高植物抵御低温胁迫的能力。罗丹等^[9]对番茄幼苗进行了低温胁迫研究,结果发现番茄幼苗叶片中的脯氨酸含量在低温胁迫时间延长和温度降低的胁迫下呈现先升高后降低的趋势,脯氨酸保护阈值越大,其抗寒能力越强。史红梅等^[10]对高粱幼苗进行了常温和低温胁迫下脯氨酸含量的测定,结果发现高粱幼苗脯氨酸的含量随着温度的降低显著增加,而常温下耐冷高粱幼苗的脯氨酸含量比冷敏高粱幼苗高,经低温胁迫后耐冷高粱幼苗中脯氨酸含量比冷敏高粱幼苗有更大的增加幅度。这说明高粱苗在低温胁迫下脯氨酸的累积能力与品种的抗冷能力呈正相关。李小安等^[11]对麻花苋进行了低温胁迫研究,结果发现麻花苋在低温胁迫时间延长的情况下,游离脯氨酸含量逐渐增加。在低温胁迫下,脯氨酸含量增加,随着低温处理时间的延长,游离脯氨酸含量也逐渐增加。因此,植物脯氨酸含量可作为植物耐冷性强弱的评价指标之一。

2.2 可溶性蛋白与植物低温胁迫 研究表明,可溶性蛋白含量与植物抗寒性之间有密切的关系。在低温胁迫下,植物可溶性蛋白可以提高细胞持水力,保护原生质膜结构,提高细胞液浓度,从而降低冰点,提高植物抗寒性,在植物的抗寒性研究中一直备受关注^[12]。张志伟等^[13]对小麦品种孕穗期进行了低温胁迫研究,结果发现在低温处理当天 4 个品种的可溶性蛋白含量与常温对照相比明显增加,且 4 个品种间可溶性蛋白含量的增加量大致相同;随着低温胁迫天数的增加,与常温对照差异逐渐增大,常温下可溶性蛋白含量随天数的逐渐增加几乎不增加,低温胁迫下的可溶性蛋白含量明显增加。也有研究发现,在低温胁迫下,同一植株不同器官的可溶性蛋白质会发生转移,促使植株增强抗寒性。宣继萍等^[14]对结缕草进行了低温胁迫研究,结果发现在低温胁迫过程中结缕草不同器官的可溶性蛋白成分均会发生变化,抗寒性强的种源蛋白质成分会转移到其他器官来增强其抗寒性,使结缕草越冬器官能忍受较强的低温胁迫。此外也有研究发现,植物在低温胁迫下不仅能够增加可溶性蛋白含量,而且还能够激活或产生新的蛋白质,促使植株增强抗寒性。蔡春侠^[15]对水仙花球进行了冷藏处理,结果发现水仙鳞茎不同部位的可溶性蛋白质电泳图谱多了一些条带,说明经低温处理后促进了新蛋白质合成,增强了水仙的抗寒性。朱政等^[16]对茶树叶片进行了低温胁迫研究,结果发现茶树叶片在低温胁迫过程中可溶性蛋白含量随着胁迫时间的延长呈现先降低后升高的趋势,低温诱导产生了新的蛋白,增加了可溶性蛋白含量,提高了茶树的抗寒性。可溶性蛋白是反映植物抗寒性的重要指标之一,不同植物在低温胁迫下的可溶性蛋白的表达形式不同。

2.3 可溶性糖与植物低温胁迫 在低温条件下植物体内常

常积累大量的可溶性糖,主要包括蔗糖、葡萄糖、果糖、半乳糖等,为植物进行光合作用和呼吸作用等生命活动提供能源物质。可溶性糖是大多数植物都含有的一种渗透调节物质,可提高细胞液浓度,增加细胞的持水能力,保持细胞不至于凝固,降低细胞的水势,减少细胞内水分的流失,降低细胞质冰点,抵御低温对植物自身的损害。朱政等^[16]对茶树叶片进行了低温胁迫研究,结果发现,随着低温胁迫时间的延长,茶树叶片中可溶性糖含量始终呈现增加的趋势,水解作用增强,合成作用减弱,淀粉和蛋白质等大分子化合物降解为可溶性糖、肽和氨基酸等物质,提高了茶树叶片的抗寒性。大量研究表明,随着低温胁迫时间的延长,植物中可溶性糖含量呈现先降低后升高的趋势,不同品种的可溶性糖含量的变化程度大体相同^[17-19]。

3 细胞抗氧化能力与植物低温胁迫

植物在正常生命活动中会产生活性氧(ROS),在低温条件下,植物对氧气的利用能力降低,多余的氧气对植物产生潜在的毒性,活性氧产生和清除平衡受到破坏,自由基含量过多会影响细胞组分的正常生命活动,需要通过植物抗氧化系统进行清除,但是随着胁迫的加重,超过保护酶系统清除能力,引起膜脂过氧化,导致膜系统受到损伤,植物就会受到伤害而死亡^[20]。植物体内的活性氧清除剂主要包括抗氧化酶和抗氧化剂。植物细胞中主要的抗氧化酶包括过氧化物酶(POD)、超氧化物歧化酶(SOD)、多酚氧化酶(PPO)、过氧化氢酶(CAT)和抗坏血酸过氧化物酶(APX)等;抗氧化剂包括谷胱甘肽(GSH)、抗坏血酸(ASA)、半胱氨酸(Cys)、甘露醇(Mannitol)和 β -胡萝卜素(β -carotene)等^[21-22]。在低温胁迫中,SOD 作为唯一的通过歧化反应清除活性氧自由基的保护酶,有利于提高植物的抗氧化和抗寒能力。POD 活性快速上升,分解低温产生的 H_2O_2 ,进而提高植物的抗寒性和抗氧化能力^[23]。CAT 对过剩的活性氧具有清除作用,对细胞起到保护作用,从而增强植物的抗逆性。大量研究表明,这 3 种保护性酶与植物低温胁迫密切相关。郁万文等^[24]对银杏进行了研究,结果发现低温胁迫下银杏叶片 SOD 和 POD 活性的变化趋势基本相同,随着胁迫强度的加强,SOD 和 POD 活性不断升高,清除体内有毒物质,减少银杏因低温而造成的伤害。相昆等^[25]对核桃枝条进行了低温胁迫研究,结果发现低温胁迫下 SOD 呈现“升高、降低、升高、降低”的趋势,CAT 活性则先升高后降低,SOD 和 CAT 活性的增加,有助于清除因低温而造成的细胞内积累的自由基,保护核桃的细胞膜系统,减少核桃因低温而造成的伤害。此外,也有研究发现各种保护酶在植物生长的不同时期所发挥的作用。张静等^[26]对烟草进行了低温胁迫的研究,结果发现,低温胁迫下 SOD 响应最为迅速,随后 CAT 活性逐渐升高,而 POD 活性响应晚于 CAT,CAT 在胁迫前中期起保护作用,而 POD 主要在中后期起保护作用,因此,抗氧化酶系统可以作为低温胁迫评价的关键指标之一。

4 膜系统与植物低温胁迫

植物细胞膜是植物与外界联系的界面。Lyons 的“膜脂

相变”学说认为,低温条件下对细胞的影响首先作用于质膜,膜脂和脂肪酸成分影响着膜脂的相变温度,低温胁迫条件下,细胞膜最先感知低温刺激,并发生变化,细胞的结构发生变化,细胞膜的相变发生改变,膜脂由液晶相变为凝胶相,膜脂和膜蛋白的相互作用的构型也发生变化^[26]。

低温条件下,植物膜脂过氧化的中间产物自由基和最终产物丙二醛(MDA)都会引发或加剧膜脂过氧化作用。MDA是脂质过氧化的重要指标之一,与蛋白质或者核酸等大分子交联成聚合物,对膜和细胞中的许多功能分子有极大的破坏作用。一般而言,MDA与植物低温胁迫呈负相关关系,MDA的含量越高,植物组织或器官受损伤的程度就越大,植物的抗寒能力也就越弱。吕秀华等^[27]对螺旋藻的研究表明,随着低温胁迫程度的增强,螺旋藻的MDA含量均升高,对膜脂过氧化的程度也越大。蒋安等^[28]对墨西哥玉米幼苗进行了低温胁迫,结果表明MDA含量的变化与植物的抗寒性呈负相关。

物质膜的稳定性是判断植物耐寒性强弱的重要因素,而细胞膜的稳定性与细胞膜上磷脂的不饱和度密不可分^[29]。张玮等^[30]对麻竹叶片和根部进行低温胁迫处理,结果发现麻竹的不饱和脂肪酸与饱和脂肪酸的比值与耐寒性呈正相关,并通过提高膜脂不饱和脂肪酸的比例降低质膜透性来抵御低温对膜的伤害。

5 基因与植物低温胁迫

植物在长期低温的环境中会产生抗寒性,所产生的抗寒基因属于诱发基因,只有在特定的条件诱导下才能够进行表达。植物的抗寒基因主要包括抗冻蛋白基因、冷诱导基因、脂肪酸去饱和酶基因、抗氧化酶活性基因、渗透调节酶基因、LEA蛋白基因。抗冻蛋白在植物受到低温环境胁迫时能使有机体抵御冰冻的损害^[31]。低温胁迫下,抗冷信号刺激基因表达,产生相应蛋白质酶,最终使植物获得抗冷性。拟南芥*CBF1*是冷应答基因的转录激活因子,为基因工程改良植物抗逆性提供了一条重要的途径。刘凯等^[32]用*CBF1*基因在香蕉中表达,经体细胞再生途径,获得转基因植株,增强了SOD活性,降低了MDA和离子渗透率,增强了香蕉的抗寒性。蒋瑶^[33]用*CBF1*基因在慈竹中表达,SOD、POD和CAT均保持较高的活性,渗透保护物质也明显提高,膜脂过氧化程度较低,活性氧清除能力提高,从而缓解了慈竹的温度胁迫伤害。金万梅等^[34]用*CBF1*基因在草莓中表达,并对其抗寒性进行了评价。

6 其他因素与植物低温胁迫

在低温胁迫下,植物细胞的质膜透性将会不同程度增加,电导率增大,电解质外渗,对植物造成伤害甚至死亡。植物的电导率越小,抵御低温伤害的能力越强。杨猛等^[35]对玉米幼苗低温胁迫的研究表明,随着低温处理时间的延长,叶片电导率呈下降趋势。刘娜等^[36]对甜菜纸筒苗低温胁迫的研究也得出了相同的结论。

低温胁迫对植物的光合作用也有影响,低温会影响植物叶绿素的合成和光合器官的结构和活性。植物叶绿体是光

合作用的重要场所,也是植物体内冷敏感性很强的一个亚细胞器^[37]。低温使叶绿素的合成速率受到抑制,使植物体内叶绿素含量下降,幼嫩叶片易发生缺绿或黄化,低温胁迫可造成叶绿素降解^[38]。崔翠等^[39]对烤烟幼苗进行了低温胁迫,结果发现烤烟幼苗的光合作用受到抑制,叶绿素含量下降。吴雪霞等^[40]对茄子幼苗低温胁迫发现 F_m 、 F_v/F_m 和 F_v/F_o 下降,造成了茄子幼苗SPn的部分失活或伤害,抑制了光合作用的原初反应。

目前,许多研究人员利用外源物质来诱导提高植物抗寒性。黄杏等^[41]利用外源脱落酸(ABA)提高了甘蔗幼苗的抗寒性。高琼等^[42]利用赤霉素(GA)提高了野生型烟草的抗寒性。刘娜等^[36]利用芸苔素提高了甜菜纸筒苗的抗寒性。目前已报道的提高植物抗寒性的外源物质大多为激素,主要包括脱落酸、水杨酸、赤霉素、抗坏血酸、芸苔素、细胞分裂素等。

7 展望

低温寒害是农业生产中一种严重的自然灾害,限制植物生长和分布,许多植物都面临着寒害的问题,植物耐寒性研究已成为植物抗逆性研究的热点之一。随着分子生物学理论和技术的进步,应从根本上提高植物的耐寒性,进一步研究与抗寒相关的基因甚至基因组序列、蛋白质、信号转导和基因表达等,筛选与植物耐寒性相关的基因进行功能鉴定,同时加深对植物激素以及信号蛋白与耐寒性关系的研究。此外,在植物育种方面,应将传统育种方法和转基因技术结合起来,培育出抗寒性更好的植物。

参考文献

- [1] 潘瑞炽. 植物生理学[M]. 5版. 北京:高等教育出版社,2004.
- [2] 王忠. 植物生理学[M]. 北京:中国农业出版社,2004: 432-436.
- [3] FOYER C H, NOCTOR G. Redox homeostasis and antioxidant signaling: A metabolic interface between stress perception and physiological responses [J]. *Plant cell*, 2005, 17(7): 1866-1875.
- [4] 王毅, 杨宏福, 李树德. 园艺植物冷害和抗冷性的研究: 文献综述[J]. *园艺*, 1994, 21(3): 239-244.
- [5] 田丹青, 葛亚英, 潘刚敏, 等. 低温胁迫对3个红掌品种叶片形态和生理特性的影响[J]. *园艺学报*, 2011, 38(6): 1173-1179.
- [6] 王树刚, 王振林, 王平, 等. 不同小麦品种对低温胁迫的反应及抗冻性评价[J]. *生态学报*, 2011, 31(4): 1064-1072.
- [7] 周建, 杨立峰, 郝峰鸣, 等. 低温胁迫对广玉兰幼苗光合及叶绿素荧光特性的影响[J]. *西北植物学报*, 2009, 29(1): 136-142.
- [8] 乔洁, 刘元和, 姚永华, 等. 4种豆科牧草抗寒性能比较研究[J]. *草原与草坪*, 2010, 30(1): 68-73.
- [9] 罗丹, 张喜春, 田硕. 低温胁迫对番茄幼苗脯氨酸积累及其代谢关键酶活性的影响[J]. *中国农学通报*, 2013, 29(16): 90-95.
- [10] 史红梅, 张桂香, 张海燕, 等. 低温胁迫对高粱幼苗脯氨酸积累的影响[J]. *山西农业科学*, 2014, 42(9): 945-947.
- [11] 李小安. 低温胁迫对麻花苕子脯氨酸含量和过氧化氢酶、超氧化物歧化酶活性的影响[J]. *黑龙江畜牧兽医*, 2014(19): 99-101.
- [12] 李春燕, 陈思思, 徐雯, 等. 苗期低温胁迫对扬麦16叶片抗氧化酶和渗透调节物质的影响[J]. *作物学报*, 2011, 37(12): 2293-2298.
- [13] 张志伟, 王法宏, 李升东, 等. 不同类型小麦品种孕穗期低温生理反应及其抗寒性分析[J]. *麦类作物学报*, 2012, 32(5): 900-906.
- [14] 宣继萍, 周志芳, 刘建秀, 等. 结缕草冷处理后可溶性蛋白的变化(简报)[J]. *草地学报*, 2008, 16(2): 208-210.
- [15] 蔡春侠. 温度对水仙花球贮藏期间生理生化变化影响研究[D]. 福州: 福建农林大学, 2009.
- [16] 朱政, 蒋家月, 江昌俊, 等. 低温胁迫对茶树叶片SOD、可溶性蛋白和可溶性糖含量的影响[J]. *安徽农业大学学报*, 2011, 38(1): 24-26.

(下转第48页)

- (5):77-80.
- [43] 杨丹,陈庆国,刘梅,等. 稻草秸秆在环境污染治理中的应用研究[J]. 安徽农业科学,2014,42(32):11467-11469.
 - [44] GONG R, JIN Y B, CHEN J, et al. Removal of basic dyes from aqueous solution by sorption on phosphoric acid modified rice straw [J]. Dyes and pigments, 2007, 73(3):332-337.
 - [45] 谢杰,陈天虎,庆承松,等. 稻壳发电残余物稻壳灰对有机物的吸附作用[J]. 农业工程学报,2010,26(5):283-287.
 - [46] SIVARAJ R, NAMASIVAYAM C, KADIRVELU K. Orange peel as an adsorbent in the removal of Acid violet 17 (acid dye) from aqueous solutions [J]. Waste management, 2001, 21(1):105-110.
 - [47] BRATSKAYA S, SCHWARZ S, CHERVONETSKY D. Comparative study of humic acids flocculation with chitosan hydrochloride and chitosan glutamate [J]. Water research, 2004, 38(38):2955-2961.
 - [48] 李海丰,王光辉,丁荣. 壳聚糖在水环境处理中的应用[D]. 科技广场, 2008(1):182-184.
 - [49] 李鑫,蒋白懿,孙志民,等. 活性污泥对垃圾渗滤液吸附等温线的研究[J]. 辽宁化工,2010,39(2):157-163.
 - [50] LILLO-RÓDENAS M A, ROS A, FUENTE E, et al. Further insights into the activation process of sewage sludge-based precursors by alkaline hydroxides [J]. Chemical engineering journal, 2008, 142(2):168-174.
 - [51] 陆朝阳,李爱民. 活性炭对芳香有机物的吸附作用力研究进展[J]. 离子交换与吸附, 2011, 27(5):474-480.
 - [52] 刘通,孙贤波,刘勇弟. 活性炭吸附对生化出水中不同种类有机物的去除效果[J]. 环境化学, 2009, 28(3):369-372.
 - [53] 邱峰,吕秀荣,张洪林,等. 在磁场中活性炭吸附有机物的研究[J]. 环境科学学报, 2003, 23(4):558-560.
 - [54] 王丁明,曹国凭,贾云飞,等. 活性炭吸附技术在水处理中的应用[J]. 环境与发展, 2011(11):190-191.
 - [55] 吴光前,孙新元,张齐生. 活性炭表面氧化改性技术及其对吸附性能的影响[J]. 浙江农林大学学报, 2011, 28(6):955-961.
 - [56] 李子龙,马双枫,王栋,等. 活性炭吸附水中金属离子和有机物吸附模式和机理的研究[J]. 环境科学与管理, 2009, 34(10):88-92.
 - [57] HAGHSERESHT F, NOURI S, LU G Q M. Effects of carbon surface chemistry and solution pH on the adsorption of binary aromatic solutes [J]. Carbon, 2003, 41(5):881-892.
 - [58] 贾秀红. 碳纳米管吸附性能的研究进展[J]. 炭素技术, 2004, 23(3):25-30.
 - [59] GOTOVAC S, SONG L, KANO H F, et al. Assembly structure control of single wall carbon nanotubes with liquid phase naphthalene adsorption [J]. Colloids and surfaces A:Pyhsicochemical and engineering aspects, 2007, 300(1):117-121.
 - [60] 吴胜举,李凤亭,张冰如. 介孔吸附剂在水处理中的应用研究进展[J]. 工业水处理, 2010, 30(4):1-4.
 - [61] 崔祥婷,闻振涛,万颖. 有序介孔碳用于吸附水相中的氯代芳香族化合物[J]. 上海师范大学学报(自然科学版), 2010, 39(3):279-283.
 - [62] 朱瑶瑶,凌晓凤,苗小郁,等. 载铁有序介孔碳材料的合成及对对氯酚的吸附性能[J]. 功能材料, 2013, 44(12):1694-1698.
 - [63] MASIELLO C A, DRUFFEL E R M. Black carbon in deep-sea sediments [J]. Science, 1998, 280(5371):1911-1913.
 - [64] 李耀,刘利,胡金山,等. 基于石墨烯吸附净化材料的研究进展[J]. 功能材料, 2015(21):11-16.
 - [65] 姚日鹏,陈凤慧,高超. 大孔吸附树脂在废水处理中的应用[J]. 中国环境管理干部学院学报, 2009, 19(1):63-66.
 - [66] 朱桂琴,赵娜,郭芬芳. H-103 大孔吸附树脂处理废水中苯甲酸的研究[J]. 工业水处理, 2010, 30(4):63-65.
 - [67] 庞建峰,李建. 萃取-H103 大孔树脂吸附联合处理苯胺废水研究[J]. 水处理技术, 2010, 36(12):74-76.
 - [68] 张海珍,陆光华,黎振球. 大孔树脂对苯酚的吸附研究[J]. 水处理技术, 2009, 35(1):67-70.
 - [69] OLIVERA S, VENKATESH V K, GUNA V K, et al. Potential applications of cellulose and chitosan nanoparticles/composites in wastewater treatment: A review [J]. Carbohydrate polymers, 2016, 153:600-618.

(上接第 19 页)

- [17] 崔国文. 低温胁迫对紫花苜蓿种子萌发期可溶性糖和淀粉的影响[J]. 东北农业大学学报, 2009, 40(1):72-76.
- [18] LIU B Y, LEI C Y, SHU T, et al. Effects of low-temperature stress on secondary metabolism in mosses exposed to simulated N deposition[J]. Plant ecology & diversity, 2015, 8(3):1-12.
- [19] DU X H, HONG M, DUAN G S, et al. Preparation of sound ribbons with submicrometer-grained microstructure on a Mg-Zn alloy[J]. Science bulletin, 2015, 60(5):570-573.
- [20] 姚远,闵义,胡新文,等. 低温胁迫对木薯幼苗叶片转化酶及可溶性糖含量的影响[J]. 热带作物学报, 2010, 31(4):556-560.
- [21] JUDYCKI J, JASKULA P, DOLZYCKI B, et al. Investigation of low-temperature cracking in newly constructed high-modulus asphalt concrete base course of a motorway pavement[J]. Road materials and pavement design, 2015, 16(S1):362-388.
- [22] 邵台岩,许建新,薛立,等. 低温胁迫时间对 4 种幼苗生理生化及光合特性的影响[J]. 生态学报, 2013, 33(14):4237-4247.
- [23] 张宇. 扁蓿豆抗寒相关基因的克隆与表达分析[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学, 2013.
- [24] 郁万文,曹福亮,汪贵斌. 低温胁迫下银杏活性氧代谢与膜伤害的关系[J]. 东北林业大学学报, 2010, 38(7):46-48.
- [25] 相昆,徐颖,王新亮,等. 低温胁迫对核桃枝条活性氧代谢的影响[J]. 江西农业学报, 2014, 26(1):35-37.
- [26] 张静,李园园,黄盈盈,等. 低温胁迫下活性氧代谢与烟草花芽分化的研究[J]. 作物杂志, 2015(4):74-80.
- [27] 吕秀华,乔辰,张三润,等. 低温胁迫对钝顶螺旋藻细胞过氧化和质膜透性的影响[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2011, 32(1):52-57.
- [28] 蒋安,郭彦军,范彦,等. 低温胁迫对墨西哥玉米幼苗抗寒性的影响[J]. 草业科学, 2010, 27(3):89-92.
- [29] MURAMATSU M, HARADA Y, SUZUKI T, et al. Relationship between transition of fracture mode of carbon fiber-reinforced plastic and glass transition temperature of its resin[J]. Advanced composite aterials, 2016, 25(2):1-16.
- [30] 张玮,黄树燕,吴继林,等. 低温胁迫对麻竹叶片和根系抗性生理指标的影响[J]. 生态学杂志, 2012, 31(3):513-519.
- [31] 陈儒钢,巩振辉,逯明辉. 植物抗寒基因工程研究进展[J]. 西北植物学报, 2008, 28(6):1274-1280.
- [32] 刘凯,胡春华,杜发秀,等. 东莞大蕉表达拟南芥 CBF1 基因及其抗寒性检测[J]. 中国农业科学, 2012, 45(8):1653-1660.
- [33] 蒋瑶. 慈竹 CBF1 基因克隆及其耐寒性研究[D]. 雅安:四川农业大学, 2012.
- [34] 金万梅,董静,尹淑萍,等. 冷诱导转录因子 CBF1 转化草莓及其抗寒性鉴定[J]. 西北植物学报, 2007, 27(2):223-227.
- [35] 杨猛,魏玲,庄文锋,等. 低温胁迫对玉米幼苗电导率和叶绿素荧光参数的影响[J]. 玉米科学, 2012, 20(1):90-94.
- [36] 刘娜,宋柏权,杨骥,等. 低温胁迫下甜菜纸筒苗叶喷植物调节剂试验[J]. 中国农学通报, 2014, 30(34):35-40.
- [37] 许英,陈建华,朱爱国,等. 低温胁迫下植物响应机理的研究进展[J]. 中国麻业科学, 2015, 37(1):40-49.
- [38] KRATSCH H A, WISE R R. The ultrastructure of chilling stress[J]. Plant cell & environment, 2000, 23(4):337-350.
- [39] 崔翠,王利鹏,周清元,等. 低温胁迫下烤烟幼苗叶片光合作用和抗氧化能力基因差异表达谱[J]. 生态学报, 2014, 34(21):6076-6089.
- [40] 吴雪霞,陈建林,查丁石. 低温胁迫对茄子幼苗叶片叶绿素荧光特性和能量耗散的影响[J]. 植物营养与肥料科学, 2009, 15(11):164-169.
- [41] 黄杏,陈明辉,杨丽涛,等. 低温胁迫下外源 ABA 对甘蔗幼苗抗寒性及内源激素的影响[J]. 华中农业大学学报, 2013, 32(4):6-11.
- [42] 高琼,钮世辉,李伟,等. 低温胁迫对赤霉素代谢的调控研究[J]. 北京林业大学学报, 2014(6):135-141.