

# 植物根系应答低温逆境机理及防控措施研究进展

王捧娜, 代雯慈, 刘琴, 翁颖, 田佳玉, 胡梦婷, 赵丰俊,  
刘一凡, 黄伟祥, 郑宝强, 李金才, 陈翔\*  
(安徽农业大学 农学院, 安徽 合肥 230036)

**摘要:**根据近年来国内外关于低温逆境对植物根系生长发育影响的研究成果,从根系形态、生理与分子机制及根土环境等方面将植物根系对低温逆境的应答机理做了系统综述,总结了从品种、水肥运筹、外源化控制剂与微生物菌剂等方面提高植物根系抗低温能力的防控措施,并提出今后的研究应通过表型组学技术(近红外成像、X射线、CT成像技术等)加强低温逆境下植物根系的形态结构及其生长过程的研究,同时应将根系生理生态与现代分子生物学技术(蛋白质组、转录组、代谢组等)相结合深入挖掘植物抗低温过程中根系的应答机理并加强根系与地上互作效应的研究,以期能为植物根系抗寒机理的更系统且深入研究提供参考。

**关键词:**根系;低温逆境;生理机制;防控措施;分子机制

中图分类号:Q945.78 文献标志码:A 文章编号:1673-0143(2024)05-0088-09

DOI:10.16389/j.cnki.cn42-1737/n.2024.05.010

## Research Progress on Mechanism and Control Measures of Plant Roots Response to Low-temperature Stress

WANG Pengna, DAI Wenci, LIU Qin, WENG Ying, TIAN Jiayu, HU Mengting,  
ZHAO Fengjun, LIU Yifan, HUANG Weixiang, ZHENG Baoqiang,  
LI Jincai, CHEN Xiang\*

(School of Agronomy, Anhui Agricultural University, Hefei 230036, Anhui, China)

**Abstract:** According to the research results of the influence of low-temperature stress on the growth and development of plant roots in recent years, this paper systematically elaborated the response mechanism of plant roots to low-temperature stress from the aspects of root morphology, physiological and molecular mechanisms, and root-soil environment. In addition, the regulation measures to improve the ability of plant roots to resist low temperatures were summarized from the aspects of variety, water and fertilizer

收稿日期:2023-02-20

基金项目:安徽省高校自然科学研究项目(2023AH051016);安徽省重大科技专项(202003b06020021);淮北市重大科技专项(HK2021013);“十四五”安徽省现代农业产业技术体系建设专项资金资助;安徽农业大学校级大学生创新创业训练计划项目(X202210364201)

作者简介:王捧娜(1999—),女,硕士生,研究方向:作物生理生态。

\*通信作者:陈翔(1990—),男,讲师,硕士生导师,博士,研究方向:作物生理生态。E-mail:cxagricultural@163.com

operation, exogenous chemical control preparations, and microbial agents. It was suggested that phenomics (near-infrared imaging, X-ray, CT imaging, etc.) should be used to strengthen the study of the morphological structure and growth process of plant roots under low-temperature stress in the future. By combining root physiology and ecology with modern molecular biology technologies (proteome, transcriptome, metabolome, etc.), the root response mechanism in plant resistance to low temperatures should be deeply explored, and the research on root and ground interaction should be strengthened to provide a reference for a more systematic and in-depth study on the cold resistance mechanism of plant roots.

**Key words:** roots; low-temperature stress; physiology mechanism; control measures; molecular mechanism

近100多年来,人类活动导致大气温室气体浓度递增,由此引发的全球气候变暖已被认为是当前人类世界面临的最大挑战<sup>[1]</sup>。研究<sup>[2]</sup>报道到2100年全球地表温度预计可能将升高1.5℃以上。随着全球气候变暖的加剧,突发性、难预测性和强破坏性的极端气象灾害事件发生频率增加,其中低温逆境灾害事件的频发重发已成为影响植物分布、生长发育和全球粮食安全的重要限制因素<sup>[3-5]</sup>。植物经长期适应多变的环境温度进化出一系列生理和分子机制来抵御低温逆境造成的伤害<sup>[3,6-9]</sup>。植物根系从土壤中吸收水分和养分以保证植物的正常生长发育,是植物三大营养器官之一<sup>[10-11]</sup>,当它受到逆境胁迫时会向地上部传递信号,地上地下相互作用、共同协调,使植株能忍受逆境胁迫并存活<sup>[12]</sup>。低温逆境会改变植物的根系形态结构<sup>[13-14]</sup>、根系活力<sup>[15]</sup>、根呼吸<sup>[16]</sup>、活性氧代谢<sup>[17]</sup>和渗透调节物质含量<sup>[18]</sup>等,影响根系对水分和养分的吸收等功能,进而影响植物的体内代谢和植株的生长发育。越来越多的国内外学者关注根系在植物遭受低温逆境胁迫时的响应,本文主要从低温逆境胁迫后根系生长和生理及分子机制等方面的应答方式进行综述,并从品种、水肥运筹、外源化控制剂及微生物菌剂等方面综合分析栽培措施对植物根系抗低温能力的调控效应,以期深入挖掘植物根系功能和植物抗寒机理研究提供依据。

## 1 植物根系生长与细胞结构应答低温逆境的机制

### 1.1 根系生长

低温逆境不仅影响植物根系的形态发育,而且抑制根系的生长<sup>[19]</sup>。刘冰珠等<sup>[20]</sup>研究发现根区10℃低温就会对番茄幼苗根系生长产生抑制作用。刘璇等<sup>[17]</sup>研究表明玉米幼苗在14/5℃(昼/夜)低温胁迫6d后,根系鲜干重均低于常温对照,同时根长较对照显著降低13.49%。冷水灌溉也会影响根系的生长发育,赵宏伟等<sup>[21]</sup>研究表明孕穗期冷水灌溉下耐冷型水稻品种的根长密度和根体积降幅分别较冷敏感型品种低0.95%~9.60%和0.02%~13.13%。朱爱民等<sup>[22]</sup>研究发现苜蓿抗寒性强弱与根颈直径密切相关,根颈直径越大其抗寒性越强。因此,植物遭受低温逆境后其根系形态会发生改变,且根系生长会减缓。

### 1.2 细胞结构

细胞结构的完整性是近年来表征植物抗低温能力的重要指标<sup>[13]</sup>。吴立群等<sup>[14]</sup>研究发现耐冷水稻品种在低温胁迫下其根尖仍能维持较完整的维管组织来保证水分和营养物质的正常供给,而冷敏感品种根尖薄壁细胞排列疏松且细胞间隙大,维管束结构不清晰,木质部排列紊乱,引起输导功能障碍。孙艳等<sup>[13]</sup>研究报道低温胁迫下高抗寒葡萄品种的根系皮层比率、导管密度和直径、射线细胞大小及自由水含量等指标均显著低于中、低抗寒品种,且细胞组织结构更为紧

密。杜丽君等<sup>[23]</sup>研究表明枇杷幼苗在0℃低温胁迫36 h后,其根尖细胞发生胞间结冰,液泡消失、线粒体膨大变形且双层膜消失、细胞壁结构损伤。而在-3℃和-5℃低温胁迫下其根系细胞受到不可逆转的破坏,根细胞内结冰、线粒体的内嵴破坏,不能进行正常的水分和养分吸收,最终导致植株死亡。因此,低温逆境通过影响植物根系细胞结构的完整性,进而影响根系的功能。

## 2 植物根系应答低温逆境的生理机制

### 2.1 根系活力

植物根系活力大小反映根系对水分和养分的吸收能力<sup>[24]</sup>,进而影响物质的同化与转化,对地上部的生长状况有着直接影响<sup>[25]</sup>。Razavi等<sup>[26]</sup>研究发现低温环境中黄瓜根系对矿质养分的吸收与利用能力下降。梁琼月等<sup>[27]</sup>研究报道15℃低温胁迫可使烤烟幼苗根系活力较正常培养对照降低63.3%。杜丽君等<sup>[23]</sup>研究表明轻度低温(0℃)胁迫12 h后枇杷根系活力下降26.09%。黄奇娜等<sup>[28]</sup>研究表明低温冷害降低了水稻根系活力,抑制根系对水分吸收和运输。黄伟祥等<sup>[29]</sup>研究表明低温会降低小麦花后根系活力,加剧根系的衰老。因此,低温逆境通过降低植物根系活力,抑制其对养分和水分的吸收利用,从而影响根系的生长。

### 2.2 根呼吸

根系的呼吸作用是提供根系细胞所需能量ATP的唯一途径。低温逆境会抑制细胞色素途径(COX)和交替氧化酶途径(AOX)两条呼吸电子传递途径,糖酵解、三羧酸循环和磷酸戊糖呼吸代谢途径因此受到抑制,致使细胞内ATP和中间代谢产物供应不足<sup>[30]</sup>。周泉等<sup>[31]</sup>研究表明,油菜根系在-8℃低温环境下根呼吸显著降低38.87%。刘美君等<sup>[32]</sup>研究发现4℃低温处理后,苜蓿根系COX、AOX呼吸速率和ATP含量分别降低65.3%、41.9%和27.3%。冯汉青等<sup>[16]</sup>研究指出低温胁迫下交替呼吸途径可能通过影响线粒体活性氧的产生来调节幼根的氧化压力,进而影响根系细胞活力。因此,低温逆境会使植物根系呼吸作用下降,影响细胞能量的供应。

### 2.3 渗透调节

低温逆境下植物细胞中可溶性糖、可溶性蛋白和脯氨酸(Pro)等渗透调节物质含量的增加能维持细胞膨压,防止原生质过度失水,稳定细胞器结构,缓解逆境胁迫对植物的伤害<sup>[33-34]</sup>。花顶等<sup>[35]</sup>研究表明15℃低温处理7 d,玉米根部可溶性蛋白和可溶性糖含量增加。项洪涛等<sup>[36]</sup>研究指出15℃低温胁迫3 d后红小豆幼苗根系可溶性糖、可溶性蛋白和Pro含量分别升高17.55%~18.97%、3.15%~6.27%和10.12%~25.39%。孙荫等<sup>[7]</sup>研究表明10℃低温胁迫3 d,水稻根系可溶性蛋白和Pro含量分别增加8.71%~14.30%、9.43%~28.03%。周娟娟等<sup>[37]</sup>研究表明低温胁迫下早熟禾根系通过增加细胞中可溶性糖含量来提高细胞持水力、防止膜质氧化,进而起到保护根系的作用。李丽杰等<sup>[38]</sup>研究表明5℃低温处理后山定子根系中游离脯氨酸、可溶性总糖和可溶性蛋白含量显著增加。因此,低温逆境下植物根系细胞内各渗透调节物质含量会发生不同程度的变化以此来调节细胞膨压,维持细胞的结构完整性,增强根系对低温逆境的抵抗能力。

### 2.4 活性氧代谢

超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)是膜系统保护酶的重要组成部分,可清除植物体内在逆境胁迫中产生的H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>、活性氧及自由基<sup>[39]</sup>。丙二醛(MDA)对植物蛋白具有毒害作用<sup>[40]</sup>,会造成膜系统结构及功能的损伤<sup>[41]</sup>。项洪涛等<sup>[36]</sup>研究发现低温胁迫会使红小豆根系中SOD、POD和CAT活性增强11.01%~14.92%、0.75%~5.93%和13.33%~53.33%。赵训超等<sup>[42]</sup>研究表明对玉米幼苗5℃胁迫7 d后,其根系SOD、POD活性和MDA含量较对照分别增加了44.8%、30.1%和83.1%。刘璇等<sup>[17]</sup>研究报道玉米根系内SOD、POD和

CAT活性均随着低温胁迫时间的延长呈先升高后降低的趋势,且均在第6天时达到峰值,三者活性分别较CK处理高出59.45%、45.06%和37.73%,MDA含量随着胁迫天数的增加显著升高。因此,低温逆境使根系细胞中自由基大量积累,抗氧化酶活性会升高来维持植物体内活性氧代谢的平衡,保护细胞膜系统,但随着胁迫时间延长,其抗氧化酶活性会随之降低,MDA含量增加,导致膜系统损伤,影响植物根系养分吸收功能。

## 2.5 激素代谢

脱落酸(ABA)、生长素(IAA)和赤霉素(GA)等植物激素在非生物逆境中相互作用,共同调控植物的抗逆性<sup>[43]</sup>。ABA可诱导一些与植物抗逆相关的蛋白质合成,其含量的高低对植物抵御低温逆境具有重要意义<sup>[44]</sup>。王兴等<sup>[45]</sup>研究发现低温条件下抗寒性强的小麦品种根系ABA含量高于抗寒性弱的品种。张佩茹<sup>[18]</sup>研究报道低温逆境会使番茄根系中IAA含量较对照处理显著降低48.62%,李丽杰等<sup>[38]</sup>研究结果与之一致,低温处理后山定子根系中的IAA含量较对照降低23.69%。赵宏伟等<sup>[21]</sup>研究表明冷水灌溉下,水稻根系内源激素IAA、GA、玉米素核苷(ZR)含量随冷水胁迫时间的延长呈下降趋势,但ABA含量则随冷水灌溉时间延长而增加。因此,低温逆境下植物根系内源激素的含量与比例发生变化,调节植物生长以抵抗低温环境。

## 3 植物根系应答低温逆境的分子机制

植物响应低温胁迫是非常复杂的调控过程,是由多个基因共同控制的复杂数量性状<sup>[46]</sup>。赵训超等<sup>[42]</sup>研究发现低温胁迫下,玉米根系部分*ZmSODs*、*ZmPODs*、*ZmLOXs*和*ZmP5CSs*基因表达上调。孙萌等<sup>[7]</sup>研究指出耐低温水稻品种在低温下能上调*OsPOD*、*OsCAT*、*OsAPX*等基因的表达从而维持较高的抗氧化酶活性,有利于清除体内积累的自由基,从而减轻低温对膜的伤害;但随着胁迫程度的加剧,*OsPOD*、*OsCAT*、*OsAPX*基因的表达下调,抗氧化酶活性也随之降低。黄奇娜等<sup>[28]</sup>研究发现水稻中调控根系水分吸收和运输途径的根系特异性水孔蛋白基因*OsPIP2;5*和*OsPIP2;6*的表达水平与根系活力正相关,对水稻的抗低温能力具有显著的调控作用。因此,低温会诱导植物根系相关基因表达,提高植物抵御低温逆境的能力。李飞等<sup>[47]</sup>研究表明高抗寒冬小麦品种东农冬麦1号在-20℃极端低温条件下根系*TaEXPA5*、*TaEXPA6*、*TaEXPA7*基因能快速表达,从而可以抵御低温胁迫,安全越冬;而普通冬小麦济麦22号*EXPA*基因未能快速表达,影响小麦正常生长导致不能安全越冬。有研究<sup>[48]</sup>表明随胁迫持续时间的延长,甘蓝根系*BoFBX*基因在耐寒品种中的表达水平高于对冷敏品种的表达水平,且在0℃以下的表达量显著高于0℃以上的表达量。

## 4 低温逆境下植物根系与土壤的互作

植物遭受非生物胁迫时会通过释放具有渗透调节和抗氧化能力的根系分泌物(氨基酸、糖类、肽类以及酚类化合物)以及与植物激素信号协同作用的方式来提高抗逆性<sup>[49]</sup>,保护自身免受侵害。姜丽娜等<sup>[50]</sup>研究表明4℃低温胁迫2d时小麦幼苗根系分泌物中可溶性蛋白、可溶性糖及总酚含量增加,但胁迫时间延长或胁迫温度进一步降低后根系分泌能力受到抑制。Koehler等<sup>[51]</sup>研究发现2℃环境下草莓根系分泌物中氨基酸含量增加。这可能是因为温度影响细胞的新陈代谢、通透性和营养吸收,导致根系分泌物发生改变,从而提高草莓植株的耐寒性<sup>[52]</sup>。根系分泌的有机酸和酚类等物质可以降低根际土壤pH值,影响周围养分有效性的变化<sup>[53]</sup>,从而对根系、根际土壤微生物及植株的适逆性产生影响。

土壤微生物通过代谢植物分泌物中的色氨酸和其他小分子产生植物激素来调控植物根系的

生长<sup>[54-56]</sup>。有研究<sup>[57]</sup>发现柑桔根系分泌物中的脯氨酸能促进假单胞菌的生长。吴清莹等<sup>[58]</sup>研究表明碳水化合物和氨基酸类物质为根际土壤中的微生物提供碳、氮源。土壤酶主要来源于土壤微生物的活动、植物根系分泌物和动植物残体腐解过程中释放的酶,其活性高低可反映土壤养分转化能力的强弱<sup>[59]</sup>。李春喜等<sup>[60]</sup>研究发现小麦幼苗根际土壤蔗糖酶、过氧化氢酶和淀粉酶的活性随着温度的降低均呈先增加后降低的变化趋势。史普想等<sup>[61]</sup>研究发现4℃低温水灌溉使土壤温度明显降低,导致花生根际土壤中转化酶、土壤脲酶、过氧化氢酶和土壤磷酸酶活性分别下降51.25%、52.56%、19.51%和69.93%。由此可见,低温逆境下根土环境中根系分泌物、微生物和土壤酶会发生协同变化以减轻低温逆境带来的伤害。

## 5 提高植物根系抗低温能力的调控措施

### 5.1 选用良种

全球气候变化背景下,冬季和早春周期性的低温逆境已严重影响我国农业生产的高产高效发展,因此选育抗低温品种对农业生产至关重要<sup>[46]</sup>。孙艳等<sup>[13]</sup>研究发现低温胁迫下抗寒性高的葡萄品种根系细胞组织结构更为紧密。Sun等<sup>[62]</sup>研究表明,4℃低温胁迫下冷敏感型甘蔗品种根系活力较抗寒型品种下降更明显。Chen等<sup>[63]</sup>研究报道-4℃低温胁迫下抗寒葡萄品种的根系活力为冷敏感品种的2.54倍。刘畅等<sup>[64]</sup>研究报道种植抗倒春寒品种是预防倒春寒危害的首选栽培措施。因此,生产中选用抗低温能力强的品种是缓解低温逆境带来的危害的重要手段。

### 5.2 水肥运筹

适宜的水肥运筹可“以水促肥,以肥调水”,使水分和养分得到高效利用<sup>[65]</sup>。Li等<sup>[66]</sup>研究发现紫花苜蓿冬前每8d灌溉1次的根体积较2d灌溉1次显著增加9.46%,抗寒性更强。余小芬等<sup>[67]</sup>研究指出适当调控施氮量可在培育耐冷氮高效品种的基础上同步提高水稻抗低温的能力。夏全超等<sup>[68-70]</sup>研究发现磷肥施用深度为15cm时,有利于提高苜蓿含氮物质、糖类物质含量及抗氧化酶活性的提高,进而降低MDA含量以及细胞的相对电导率,增强苜蓿根颈活力,提高其抗低温能力。孙明雪等<sup>[71]</sup>研究报道在科尔沁沙地区施用200kg/hm<sup>2</sup>钾肥时,低温胁迫下其苜蓿根颈活力、可溶性糖含量较CK分别增长56.03%~197.26%、16.38%~48.77%。因此,合理的水肥运筹有利于提高植物根系对低温的抵抗能力。

### 5.3 外源化控制剂与微生物菌剂

施用外源化控制剂和微生物菌剂可促进植物根系的生长发育,有效缓解低温逆境胁迫带来的危害<sup>[72-73]</sup>。马沛等<sup>[74]</sup>研究发现10mmol/L CaCl<sub>2</sub>营养液浇灌处理可缓解低温胁迫对玉米根系的伤害,提高玉米根系脯氨酸的含量、降低丙二醛含量。刘小跃<sup>[75]</sup>研究发现γ-氨基丁酸(GABA)水溶液处理可明显改善根区亚低温后植株的营养生长,增加同化物向地下部的运输,在低温处理后第30d GABA处理的根鲜重相对增长量较5℃处理显著升高10.8%。朱恒达等<sup>[73]</sup>研究发现接种丛枝菌根真菌(AMF)和喷施褪黑素使黄瓜幼苗根冠比分别提高2.78%和16.67%。刘雨诗等<sup>[76]</sup>研究发现低温胁迫6h后接种苜蓿专用根瘤菌Dormal的紫花苜蓿地下部分产生的过氧化氢显著低于不接种根瘤菌的紫花苜蓿。徐雅梅等<sup>[77]</sup>研究表明接种活性AMF使低温胁迫下垂穗披碱草幼苗生长更健壮,总根长和总根系吸收面积变大,根尖数增多。因此,生产中可通过施用外源控制剂及微生物菌剂来提高植物根系的抗低温能力。

### 5.4 其他措施

生产中除通过选用抗寒品种、合理水肥运筹和喷施外源化控制剂及微生物菌剂来提高植物根系的抗低温能力外,通过遥感(RS)、地理信息系统(GIS)和全球定位系统(GPS)等建立完善的低温监测预警系统也十分重要<sup>[78]</sup>。低温前灌水也是有效防控措施,可改善近地面小气候,对降

温形成的影响起到缓冲作用<sup>[79]</sup>。杜丽君等<sup>[23]</sup>研究表明进行地表覆草等保温措施,可提高地温,结合喷洒防霜剂和植物生长调节剂类物质,对缓解地上部低温伤害具有积极作用。熏烟也可提高地温,达到防冻的目的<sup>[80]</sup>。此外,位杰等<sup>[81]</sup>研究报道,香梨可以利用抗寒性较强的杜梨作为砧木进行高位嫁接来减少低温对其造成的伤害。

## 6 总结与展望

在全球气候复杂多变的背景下,极端低温逆境灾害事件频发重发,不仅影响植物的分布、生长发育,严重时甚至会造成植物死亡。本文对前人所做相关研究从根系形态、生理与分子机制及根土环境等方面将植物根系对低温逆境的应答机理进行系统综述,并将品种、水肥运筹、外源化控制剂与微生物菌剂及其他提高植物根系抗低温能力的防控措施进行总结。后续有必要对植物根系应答低温逆境的响应机理和减缓措施进行更为系统和深入的研究,特提出以下两点建议:

1) 加强低温逆境下植物根系的形态结构及其生长过程的研究。可通过表型组学技术(近红外成像、X射线CT成像技术等)多尺度、多维度的系统研究低温逆境下植物根系的表型变化,发挥其对解析植物对低温逆境的适应性机制和应答机制的分子遗传机理的基础性作用。

2) 深入挖掘植物抗低温过程中根系的应答机理并加强根系与地上互作的研究。目前国内关于植物根系适应低温逆境伤害的深层次机理尚未明确。今后应重视根系分泌物与根际土壤微生物的研究,以根际为核心,分析低温逆境下根系分泌物的成分与功能,并从代谢的角度分析植物胁迫应答机制,挖掘土壤有益微生物,以及与根系关系密切的如丛枝菌根等真菌的生理功能。同时应将根系生理生态研究与现代分子生物学技术(蛋白质组、转录组、代谢组等)相结合,从多角度、深层次分析植物根系的低温逆境应答机理,为抗低温品种的鉴定、选育及农业生产的防灾减灾提供科学依据和技术支撑。

### 参考文献(References)

- [1] WOLFRAM V. Qualitative considerations on the influence of the gases water vapor and carbon dioxide on the global environmental temperature from the point of view of textbook knowledge [J]. *Advances in Chemical Engineering and Science*, 2023, 13(1): 50–64.
- [2] BONGAARTS J. Intergovernmental panel on climate change special report on global warming of 1.5°C switzerland: IPCC, 2018 [J]. *Population and Development Review*, 2019, 45(1): 251–252.
- [3] HASSAN M A, XIANG C, FAROOQ M, et al. Cold stress in wheat: plant acclimation responses and management strategies [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 325–332.
- [4] 倪芊芊,陈翔,许辉,等. 温度胁迫对小麦籽粒品质影响研究进展[J]. *江汉大学学报(自然科学版)*, 2022, 50(5): 56–62.
- [5] JHA U C, BOHRA A, JHA R. Breeding approaches and genomics technologies to increase crop yield under low-temperature stress [J]. *Plant Cell Reports*, 2017, 36(1): 1–35.
- [6] JIANG G, HASSAN M A, MUHAMMAD N, et al. Comparative physiology and transcriptome analysis of young spikes in response to late spring coldness in wheat (*triticum aestivum* L.) [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 811884.
- [7] 孙萌,罗志雄,彭敏,等. 低温对水稻幼苗根系活性氧代谢及其相关基因表达的影响[J/OL]. *分子植物育种*: 1–12[2022-01-05]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/46.1068.S.20220105.1152.004.html>.
- [8] 王旺田,李斌,赵俊鹏,等. 低温胁迫下外源SA对酿酒葡萄幼苗抗氧化酶活性及内源SA含量的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2023, 41(1): 78–85.
- [9] 赵宏伟,瞿焱珺,贾琰,等. 孕穗期冷水灌溉对寒地粳稻根系生长及产量的影响[J]. *东北农业大学学报*,

- 2019, 50(1): 1-10.
- [10] 郭海宇. 植物根系图像的特征分析方法研究与实现[D]. 成都: 电子科技大学, 2013.
- [11] 梅四卫, 朱涵珍, 王术, 等. 小麦根系研究现状及展望[J]. 基因组学与应用生物学, 2018, 37(12): 5448-5454.
- [12] 毛爽, 周万里, 杨帆, 等. 植物根系应答盐碱胁迫机理研究进展[J]. 浙江农业学报, 2021, 33(10): 1991-2000.
- [13] 孙艳, 韩斌, 袁军伟, 等. 不同抗寒性葡萄品种根系形态结构及生理性状差异分析[J]. 中国农业科技导报, 2021, 23(4): 47-57.
- [14] 吴立群, 蔡志欢, 张桂莲, 等. 低温对不同耐冷性水稻品种秧苗生理特性及根尖解剖结构的影响[J]. 中国农业气象, 2018, 39(12): 805-813.
- [15] 王成, 马杨明, 王春雨, 等. 种植方式与施氮量对杂交水稻养分吸收特性及根系活力的影响[J/OL]. 作物学报, 1-15[2024-09-05]. <http://kns.cnki.net/kcms/detail/11.1809.s.20240902.1351.012.html>.
- [16] 冯汉青, 赵玲, 庞海龙, 等. 低温胁迫下交替呼吸途径对小麦幼根生长及氧化压力的调节作用[J]. 西北师范大学学报(自然科学版), 2020, 56(4): 78-83.
- [17] 刘旋, 田礼欣, 佟昊阳, 等. 低温胁迫下玉米幼苗根系受外源海藻糖调控的生理表现[J]. 生态学杂志, 2018, 37(8): 2354-2361.
- [18] 张佩茹. 根区低温对番茄幼苗矿质元素吸收运输的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2020.
- [19] 罗宁, 魏焜, 李晶, 等. 低温胁迫对玉米苗期根系特征及电导率的影响[J]. 生态学杂志, 2014, 33(10): 2694-2699.
- [20] 刘冰珠, 张锋, 雷蕾, 等. 根区温度胁迫对番茄幼苗根系生长及蔗糖代谢的影响[J]. 中国蔬菜, 2023(1): 68-77.
- [21] 赵宏伟, 王喆, 瞿熠珺, 等. 分蘖期冷水胁迫对寒地粳稻根系生理特性及产量的影响[J]. 东北农业大学学报, 2019, 50(12): 10-20.
- [22] 朱爱民, 黄卫丽, 韩国栋, 等. 不同根颈直径苜蓿生理生化特性对低温胁迫的响应[J]. 草地学报, 2021, 29(10): 2214-2220.
- [23] 杜丽君, 牛先前, 林晓红, 等. 低温对枇杷苗叶片与根尖的生理状况及超微结构的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(4): 452-460.
- [24] 钱必长, 赵晨, 赵继浩, 等. 不同花生棉花间作模式对花生生育后期生理特性及产量的影响[J]. 应用生态学报, 2022, 33(9): 2422-2430.
- [25] 孔春艳, 赵静, 徐照丽, 等. 抗氧化系统参与水杨酸诱导烟草幼苗抗冷性提高的生化机制[J]. 热带作物学报, 2023, 44(1): 154-166.
- [26] RAZAVI B S, BLAGODATSKAYA E, KUZYAKOV Y. Temperature selects for static soil enzyme systems to maintain high catalytic efficiency [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2016, 97: 15-22.
- [27] 梁琼月, 潘明君, 尹永强, 等. 外源ABA对低温胁迫下烤烟幼苗生理指标的影响[J]. 东北农业科学, 2023(5): 51-55.
- [28] 黄奇娜, 江苏, 汪利民, 等. 低温胁迫后水分对水稻幼苗根系活力和水孔蛋白相关基因表达的影响[J]. 中国水稻科学, 2022, 36(4): 367-376.
- [29] 黄伟祥, 代雯慈, 陈甜甜, 等. 喷施 $\text{KH}_2\text{PO}_4$ 提高倒春寒胁迫小麦功能叶片和根系的生理活性[J]. 植物营养与肥料学报, 2024, 30(6): 1222-1233.
- [30] 李星星, 严青青, 王燕提, 等. 抗寒种衣剂对低温下棉花幼苗呼吸等生理代谢的影响[J]. 新疆农业大学学报, 2018, 41(1): 1-10.
- [31] 周泉, 邢毅, 马淑敏, 等. 西南旱地不同种植模式下土壤呼吸及水热因子对极端低温的响应[J]. 草业学报, 2017, 26(6): 37-44.
- [32] 刘美君, 丁鹿, 王丽娜, 等. 低温胁迫对紫花苜蓿根系呼吸作用的影响[J]. 草原与草坪, 2020, 40(4): 22-26.
- [33] 康云艳, 杨暹, 郭世荣, 等. 24-表油菜素内酯对低氧胁迫下黄瓜幼苗碳水化合物代谢的影响[J]. 中国农业科学, 2011, 44(12): 2495-2503.
- [34] 张保青, 杨丽涛, 李杨瑞. 自然条件下甘蔗品种抗寒生理生化特性的比较[J]. 作物学报, 2011, 37(3):

- 496—505.
- [35] 花顶,徐洪文,杨阳,等. 低温胁迫下丛枝菌根对玉米根部渗透调节物质含量的影响[J]. 黑龙江畜牧兽医, 2016(17):140—142.
- [36] 项洪涛,李琬,何宁,等. 苗期低温胁迫下烯效唑对红小豆根系抗寒生理及产量的影响[J]. 草业学报, 2019,28(7):92—102.
- [37] 周娟娟,魏巍,桑旦,等. 藏北高寒区越冬期间野生早熟禾根系生理特征及抗寒性比较[J]. 草业科学, 2019,36(8):2008—2016.
- [38] 李丽杰,王鹏,杨蓓蕾,等. 生长素在蔗糖调节山定子幼苗根系亚低温响应和蔗糖代谢中的作用[J]. 沈阳农业大学学报,2023,54(1):16—26.
- [39] 崔翠,李君可,王静,等. 烤烟幼苗根系在低温胁迫后的形态及生理生态响应[J]. 农机化研究,2012,34(4):130—135.
- [40] 江福英,李延,翁伯琦. 植物低温胁迫及其抗性生理[J]. 福建农业学报,2002(3):190—195.
- [41] 柯媛媛,陈翔,倪芊芊,等. 低温逆境胁迫下小麦 ROS 代谢及调控机制研究进展[J]. 大麦与谷类科学, 2021,38(1):1—6.
- [42] 赵训超,盖胜男,魏玉磊,等. 低温胁迫下玉米根系生理变化及相关基因表达分析[J]. 农业生物技术学报, 2020,28(1):32—41.
- [43] 李梦菡,吉艳艳,张丽平,等. 植物激素在茶树应对非生物逆境中的作用研究进展[J]. 中国茶叶,2022,44(10):8—15.
- [44] 沈漫. 常春藤质膜透性和内源激素与抗寒性关系初探[J]. 园艺学报,2005(1):141—144.
- [45] 王兴,于晶,杨阳,等. 低温条件下不同抗寒性冬小麦内源激素的变化[J]. 麦类作物学报,2009,29(5):827—831.
- [46] 吴烁凡,何维弟,李春雨,等. 香蕉抗寒分子机制研究进展[J]. 果树学报,2022,39(3):483—494.
- [47] 李飞,王晓磊,徐永清,等. 低温处理下东农冬麦1号小麦根组织 EXPA 基因的表达分析[J]. 麦类作物学报,2016,36(9):1159—1166.
- [48] SONG J H, SHOUKAT S, XIA D J, et al. Identification of f-box gene family in brassica oleracea and expression analysis in response to low-temperature stress [J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2023, 199: 12105.
- [49] 毛梦雪,朱峰. 根系分泌物介导植物抗逆性研究进展与展望[J]. 中国生态农业学报(中英文),2021,29(10):1649—1657.
- [50] 姜丽娜,张黛静,林琳,等. 低温对小麦幼苗干物质积累及根系分泌物的影响[J]. 麦类作物学报,2012,32(6):1171—1176.
- [51] KOEHLER G, ROHLOFF J, WILSON R C, et al. Integrative "omic" analysis reveals distinctive cold responses in leaves and roots of strawberry, *fragaria x ananassa* 'korona' [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2015, 6: 321—330.
- [52] 李月明,杨帆,韩沛霖,等. 植物根系分泌物响应非生物胁迫机理研究进展[J]. 应用与环境生物学报, 2022,28(5):1384—1392.
- [53] 王朋强,吴义兰,李永富,等. 植物根系分泌物及微域环境的研究与展望[J]. 乡村科技,2021,12(27):96—98.
- [54] PRAVIN V, ROSAZLIN A, TUMIRAH K, et al. Role of plant growth promoting rhizobacteria in agricultural sustainability—a review [J]. *Molecules*, 2016, 21(5): 1—17.
- [55] TRIVEDI P, LEACH J E, TRINGE S G, et al. Plant—microbiome interactions: from community assembly to plant health [J]. *Nature Reviews Microbiology*, 2020, 19(1): 72—80.
- [56] 李梦洁,李占彪,周思含,等. 植物根际微生物调控根系构型研究[J]. 中国农业气象,2021,42(11):895—904.
- [57] VIVES—PERIS V, MOLINA L, SEGURA A, et al. Root exudates from citrus plants subjected to abiotic stress conditions have a positive effect on rhizobacteria [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2018, 228: 208—217.

- [58] 吴清莹,林宇龙,孙一航,等.根系分泌物对植物生长和土壤养分吸收的影响研究进展[J].中国草地学报,2021,43(11):97-104.
- [59] 杜伟文,欧阳中万.土壤酶研究进展[J].湖南林业科技,2005(5):80-83.
- [60] 李春喜,姜丽娜,林琳,等.低温对小麦幼苗根际土壤酶活性的影响[J].华北农学报,2012,27(6):92-96.
- [61] 史普想,刘盈茹,张晓军,等.低温水灌溉对花生根际土壤酶活性和养分含量的影响[J].中国油料作物学报,2016,38(6):811-816.
- [62] SUN B, LIU G L, PHAN T T, et al. Effects of cold stress on root growth and physiological metabolisms in seedlings of different sugarcane varieties [J]. Sugar Tech, 2017, 19(2): 165-175.
- [63] CHEN S J, SU H Y, XING H, et al. Comparative proteomics reveals the difference in root cold resistance between *Vitis riparia* × *V. labrusca* and cabernet sauvignon in response to freezing temperature [J]. Plants—Basel, 2022, 11(7): 425-436.
- [64] 刘畅,咸云宇,赵凌天,等.不同基因型小麦品种倒春寒抗性分析及其评价[J].麦类作物学报,2022(10):1-11.
- [65] 翟丙年,李生秀.冬小麦产量的水肥耦合模型[J].中国工程科学,2002(9):69-74.
- [66] LI Z S, WAN L Q, LI S, et al. Plastic response of medicago sativa l. Root system traits and cold resistance to simulated rainfall events [J]. PEERJ, 2021, 9: 360-368.
- [67] 余小芬,线罕英,邱学礼,等.低温与氮肥耦合对水稻生理指标的影响[J].西南农业学报,2020,33(10):2190-2197.
- [68] 夏全超,张玉霞,孙明雪,等.磷肥施用深度对苜蓿根颈抗氧化酶活性及抗寒性的影响[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2022,50(7):41-47.
- [69] 夏全超,张玉霞,孙明雪,等.磷肥下移深度对苜蓿根颈含氮保护物质及其抗寒性的影响[J].干旱地区农业研究,2022,40(2):96-101.
- [70] 夏全超,张玉霞,孙明雪,等.施磷深度对低温胁迫苜蓿根颈糖类物质含量及抗寒性的影响[J].西北农林科技大学学报(自然科学版),2022,50(11):53-60.
- [71] 孙明雪,张玉霞,夏全超,等.钾肥种类及用量对低温胁迫下苜蓿根颈糖类物质含量及抗寒性的影响[J].干旱地区农业研究,2022,40(5):62-70.
- [72] 代晓燕,陈培钰,李子绅,等.不同钾水平下外源铵对烟草幼苗根系生长及钾吸收的影响[J].中国土壤与肥料,2023(9):120-127.
- [73] 朱恒达,王策,李伟,等.丛枝菌根真菌和外源褪黑素提高黄瓜抗冷性的生理机制[J].植物生理学报,2022,58(7):1254-1262.
- [74] 马沛.钙对低温胁迫下玉米幼苗根系特性的影响[J].种子科技,2021,39(22):8-9.
- [75] 刘小跃.根区亚低温下外源GABA调节山定子根系能量代谢的生理基础[D].沈阳:沈阳农业大学,2022.
- [76] 刘雨诗,耿金才,宋江湖,等.根瘤共生对紫花苜蓿抗寒性的影响[J].草地学报,2018,26(3):631-638.
- [77] 徐雅梅,褚希彤,吴叶,等.接种丛枝菌根真菌对低温胁迫下垂穗披碱草影响的研究[J].草地学报,2016,24(5):1009-1015.
- [78] 陈翔,于敏,蔡洪梅,等.小麦倒春寒研究现状与进展[J].应用生态学报,2021,32(8):2999-3009.
- [79] 陈翔,李金才,于敏,等.安徽省小麦倒春寒综合防控技术[J].安徽农学通报,2021,27(4):36-37.
- [80] 崔汗青,祝玉如,杨忠英.武夷山低温冻害对茶叶生产的危害及灾害防御策略[J].农业技术与装备,2023,397(1):120-122.
- [81] 位杰,蒋媛,王刚,等.库尔勒香梨抗寒性研究进展[J].植物生理学报,2017,53(6):949-959.

(责任编辑:胡燕梅)