

花椒对低温胁迫的响应机制研究进展

杨 映, 梁华儒, 张玲玲, 吴修桥, 魏丽娟, 刘奕清

(长江大学园艺园林学院/香辛园艺植物种质创新与利用湖北省重点实验室, 湖北荆州 434025)

摘要: 花椒 (*Zanthoxylum bungeanum* Maxim.) 是一种集调味、入药、榨油及观赏于一体的重要经济作物, 在我国历史悠久、种植广泛。我国是花椒的原产地, 已发现 45 种, 13 个变种, 资源丰富, 花椒喜阳光, 生存能力强, 但由于其相对较差的耐低温能力使栽培区域受到了限制。低温是影响花椒产量和品质的主要环境因子, 严重阻碍了花椒产业可持续发展。本文从花椒生长形态、抗寒鉴定评价、生理生化变化以及分子响应机制 4 个方面综述了国内外研究现状。鉴定花椒耐低温能力有田间自然鉴定和室内低温处理 2 种方法; 花椒有关生理变化的相关研究集中在含水量、生物膜结构 (相对电导率、MDA)、抗氧化酶系统 (SOD、POD 等) 和渗透调节物质 (可溶性糖、可溶性蛋白、游离脯氨酸) 4 个方面; 在对花椒分子响应机制的探究中发现有多个代谢途径共同响应花椒的低温胁迫。最后, 本文就当前花椒响应低温胁迫的研究方向进行了分析和展望, 以期为进一步研究花椒种质资源抗寒性鉴定评价以及抗寒种质创制和品种培育奠定基础。

关键词: 花椒; 抗寒性; 生理机理; 抗寒机制; 分子机制

Progress in the study of response mechanism of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim to low temperature stress

YANG Ying, LIANG Huaru, ZHANG Lingling, WU Xiuqiao, WEI Lijuan, LIU Yiqing

(College of Horticulture and Gardening, Yangtze University/Hubei Key Laboratory of Spices & Horticultural Plant Germplasm Innovation & Utilization, Jingzhou 434025, Hubei)

Abstract: Pepper (*Zanthoxylum bungeanum* Maxim.) is an important economic crop, integrating flavoring, medicine, oil extraction and ornamental, which has a long history and is widely planted in China. China is the origin of pepper and has found 45 species, 13 varieties, rich resources. Pepper like sunshine and have strong survival ability. However, pepper makes the cultivation and promotion of the limitations for its relatively poor low temperature resistance. Low temperature is the main environmental factor, which seriously affects the yield and quality of pepper and impedes the sustainable development of pepper industry. In this paper, we reviewed the current research status at home and abroad from four aspects, including the growth morphology, evaluation of cold tolerance, physiological and biochemical changes, and molecular response mechanism of pepper. The results showed that there are two methods to characterize the low-temperature tolerance of pepper: natural identification in the field and indoor low-temperature treatment. Related studies on physiological changes in pepper mainly focused on four aspects: water content, biofilm structure (relative conductivity, MDA), antioxidant enzymes (SOD, POD) and osmotic regulating substances (soluble sugars, soluble proteins, free proline); the exploration of molecular response mechanisms in pepper has revealed multiple metabolic pathways that work together in response to low-temperature stress in pepper. Finally, this paper analyzes and looks forward to the current research direction of pepper in response to low-temperature stress, in order to lay a foundation for further identification and evaluation of *Zanthoxylum bungeanum* germplasm resources, research on cold resistance and the creation and cultivation of cold resistant germplasm.

Key words: pepper; cold resistance; physiological mechanism; cold resistance mechanism; molecular mechanism

花椒为芸香科 (Rutaceae) 花椒属落叶木本植物^[1-2], 位列调料“十三香”之首, 素有“调味之王”的

收稿日期: 2024-04-22 接受日期: 2024-09-20 网络出版日期:

URL:

第一作者研究方向为植物逆境生理, E-mail: yangdudu@163.com; 梁华儒为共同第一作者

通信作者: 魏丽娟, 研究方向为香辛作物逆境及采后品质调控机理研究, E-mail: wlj920229@163.com

刘奕清, 研究方向为香辛作物资源鉴定与品种培育研究, E-mail: liung906@163.com

基金项目: 湖北省自然科学基金项目(2023AFB1001); 湖北省重点研发计划项目(2021BBA096; 2022BBA0061)

Foundation projects: Hubei Provincial Natural Science Foundation Project (2023AFB1001); Hubei Provincial Key R&D Initiative Projects (2022BBA0061; 2021BBA096).

美誉。花椒在我国的种植和使用已达 2600 多年，最早的历史渊源可以追溯到《诗经》中“有椒其馨，胡考之宁”的记述，由于其独特的麻味，花椒作为一种不可替代的调味品在全国各地广泛种植和加工。目前花椒在我国的种植面积已经达到 1728.4 万亩，干花椒的年产量约 42.2 万吨，凭借其大规模的种植和巨大的生产量，我国的花椒产业在世界超古冠今^[3-5]。

我国花椒产业发展的同时也面临着许多挑战，低温作为重要的逆境因子限制了植物的生长发育及地理分布^[6]。随着全球气候变化和极端天气的频繁发生，越来越多的学者关注花椒对低温逆境的响应生理及分子机制。相关研究表明，花椒适宜生长的年平均温度为 14℃至 20℃，温度过低会引起花椒生长受阻、细胞渗透物质、抗氧化系统的变化。如果低温胁迫发生在花期或幼果期，极易导致花椒的花和果实受害，影响花椒产量和品质，进而制约花椒产业发展^[7]。

我国地大物博，疆域内南北气候差异较大，花椒在北方地区的发芽开花时间在三月下旬和四月初，其间的低温春寒特异气候会对花椒的花芽和叶芽造成毁灭性的伤害，限制了花椒的栽培区域。因此，提升花椒对低温的适应性并选育出有较强抗寒性的品种是减少经济损失的有效方法^[8-9]。

1 低温对花椒生长及表型的影响

植物的生长发育过程中常受到温度、水分、盐碱及重金属等的侵袭影响，其中低温作为对植物伤害最大的非生物胁迫之一时常发生在农业生产之中，决定了植物的地理分布、生长发育、产量及品质^[10-11]。许多粮食作物以及园艺植物都会受到低温伤害，如葡萄（*Vitis vinifera* L.）^[12]、苹果（*Malus pumila* Mill.）^[13]、猕猴桃（*Actinidia chinensis* Planch.）^[14]、玉米（*Zea mays* L.）^[15]、水稻（*Oryza sativa* L.）^[16]、黄瓜（*Cucumis sativus* L.）^[17]和番茄（*Solanum lycopersicum* L.）^[18]等均有报道。

低温胁迫会对花椒生长及表型造成很大的影响，且症状展现形式灵活多变，在不同的部位、时期及冷害程度均会有不同的表型变化。花椒受到低温胁迫会出现出叶片卷曲、组织变色、叶病变、顶芽发黑等现象（图 1），在开花期和坐果期遭受低温胁迫会导致果实生长发育受阻，大幅减产，严重时会导致植株死亡。另外，低温胁迫还会导致花椒生长缓慢、果实畸形、坐果率降低等，给广大种植农户造成巨大的经济损失^[19-20]。



图 1 低温胁迫对花椒生长及表型的影响

Fig. 1 Effects of low-temperature stress on growth and phenotypes of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim.

花椒在我国分布广泛，各主产区栽培品种也根据产地地理环境、气候条件等因素因地制宜（图 2）^[21]。花

椒在 3 月至 4 月易出现早春冻害，使冬芽在展叶和现蕾期遭受冻害，持续的 0℃以下低温会导致幼芽、幼枝、幼叶和花蕾冻死。晚秋冻害主要影响花椒嫩枝和主干，由于营养枝没有停止生长，花椒未储存足够的养分冬眠，抗寒能力大打折扣^[22-26]；冬季冻害引起枝干开裂失水。因此，探究花椒的耐寒机理以及提高花椒的抗寒性对农业生产具有重大的指导意义^[27-28]。

表 1 中国花椒主产地分布及分类情况表
Table 1 Distribution and categorization of the main production areas of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim in China

花椒主产地 <i>Zanthoxylum bungeanum</i> Maximr. main production area	种植面积及品种 Planting area and varieties	果实颜色 Fruit colour
甘肃产区	种植面积 511.48 万亩，种植品种‘天水无刺’、‘金杈无刺’，	以红花椒为主
四川产区	种植面积 500 余万亩，种植品种‘供椒’、‘南路椒’、‘小椒’、‘麻柳椒’、‘藤椒’	红花椒、青花 椒均有种植
云南产区	种植面积 450.39 万亩，种植品种‘云林’、‘永青’、‘哈尼椒’、‘大叶水椒’等品种，	以青花椒为主
贵州产区	种植面积 165.2 万亩，种植品种‘茵红椒’	以红花椒为主
重庆产区	种植面积超 150 万亩，种植品种‘荣昌无刺’、‘九叶青’、‘水椒’等品种	以青花椒为主
山西产区	种植品种‘八月红’	以红花椒为主
山东产区	种植品种‘莱芜花椒’	以红花椒为主
陕西产区	种植面积 259.33 万亩，种植品种‘葡萄椒’、‘狮子头’、‘无刺大红袍’	以红花椒为主
河南产区	种植面积 69533.48 公顷，种植品种‘九月红’	以红花椒为主

2 花椒抗寒鉴定评价

2.1 花椒抗寒鉴定评价方法

植物的抗寒性鉴定评价主要是田间和室内鉴定评价（图 2）。田间鉴定主要是通过对植物在田间自然气候条件下越冬时期表型的观察来评估其抗寒性，直观、准确地反映植物在自然低温条件下的实际表型状况，是抗寒性鉴定的重要方法^[29]。该鉴定方法包括两种手段：其一是调查统计严重冻害年份花椒的春季发芽情况，观测低温对花椒发芽率的影响^[30]；另一种是对冻害进行分级，根据分级调查每一级花椒的数量，了解花椒的抗寒性^[31]。

2.1.1 花椒田间抗寒调查鉴定 为评估花椒的抗寒能力，李秀霞^[32]在 2012-2013 年对秦安地区的花椒冻害情况进行了调查，发现树龄、品种以及立地条件会造成花椒耐寒能力差异。研究表明：树龄大而未衰老的花椒树有更强的耐寒能力；不同品种受冻害程度表现出明显差异；同一品种在不现的立地条件下，耐寒能力也表现出较大差异。雷雯等^[33]通过对冻害情况的调查统计，发现由极端天气的侵袭导致凤县花椒大面积晚霜冻害，花椒受

灾面积 12000hm²，绝收 3211hm²，造成了严重经济损失。因此，为避免损失的再次发生，开展花椒田间冻害调查了解花椒在自然低温条件下的抗寒能力，选择适宜当地种植的花椒品种对农业生产至关重要。

2.1.2 花椒室内抗寒鉴定评价 花椒抗寒性室内鉴定评价主要通过组织形态解剖、生理指标测定等指标进行比较。吕小军等人以花椒树的花芽为试材，对降温过程中花椒的 MDA、可溶性蛋白、可溶性糖、SOD、POD 等抗寒性生理指标进行测定^[34]。结果发现 5 个抗寒指标均存在较好的相关性，为后续有关植物抗寒性的研究鉴定出了可操作性指标，并且首次以花椒的花芽为研究试材，为后续的研究提供新的思路。肖彩玲等^[35]设置 0℃、-2℃、-4℃、-6℃ 分别处理后对抗寒性指标进行测定，得出大红袍萌发新梢受害的临界低温为 -4℃，萌发新梢致死的临界低温为 -6℃。

2.2 花椒抗寒品种鉴定评价

由表 2 可知，不同花椒品种间抗寒性差异较大，筛选抗寒花椒品种对花椒栽培具有重要应用价值^[36-38]。迄今，有关花椒抗寒种质资源的研究主要以田间自然低温灾害调查统计和室内低温胁迫鉴定评价为方法，以表型特征和电导率、渗透物质、抗氧化酶活等生理指标为评价依据^[39-40]（图 2），与柑桔、苹果、杨树、油菜小麦等经作物的抗寒研究相比，评价体系相对滞后。刘胜元等^[40]利用木质部导水率计算出了半栓塞温度，对 6 份材料进行抗寒性评价，筛选出了‘狮子头’、‘西农无刺’2 个抗寒品种和‘无刺椒’、‘伧劳无刺’2 个低温敏感品种。刘淑明等^[41]通过一系列生理指标的测定评价了 8 个种源的大红袍花椒的抗寒性，其中，‘涉县花椒’、‘平顺花椒’表现出了较强的抗寒能力。田介云^[42]通过对花椒细胞超微结构观察、生理指标的测定以及转录组测序鉴定了 2 个花椒的抗寒能力：‘府谷花椒’>‘凤县大红袍’。张健等^[43]通过观测田间自然霜冻后不同花椒品种的受冻情况比较了 3 个品种的抗寒能力，其中：‘油椒’>‘豆椒’>‘凤椒’。另外，关于花椒抗寒性评价的研究还集中在‘日本无刺’、‘涉县花椒’、‘平顺花椒’、‘凤县大红袍’、‘韩城大红袍’等品种的研究中^[33,44-48]。花椒的耐低温能力不仅因品种而异，其生长的地理因素也与其抗寒性密切相关。付豪^[49]通过研究引种地生态地理因素与花椒抗寒性的关系发现高纬度地区的花椒有着更好的抗寒能力，引种于北方的花椒种质抗寒性优于南方地区的种质，且红花椒的抗寒能力整体高于青花椒。



图 2 花椒抗寒性鉴定方法

Fig 2. Identification method of cold resistance of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim.

表 2 花椒抗寒品种评价

Table 2 Evaluation of cold resistance varieties of *Zanthoxylum zanthoxylum* Maxim.

抗寒性鉴定指标 Identification index of cold resistance	品种数量/个 Quantity of cultivar/pieces	抗寒品种 Cold resistant cultivar	低温敏感品种 Low temperature sensitive cultivar	参考文献 Reference
自然低温冻害统计新梢受冻害的比率、受冻害长	4	秦安 1 号、豆椒	大红袍、油椒	[30]

度、受冻害数量、2次萌芽所需时间、当年新梢最大生长量、当年鲜果产量				
电解质外渗率、解剖结构的观测	3	秦安 1 号	大红袍	[36]
电解质外渗率、半致死温度	4	凤县花椒	武都花椒	[37]
田间自然霜冻调查花椒受冻程度和立地条件、品种、树龄和不同环境的关系	4	秦安 1 号、枸椒	大红袍	[39]
木质部导水率、半栓塞温度	6	狮子头、西农无刺	无刺椒、伧劳无刺	[40]
电解质外渗率、叶绿素含量、SOD、POD 活性、MDA、可溶性蛋白含量	8	涉县花椒、平顺花椒	循化花椒、汉源花椒	[41]
细胞超微结构观察、POD 活性、丙二醛含量、脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白；转录组测序及差异基因表达模式分析以及冷响应关键基因的鉴定	2	府谷花椒	凤县大红袍	[42]
田间自然霜冻调查花椒受冻程度和立地条件、品种、树龄和不同环境的关系	3	油椒、豆椒	凤椒	[43]
电解质外渗率、半致死温度、渗透调节物质（脯氨酸、可溶性糖、可溶性蛋白）、保护酶活性（SOD、POD、CAT）、MDA、含水量	7	府谷花椒、西农无刺	雅安花椒、贵州六盘水	[44]
光合特性、叶绿素含量、相对电导率、MDA、保护酶活性（SOD、POD）、渗透调节物质（可溶性糖、脯氨酸）	2	竹叶花椒 SHPQ	竹叶花椒 HPQ	[45]
种子发芽率、幼苗鲜质量、可溶性糖、可溶性蛋白、游离氨基酸、游离脯氨酸	4	秦安 1 号	陕西大红袍	[46]
电解质外渗率、半致死温度	3	油椒、豆椒	大红袍	[48]
相对电导率、半致死温度、可溶性糖、可溶性蛋白、游离脯氨酸、SOD、POD、CAT 活性	37	葡萄椒、狮子头、南强 1 号、南强 2 号、臭椒、无刺大红袍、红盖花椒、日本花椒、朝仓山椒、八月红、朝仓山椒、花山椒	荣昌无刺、红叶小椒、三叉河花椒、哈尼椒、大叶水椒	[49]
SOD、POD 酶活性、MDA 酶含量、相对电导率	4	朝仓山椒、花山椒	琉锦山椒	[50]
保护酶活性（SOD、POD）、丙二醛含量、相对电导率、渗透调节物质（可溶性糖、可溶性蛋白、脯氨酸）、叶绿素含量	3	莱芜少刺	凤椒	[51]
质膜透性、半致死温度、叶绿素含量、SOD、POD 活性、MDA 含量、可溶性蛋白	10	涉县花椒、豆椒	竹叶椒、汉源花椒	[52]

3 花椒对响应低温胁迫的生理机制

3.1 含水量

当花椒受到低温胁迫，外部形态会因组织脱水表现为叶片卷曲、萎蔫甚至脱落^[53-54]。植物组织中各自由水和束缚水的含量会随外界变化而变化，其比值可判断植物组织抗逆性强弱^[50]。杨途熙等^[55]研究了在越冬过程中花椒枝条中束缚水和自由水的比值情况，发现其在自然越冬期间，枝条的中束缚水和自由水的比值在自然温度最低时显著升高，温度回升后其比值减小，这说明自由水含量的降低可以缓解花椒在低温下受到的伤害，使其更好的适应低温。在软枣猕猴桃的研究中也存在相似的表现，这一比值变化幅度大的软枣猕猴桃品种应激反应更好，耐低温反应能力高，反之则耐低温反应能力差^[56]。

3.2 生物膜结构

3.2.1 相对电导率（REC） 低温会加剧细胞内电解质外渗，导致 REC 升高，从而损伤细胞结构、影响生理功能^[57]。孙丙寅等^[37]人的研究结果发现，随着温度的降低，不同品种的花椒叶片 REC 均有升高的趋势，但是升高的幅度存在一定程度的差异。与此同时，他们测定了 4 份花椒资源的低温半致死温度并比较了抗寒性，其中‘凤县花椒’的抗寒性最强，‘武都花椒’的抗寒性最弱，REC 的差异能够在一定程度上反映品种的抗寒性。此外，结合 REC 和隶属函数能够了解花椒的最大耐寒能力以及其低温耐受的临界温度。

3.2.2 MDA 含量 膜脂过氧化分解的最终产物是 MDA，是鉴定细胞膜过氧化的重要指标^[58-59]。MDA 的含量代表膜损伤程度的大小，其含量与膜损伤程度成正比。有研究通过测定各花椒的 MDA 含量发现其与花椒的抗寒性密切相关^[50]，抗寒性弱的‘琉锦山椒’的 MDA 含量增幅最大，抗寒性强的‘花山椒’的增幅最小。刘胜元等^[51]还

发现，MDA 含量与保护酶活性呈负相关，MDA 的积累会抑制超氧化物歧化酶（SOD）和过氧化物酶（POD）的活性。通过对低温条件下花椒膜结构相关指标的测定，能够了解细胞膜结构的完整性及其受损程度。此外，在后续研究中还可测定超氧阴离子（ O_2^- ）的产生速率及相关的膜 ATP 酶等指标。

3.3 抗氧化酶系统

低温会使植物体内积累大量活性氧（ROS），ROS 的增多会加剧膜脂过氧化反应，引起膜蛋白变性，导致植物损伤甚至死亡^[60-62]。SOD、POD 是植物体内清除自由基的主要酶类，其活性大小反映了细胞对逆境的适应能力^[63]。花椒植株体内的 SOD 和 POD 通过清除有害 ROS 来保护植株，减轻低温对植株的损伤^[64]。陈政等^[50]设置 6 个梯度的低温处理，结果显示 4 个山椒品种 POD 随着低温胁迫的加剧表现出了先下降后增加再下降再升高的变化趋势，SOD 随着低温胁迫的加剧先下降后增加，表明这两种酶在低温条件下发挥着清除 ROS 的作用。刘胜元等^[51]发现，在低温胁迫的初期，花椒自身的防御功能被激活，植株体内的 SOD 和 POD 活性略有降低；随着低温的加剧，两种酶通过保持较高的活性抵抗低温胁迫的影响，但当温度下降到一定程度，两种酶活性降低，植株细胞发生不可逆损伤。抗氧化酶系统在植物遭受逆境时减少了植物受到的伤害，但其存在变化阈值，在缓解低温上有临界温度和低温持续时间的区间。

3.4 渗透调节物质

植物体内的渗透调节物质主要包括可溶性糖、可溶性蛋白、游离脯氨酸（pro）等^[65-66]（图 3）。



图 3 花椒在低温胁迫下产生的一系列反应

Fig 3. A series of reactions of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. under low temperature stress

可溶性糖的积累可以防止低温下胞间结冰，增强细胞膜的稳定性，并参与清除细胞中的 ROS^[67]。李飞^[68]的基于 KH_2PO_4 对青椒幼苗抗寒性的影响的研究表明，可溶性糖含量与植物抗寒性呈正相关。随着低温胁迫持续的时间增长，可溶性糖的含量也呈上升趋势。与此同时，作者发现植物体内的可溶性糖的含量与抗冻剂存在较大的相关性。笔者通过对同一温度下不同处理的青椒可溶性糖含量进行测定和分析，发现叶面喷施 KH_2PO_4 的可溶性糖含量均高于对照， KH_2PO_4 溶液可以通过提高花椒体内的可溶性糖含量来提高花椒的抗寒性。

高水平的可溶性蛋白可以提高细胞的持水能力并降低其冰点，且低温诱导产生的抗冻蛋白与植物的抗寒性密切相关^[69]。刘淑明^[41]对 8 个不同种源的大红袍花椒进行抗寒性鉴定，结果表明各种源花椒可溶性蛋白含量随着低温胁迫的加剧大多显示出先下降后上升又下降的变化趋势。他发现可溶性蛋白含量的变化存在一个临界值，一旦达到这个临界值，可溶性蛋白含量将不会再升高。在自然越冬期间，随着低温的加剧，可溶性蛋白不

断积累,随着温度的回升,可溶性蛋白含量明显下降^[70]。在自然温度较低的冬季,花椒可以通过积累高水平的可溶性蛋白提升自身抗寒性安全越冬。

pro 能够维持生物膜和酶蛋白的结构稳定性,作为非酶促抗氧化物质,它能清除逆境中产生的大量 ROS,增强植物的抗寒能力^[71]。同时,当植物受到低温胁迫,它能提高细胞液浓度,降低细胞液冰点,防止细胞脱水^[50]。刘胜元^[40]的研究发现在低温胁迫下,不同品种花椒叶片的游离脯氨酸含量均有不同程度的升高,且其含量的变化趋势与可溶性蛋白含量变化基本一致。

4 花椒响应低温胁迫的分子机制

除生理变化外,低温胁迫后许多调控因子在转录、蛋白质水平和翻译后修饰等方面也发生一系列变化。近年来,有学者在分子层面探究花椒抗寒机理,具体可归为两种:(1)以低温耐受型和低温敏感型两个品种花椒为试验材料,挖掘低温处理下两个品种的差异基因,分析验证得到抗寒关键基因^[72]。(2)通过外源处理提高花椒耐寒性的分子机制研究^[73]。此外,根据不同的作用方式,目前发现的基因可分为两大类:(1)调控基因;(2)功能基因,如内源激素相关基因等,它们直接参与某些生理生化过程提高花椒的耐寒性。然而,对低温的调控是一个复杂且需要诸多因子共同作用的过程,其不只作用于单一通路,而是通过整个网络的协同调控,层层传递启动各个保护调控网络来使花椒免受伤害^[74]。

在生产过程中花椒容易出现晚霜冻害或“倒春寒”^[52],若从根本上解决这些问题,需要对这些品种中受冷诱导的基因通路和富集调控网络等问题进行探究。田介云^[42]通过对花椒响应低温胁迫的转录组分析及共表达网络构建发现共表达网络中的基因主要通过 10 个方面参与低温响应过程,其 150 个核心基因中主要集中在以下 4 类:信号转导、激素相关、生物合成和相关代谢途径和细胞结构相关的核心基因。其中内吞作用相关的基因 *ERD7*,脱落酸途径相关基因 *PP2C*,晚期胚胎发育丰富蛋白基因 *LEA D-29* 以及两个质膜/脂筏相关 Remorin 基因 *ZB01477* 和 *pp34* 处于网络的核心位置,对花椒的冷响应起关键的作用。研究鉴定到了 ABA 信号通路的主要成分 *PP2C*、*SnRK2* 以及下游基因 *ABF*,已鉴定基因基本构成了一个完整的 ABA 信号途径,说明 ABA 激素信号在低温胁迫的响应中有重要作用。因此,进一步研究植物激素 ABA 在花椒低温响应中的作用具有重要意义。杨玲等^[75]从苹果中克隆出了 *PP2C* 基因,同源表达后,鉴定出了 3 个基因编码的氨基酸序列,在低温处理下均能够被诱导,且其表达量能够被 ABA 诱导,有些也能通过调节 ABA 信号从而调节植物对非生物胁迫做出反应。因此,可在花椒耐寒机理中继续深入研究 *PP2C* 基因。在继续研究 ABA 信号通路的同时还可以拓展其它激素在花椒抗寒方面的研究,如茉莉酸(JA)、水杨酸(SA)和油菜素内脂(BR)等。同时,植物激素的核心转录因子 MYC2 和 WRKY 在花椒耐冷过程中的分子机制也是未来的探索方向。另外,通过测定 ABA 相关合成酶来验证 ABA 响应低温逆境中的作用以及外施 ABA 探究低温逆境下的核心调控通路及其抗寒机理也可为后续研究提供重要参考。

任利明^[76]以“韩城大红袍”幼苗为试验材料,在低温条件下,对褪黑素处理和对对照花椒叶片在不同时间点进行转录组测序,结合 GO 和 KEGG 分析结果,发现褪黑素处理主要参与调控花椒的光合作用和糖代谢相关基因的转录表达,从而调节花椒的耐低温能力。褪黑素上调了与光系统 II 相关的 *Psb* 基因家族的表达,包括 *PsbQ*、*PsbW*、*PsbR*、*Psb27*、*Psb28*、*PsbO*、*PsbS*,进而减轻了低温对光系统的伤害。此外,上调表达的差异基因参与编码蔗糖合成酶、葡萄糖磷酸变位酶以及淀粉合成酶等,有利于花椒叶片中的糖积累,调控了有机物的合成与分解,从而提高花椒抵抗低温的能力。

综上所述,为抵御低温伤害,植物体内逐步形成了复杂且高效的分子调控机制。ABA 信号的核心调控因子 *PP2C*、*SnRK2* 和 *ABF* 及光系统 II 相关的 *Psb* 基因家族在花椒低温胁迫中发挥着重要作用。以上结果不仅能够从分子水平更好的认识花椒对低温的响应,更有利于开展后续研究。

5 低温胁迫下外源物质对花椒的缓解效应

有学者发现通过外源物质能够缓解植物在低温胁迫下的损伤,且能够兼具农艺优质性状,具有好的发展前

景^[77-79]。已有的在花椒低温逆境研究中使用的外源物种类包括激素（褪黑素）、无机化合物（KH₂PO₄）、糖类（寡糖和蔗糖）以及植物生长调节剂（多效唑、烯效唑、乙烯利、PBO 和碧护），（表 3）。任利明发现喷施褪黑素溶液能够缓解低温对花椒植株的伤害，筛选出 200 μmol/L 的褪黑素溶液为缓释低温伤害的最佳浓度^[76]。褪黑素可以改善叶片光合能力；通过降低 MDA 和活性氧含量减轻细胞的氧化损伤。与此同时，他还分析出褪黑素处理的花椒与对照相比差异基因主要有关调控光合作用、物质代谢过程以及酶活性，此外，褪黑素还上调了有利于花椒叶片中糖积累的相关基因。田路^[44]的研究发现壳寡糖溶液能够通过提高 pro、可溶性糖、可溶性蛋白含量显著提升贵州六盘水花椒的抗寒性，且浓度为 100 PPM 时花椒幼苗表现出更强的抗寒性。

表 3 外源物质处理对花椒耐寒性的影响

Table3 Effects of exogenous substance treatment on cold tolerance of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim.

试验材料 Experimental material	外源物名称 Allogene name	处理方法 Treatment method	影响及作用机制 Effect and functional mechanism	参考文献 Reference
贵州六盘水花椒	壳寡糖	壳寡糖溶液 0 PPM、25 PPM、50 PPM、75 PPM、100 PPM、125 PPM 喷施	游离脯氨酸含量、可溶性糖、可溶性蛋白、过氧化物酶活性、过氧化氢酶活性丙二醛含量。	[44]
刺椒、绵椒	KH ₂ PO ₄ 、蔗糖	0.5%KH ₂ PO ₄ 溶液，0.5%蔗糖溶液 喷施	提高花椒可溶性糖含量、可溶性蛋白含量、Pro 含量、POD 活性、SOD 活性和生长量、产量及质量	[47]
竹叶花椒（藤椒）	KH ₂ PO ₄	0.2%、0.4%、0.6%、0.8%KH ₂ PO ₄ 溶液喷施	降低游离脯氨酸含量、提高可溶性糖含量及可溶性蛋白含量；提高 SOD、POD 活性、降低 CAT 活性；降低 MDA 含量	[68]
韩城大红袍	褪黑素	褪黑素溶液（200 μmol/L）喷施	提高花椒的叶绿素荧光参数、POD 活性以及可溶性糖含量，减少 ROS 及 MDA 的积累，褪黑素影响花椒的光合和物质代，诱导光合作用相关基因表达保护光合系统，调控与淀粉合成与分解相关的酶基因来改变渗透调节物质含量，达到提高花椒抗寒性的目的。	[76]
汉源葡萄青椒	多效唑（PP ₃₃₃ ）、烯效唑（Uni）、乙烯利（Etherl）、PBO	多效唑 100、400、700、1000 mg/L；烯效唑 100、200、300、400 mg/L；乙烯利 100、400、700、1000 mg/L；PBO1500、3500、5500、7500 mg/L 喷施	提高青椒花芽内源 ABA 含量及 IAA/GA、ABA/GA 和（IAA+ABA）/GA 的比值，降低 IAA 和 GA 含量，促进花芽分化，抑制枝条伸长，增加粗度，提高木质化程度，提高分化率及坐果率，明显增产。可溶性糖和可溶性蛋白含量增加，增强 SOD 和 POD 酶活性，减少 MDA 积累。	[77]
花椒	KH ₂ PO ₄	0.5%KH ₂ PO ₄ 喷施 1 次、2 次及 3 次	降低新梢受冻率，提高花椒坐果率和单株产量，且喷施 3 次效果最好	[78]
大红袍花椒	碧护	在不同时期喷施 0.0125 %药液的碧护处理	促进细胞分裂和新陈代谢；保花保果、提高坐果率，减少花椒生理落果	[79]

目前有更多种类的外源物被用于缓释植物低温伤害，其作用在植物的各个调控和功能系统中^[80-81]，Zhao 等^[82]以番茄为研究对象，发现在低温胁迫下一氧化氮(NO)含量的升高能够上调 *LeCBF1* 的表达，诱导了清除 ROS 的抗氧化过程，降低了冷害指数。此外，NO 缓解植物冷害的研究在枇杷（*Eriobotrya japonica* (Thunb.) Lindl.）^[83]、冬枣（*Ziziphus jujuba* Mill. cv. Dongzao）^[84]及桃（*Prunus persica* (L.) Batsch）^[85]以及黄瓜（*Cucumis sativus* L.）^[86]等植物中报道，后续可用于花椒在低温逆境下的研究。外源喷施植物激素提高植物抗寒性的研究相继被报道，梁刚等通过喷施不同浓度的外源 ABA 溶液观察低温胁迫下桃枝条抗寒能力的差异，发现喷施外源 ABA 可以抑制 MDA 的积累、促进细胞渗透调节物质（可溶性蛋白、可溶性糖）的积累，诱导植物抵御低温，调节植物体内内源激素平衡，作用于植物各项生理指标，提高抗寒性^[87]。与此同时，王楚侨等^[88]通过外源喷施 EBR 探究低温胁迫下 EBR 对火龙果苗抗氧化系统及脂肪酸不饱和度的影响，发现外源 EBR 有效提高了火龙果苗的抗寒性。此外，外源喷施 EBR 提高抗寒性的研究还在烤烟（Flue cured Tobacco）幼苗^[89]、花生（*Arachis*

hypogaea L.) 幼苗^[90]、葡萄 (*Vitis vinifera* L.)^[91]、茄子 (*Solanum melongena* L.)^[92]等植物中被报道。因此, 外源植物激素在花椒抗寒方面的研究也将是我们未来的探索方向。

6 小结与展望

花椒响应低温胁迫机制的研究已经取得较大进展, 众多国内外有关研究表明低温胁迫影响花椒植株含水量、生物膜结构、抗氧化酶系统和渗透调节物质, 激素信号转导 ABA 途径在花椒抗寒方面有至关重要的作用, 奠定了花椒抗寒内在机理的理论基础。综上所述, 花椒的耐低温能力是受多个调节系统、多种基因控制的。作为一种分布广泛的作物, 在不同的地理环境和品种之间, 花椒的耐寒能力存在差异, 在后续研究中应加强地理环境和品种差异分析, 对研究结果进行实地验证和应用, 促进研究成果的有效转化。未来在农业生产上可以通过引种驯化选育各地区适宜的抗寒花椒品种, 采用防寒保暖农业措施提高花椒的抗寒能力。另外, 应注意抗寒种质资源的培育与选择, 利用基因编辑和遗传改良等技术筛选和培育高抗寒花椒品种, 采用更系统高效的方法对各花椒品种进行准确的抗寒性鉴定, 以更深入解析花椒响应低温的机制。与此同时, 在相关生理机制研究的基础上, 加强对基因组、蛋白组、代谢组等方面的多组学研究, 更深入地探究花椒遗传多样性与稳定性, 挖掘抗寒关键基因并鉴定, 进一步探索低温胁迫下 ABA 等激素信号通路在花椒响应低温的分子机制及调控网络。通过加强花椒响应低温胁迫的分子生物学研究, 可以更好地阐明花椒抗寒性状形成的遗传基础和分子机制, 为其遗传改良提供科学依据。

参考文献

- [1] Fei X T, Shi Q Q, Yang T X, Fei Z X, Wei A Z. Expression stabilities of ten candidate reference genes for RT-qPCR in *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. *Molecules*, 2018, 23 (4): 802.
- [2] Yan H, Zhou F, Liu Y, Zhang Y W, Xu H, Zhang J M, Wang J, Jiang S J, Qin D G, Wang T. *Zanthoxylum bungeanum* Maxim: A review of its phytochemistry, pharmacology, and pharmacokinetics. *Natural Product Communications*, 2023, 18 (10): 1934578X231209153.
- [3] 况冕, 李珊蓉, 吕玉奎. 青花椒实用栽培管理技术. 彩图版. 北京: 中国农业出版社, 2021.7:1-3.
Kuang M, Li S R, Lv Y K. Practical Cultivation and Management Techniques of Green Pepper. Color illustrated edition. Beijing: China Agricultural Press, 2021.7:1-3
- [4] Zhang M M, Wang J L, Zhu L, Li T, Jiang W D, Zhou J, Peng W. *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. (Rutaceae) : a systematic review of its traditional uses, botany, phytochemistry, pharmacology, pharmacokinetics, and toxicology. *International journal of molecular sciences*, 2017, 18 (10): 2172.
- [5] Zhuo Z H, Xu D P, Pu B, Wang R L, Ye M. Predicting distribution of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. in China. *BMC ecology*, 2020, 20: 1-10.
- [6] Airaki M, Leterrier M, Mateos R M, Valderrama R, Chaki M, Basorrio J B, Del Rio L A, Palma J M, Corpas F J. Metabolism of reactive oxygen species and reactive nitrogen species in pepper (*Capsicum annuum* L.) plants under low temperature stress. *Plant, Cell & Environment*, 2012, 35 (2): 281-295.
- [7] Allen D J, Ort D R. Impacts of chilling temperatures on photosynthesis in warm-climate plants. *Trends in plant science*, 2001, 6 (1): 36-42.
- [8] Hu Z R, Liu A, Bi A Y, Amombo E, Gitau M H, Huang X B, Chen L, Fu J M. Identification of differentially expressed proteins in bermudagrass response to cold stress in the presence of ethylene. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 139: 67-78.
- [9] Adolf A, Liu L, Ackah M, Li Y, Du Q X, Zheng D Y, Guo P, Shi Y X, Lin Q, Qiu C Y, Zhao W G. Transcriptome profiling reveals candidate genes associated with cold stress in mulberry. *Brazilian Journal of Botany*, 2021, 44: 125-137.
- [10] Song C B, Yin Y W, Zhou C J, Yang Z F. Cold sensitivity evaluation in different peach cultivars under low temperature stress through lipid remodeling. *Postharvest Biology and Technology*, 2024, 209: 112715.
- [11] 徐远, 杨树华, 贾瑞冬, 赵鑫, 何连球, 孟文慧, 周苗新, 葛红. 弯刺蔷薇枝条越冬抗寒生理与蛋白组学分析. *植物遗传资源学报*, 2020, 21 (06) : 1568-1576.
Xu Y, Yang S H, Jia R D, Zhao X, He L Q, Meng W H, Zhou M X, Ge H. Physiological and proteomics analysis on freezing tolerance of *rosa beggeriana* branches during overwintering. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2020, 21 (06) : 1568-1576.
- [12] Hou L, Wu Q, Zhu X, Li X, Fan X, Hui M, Ye Q, Liu G, Liu X. Transcription factor VvDREB2A from *Vitis vinifera* improves cold tolerance. *Int J Mol Sci*, 2023, 24 (11): 9381.

- [13] An J P, Wang X F, Zhang X W, Xu H F, Bi S Q, You C X, Hao Y J. An apple MYB transcription factor regulates cold tolerance and anthocyanin accumulation and undergoes MIEL1-mediated degradation. *Plant Biotechnol J*, 2020, 18 (2): 337-353.
- [14] 杜朝金, 李贻沛, 尹拓, 杨娜, 杨秀瑶, 张梦洁, 韩沛辰, 奚登贤, 刘小珍, 张汉尧. 低温胁迫下四倍体黄肉中华猕猴桃转录组分析. *植物遗传资源学报*, 2023, 24 (01): 296-306.
- Du C J, Li Y P, Yin T, Yang N, Yang X Y, Zhang M J, Han P C, Xi D X, Liu X Z, Zhang H Y. Transcriptome analysis of cold-treated tetraploid yellow-fleshed actinidia chinensis planch. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023, 24 (01): 296-306.
- [15] Sun Y J, He Y H, Irfan R A, Liu X M, Yu Q Q, Zhang Q, Yang D G. Exogenous brassinolide enhances the growth and cold resistance of Maize (*Zea mays L.*) seedlings under chilling stress. *Agronomy*, 2020, 10 (4): 488-488.
- [16] 唐璇, 吕树伟, 范芝兰, 陈文丰, 潘大建, 李晨. 水稻耐冷性鉴定研究进展. *植物遗传资源学报*, 2023, 24 (02) : 325-331.
- Tang X, Lu S W, Fan Z L, Chen W F, Pan D J, Li C. Advances on the identification of rice cold tolerance. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2023, 24 (02) : 325-331.
- [17] 王伟平, 宋子超, 薄凯亮, 董邵云, 魏爽, 苗晗, 李锦斌, 张圣平, 顾兴芳. 黄瓜核心种质幼苗耐低温性评价及 GWAS 分析. *植物遗传资源学报*, 2019, 20 (06): 1606-1612.
- Wang W P, Song Z C, Bo K L, Dong S Y, Wei S, Miao H, Li J B, Zhang S P, Gu X F. Evaluation and genome-wide association study (GWAS) of low-temperature tolerance at seeding stage in cucumber core germplasm. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2019, 20 (06): 1606-1612
- [18] Zhang J Q, Tao J P, Song L X, Zhang R R, Liu H, Zhao T M, Zhu W M, Xiong A S. Identification of key regulatory factors of molecular marker TGS377 on chromosome 1 and its response to cold stress in tomato[J]. *Agronomy*, 2022, 12 (12): 2985.
- [19] Wang L H, Chen H, Chen G Y, Luo G B, Shen X Y, Yang B O, Bie Z L. Transcription factor SIWRKY50 enhances cold tolerance in tomato by activating the jasmonic acid signaling. *Plant Physiol*, 2023, Nov 3: 578.
- [20] 刘贝贝, 陈利娜, 李好先, 张杰, 牛娟, 曹尚银. 果树响应低温胁迫的分子机制及抗寒性鉴定方法研究进展. *北方园艺*, 2017, (15): 174-179.
- Liu B B, Chen L N, Li H X, Zhang J, Niu J, Cao S Y. Research progress on molecular mechanisms of fruit tree response to low temperature stress and identification methods of cold resistance. *Northern Horticulture*, 2017, (15): 174-179.
- [21] Shi L, Dong X, Fu H, Chai X Y, Bao S Q, Ren Y, Hu K, Li Q, Chen Z X. Differences in physiological characteristics of green prickly ash germplasm resources in response to low-temperature Stress. *Horticulturae*, 2023, 9(11): 1242.
- [22] 金君, 韦欣霏, 宋任锋, 钟宛如, 辛树权. 软枣猕猴桃抗寒性研究进展. *北方园艺*, 2023, (12): 137-143.
- Jin J, Wei X P, Song R F, Zhong W R, Xin S Q. Research progress on cold resistance of Actinidia arguta. *Northern Horticulture*, 2023, (12): 137-143.
- [23] 张向荣. 植物抗寒性机理研究综述. *现代园艺*, 2009, (12): 2-4.
- Zhang X R. Review on mechanism of cold resistance in plants. *Modern Horticulture*, 2009, (12): 2-4.
- [24] 张晓波. 月季抗寒性研究进展. *辽宁农业科学*, 2022, (02): 63-66.
- Zhang X B. Research progress on cold resistance of Chinese rose. *Liaoning Agricultural Sciences*, 2022, (02): 63-66.
- [25] 刘方方, 万映秀, 曹文昕, 张琪琪, 李耀, 李炎, 张平治. 小麦倒春寒抗性鉴定研究进展. *植物遗传资源学报*, 2021, 22 (05) : 1193-1199.
- Liu F F, Wan Y X, Cao W X, Zhang Q Q, Li Y, Li Y, Zhang P Z. Advances on identification of wheat cold tolerance in spring. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22 (05) : 1193-1199.
- [26] Shi P J, Chen Z H, Reddy G V, Hui C, Huang J G, Xiao M. Timing of cherry tree blooming: contrasting effects of rising winter low temperatures and early spring temperatures. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 240: 79-80.
- [27] 闫艳娥, 李小功, 赵爱香, 赵淑芹, 杨春. 渭南地区猕猴桃树冻害发生的因素及关键防治措施. *农业科技通讯*, 2019, (02): 264-265.
- Min Y E, Li X G, Zhao A X, Zhao S Q, Yang C. Factors and key control measures of kiwi tree frost damage in Weinan area. *Agricultural Science and Technology Bulletin*, 2019, (02): 264-265.
- [28] 董志胜, 宋海萍, 刘存臻. 山地石榴树冻害的机理分析及综合防治技术. *农业科技通讯*, 2021, (08): 334-335.
- Dong Z S, Song H P, Liu C Z. Mechanism analysis and comprehensive control technology of frost damage of mountain pomegranate. *Agricultural Science*

and Technology Communication, 2021, (08): 334-335.

- [29] 原双进, 王锐, 原野, 薛卫鹏. 花椒冻害的评价与防控技术. 陕西林业科技, 2018, 46 (04): 77-79+119.
- Yuan S J, Wang R, Yuan Y, Xue W P. Evaluation and prevention of freezing injury to *Zanthoxylum bungeanum*. Shanxi Forest Science and Technology, 2018, 46 (04): 77-79+119.
- [30] 王军辉. 秦安县花椒品种受春季低温冻害特征研究. 甘肃林业科技, 2006, (02): 59-60+58.
- Wang Jun-hui. Study on characteristics of *Zanthoxylum* varieties damaged by low temperature and freezing in spring in Qin 'an County. Journal of Gansu Forestry Science and Technology, 2006, (02): 59-60+58.
- [31] 岳高峰, 马俊强, 祁萍, 韩志强, 李项龙, 马丽婷. 低温冻害对花椒产量及品质的影响. 江西农业学报, 2022, 34 (11): 143-148.
- Yue G F, Ma J Q, Qi P, Han Z Q, Li X L, Ma L T. Effects of low temperature and freezing injury on yield and quality of *Zanthoxylum bungeanum*. Acta Agriculturae Jiangxi, 2022, 34 (11): 143-148.
- [32] 李秀霞. 浅山干旱地区花椒晚霜冻害调查与防控. 农业科技与信息, 2014, (11): 16+18.
- Li X X. Investigation and prevention of late frost damage of *Zanthoxylum* in arid area of shallow Mountain. Agricultural Science-Technology and Information, 2014, (11): 16+18.
- [33] 雷雯, 张向荣, 张军. 春季晚霜冻对凤县花椒冻害成因分析及防御建议——以 2018 年例. 农业与技术, 2020, 40 (09): 121-123.
- Lei W, Zhang X R, Zhang J. Analysis on causes of frost damage of Sichuan pepper in late spring and prevention suggestions: a case study in 2018. Agriculture and Technology, 2020, 40 (09): 121-123.
- [34] 吕小军, 杨途熙, 何小红, 魏安智, 冯世静, 王媛, 戚建华. 冬季低温对花椒抗寒性生理指标的影响. 西北农业学报, 2013, 22 (07): 143-148.
- Lv X J, Yang T X, He X H, Wei A Z, Feng S J, Wang Y, Qi J H. Influence of low temperature stress on the cold-resistance physiological indexes of *Zanthoxylum zanthoxylum* in winter. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2013, 22 (07): 143-148.
- [35] 肖彩玲, 王有科, 贺春燕, 李玉珍, 张广忠. 低温胁迫下花椒新梢生理变化与抗寒性研究. 安徽农业科学, 2008, (10): 3975-3977.
- Xiao C L, Wang Y K, He C Y, Li Y Z, Zhang G Z. Studies on the relationship between the changes of Mian physiological indices and cold-resistance in the new shoots of Dahongpao *Zanthoxylum zanthoxylum* under low temperature stress. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2008, (10): 3975-3977.
- [36] 王美琴. 花椒枝条组织结构与抗寒性的关系. 甘肃科学学报, 2008, (04): 45-47.
- Wang M Q. Relationship between tissue structure and cold resistance of *Zanthoxylum zanthoxylum* branches. Journal of Gansu Sciences, 2008, (04): 45-47.
- [37] 孙丙寅, 刘淑明. 不同种源花椒抗寒性比较研究. 陕西林业科技, 2010, (02): 1-3.
- Sun B Y, Liu S M. Comparison of cold tolerance of *Zanthoxylum bungeanum* different provenances. Shanxi Forest Science and Technology, 2010, (02): 1-3.
- [38] Zhang J, Yu L, Han N, Wang D M. Characterization of phenolic chemotypes, anatomy, and histochemistry of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. Industrial Crops and Products, 2023, 193: 116149.
- [39] 杨桂绒, 杨世宏, 刘亚宜. 2009. 低温冻害对宜川花椒生长的影响. 陕西林业科技, (01): 55-57.
- Yang G R, Yang S H, Liu Y Y. Effects of freezing weather on the growth of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. Shaanxi Forest Science and Technology, 2009, (01): 55-57.
- [40] 刘胜元, 张春梅, 许平, 王华田, 刘秀梅. 基于导水率对花椒品种抗寒性的评价. 山东农业科学, 2021, 53 (12): 58-63.
- Liu S Y, Zhang C M, Xu P, Wang H T, Liu X M. Evaluation on cold resistance of *Zanthoxylum bungeanum* cultivars based on hydraulic conductivity. Shandong Agricultural Sciences, 2021, 53 (12): 58-63.
- [41] 刘淑明, 孙丙寅, 刘杜玲. 不同种源花椒抗寒性研究(II). 西北农业学报, 2010, 19 (11): 119-124.
- Liu S M, Sun B Y, Liu D L. Study on cold hardness of different provenances of *Zanthoxylum bungeanum* (II). Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2010, 19 (11): 119-124.
- [42] 田介云. 花椒幼苗低温胁迫下生理和分子响应机制研究. 2021. 西北农林科技大学.
- Tian J Y. Physiological and molecular response mechanism of *Zanthoxylum bungeanum* seedlings under low temperature stress. 2021, Northwest A&F University.

- [43] 张健, 谢燕. 花椒低温冻害调查与分析. 陕西农业科学, 2019, 65 (09): 83-84.
- Zhang J, Xie Y. Survey and analysis of low temperature damage in prickly ash. Shaanxi Journal of Agricultural Sciences, 2019, 65 (09): 83-84.
- [44] 田路. 壳寡糖对花椒幼苗抗寒性的影响. 2019. 西北农林科技大学.
- Tian L. Effect of chitosan oligosaccharides on cold resistance of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. seedlings. 2019, Northwest Agriculture and Forestry University.
- [45] 赵昌平. 竹叶花椒光合特性及低温胁迫生理研究. 2018, 四川农业大学.
- ZHAO C P. Study on photosynthetic characteristics and low temperature stress physiology of *Zanthoxylum armatum*. 2018, Sichuan Agricultural University.
- [46] 毕君. 山椒栽培机理及关键技术研究. 2009, 南京林业大学.
- BI J. Study on mechanism and key technology of cultivation of *Zanthoxylum piperitum* DE Candolle. 2009, Nanjing Forestry University.
- [47] 杨宇芳. 花椒新梢抗寒性研究. 2009, 甘肃农业大学.
- YANG Y F. Cold resistance of *Zanthoxylum bungeanum* shoots. 2009, Gansu Agricultural University.
- [48] 刘冰, 王有科. 应用 Logistic 方程确定花椒枝条低温半致死温度. 甘肃农业大学学报, 2005, (04): 475-479.
- Liu B, Wang Y K. Application of Logistic equation on determination of lethal dose 50 temperature of *Zanthoxylum bungeanum* shoots. Journal of Gansu Agricultural University, 2005, (04): 475-479.
- [49] 付豪. 引种地生态地理因素对花椒种质资源表型性状及抗寒性的影响. 2023, 重庆三峡学院.
- FU H. Influence of eco-geographical factors at the introduction site on phenotypic traits and cold resistance of pepper germplasm resources. 2023, Chongqing Three Gorges University.
- [50] 陈政, 李佩洪, 唐伟, 龚霞, 吴银民, 吴军. 日本无刺花椒抗寒性的初步研究. 现代园艺, 2020, 43 (09): 12-15.
- Chen Z, Li P H, Tang W, Gong X, Wu Y M, Wu J. Preliminary study on cold resistance of prickly prickly pepper in Japan. Contemporary Horticulture, 2020, 43 (09): 12-15.
- [51] 刘胜元, 张明忠, 王华田, 刘秀梅, 战中才. 3 个主栽花椒品种的抗寒性评价. 森林与环境学报, 2021, 41 (04): 388-395.
- Liu S Y, Zhang M Z, Wang H T, Liu X M, Zhan Z C. Evaluation of the cold resistance capability of three different cultivars of *Zanthoxylum bungeanum*. Journal of Forest and Environment, 2021, 41 (04): 388-395.
- [52] 刘玲. 花椒抗寒抗旱性研究. 2011, 西北农林科技大学.
- Liu L. Research on cold and drought resistance of *Zanthoxylum bungeanum*. 2011, Northwest Agriculture and Forestry University.
- [53] 丁思悦, 王雨婷, 赵佳琪, 王文, 惠竹梅. 葡萄种质抗寒性鉴定及综合评价. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2024, (06): 1-15.
- Ding S Y, Wang Y T, Zhao J Q, Wang W, Hui Z M. Identification and comprehensive evaluation of cold resistance among grape germplasm. Journal of Northwest A & F University (Nat. Sci. Ed.), 2024, (06): 1-15.
- [54] 王天鹤, 代志国, 张丙秀, 冯思铭, 张臣. 越冬期软枣猕猴桃田间冻害调查及抗寒生理. 北方园艺, 2021, (19): 15-21.
- Wang T H, Dai Z G, Zhang B X, Feng S M, Zhang C. Field freezing injury investigation and physiological characteristics of cold resistance of actinidia arguta during overwintering. Northern Horticulture, 2021, (19): 15-21.
- [55] 杨途熙, 魏安智, 李晓, 魏洲. 越冬过程中花椒抗寒性与组织水和渗透调节物质的变化. 植物生理学通讯, 2010, 46 (06): 579-582.
- Yang T X, Wei A Z, Li X, Wei Z. Changes of resistance and tissue water and osmoregulation substances of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. during winter. Plant Physiology Journal, 2010, 46 (06): 579-582.
- [56] 曹健冉, 赵滢, 艾军. 软枣猕猴桃枝条越冬抗寒性比较及其生理差异分析. 吉林农业大学学报, 2023, 45 (05): 558-563.
- Cao J R, Zhao Y, Ai J. Comparison of cold resistance and its physiological differences of *Actinidia arguta* branches during wintering. Journal of Jilin Agricultural University, 2023, 45 (05): 558-563.
- [57] Jooste M, Rohwer A E, Kidd M, Huysamer M. Comparison of antioxidant levels and cell membrane composition during fruit development in two plum cultivars (*Prunus salicina* Lindl.) differing in chilling resistance. Scientia Horticulturae, 2014, 180: 176-189.
- [58] 潘晓雪, 张现伟, 李经勇, 雷开荣. 渝 17S 对低温胁迫的响应及耐冷机制初步研究. 植物遗传资源学报, 2021, 22 (01): 205-213.

- Pan X X, Zhang X W, Li J Y, Lei K R. The effect of low temperature stress on the growth of ‘Yu17S’ and a preliminary study of cold-resistance mechanisms. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2021, 22 (01) : 205-213.
- [59] Shu P, Li Y J, Xiang L T, Sheng J P, Shen L. Ethylene enhances tolerance to chilling stress in tomato fruit partially through the synergistic regulation between antioxidant enzymes and ATP synthases. *Postharvest Biology and Technology*, 2022, 193: 112065.
- [60] Yu J, Cang J, Lu Q W, Fan B, Xu Q H, Li W N, Wang X T. ABA enhanced cold tolerance of wheat ‘dn1’ via increasing ROS scavenging system. *Plant signaling behavior*, 2020, 15 (8): 1780403.
- [61] 包崇来, 杜黎明, 胡天华, 朱琴妹, 胡海娇, 何群燕, 毛伟海. 茄子耐低温材料的筛选及其耐低温生理响应研究. *植物遗传资源学报*, 2013, 14 (06) : 1161-1166.
- Bao C L, Du L M, Hu T H, Zhu Q M, Hu H J, He Q Y, Mao W H. Screen of low-temperature tolerant cultivar and analysis of physiological mechanism in eggplant. *Journal of Plant Genetic Resources*, 2013, 14 (06) : 1161-1166.
- [62] Liu S Y, Liu X M, Han X Y, Wang H T, Xu P, Zhang C M. Comparative Patterns of Physiological Responses to Cold Resistance of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. *원예과학기술지*, 2023, 41(5): 508-521.
- [63] Attia M S, Osman M S, Mohamed A S, Mahgoub H A, Garada M O, Abdelmouty E S, Latef A A H A. Impact of foliar application of chitosan dissolved in different organic acids on isozymes, protein patterns and physio-biochemical characteristics of tomato grown under salinity stress. *Plants*, 2021, 10 (2): 388.
- [64] 孙浩, 李大勇, 郭伟珍, 武军凯等, 李莹, 赵京献. 不同花椒品种抗旱霜能力测定. *河北林业科技*, 2024, (02): 6-11+20.
- Sun H, Li D Y, Guo W Z, Wu J K, Li Y, Zhao J X. Determination of early frost resistance of different *Zanthoxylum bungeanum* varieties. *Journal of Hebei Forestry Science and Technology*, 2024, (02): 6-11+20.
- [65] Rahemi A, Fisher H, Carter K, Taghavi T. Mitigating grapevine winter damage in cold climate areas. *Horticultural Science*, 2022, 49 (2): 59-70.
- [66] Liu R X, Rong Y Z, Tian X, Hashem A, Allah E F A, Zou Y N, Wu Q S. Mycorrhizal fungal effects on plant growth, osmolytes, and *CsHsp70s* and *CsPIPs* expression in leaves of cucumber under a short-term heat stress. *Plants*, 2023, 12 (16): 2917.
- [67] Lin Q F, Wang J Y, Gong J X, Zhang Z L, Wang S, Sun J, Li Q Q, Gu X, Jiang J H, Qi S L. The *Arabidopsis thaliana* trehalose-6-phosphate phosphatase gene *AtTPPI* improve chilling tolerance through accumulating soluble sugar and JA. *Environmental and Experimental Botany*, 2023, 205: 105117.
- [68] 李飞. KH_2PO_4 对青花椒幼苗抗寒性的影响. 2013, 四川农业大学.
- Li Fei. The effects of KH_2PO_4 on the cold resistance characteristics of Qinghuajiao. 2013, Sichuan Agricultural University.
- [69] Han X, Yao F, Xue T T, Wang Z L, Wang Y, Wang Z L, Cao X, Hui M, Wu D, Li Y H, Wang H, Li H. Sprayed biodegradable liquid film improved the freezing tolerance of cv. Cabernet Sauvignon by up-regulating soluble protein and carbohydrate levels and alleviating oxidative damage. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1021483.
- [70] 何西凤, 杨途熙, 魏安智, 杨恒, 张睿. 自然越冬过程中花椒抗寒性生理指标的变化. *东北林业大学学报*, 2009, 37(05): 67-69.
- He X F, Yang T X, Wei A Z, Yang H, Zhang R. Changes of physiological indexes of *Zanthoxylum bungeanum* related to cold resistance during natural overwintering. *Journal of Northeast Forestry University*, 2009, 37 (05): 67-69.
- [71] Wang W L, Wang X, Lv Z S, Khanzada A, Huang M, Cai J, Zhou Q, Huo Z Y, Jiang D. Effects of cold and salicylic acid priming on free proline and sucrose accumulation in winter wheat under freezing stress. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2021, 41 (6): 1-14.
- [72] Tian J Y, Ma Y, Tian L, Huang C, Chen M, Wei A Z. Comparative physiology and transcriptome response patterns in cold-tolerant and cold-sensitive varieties of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. *Industrial Crops and Products*, 2021, 167: 113562.
- [73] 任利明, 谢芳, 丁飞, 张硕新. 褪黑素对花椒幼苗低温伤害的缓解效应. *西北林学院学报*, 2023, 38 (4): 34-43.
- Ren L M, Xie F, Ding F, Zhang S X. The mitigative effect of melatonin on seedlings under chilling stress. *Journal of Northwest Forestry University*, 2023, 38 (4): 34-43.
- [74] Li Q, Cai Y M, Gu L Q, Yu X H, Wang Y, Zhang G L, Zhao Y Q, Abdullah S, Li P. Transcriptome reveals molecular mechanism of cabbage response to low temperature stress and functional study of BoPYL8 gene. *Scientia Horticulturae*, 2024, 323: 112523.
- [75] 杨玲, 董美琳, 肖全鑫, 卢艳芬. ‘金冠’苹果 PP2C 基因克隆及低温胁迫下的表达. *北京农学院学报*, 2023, 38 (02): 1-5.
- Yang L, Dong M L, Xiao Q X, Lu Y F. Cloning and expression of PP2C gene in ‘Golden Crown’ apple under low temperature stress. *Journal of Beijing*

University of Agriculture, 2023, 38 (02): 1-5.

[76] 任利明.褪黑素对花椒低温胁迫调控机理研究. 2022, 西北农林科技大学.

Ren L M. Regulation mechanism of melatonin on *Zanthoxylum bungeanum* under chilling stress. 2022, Northwest Agriculture and Forestry University.

[77] 桂慧颖.生长调节剂对汉源葡萄青椒花芽分化与产量的影响. 2019, 四川农业大学.

GUI H Y. Effects of plant growth regulators on flower bud differentiation and yield of *Z. armatum* 'Hanyuan Putao Qingjiao'. 2019, Sichuan Agricultural University

[78] 司志国, 王琳.磷酸二氢钾对花椒抗寒性及产量的影响.林业科技, 2013, 38(02): 39-40.

SI Z G, WANG L. Effect of potassium dihydrogen phosphate on cold hardiness and yield of *Zanthoxylum bungeanum*. Forestry Science & Technology, 2013, 38(02): 39-40.

[79] 南月政, 蔡麟阁.碧护对花椒晚霜冻害及生长结果的影响.林业实用技术, 2014, (04): 41-42.

NAN Y Z, CAI L G. Influence of Biocare on late frost damage and growth results of peppers. Forest Science and Technology, 2014, (04): 41-42.

[80] Tian J Y, Ma Y, Chen Y B, Chen X, Wei A Z. Plant hormone response to low-temperature stress in cold-tolerant and cold-sensitive varieties of *Zanthoxylum bungeanum* Maxim. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 847202.

[81] 崔均涛. 外源物质对低温下柱花草的生理响应及相关基因表达影响. 2021, 仲恺农业工程学院.

Cui J T. Effects of exogenous substances on physiological response and related gene expression of *Stylosanthes* under low temperature. 2021, Zhongkai College of Agricultural Engineering.

[82] Zhao R R, Sheng J P, Lv S N, Zheng Y, Zhang J, Yu M M, Shen L. Nitric oxide participates in the regulation of *LeCBF1* gene expression and improves cold tolerance in harvested tomato fruit. Postharvest Biology and Technology, 2011, 62 (2): 1-126.

[83] Xu M J, Dong J F, Zhang M, Xu X B, Sun L N. Cold-induced endogenous nitric oxide generation plays a role in chilling tolerance of loquat fruit during postharvest storage. Postharvest Biology and Technology, 2011, 65: 5-12.

[84] Zhao Y T, Zhu X, Hou Y Y, Wang X Y, Li X H. Postharvest nitric oxide treatment delays the senescence of winter jujube (*Zizyphus jujuba* Mill. cv. Dongzao) fruit during cold storage by regulating reactive oxygen species metabolism. Scientia Horticulturae, 2020, 261: 09009.

[85] Cai H F, Han S, Yu M L, Ma R J, Yu Z F. Exogenous nitric oxide fumigation promoted the emission of volatile organic compounds in peach fruit during shelf life after long-term cold storage. Food Research International, 2020, 133: 09

[86] Feng Y Q, Fu X, Han L J, Xu C X, Liu C Y, Bi H G, Ai X Z. Nitric oxide functions as a downstream signal for melatonin-induced cold tolerance in cucumber seedlings. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 686545.

[87] 梁刚, 赵崇宇, 苏凯, 刘春生, 肖坤, 李刚, 武军凯, 肖啸, 张立彬, 张晨光. 外源 ABA 对低温胁迫下 21 世纪与久硕桃枝条抗寒性的影响. 果树学报, 2023, 40 (10): 2136-2148.

Liang G, Zhao C Y, Su K, Liu C S, Xiao K, Li G, Wu J K, Xiao X, Zhang L B, Zhang C G. Effects of exogenous ABA on the cold resistance of branches of 21st century and Jiusuo peaches. Journal of Fruit Science, 2023, 40 (10): 2136-2148.

[88] 王楚侨, 罗澜, 罗弦, 贾永霞, 黄一梅. 外源 EBR 对低温胁迫下火龙果苗抗氧化系统及脂肪酸不饱和度的影响. 热带作物学报, 2023, 44 (01): 103-112.

Wang C Q, Luo L, Luo X, Jia Y X, Huang Y M. Effects of exogenous EBR on antioxidant system and fatty acid unsaturation of pitaya seedling under low temperature stress. Chinese Journal of Tropical Crops, 2023, 44 (01): 103-112.

[89] 沈子奇, 向世鹏, 许金亮, 范敏, 张云萍, 谢鹏飞, 李强. 喷施外源 EBR 和 H₂O₂ 对烤烟幼苗抗低温胁迫的影响. 云南农业大学学报:自然科学版, 2022, 37 (04): 623-629.

Shen Z Q, Xiang S P, Xu J L, Fan M, Zhang Y P, Xie P F, Li Q. Effects of spraying exogenous EBR and H₂O₂ on the resistance of tobacco seedlings to low temperature stress. Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science), 2022, 37 (04): 623-629.

[90] 石欣隆, 薛娴, 杨月琴, 张梦圆, 张新友. 2, 4-表油菜素内酯对低温胁迫下花生幼苗生长及生理特性的影响. 中国油料作物学报, 2023, 45 (02): 341-348.

Shi X L, Xue X, Yang Y Q, Zhang M Y, Zhang X Y. Effects of 2, 4-epibrassinolide on growth and physiological characteristics of peanut seedlings under low temperature stress. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2023, 45 (02): 341-348.

[91] 赵芳芳, 郭学良, 刘研, 汪月宁, 殷梦婷, 代红军. 冬前喷施 EBR 对‘美乐’葡萄枝条生理特性及萌芽的影响. 西北农业学报, 2022, 31 (03): 328-334.

Zhao F F, Guo X L, Liu Y, Wang Y N, Yin M T, Dai H J. Effects of brassinolide on physiological characteristics of ‘Merlot’ grape branches under low temperature stress. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2022, 31 (03): 328-334.

[92] 范小玉, 赵跃锋. 2, 4-表油菜素内酯对低温胁迫下茄子幼苗生长及生理特性的影响. *北方园艺*, 2021, (22): 7-13.

Fan X Y, Zhao Y F. Effects of 2, 4-epibrassinolipids on growth and physiological characteristics of eggplant seedlings under low temperature stress. *Northern Horticulture*, 2021, (22): 7-13.