

低温胁迫对金毛狗叶片逆境生理及总黄酮含量的影响

林志楷¹, 甘祎恣², 林文珍¹, 王炳南², 郭迟鸣¹, 刘黎卿¹, 王辉彬²

1. 福建省亚热带植物研究所/福建省亚热带植物生理生化重点公共实验室, 福建厦门 361006; 2. 福建省长泰岩溪国有林场, 福建漳州 363900

摘 要: 国家二级保护植物金毛狗 (*Cibotium barometz*) 具有巨大的药用和观赏价值, 自然分布于我国南方地区, 对生长环境的要求较高。研究金毛狗对低温胁迫的生理响应机制, 可为其人工栽培及资源的综合利用提供科学依据。本研究以人工栽培的金毛狗叶片为试验材料, 设置 5、15、25 °C 三个温度水平, 每个温度水平分别处理 5、10、15 d。胁迫处理后, 测定其叶片中的叶绿素荧光参数、生理指标及总黄酮含量, 分析不同温度条件下金毛狗叶片的生长和生理特性。结果表明: 在 5、15 °C 处理后, 金毛狗叶片光合能力显著下降, 超氧化物歧化酶 (SOD) 和过氧化物酶 (POD) 活性明显升高, 而游离脯氨酸 (Pro) 和可溶性糖含量差异不显著。在 5 °C 条件下处理 15 d 时, 金毛狗叶片内丙二醛 (MDA) 含量显著增加。适当的低温处理显著促进了金毛狗叶片中总黄酮含量的积累, 在 5、15 °C 条件下处理至 10 d 时, 总黄酮含量达到最高值, 分别为 25 °C 处理组的 688.78% 和 511.01%。本研究结果表明, 低温胁迫对金毛狗各项生理指标的影响存在差异, SOD、POD 活性及总黄酮含量可作为评估金毛狗成苗耐寒性鉴定的主要指标。15 °C 及以下的温度会显著降低金毛狗的光合作用能力, 导致逆境胁迫, 并显著增加叶片中的总黄酮含量。此结果可为金毛狗人工种植中优化温控条件提供重要参考。

关键词: 金毛狗; 低温胁迫; 生理指标; 叶绿素荧光; 总黄酮

中图分类号: S567 文献标志码: A

Effects of Low Temperature Stress on the Adversity Physiology and Total Flavonoid Content of *Cibotium barometz* Leaves

LIN Zhikai^{1*}, GAN Yiwen², LIN Wenzhen¹, WANG Bingnan², GUO Chiming¹, LIU Liqing¹, WANG Huibin²

1. Fujian Institute of Subtropical Botany / Fujian Key Laboratory of Subtropical Plant Physiology and Biochemistry, Xiamen, Fujian 361006, China; 2. Changtai Yanxi State-owned Forest Farm, Zhangzhou, Fujian 363900, China

Abstract: *Cibotium barometz*, a nationally second-class protected plant in China, exhibits significant medicinal and ornamental value. It is naturally distributed in the southern regions of China and exhibits stringent requirements for its growth environment. Investigating the physiological response mechanisms of *C. barometz* to low-temperature stress can provide a scientific foundation for its artificial cultivation and the comprehensive development and utilization of its resources. This study utilized artificially cultivated *C. barometz* as the experimental material and established three temperature levels: 5 °C, 15 °C and 25 °C. Each temperature level was subjected to treatments lasting 5 days, 10 days, and 15 days, respectively. Following the stress treatment, chlorophyll fluorescence parameters, physiological indicators, and total flavonoid content in the leaves were measured. The growth and physiological characteristics of *C. barometz* under different temperature conditions were analyzed based on the experimental results. The results indicated that following exposure to 5 °C and 15 °C, the photosynthetic capacity of *C. barometz* leaves significantly decreased, whereas the activities of superoxide dismutase (SOD) and peroxidase (POD) markedly increased. In contrast, no significant differences were observed in the levels of free proline (Pro) and soluble sugars. After 15 days of treatment at 5 °C, the malondial-

收稿日期 2025-01-13; 接受日期 2025-02-27

基金项目 福建省林业科技项目 (闽林科便函[2022]9 号); 厦门市科学技术局福建省亚热带植物研究所基本科研项目 (市级) (No. 3502Z2024YZS07, No. 3502Z2024YZS03)。

作者简介 林志楷 (1981—), 男, 硕士, 副研究员, 研究方向: 植物生理生化与分子生物学, E-mail: Lzk748@aliyun.com。

dehyde (MDA) content in the leaves of *C. barometz* significantly increased. Proper low-temperature treatment significantly enhanced the accumulation of total flavonoids in the leaves of *C. barometz*. On the 10th day of treatment at 5 °C and 15 °C, the total flavonoid content reached 688.78% and 511.01% of that in the 25 °C treatment group, respectively, representing the highest levels observed. This study demonstrated that low-temperature stress exerts differential effects on various physiological indicators in *C. barometz*. The activities of SOD and POD, and the total flavonoid content, can serve as key indicators for evaluating the cold tolerance of *C. barometz* seedlings. Temperatures of 15 °C and below can significantly reduce the photosynthetic capacity of *C. barometz*, leading to abiotic stress and a marked increase in the total flavonoid content in its leaves. This result could provide an important reference for optimizing temperature control conditions in the artificial cultivation of *C. barometz*.

Keywords: *Cibotium barometz*; low temperature stress; physiological indexes; chlorophyll fluorescence; total flavonoids

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2025.06.016

金毛狗[*Cibotium barometz* (L.) J. Sm.]作为国家二级保护植物, 具有巨大的药用和观赏价值, 自然分布于四川、重庆、贵州、云南、广西、广东、福建、江西等地^[1]。该物种对生长环境有较高要求, 在 20~30 °C 的温度范围内已成功实现人工栽培^[2]。低温作为一种主要的非生物胁迫因素, 对植物的生长发育有着极大的影响。金毛狗的最佳生长及耐受温度尚未明确, 这在很大程度上限制了该珍稀植物的规模化种植和开发利用。因此研究金毛狗应对低温胁迫的生理响应机制具有重要意义。金毛狗的根状茎是其主要药用部位, 具有悠久的民间及临床应用历史, 常用于治疗腰膝酸软、手足麻木等症状^[3]。目前, 关于金毛狗生理活性成分的分析、提取及应用研究主要集中在其根状茎部分, 而对叶片的研究相对较少。傣医学认为金毛狗叶片具有利尿通淋、清热凉血等功效, 可用于治疗肠炎、痢疾等症^[4]。前人研究已验证金毛狗叶片富含黄酮类化合物^[5], 这些成分具有抗氧化、抗炎和抗肿瘤等生理活性。SAITO 等^[6]从金毛狗的地上部分分离出了山柰素 (kaempferol), 林燕如等^[7]则通过大孔树脂工艺成功纯化了金毛狗叶片中的总黄酮。目前, 国内外尚未见关于金毛狗在逆境胁迫下诱导黄酮等活性物质的研究报道。超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD)、过氧化物酶 (peroxidase, POD) 是植物体内清除自由基的主要酶类, 脂质过氧化物丙二醛 (malondialdehyde, MDA) 常作为衡量膜质过氧化程度的标志, 游离脯氨酸 (proline, Pro)、可溶性糖是植物体内重要的渗透调节物质。本研究以金毛狗为试材, 通过低温处理后测定并分析其叶片中的叶绿素荧光参数、SOD 活性等 5 项生理指标及总黄酮含量的变化情况。所得结果有助于揭示金毛狗的耐寒生理机制及其药用成分

的形成规律, 为金毛狗的人工种植及资源的综合利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 材料

选取生长状况基本一致的三年生金毛狗叶片为试验材料, 植株均为福建省亚热带植物研究所林志楷副研究员人工培育。栽植土基本养分为有机质 20.64 g/kg, pH 5.83, 水解氮 164 mg/kg, 有效磷 190 mg/kg, 速效钾 109 mg/kg。

1.2 方法

1.2.1 试验设计 参考金毛狗自然生境冬季气温, 本研究设计了 5 °C 和 15 °C 作为低温处理, 并以 25 °C 为对照处理。于 2023 年 3—4 月在福建省亚热带植物研究所气候室进行试验, 分别调节 3 个气候室温度为 5、15、25 °C, 共 3 个温度水平, 每个温度水平分别处理 5、10、15 d。每个处理 3 个重复, 每个重复金毛狗植株 5 株。在处理时间到达 5、10、15 d 分别采集长势大致相同的金毛狗叶片, 叶片采集后立即用锡箔纸包好, 分别编号并做好标记, 根据不同的采集时间和处理温度对样品进行分组, 放入液氮中速冻, -80 °C 超低温冰箱保存待测。在处理时间 15 d 时测量叶绿素荧光参数。

1.2.2 指标测定 取叶龄相同、大小相近的二回羽状叶, 经暗处理后采用 IMAGING-PAM MINI 叶绿素荧光仪 (德国 WALZ) 读取荧光参数, 测量光合电子传递速率 (photosynthetic electron transport rate, ETR)、光化学效率 $Y(II)$ 、光化学淬灭系数 (photochemical quenching, qP)、非光化学淬灭系数 (non-photochemical quenching, qN)。取新鲜叶片去除叶脉, 叶片 SOD 活性采用氮蓝四唑比色法测定, POD 活性使用南京建成生

物工程研究所试剂盒测定,MDA、Pro、可溶性糖、总黄酮含量使用北京 Solarbio 试剂盒测定。

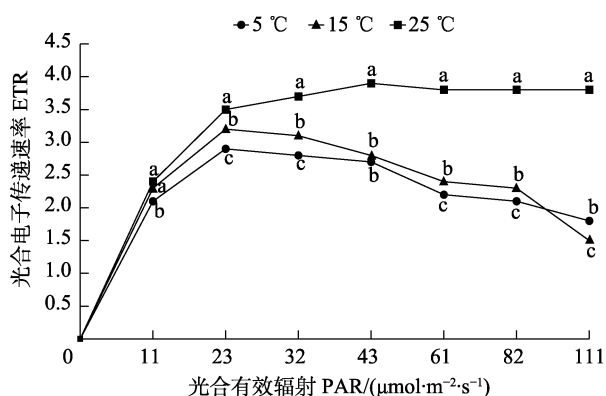
1.3 数据处理

采用 Microsoft Excel 2016 软件进行数据处理和作图,采用 SPSS 26.0 统计分析软件进行方差分析。数值为 3 次生物学重复的平均值 $\pm$ 标准差,不同小写字母表示 LSD 分析方法下同一处理天数不同温度之间差异显著 ($P < 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 不同温度对金毛狗叶片叶绿素荧光参数的影响

2.1.1 不同温度金毛狗叶片光响应曲线 如图 1 所示,金毛狗叶片在不同温度下 ETR 值随着光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)增加表现出不同的趋势。金毛狗为喜阴植物,3 个温度的 ETR 均值在 PAR 为 $11 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时相当。25 °C 处理的 ETR 均值在 PAR 为 $43 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时达到最高,之后随着 PRA 的增加仍维持平稳。5、15 °C 两个处理在 PAR 为 $23 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时出现拐点,之后随着 PRA 的继续增加 ETR 逐渐降低。3 个温度处理 15 d 后差异明显,表明 15 °C 及以下温度对金毛狗的光保护能力造成了不利影响。



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$).

图 1 不同温度处理金毛狗叶片光响应曲线

Fig. 1 Light response curves of *C. barometz* under different temperature treatments

2.1.2 不同温度对金毛狗叶片 Y(II)的影响 由图 2 可知,暗适应后各温度处理叶的中部 Y(II)变化较大,叶中部大约同一位置在同一辐射下 PS II 的实际光合效率温度处理表现为 $25\text{ °C} > 15\text{ °C} > 5\text{ °C}$ 。25 °C 处理数值最高,为 0.815,高于 5、15 °C 处理,随着光照强度和时间的增加,5、15 °C

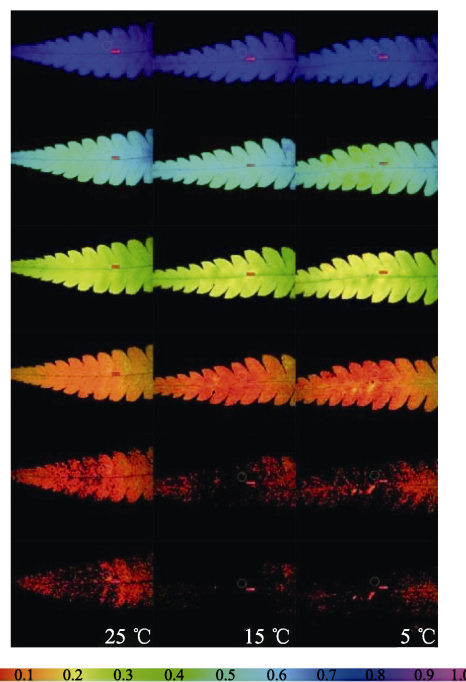


图 2 不同温度处理金毛狗叶片的叶绿素荧光 Y(II)

Fig. 2 Chlorophyll fluorescence Y(II) in leaves of *C. barometz* under different temperature treatments

两个处理的 Y(II)更快降至 0,而 25 °C 处理的 Y(II)还能保持在 0.061,表明金毛狗在 15 °C 及以下温度的光合效率有所降低。

2.1.3 不同温度对金毛狗叶片 qP 的影响 金毛狗叶片 qP 值随辐射变化过程如图 3 所示,qP 值从 1(白色)下降到 0。相较于 25 °C 处理,5、15 °C 处理的金毛狗叶片 qP 值下降更快,但图像中肉眼可见的变化并不明显,判断植株光合能力是否减弱还需要结合其他叶绿素荧光参数指标加以分析。

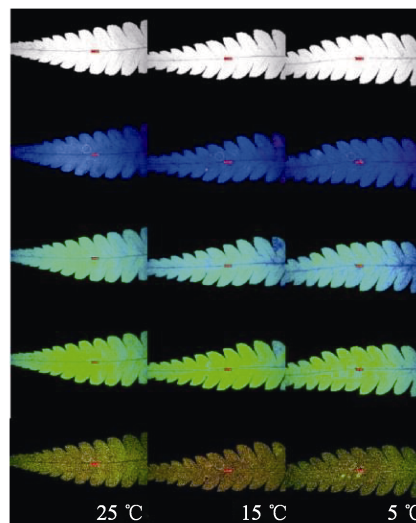


图 3 不同温度处理金毛狗叶片叶绿素荧光 qP

Fig. 3 Chlorophyll fluorescence qP in leaves of *C. barometz* under different temperature treatments

2.1.4 不同温度对金毛狗叶片 qN 的影响 高 qN 值在叶绿素荧光成像系统下呈现为紫色。如图 4 所示, 处理温度越低, 金毛狗叶片的 qN 值越高, 5 °C 处理在颜色变化上最明显, 光合作用效率显著降低。可见, 金毛狗叶片 qN 与外部环境温度的关联较为密切, 5 °C 较 15 °C 对植株低温胁迫更明显。

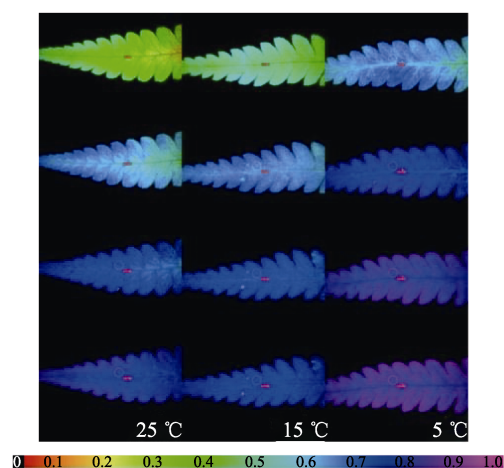


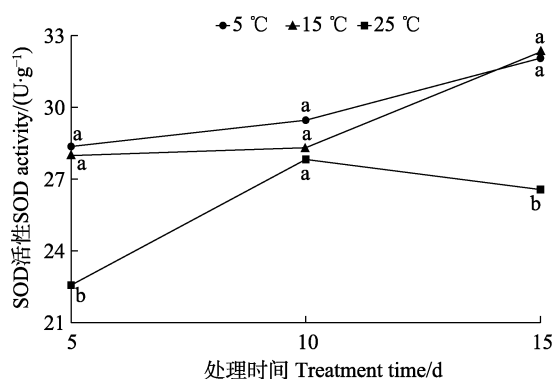
图 4 不同温度处理金毛狗叶的叶绿素荧光 qN

Fig. 4 Chlorophyll fluorescence qN in leaves of *C. barometz* under different temperature treatments

2.2 不同温度对金毛狗叶片生理指标的影响

2.2.1 不同温度对金毛狗叶片 SOD 活性的影响

由图 5 可知, 在 5、15 °C 处理下, 金毛狗叶片的 SOD 活性随着时间的延长总体上升, 在 5~10 d 时相对平稳, 在 10~15 d 时提升较多; 25 °C 处理下, 在 5~10 d 之间有所增加, 分析其原因可能是由于植物在生长中抗氧化酶的正常积累; 3 个温度处理下同一时间段比较, 5、15 d 时低温处理的 SOD 活性比 25 °C 均显著升高 20% 以上 ($P < 0.05$)。



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

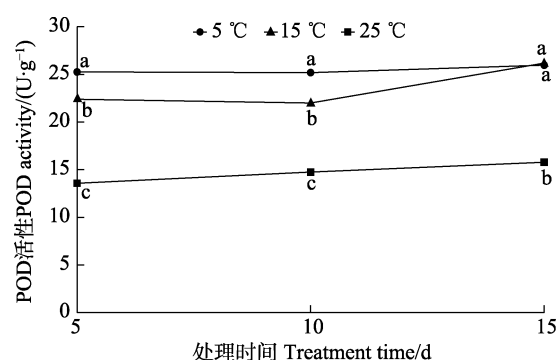
Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$).

图 5 不同温度处理金毛狗叶片 SOD 活性变化曲线

Fig. 5 Curve of SOD activity in leaves of *C. barometz* under different temperatures

2.2.2 不同温度对金毛狗叶片 POD 活性的影响

由图 6 可知, 3 个温度处理 POD 活性均随着时间的延长总体升高, 但是提升幅度不大。3 个温度处理下同一时间段比较, 2 个低温处理与 25 °C 处理的 POD 活性均显著升高 49% 以上 ($P < 0.05$)。在 5、10 d 时, 5 °C 与 15 °C 处理相比, POD 活性均升高 12% 以上 ($P < 0.05$), 温度越低对植株的胁迫越大。在 15 d 时, 5 °C 与 15 °C 处理的 POD 活性趋近, 分析其原因可能是植株的 POD 保护能力已经达到饱和。



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

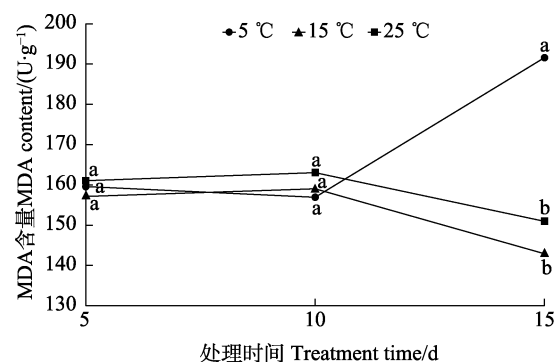
Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$).

图 6 不同温度处理金毛狗叶片 POD 活性变化曲线

Fig. 6 Curve of POD activity in leaves of *C. barometz* under different temperatures

2.2.3 不同温度对金毛狗叶片 MDA 含量的影响

如图 7 所示, MDA 含量随着处理时间的延长发生不同的变化。在 5、10 d 时, 3 个温度处理的 MDA 含量变化差异均不显著; 15 d 时, 15、25 °C 处理的 MDA 含量分别降低 10.15%、7.41%, 而 5 °C 处理的 MDA 含量升高 22.08%, 表明此处理条件下的叶片细胞已经实质受损。



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

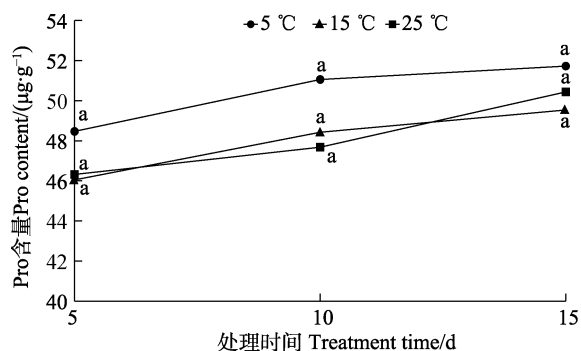
Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$).

图 7 不同温度处理金毛狗叶片 MDA 含量变化曲线

Fig. 7 Curve of MDA content in leaves of *C. barometz* under different temperatures

2.2.4 不同温度对金毛狗叶片 Pro 含量的影响

如图 8 所示, 3 个温度处理的 Pro 含量均随着时间的延长有所提高, 但增幅不大。Pro 含量在植物体内正常情况下不高, 只有发生胁迫特别是冻害时才会大量积累。结果显示, 同一时间段 3 个温度处理之间金毛狗叶片的 Pro 含量差异均不显著。但 15、25 °C 处理的 Pro 含量始终较 5 °C 处理更低, 表明 5 °C 对植株造成了轻微的胁迫。



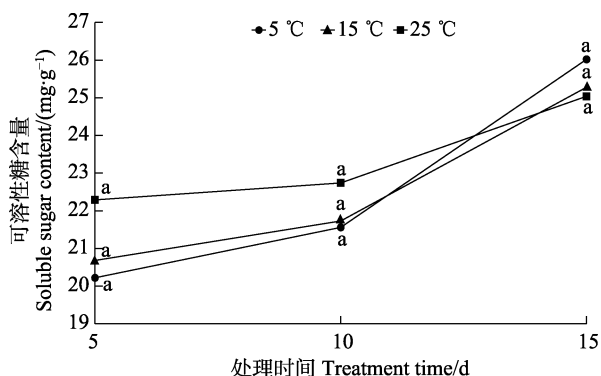
相同小写字母表示处理间差异不显著 ($P < 0.05$)。
Same lowercase letters indicate no significant difference among treatments ($P < 0.05$).

图 8 不同温度处理金毛狗叶片 Pro 含量变化曲线

Fig. 8 Curve of Pro in leaves of *C. barometz* under different temperatures

2.2.5 不同温度对金毛狗叶片可溶性糖含量的影响

由图 9 可知, 3 个温度处理下同一时间段比较, 可溶性糖含量的差异均不显著。3 个温度处理的可溶性糖含量均随着时间的延长而增加, 15 d 与 5 d 相比, 5、15、25 °C 处理分别提高了 28.68%、22.24%、12.34%。同其余指标一样, 可溶性糖含量适度变化也是植物生长中的正常代谢所导致, 但 5 °C 处理增幅最大, 再次表明该温度对植株产生了更严重的胁迫。



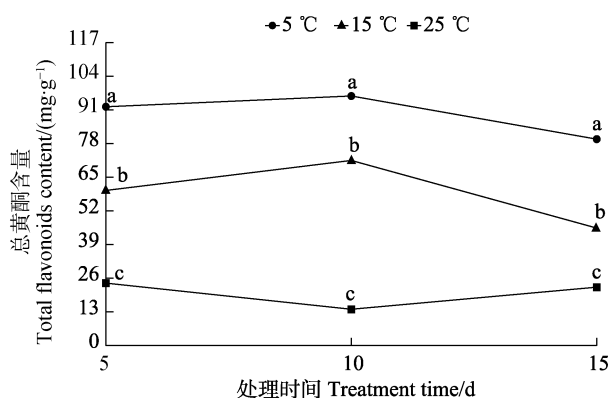
相同小写字母表示处理间差异不显著 ($P < 0.05$)。
Same lowercase letters indicate no significant difference among treatments ($P < 0.05$).

图 9 不同温度处理金毛狗叶片可溶性糖含量变化曲线

Fig. 9 Curve of soluble sugar in leaves of *C. barometz* under different temperatures

2.3 不同温度对金毛狗叶片总黄酮含量的影响

如图 10 所示, 金毛狗叶片中的总黄酮含量在 3 个时间段温度处理均表现为 5 °C > 15 °C > 25 °C, 而且同一时间段内 3 组处理差异显著 ($P < 0.05$)。25 °C 处理的总黄酮含量一直保持在较低水平。5、15 °C 处理的总黄酮含量在 10 d 时达到最高, 分别是 25 °C 处理的 688.78% 和 511.01%, 之后在 15 d 时出现明显下降。



不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($P < 0.05$).

图 10 不同温度处理金毛狗叶片总黄酮含量变化曲线

Fig. 10 Curve of total flavonoids content in leaves of *C. barometz* under different temperatures

3 讨论

为更直观地了解低温胁迫对金毛狗光合作用能力的影响, 本研究进行了叶绿素荧光测定。光响应曲线反映植物叶片对光强瞬间变化的适应机制, 是研究植物光合生理特性及其适应性的重要手段^[8]。ETR 代表 PS II 电子传递速率, 能反映植物有效耗散过剩光能的光保护作用的大小^[9]。本研究结果显示, 15 °C 和 5 °C 处理的 ETR 低于 25 °C 处理, 表明这 2 个温度对金毛狗植株已经产生了逆境胁迫, 植株电子传递速率与实际光合效率降低, 无法将多余的光能用于 CO₂ 同化或者无法将大量的电子分配到光呼吸中, 导致植物有效耗散过剩光能的光保护作用减弱。光化学效率 Y(II) 是光照条件下 PS II 的实际光合效率, 能够间接反映线性电子传递的活性, 较高的 Y(II) 能促进碳同化的高效运转和有机物的积累^[10]。qP 数值越低, 表示植物在光适应状态下, 更少的光能被用于光化学反应, 从而反映出植物的光合作用能力更弱。qN 值升高, 虽然有助于保护植物免受损伤, 但同时也意味着光合作用效率的暂时降低。

Y(II)、qN、qP 测定结果表明, 5 °C 和 15 °C 均显著抑制了金毛狗的光合能力, 且 5 °C 条件下的抑制作用更明显。低温胁迫能对蕨类植物的光合作用产生不利影响, 这与毕敏慧^[11]、毛林鲜等^[12]的研究结果一致。

进一步分析金毛狗叶片的生理特性, 各项指标对低温胁迫表现出不同的响应。SOD、POD 是植物体内清除自由基的主要酶类, 其活性大小反映了植物对逆境的适应能力^[13]。在 15 °C 和 5 °C 两个温度下, 金毛狗叶片中 SOD 与 POD 两项指标在较短时间内显著增加, 表明其保护酶系统对低温的反应十分敏感, 15 °C 及以下温度已迫使植株通过清除有害 ROS 来保护自身, SOD 与 POD 在金毛狗耐冷机制中发挥重要作用。MDA 含量是鉴定细胞膜过氧化的重要指标^[14]。25 °C 处理下 MDA 含量减少可能是因为植株快速生长导致其他物质迅速增加; 15 °C 处理下 MDA 含量减少可能与植株具有较高 SOD 与 POD 活性有关。在对苜蓿根和藜麦幼苗叶片的胁迫研究中均也检测到 MDA 含量降低的现象^[15-16]。5 °C 处理 15 d 后, 活性氧造成的破坏已超过金毛狗抗氧化酶系统的保护能力, 细胞膜过氧化加剧引起导致 MDA 含量增加。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, 增强植物的抗低温能力^[17]。可溶性糖的积累可以增强细胞膜的稳定性, 并参与清除细胞中的 ROS^[18]。本研究中金毛狗叶的 MDA (5 °C 处理 15 d 测得的结果除外)、Pro、可溶性糖含量在同一时间段低温处理组与对照组整体差异不明显, 说明叶片内部调节功能较强。综合 5 项指标结果, 金毛狗主要通过提高 POD 和 SOD 活性来增强其抗冷性, 对 5 °C 及以上较低温度具备一定的耐冷能力。

本研究结果表明, 低温胁迫能显著影响金毛狗叶片中黄酮物质的积累。黄酮物质虽然不是植物生长所必需的物质, 但在植物生长发育和逆境适应中发挥着重要作用, 其可作为 ROS 的直接或间接清除剂, 充当信号分子激活与植物防御相关的信号传导途径和调控机制, 从而增强植物抗性^[19]。15 °C 及以下温度可以引导金毛狗叶片中黄酮物质的合成和积累增加, 温度越低叶片中总黄酮含量越高, 温度与总黄酮含量之间呈现负相关关系, 此研究结果与前人在桃子^[20]、佛手瓜^[21]上的研究结果相似; 总黄酮含量随着低温处理时间的延长

呈先升高后降低的趋势, 在长时间胁迫后总黄酮含量显著下降, 这一现象与董新纯等^[22]研究苦荞遭受 UV-B 伤害后期总黄酮含量下降的研究结果一致。因此, 低温胁迫时间也是影响金毛狗调节黄酮物质积累的重要因素之一。本研究结果解释了传统中药金毛狗在秋末至冬季采挖时药材质量较高的原因。

厉广辉等^[23]对花生的研究表明, 总黄酮含量与 SOD 活性、MDA 含量、植物株高和叶面积高度相关。钟楚等^[24]通过对烤烟的逆境研究发现, 总黄酮与 POD 和 SOD 表现出协同效应。金毛狗在遭受低温胁迫后, 光合能力显著下降, 但通过快速积累总黄酮并同时提高 SOD 和 POD 活性来抵御逆境, 最大限度地延缓了 MDA 的积累损害。此外, 金毛狗无需过早启动 Pro 和可溶性糖等渗透调节机制, 从而确保植株体内物质和能量的高效利用。

4 结论

综上所述, 15 °C 及以下的低温显著抑制了金毛狗的光合作用能力, 并对其各项生理指标产生了不同程度的影响。具体表现为: SOD 和 POD 活性显著升高, MDA 含量在 5 °C 条件下后期明显增加, 而 Pro 和可溶性糖含量变化不显著。此外, 低温胁迫显著提高了金毛狗叶片中总黄酮的含量。因此, SOD、POD 和总黄酮含量可作为评价金毛狗耐寒性的关键指标。本研究为揭示金毛狗对低温胁迫的应答调控机制提供了基础数据, 有助于提高人工栽培的质量和效率。然而, 本研究存在一定的局限性, 如温度处理范围较广, 未来的研究应进一步细化温度梯度设置, 延长处理时间, 并结合多组学分析以获得更全面的数据。

参考文献

- [1] 杨慧洁, 吴琦, 杨世海. 金毛狗脊化学成分与药理活性研究进展[J]. 中国实验方剂学杂志, 2010, 16(15): 230-234.
YANG H J, WU Q, YANG S H. Advances in research of chemical constituents and pharmacological activities of *Cibotium barometz*[J]. Chinese Journal of Experimental Traditional Medical Formulae, 2010, 16(15): 230-234. (in Chinese)
- [2] 吴文和, 谌金吾. 国家二级保护植物金毛狗分株栽培技术[J]. 耕作与栽培, 2016(6): 62-64.
WU W H, CHEN J W. Split cultivation techniques for the

- state protected wild plants *Cibotium barometz*[J]. Tillage and Cultivation, 2016(6): 62-64. (in Chinese)
- [3] 郭忠静, 李恩念, 赵志敏, 杨得坡, 徐新军. 狗脊化学成分、药理作用及质量控制的研究进展[J]. 中药新药与临床药理, 2024, 35(1): 152-157.
- GUO Z J, LI E N, ZHAO Z M, YANG D P, XU X J. Research progress on chemical constituents, pharmacological effects and quality control of *Cibotii Rhizoma*[J]. Traditional Chinese Drug Research and Clinical Pharmacology, 2024, 35(1): 152-157. (in Chinese)
- [4] 里二, 马洁, 杨春勇, 管志斌. 傣族药食植物金毛狗栽培方法及采收加工[J]. 中国民族医药杂志, 2005, 11(4): 15-16.
- LI E, MA J, YANG C Y, GUAN Z B. Cultivation methods, harvest and process of *Cibotium barometz* (L) J. Sm. Dai's Medi- edible Plant[J]. Journal of Medicine and Pharmacy of Chinese Minorities, 2005, 11(4): 15-16. (in Chinese)
- [5] 俞巧玲, 刘寒, 林杨, 梁莹, 韦桂丽, 胡营, 郭宏伟, 韦坤华. 金毛狗的研究进展[J]. 中国现代中药, 2023, 25(9): 2020-2026.
- YU Q L, LIU H, LIN Y, LIANG Y, WEI G L, HU Y, GUO H W, WEI K H. Research progress in *Cibotium barometz*[J]. Modern Chinese Medicine, 2023, 25(9): 2020-2026. (in Chinese)
- [6] SAITO K, NAGAO T, MATOBA M, KOYAMA K, NATORI S, MURAKAMI T, SAIKI Y. Chemical assay of ptaguilsoside, the carcinogen of *Pteridium aquilium*, and the distribution of related compounds in the Pteridaceae[J]. Phytochemistry, 1989, 28(6): 160.
- [7] 林燕如, 曹迁永. 大孔树脂纯化金毛狗脊叶黄酮的工艺研究[J]. 湖北农业科学, 2011, 50(3): 583-586.
- LIN Y R, CAO Q Y. Study on the purification of flavonoid from the leaves of *Cibotium barometz* (L) J. Sm. by macroporous resin[J]. Hubei Agricultural Sciences, 2011, 50(3): 583-586. (in Chinese)
- [8] 朱弘, 温国胜. 3 种模型对毛竹快速生长期冠层叶片叶绿素荧光—快速光响应曲线(RLCS)拟合的比较[J]. 福建农林大学学报(自然科学版), 2017, 46(6): 659-664.
- ZHU H, WEN G S. The comparison of three models of *Phyllostachys edulis* in canopy during the fast growth period fitting with PS II chlorophyll fluorescence rapid light curves (RLCS) method[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2017, 46(6): 659-664. (in Chinese)
- [9] KOBLIZEK M, KAFTAN D, NEDBAL L. On the relationship between the non-photochemical quenching of the chlorophyll fluorescence and the photosystem II light harvesting efficiency. A repetitive flash fluorescence induction study[J]. Photosynthesis Research, 2001, 68(2): 141-152.
- [10] 周哲宇, 徐超, 胡策, 王海湘, 梁谢恩, 张汝民, 温国胜. 毛竹快速生长期的叶绿素荧光参数特征[J]. 浙江农林大学学报, 2018, 35(1): 75-80.
- ZHOU Z Y, XU C, HU C, WANG H X, LIANG X E, ZHANG R M, WEN G S. Chlorophyll fluorescence characteristics of *Phyllostachys edulis* during its fast growth period[J]. Journal of Zhejiang A&F University, 2018, 35(1): 75-80. (in Chinese)
- [11] 毕敏慧. 不同进化类型植物叶光合特性对干旱、复水及低温的响应[D]. 兰州: 兰州大学, 2017.
- BI M H. Photosynthetic characteristic to dehydration, rehydration and low temperature in different evolutionary species[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2017. (in Chinese)
- [12] 毛林鲜, 朱芸琦, 吴美丽, 刘建, 区智. 低温胁迫对3种蕨类植物生理指标的影响[J]. 西南农业学报, 2022, 35(12): 2772-2779.
- MAO L X, ZHU Y Q, WU M L, LIU J, OU Z. Effects of low temperature stress on physiological indexes of three species of ferns[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2022, 35(12): 2772-2779. (in Chinese)
- [13] ATTIA M S, OSMAN M S, MOHAMED A S, MAHGOUH 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[J]. Plants, 2021, 10(2): 388.
- [14] 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[J]. Postharvest Biology and Technology, 2022, 193: 112065.
- [15] 孙广玉, 李威, 蔡敦江, 王学臣. 高寒区苜蓿越冬的生理适应性[J]. 东北林业大学学报, 2005(6): 49-51.
- SUN G Y, LI W, CAI D J, WANG X C. Physiological adaptability of alfalfa to winter climates in alpine regions[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2005(6): 49-51. (in Chinese)
- [16] 温日宇, 刘建霞, 李顺, 郭耀东, 樊丽生, 姜庆国, 张魏斌, 李巍. 低温胁迫对不同藜麦幼苗生理生化特性的影响[J]. 种子, 2019, 38(5): 53-56.
- WEN R Y, LIU J X, LI S, GUO Y D, FAN L S, JIANG Q G, ZHANG W B, LI W. Effect of low temperature stress on physiological and biochemical characteristics of different quinoa seedlings[J]. Seed, 2019, 38(5): 53-56. (in Chinese)
- [17] 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 accu-

- mulation in winter wheat under freezing stress[J]. Journal of Plant Growth Regulation, 2021, 41(6): 1-14.
- [18] 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[J]. Environmental and Experimental Botany, 2023, 205: 105117.
- [19] 葛诗蓓, 张学宁, 韩文炎, 李青云, 李鑫. 植物类黄酮的生物合成及其抗逆作用机制研究进展[J]. 园艺学报, 2023, 50(1): 209-224.
- GE S B, ZHANG X N, HAN W Y, LI Q Y, LI X. Research progress on plant flavonoids biosynthesis and their anti-stress mechanism[J]. Acta Horticulturae Sinica, 2023, 50(1): 209-224. (in Chinese)
- [20] 周平, 林志楷, 郭瑞, 颜少宾, 张小丹, 马昕怡, 金光. 低温处理对桃树叶片基因表达及类黄酮类合成代谢的影响[J]. 农业生物技术学报, 2021, 29(7): 1283-1294.
- ZHOU P, LIN Z K, GUO R, YAN S B, ZHANG X D, MA X Y, JIN G. Effects of low temperature treatment on gene expression and flavonoids biosynthesis metabolism in peach (*Prunus persica*) leaves[J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2021, 29(7): 1283-1294. (in Chinese)
- [21] 蒲毓婷. 低温贮藏下佛手瓜果实中类黄酮和激素生物合成的机制研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2023.
- PU Y T. Study on the biosynthesis mechanism of flavonoids/hormones in the fruits of chayote under low-temperature storage conditions[D]. Guiyang: Guizhou University, 2023. (in Chinese)
- [22] 董新纯, 赵世杰, 郭珊珊, 孟庆伟. 增强 UV-B 条件下类黄酮与苦荞逆境伤害和抗氧化酶的关系[J]. 山东农业大学学报(自然科学版), 2006, 37(2): 157-162.
- DONG X C, ZHAO S J, GUO S S, MENG Q W. Role of flavonoids on stress injury and antioxydative enzymes in *Fagopyrum tataricum* seedlings under enhanced uv-b radiation[J]. Journal of Shandong Agricultural University (Natural Science Edition), 2006, 37(2): 157-162. (in Chinese)
- [23] 厉广辉, 郭鑫, 孙艳斌, 张伟男, 赵慧玲, 赵红军, 王兴军, 付春, 赵传志. 盐胁迫下不同花生品种的黄酮含量和抗氧化酶活性[J]. 中国油料作物学报, 2023, 45(4): 803-809.
- LI G H, GUO X, SUN Y B, ZHANG W N, ZHAO H L, ZHAO H J, WANG X J, FU C, ZHAO C Z. Flavonoid contents and antioxidant enzyme activities of different peanut cultivars under salt stress[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences, 2023, 45(4): 803-809. (in Chinese)
- [24] 钟楚, 王毅, 陈宗瑜, 李正风, 刘彦中. 减弱 UV-B 辐射对烤烟生长发育过程中类黄酮和抗氧化酶系统的影响[J]. 云南农业大学学报, 2011, 26(2): 229-235.
- ZHONG C, WANG Y, CHEN Z Y, LI Z F, LIU Y Z. Influence of reduced ultraviolet-B radiation on flavonoid and antioxydase system in the process of tobacco growth[J]. Journal of Yunnan Agricultural University, 2011, 26(2): 229-235. (in Chinese)