



张呈静, 杨再强, 张涵奇, 姜楠, 罗靖. 低温胁迫对设施草莓花器形态发育及花粉活力的影响[J]. 中国农业大学学报, 2025, 30(05): 107-121.
ZHANG Chengjing, YANG Zaiqiang, ZHANG Hanqi, JIANG Nan, LUO Jing. Effects of low-temperature stress on the morphological development of facility-grown strawberry's floral organ and pollen viability[J]. *Journal of China Agricultural University*, 2025, 30(05): 107-121.
DOI: 10.11841/j.issn.1007-4333.2025.05.09

低温胁迫对设施草莓花器形态发育及花粉活力的影响

张呈静¹ 杨再强^{1,2*} 张涵奇¹ 姜楠¹ 罗靖¹

(1. 南京信息工程大学 生态与应用气象学院/江苏省农业气象重点实验室, 南京 210044;
2. 南京信息工程大学 气象灾害预报预警与评估协同创新中心, 南京 210044)

摘 要 为探究低温对设施草莓花器形态发育及花粉活力的影响规律,以长日型草莓赛娃‘Selva’和短日型草莓丰香‘Toyonoka’为试材,在草莓现蕾期设置2种日最高温度与日最低温度的动态(低温20℃与10℃;15℃与5℃)和3个不同持续时间(3 d、6 d、9 d)的环境控制实验,以25℃(日最高温度)与15℃(日最低温度)为对照(CK),测定不同处理中植株花器官表型形状、萼片花瓣解剖结构、花粉活力及坐果率指标,分析低温对各指标的影响。结果表明:1)低温处理使2个品种草莓开花时间延迟、开度减小。15℃与5℃持续9 d处理下,‘Selva’和‘Toyonoka’的最大开度分别比对照减小30.04%和30.93%,开花期分别延迟11 d和13 d;2)低温对2个品种草莓花器官表型形状有较大影响。‘Selva’雌蕊长度、雌蕊宽度、花药长度、花丝长度分别较对照减少了30.16%、33.54%、37.10%、48.96%;‘Toyonoka’雌蕊长度、雌蕊宽度、花药长度、花丝长度分别较对照减少了31.56%、33.56%、37.13%、48.16%。随低温胁迫程度加剧,2个品种萼片与花瓣长度和宽度减小;3)低温处理后不同品种萼片、花瓣的上下表皮细胞厚度与总体厚度均明显增加。15℃与5℃持续9 d处理下,‘Selva’萼片厚度与花瓣厚度分别增加26.50%和33.89%,‘Toyonoka’则相比对照增加24.21%和46.04%;4)随低温胁迫加剧,2个品种草莓的花粉活力显著下降。在15℃与5℃持续9 d处理下,‘Selva’和‘Toyonoka’的花粉染色率相比对照分别下降了57.04%和67.19%,花粉萌发率分别下降了56.70%和63.46%;5)经过低温处理后,2个品种草莓坐果率显著下降。综上,低温胁迫对长日型品种‘Selva’花器官形态发育及花粉活力特性影响程度小于短日型品种‘Toyonoka’。本研究为设施草莓开花期温度管理及低温灾害防御提供了理论依据。

关键词 设施草莓; 低温胁迫; 花器官; 开花进程; 形态发育; 解剖结构; 花粉活力

中图分类号 S16 文章编号 1007-4333(2025)05-0107-15 文献标志码 A

Effects of low-temperature stress on the morphological development of facility-grown strawberry's floral organ and pollen viability

ZHANG Chengjing¹, YANG Zaiqiang^{1,2*}, ZHANG Hanqi¹, JIANG Nan¹, LUO Jing¹

(1. School of Ecology and Applied Meteorology/Jiangsu Key Laboratory of Agriculture Meteorology, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China;

2. Collaborative Innovation Center on Forecast and Evaluation of Meteorological Disasters, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China)

Abstract To investigate the effects of low temperature on the morphological development of facility-grown strawberry's floral organs and pollen vitality, two strawberry varieties, the long-day variety ‘Selva’ and the

收稿日期: 2024-11-13

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(42275200);江苏省研究生科研与实践创新计划项目(KYCX24_1446)

第一作者: 张呈静(ORCID:0009-0001-5406-665X),硕士研究生,E-mail:202312080026@nuist.edu.cn

通讯作者: 杨再强(ORCID:0009-0001-9474-4291),教授,主要从事设施农业气象研究,E-mail:yzq@nuist.edu.cn

short-day variety ‘Toyonoka’ were used as study materials. Dynamic low-temperature treatments were conducted during the strawberry budding stage, with two temperature settings (20 °C for daytime maximum and 10 °C for nighttime minimum, and 15 °C for daytime maximum and 5 °C for nighttime minimum) and three different exposure durations (3, 6, and 9 days). The control group (CK) was maintained at 25 °C for daytime maximum and 15 °C for nighttime minimum. The phenotypic characteristics of floral organs, anatomical structures of sepals and petals, pollen vitality, and fruit set rate under different treatments were investigated. The results showed that: 1) Low-temperature treatments delayed flowering and reduced flower opening. After 9 days of the treatment with 15 °C daytime maximum and 5 °C nighttime minimum, the maximum flower opening in ‘Selva’ and ‘Toyonoka’ decreased by 30.04% and 30.93%, respectively, compared to the control, and the flowering delayed by 11 days and 13 days, respectively; 2) Low temperature had a significant impact on the morphological traits of floral organs. The length and width of pistil, anther, and filament in ‘Selva’ decreased by 30.16%, 33.54%, 37.10%, and 48.96%, respectively, while in ‘Toyonoka’, the reductions were 31.56%, 33.56%, 37.13%, and 48.16%, respectively. The length and width of sepal and petal also decreased with increasing low-temperature stress; 3) After low-temperature treatment, the thickness of the epidermal cells and the overall thickness of sepals and petals in both varieties increased significantly. After 9 days of the treatment with 15 °C daytime maximum and 5 °C nighttime minimum, the sepal thickness and petal thickness in ‘Selva’ increased by 26.50% and 33.89%, respectively, while in ‘Toyonoka’, they increased by 24.21% and 46.04%, respectively. 4) With the intensifying of the low-temperature stress, the pollen vitality in both varieties significantly decreased. After 9 days of the treatment with 15 °C daytime maximum and 5 °C nighttime minimum, the pollen staining rate in ‘Selva’ and ‘Toyonoka’ decreased by 57.04% and 67.19%, and the pollen germination rate decreased by 56.70% and 63.46%, respectively. 5) After low-temperature treatments, the fruit set rate of both varieties decreased significantly. In conclusion, low-temperature stress had a smaller effect on the morphological development of floral organs and pollen vitality in the long-day variety ‘Selva’ compared to the short-day variety ‘Toyonoka’. This study provides valuable information for temperature management during the flowering period and low-temperature disaster prevention in facility-grown strawberries.

Keywords facility strawberry; low-temperature stress; floral organ; flowering process; morphological development; anatomical structure; pollen viability

草莓(*Fragaria* × *ananassa* Duch.)属蔷薇科草莓属,其开花期是其生命周期中对温度变化最敏感的时期,为确保其正常生长和发育,在现蕾期和开花期,设施内日间温度应该保持在20~25 °C,夜间设施内温度保持在8~10 °C^[1],过高、过低的气温都会影响草莓正常生长与发育^[2]。我国草莓种植多采用结构简单的日光温室和塑料大棚,设施应对大气温度快速变化的调控能力有限,尤其在冬春季节,草莓时常面临低温胁迫的风险^[3],容易对花和果实的发育造成严重的影响。

开花是植物从营养生长向生殖生长过渡的关键生理过程^[4],正常的花朵发育对于植物的有性繁殖和农作物产量至关重要^[5]。研究表明,花期环境条件,特别是温度的变化,直接影响花器官大小^[6]。不同花器官对于低温的抗性存在差异。一般来说,花瓣抗寒能力更强^[7],其解剖结构在一定程度上能

反映出植物生理特性^[8]。温度适宜是植物实现有性繁殖的必要条件,而温度胁迫有时会导致雌蕊和雄蕊的发育不同步^[9]。雌蕊的结构和发育对果实形成至关重要,研究表明,长期低温胁迫会使雌蕊发育不良,其畸形比例越大,两性花成活率越低^[10]。雄蕊由花药与花丝构成,在授粉前,低温胁迫主要破坏雄蕊正常发育,导致花粉完全不育或抑制花药开裂^[11],从而影响授粉和受精的成功率。

目前,国内外学者对低温胁迫对设施作物花器形态发育、显微结构及花粉活力的影响已有报道。Atayee等^[12]研究发现黄瓜在开花期遇到低温冷害,可能导致延迟开花或不开花;Meng等^[13]研究发现低温胁迫导致番茄花器官脱落以及坐果率下降;Pressman等^[14]研究发现辣椒在低于15 °C的温度下生长时,其花瓣开度减小;Murica等^[15]研究发现木瓜在低温胁迫下则表现为花被缩小,发育受阻。此

外,低温胁迫不仅影响花器官的外部形态,对其显微结构和花粉活力也产生显著影响。宗建伟等^[16]研究发现低温会导致叶片结构改变,厚度减小。不仅如此,温度还会对花的授粉和受精包括花粉活力和花粉萌发等过程产生强烈影响^[17],从而导致果实畸形^[18],最终影响产量^[19]。

已有低温对草莓开花进程的影响的相关研究,然而关于低温对设施草莓花器官形态发育及萼片花瓣解剖结构变化规律的研究报道较少。因此,本研究拟以短日型草莓品种‘Toyonoka’和长日型草莓品种‘Selva’为研究对象,设置不同低温不同胁迫天数处理,检测设施草莓花期花器官遭受低温胁迫后形态发育、萼片花瓣解剖结构以及花粉活力与坐果率的变化,以期为设施草莓低温灾害防御及环境调控提供理论依据。

1 材料与方法

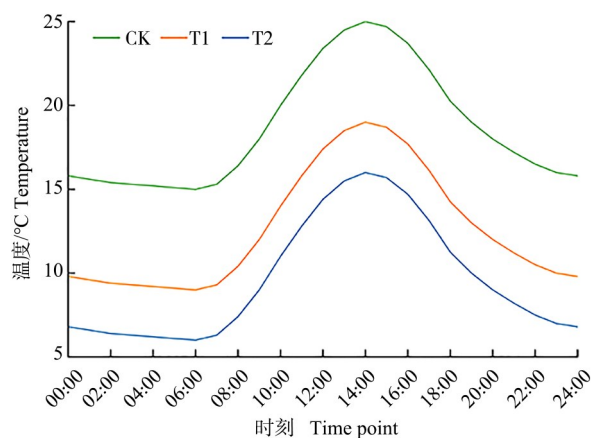
1.1 试验材料

本研究于2023年10—12月在南京信息工程大学试验 Venlo 型温室内开展,温室长 30 m,宽 9.6 m,高 4.5 m,透光率>89%,呈南北走向。供试材料为短日型草莓品种‘Toyonoka’和长日型草莓品种‘Selva’,草莓幼苗前期培养于中国徐州草莓种植基地。试验栽培基质与草莓移栽培养参照张涵奇等^[20]。

1.2 试验方法

1.2.1 试验设计

试验设置日最高温度与日最低温度3个动态温度梯度,日最高温度与日最低温度分别为25℃与15℃(CK)、20℃与10℃(T1)和15℃与5℃(T2),分别持续处理3 d(D3)、6 d(D6)、9 d(D9),试验共18个处理,每个处理3个重复,每个重复5盆,共270盆草莓植株。人工环境控制试验气温日变化参照韦婷婷等^[21]设置(图1),空气相对湿度控制在60%~80%,白天(6:00—18:00)光照强度设置为800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,夜晚(18:00—次日6:00)为0 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。每1~2 d灌溉一次,保证处理期间基质相对湿度保持在60%~85%。草莓现蕾后选择生长健壮,有一朵花开放并完成授粉的草莓植株移入不同低温处理下的气候箱(PGG-FLEX, Conviron, 加拿大),同时对每株草莓已露白花朵进行挂牌标记。每隔3 d移入1批,共移入3次,对照



CK为25℃(日最高温度)与15℃(日最低温度);T1为20℃(日最高温度)与10℃(日最低温度),T2为15℃(日最高温度)与5℃(日最低温度)。

CK is the reference with the daily maximum of 25 °C and minimum of 15 °C. T1 has the maximum of 20 °C and minimum of 10 °C. T2 has the maximum of 15 °C and minimum of 5 °C.

图1 人工气候箱及温室内不同处理的温度设置

Fig. 1 Temperature setting of different treatments in the artificial climate box and the greenhouse

(CK)植株放置于室温条件下正常生长,试验期间,除低温处理外,其他环境条件保持一致。

1.2.2 单花动态发育过程测定

草莓花发育过程包括花蕾发育和开花2个阶段,过程依次为花蕾膨大期(I)、萼片展开期(II)、花瓣露出期(III)、花瓣展开期(IV)、开花期(V)。本研究选用观测标准详见表1,各发育期外观特征见图2。低温处理开始后,从2个品种的每个处理中随机选择长势一致的草莓花蕾为观察对象,每天早晨8:00进行观察拍照,记录单花进入每个发育时期所需的天数及开度大小。

1.2.3 草莓花器官形态指标测定

低温处理结束当天,每个处理中选取3朵在完全开放时无机械损伤的花朵,用镊子分离出雌蕊和雄蕊(花药和花丝)、萼片和花瓣,参照草莓简易测定方法^[22]用游标卡尺测量雌蕊、萼片及花瓣的长度与宽度,在显微镜下测量花药与花丝长度。

1.2.4 萼片和花瓣解剖结构

低温处理结束当天,切取不同处理下的草莓萼片与花瓣,每株采集3片萼片和花瓣样品,利用FAA固定液固定,番红染液染色。常规石蜡切片法制片,切片厚度为8 μm ,中性树胶封片,置于光学显微镜(CX-31, Olympus, 日本)下观察,每个处理随机选取3个视野,利用数码测距软件 Motic Images

表 1 草莓单花开放过程观测标准

Table 1 Observation standard of strawberry single flower opening process

时期 Period	观测标准 Observation standard
花蕾膨大期 I Bud enlargement stage I	花蕾直径增大, 萼片包裹
萼片展开期 II Sepal unfolding stage II	萼片与花蕾分离, 花蕾松散
花瓣露出期 III Petal exposure stage III	花瓣部分外露, 花蕾半开
花瓣展开期 IV Petal expansion stage IV	花瓣逐渐展开, 露出部分雄蕊
开花期 V Flowering stage V	花瓣完全展开, 开度达到最大, 雄蕊和雌蕊完全暴露

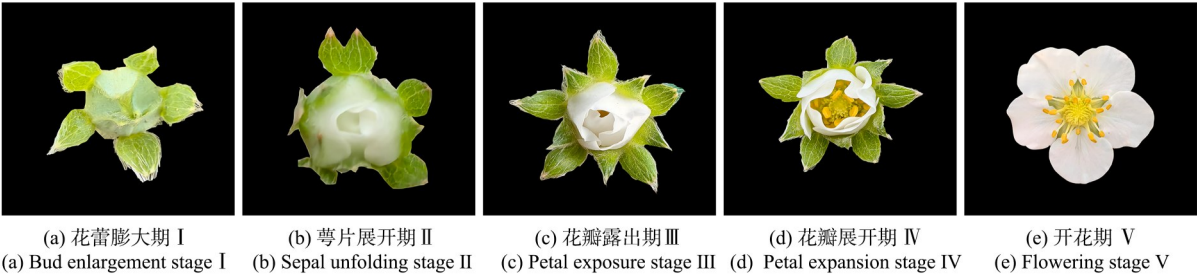


图 2 草莓单花开放各阶段示意图

Fig. 2 Diagram of the blooming stages of a single strawberry flower

Advanced 测定萼片与花瓣厚度以及其上下表皮细胞厚度,统计其平均值。

1.2.5 花粉活力测定

低温处理结束后于当天早晨8:00采集做过标记且已经开放的新鲜花朵,每个处理剥取完整健康花药10~20枚。花粉染色率测定采用氯化三苯基四氮唑法(TTC)^[23],花粉萌发率测定采用离体萌发法^[24]。具体计算公式如下:

花粉染色率= $\frac{\text{视野中被染色的花粉粒数量}}{\text{同一视野中的花粉粒总数量}} \times 100\%$

花粉萌发率= $\frac{\text{花粉萌发数量}}{\text{花粉总数量}} \times 100\%$

1.2.6 坐果率测定

从低温处理开始,记录草莓植株现蕾数并挂牌标记,低温处理结束第20天上午8:00观测草莓植株坐果数。坐果率计算公式如下:

坐果率= $\frac{\text{坐果数}}{\text{现蕾数}} \times 100\%$

1.3 数据统计及分析

试验数据统计采用Excel 2019软件进行统计分析,采用Origin 2024进行作图,使用SPSS 27进行显著性差异分析。

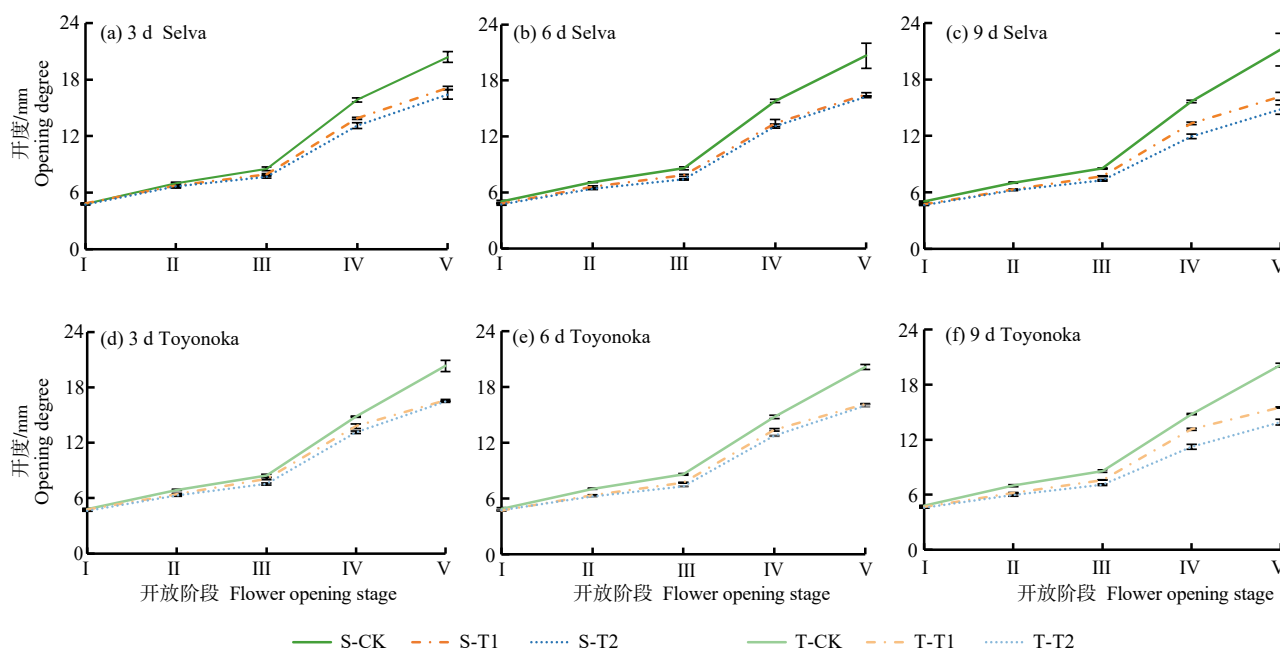
2 结果与分析

2.1 低温胁迫对2个品种草莓单花开放进程的影响

低温胁迫对2个品种草莓单花开放进程的影响见图3。可见:在适宜温度下,‘Selva’草莓花朵完全开放时的开度在20.40~21.17 mm,‘Toyonoka’草莓完全开放时开度在20.14~20.32 mm; T1D6处理后,‘Selva’最大开度为16.52 mm,与CK相比减小20.07%,‘Toyonoka’最大开度为16.17 mm,与CK相比减小19.79%; T1D9处理后,‘Selva’最大开度相较CK减小23.52%,‘Toyonoka’最大开度相较CK减小22.94%。随着低温胁迫程度加剧,花朵完全开放进程进一步减慢,花朵完全开放程度越低, T2D6处理后,

‘Selva’最大开度与CK相比减小21.35%,‘Toyonoka’最大开度与CK相比减小20.73%;T2D9处理后,‘Selva’最大开度为14.81 mm,与CK相比减小30.04%,‘Toyonoka’最大开度为13.91 mm,与CK相比减小30.93%,说明随着胁迫时间延长,胁迫温度降

低,2个品种草莓在开放期时开度均有所减小。由于花瓣开度变化对授粉过程和花粉传播有直接影响,随着低温胁迫程度的加剧,花朵延迟开放和开度减小会导致授粉不完全,降低果实坐果率,从而影响草莓最终产量。



S-CK表示‘Selva’CK;S-T1表示‘Selva’T1处理;S-T2‘Selva’T2处理;T-CK表示‘Toyonoka’CK;T-T1表示‘Toyonoka’T1处理;T-T2表示‘Toyonoka’T2处理。下同。

S-CK represents ‘Selva’ CK. S-T1 represents ‘Selva’ T1 treatment. S-T2 represents ‘Selva’ T2 treatment. T-CK represents ‘Toyonoka’ CK. T-T1 represents ‘Toyonoka’ T1 treatment. T-T2 represents ‘Toyonoka’ T2 treatment. The same below.

图3 低温对草莓单花开放进程的影响

Fig. 3 Effect of low temperature on the single flower opening process of strawberries

低温对草莓单花发育各阶段所需天数的影响见表2。可见:在适宜温度下,2个品种的花蕾膨大期、萼片展开期、花瓣露出期、花瓣展开期以及开花期所需天数较少,‘Selva’与‘Toyonoka’单花开放需8~9 d。随着胁迫温度的降低与胁迫时间延长,2个品种的发育进程明显延迟。T1条件下,‘Selva’和‘Toyonoka’各阶段所需天数相比CK有所增加,但增加幅度较小,T1D9,‘Selva’开花期延迟至15 d,‘Toyonoka’开花期延迟至14 d;T2处理下,不同阶段的发育周期显著增加,T2D9处理下,‘Selva’开花期延迟至19 d,‘Toyonoka’开花期延迟至22 d。与‘Selva’相比,‘Toyonoka’在低温胁迫下单花开放时间延迟更为显著,表明‘Toyonoka’开花对低温更加敏感,与之相比,‘Selva’草莓开花对低温的适应性强。

2.2 低温胁迫对2个品种草莓花器官表型形状的影响

2.2.1 低温对雌蕊和雄蕊的影响

低温胁迫对2个品种草莓雌蕊和雄蕊的影响见图4。可见:与CK相比,经过3、6和9 d处理后,T1, T2处理下不同品种草莓雌蕊长度均显著减小($P < 0.05$)。T1处理下,‘Selva’雌蕊长度减小10.45%~30.16%,‘Toyonoka’雌蕊长度减小9.71%~27.12%。随着处理温度降低,其减小幅度加大;T2低温处理下,‘Selva’雌蕊长度减小18.98%~30.16%,‘Toyonoka’则减小22.40%~31.56%。同一温度处理下,随着胁迫天数增加,2个品种草莓雌蕊长度呈显著下降趋势($P < 0.05$)。低温胁迫不仅抑制了雌蕊的长度,还显著影响草莓雌蕊宽度。与CK相比,低温胁迫3、6和9 d后,T1

表 2 低温对草莓单花开放各阶段所需天数的影响

Table 2 Effect of low temperature on the number of days required for each stage of flower opening in strawberries d

品种 Variety	试验处理 Treatment	花蕾膨大期 Bud enlargement stage	萼片展开期 Sepal unfolding stage	花瓣露出期 Petal exposure stage	花瓣展开期 Petal expansion stage	开花期 Flowering stage
Selva	CKD3	2	4	6	7	8
	CKD6	2	3	5	7	8
	CKD9	2	4	6	7	8
	T1D3	4	5	7	10	12
	T1D6	5	6	8	11	14
	T1D9	6	7	10	12	15
	T2D3	6	8	10	13	15
	T2D6	7	9	11	13	16
	T2D9	8	9	12	14	19
Toyonoka	CKD3	2	3	5	7	8
	CKD6	3	5	7	8	9
	CKD9	2	4	6	7	9
	T1D3	6	8	10	12	14
	T1D6	6	9	12	14	16
	T1D9	7	8	10	13	14
	T2D3	8	12	14	16	18
	T2D6	10	13	16	17	20
	T2D9	10	14	16	18	22

注:CKD3表示在对照组下持续3 d;CKD6表示在对照组下持续6 d;CKD9表示在对照组下持续9 d;T1D3表示T1处理3 d;T1D6表示T1处理6 d;T1D9表示T1处理9 d;T2D3表示T2处理3 d;T2D6表示T2处理6 d;T2D9表示T2处理9 d。下同。

Note: CKD3 indicates a duration of 3 days under control conditions. CKD6 indicates a duration of 6 days under control conditions. CKD9 indicates a duration of 9 days under control conditions. T1D3 indicates a duration of 3 days under T1 treatment. T1D6 indicates a duration of 6 days under T1 treatment. T1D9 indicates a duration of 9 days under T1 treatment. T2D3 indicates a duration of 3 days under T2 treatment. T2D6 indicates a duration of 6 days under T2 treatment. T2D9 indicates a duration of 9 days under T2 treatment. The same below.

处理下,‘Selva’草莓雌蕊宽度分别降低了6.00%、12.62%与29.29%,‘Toyonoka’雌蕊宽度分别降低2.27%~26.78%;而T2处理下,‘Selva’雌蕊宽度分别降低9.40%、34.05%与33.54%,‘Toyonoka’雌蕊宽度则分别下降14.80%、26.28%和33.56%。雌蕊长度与宽度的显著下降,说明低温胁迫对不同品种草莓的雌性器官发育起到了明显的抑制作用。

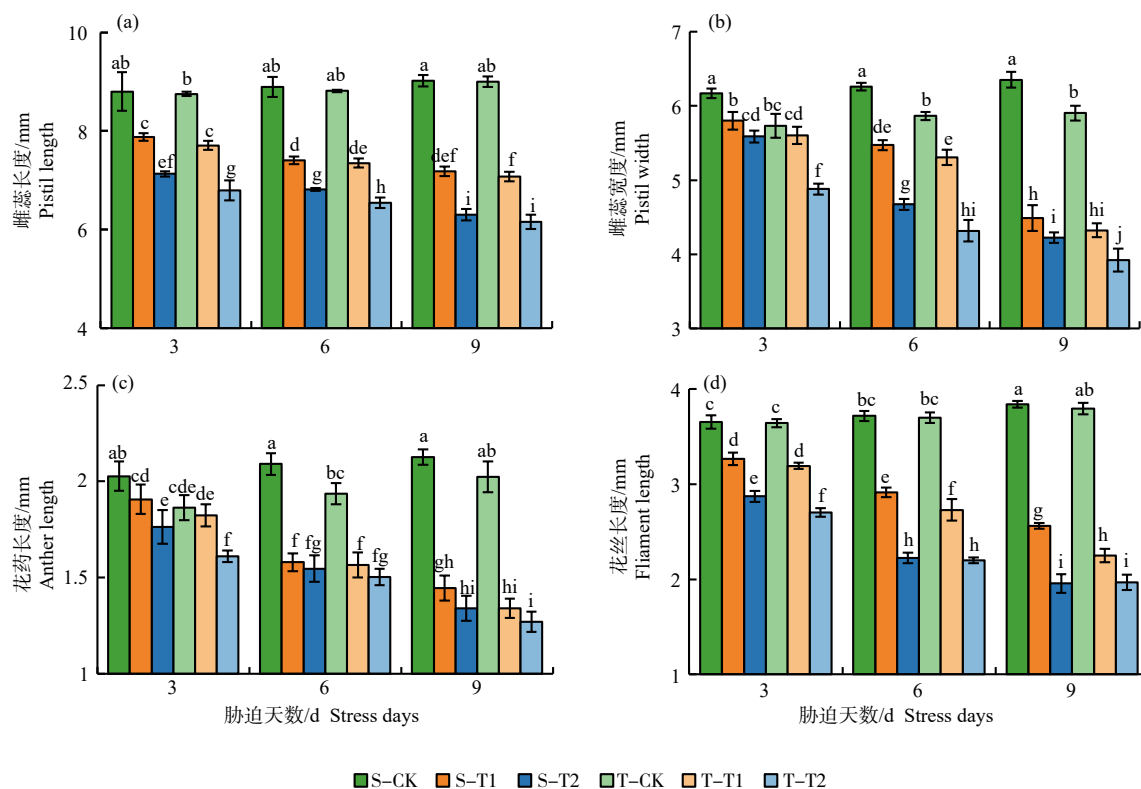
雄蕊主要由花药和花丝组成,其发育状况决定了花粉的质量,对草莓的产量和品质的形成具有至关重要的影响。花药是雄蕊的核心部位,其发育与花粉产生密切相关。由图4可知,随着低温胁迫程度增加,2个品种草莓花药与花丝长度也显著减小。与CK相比,经过3、6和9 d低温处理后,T1低温处理下,

‘Selva’花药长度减小5.91%、24.40%和31.92%,‘Toyonoka’花药长度分别减小2.15%、19.07%与33.66%;T2处理下,‘Selva’花药长度减小13.30%、25.84%与37.09%,‘Toyonoka’花药长度则分别减小13.44%、22.68%与37.13%;T1低温处理下,‘Selva’花丝长度减小10.66%~33.33%,‘Toyonoka’花丝长度减小12.36%~40.79%;T2处理下,‘Selva’花丝长度减小21.58%~48.96%,‘Toyonoka’花丝长度则减小25.82%~48.16%。因此,同一胁迫天数不同低温处理下,草莓花药长度和花丝长度呈显著下降趋势。

‘Selva’和‘Toyonoka’2个品种在经受低温胁迫后雌蕊和雄蕊的生长发育均受到显著影响。T2胁迫9 d,对雌蕊与雄蕊发育抑制最显著,说明随

着低温胁迫程度的加剧,草莓花器官受到的影响也越大。2个品种之间差异显著,与‘Toyonoka’相

比,‘Selva’降低幅度较小,表明其受低温胁迫影响程度更小,可抵御一定程度低温灾害。



不同小写字母表示经 Duncan 检验在 $P < 0.05$ 水平上处理间存在显著差异。下同。

Different lowercase letters indicate significant differences among treatments at the $P < 0.05$ level. The same below.

图4 低温胁迫对草莓雌蕊长度、雌蕊宽度、花药长度和花丝长度的影响

Fig. 4 Effect of low-temperature stress on the pistil length, pistil width, anther length and filament length of strawberries

2.2.2 低温对萼片和花瓣的影响

低温对2个品种草莓萼片和花瓣表型的影响见表3。可见:适宜温度下,‘Selva’和‘Toyonoka’草莓萼片长度分别为12.18~12.4 mm和12.08~12.24 mm;T1、T2处理下2个品种草莓萼片长度均显著减小($P < 0.05$)。T1处理下,‘Selva’萼片长度减小7.88%~30.57%,‘Toyonoka’萼片长度减小12.91%~32.52%;T2处理下,‘Selva’萼片长度减小13.96%~32.34%,‘Toyonoka’萼片长度减小21.03%~35.21%。随着处理温度下降,胁迫时间增长,2个品种草莓萼片长度的下降幅度逐渐增加。由表3可知,随着低温胁迫程度加剧,2个品种草莓萼片宽度也在显著减小($P < 0.05$),T1,‘Selva’萼片宽度下降2.78%~27.31%,‘Toyonoka’宽度下降6.97%~38.48%;T2,‘Selva’萼片宽度下降10.88%~39.73%,‘Toyonoka’萼片宽度下降

19.33%~43.26%,然而‘Toyonoka’和‘Selva’种间差异并不显著。花瓣长度与宽度是花器官发育的重要指标,低温胁迫对花瓣的发育有显著影响,T1处理下,‘Selva’与‘Toyonoka’花瓣长度分别减少7.39%~23.01%和8.83%~23.26%,花瓣宽度则分别减少8.03%~27.89%与8.96%~30.17%;T2处理下,2个品种花瓣长度分别减小15.20%~29.82%和14.94%~36.93%,花瓣宽度分别减小17.01%~43.61%和16.06%~43.66%。短日型品种‘Toyonoka’和长日型品种‘Selva’种间差异并不显著,与‘Toyonoka’相比,‘Selva’萼片与花瓣受影响程度较小。萼片和花瓣在草莓生长过程中起着重要作用,萼片保护花器免受损伤,花瓣则提供外形支撑保证授粉过程的顺利进行。随着低温处理程度的加剧,2个品种草莓的萼片和花瓣发育均受到显著抑制,将对草莓授粉过程产生一定的限制。

表 3 低温胁迫对草莓萼片和花瓣形态的影响

Table 3 Effect of low-temperature stress on the sepal and petal morphology of strawberries mm

品种 Variety	处理 Treatment	萼片长度 Sepal length	萼片宽度 Sepal width	花瓣长度 Petal length	花瓣宽度 Petal width
Selva	CKD3	12.18±0.08 a	4.32±0.04 bcd	11.89±0.17 bc	11.51±0.18 ab
	CKD6	12.37±0.12 a	4.46±0.15 ab	12.09±0.07 ab	11.52±0.10 ab
	CKD9	12.43±0.11 a	4.43±0.13 abc	12.17±0.11 a	11.72±0.07 a
	T1D3	11.22±0.25 b	4.20±0.04 cd	11.15±0.27 d	10.65±0.10 d
	T1D6	9.70±0.13 d	3.56±0.06 f	10.41±0.19 f	9.76±0.09 f
	T1D9	8.63±0.12 g	3.22±0.06 gh	9.27±0.14 hi	8.35±0.10 i
	T2D3	10.48±0.08 c	3.85±0.24 e	10.21±0.06 fg	9.61±0.14 fg
	T2D6	9.42±0.08 de	3.21±0.23 gh	9.49±0.11 h	9.34±0.30 gh
	T2D9	8.41±0.08 g	2.67±0.19 ij	8.45±0.10 j	6.53±0.26 k
Toyonoka	CKD3	12.08±0.20 a	4.45±0.11 ab	11.68±0.09 c	11.08±0.24 c
	CKD6	12.16±0.16 a	4.51±0.07 ab	11.75±0.09 c	11.11±0.22 c
	CKD9	12.24±0.13 a	4.60±0.05 a	11.89±0.18 bc	11.21±0.11 bc
	T1D3	10.52±0.15 c	4.14±0.06 d	10.74±0.10 e	10.26±0.14 e
	T1D6	9.27±0.33 ef	3.43±0.13 fg	10.18±0.13 fg	9.56±0.18 fg
	T1D9	8.26±0.11 gh	2.83±0.08 i	9.04±0.27 i	7.87±0.35 j
	T2D3	9.54±0.55 de	3.59±0.11 f	10.02±0.18 g	9.46±0.13 fg
	T2D6	9.01±0.26 f	2.52±0.06 h	9.28±0.09 hi	9.04±0.25 h
	T2D9	7.93±0.30 h	2.61±0.08 j	7.43±0.04 k	6.35±0.13 k

注:表中数值为平均值±标准差。同列小写字母表示通过 $P<0.05$ Duncan 检验。下同。
Note: The values in the table are mean ± standard deviation. The lowercase letters in the same column indicate the results of the Duncan test at the $P<0.05$ level. The same below.

2.3 低温胁迫对2个品种草莓萼片与花瓣解剖结构的影响

2.3.1 萼片解剖结构

低温对萼片解剖结构的影响见图5。可见:随着处理温度的降低,2个品种草莓萼片内部薄壁组织与维管束并未发生变化。低温胁迫对草莓萼片解剖结构参数的影响见表4。可见:各低温处理后不同品种草莓萼片上表皮细胞厚度、下表皮细胞厚度与萼片厚度均大于CK处理,且T2处理9 d后各厚度达到最大,但各处理之间差异并不显著。整个试验期内,与CK相比,T1和T2,‘Selva’萼片上表皮细胞厚度分别增加12.70%~36.12%和31.69%~48.49%,‘Toyonoka’则分别增加7.65%~23.39%和35.26%~33.32%;‘Selva’下表皮细胞厚度增加15.20%~37.83%和32.42%~48.56%,‘Toyonoka’则分别增加5.76%~26.62%和37.02%~35.12%;‘Selva’萼片厚度分别增加

3.56%~4.34%和10.27%~26.50%,‘Toyonoka’则分别增加3.25%~10.96%和9.57%~24.21%。表明低温胁迫会引起草莓萼片结构的增厚和细胞变化,且2个品种草莓种间差异显著,‘Selva’萼片结构参数与‘Toyonoka’相比增加幅度更大。

2.3.2 低温对花瓣解剖结构的影响

花瓣显微结构的变化一定程度上可以反映植物的抗寒性。低温对花瓣解剖结构影响见图6。可见:2个品种草莓花瓣横切面由表皮、薄壁组织和维管束三部分组成。表皮细胞排列紧密,有内向与外向凹陷。薄壁组织细胞间隙大,排列无规则,非维管束部位有明显空腔。低温处理后,草莓花瓣表皮细胞逐渐变形,薄壁组织出现萎缩现象。低温胁迫对不同光周期类型草莓花瓣解剖结构参数的影响见表5。可见:低温胁迫下,‘Selva’与‘Toyonoka’草莓花瓣上表皮细胞厚度、下表皮细胞厚度与花瓣厚度随低温胁迫时间增加显著增加。低温处理9 d后2个品种草莓上表皮细

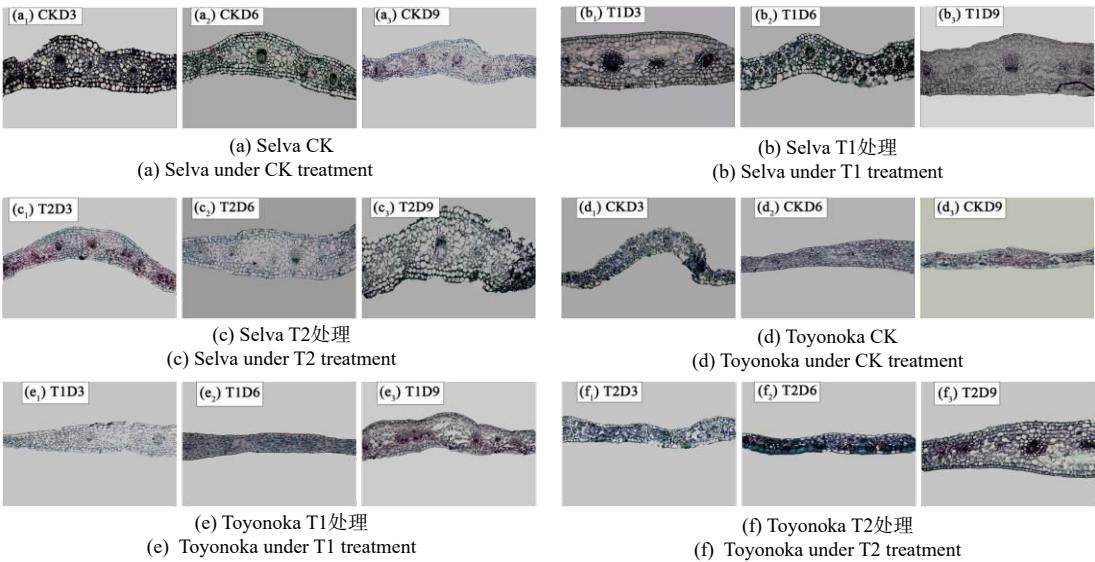


图 5 不同品种草莓萼片横切面显微结构

Fig. 5 Microstructure of the cross-section of sepals of different strawberry varieties

表 4 低温对草莓萼片表皮细胞以及整体厚度的影响

Table 4 Effect of low temperature on the epidermal cells and overall thickness of strawberry sepal μm

品种 Variety	处理 Treatment	上表皮细胞厚度 Upper epidermal cell thickness	下表皮细胞厚度 Lower epidermal cell thickness	萼片厚度 Sepal thickness
Selva	CKD3	26.29±1.10 h	21.12±2.26 ef	180.78±5.85 ef
	CKD6	26.52±1.21 gh	21.69±1.12 def	183.70±1.75 ef
	CKD9	25.80±0.92 h	21.23±1.10 ef	183.09±2.07 ef
	T1D3	29.63±1.80 f	24.33±0.81 cd	187.22±5.02 def
	T1D6	33.28±1.55 cde	26.64±0.76 bc	193.31±6.04 cdef
	T1D9	35.12±1.32 bcd	29.40±1.62 ab	191.04±1.76 def
	T2D3	34.62±1.24 bcd	27.97±1.17 b	199.34±3.05 bcd
	T2D6	36.61±0.56 ab	28.14±1.29 b	208.90±1.24 b
	T2D9	38.38±0.70 a	31.54±1.98 a	231.61±6.50 a
Toyonoka	CKD3	24.05±0.69 h	20.13±1.51 f	178.08±6.71 f
	CKD6	24.41±1.00 h	20.34±1.73 f	177.74±11.97 f
	CKD9	25.27±0.94 g	20.70±1.94 ef	180.40±15.05 ef
	T1D3	25.89±1.01 h	21.29±0.79 ef	183.87±10.37 ef
	T1D6	29.02±3.44 fg	23.28±1.13 de	187.59±2.94 def
	T1D9	31.18±2.04 ef	26.61±2.05 bc	200.17±11.65 bcd
	T2D3	32.53±1.14 de	27.59±0.47 b	195.12±13.76 cde
	T2D6	35.62±2.42 bc	26.74±2.77 bc	207.09±7.89 bc
	T2D9	33.69±1.85 cde	27.97±1.11 b	224.08±8.71 a

胞厚度、下表皮细胞厚度与花瓣厚度达最大。与CK相比,T1处理9 d后,‘Selva’上表皮细胞厚度增加42.96%,‘Toyonoka’则增加62.90%,‘Selva’下表皮

细胞厚度增加42.30%,‘Toyonoka’增加50.61%,‘Selva’花瓣厚度增加16.33%,‘Toyonoka’增加16.77%;T2处理9 d后,‘Selva’上表皮细胞厚度增加

52.47%，‘Toyonoka’增加71.26%，‘Selva’下表皮细胞厚度增加53.93%，‘Toyonoka’则增加56.60%，‘Selva’花瓣厚度增加33.89%，‘Toyonoka’则增加45.04%。不同品种之间各因素变化趋势差异显著。相比‘Selva’，‘Toyonoka’花瓣在受到低温胁迫后各厚度变化幅度更大。

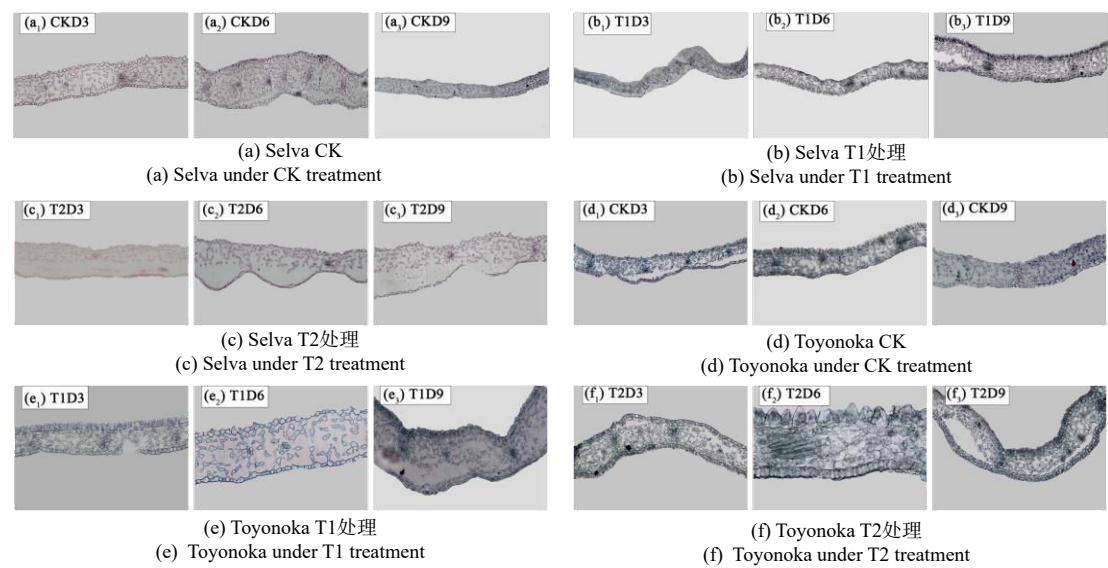


图6 不同品种草莓花瓣横切面显微结构

Fig. 6 Microstructure of the cross-section of petals of different strawberry varieties

表5 不同低温对草莓花瓣表皮细胞以及整体厚度的影响

Table 5 Effect of different low temperature on the epidermal cells and overall thickness of strawberry petal μm				
品种 Variety	处理 Treatment	上表皮细胞厚度 Upper epidermal cell thickness	下表皮细胞厚度 Lower epidermal cell thickness	花瓣厚度 Petal thickness
Selva	CKD3	19.00±0.58 h	19.52±0.89 g	160.69±4.56 ef
	CKD6	19.89±0.93 gh	20.23±0.81 g	167.17±4.98 de
	CKD9	19.25±2.06 h	18.58±0.75 ghi	161.39±3.27 ef
	T1D3	23.01±0.18 ef	22.56±0.61 ef	169.42±0.76 cde
	T1D6	25.83±1.41 bcd	25.43±0.53 bcd	184.38±1.00 cde
	T1D9	27.52±1.04 abc	26.44±0.52 bc	187.75±1.10 cd
	T2D3	25.37±1.00 cde	24.12±0.79 def	190.38±3.92 c
	T2D6	27.60±0.88 abc	27.10±1.54 ab	204.84±8.62 b
	T2D9	29.35±0.63 a	28.60±0.92 a	216.08±5.26 a
Toyonoka	CKD3	17.37±0.34 hi	16.81±1.46 ij	141.85±1.90 i
	CKD6	18.19±0.68 hi	17.33±0.63 hij	144.78±1.71 i
	CKD9	16.39±0.98 i	16.36±0.56 j	141.91±3.23 i
	T1D3	21.75±1.13 fg	19.30±0.34 gh	154.97±1.30 h
	T1D6	25.09±1.41 cde	22.34±1.86 f	160.66±2.54 gh
	T1D9	26.70±1.30 bcd	24.64±1.54 cde	165.71±2.19 fg
	T2D3	24.17±1.41 def	22.53±2.02 ef	183.74±15.65 cde
	T2D6	26.87±2.51 abc	24.96±2.05 bcd	189.26±9.07 c
	T2D9	28.07±3.32 ab	25.62±1.29 bcd	205.83±9.89 b

2.4 低温胁迫对2个品种草莓花粉活力的影响

2.4.1 低温对花粉染色率的影响

TTC染色法通过检测花粉中的酶活性来反映花粉的生命力。低温对草莓花粉染色率的影响见图7。可见:随着处理温度的降低和胁迫时间的增长,长日型品种草莓‘Selva’和短日型品种草莓‘Toyonoka’的染色率均呈现持续的下降趋势。T1处理9 d后‘Selva’染色率相比CK下降36.72%,‘Toyonoka’在T1D9处理下比CK下降41.65%,染色率为42.33%;T2处理9 d后,‘Selva’染色率相比CK降低57.04%,‘Toyonoka’染色率相比CK降低67.19%;T1D6条件下,‘Selva’染色率为58.26%,相比CK降低19.59%,‘Toyonoka’染色率为54.91%,相比CK降低22.44%;T2D6处理下,‘Selva’和‘Toyonoka’的染色率相比CK分别降低43.60%和52.16%。相比‘Selva’,T2处理下,‘Toyonoka’染色率下降趋势更显著,‘Selva’草莓花粉活力较‘Toyonoka’显示出较高的低温适应性。

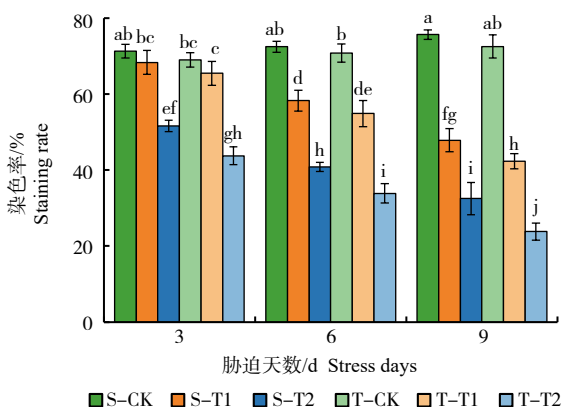


图7 低温胁迫对草莓花粉染色率的影响

Fig. 7 Effect of low temperature on strawberry staining rate

2.4.2 低温对花粉萌发率的影响

低温胁迫后不同品种草莓花粉萌发率变化如图8所示。可见:T1D3处理下,‘Selva’草莓花粉萌发率下降13.55%,经过6 d处理,萌发率继续下降,较CK下降28.32%,9 d处理后,‘Selva’草莓花粉萌发率显著下降,降幅为39.17%;T2处理下,‘Selva’草莓花粉萌发率下降更为显著,在胁迫3 d时,萌发率下降30.51%,处理6 d时,降幅达到46.28%,胁迫9 d后,萌发率下降56.70%。相比‘Selva’,‘Toyonoka’对低温胁迫更加敏感;T1D3处理下,

‘Toyonoka’花粉萌发率下降19.86%,6 d后下降了35.23%,9 d后下降47.94%;T2低温处理下,胁迫3 d后萌发率下降37.61%,胁迫6 d后下降52.46%,经过9 d的胁迫,‘Toyonoka’花粉萌发率下降63.46%。在T1和T2 2种低温条件下,‘Selva’草莓的花粉萌发率随处理时间延长显著降低,在T2处理条件下下降更为显著。相比‘Selva’,‘Toyonoka’对低温的敏感性更高,花粉萌发率在各低温处理的下降幅度更大。

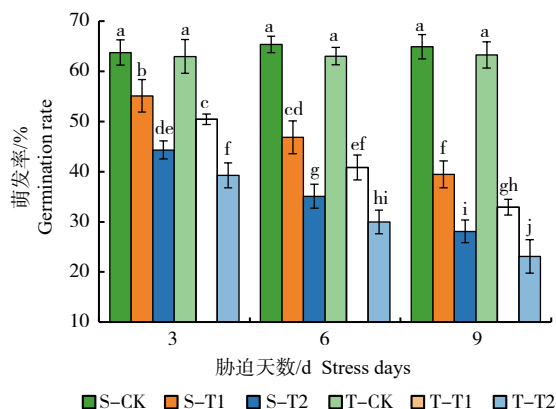


图8 低温对草莓花粉萌发率的影响

Fig. 8 Effect of low temperature on strawberry pollen germination

2.5 低温胁迫对2个品种草莓坐果率的影响

坐果率是衡量植物繁殖成功的重要标志。低温处理对草莓坐果率的影响见图9。可见:T1,‘Selva’草莓坐果率相比CK下降11.67%~24.38%,与CK相比,‘Toyonoka’草莓坐果率下降13.10%~37.65%;T2,2个品种草莓坐果率下降更为显著,T2D3处理后,

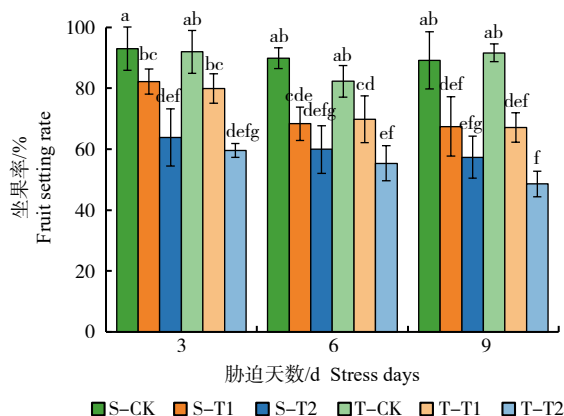


图9 低温对草莓坐果率的影响

Fig. 9 Effect of low temperature on strawberry fruit setting rate

‘Selva’坐果率为63.81%，相较CK下降31.40%，‘Toyonoka’坐果率为59.56%，相较CK下降35.20%；T2D6处理后，与CK相比，‘Selva’坐果率下降33.31%，‘Toyonoka’坐果率下降32.71%；T2D9处理后，‘Selva’坐果率为57.32%，相比CK下降35.73%，‘Toyonoka’坐果率为48.55%，相比CK下降47.00%。低温显著降低了2个品种草莓的坐果率，T2D9处理下，坐果率下降最为显著。

3 讨论与结论

3.1 讨论

花是植物体关键的生殖器官，其发育受环境因素显著影响，其中温度是限制草莓正常生长的非生物胁迫因子之一。花期遭遇温度胁迫可能会造成花器官发育不全或畸形。本研究发现低温胁迫对草莓开花进程产生影响。与CK相比，随着低温胁迫程度增加，2个品种草莓在低温胁迫下的单花开放各阶段开度减小，花朵开放时间延迟，这与此前研究结果一致^[25]。其原因可能是低温条件会损害植物细胞膜，进而削弱光合作用，导致光合产物积累减少，最终引起干物质分配异常^[26]，这些因素导致花朵因营养供应不足而影响其正常发育。

其次，低温胁迫对花器官形态发育造成影响，随着温度降低和胁迫时间延长，‘Selva’和‘Toyonoka’的花药、花丝长度与雌蕊的长度和宽度均显著减小，尤其在T2低温处理9d后。雌蕊和雄蕊的结构和发育在草莓果实发育育种中起到关键作用，其相对位置会影响授粉行为^[27]，对结实至关重要。雌蕊缩小，可能减少接受花粉的有效面积，这可能导致授粉受精失败或果实品质下降。Koichi等^[28]发现同时暴露在低温下会缩短多个品种水稻花药的长度，花药长度与花粉育性具有显著相关性，这与本研究的结果一致。花药受损则无法正常开裂散粉，柱头上花粉粒萌发就会发生异常^[29]。花丝比其他器官更易受温度影响^[30]，在本研究中，‘Selva’与‘Toyonoka’草莓花丝长度随低温胁迫程度加剧减小。温度胁迫对花丝的影响在不同作物中研究结论并不相同，Zhang等^[31]研究认为甜樱桃花丝长度并不受温度影响，花丝的生长取决于基因型变异，是由遗传决定。

低温胁迫不仅对草莓萼片与花瓣表型形状产

生影响，本研究还发现低温胁迫对草莓萼片和花瓣解剖结构也产生显著影响。随着低温胁迫程度加剧，‘Selva’与‘Toyonoka’萼片及花瓣上下表皮细胞厚度以及整体厚度均呈现出增加趋势。萼片作为花器官的一部分，可以保护花内繁殖器官免受机械性损伤^[32]。尽管目前尚无直接文献证明低温胁迫对萼片表皮细胞厚度以及萼片厚度有影响，但可推测低温胁迫条件下，萼片可能通过角质层增厚增强其对寒冷环境的防御能力。目前尚缺针对花瓣上下表皮细胞厚度以及整体厚度在低温胁迫下的变化的研究，但前人研究表明低温胁迫促使花瓣ABA含量增加^[33]，ABA在低温胁迫下能够诱导与细胞壁合成相关的基因表达^[34]，随着细胞壁合成增加，花瓣表皮细胞的厚度可能也随着增加，进而导致花瓣厚度增加。

低温会导致苹果^[35]、甘蓝型油菜^[36]等植物花粉活力降低，这与本研究得到的结论一致。低温对花粉活力的影响，主要是因为花期低温影响花药与花粉的发育成熟，导致花药无法正常开裂，散粉不足^[37]，而花粉活力降低、花药无法正常萌发会影响花粉与雌蕊的结合，最终导致产量下降。值得注意的是，在受到低温胁迫后‘Toyonoka’受抑制程度要大于‘Selva’，‘Selva’对环境的适应性强于‘Toyonoka’，可能的原因有‘Toyonoka’为短日型草莓，有研究表明短日型草莓在温度 $\leq 10^{\circ}\text{C}$ 情况下，不受光周期影响开花，温度则成为主要影响因子^[38]。

研究发现‘Selva’与‘Toyonoka’草莓对于 0°C 以上的低温，开花进程及花粉活力受到一定影响，尤其是 15°C （日最高温度）与 5°C （日最低温度）的低温下。为减少低温胁迫对草莓花期的影响，建议在实际生产中采取适当的温度调控措施。而本研究并未对 0°C 以下低温进行研究，‘Selva’与‘Toyonoka’草莓对于零下低温的耐受性尚不可知。对于低温胁迫处理结束后恢复期的花朵形态、萼片花瓣解剖结构以及花粉活力与花粉萌发，研究并未跟踪采样，暂不确定低温对草莓花器官的损伤是永久的还是暂时性的，需要进一步试验探究2个光周期类型草莓对低温的耐受潜力。本研究以主栽品种‘Selva’和‘Toyonoka’为材料，关于其他品种对低温的响应规律，还需后续进一步开展控制试验给予明确。

3.2 结论

为揭示低温对设施草莓花器形态发育及花粉活力的影响规律,本研究以长日型草莓品种‘Selva’和短日型草莓品种‘Toyonoka’为研究对象,探究现蕾期低温胁迫对草莓花器形态发育、花粉活力与坐果率的影响。主要结论如下:

1) 低温胁迫延迟草莓开花,短日型品种‘Toyonoka’受胁迫抑制作用比长日型品种‘Selva’更为明显;

2) 随低温胁迫加剧,‘Selva’和‘Toyonoka’雌蕊长度、雌蕊宽度、花药长度与花丝长度随低温胁迫程度加剧而显著减少,与‘Toyonoka’相比,‘Selva’的降低幅度较小。在不同低温胁迫下,草莓萼片与花瓣长度和宽度均显著下降;

3) 低温胁迫使2个品种草莓萼片上下表皮细胞厚度、萼片厚度、花瓣上下表皮细胞厚度和花瓣厚度增加,‘Selva’萼片结构增幅较大,花瓣增幅较小;

4) 随着低温胁迫的程度加剧,‘Selva’和‘Toyonoka’花粉活力呈显著下降趋势,在日最低温度5℃低温处理中,花粉活力最低;

5) 现蕾期低温胁迫使2个品种草莓坐果率显著下降。随胁迫时间延长,坐果率越低。

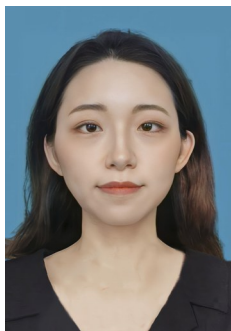
参考文献 References

- [1] 许影强. 设施草莓高产栽培技术[J]. 乡村科技, 2021, 12(16): 70-71
Xu Y Q. High-Yield cultivation techniques for protected strawberry[J]. *Rural Science and Technology*, 2021, 12(16): 70-71 (in Chinese)
- [2] Strik B C. Flower bud in initiation in strawberry cultivars [J]. *Fruit Varieties Journal*, 1985, 39(1): 5
- [3] 赵密珍, 钱亚明, 王静. 草莓优质品种及配套栽培技术[M]. 北京: 中国农业出版社, 2010: 26-30
Zhao M Z, Qian Y M, Wang J. *High-Quality Strawberry Vand Supporting Cultivation Techniques* [M]. Beijing: China Agricultural Press, 2010: 26-30 (in Chinese)
- [4] Chen M, Zhang T L, Hu C G, Zhang J Z. The role of drought and temperature stress in the regulation of flowering time in annuals and perennials[J]. *Agronomy*, 2023, 13(12): 3034
- [5] Liang J H, Wu Z, Xu T F, Li X F, Jiang F, Wang H Q. Overexpression of HANABA TARANU in cultivated strawberry delays flowering and leads to defective flower and fruit development[J]. *Plant Science*, 2022, 321: 111307
- [6] Zhang L, Ampatzidis Y, Whiting M D. Sweet cherry floral organ size varies with genotype and temperature[J]. *Scientia Horticulture*, 2015, 182: 156-164

- [7] Gao J J, Guo W, Liu Q, Liu M, Shang C, Song Y, Hao R, Li L, Feng X. The physiological response of apricot flowers to low-temperature stress [J]. *Plants*, 2024, 13(7): 1002
- [8] 陈健辉, 王厚麟, 肖美华, 陈晓华(2018). 低温处理后两个品种水仙花瓣和叶片的解剖学研究[J]. 农业科学, 2018, 8(5): 438-454
Chen J H, Wang H L, Xiao M H, Chen X H. Anatomical study of daffodil petals and leaves from two varieties after low-temperature treatment[J]. *Agricultural Science*, 2018, 8(5): 438-454 (in Chinese)
- [9] Negoro S, Hirabayashi T, Iwasaki R, Torii K U, Uchida N. EPFL peptide signalling ensures robust self-pollination success under cool temperature stress by aligning the length of the stamen and pistil [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2023, 46(2): 451-463
- [10] Sukhvibul N, Whitley A W, Smith M K, Hetherington S E, Vithanage V. Effect of temperature on sex expression of mono-and poly-embryonic mango (*Mangifera indica* L.) cultivars [J]. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 1999, 74(1): 64-68
- [11] Aiff H. Sensitivity of flowering plant gametophytes to temperature fluctuations [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2011, 74: 9-16
- [12] Atayee A R, Mohammad S N. Alleviation of cold stress in vegetable crops [J]. *Journal of Scientific Agriculture*, 2020, 4: 38-44
- [13] Meng S, Xiang H, Yang X, Ye Y, Han L, Xu T, Liu Y, Wang F, Tan C, Qi M, Liu T L. Effects of low temperature on pedicel abscission and auxin synthesis key genes of tomato [J]. *Molecular Sciences*, 2023, 24(11): 9186
- [14] Pressman E, Moshkovitch H, Rosenfeld K, Shaked R, Aloni B. Influence of low night temperatures on sweet pepper flower quality and the effect of repeated pollinations, with viable pollen, on fruit setting[J]. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*, 1998, 73(1): 131-136
- [15] Murcia C. Effect of floral morphology and temperature on pollen receipt and removal in *Ipomoea trichocarpa* [J]. *Ecology*, 1990, 71(3): 1098-1109
- [16] 宗建伟, 黄培璐, 杨雨华, 黄小迪. 亚低温与干旱胁迫对百合生长及叶片解剖结构的影响[J]. 西南林业大学学报: 自然科学版, 2022, 42(5): 30-38
Zong J W, Huang P L, Yang Y H, Huang X D. Effects of sub-low temperature and drought stress on the growth and leaf anatomical structure of Lily [J]. *Journal of Southwest Forestry University: Natural Science Edition*, 2022, 42(5): 30-38 (in Chinese)
- [17] Issarakraisila M, Considine J A. Effects of temperature on pollen viability in mango cv. ‘Kensington’ [J]. *Annals of Botany*, 1994, 73(3): 231-240
- [18] Cui M Y, Pham M D, Lee H, Lee B K, Myung J S, Hwang H S, Chun C H. Ultrastructural changes in developmental stages of anther and pollen grains as affected by short-term exposure to low temperatures in strawberry [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2023, 205: 105135

- [19] 王培, 李军见. 夜冷短日对‘红颜’草莓花芽分化、物候期及产量的影响[J]. 陕西农业科学, 2022, 68(8): 88-92
- Wang P, Li J J. Effects of night cooling and short daylight on flower bud differentiation, phenological stages, and yield of ‘Hongyan’ strawberry [J]. *Shanxi Journal of Agricultural Tural Sciences*, 2022, 68(8): 88-92 (in Chinese)
- [20] 张涵奇, 杨再强, 罗靖, 张丰寅. 花期低温对草莓叶片光合及气孔特性的影响[J]. 中国农业气象, 2024, 45(5): 525-536
- Zhang H Q, Yang Z Q, Luo J, Zhang F Y. Effects of low temperature during flowering on photosynthetic and stomatal characteristics of strawberry leaves [J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2024, 45(5): 525-536 (in Chinese)
- [21] 韦婷婷, 杨再强, 王琳, 赵和丽, 李佳帅. 玻璃温室和塑料大棚内逐时气温模拟模型[J]. 中国农业气象, 2018, 39(10): 644-655
- Wei T T, Yang Z Q, Wang L, Zhao H L, Li J S. Hourly temperature simulation models for glass greenhouses and plastic tunnels [J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2018, 39(10): 644-655 (in Chinese)
- [22] Darnell R, Cantliffe D J, Kirschbaum D S, Chandler C K. The Physiology of Flowering in Strawberry [M]. *Horticultural Reviews*, 2003, 28: 325-349
- [23] Nybom H. Pollen viability assessments in blackberries (*Rubus subgen Rubus*) [J]. *Plant Systematics and Evolution*, 1985, 150: 281-290
- [24] He J L, Pei L X, Ji B Y, Wang H B, Zhong H, Dong C M, Chen S Q, Li Q L, Li P P. Biological characteristics of flowers and examination of pollen viability at different developmental stages of *Epimedium sagittatum* (Sieb et Zucc) Maxim [J]. *Scientific Reports*, 2024, 14: 18530
- [25] 王爱国, 姜倩倩, 王淑子, 王国庆, 王凯龙, 杨佳鑫. 外源硫化氢对温度胁迫下草莓开花进程和生理特性的影响[J]. 北方园艺, 2022(14): 37-42
- Wang A G, Jiang Q Q, Wang S Z, Wang G Q, Wang K L, Yang J X. Effects of exogenous hydrogen sulfide on flowering process and physiological characteristics of strawberry under temperature stress [J]. *Northern Horticulture*, 2022(14): 37-42 (in Chinese)
- [26] Xu H, Wu Z, Xu B, Sun D, Hassan M A, Cai H, Wu Y, Yu M, Chen A, Li J C, Chen X. Optimized phosphorus application alleviated adverse effects of short-term low-temperature stress in winter wheat by enhancing photosynthesis and improved accumulation and partitioning of dry matter [J]. *Agronomy*, 2022, 12(7): 1700
- [27] Benedek B, Szabó Z, Nyéki J. Features affecting bee pollination of sweet and sour cherry varieties [J]. *International Society for Horticultural Science*, 1996, 410: 21-24
- [28] Koichi Y, Kei O, Seiya I, Yohei K, Itsuro T, Kaiei F, Yutaka S, Yuji K. Revision of the relationship between anther morphology and pollen sterility by cold stress at the booting stage in rice, *Annals of Botany* [J]. *Annals of Botany*, 2021, 128(5, 8): 559-575
- [29] Geraldine A, Junior A, Gastmann R, Lamb T, Silva A, Adamski J, Fett J, Ricachenevsky F, Sperotto R. Root responses of contrasting rice genotypes to low temperature stress [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2020, 255: 153307
- [30] 魏国芹, 陶吉寒, 付全娟, 侯森, 杨兴华, 隋曙光, 余贤美, 孙玉刚. 硫化氢对低温胁迫下甜樱桃柱头和子房线粒体功能的影响[J]. 应用生态学报, 2020, 31(4): 1121-1129
- Wei G Q, Tao J H, Fu Q J, Hou S, Yang X H, Sui S G, Yu X M, Sun Y G. Effects of hydrogen sulfide on mitochondrial function of stigma and ovary in sweet cherry under low temperature stress [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(4): 1121-1129 (in Chinese)
- [31] Zhang C X, Whiting M. The occurrence of protruding pistil in sweet cherry (*Prunus avium* L) and its consequence on fertilization [J]. *Scientia Horticulturae*, 2012, 140: 149-156
- [32] 张从顺. 酸浆花萼形态解剖学及孢子发生与发育研究[D]. 开封: 河南大学, 2014
- Zhang C S. Morphological anatomy of the calyx and spore formation and development in *Physalis* [D]. Kaifeng: Henan University, 2014 (in Chinese)
- [33] 孟祥瑞. 杏花器官霜冻害生理机制研究[D]. 保定: 河北农业大学, 2010
- Meng Q R. Study on the physiological mechanism of frost damage to apricot flower organs [D]. Baoding: Hebei Agricultural University, 2010 (in Chinese)
- [34] Yu X F, Yang L, Fan C Y, Hu J L, Zheng Y H, Wang Z W, Liu Y J, Xiao X, Yang L J, Lei T, Jiang M Y, Jiang B B, Pan Y Z, Li X, Gao S P, Zhou Y H. Absciscic acid (ABA) alleviates cadmium toxicity by enhancing the adsorption of cadmium to root cell walls and inducing antioxidant defense system of *Cosmos bipinnatus* [J]. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2023, 261: 115101
- [35] Zebro M, Heo J Y. Rootstock type differentially affects pollen germination characteristics and chilling stress response at flowering time in ‘Fuji’ Apple [J]. *Springer Nature Link*, 2024, 66: 333-340
- [36] 李浩东, 秦梦凡, 张森, 王茸茸, 徐宇, 宋葭, 朱云林, 黄镇, 徐爱遐. 花期低温对甘蓝型油菜叶片生理及雌雄蕊发育的影响[J]. 华北农学报, 2022, 37(5): 78-86
- Li H D, Qin M F, Zhang M, Wang R R, Xu Y, Song J, Zhu Y L, Huang Z, Xu A X. Effects of low temperature during flowering on the physiology of cabbage-type rapeseed leaves and the development of male and female reproductive organs [J]. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 2022, 37(5): 78-86 (in Chinese)
- [37] 李训贞, 梁满中, 周广洽, 陈良碧. 水稻开花时的环境条件对花粉活力和结实的影响[J]. 作物学报, 2002(3): 417-420
- Li X Z, Liang M Z, Zhou G Q, Chen L B. Effects of environmental conditions during rice flowering on pollen viability and seed set [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2002, (3): 417-420 (in Chinese)
- [38] Sønsteby A, Opstad N, Heide O M. Environmental manipulation for establishing high yield potential of strawberry forcing plants [J]. *Scientia Horticulturae*, 2013, 157: 65-73

责任编辑: 杨爱东



第一作者简介：张呈静，硕士研究生，就读于南京信息工程大学生态与应用气象学院应用气象学。参与国家自然科学基金项目面上项目(42275200)。2023—2024 年度获“学业三等奖学金”。



通讯作者简介：杨再强，教授(二级)，博士生导师。曾任南京信息工程大学研究生院副院长、应用气象学院院长、无锡研究生院院长，江苏省农业气象重点实验室主任，兼任中国农业资源与区划学会农业灾害风险专业委员会副理事长，中国气象学会农业气象与生态气象委员会委员。主要研究方向：特色农业及设施农业气象保障服务、作物生长模拟与设施小气候调控、农业气象灾害监测预警。主持国家自然科学基金项目 6 项。发表论文 140 余篇，其中 SCI 收录 30 余篇，发明专利授权 12 项，出版专著 6 部。获得中国气象学会气象科学技术进步成果奖二等奖 1 项，农业农村部神农科技奖二等奖 1 项。