

自然降温过程中5个常绿阔叶树种的抗寒性分析

薛建辉, 苏 敬, 田如男, 刘金根

(南京林业大学森林资源与环境学院 江苏省林业生态工程重点实验室, 江苏南京 210037)

摘要: 对自然降温过程中(2006年10月至2007年3月)乐昌含笑(*Michelia chapensis* Dandy)、红花木莲(*Manglietia insignis* (Wall.) Bl.)、浙江樟(*Cinnamomum japonicum* Sieb. var. *chekiangense* (Nakai) M. P. Tang et Yao)、禿瓣杜英(*Elaeocarpus glabripetalus* Merr.)和乐东拟单性木兰(*Parakmeria lotungensis* (Chun et C. H. Tsoong) Law)5种常绿阔叶树种的叶片相对电导率和低温半致死温度(LT_{50})进行了测定,并分析了各树种的 LT_{50} 与月平均最低温度的相关性。结果显示,在自然降温过程中,5个树种叶片的相对电导率有明显变化,除乐东拟单性木兰外,其他树种的相对电导率均呈现先升后降再升高的变化趋势。实验期内,乐东拟单性木兰和浙江樟的 LT_{50} 为 $-13^{\circ}\text{C} \sim -19^{\circ}\text{C}$,抗寒能力较强,其他3个树种的 LT_{50} 为 $-3^{\circ}\text{C} \sim -11^{\circ}\text{C}$,抗寒能力较弱。根据 LT_{50} ,可将5个树种的抗寒适应性分为抗寒性较弱期、抗寒性增强期、抗寒性最强期和抗寒性减弱期4个时期。各树种在不同月份的 LT_{50} 与月平均最低气温的变化趋势一致,其中乐东拟单性木兰的 LT_{50} 与月平均最低温度极显著相关。研究结果表明,乐东拟单性木兰和浙江樟的抗寒能力较强,在南京的适应性较强,可以广泛栽植。

关键词: 自然降温; 常绿阔叶树种; 相对电导率; 低温半致死温度(LT_{50}); 抗寒性

中图分类号: Q945.78; S792.01 文献标志码: A 文章编号: 1004-0978(2009)01-0052-05

Analysis on cold tolerance of five evergreen broadleaved tree species during the natural drop in temperature process XUE Jian-hui, SU Jing, TIAN Ru-nan, LIU Jin-gen (Key Laboratory of Forestry Ecological Engineering of Jiangsu Province, College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China), *J. Plant Resour. & Environ.* 2009, 18(1): 52–56

Abstract: The leaf relative conductivity and LT_{50} of five evergreen broadleaved tree species, including *Michelia chapensis* Dandy, *Manglietia insignis* (Wall.) Bl., *Cinnamomum japonicum* Sieb. var. *chekiangense* (Nakai) M. P. Tang et Yao, *Elaeocarpus glabripetalus* Merr. and *Parakmeria lotungensis* (Chun et C. H. Tsoong) Law were determined in the process of natural drop in temperature from Oct. 2006 to Mar. 2007, and the correlation between LT_{50} of different tree species and the monthly mean minimal temperature was analyzed. The results indicate that in the process of natural drop in temperature, the leaf relative conductivity of the five tree species is changed markedly, and except *P. lotungensis*, the leaf relative conductivity of the other tree species appears the trend of increasing firstly, then decreasing, and increasing lastly. During the experiment time, *P. lotungensis* and *C. japonicum* var. *chekiangense* appear the stronger cold tolerance with LT_{50} in $-13^{\circ}\text{C} \sim -19^{\circ}\text{C}$, and the other three tree species exhibit the weaker cold tolerance with LT_{50} in $-3^{\circ}\text{C} \sim -11^{\circ}\text{C}$. According to LT_{50} , the cold tolerance adaptability of the five tree species is divided into four periods: weaker stage, enhance stage, strongest stage and reducing stage. The LT_{50} change trend of different tree species in different months is consistent with the monthly mean minimal temperature, in which the LT_{50} of *P. lotungensis* is very significantly correlated to the monthly mean minimal temperature. It is suggested that the cold tolerance of *P. lotungensis* and *C. japonicum* var. *chekiangense* is stronger and their adaptability in Nanjing is stronger, both of the two tree species can be planted widely.

Key words: natural drop in temperature; evergreen broadleaved tree species; relative conductivity; LT_{50} ; cold tolerance

收稿日期: 2007-12-24

基金项目: 南京市园林局“常绿阔叶大乔木树种选育”资助项目

作者简介: 薛建辉(1962—), 男, 江苏启东人, 博士, 教授, 主要从事森林生态学方面的研究。

南京市地处亚热带北部,是常绿阔叶树种分布的北缘,典型地带性植被为以落叶阔叶树种为主的常绿落叶阔叶混交林,常绿树种多样性相对较低。近年来,为了满足南京市区园林绿化和环境建设的需求,引种并种植了一些分布于中亚热带的常绿阔叶树种,但存在引种不成功的现象,尤其是冬季低温造成的冻害,是常绿阔叶树种引种成功与否的关键因子^[1-3]。

研究表明,植物叶片细胞膜结构的稳定性是指示植物抗寒性的关键指标之一。利用电导法测定相对电导率,进而判断电解质与低温伤害程度的关系是最常用的判断细胞膜结构稳定性的方法^[4]。用排除本身的电导率后电解质外渗率达到50%的低温点作为植物的低温半致死温度(LT_{50}),可以较直观且准确地反映出植物的抗寒能力和所能容忍的极限低温^[4-5]。

作者以南京市栽培的5个常绿阔叶树种为研究对象,测定了经过自然降温过程后这些树种叶片的细胞膜透性和 LT_{50} 的月变化,揭示自然降温过程中各树种抗寒性的变化及其内在适应机制,为选择适于南京地区栽培的常绿阔叶树种提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 材料

供试的乐东拟单性木兰 [*Parakmeria lotungensis* (Chun et C. H. Tsoong) Law]、乐昌含笑 (*Michelia chapensis* Dandy) 和红花木莲 [*Manglietia insignis* (Wall.) Bl.] 为5年生苗木,秃瓣杜英 (*Elaeocarpus glabripetalus* Merr.) 和浙江樟 [*Cinnamomum japonicum* Sieb. var. *chekiangense* (Nakai) M. P. Tang et Yao] 为6年生苗木,均于2001年从浙江引种并种植于上海铁路局南京浦珠镇苗圃,每个树种选择约50株样株。实验地土壤为下蜀黄土,质地较黏。

1.2 方法

1.2.1 样品采集及低温处理方法 在2006年10月至2007年3月,分别于每月中、下旬集中取样,随机采集位于树冠中上部的当年生侧枝上的第4至第6枚完好的叶片,每个树种采集叶片约100片,采后立即用潮湿纱布包裹,装入密封塑料袋中带回实验室,供低温处理及电导率测定。

供试叶片依次用自来水和蒸馏水冲洗干净并吸

干水分,用0.6 cm打孔器打成圆片;将各树种的叶圆片分成7组共21份(3次重复),每份0.50 g,置于密封塑料袋内备用。将一组叶圆片置于室温(25℃)条件下作对照,其余6组放入程控冰箱内进行降温处理(2007年3月份样品未进行降温处理)。温度设定为0℃、-3℃、-6℃、-9℃、-12℃和-15℃,即冰箱经预冷后从0℃开始降温,降温速率3℃·h⁻¹,在每个设定温度停留24 h后再继续降温。在每一设定温度处理后取出1组样品(3份),置于0℃~4℃冰箱内解冻12 h后,再置于室温(25℃)条件下恢复12 h并进行电导率的测定。

1.2.2 电导率的测定方法 将叶圆片放入试管中,加入20 mL蒸馏水,抽真空并在室温(25℃)下震荡2 h,用DSS-120型电导仪测定电导率(C_1);将样品置于沸水浴中杀青15 min,冷却后再次测定电导率(C_2)^[4,6-7]。对照组按同样的方法测定电导率 C_1' 和 C_2' 。以蒸馏水的电导率(C)作为空白,按公式计算相对电导率:相对电导率=[($C_1 - C$)/($C_2 - C$) - ($C_1' - C$)/($C_2' - C$)] × 100%^[7]。结果取平均值。

1.3 数据处理

相对电导率 Y 与温度 X 的相关性用Logistic方程进行拟合,方程式为 $Y = k/(1 + a \cdot e^{-bX})$ ^[4-6,8]。计算Logistic方程的二阶导数,并令其等于零,根据公式 $X = \ln(1/a)/b$ 得到 LT_{50} 值。上述公式中, k 值表示最大胁变; a 值表示曲线对于原点的相对位置; b 值为初始胁强下的胁变增长率。为了确定 a 和 b 值,将方程进行线性化处理,通过直线回归的方法求得 a 和 b 值及相关系数 r 。

运用Excel软件对实验数据进行分析。

2 结果和分析

2.1 自然降温过程中5个常绿阔叶树种叶片相对电导率的动态变化

自然降温条件下,供试的5个常绿阔叶树种叶片相对电导率的动态变化见表1。由表1可见,在自然降温过程中,除乐东拟单性木兰外,其他4个树种叶片的相对电导率都呈现先升后降再升高的变化趋势;经过10月份的低温刺激后,5个树种叶片的相对电导率均在11月份有较大幅度的升高。

在自然降温过程中,5个树种叶片的细胞膜透性对低温的响应存在一定的差异。在10月份至次年

1月份,浙江樟叶片细胞的质膜透性相对比较稳定,相对电导率变化幅度较小(7.87%~16.65%);红花木莲叶片的相对电导率变化幅度最大(6.56%~24.86%),由12月份的18.36%提高到1月份的24.86%,表明1月份的低温对红花木莲叶片细胞膜的伤害较大,从而说明其在10月份至12月份的低温锻炼效果较差。次年2月份,随着气温的回升,除乐东拟单性木兰外,其他4个树种叶片的相对电导

率均降低,表明温度回升后,受伤害较轻的树种叶片细胞膜逐渐恢复^[4~6]。但是,由于在3月6日至7日出现了零度低温,除禿瓣杜英外,其余4个树种叶片的细胞质膜透性均有不同程度的提高,以乐东拟单性木兰的提高幅度最大,其次是乐昌含笑和红花木莲,浙江樟最小。可见,禿瓣杜英在遭受“倒春寒”后叶片细胞质膜没有受到明显的伤害,表明不同树种耐受“倒春寒”的能力各异。

表1 不同时期5个常绿阔叶树种叶片相对电导率的动态变化

Table 1 Dynamic change of leaf relative conductivity of five evergreen broadleaved tree species in different times

树种 Tree species	不同时期(YYYY-MM)叶片的相对电导率/% Leaf relative conductivity in different times (YYYY-MM)					
	2006-10	2006-11	2006-12	2007-01	2007-02	2007-03
乐昌含笑 <i>Michelia chapensis</i>	6.88	15.76	17.40	17.86	14.39	19.95
红花木莲 <i>Manglietia insignis</i>	6.56	15.30	18.36	24.86	16.87	23.68
禿瓣杜英 <i>Elaeocarpus glabripetalus</i>	5.70	13.20	15.39	18.28	16.78	14.29
浙江樟 <i>Cinnamomum japonicum</i> var. <i>chekiangense</i>	7.87	10.34	14.87	16.65	10.38	13.58
乐东拟单性木兰 <i>Parakmeria lotungensis</i>	5.50	11.88	12.25	14.79	15.87	31.33

2.2 经自然降温处理后5个常绿阔叶树种低温半致死温度(LT_{50})的动态变化

根据叶片相对电导率与温度的关系,采用Logistic方程进行拟合分析,得到5个树种不同月份的 LT_{50} 值(表2)。在不同的自然低温阶段,浙江樟和乐东拟单性木兰的 LT_{50} 均较低(-13℃~-19℃),其他3个树种的 LT_{50} 较高,均在-3℃~-11℃。谢晓金^[3]在2004年12月份测定了15年生浙江樟、10年生乐东拟单性木兰和15年生乐昌含笑的 LT_{50} ,分别为-18.2℃、-16.9℃和-7.4℃;本研究中,2006年12月份这3个树种的 LT_{50} 与谢晓金的测定结果接近,可见同一树种在同一地区对低温的适应能力较稳定。

进入11月份,南京地区气温普遍下降,各树种也开始进入初冬的低温锻炼期,但不同树种对低温变化的响应速度有较大差异(表2),显示各树种对低温的内在适应机制与方式不同。浙江樟在10月份的 LT_{50} 为-16.76℃,抗寒能力很强;次年1月份的 LT_{50} 为-18.87℃,表明浙江樟对温度变化不敏感。10月份乐东拟单性木兰的 LT_{50} 为-13.11℃,到次年1月份时则为-18.88℃,表明该树种对温度变化的响应较快,抗寒能力也较强。在10月份的降温刺激下,禿瓣杜英和红花木莲11月份的抗寒能力均突然增强,但这两个树种抗低温的能力总体上仍

较弱。乐昌含笑不但对季节降温反应不敏感,而且其抗寒能力也较弱。

根据5个树种 LT_{50} 的变化规律(表2)以及相关的研究结果^[5~6],可将自然降温过程中5个树种的抗寒适应性分为4个时期,即抗寒性较弱期、抗寒性增强期、抗寒性最强期和抗寒性减弱期。其中,10月份为抗寒性较弱期,这一时期气温较高,各树种还处于生长较为旺盛的时期,对低温的抗性较弱;11月份为抗寒性增强期,这一时期各树种受到降温刺激后细胞膜透性增大,生理代谢过程逐步调整,激素、渗透调节物及保护酶等含量迅速升高,为应对冬季低温做好准备^[4~6];12月份至次年1月份为抗寒性最强期,此时期内各树种的抗寒性最强,细胞内的低温保护物质含量达到峰值,各抗寒生理指标在这一时期较为稳定;次年2月份至3月份为抗寒性减弱期,随着温度的回升,此时期内各树种开始调整体内的生理代谢,进入“脱锻炼”并开始生长过程,这一时期内各抗寒生理指标迅速下降,各树种对瞬间低温的抗性最差,容易受到“倒春寒”的冻害^[4~6]。

天气在线网(<http://www.t7online.com>)上公布的实验期间南京地区的最低和最高温度见表3。2006年10月份至2007年2月份,南京地区气温总体上呈现先降低后升高的变化趋势;该时期内,零度左右的低温集中出现在2007年1月中、下旬,日最

表2 不同时期5个常绿阔叶树种的 LT_{50} 值和Logistic方程的参数值¹⁾Table 2 The LT_{50} value and the parameter values of Logistic equation of five evergreen broadleaved tree species in different times¹⁾

树种 Tree species	时间 Date (YYYY-MM)	a	b	k	$LT_{50}/^{\circ}\text{C}$	R^2
乐昌含笑 <i>Michelia chapensis</i>	2006-10	3.4828	0.2208	97.9807	-5.65	0.9587 **
	2006-11	1.5918	0.0653	96.2843	-7.12	0.8879 *
	2006-12	4.3845	0.1749	98.3612	-8.45	0.9067 *
	2007-01	2.8716	0.1200	96.3009	-8.79	0.9843 **
	2007-02	7.9876	0.3019	96.8519	-6.87	0.9156 *
红花木莲 <i>Manglietia insignis</i>	2006-10	3.7680	0.3460	87.6793	-3.85	0.9713 **
	2006-11	7.4585	0.2479	86.9864	-8.12	0.8946 *
	2006-12	2.8578	0.1123	87.9248	-9.35	0.9716 **
	2007-01	3.5674	0.1335	86.2936	-9.52	0.9534 **
	2007-02	3.9672	0.1743	87.5219	-7.91	0.9846 **
秃瓣杜英 <i>Elaeocarpus glabripetalus</i>	2006-10	5.3749	0.4211	80.3629	-3.99	0.9768 **
	2006-11	3.8329	0.1449	81.2555	-9.27	0.9256 **
	2006-12	5.4638	0.1707	82.7194	-9.95	0.9318 **
	2007-01	8.9124	0.2162	80.6924	-10.12	0.8835 *
	2007-02	6.7531	0.2153	82.7728	-8.87	0.9529 **
浙江樟 <i>Cinnamomum japonicum</i> var. <i>chekiangense</i>	2006-10	9.4872	0.1343	88.4675	-16.76	0.9513 **
	2006-11	11.5813	0.1399	90.0806	-17.51	0.9135 *
	2006-12	10.3865	0.1280	95.0812	-18.28	0.9784 **
	2007-01	11.2870	0.1284	93.7864	-18.87	0.9658 **
	2007-02	8.3857	0.1231	95.9274	-17.28	0.9131 *
乐东拟单性木兰 <i>Parakmeria lobtungensis</i>	2006-10	7.2958	0.1516	126.3638	-13.11	0.9846 **
	2006-11	5.7497	0.1142	126.3846	-15.32	0.9416 **
	2006-12	8.3751	0.1212	127.1727	-17.54	0.9122 *
	2007-01	6.2854	0.0974	130.5329	-18.88	0.9142 *
	2007-02	4.2991	0.0901	126.3620	-16.19	0.9840 **

¹⁾ * : $P < 0.05$; ** : $P < 0.01$.

低温度出现在2006年12月29日,为 -2.67°C 。对表2和表3的数据进行综合分析后可看出,各树种在不同月份的 LT_{50} 与月平均最低气温的变化趋势一致,表明各树种的抗寒能力具有随环境温度的变化而改变的特征,这与栀子(*Gardenia jasminoides* Ellis)等低海拔植物的抗寒性变化规律^[5-6]一致。此外,各树种的 LT_{50} 均低于当月的平均最低温度,说明这些树种被引种到南京后遭受低温危害的风险很小。

2.3 经自然降温处理后5个常绿阔叶树种 LT_{50} 与月平均最低温度的相关性分析

在自然越冬过程中,虽然5个树种的 LT_{50} 均随冬季的来临而降低(表2),但各树种的 LT_{50} 与月平均最低温度的相关性有一定差异。乐东拟单性木兰的 LT_{50} 与月平均最低温度极显著相关,相关系数为0.975,表明该树种对低温的响应较快,能很好地适应自然降温过程,能够经受较低温度的考验而不至于受到严重伤害;红花木莲、乐昌含笑和秃瓣杜英的

LT_{50} 与月平均最低温度的相关系数分别为0.937、0.923和0.901,相关性均达到显著水平,表明这3个树种对低温变化的响应也较快,但从 LT_{50} 来看,这3个树种的抗寒性均较弱;浙江樟的 LT_{50} 与月平均最低温度的相关系数为0.870,相关性不明显,说明该树种对温度变化的响应较差,但该树种各月的 LT_{50} 均较低,抗寒能力强。可见, LT_{50} 与月平均最低温度

表3 2006年10月份至2007年2月份南京各月的平均最高温度和平均最低温度

Table 3 The mean values of maximal temperature and minimal temperature in every month from Oct. 2006 to Feb. 2007 in Nanjing

时间 Date (YYYY-MM)	平均最高温度/ $^{\circ}\text{C}$ Mean maximal temperature	平均最低温度/ $^{\circ}\text{C}$ Mean minimal temperature
2006-10	26.16	17.99
2006-11	18.39	10.93
2006-12	11.70	2.92
2007-01	8.71	1.52
2007-02	14.75	5.86

的相关性仅能反映不同树种对低温敏感性的大小,而与抗寒性强弱关系不密切。

3 结论和讨论

随着冬季的来临,供试的5个常绿阔叶树种的 LT_{50} 逐渐降低,抗寒能力逐渐提高;到了春季,随着气温的回升,5个树种的 LT_{50} 开始提高,抗寒能力逐渐下降。这一研究结果与其他学者的研究结果基本一致^[4-6,9-10]。因此, LT_{50} 的变化能准确且直观地反映不同树种抗寒适应性的变化情况。

浙江樟和乐东拟单性木兰的 LT_{50} 为 $-13^{\circ}\text{C} \sim -19^{\circ}\text{C}$,抗寒性较强,对南京的低温适应性较强,可广泛栽植,但栽种乐东拟单性木兰时应注意早春防冻。红花木莲、乐昌含笑和秃瓣杜英的 LT_{50} 为 $-3^{\circ}\text{C} \sim -11^{\circ}\text{C}$,抗寒性较弱,在栽植养护过程中应采取一定的措施提高抗寒能力,尤其在10月份至11月份的抗寒性增强期可适当增施磷肥和钾肥以及多效唑(PP₃₃₃)、脱落酸(ABA)、多胺和低温保护剂等,以提高植物的抗寒性^[11]。

树木叶片的细胞膜透性是决定其 LT_{50} 高低的生理基础。红花木莲、乐昌含笑和秃瓣杜英的 LT_{50} 较高,说明在自然降温过程中这3个树种的细胞膜透性较大。乐东拟单性木兰和浙江樟的 LT_{50} 较低,说明在自然降温过程中叶片细胞膜透性相对较小,尤其是浙江樟叶片细胞膜透性的变化相对平稳,表明该树种具有较好的抗寒生理基础。

不同树种对低温的响应存在差异。红花木莲、乐昌含笑和秃瓣杜英的 LT_{50} 均较高,抗寒性弱,但它们的 LT_{50} 与月平均最低温度的相关性均达显著水平,对温度变化响应较快。可见,树种的 LT_{50} 可作为

选择耐寒性树种的重要依据,通过 LT_{50} 可以确定树种生态分布的最低温度,能够较准确地反映该树种的最大抗寒能力并推测其可能的生态分布北缘,从而避免引种和推广工作的盲目性。当然,对“倒春寒”和当地持续低温的耐受性也是选择耐寒树种时需要考虑的因素。

参考文献:

- [1] 邓江明, 简令成. 植物抗冻机理研究新进展: 抗冻基因及其功能[J]. 植物学通报, 2001, 18(5): 521-530.
- [2] Streb P, Shang W, Feierabend J. Resistance of cold-hardened winter rye leaves (*Secale cereale* L.) to photo-oxidative stress[J]. Plant, Cell and Environment, 1999, 22: 1211-1223.
- [3] 谢晓金, 郝日明. 南京地区引种的24种常绿阔叶树种耐寒性比较[J]. 浙江林学院学报, 2006, 23(3): 285-289.
- [4] 鲍思伟. 云锦杜鹃低温半致死温度对自然降温的适应[J]. 西南民族大学学报: 自然科学版, 2005, 31(1): 99-102.
- [5] 严寒静, 谈 锋. 自然降温过程中栀子叶片膜保护系统的变化与低温半致死温度的关系[J]. 植物生态学报, 2000, 24(1): 91-95.
- [6] 严寒静, 谈 锋. 栀子叶片生理特性与抗寒性的关系[J]. 植物资源与环境学报, 2005, 14(4): 21-24.
- [7] 邹 喆. 植物生理生化实验指导[M]. 北京: 中国农业出版社, 1997.
- [8] 刘 冰, 王有科. 应用 Logistic 方程确定花椒枝条低温半致死温度[J]. 甘肃农业大学学报, 2005, 40(4): 475-479.
- [9] 杨盛昌, 谢潮添, 张 平, 等. 冷锻炼对低温胁迫下夏威夷椰子膜脂过氧化及保护酶活性的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2002, 11(4): 25-28.
- [10] 黄小云, 向邓云, 谈 锋. 自然降温过程中草珊瑚抗寒适应性研究——水分、渗透调节物的动态变化与低温半致死温度的关系[J]. 重庆师范学院学报: 自然科学版, 2002, 19(1): 66-69.
- [11] 李 卫, 孙中海, 章文才, 等. 钙与钙调素对柑橘原生质体抗冻性的影响[J]. 植物生理学报, 1997, 23(3): 262-266.