

五种石蒜属植物的低温耐性研究

薛璟祺^{1,*}, 只艳玲^{1,2,*}, 王顺利¹, 彭峰³, 郑玉红³, 张秀新^{1,**}, 胡凤荣^{2,**}

¹中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京100081; ²南京林业大学风景园林学院, 南京210037; ³江苏省中国科学院植物研究所, 南京210014

摘要: 本研究测定了5个石蒜属植物(石蒜、忽地笑、换锦花、中国石蒜和长筒石蒜)鳞茎对-5 °C低温的生理响应。结果表明, 石蒜的耐寒性较好。在此基础上, 以石蒜为试验材料, 研究了不同低温胁迫(4、0、-5和-10 °C)与露地环境对石蒜植株形态及相关生理指标的影响。结果表明, 在形态方面, 4和0 °C低温处理对石蒜无明显的作用; -5 °C处理导致了叶片轻度受冻、萎蔫, 鳞茎也表现为轻微的受冻、失水; -10 °C处理导致了叶片重度受冻并失水萎蔫, 鳞茎死亡; 露地处理下, 只有叶片出现轻度受冻和失水症状, 鳞茎并未受到显著影响。在生理方面, 4和0 °C处理的各生理指标均无显著性变化; -5 °C处理虽对各生理指标有较大影响, 但尚可恢复; -10 °C持续低温已超过石蒜的低温忍耐极限, 导致了叶片中SOD完全失活, 鳞茎中可溶性蛋白显著升高等变化, 并最终导致了鳞茎完全坏死, 植株死亡; 露地处理表现优于-10 °C处理, 表明石蒜对非持续的极限低温忍耐程度更强。

关键词: 石蒜属; 石蒜; 耐寒性; 生理指标

Study on Low Temperature Tolerance of Five *Lycoris* Plants

XUE Jing-Qi^{1,*}, ZHI Yan-Ling^{1,2,*}, WANG Shun-Li¹, PENG Feng³, ZHENG Yu-Hong³, ZHANG Xiu-Xin^{1,**}, HU Feng-Rong^{2,**}

¹Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; ²Institute of Landscape Architecture, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; ³Institute of Botany, Jiangsu Province and the Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210014, China

Abstract: In this study, five *Lycoris* plants (*L. radiata*, *L. aurea*, *L. sprengeri*, *L. chinensis*, *L. longituba*) were used to determine the cold tolerance capacity of -5 °C. The results showed that *L. radiata* performed better among the five species. Based on the results, the effects of different low temperatures including 4, 0, -5 and -10 °C and natural low temperature on cold resistance of *L. radiata* were studied in this experiment. The results showed that the morphology under 4 °C was roughly identical to that under 0 °C, and both treatments present no significant changes compared with the control. The leaves became froze and wilted and the bulbs were slightly dehydrated under -5 °C, while the leaves and bulbs were both dead under -10 °C. However, the leaves under natural low temperature only appeared slight dehydration and recovered when they were put in greenhouse again, and the low temperature didn't affect the growing of the bulbs. On the aspect of physiology, there were no significant differences of the plants under 4 and 0 °C compared with those of control; the continuous low temperature of -5 °C affected the changes of physiological indexes greatly, but could be restored. The low temperature of -10 °C had exceeded the tolerance limit, the SOD in the leaves was complete inactivation, the soluble protein in bulbs was increased significantly, and ultimately led to the bulb complete necrosis, plants died. The treatment of open field performed better than that of -10 °C, showed that the *L. radiata* had better cold tolerance in non-continuous low temperature conditions.

Key words: *Lycoris*; *Lycoris radiata*; cold tolerance; physiological index

石蒜属(*Lycoris*)植物为多年生球根花卉, 以其花型特异、花色艳丽、先花后叶等闻名; 石蒜属植物自然花期多集中在夏秋季(7~9月), 花全部凋谢后叶片开始生长, 储备营养。目前石蒜属植物在世界范围内约有20个种, 主要分布于暖温带和亚热带的东亚地区(Hsu等1994), 我国约有15个, 主要分布于长江以南, 尤以皖、浙、苏等地区为主,

收稿 2014-12-17 修定 2015-03-12

资助 中国农业科学院科技创新工程(2013-2014)、公益性行业(农业)科研专项经费项目(200903008-06)、农业部园艺作物生物学与种质创制重点实验室项目和国家花卉改良中心项目。

* 共同第一作者。

** 共同通讯作者(E-mail: zhangxiuxin@caas.cn, Tel: 010-82105944; E-mail: hufengrong2003@sina.com, Tel: 025-85427311)。

北方地区尚无自然分布(中国科学院中国植物志编辑委员会1985)。

石蒜属植物野生种主要生长在林下地带,目前多个野生种已被成功驯化,并作为优良的耐荫观花地被,广泛应用于长江流域的景观配植。荷兰、美国和日本等国家自20世纪60年代,已开始石蒜属植物切花和种球的商业化生产。在耐寒性方面,有研究比较了4种石蒜科植物,包括石蒜、葱兰、晚香玉和蜘蛛兰的耐寒性,结果表明石蒜的抗寒性优于晚香玉和蜘蛛兰(王燕等2006)。石蒜属内的耐寒性研究主要有石蒜(*L. radiata*)冷藏对鳞茎休眠及内源激素等的影响等方面(王磊等2009;蔡军火等2012),属内不同种的耐寒特性比较及0℃以下自然生长的耐寒特性研究鲜有报道。

本文通过测定石蒜属不同种以及石蒜在不同低温胁迫下的形态及相关生理指标变化,探讨石蒜属植物的低温耐受性和适应特点,为石蒜属植物北移,丰富北方地区夏秋季林下景观,增加庭院花卉及切花的多样性提供实验依据。同时,这些结果可为评价石蒜属植物对低温的耐受能力提供技术支持和数据支撑。

材料与方 法

1 供试材料

本研究于2012年4月至12月在中国农业科学院蔬菜花卉研究所完成。供试的5种石蒜属种球,包括石蒜[*Lycoris radiata* (L'Her.) Herb.]、忽地笑[*L. aurea* (L'Her.) Herb.]、换锦花(*L. sprengeri* Comes ex Baker)、中国石蒜(*L. chinensis* Traub)和长筒石蒜(*L. longituba* Y. Xu & G. J. Fan)均保存于本所实验基地内。

2 试验设计

2.1 石蒜属不同种的低温对比试验

本部分实验于2012年4月完成。每个种选取20个大小一致、无病害的4年生鳞茎,从基质内挖出洗净后置于低温培养箱中,不同种在箱内随机分布。设定低温培养箱的温度为4℃,黑暗处理,然后以2 h·℃⁻¹的速度降到-5℃,低温胁迫处理72 h。在处理0、12、24、48和72 h时,每个种分别取出4个鳞茎,放入另一低温培养箱内,以2 h·℃⁻¹的速度从-5℃升高到4℃,保持24 h后测定各项生理生化指标。

2.2 石蒜的不同低温胁迫试验

本部分实验于2012年12月完成。选取大小和长势基本一致的4年生鳞茎,提前种植于25 cm×20 cm的塑料盆中,每盆种植3个球,基质为1:1 (V:V)的泥炭和珍珠岩混合物。定植后将塑料盆置于温度10~20℃,相对湿度50%~80%的温室环境中,期间每7 d浇1次透水,其他按常规处理。待叶片长到约15 cm时备用。

选择生长一致的植株,随机分为6组,每组15盆,分别放置于4、0、-5和-10℃低温培养箱中7 d;对照为继续置于温室中,正常管理;露地为将塑料盆放置于室外,自然光照和温度,天气状况参见表1。

表1 试验期间露地温度和天气状况

Table 1 The open field temperature and weather conditions during experiment

日期(月-日)	最高温度/℃	最低温度/℃	天气
12-7 (0 d)	-1	-12	多云转晴
12-8	-3	-12	晴间多云
12-9	2	-11	晴转多云
12-10	0	-9	多云转阴
12-11	0	-9	阴
12-12	-1	-7	小雪转阴
12-13	-1	-5	小到中雪
12-14	1	-5	小雪

每个低温培养箱的初始温度均设定为15℃,然后以2 h·℃⁻¹的速度分别降到所需温度,昼夜光照时间12 h/12 h,光照强度约为40 μmol·m⁻²·s⁻¹。露地处理先置于和0℃处理同样的培养箱,待培养箱降至0℃后取出。各处理分别于0、1、3、5和7 d拍照并取样,进行后续试验。

3 测试项目与方法

取样包含叶片和鳞茎两个部分,用于生理指标测定。叶片取样去除最外围和最内层叶片,选取剩余叶片中部1/3;鳞茎取样去掉最外层1/4到1/3部分,选取中层部分。

超氧化物歧化酶(superoxide dismutase, SOD),活性采用氮蓝四唑光化还原法;丙二醛(malondialdehyde, MDA)含量采用硫代巴比妥酸法;脯氨酸(proline, Pro)含量采用酸性茚三酮显色法;可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝法(张蜀秋和李云2011)。以上测定均设3次生物学重复,取平均值。

实验结果

1 低温胁迫对石蒜属植物鳞茎生理指标变化的影响

结果如表2所示, $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温处理后, 5种石蒜属植物SOD活性均呈逐渐上升的趋势, 石蒜和长筒石蒜在处理24 h后SOD活性均达到了最大值, 分别是对照的1.85倍和1.88倍; 之后开始回落, 忽地笑和中国石蒜延迟到48 h达到最大值, 换锦花则在72 h达到最大值, 但忽地笑、中国石蒜和换锦花的增幅均小于石蒜和长筒石蒜。

5种石蒜属植物鳞茎中MDA含量在 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 低温处理12 h后均显著降低, 之后逐渐恢复, 均在处理后48 h时达到最大值, 其中, 石蒜和长筒石蒜升幅最小, 分别为34.6%和27.8%, 升幅最大的为换锦花, 达到了396.3%。

低温处理后, 石蒜、忽地笑和长筒石蒜中Pro含量逐渐增加, 而换锦花和中国石蒜呈现先降低、后升高的趋势。处理72 h时, 除长筒石蒜外, 其余种的Pro含量均达到最大, 增幅最大的为石蒜和忽地笑, 分别为处理前的6.80倍和3.19倍; 而长筒石蒜在48 h时达到最大, 为对照的1.98倍。

除长筒石蒜外, 各石蒜属植物在低温处理48 h后可溶性蛋白含量均达到了最大值, 增幅最大的为石蒜和忽地笑, 均达到了对照的1.69倍。长筒石蒜在72 h可溶性蛋白含量达到最大, 为对照的1.56倍。

由以上结果可知, 5种石蒜属植物鳞茎在 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$

处理时均有不同程度的适应性反应。综合比较, 石蒜的各项生理指标相对较好, 是北方地区引种驯化的优选种。

2 不同低温处理对石蒜植株形态的影响

为了进一步分析石蒜的低温耐受性, 本研究对不同低温处理下石蒜叶片的受冻情况进行了观察。由图1可知, 对照、4和 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 处理叶片无显著变化, 无受冻症状; $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 处理后叶片略微失水萎蔫, 表现出垂软的特性, 失去原有株型; $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 处理1 d后叶片已严重失水萎蔫, 呈现明显的水渍状; 露地处理表现和 $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 处理类似, 叶片均略微萎蔫, 出现下垂现象。

处理7 d后, 将各处理剩余植株重新放入温室中, 继续观察2周。结果表明, 对照、4和 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 处理的恢复2周后, 表形性状和先前无显著差异(结果未列出); $-5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 处理恢复2周后叶片有枯死表现, 但还能恢复(图2-A); $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 处理在恢复期间叶片全部枯死(结果未列出), 鳞茎也失水变软(图2-B), 植株大部分死亡; 露地处理表现优于 $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$, 重新置入温室后失水症状可部分恢复, 叶片枯死后可长出新叶(图2-C)。

3 低温胁迫对石蒜叶片及鳞茎不同生理指标的影响

3.1 低温胁迫对石蒜叶片及鳞茎SOD活性的影响

SOD是生物体内重要的抗氧化酶, 其主要功能是清除机体中的超氧自由基, 从而避免自由基对机体的攻击和伤害。由图3可知, 低温胁迫后叶片中SOD活性均升高, 在处理1 d即达到最大值, 且

表2 低温处理对石蒜属不同种鳞茎相关生理指标变化的影响

Table 2 Effects of low temperate treatments on related physiological indexes of different species of *Lycoris* bulbs

石蒜属	SOD活性/ $\text{U}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)					MDA含量/ $\mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)				
	0 h	12 h	24 h	48 h	72 h	0 h	12 h	24 h	48 h	72 h
石蒜	118.9±7.6	130.3±12.4	219.9±14.7	147.7±5.6	122.4±10.9	0.0107±0.0025	0.0030±0.0006	0.0046±0.0011	0.0144±0.0018	0.0041±0.0002
忽地笑	117.2±14.6	125.7±7.6	154.0±10.4	211.4±6.9	187.4±6.0	0.0051±0.0004	0.0008±0.0005	0.0020±0.0004	0.0090±0.0006	0.0028±0.0003
换锦花	122.7±4.0	137.8±16.9	145.9±13.2	165.0±11.0	199.4±2.7	0.0027±0.0004	0.0009±0.0001	0.0024±0.0011	0.0134±0.0010	0.0028±0.0003
中国石蒜	116.3±17.6	144.4±13.7	167.9±13.0	204.8±14.6	153.0±11.4	0.0010±0.0001	0.0001±0.0001	0.0015±0.0003	0.0039±0.0011	0.0031±0.0016
长筒石蒜	86.6±6.6	93.3±10.1	162.9±10.3	139.8±2.4	87.4±10.3	0.0054±0.0004	0.0002±0.0001	0.0018±0.0003	0.0069±0.0010	0.0042±0.0002
石蒜属	Pro含量/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)					可溶性蛋白含量/ $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (FW)				
	0 h	12 h	24 h	48 h	72 h	0 h	12 h	24 h	48 h	72 h
石蒜	36.6±2.5	40.8±3.1	43.8±6.1	121.9±14.3	249.2±15.0	0.881±0.069	0.656±0.059	0.723±0.031	1.491±0.120	1.109±0.119
忽地笑	132.2±19.2	142.2±7.1	153.3±12.2	256.4±21.9	422.1±19.1	0.810±0.061	0.666±0.030	0.818±0.030	1.363±0.116	1.040±0.071
换锦花	258.9±24.0	13.4±3.0	41.1±5.8	59.5±1.5	160.9±12.9	0.887±0.053	0.712±0.030	0.653±0.079	1.269±0.149	1.008±0.036
中国石蒜	244.4±21.1	192.5±12.5	205.9±15.5	225.8±13.3	294.2±15.6	0.792±0.092	0.595±0.040	0.649±0.039	1.013±0.096	0.976±0.026
长筒石蒜	82.4±10.2	90.2±8.3	107.4±20.5	163.3±19.9	123.8±11.9	0.613±0.048	0.721±0.078	0.748±0.053	0.787±0.057	0.959±0.052

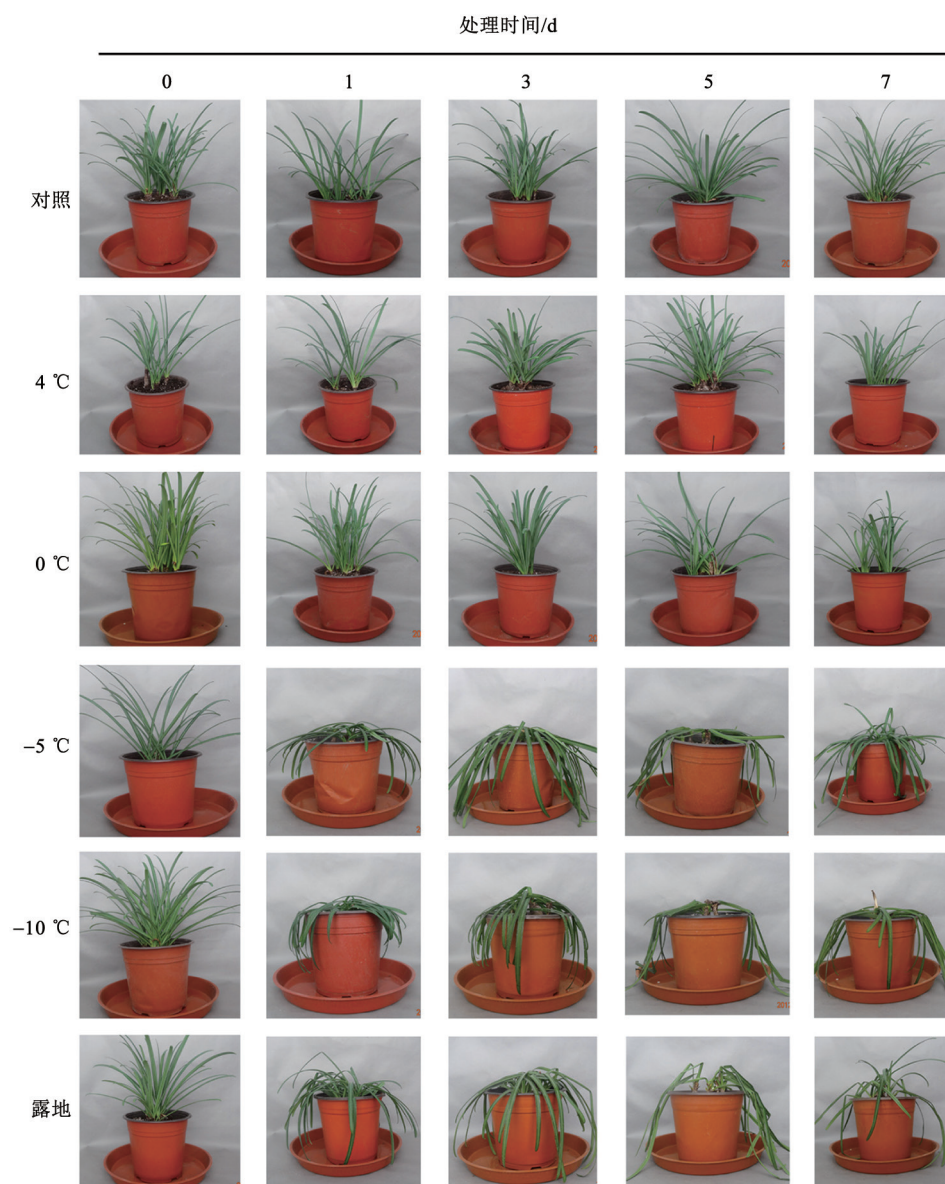


图1 不同低温处理下石蒜生长状况

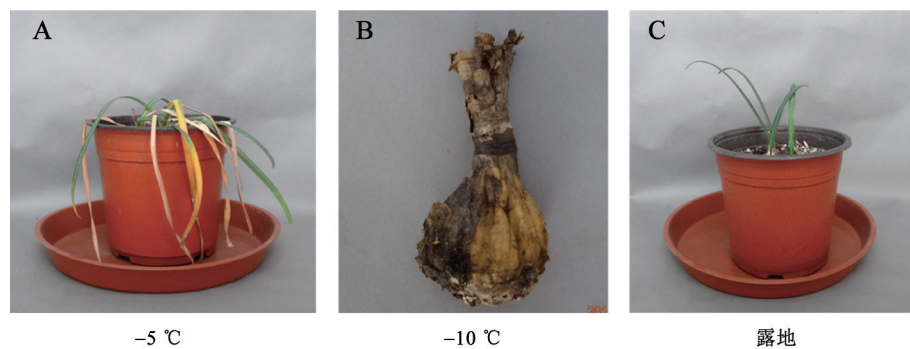
Fig.1 Growth of *L. radiata* with different low temperate treatments

图2 不同低温处理恢复2周后石蒜生长状况

Fig.2 Growth of *L. radiata* after 2 weeks recovery with different low temperate treatments

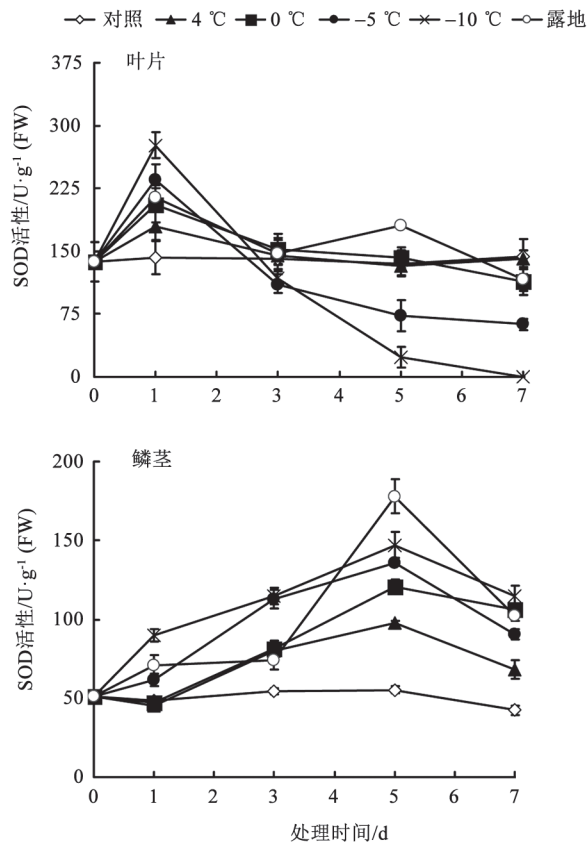


图3 不同低温处理对石蒜叶片及鳞茎SOD活性的影响
Fig.3 Effects of different low temperate treatments on SOD activities in leaves and bulbs of *L. radiata*

处理温度越低, SOD活性越高。随着对低温的适应, 4和0 °C处理SOD活性逐渐恢复正常; 在后期, -5和-10 °C处理SOD活性显著降低, 尤其是后者处理7 d时SOD活性已完全丧失; 露地处理叶片中SOD活性先升高, 3 d时降低, 之后继续升高, 与外界天气状况基本吻合。

在鳞茎中, 低温胁迫处理后, SOD活性也呈现先升高后降低的趋势, 其中4和0 °C处理1 d时与对照无显著差异, 然后逐渐升高, 到5 d时达到最大; -5、-10 °C和露地在处理1 d时已有不同程度的提高, 到5 d时三者均达到最大值, 之后开始下降(图3)。

3.2 低温胁迫对石蒜叶片及鳞茎MDA含量的影响

MDA是过氧化作用的二级产物, 它的含量可以反映脂质过氧化程度, 间接反映出细胞损伤的程度(Badea和Basu 2009)。由图4可知, 在叶片中, 4和0 °C处理后, MDA含量都有一个缓慢增加的过程, 但增加幅度很小; -5和-10 °C处理0~5 d的MDA

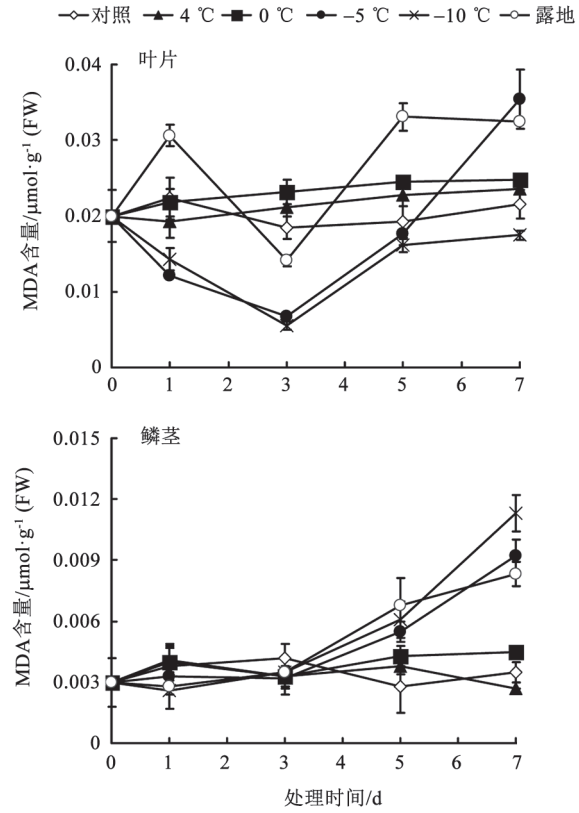


图4 不同低温处理对石蒜叶片及鳞茎MDA含量的影响
Fig.4 Effects of different low temperate treatments on MDA contents in leaves and bulbs of *L. radiata*

含量变化基本一致, 均为先降低后升高, 但前者在7 d时MDA含量出现急速上升, 而后者在7 d时则变化较为平稳; 露地处理MDA含量变化动态较为复杂, 可能与外界其他环境因素影响有关, 但总体也是呈现一个“降低-升高”的变化模式, 且最后处在一个较高水平。

在鳞茎中, 各处理MDA含量在0~3 d时差异都不大; 到5 d时, 对照、4和0 °C处理其含量依然保持在一个较低水平; 而-5、-10 °C和露地三个处理在5~7 d时MDA含量均表现出连续增长的趋势, 在7 d分别增长了2.07倍、2.77倍和1.77倍, 差异极显著(图4)。

3.3 低温胁迫对石蒜叶片及鳞茎Pro含量的影响

植物在正常条件下, Pro含量很低, 但是在遇到干旱、低温和盐碱等逆境时, 其含量会大量积累, 其积累指数与植物的抗逆性正相关(杨学军等 2010)。由图5可知, 在叶片中, 不同低温处理均能增加其Pro含量, 在1 d时, 增加幅度从小到大分别

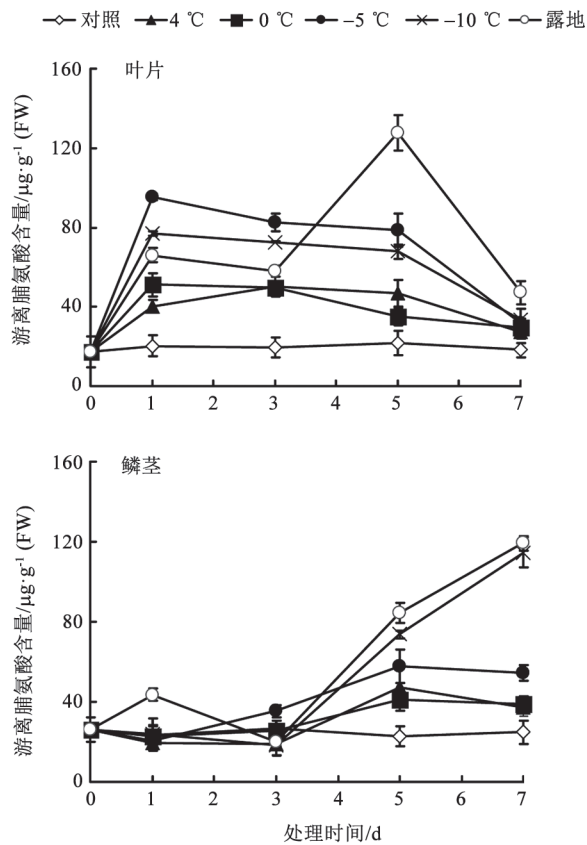


图5 不同低温处理对石蒜叶片及鳞茎Pro含量的影响
Fig.5 Effects of different low temperate treatments on Pro contents in leaves and bulbs of *L. radiata*

为4 °C、0 °C、露地、-10 °C和-5 °C。除露地处理受环境影响变化差异较大外,其他处理变化幅度在后期基本也是遵循这一规律。到7 d时,基本恢复到处理前水平。

在鳞茎中,除露地外,各处理在1 d时Pro含量均无显著变化,3 d时开始升高,到7 d时升高至最大,升高幅度基本与胁迫温度负相关,即温度越低,升高幅度越大(图5)。

3.4 低温胁迫对石蒜叶片及鳞茎可溶性蛋白含量的影响

植物可溶性蛋白含量与抗寒性之间关系密切,一方面,低温胁迫下植物细胞会产生自溶水解酶或溶酶体,释放出水解酶,加速蛋白质分解而无等速合成,导致蛋白质匮乏;另一方面,低温胁迫会诱导植物体内生成一些其它的可溶性蛋白,如冷响应蛋白、热激蛋白、脱水蛋白等,它们在植物体内与游离脯氨酸、糖类等共同作用,抵御冻害

发生(Graham和Pattem 1982; 陈禅友等2005)。由图6可知,在叶片中,对照、4和0 °C处理其可溶性蛋白含量均保持在一个较为恒定的水平,不同处理间无显著性差异;-5、-10 °C及露地处理其可溶性蛋白含量均在1 d时有所降低,且降低程度和温度的降幅正相关,随后可溶性蛋白含量都有不同程度的增加,且露地处理增加幅度最大,到7 d时,已达到了对照的约1.5倍。

在鳞茎中,和对照相比,4和0 °C处理可溶性蛋白含量在1~7 d均有小幅提高;而-5和-10 °C处理3 d后,可溶性蛋白含量有较大增长,且处理温度越低,增长越明显;露地处理可溶性蛋白含量呈“升降-升”变化模式,在7 d时其含量介于-5 °C和-10 °C处理之间(图6)。

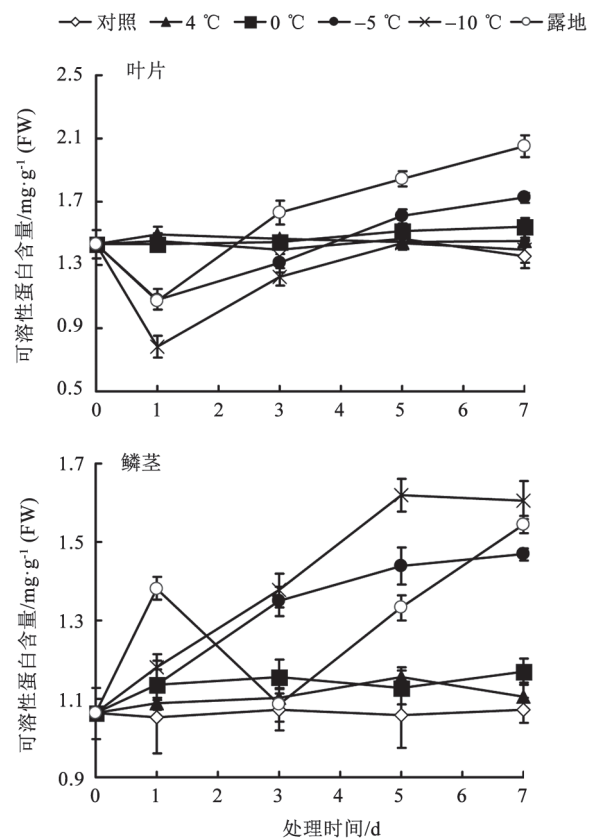


图6 不同低温处理对石蒜叶片及鳞茎可溶性蛋白含量的影响
Fig.6 Effects of different low temperate treatments on soluble protein contents in leaves and bulbs of *L. radiata*

讨 论

冬季低温是限制石蒜北移的首要因子,会造

成植株叶片受冻, 失水枯萎, 甚至导致地下鳞茎脱水死亡。研究表明, 植物耐寒性是多个因素综合控制的结果, 包括生物膜的流动性、小分子和大分子物质的聚积等; 同时, 植物不同组织的抗冰冻能力及反应也不尽相同(Beck等2004)。在植物体内, 正常情况下活性氧保持在一个平衡状态, 低温胁迫会打破这种平衡, 产生大量超氧自由基, 危害植物本身。SOD能够清除自由基, 保证植株成活, 但过量的活性氧会抑制SOD活性(Mead 1976; Yang等2011)。本研究结果表明, 在石蒜叶片中, 4和0 °C低温处理后, 其体内产生的自由基可通过提高SOD活性清除; 而-5和-10 °C低温处理后, 叶片产生的自由基远大于SOD清除速率, 抑制了SOD活性, 尤其是-10 °C处理最终导致了SOD完全失活; 露地处理由于是非持续性低温, 其内部产生的自由基也基本能够被清除。鳞茎中未发现SOD活性被抑制状态, 说明其低温适应性要大于叶片(图3)。

MDA的累积可以反映膜脂的过氧化程度, 即细胞受害程度, 而Pro的累积则通常反映植物对逆境, 如温度、湿度和盐胁迫等的拮抗作用。在红掌(*Anthurium andraenum*) (田丹青等2011)和佛手(*Citrus medica* var. *sarcodactylis*) (郭卫东等2009)中, 低温胁迫均能提高叶片中的MDA含量, 但不同的是, 红掌中MDA含量存在一个先降低、后升高的过程, 而佛手中则是持续升高。本研究中, 石蒜叶片中MDA含量在4和0 °C条件下呈缓慢上升趋势, 而在-5和-10 °C条件下则表现出先降低再升高的趋势; 鳞茎MDA含量只有温度降低到-5和-10 °C时才表现出缓慢上升的趋势。以上不同的表现模式说明不同组织对低温的耐受能力存在差异, 鳞茎的耐受性要高于叶片(图4)。在佛手中, 叶片Pro含量能够被低温显著诱导(郭卫东等2009); 而在香橼(*Citrus medica*)中, 低温处理后, 其叶片中Pro含量呈先上升后下降的趋势, 且耐寒性强的品系其上升高度要明显高于耐寒性弱的品种(姜慧等2012)。本研究叶片中Pro含量也表现出类似变化特点, 在-5~4 °C的低温胁迫中, Pro含量的增加和胁迫程度成正比, 而-10 °C没有呈现出正相关, 可能这个温度已超出低温耐受范围(图5)。

可溶性蛋白是植物遭受低温胁迫后另一种重要的可溶性调节物质。在澳洲坚果(*Macadamia*

integrifolia)叶片中, 低温处理能够提高其可溶性蛋白含量, 在低温处理期间, 依品种不同, 可溶性蛋白含量呈持续升高或先升高后回落的变化趋势, 这种回落可能是低温胁迫超过了相关品种的忍耐程度所致(岳海等2010)。在香橼中, 叶片中可溶性蛋白含量也随低温呈先升高后降低的趋势, 这种后期降低的趋势可能是叶片受到极限胁迫, 可溶性蛋白被破坏或降解造成的(姜慧等2012)。另外, 在小麦(*Triticum aestivum*)幼苗叶片中, 可溶性蛋白含量在受到低温处理后显著降低, 表现出一定的负效应, 这种效应可能是植物细胞在低温胁迫下产生自溶水解酶或溶酶体, 加速了蛋白的分解(左芳和范宝莉2009)。本研究中, -10 °C条件下, 石蒜叶片中可溶性蛋白含量在处理1 d时即有显著降低, 表现出一定的负效应, 这可能与处理温度已超过其忍耐极限有关。随着处理时间的延长, 适应性有所提高, 蛋白含量也逐步恢复。在鳞茎中, 不同低温处理都增强了可溶性蛋白的表达, 且增强程度和低温胁迫正相关(图6)。以上结果一方面说明叶片难以耐受持续-10 °C的低温, 另一方面说明鳞茎的低温耐受能力总体上要高于叶片。

在所有低温处理中, 露地处理对低温的响应有别于其他恒低温处理, 虽然夜间最低温大多在-10 °C左右, 甚至达到了-12 °C (表1), 但在整个实验过程中露地处理的表现却优于-10 °C处理。SOD活性与-5 °C处理相当, 甚至部分时间点优于-5 °C处理(图3)。MDA、Pro和可溶性蛋白含量除1 d时由于-12 °C的极限低温影响外, 后期随着适应性的增强, 也都有较好的表现(图4~6)。另外, 处理5 d时, 虽然温度较高(-7~-1 °C), 但由于降雪的缘故, 雪结冰和消融的过程对植株的伤害相比低温更为严重, 造成了部分生理指标变化的较大波动, 如鳞茎中的SOD活性(图3)和叶片中的Pro含量(图5)。这种危害也是石蒜北移过程中需要考虑的因素。

在本试验中, 石蒜低温处理采用的是整株直接降温, 鳞茎种植于基质中, 其降温速度和幅度均可能小于叶片, 这也可能影响了鳞茎各项生理指标的表现。同时, 由于时间、场地等的限制, 本研究采取了2 h·°C⁻¹的降温速率, 植株所接受的低温锻炼效果和自然条件相比要差很多。以上两点也需要在今后的实际应用过程中加以考虑。

石蒜在4和0 °C低温下, 叶片形态和生理指标均不受太大影响; -5 °C的低温会使其叶片严重受害, 而对鳞茎造成的伤害尚可恢复; -10 °C的持续低温已超过了石蒜的忍耐极限, 导致最终死亡。而本研究中露地自然低温处理耐受了最低-12 °C的非持续低温, 后期能正常成活。因此, 在石蒜引种北移过程中, 如果给予足够的低温锻炼, 并在极寒天气采取适当的保护措施, 如覆膜或覆土等, 可以保证石蒜在北方地区的正常生长。本研究同批的石蒜材料已分别于2012年和2013年在北京地区室外成功越冬, 并于次年正常开花, 这在一定程度上验证了本结论, 相关后续工作还在持续展开。

参考文献

- 蔡军火, 魏绪英, 张露(2012). 鳞茎贮藏对石蒜开花、展叶及内源激素的影响. 南京林业大学学报(自然科学版), 36 (5): 56~60
- 陈禅友, 汪汇东, 丁毅(2005). 低温胁迫下长豇豆幼苗可溶性蛋白质和细胞保护酶活性的变化. 园艺学报, 32 (5): 911~913
- 郭卫东, 张真真, 蒋小韦, 陈民管, 郑建树, 陈文荣(2009). 低温胁迫下佛手半致死温度测定和抗寒性分析. 园艺学报, 36 (1): 81~86
- 姜慧, 徐迎春, 李永荣, 翟敏(2012). 香橼不同品系耐寒性的研究. 园艺学报, 39 (3): 525~532
- 刘祖祺, 张石诚(1994). 植物抗性生理学. 北京: 中国农业出版社, 8~29
- 田丹青, 葛亚英, 潘刚敏, 沈晓岚, 何勇, 张智, 刘晓静, 朱祝军(2011). 低温胁迫对3个红掌品种叶片形态和生理特性的影响. 园艺学报, 38 (6): 1173~1179
- 王磊, 汤庚国, 刘彤(2009). 冷藏对石蒜鳞茎休眠生理及开花的影响. 东北林业大学学报, 37 (12): 51~53
- 王燕, 张义, 项任科, 许锋, 程水源(2006). 石蒜科植物的抗寒生理特性研究. 湖北农业科学, 45 (6): 792~794
- 杨学军, 孙振元, 韩蕾, 巨关升, 彭镇华(2010). 4种地锦属植物半致死低温及抗寒性生理指标研究. 林业科学研究, 23 (1): 147~150
- 岳海, 李国华, 李国伟, 陈丽, 孔广红, 梁国平(2010). 澳洲坚果不同品种耐寒特性的研究. 园艺学报, 37 (1): 31~38
- 张蜀秋, 李云(2011). 植物生理学实验技术教程. 北京: 科学出版社
- 中国科学院中国植物志编辑委员会(1985). 中国植物志(第1卷). 北京: 科学出版社
- 左芳, 范宝莉(2009). 低温胁迫下小麦生理生化及蛋白组分变化研究. 安徽农业科学, 37 (4): 1430~1431
- Badea C, Basu SK (2009). The effect of low temperature on metabolism of membrane lipids in plants and associated gene expression. *Plant Omics J*, 2 (2): 78~84
- Beck EH, Heim R, Hansen J (2004). Plant resistance to cold stress: Mechanisms and environmental signals triggering frost hardening and dehardening. *J Biosci*, 29: 449~459
- Garaham D, Patten BD (1982). Responses of plants to low nonfreezing temperature proteins, metabolism, and acclimation. *Ann Rev Physiol*, 33: 347~372
- Hsu BS, Kurita S, Yu ZZ, Lin JZ (1994). Synopsis of the genus *Lycoris* (*Amaryllidaceae*). *SIDA*, 16: 301~331
- Mead JF (1976). Free radical mechanism of lipid damage, a consequence for cellular membranes. In: Proyor WA (ed). *Free Radicals in Biology*. New York: Academic Press, 185~210
- Yang HQ, Wu FH, Cheng JY (2011). Reduced chilling injury in cucumber by nitric oxide and the antioxidant response. *Food Chem*, 127: 1237~1242