

李文明, 辛建攀, 魏驰宇, 等. 植物抗寒性研究进展[J]. 江苏农业科学, 2017, 45(12): 6-11.
doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2017.12.002

植物抗寒性研究进展

李文明¹, 辛建攀¹, 魏驰宇², 田如男¹

(1. 南京林业大学风景园林学院, 江苏南京 210037; 2. 南京市金陵中学, 江苏南京 210005)

摘要: 低温不仅影响植物的生长和分布, 严重时还会导致植物死亡。因此, 研究植物抗寒性具有非常重要的意义。根据国内外植物抗寒性研究现状对低温胁迫对植物显微结构和超微结构的影响、生理生化指标的变化、抗寒相关基因的研究、外源生长调节剂对植物抗寒性的调控作用以及植物抗寒性鉴定方法进行综述, 并提出植物抗寒性的研究重点及应重视的研究对象, 旨在为植物抗寒性研究提供理论参考。

关键词: 低温胁迫; 抗寒性; 解剖结构; 超微结构; 生理生化; 抗寒基因; 鉴定方法

中图分类号: Q945.78 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2017)12-0006-06

低温是一种常见的影响植物地理分布、生长发育和品质产量的非生物胁迫因素, 严重时会导致植物死亡。近年来, 低温伤害造成了巨大的经济损失, 整个农林业面临着严峻的挑战, 对植物抗寒性提出更高要求^[1]。本文从低温胁迫对植物外部形态、显微结构、超微结构的影响, 生理生化指标的变化, 抗寒相关基因的研究, 外源生长调节剂对植物抗寒性的调控作用以及植物抗寒性鉴定方法等方面进行综述, 旨在为植物抗寒性研究提供理论参考。

1 形态结构和微观结构与抗寒性的关系

有关研究发现, 抗寒性强的植物具有相应结构(叶片的气孔密度小、角质层和上下表皮厚, 叶肉细胞排列紧密, 叶脉中的导管发达, 具有更大的叶片厚度、组织结构紧密度、栅栏组织厚度、栅栏组织/海绵组织, 木质部所占比例较大, 皮层所占比例较小)来适应低温环境^[2-4]。谢晓金等研究了常绿阔叶树种的形态结构与抗寒性之间的关系, 认为具有鳞芽(或

冬芽)与苞片的常绿阔叶植物抗寒性较强^[5]。武军艳等通过研究北方旱寒区冬油菜的根冠比与抗寒性之间关系发现, 根冠比大的冬油菜抗寒性强^[6]。这些方法简单而又直接, 但需要一定的经验。

植物受到低温胁迫时, 通过改变相应结构来应对低温伤害^[7-8], 如气孔器减小、气孔呈关闭或半关闭状态、气孔器与气孔的长度和宽度减小, 可能是通过这些方式来降低光合速率和呼吸速率, 减少与外界环境之间的 O₂、CO₂、H₂O 的交换, 降低能量消耗, 增强对低温环境的适应性。植物受到低温胁迫后, 外部形态发生显而易见的变化, 根据叶片受冻害程度、枝条萎蔫程度和干枯程度以及在适宜生长条件下恢复生长的状况等来鉴定植物抗寒性^[9-10], 还可以根据枝条中木质部、韧皮部和髓的褐变程度来鉴定植物抗寒性, 褐变程度越小, 植物抗寒性越强^[11]。

植物花器官对低温非常敏感, 很容易受到损伤。钟海霞等通过研究低温胁迫下野扁桃和栽培扁桃花原基的解剖结构发现, 抗寒性强的品种在胚珠和花药原基的细胞间隙、细胞大小以及厚度等方面极显著大于抗寒性弱的品种; 随着低温胁迫的加剧, 扁桃的胚珠细胞和花药原基细胞变大、排列变疏松、间隙增大, 抗寒性降低, 但抗寒性强的品种较抗寒性弱的品种变化小^[12]。

低温胁迫不仅影响植物外部形态和内部组织器官结构, 而且会引起植物细胞超微结构发生不可逆的变化^[13-15], 如液泡中囊泡数量增加、内含物含量上升, 严重时导致液泡膜破裂解体, 产生许多小泡; 叶绿体由原来扁球状变为圆球形, 膜结

收稿日期: 2016-11-15

基金项目: 国家林业局“948”项目(编号: 2012-4-33); 江苏高校品牌专业建设工程项目(编号: PPZY2015A063)。

作者简介: 李文明(1990—), 男, 河北邯郸人, 硕士研究生, 研究方向为园林植物生理生态。E-mail: 1522253127@qq.com。

通信作者: 田如男, 博士, 教授, 博士生导师, 研究方向为园林植物种质资源、应用、生理生态、繁殖与栽培。E-mail: beike0607@aliyun.com。

Radar, 2002, 156-161.

[30] Cosenza P, Marmet E, Rejiba F, et al. Correlations between geotechnical and electrical data: a case study at Garchy in France [J]. Journal of Applied Geophysics, 2006, 60(3/4): 165-178.

[31] Galagedara L W, Parkin G W, Redman J D, et al. Field studies of the GPR ground wave method for estimating soil water content during irrigation and drainage [J]. Journal of Hydrology, 2005, 301(14): 182-197.

[32] Galagedara L W, Redman J D, Parkin G W, et al. Numerical modeling of GPR to determine the direct ground wave sampling depth [J].

Vadose Zone Journal, 2005, 4(4): 1096-1106.

[33] Grote K, Crist T, Nickel C. Experimental estimation of the GPR groundwave sampling depth [J]. Water Resources Research, 2010, 46(10): 103-112.

[34] Bian Z F, Lei S G, Inyang H I, et al. Integrated method of RS and GPR for monitoring the changes in the soil moisture and groundwater environment due to underground coal mining [J]. Environmental Geology, 2009, 57(1): 131-142.

[35] 何亮, 王旭东, 杨放. 探地雷达测定土壤含水量的研究进展 [J]. 地球物理学进展, 2007, 22(5): 1673-1679.

构发生断裂,甚至解体;类囊体片层排列松散,并且变形;基质片层肿胀,基质大量外流;淀粉粒体积变小,数量减少,甚至消失,被膜变成许多串联的小囊泡;线粒体膨胀、内脊腔扩大和空泡化,严重时外膜破裂,内膜和嵴发生断裂,并逐渐解体;内质网卷曲呈空心状或发生断裂,并扩大成小泡;高尔基体小泡扩大,并空泡化;细胞核膨胀,染色质凝聚并被破坏;细胞壁模糊不清,甚至出现质壁分离、核膜消失、细胞器崩溃降解等现象。

研究发现,核仁对低温最敏感,叶绿体比线粒体对低温敏感,液泡膜比质膜对低温敏感,类囊体膜比叶绿体膜对低温敏感^[16]。但有研究指出,线粒体比叶绿体对低温反应更敏感,认为叶绿体比线粒体在低温胁迫下耐受性强^[17]。

2 生理生化变化与抗寒性的关系

2.1 含水量的变化

植物组织中自由水和束缚水的相对含量与植物的生长及抗性具有一定相关性,可以作为鉴定植物组织代谢活动和抗逆性的重要指标^[18]。陈佰鸿等研究发现,随着胁迫温度的降低,相同品种的葡萄枝条总含水量基本不变,束缚水含量呈先上升再下降的趋势,自由水含量呈先下降再上升的趋势,束缚水含量与自由水含量的比值达到最高点的温度和品种有关^[19]。植物组织中自由水含量越高,代谢活动越强,生长越快,抗逆性越弱;植物组织中束缚水含量越高,植物代谢活动越弱,生长越慢,抗逆性越强^[20]。因此,可以根据植物组织中自由水含量、束缚水含量、总含水量以及自由水含量与束缚水含量的比值来评价植物抗寒性。

2.2 细胞膜透性的变化

经过低温胁迫处理后,植物细胞膜会发生物相变化,通透性增强,细胞中的电解质外渗^[21]。电导法鉴定植物抗寒性就是利用这个原理,相对电导率越高,表明细胞膜透性越强,受伤害程度越大,抗寒性越低^[22]。Rajashekar 等在此基础上,利用 Logistic 方程曲线描述低温对植物细胞膜的伤害过程,并提出曲线拐点为 LT_{50} 的观点^[23]。在研究植物抗寒性时,运用电导法并结合 Logistic 方程计算低温半致死温度,不仅可以减小因个别不稳定值对整个结果的影响,还可以消除原生质体在温度作用中的时间影响,能够较为准确地鉴定植物抗寒性^[24-25]。刘艳萍等采用电导法并协同 Logistic 方程鉴定广玉兰的抗寒性,测定结果与形态观察结果一致^[26]。

丙二醛 (malondialdehyde, MDA) 是膜脂过氧化最重要的产物之一,也是鉴定细胞膜能否被破坏的标志物质^[27]。在植物抗性生理研究中,MDA 含量是一个重要指标,根据 MDA 含量变化可以了解膜脂过氧化程度、膜系统受损程度以及植物抗逆性^[28]。马艳芝等研究了柴胡幼苗在越冬期间的抗寒性,发现 MDA 含量随着温度的降低而上升,温度越低,增幅越大,但上升到一定程度保持不变^[29]。雷帅等研究了 5 种花灌木的抗寒性,发现小紫株、金叶锦带、猥实和欧洲雪球枝条中的 MDA 含量随着温度的降低呈上升趋势,但大花圆锥绣球枝条中的 MDA 含量随着温度的降低呈先下降后上升趋势^[30]。这种结果的产生,可能由于低温胁迫初期植物体内保护酶起到了保护作用,抑制 $O_2^{\cdot-}$ 的积累,导致 MDA 含量下降;但随着低温胁迫的加剧,可能由于保护酶系统受到破坏,

清除自由基的能力下降,导致 MDA 含量上升。在低温胁迫下,MDA 含量不仅与胁迫温度有关,还与胁迫时间有关^[31]。

2.3 抗氧化系统的变化

在低温胁迫下,植物体内代谢失衡,活性氧产量增加,细胞膜脂过氧化作用加剧,生物膜及其他大分子结构和功能受到影响,严重时导致细胞受损或植株死亡。

在低温胁迫初期,植物通过提高自身抗氧化酶活性来清除活性氧自由基,减轻对细胞的伤害,维持细胞正常生理功能,这是植物保护性应激反应^[32]。在低温胁迫后期,植物体内抗氧化酶活性减弱,可能由于低温胁迫超过了植物承受极限,酶的结构发生改变或酶的表达受到抑制,从而导致酶活性减弱。研究发现,植物体内抗氧化酶活性与抗寒性具有一定的相关性,抗寒性强的植物抗氧化酶活性较抗寒性弱的植物高^[33]。

超氧化物歧化酶 (superoxide dismutase, SOD) 是一种重要的抗氧化剂,能够清除植物在新陈代谢过程中产生的氧自由基,对植物具有保护作用^[34]。有关研究表明,植物体内 SOD 活性随着低温胁迫的加剧呈先增强后减弱的趋势^[25]。过氧化物酶 (peroxidase, POD) 是一种氧化还原酶,能够分解植物体内因逆境胁迫而产生的自由基,对逆境胁迫具有一定的防御作用,其活性越高,植物抗逆性越强^[35]。此外,还有研究指出过氧化氢酶 (catalase, CAT)^[36]、谷胱甘肽 (glutathione, GSH)^[37] 和抗坏血酸过氧化物酶 (ascorbate peroxidase, APX)^[38] 的活性变化与植物抗寒性也存在一定相关性。

2.4 渗透调节物质的变化

在低温胁迫下,植物体内与渗透调节相关的基因参与表达,各种渗透调节物质含量增加,赋予植物多种渗透调节能力,从而提高植物抗寒性。

令凡等研究了油橄榄的抗寒性,发现油橄榄离体叶片中可溶性糖含量随着胁迫温度的降低呈上升趋势,但抗寒性强的品种上升幅度较大^[39]。此外,一些学者在研究杏^[40]、油棕^[41]、草莓^[42] 等抗寒性时也得到相同的结论。在低温胁迫下,植物体内淀粉等大分子物质降解加快,可溶性糖含量积累,细胞液浓度增加,水势和冰点降低,促进脱落酸的积累,间接诱导蛋白质的合成,保护冰冻敏感相关的蛋白质,维持细胞膜的完整性,从而提高植物抗寒性^[43-44]。

可溶性蛋白是一种亲水性较强的渗透调节物质,能够提高细胞保水能力,诱导抗寒相关基因表达,对细胞生命物质及生物膜起到保护作用^[29]。有关研究表明,植物经过低温胁迫处理后体内可溶性蛋白含量增加,植物体内可溶性蛋白含量与抗寒性呈显著正相关^[45]。回彦哲等研究了连翘和美国金钟连翘的抗寒性,发现这 2 种植物体内可溶性蛋白含量随着处理温度的降低均呈先上升后下降趋势,但抗寒性强的美国金钟连翘体内可溶性蛋白含量上升速度快,下降速度慢^[46]。

植物体内游离脯氨酸含量的增加能够降低细胞水势,防止细胞脱水受害,起到平衡细胞代谢、增加细胞稳定性的作用^[47]。在低温胁迫下,石榴^[48]、佛手^[49] 等植物体内的游离脯氨酸含量增加,可见植物体内游离脯氨酸含量与抗寒性具有一定的相关性。但是 Jackson 等发现,皱溪菜在自然越冬过程中游离脯氨酸含量随着温度的降低而下降,游离脯氨酸含量的变化可能是对逆境胁迫的一种适应,或者是细胞结构和功

能受损的表现^[50]。邓菊庆等发现,游离脯氨酸含量与蔷薇属植物抗寒性之间的相关性不显著^[51]。此外,Coughlan 等发现甜菜碱能够减轻低温胁迫对菠菜类囊体的伤害,甜菜碱含量的高低与植物抗寒性强弱有密切关系^[52]。

2.5 光合作用的变化

光合作用是植物最基本的生理反应,是植物合成有机物和获取能源的根本途径,直接关系到植物的生长状况和最终产量。植物在低温胁迫下维持较高的光合速率才能满足自身的生长或生存需要,但植物的光合器官对低温非常敏感,容易受到伤害。

在低温胁迫下,大多数植物净光合速率呈下降趋势,主要由气孔限制或非气孔限制所致^[53]。Farquhar 等研究发现,当气孔导度和胞间 CO₂ 浓度同时下降时,限制光合作用的因素主要为气孔限制;当气孔导度降低、胞间 CO₂ 浓度上升时,限制光合作用的因素主要为非气孔限制^[54]。王兆等研究发现,彩叶草的净光合速率随着低温胁迫时间的延长而显著下降,但抗寒性强的品种下降幅度小^[55]。

叶绿素的合成须要有酶的参与,但低温会影响酶的活性,导致合成减慢、分解加快、含量降低,因此可以根据叶绿素含量的变化来鉴定植物的抗寒性。王宁等研究发现,在自然越冬初期,猴樟和芳樟的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶绿素总量均呈缓慢下降趋势;随着自然降温胁迫的加剧,叶绿素合成受阻,光合色素和叶绿体结构受到破坏,导致这 2 种樟树的叶绿素 a 含量、叶绿素 b 含量、叶绿素总量均快速下降,其中以抗寒性弱的芳樟变化较为明显^[56]。

3 抗寒基因工程

3.1 抗寒调控基因

植物感受到寒冷信号之后进行传导,在感受和传导过程中有多种调控基因参与编码产生信号传递因子和调控蛋白,包括各种转录因子和蛋白激酶,如脱水反应元件结合蛋白(dehydration responsive element binding protein, DREB)转录因子、14-3-3 蛋白、Ca²⁺ 依赖性蛋白激酶、细胞分裂蛋白激活激酶等^[57]。

DREB 转录因子在逆境胁迫分子反应中起着重要的调控作用,能够调节一系列逆境应答基因的表达。王舟利用电解质外渗法鉴定了 3 个结缕草品种的抗寒性,并通过 RT-PCR 和 RACE 的方法从冷诱导的抗寒性最强的 Meyer 品种中扩增得到 1 个新的 DREB 同源基因 *ZjDREB1*,将其转入到模式植物拟南芥,得到的转基因植株抗寒性明显高于对照组植株^[58]。刘志薇等从茶树品种迎霜的基因组中克隆获得 CsDREB-A1 转录因子^[59],该转录因子与茶树的 CBF 转录因子和拟南芥等植物的 DREB 类转录因子都具有较高的相似性,这可能与茶树的抗寒性有关。DREB 转录因子是植物逆境适应中重要的转录因子,但有关提高植物抗寒性的作用机理尚有待研究。

14-3-3 蛋白在植物的生长发育过程中起着重要的调控作用,对植物体内的物质运输、各种代谢、光信号应答以及多种植物激素信号转导等具有调控作用^[60]。在低温胁迫下,油菜中的 14-3-3 蛋白基因表达量增加^[61]。罗萱等利用 RT-PCR 技术对克隆的 14-3-3 蛋白基因 *PvGF14h* 进行分

析,发现该基因表达量随着低温胁迫处理时间的延长而增加,可能参与了低温胁迫信号转导过程^[62]。

3.2 抗寒功能基因

目前已经发现多种抗寒功能基因,主要有抗冻蛋白基因、抗渗透胁迫相关基因、SOD 等抗氧化系统基因、植物激素调节有关基因以及脂肪酸去饱和代谢关键酶基因等。

抗冻蛋白(antifreeze proteins, AFPs)最早是从鱼的血清中发现的,经过多年后也在植物中被发现。1992 年,Griffith 等首次证实植物中存在植物内源性 AFPs^[63],引起学者们对植物抗冻蛋白的关注。此后,有关学者从沙冬青^[64]、唐古特红景天^[65]等植物中发现了 AFPs,还有的在裸子植物、蕨类、苔藓、真菌及细菌中也发现了 AFPs 的存在^[66-67]。1998 年,Worrall 等首次发现植物的 AFPs 基因,并发表有关胡萝卜 AFPs 及其基因的论文^[68]。尹明安等采用 PCR 技术成功克隆了胡萝卜的抗冻蛋白基因,并构建了胡萝卜抗冻蛋白基因的植物表达载体^[69]。邓顺阳等也采用 PCR 技术完成了黑麦草抗冻蛋白基因的 cDNA 克隆,并对其序列进行了分析^[70]。有关学者将准噶尔小胸鳖甲抗冻蛋白基因 *MpAFP149* 转化到烟草^[71]、棉花^[72]中,得到的转化植株抗寒性明显增强。目前,从已研究过的植物材料中分离纯化出来的 AFPs 较少,且活性较弱。

植物在低温胁迫所导致的渗透胁迫过程中会产生一系列的生理生化适应性应激反应,这些反应与很多应激基因有关,例如 COR 家族蛋白基因、LEA 蛋白基因等。郭新勇等通过 PCR 技术完成天山雪莲的冷调节蛋白基因 *siCOR* 的克隆,采用农杆菌介导法将其转化到烟草中,得到的转基因烟草与野生型植株相比具有较强的抗寒性^[73]。林士杰等研究了转柞柳 *LEA* 基因烟草的抗寒性,在非低温胁迫下,转基因和非转基因烟草的相对电导率和丙二醛含量无显著差异,在 0℃ 胁迫下,转基因烟草的相对电导率和丙二醛含量明显低于非转基因烟草^[74],表明柞柳的 *LEA* 基因提高了烟草的抗寒性。Prabhavathi 等研究了转细菌磷酸甘露脱氢酶基因茄子的抗寒性,经过低温胁迫处理后,转基因植株长势较好,非转基因植株叶片萎蔫失绿^[75]。

4 外源生长调节剂的调控作用

近年来,通过喷施外源生长调节剂来提搞植物抗寒性的方法已经得到广泛认可。王连荣等研究发现,喷施外源生长调节剂脱落酸(abscisic acid, ABA)和赤霉素(gibberellic acid 3, GA₃)能够降低杏扁花和幼果中的 MDA 含量,提高渗透调节物质含量和抗氧化酶活性,增强膜系统的稳定性,诱导冷信号的传导和抗寒基因的表达,从而提高植物抗寒性^[76]。王英哲等研究发现,单独喷施外源生长调节剂水杨酸(salicylic acid, SA)可以提高苜蓿幼苗体内可溶性糖含量以及 POD、CAT 活性,单独喷施外源生长调节剂 ABA 可以显著提高苜蓿幼苗体内游离脯氨酸含量以及 POD、CAT 活性,同时喷施外源生长调节剂 SA、ABA 可以显著提高苜蓿幼苗体内可溶性糖含量、脯氨酸含量以及 SOD、POD 活性,但 CAT 活性变化不显著^[77]。

在低温胁迫前,用外源生长调节剂 SA 或 ABA 预处理,可以缓解植物因低温胁迫导致的淀粉含量、叶绿素含量、净光合

速率、蒸腾速率、气孔导度、光化学猝灭系数、PS II 最大光化学效率、PS II 实际光化学量子产量的下降,减缓非光化学猝灭系数和初始荧光的上升,从而提高植物的抗寒性^[78]。

近年来,氯化钙^[79]、多效唑^[80]、过氧化氢^[81]、5-氨基乙酐丙酸^[82]等也被应用于提高植物抗寒性,并取得了显著效果。

5 植物抗寒性鉴定方法

5.1 直接鉴定法

直接鉴定法包括大田自然鉴定法、人工模拟气候室法、生长恢复法等。其中,大田直接鉴定法是引种栽培应用最广泛的一种鉴定方法,也是最早、最有效的鉴定方法,但这种方法周期长、重复性差。在低温胁迫下,植物的外部形态会发生一些变化,可以根据其变化程度以及受害时间来鉴定它们的抗寒性。姚志芬等将引自中国农业科学院的千屈菜、松果菊、黄花鸢尾、射干种植在黑龙江省哈尔滨市的不同生态环境中,对植株的高度、冠幅、叶长、叶宽、分枝、株形、花期、花型、花色、花序长、生长势等观赏指标进行研究,发现这 4 种花卉能够在哈尔滨市露地越冬^[83]。张家洋等根据植物叶片在越冬期间的冻害状况,比较了南京 10 种道路绿化树种的抗寒性^[84]。

人工模拟气候室法是一种快捷、周期短、可重复性高的方法,但须要一定的设施条件,难以大批量进行。首先把光照培养箱调到要模拟的气候环境,然后将植物材料转移到光照培养箱,处理结束后取出植物材料并根据受害症状鉴定它们的抗寒性。

生长恢复法是将植物材料放在不同的温度梯度下进行处理,取出后放在适宜生长的条件下测定恢复生长的最低温度,确定它们的抗寒性。这种方法比较可靠,并得到普遍应用。唐婉等根据几种紫薇属植物经历低温胁迫后枝条萌发情况来比较它们的抗寒性^[85]。Anderson 等利用生长恢复法确定出狗牙根的最低存活温度^[86]。

5.2 间接鉴定法

间接鉴定法中包含多种鉴定方法,主要包括细胞超微结构的观察、细胞膜电解质渗出率的测定、膜脂内磷脂和不饱和脂肪酸含量的测定、可溶性糖含量的测定、游离脯氨酸含量的测定、可溶性蛋白含量的测定、含水量的测定、核酸含量的测定、酶活性的测定、呼吸强度的测定、光合能力的测定、叶绿素荧光的测定以及叶绿素含量的测定等鉴定方法。目前,多数学者选用其中几个指标来鉴定植物抗寒性^[87-89]。

5.3 综合鉴定法

目前,鉴定植物抗寒性时多采用 3~4 个或更少的指标,虽然有些鉴定方法在一些植物上得到成功应用,但仍缺乏普遍性^[90-92]。陈绮翎等在研究烤烟幼苗抗寒性时,采用人工模拟气候室法和间接鉴定法相结合、形态指标与生理指标相结合的方法,综合评价烤烟的抗寒性^[93]。陆畅等使用隶属函数法评价 4 个不同种源鹅掌楸的抗寒性^[89],这种方法较为准确可靠。此外,有关学者采用多重比较法^[12]、主成分分析法^[94]等来鉴定植物抗寒性。

6 展望

在低温胁迫下,植物体内发生复杂的生理生化反应,根据

各项生理生化指标的变化能够科学、准确地鉴定出植物抗寒性,对植物引种和栽培具有一定指导意义,但不能从根本上改善植物抗寒性,基因方面的研究才能从根本上改善植物抗寒性。植物抗寒性是由多基因表达来控制的,目前主要针对单一基因进行研究,应将多种与抗寒性相关的基因结合在一起进行系统研究。植物抗寒分子机理的研究还处于初级阶段,例如冷驯化启动 *COR* 基因的方式、*COR* 基因的具体功能、 Ca^{2+} 信使启动低温信号的分子机制、发生相变的温度范围、抗冻蛋白的结构特征和生理功能等须要继续研究。

目前,主要采用人工模拟气候室法对植物离体叶片或枝条等进行低温胁迫处理,然后根据各项生理生化指标的变化综合评价植物抗寒性,但未必能够真实反映出个别植物在自然生长环境下的抗寒性,甚至出现的结果相互矛盾。在自然条件下,植物受到低温胁迫时也会受到其他胁迫的影响。因此,建议研究植物抗寒性时要对整株植物进行处理,同时还要结合野外试验和其他逆境环境进行综合研究。

植物抗寒性不仅与遗传因素有关,还与外界环境因素有关。因此,可以通过抗砧嫁接、引种驯化来培育和选择各地区适宜的抗寒植物,或者采用一些农业措施来提高植物抗寒性。

参考文献:

- [1] 卢存福. 第七届国际植物抗寒会议概况[J]. 分子植物育种, 2004, 2(5): 653.
- [2] 田景花, 王红霞, 高 仪, 等. 核桃属 4 树种展叶期抗寒性鉴定[J]. 园艺学报, 2012, 39(12): 2439-2446.
- [3] 王 宁, 袁美丽, 苏金乐. 几种樟树叶片结构比较分析及其与抗寒性评价的研究[J]. 西北林学院学报, 2013, 28(4): 43-49.
- [4] 王召元, 张立莎, 常瑞丰, 等. 桃枝条组织结构与抗寒性的关系研究[J]. 河北农业科学, 2014, 18(4): 29-33.
- [5] 谢晓金, 郝日明. 南京地区引种的 6 种常绿阔叶树种抗寒性测试[J]. 福建林业科技, 2007, 34(4): 67-70.
- [6] 武军艳, 方 彦, 张朋飞, 等. 北方旱寒区冬油菜根系抗寒指标分析[J]. 干旱地区农业研究, 2014, 32(6): 250-255.
- [7] 刘自刚, 孙万仓, 杨宁宁, 等. 冬前低温胁迫下白菜型冬油菜抗寒性的形态及生理特征[J]. 中国农业科学, 2013, 46(22): 4679-4687.
- [8] 姚周杰, 张艳福, 丹 曲, 等. 砂生槐叶片气孔特性对干旱和低温胁迫的响应[J]. 贵州农业科学, 2015, 43(9): 23-29.
- [9] 陈 荀, 王春雷, 彭宏梅, 等. 低温胁迫下黄花香的抗寒性研究[J]. 东北师大学报(自然科学版), 2014, 46(4): 122-129.
- [10] 张家洋, 郭 晖, 张 莉, 等. 不同低温胁迫对南京 10 种道路绿化树木形态及电导率的影响[J]. 东北林业大学学报, 2012, 40(5): 25-28.
- [11] 宋尚伟, 刘程宏, 张芳明, 等. 不同石榴品种抗寒性的研究[J]. 河南农业大学学报, 2012, 46(2): 143-146.
- [12] 钟海霞, 陆 婷, 刘立强, 等. 不同低温胁迫下野扁桃与栽培扁桃花原基解剖结构观察[J]. 西北农业学报, 2013, 22(12): 112-118.
- [13] Ishikawa H A. Ultrastructural features of chilling injury: injured cells and the early events during chilling of suspension-cultured mung bean cells[J]. American Journal of Botany, 1996, 83(7): 825-835.
- [14] Wise R R, Mcwilliam J R, Naylor A W. A comparative study of

- low - temperature - induced ultrastructural alterations of three species with differing chilling sensitivities [J]. *Plant Cell and Environment*, 1983, 6(7): 525 - 535.
- [15] 王 宁, 董莹莹, 苏金乐. 低温胁迫下 2 种樟树叶片超微结构的比较[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2013, 41(7): 106 - 112.
- [16] 郑国华, 张贺英. 低温胁迫对枇杷幼果细胞超微结构及膜透性和保护酶活性的影响[J]. *热带作物学报*, 2008, 29(6): 730 - 737.
- [17] Pearce R S, McDonald I. Ultrastructural damage due to freezing followed by thawing in shoot meristem and leaf mesophyll cells of tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) [J]. *Planta*, 1977, 134(2): 159 - 168.
- [18] 黄 敏, 陈杰忠. 果树抗寒性研究进展(综述)[J]. *亚热带植物科学*, 2011, 40(1): 80 - 84.
- [19] 陈佰鸿, 张 彪, 毛 娟, 等. 葡萄枝条水分含量变化与抗寒性关系[J]. *植物生理学报*, 2014, 50(4): 535 - 541.
- [20] 徐伟慧, 周兰娟, 王志刚. 外源水杨酸缓解西葫芦幼苗低温胁迫的效应[J]. *浙江农业学报*, 2013, 25(4): 764 - 767.
- [21] Lyons J M. Chilling injury in plants[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1973, 24: 445 - 466.
- [22] Mittler R. Oxidative stress, antioxidants and stress tolerance[J]. *Trends in Plant Science*, 2002, 7(9): 405 - 410.
- [23] Rajashekar C, Gusta L V, Burke M J. Membrane structural transitions: probable relation to frost damage in hardy herbaceous species [M]//Lyons J M, Graham D, Raison J K. Low temperature stress in crop plants the role of membrane. New York: Academic Press, 1979: 255 - 274.
- [24] 解 越, 张 敏, 梁飞侠, 等. 电导法配合 Logistic 方程鉴定西葫芦和黄瓜果实抗寒性[J]. *农业工程学报*, 2015, 31(7): 292 - 298.
- [25] 郭祥泉. 用膜透性、SOD 酶活性和膜脂脂肪酸成分探讨林木抗寒性[J]. *西南林业大学学报*, 2012, 32(4): 6 - 11.
- [26] 刘艳萍, 朱延林, 康向阳, 等. 电导法协同 Logistic 方程确定不同类型玉兰的抗寒性[J]. *中南林业科技大学学报*, 2012, 32(10): 69 - 71, 78.
- [27] Velikova V, Yordanov I, Edreva A. Oxidative stress and some antioxidant systems in acid rain - treated bean plants: protective role of exogenous polyamines[J]. *Plant Science*, 2000, 151(1): 59 - 66.
- [28] 杜有新, 何春林, 张乐华, 等. 庐山若干常绿树种对冬季低温的生理生化响应[J]. *生态环境学报*, 2014, 23(6): 945 - 949.
- [29] 马艳芝, 客绍英. 柴胡幼苗越冬抗寒性及其相关生理指标筛选[J]. *西北植物学报*, 2014, 34(4): 786 - 791.
- [30] 雷 帅, 蒋 倩, 汉梅兰, 等. 五种花灌木对低温胁迫的生理响应及抗寒性评价[J]. *甘肃农业大学学报*, 2015, 50(5): 35 - 41, 46.
- [31] 邵怡若, 许建新, 薛 立, 等. 低温胁迫时间对 4 种幼苗生理生化及光合特性的影响[J]. *生态学报*, 2013, 33(14): 4237 - 4247.
- [32] 罗 萍, 贺军军, 姚艳丽, 等. 低温对不同耐寒性橡胶树叶片抗氧化能力的影响[J]. *西北植物学报*, 2014, 34(2): 311 - 317.
- [33] 任俊杰, 赵 爽, 苏彦辛, 等. 春季低温胁迫对核桃抗氧化酶指标的影响[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2016, 44(3): 75 - 81.
- [34] Miller A F. Superoxide dismutases: active sites that save, but a protein that kills[J]. *Current Opinion in Chemical Biology*, 2004, 8(2): 162 - 168.
- [35] Rubio M C, James E K, Clemente M R, et al. Localization of superoxide dismutases and hydrogen peroxide in legume root nodules[J]. *Molecular Plant - Microbe Interactions*, 2004, 17(12): 1294 - 1305.
- [36] 田丹青, 葛亚英, 潘刚敏, 等. 低温胁迫对 3 个红掌品种叶片形态和生理特性的影响[J]. *园艺学报*, 2011, 38(6): 1173 - 1179.
- [37] 吴锦程, 陈建琴, 梁 杰, 等. 外源一氧化氮对低温胁迫下枇杷叶片 AsA - GSH 循环的影响[J]. *应用生态学报*, 2009, 20(6): 1395 - 1400.
- [38] 高冬冬, 谭艳玲, 马关喜, 等. 蝴蝶兰叶片对低温胁迫的生理响应[J]. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2011, 37(5): 509 - 515.
- [39] 令 凡, 焦 健, 李朝周, 等. 不同油橄榄品种对低温胁迫的生理响应及抗寒性综合评价[J]. *西北植物学报*, 2015, 35(3): 508 - 515.
- [40] 艾鹏飞, 金晓静, 靳占忠, 等. 仁用杏抗寒性生理指标评价的研究[J]. *河北科技大学学报*, 2013, 34(1): 48 - 53.
- [41] 刘艳菊, 曹红星, 张如莲. 不同时间下低温胁迫对油棕幼苗生理生化变化的影响[J]. *植物研究*, 2015, 35(6): 860 - 865.
- [42] Koehler G, Wilson R C, Goodpaster J V, et al. Proteomic study of low - temperature responses in strawberry cultivars (*Fragaria × ananassa*) that differ in cold tolerance[J]. *Plant Physiol*, 2012, 159(4): 1787 - 1805.
- [43] Monroy A F, Sangwan V, Dhindsa R S. Low temperature signal transduction during cold acclimation; protein phosphatase 2A as an early target for cold - inactivation[J]. *The Plant Journal*, 1998, 13(5): 653 - 660.
- [44] 陈杰中, 徐春香. 植物冷害及其抗冷生理[J]. *福建果树*, 1998(2): 21 - 23.
- [45] Gerloff E D, Stahmann M A, Smith D. Soluble proteins in alfalfa roots as related to cold hardiness[J]. *Plant Physiology*, 1967, 42(7): 895 - 899.
- [46] 回彦哲, 袁小亚, 牛芳芳, 等. 连翘和美国金钟连翘的抗寒性分析[J]. *河北农业大学学报*, 2013, 36(2): 36 - 39.
- [47] 陈杰忠, 徐春香, 梁立峰. 低温对香蕉叶片中蛋白质及脯氨酸的影响[J]. *华南农业大学学报*, 1999, 20(3): 54 - 58.
- [48] Akbar A, Soloklui G, Ershadi A. Evaluation of cold hardiness in seven iranian commercial pomegranate (*Punica granatum* L.) cultivars[J]. *Hort Science*, 2012, 47(12): 1821 - 1825.
- [49] 郭卫东, 张真真, 蒋小韦, 等. 低温胁迫下佛手半致死温度测定和抗寒性分析[J]. *园艺学报*, 2009, 36(1): 81 - 86.
- [50] Jackson A E, Seppelt R D. The accumulation of proline in *Prasiola crispa* during winter in Antarctica[J]. *Physiologia Plantarum*, 1995, 94(1): 25 - 30.
- [51] 邓菊庆, 蹇洪英, 李淑斌, 等. 五种野生蔷薇属植物抗寒力的综合评价[J]. *西南师范大学学报(自然科学版)*, 2012, 37(4): 70 - 76.
- [52] Coughlan S J, Heber U. The role of glycinebetaine in the protection of spinach thylakoids against freezing stress[J]. *Planta*, 1982, 156(1): 62 - 69.
- [53] 睦晓蕾, 毛胜利, 王立浩, 等. 低温对弱光影响甜椒光合作用的胁迫效应[J]. *核农学报*, 2008, 22(6): 880 - 886.
- [54] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthe-

- sis[J]. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33(1): 317 – 345.
- [55] 王 兆, 刘晓曦, 郑国华. 低温胁迫对彩叶草光合作用及叶绿素荧光的影响[J]. 浙江农业学报, 2015, 27(1): 49 – 56.
- [56] 王 宁, 姚 方, 袁美丽, 等. 自然降温对猴樟和芳樟叶绿素荧光参数的影响[J]. 河南农业大学学报, 2013, 47(4): 414 – 419.
- [57] Hughes M A, Dunn M A. The molecular biology of plant acclimation to low temperature[J]. Journal of Experimental Botany, 1996, 47(3): 291 – 305.
- [58] 王 舟. 结缕草 (*Zoysia japonica*) 抗寒相关转录因子 ZjDREB1 基因的克隆、表达模式及功能分析[D]. 南京: 南京农业大学, 2010.
- [59] 刘志薇, 吴致君, 黎星辉, 等. 茶树 *CsDREB-AI* 转录因子基因的克隆及其特性分析[J]. 植物资源与环境学报, 2014, 23(4): 8 – 16.
- [60] 周 颖, 李冰樱, 李学宝. 14-3-3 蛋白对植物发育的调控作用[J]. 植物学报, 2012, 47(1): 55 – 64.
- [61] Kim H S, Oh J M, Luan S, et al. Cold stress causes rapid but differential changes in properties of plasma membrane H^+ - ATPase of camelina and rapeseed[J]. Journal of Plant Physiology, 2013, 170(9): 828 – 837.
- [62] 罗 莹, 李瑞华, 王莉红, 等. 普通菜豆 14-3-3 蛋白基因 *PvGFI4h* 的克隆及冷胁迫诱导表达分析[J]. 广东农业科学, 2015, 42(4): 106 – 112.
- [63] Griffith M, Ala P, Yang D S C, et al. Antifreeze protein produced endogenously in winter rye leaves[J]. Plant Physiology, 1992, 100(2): 593 – 596.
- [64] 费云标, 孙龙华, 黄 涛, 等. 沙冬青高活性抗冻蛋白的发现[J]. 植物学报, 1994, 36(8): 649 – 650.
- [65] 卢存福, 简令成, 匡廷云. 低温诱导唐古特红景天细胞分泌抗冻蛋白[J]. 生物化学与生物物理进展, 2000, 27(5): 555 – 559.
- [66] Duman J G, Olsen T M. Thermal hysteresis protein activity in bacteria, fungi, and phylogenetically diverse plants[J]. Cryobiology, 1993, 30(3): 322 – 328.
- [67] Urrutia M E, Duman J G, Knight C A. Plant thermal hysteresis proteins[J]. Biochimica et Biophysica Acta – Protein Structure and Molecular Enzymology, 1992, 1121(1/2): 199 – 206.
- [68] Worrall D, Elias L, Ashford D, et al. A carrot leucine – rich – repeat protein that inhibits ice recrystallization[J]. Science, 1998, 282(5386): 115 – 117.
- [69] 尹明安, 崔鸿文, 樊代明, 等. 胡萝卜抗冻蛋白基因克隆及植物表达载体构建[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2001, 29(1): 6 – 10.
- [70] 邓顺阳, 张党权, 樊继刚, 等. 黑麦草抗冻蛋白基因的 cDNA 克隆及序列分析[J]. 中南林业科技大学学报, 2010, 30(1): 18 – 22.
- [71] 王 艳, 邱立明, 谢文娟, 等. 昆虫抗冻蛋白基因转化烟草的抗寒性[J]. 作物学报, 2008, 34(3): 397 – 402.
- [72] 陈亮亮. 转昆虫抗冻蛋白基因棉花的分子检测及其耐寒性研究[D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2013.
- [73] 郭新勇, 程 晨, 王 重, 等. 转天山雪莲冷调节蛋白基因烟草的获得及其抗寒性鉴定[J]. 西北植物学报, 2012, 32(1): 1 – 10.
- [74] 林士杰, 李俊涛, 姜 静, 等. 转怪柳晚期胚胎富集蛋白基因烟草的耐低温性分析[J]. 生物技术通讯, 2006, 17(4): 563 – 566.
- [75] Prabhavathi V, Yadav J S, Kumar P A, et al. Abiotic stress tolerance in transgenic eggplant (*Solanum melongena* L.) by introduction of bacterial mannitol phosphohydrogenase gene[J]. Molecular Breeding, 2002, 9(2): 137 – 147.
- [76] 王连荣, 薛拥志, 常美花, 等. 外源激素对杏扁抗寒生理指标的影响[J]. 核农学报, 2016, 30(2): 396 – 403.
- [77] 王英哲, 任 伟, 徐安凯, 等. 低温胁迫下紫花苜蓿对外源 SA 和 ABA 的生理响应[J]. 华北农学报, 2012, 27(5): 144 – 149.
- [78] 余丽玲, 何天友, 陈凌艳, 等. 水杨酸对低温胁迫下西洋杜鹃光合作用和叶绿素荧光的影响[J]. 江西农业大学学报, 2014, 36(3): 520 – 525.
- [79] 赵清贺, 吴 军, 苏金乐, 等. 氯化钙和蔗糖对低温处理下香樟膜脂过氧化和保护酶系统变化的影响[J]. 河南农业大学学报, 2009, 43(3): 264 – 268.
- [80] 齐英杰, 陈为峰, 张 民, 等. 控释氮肥与多效唑互作对运动场草坪草抗寒性生理指标的影响[J]. 中国草地学报, 2009, 31(4): 111 – 115.
- [81] Kumar M, Sirhindi G, Bhardwaj R, et al. Effect of exogenous H_2O_2 on antioxidant enzymes of *Brassica juncea* L. seedlings in relation to 24 – epibrassinolide under chilling stress[J]. Indian Journal of Biochemistry and Biophysics, 2010, 47(6): 378 – 382.
- [82] Gupta K, Dey A, Gupta B. Plant polyamines in abiotic stress responses[J]. Acta Physiologiae Plantarum, 2013, 35(7): 2015 – 2036.
- [83] 姚志芬, 周蕴薇, 李 清. 哈尔滨市几种宿根花卉的应用[J]. 东北林业大学学报, 2000, 28(2): 31 – 34.
- [84] 张家洋, 郭 晖, 张 莉, 等. 不同低温胁迫对南京 10 种道路绿化树木形态及电导率的影响[J]. 东北林业大学学报, 2012, 40(5): 25 – 28.
- [85] 唐 婉, 胡 杏, 徐 婉, 等. 几种紫薇属植物的抗寒性评价[J]. 西北农业学报, 2012, 21(9): 121 – 126.
- [86] Anderson J A, Taliaferro C M. Laboratory freeze tolerance of field – grown forage bermudagrass cultivars[J]. Agronomy Journal, 1995, 87(5): 1017 – 1020.
- [87] Li B, Dewey C N. RSEM: accurate transcript quantification from RNA – Seq data with or without a reference genome[J]. BMC Bioinformatics, 2011, 12(1): 1 – 16.
- [88] Wang J M, Yang Y, Liu X, et al. Transcriptome profiling of the cold response and signaling pathways in *Lilium lancifolium* [J]. BMC Genomics, 2014, 15(1): 1 – 20.
- [89] 陆 畅, 李 斌, 刘 儒, 等. 不同种源鹅掌楸抗寒性综合评价[J]. 浙江农林大学学报, 2016, 33(3): 455 – 461.
- [90] 李 艰, 周广柱. 低温胁迫下 3 种竹柳品系的抗寒性[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(6): 307 – 310.
- [91] 黄洪云. He – Ne 激光辐照小麦种子提高幼苗的抗寒性[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(3): 111 – 113.
- [92] 曾 荣, 邵 闰, 杨 娟, 等. 嫁接和喷施抗寒剂对三角梅抗寒性的影响[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(1): 202 – 204.
- [93] 陈绮翎, 黄 璇, 周 越, 等. 温度胁迫对不同烤烟品种幼苗生长及生理指标的影响[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2016, 31(3): 462 – 468.
- [94] 翟飞飞, 韩 蕾, 刘俊祥, 等. 人工低温胁迫下多年生黑麦草诱变株系的抗寒性研究[J]. 草业学报, 2013, 22(6): 268 – 279.