西北林学院学报 2019,34(3):67-73
Journal of Northwest Forestry University

doi:10.3969/j.issn.1001-7461.2019.03.10

望天树苗期叶片对低温胁迫的生理响应及抗寒性评价

陈　凯[1],江秀章[2],马松亚[1],程　飞[1],杨　梅[1*]

(1.广西大学 林学院,广西 南宁 530004;2.良凤江国家森林公园,广西 南宁 530000)

摘　要:为明确望天树的抗寒机理,以2年生望天树幼苗为试验材料,研究了0℃低温胁迫(0、1、2 d,以25℃常温培养为对照)下望天树的生理指标和外部形态的变化。结果表明,随着低温(0℃)胁迫时间的延长,望天树幼苗叶片中保护酶系统(SOD、POD)、渗透调节物质(可溶性糖和可溶性蛋白)、叶绿素以及丙二醛(MDA)和相对电导率呈现出持续增长的变化趋势,在0℃处理2 d时达到最大值,且均>对照;待温度回升到25℃后,望天树幼苗叶片中的抗氧化酶(SOD、POD)活性、渗透调节物质(可溶性糖和可溶性蛋白)含量、叶绿素以及相对电导率和丙二醛(MDA)含量则均有所下降。表明望天树苗期叶片在0℃低温胁迫中受到一定程度的伤害,0℃处理2 d可作为早期筛选耐寒材料的时间节点;待温度回升到25℃后,渗透调节物质含量及抗氧化酶活性开始下降,表明望天树幼苗在遭受低温胁迫后具有一定的自我修复机制。

关键词:望天树;低温;生理指标

中图分类号:S792.99　　**文献标志码**:A　　**文章编号**:1001-7461(2019)03-0067-07

Physiological Response and Cold Resistance Evaluation of the Leaves of *Parashorea chinensis* Seedlings to Low Temperature Stress

CHEN Kai[1],JIANG Xiu-zhang[2],MA Song-ya[1],CHENG Fei[1],YANG Mei[1*]

(1. *Forestry Institute,Guangxi University,Nanning* 530004,*Guangxi,China*;
2. *Liangfengjiang National Forest Park,Nanning* 530000,*Guangxi,China*)

Abstract: In order to clarify the cold-resistant mechanism of *Parashorea chinensis*, 2-year-old seedlings were used as materials, which were treated under 0℃ or 25℃ (control) for 0, 1, 2, and 5 d. The physiological indicators of the seedlings were studied. The results showed that with the increase of stress time, the protective enzyme system (SOD, POD), osmotic adjustment substances (soluble sugar and soluble protein), chlorophyll and malondialdehyde (MDA) and the relative conductivity trended to increase continuously, reaching maximum values at 2 d, and higher than the control. After the temperature rose back to 25℃, the antioxidant enzyme (SOD, POD) activity in the leaves of the seedlings, osmotic adjustment substances (soluble sugar and soluble protein) content, chlorophyll and relative conductivity and malondialdehyde (MDA) content decreased. The results showed that the leaves of *P. chinensis* seedlings suffered some damage under stress at 0℃, and treatment at 0℃ for 2 days could be used as the time node for early screening of cold-resistant materials; after the temperature rose back to 25℃, the content of osmotic adjustment substances and antioxidant enzymes activity began to decline, indicating that the seedlings of the *P. chinensis* had a certain self-repairing mechanism after suffering from low temperature stress.

Key words: *Parashorea chinensis*; low temperature; physiological index

收稿日期:2018-09-12　**修回日期**:2018-10-29

基金项目:广西林业科技项目(桂林科字[2014]第10号)擎天树良种选育及栽培技术研究课题;中央财政林业科技推广示范项目([2015]TG12号)擎天树人工林栽培技术推广示范课题。

作者简介:陈　凯,女,硕士,研究方向:森林培育学。E-mail:1023048844@qq.com

* **通信作者**:杨　梅,女,教授,研究方向:森林培育学及生态学。E-mail:fjyangmei@126.com

望天树(*Parashorea chinensis*)别名擎天树,隶属龙脑香科(Dipterocarpaceae)柳安属(*Parashorea*),常绿高大乔木,主要分布于我国云南南部、东南部和广西西南部一带的季雨林中[1],是一种敏感的环境指示植物,在 20 世纪 70～80 年代野外还大量存在,由于人为干扰等因素,目前望天树林呈间断分布并且仅有局部残存[2-6],被列为我国一级珍稀濒危保护植物。

迄今为止,国内外对望天树的研究主要集中在遗传多样性[7]、生长规律[8]、自然更新与保护[9]、种苗繁育[10]及其经济效益和木材材性[11-12]等领域,研究表明,影响限制其种群生长发育的因素有很多,如宋军平[5]等发现望天树幼苗的自然更新能力跟生境条件有关,闫兴富[13]等报道过不同光照对望天树种子萌发和幼苗早期生长的影响,薛敬意[14]等研究表明林地土壤养分含量及其季节变化可能是限制其种群发展的重要环境因素。随着全球气候变化,极端恶劣天气频繁出现[15],望天树栖息地常受到偶发性短时低温伤害。低温作为限制植物生长的非生物胁迫因子之一,对植物的生理状态会产生直接或间接的影响,受到学者普遍关注[16-18]。但对于望天树低温胁迫下的生理研究还未见报道。本研究以 2 年生望天树幼苗为对象,对比分析 0℃低温胁迫环境下望天树叶片质膜透性、叶绿素含量、渗透调节物质、保护酶系统等指标的变化,旨在探讨望天树幼苗低温胁迫的生理响应,以期为望天树的迁地保护、扩大造林区域提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

以 2 年生营养杯望天树幼苗为试验材料,要求苗木长势一致、生长健壮,无病虫害、无机械损伤且顶芽正常,平均苗高为 20 cm,平均地径为 0.28 cm。

1.2 试验设计

试验时间为 2015 年 12 月 20 日－2016 年 1 月 3 日。取回的幼苗先置于温度 25℃、光照强度 700 Lx,光周期昼夜均为 12 h,苗木土壤含水量在 80%左右的人工气候箱内适应性培养 1 周。试验分 2 组,一组为对照组(CK),一组为处理组(T)。对照组的幼苗始终置于适应性培养下的培养箱中生长;低温处理组:温度由 25℃→24℃(1℃/h),再从 24℃→0℃(2℃/h),在 0℃共保持 2 d,然后再回升到 25℃(0℃→1℃:1℃/h,1℃→25℃:2℃/h),除温度外,其余条件均与适应性培养下的条件相同。本试验采用完全随机试验设计,设 4 个处理,每个处理 5 株苗,共 3 个重复。分别于胁迫的 25℃降到 0℃、0℃保持 1 d、0℃保持 2 d、0℃回升到 25℃时测定对照组和处理组望天树幼苗叶片的生理指标,每个指标重复 3 次。在低温处理期间,记录并拍摄苗木的形态特征。

1.3 指标测定

叶绿素含量采用张治安[19]等的方法进行测定,相对电导率采用常规抽气法测定[20],MDA 含量采用硫代巴比妥酸法测定[21];可溶性蛋白用考马斯亮蓝 G-250 法测定[22];可溶性糖采用蒽酮比色法测定[23];超氧化物酶(SOD)活性的测定采用淡蓝四唑(NBT)光化还原法[24];过氧化物酶(POD)活性的测定采用愈创木酚法[24]。使用全自动全波长酶标仪测定光度值。

1.4 数据分析和处理

1.4.1 *数据分析* 部分数据采用标准化变换[25],公式:

$$X_i'(K)=\frac{X_i(K)-\overline{X_i}}{S_i} \quad (1)$$

式中,$X_i'(K)$代表原始数据,$\overline{X_i}$代表同一性状均值,S_i 代表同一性状标准差,$X_i'(K)$代表处理后数据。

用电导率仪测定最初的电导值 S_i,将样品在沸水中煮 30 min,冷却至室温,测终电导值 S_2,蒸馏水的电导值 S_0:

$$\text{相对电导率 } L=(S_i-S_0)*(S_2-S_0)^{-1} \quad (2)$$

生理指标采用相对变化率来衡量:

$$\text{相对变化率}/\%=\frac{\text{低温处理测定值}-\text{常温处理测定值}}{\text{常温处理测定值}}\times 100 \quad (3)$$

1.4.2 *数据处理* 试验数据用 SPSS 17.0 和 Excel 2003 软件分析并做图,各材料在不同胁迫时间后的各生理指标采用 Duncan 检验进行多重比较,在 0.05 水平进行差异显著性分析。

2 结果与分析

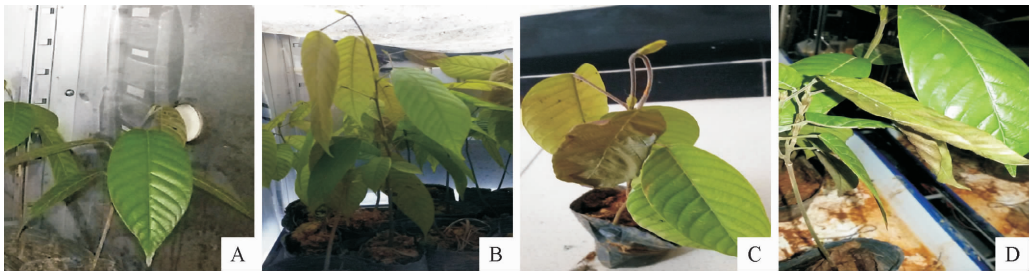
2.1 低温胁迫对望天树苗期外部形态的影响

在低温胁迫过程中,植株外部形态表现出不同程度的变化。温度从 25℃降到 0℃时,植株的外部形态无明显变化;0℃胁迫 1 d 时,植株幼叶明显下垂;0℃胁迫 2 d 时,植株嫩叶失水萎焉,呈现卷曲;温度重新从 0℃回升到 25℃时,幼叶依旧卷曲甚至变干,而下部老叶则有所恢复伸展(图 1)。

2.2 0℃低温胁迫对望天树幼苗叶片生理特性的影响

2.2.1 *叶绿素含量变化* 叶绿素是植物进行光合作用的物质基础,其含量的多少在一定程度上决定了绿色植物对光的转化效率能的高低。由图 2 可

知,在整个低温胁迫过程中,望天树幼苗叶片中叶绿素含量呈现出先升高后下降的变化趋势,且处理的叶绿素含量均>对照。与对照相比,相对叶绿素含量变化率分别为 13.95%、10.31%、387.06%、9.28%。0℃处理 2 d 时,叶绿素含量达到最大值,且与对照之间差异显著($P<0.05$)。



注:A. 低温 0℃处理 0 d 后植株叶片症状;B. 低温 0℃处理 1 d 后植株叶片症状;C. 低温 0℃处理 2 d 后植株叶片症状;D. 温度回升到 25℃后植株叶片症状。

图 1　低温处理后植株叶片症状

Fig. 1　Symptom of plant leaves treated by cold stress at for day

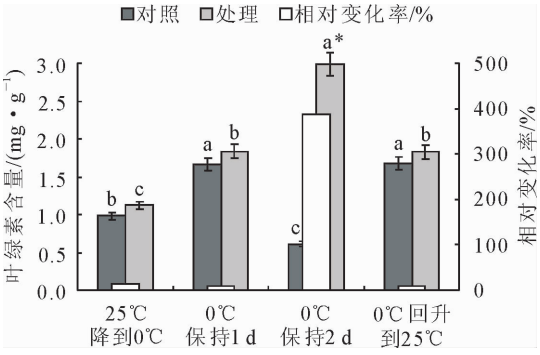


图 2　不同处理下望天树苗木叶片的叶绿素含量

Fig. 2　The contents of chlorophyll in the leaves of *P. chinensis* seedlings under different treatments

2.2.2　相对电导率变化　低温逆境使细胞膜系统受到伤害,导致电解质大量外渗,因而相对电导率可反映细胞膜受损程度。由图 3 可知,在低温胁迫的整个过程中,望天树幼苗叶片的相对电导率总体呈先升后降的变化趋势,且在 0℃处理 2 d 时达到最大值,待温度回升到 25℃,相对电导率则有所下降。不同时长的 0℃低温处理后,叶片电解质外渗增加,相对电导率均显著>对照($P<0.05$),与对照相比,其相对电导率分别增加了 8.06%、23.10%、35.43%、22.04%。用 Logstic 曲线方程计算出望天树幼苗叶片细胞致死时的低温持续时间为 0℃处理 2 d,而且拟合方程的相关系数在 0.8 以上,说明具有较好的拟合结果。

2.2.3　MDA 含量变化　MDA 是膜脂过氧化反应的主要产物之一,在常温下植物体内含量较少,但在逆境条件下其含量会不断增加,其含量的高低可作为质膜受损的重要指标。由图 4 可知,随着不同时长的 0℃低温处理,望天树幼苗叶片 MDA 含量呈现出先升后降的变化趋势,各个处理 MDA 含量均>对照。与对照相比,相对 MDA 含量变化率分别为 35%、29.7%、59.7%、16.3%。0℃处理 2 d 时,MDA 含量达到最大值,与对照之间差异显著($P<0.05$)。

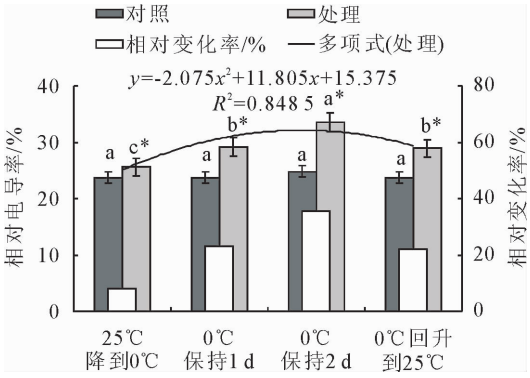


图 3　不同处理下望天树苗木叶片的相对电导率

Fig. 3　The relative electric conductivity in the leaves of *P. chinensis* seedlings under different treatments

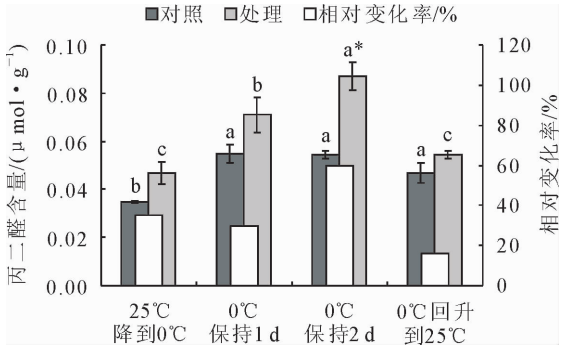


图 4　不同处理下望天树苗木叶片 MDA 含量

Fig. 4　The contents of MDA in the leaves of *P. chinensis* seedlings under different treatments

2.2.4　可溶性糖含量变化　可溶性糖是重要的渗透调节物质之一,在植物遭受逆境胁迫时大量合成,其通过提高胞液浓度,降低冰点,防止蛋白质胶体遇冷凝集。由图 5 可知,随着低温胁迫时间的延长,望天树幼苗叶片的可溶性糖含量总体呈先升后降的变

化趋势，且处理的可溶性糖含量均＞对照，在 0℃处理 1、2 d 时，对照与处理间达到显著差异水平（$P<0.05$）。胁迫各时期比同期对照分别高 5.67%、34.36%、38.09%、27.03%，在 0℃处理 2 d 时，其相对变化率达到最大值。表明望天树幼苗在适度的低温胁迫中，可通过提高可溶性糖含量来增强其抗冻能力。

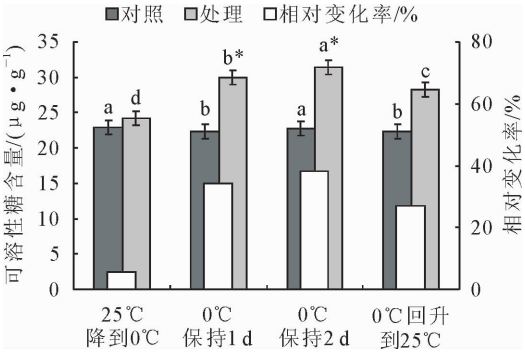


图 5 不同处理下望天树苗木叶片可溶性糖含量

Fig. 5 The soluble sugar contents of *P. chinensis* seedling leaves under different treatments

2.2.5 可溶性蛋白含量变化 可溶性蛋白也是重要的渗透调节物质之一，具有亲水性，其含量的增加可束缚更多的水分降低渗透势。由图 6 可知，随着低温胁迫时间的延长，望天树幼苗叶片的可溶性蛋白含量总体呈先升后降的变化趋势，且胁迫各时期的可溶性蛋白含量均＞同期对照。相对可溶性蛋白含量变化率分别为 4.11%、8.29%、14.75%、5.42%。0℃处理 2 d 时，可溶性蛋白含量达到最大值，且与对照之间差异显著（$P<0.05$）。低温处理能够使望天树幼苗叶片产生更多的可溶性蛋白以增强其质膜系统渗透调节能力。

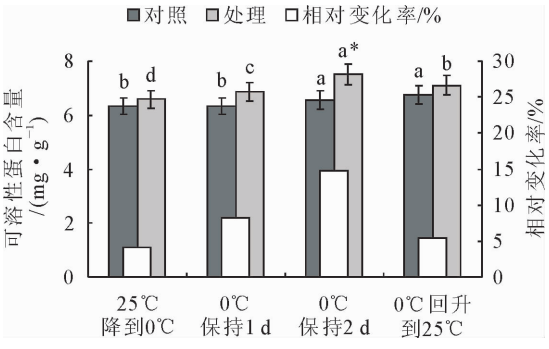


图 6 不同处理下望天树苗木叶片可溶性蛋白含量

Fig. 6 The soluble protein contents of *P. chinensis* seedling leaves under different treatments

2.2.6 SOD 酶活性变化 SOD 是生物防御活性氧伤害的重要保护酶之一，其活性的升高可有效缓解低温胁迫带来的伤害。由图 7 可知，随着低温胁迫时间的延长，望天树幼苗叶片的 SOD 酶活性总体呈先升后降的变化趋势。胁迫各时期比同期对照分别高 2.95%、5.08%、5.48%、1.45%。其中，0℃处理 2 d 时 SOD 酶活性最高，相对变化率达到最大值，且与对照之间差异显著（$P<0.05$）。这说明望天树幼苗叶片主要通过增加 SOD 活性来清除体内多余的活性氧，从而提升自身的抗氧化能力。

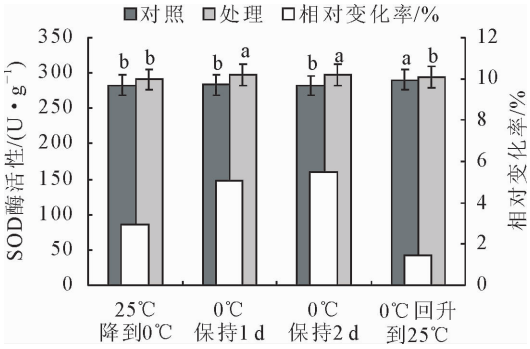


图 7 不同处理下望天树苗木叶片 SOD 酶活性

Fig. 7 The activity of SOD in *P. chinensis* seedling leaves under different treatments

2.2.7 POD 酶活性变化 POD 也是植物体内重要的保护酶之一，其通过清除自由基，在逆境胁迫下起保护作用。由图 8 可知，在整个低温胁迫过程中，望天树幼苗叶片的 POD 活性均显著＞各时期对照值（$P<0.05$），较同期对照分别提高了 23.57%、85.48%、96.32%、58.56%。随着低温胁迫时间的延长，望天树幼苗叶片的 POD 酶活性总体呈先升后降的变化趋势。其中，0℃处理 2 d 时 POD 酶活性最高，较对照提升最多，相对变化率达到最大值。说明望天树幼苗叶片有较强清除过氧化物的能力。

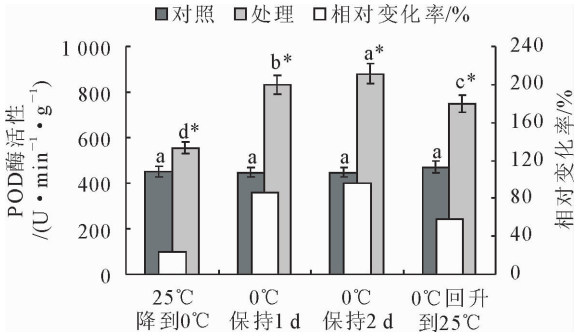


图 8 不同处理下望天树苗木叶片 POD 活性

Fig. 8 The activity of POD in *P. chinensis* seedling leaves under different treatments

2.3 抗寒性综合评价

对望天树幼苗低温胁迫的生理指标进行主成分分析结果见表 1，随低温胁迫时间的延长第 1 主成分贡献率达 91.122%以上，第 1 主成分中 SOD 活性的系数最大，为 0.963，说明指标 SOD 活性是决定抗寒的主要指标。

表 1　主成分的特征向量、特征值及贡献率

Table 1　Eigenvectors, eigenvalues and contribution rates of principal components

测定指标	主成分	
	*F*1	*F*2
叶绿素含量	−0.253	0.100
相对电导率	−0.159	0.402
MDA 含量	0.311	−0.119
可溶性糖含量	0.339	−0.143
可溶性蛋白含量	−0.461	0.214
SOD 酶活性	0.963	−0.409
POD 酶活性	0.308	−0.210
特征值	63.790	4.970
贡献率	91.122	7.106
累计贡献率	91.122	98.228

3　结论与讨论

当植物遭受低温胁迫时,外部形态会发生明显的变化。因此,可根据植物在低温胁迫下外部形态变化来判断其抗寒性。在受冻害初期,望天树幼苗叶片无明显变化;随着低温胁迫时间的延长,幼叶明显下垂,严重时呈萎焉状;当温度回升到 25℃时,幼叶依旧卷曲,而下部老叶则有所恢复伸展。植物的细胞膜对维持稳定的细胞内环境起着重要的作用[26],低温胁迫使膜的完整性遭到破坏,造成细胞内可溶性物质渗漏,导致细胞相对电导率增大[27]。多不饱和脂肪酸是植物细胞膜的主要脂肪酸,容易受到活性氧(ROS)攻击,低温胁迫会引发或加剧植物细胞膜脂过氧化反应,并导致膜的损伤和破坏。MDA 是多不饱和脂肪酸过氧化反应的最终产物[28]。MDA 含量和相对电导率是逆境胁迫下细胞质膜受到伤害程度的指标,通过其含量的高低,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强弱[29-30]。本研究表明,随着低温胁迫时间的延长,望天树苗木叶片中相对电导率和 MDA 含量呈升高趋势,且均>对照,表明低温导致细胞膜受损,电解质增加,从而使望天树幼苗产生冷害症状。当温度回升到 25℃以后,望天树苗木叶片的相对电导率和 MDA 含量下降,这表明望天树幼苗在受冷害后具有一定的自我修复机制。利用电导法配以 Logistic 方程估算植物叶片半致死时的低温持续时间,即望天树幼苗叶片细胞半致死时的低温持续时间为 0℃处理 2 d。李才华[31]在热带珍贵树种—擎天树北移引种抗寒性研究中表明,14 年生望天树在极端最低温度−5.5℃,零下低温持续时间 8 d 之久的恶劣天气的侵袭,仍安然无恙。望天树幼苗耐受低温的能力较弱,随着望天树年龄的增加其抗寒性在不断的增强。

低温胁迫下植物体内活性氧的积累是导致植物细胞膜脂过氧化反应、膜结构遭到破坏的主要原因,H_2O_2 和 $O_2^{\cdot-}$ 是 2 个最常见的活性氧(ROS)[32-33]。正常生长条件下,植物体内 ROS 的产生与清除处于动态平衡状态,但在逆境胁迫下,其自由基被清除的速率远小于其生成速率[34]。为了减轻或避免 ROS 对细胞造成伤害,其植物自身会开启相应的酶促防御系统,SOD 是活性氧清除反应过程中第一个发挥作用的抗氧化酶,能将 $O_2^{\cdot-}$ 歧化为 H_2O_2 和氧分子,可减少自由基对膜系统的伤害[35]。POD 则在细胞质中将 H_2O_2 降解为无毒害作用的水分子和氧气,有效地保护细胞免受毒害损伤[36]。随着低温胁迫时间的延长,望天树幼苗叶片的 SOD、POD 活性呈持续上升的趋势,待温度回升到 25℃时,植物抗氧化酶活性开始下降,且活性一直都维持在高于对照的水平,表明低温胁迫可诱发望天树幼苗叶片 SOD、POD 等抗氧化酶活性,清除体内产生的过量活性氧自由基,降低细胞膜通透性,保护细胞膜结构的完整性,从而增强其抵御低温的能力。通过主成分分析对测定的 7 个生理指标进行综合评定,得出 SOD 活性的系数最大,可作为望天树抗寒性评价的有效依据,这与刘鸿先[37]等的研究结果一致。

可溶性糖和可溶性蛋白是植物体内 2 种重要的渗透调节物质[38],前者是植物光合作用和呼吸作用等生命活动的能源物质,其含量的增加能提高胞液浓度,维持细胞内渗透势,降低细胞冰点[39],后者可转化合成一些小分子有机物质,增加可束缚更多的水分降低渗透势,维持细胞彭压,保持细胞功能的正常进行[27],使植物的抗寒性得到提高,可溶性糖与可溶性蛋白的含量均与植物的抗寒性呈正相关关系[40]。据报道,在逆境胁迫下,可溶性糖不仅能维持胞内渗透压,还参与植物体内氧自由基的清除[41],可溶性蛋白可以增加细胞渗透势和功能蛋白的数量,以维持细胞正常的生理代谢,提高植物的抗逆性[42]。本研究结果表明,低温处理的望天树幼苗叶片中可溶性糖、可溶性蛋白的含量均显著>对照,说明低温触发了望天树幼苗的抗冷机制,促使望天树幼苗主动积累可溶性糖、可溶性蛋白,降低细胞渗透势,缓减了望天树幼苗因低温而导致的细胞失水,一定程度上减轻了望天树幼苗的低温伤害。

一般认为,低温时植物叶绿素含量较高,可以保持一定的光合速率,合成一定的有机物,对抗寒性有贡献[43]。本试验中,随着低温胁迫时间的延长,望天树幼苗叶片中叶绿素含量持续增加,待温度回升到 25℃时,其含量有所下降。究其原因,在 0℃低温

情况下，叶绿素含量较高，有一定程度的光合作用，合成有机物质，既可以维持呼吸需要，也有利于形成可溶性糖等溶质进行渗透调节，从而提高植物抗寒能力。

望天树在广西天然分布于 105°50′－107°40′E、22°21′－24°16′N 的地理范围，分布区全年高温、高湿、静风，年平均温度 20℃～22℃，最冷月平均气温 12℃～14℃，最热月平均气温 28℃以上。有研究表明从 23°08′N 的北热带季雨林地带的那坡县百合乡引种北移到 25°05′N 的中亚热带常绿阔叶林地带的桂林植物园，相差 2°，跨过南亚热带季风常绿阔叶林地带，仍生长良好，说明望天树对气候条件具有较大的适应幅度[31]。根据本研究中望天树苗木对低温的耐性表现，认为望天树可以向北迁移，但还需根据引种和造林区域的低温持续时间初步确定其迁移范围，并进一步监测在自然低温条件下不同生长阶段的苗木生长发育情况，从而为扩大望天树的种植范围提供数据支持。

参考文献：

[1] 严理，云朝光，秦武明，等. 珍稀濒危树种望天树的研究进展[J]. 林业科技，2014，39(2)：59-62.

[2] 赵学农，刘伦辉，高圣义，等. 西双版纳望天树种群结构与动态研究[J]. 广西植物，1996，16(3)：225-232.

[3] 殷寿华，帅建国. 望天树种子散布、萌发及其种群龄级配备的关系研究[J]. 植物分类与资源学报，1990，12(4)：415-420.
YING S H，SHUAI J G. Study on fruiting behaviour，seedling establishment and population age classes of *Parashorea chinensis*[J]. Acta Botanica Yunnanica，1990. (in Chinese)

[4] 李巧明，许再富. 龙脑香科植物望天树的居群遗传结构及分化[J]. 植物分类与资源学报，2001，23(3)：313-321.

[5] 宋军平，郭贤明，陶庆，等. 望天树在不同生境条件下自然更新调查[J]. 林业调查规划，2006，31(2)：41-43.

[6] 闫兴富，曹敏. 濒危树种望天树大量结实后幼苗的生长和存活[J]. 植物生态学报，2008，32(1)：55-64.
YAN X F，CAO M. Seedling growth and survival of the endangered tree species *Parashorea chinensis* after a mast-fruiting event[J]. Journal of Plant Ecology，2008，32(1)：55-64. (in Chinese)

[7] 李巧明，何田华，许再富，等. 濒危植物望天树的遗传多样性和居群遗传结构[J]. 分子植物育种，2003，1(5/6)：819-820.

[8] 张良. 西双版纳望天树生长规律研究[J]. 林业建设，2006(5)：20-23.

[9] 许海龙，郭贤明，宋军平，等. 望天树自然更新与保护初探[J]. 林业调查规划，2006，31(4)：13-15.

[10] 陈伟，王达明，文进，等. 望天树育苗技术[J]. 林业实用技术，2013(7)：24-25.

[11] 邱炳发，段文雯，韦中绵，等. 擎天树人工林经济效益分析及其最佳经济轮伐期研究[J]. 林业勘察设计，2011(1)：20-24.

[12] 邱炳发，符韵林，蒙好生，等. 擎天树木材干燥特性研究[J]. 江西农业大学学报，2011，33(4)：738-742.

[13] 闫兴富，曹敏. 不同光照对望天树种子萌发和幼苗早期生长的影响[J]. 应用生态学报，2007，18(1)：23-29.

[14] 薛敬意，唐建维，沙丽清，等. 西双版纳望天树林土壤养分含量及其季节变化[J]. 植物生态学报，2003，27(3)：373-379.

[15] LIU J F，DING Y G，JIANG Z H. The influence of aggravated global warming on the probability of extreme climatic event[J]. Plateau Meteorology，2007，26(4)：837-842.

[16] SHI P，SUN W，ZHAO C. Preliminary study on the relation of antioxidant enzyme activities at low temperature and the ice formation in root cells of winter rapeseed[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica，2013，33(2)：329-335.

[17] BAEK K H，SKINNER D Z. Alteration of antioxidant enzyme gene expression during cold acclimation of near-isogenic wheat lines[J]. Plant Science，2003，165(6)：1221-1227.

[18] ZHANG W，HUANG S Y，WU J L，*et al*. Effects of low temperature stress on resistance physiological indices of leaf and root of dendrocalamus latiflorus seedlings[J]. Chinese Journal of Ecology，2012，31(3)：513-519.

[19] 张治安，陈展宇. 植物生理学实验技术[M]. 长春：吉林大学出版社，2008.

[20] 陈爱葵，韩瑞宏，李东洋，等. 植物叶片相对电导率测定方法比较研究[J]. 广东第二师范学院学报，2010，30(5)：88-91.

[21] 李合生. 植物生理生化实验原理和技术[M]. 北京：高等教育出版社，2004：260-261.

[22] 蒋昌华，叶康，高燕，等. 盐胁迫对 13 种芍药品种部分生理指标的影响研究[J]. 西北林学院学报，2018，33(2)：70-74.
JIANG C H，YE K，GAO Y，*et al*. Effects of salt stress on physiological indexes in 13 varieties of *Herbaceous peony*[J]. Journal of Northwest Forestry University，2018，33(2)：70-74. (in Chinese)

[23] 章毅，韦孟琪，孙欧文，等. 不同绣球品种对干旱胁迫的生理响应及抗旱机制研究[J]. 西北林学院学报，2018，33(1)：90-97.
ZHANG Y，WEI M Q，SUN O W，*et al*. Physiological responses and drought resistant mechanisms of different *Hydrangea Varieties* under drought stress[J]. Journal of Northwest Forestry University，2018，33(1)：90-97. (in Chinese)

[24] 蔡永萍. 植物生理学实验指导[M]. 北京：中国农业大学出版社，2014.

[25] 保积存，王得祥，陈飞，等. 基于灰色关联的火地塘林区锐齿栎林天然更新研究[J]. 西北林学院学报，2011，26(5)：121-126.
BAO J C，WANG D X，CHEN F，*et al*. Natural regeneration of *Quercus aliena* var. *acuteserrata* forests in huoditang based on the grey relational analysis method[J]. Journal of Northwest Forestry University，2011，26(5)：121-126. (in Chinese)

[26] POLLE A，OTTER T，SEIFERT F. Apoplastic peroxidases and lignification in needles of Norway spruce (Picea abies L.)[J]. Plant Physiology，1994，106(1)：53.

[27] 杨德浩，杨敏生，王进茂，等. 欧洲白桦苗期低温胁迫时膜系统的变化[J]. 东北林业大学学报，2004，32(6)：13-15.

[28] MØLLER I M，JENSEN P E，HANSSON A. Oxidative modifications to cellular components in plants[J]. Annual Review of Plant Biology，2007，58(1)：459-481.

[29] 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.

[30] 刘国花,兰建彬,刘奕清,等. 外源钙对低温胁迫下尾巨桉幼苗生理特性及内源激素的影响[J]. 西北林学院学报,2017,32(6):101-106.
LIU G H,LAN J B,LIU Y Q,*et al*. Effects of exogenous calcium on seedling physiological characteristics and endogenous hormone of *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* under low temperature stress[J]. Journal of Northwest Forestry University,2017,32(6):101-106. (in Chinese)

[31] 李才华. 热带珍贵树种——擎天树北移引种抗寒性调查[J]. 广西植物,1993,13(2):97.

[32] WANG Y,LI J L,LEI D,*et al*. Effect of H_2O_2 on the antioxidative system and chilling tolerance in manilagrass (Zoysia matrella)[J]. Chinese Journal of Grassland,2010,32(2):92-97.

[33] SUN Y J,JIN P,SHAN T M,*et al*. Effect of glycine betaine treatment on postharvest chilling injury and active oxygen metabolism in loquat fruits[J]. Food Science,2014,35(14):210-215.

[34] PRASAD T K. Mechanisms of chilling-induced oxidative stress injury and tolerance in developing maize seedlings: changes in antioxidant system,oxidation of proteins and lipids,and protease activities[J]. Plant Journal,1996,10(6):1017-1026.

[35] BOWLER C,AND M V M,INZE D. Superoxide dismutase and stress tolerance[J]. Annual Review of Plant Biology,2003,43(1):83-116.

[36] TSANG E W,BOWLER C,HÉROUART D,*et al*. Differential regulation of superoxide dismutases in plants exposed to environmental stress. [J]. Plant Cell,1991,3(8):783-92.

[37] 刘鸿先,曾韶西,王以柔,等. 低温对不同耐寒力的黄瓜(*Cucumic sativus*)幼苗子叶各细胞器中超氧物歧化酶(SOD)的影响[J]. 植物生理学报,1985,11(1):50-59.

[38] SADEGHIPOUR O,MONEM R,TAJALI A A. Production of mungbean (*Vigna radiata* L.) as affected by nitrogen and phosphorus fertilizer application. [J]. Journal of Applied Sciences,2010,10(10):843-847.

[39] 张钢. 国外木本植物抗寒性测定方法综述[J]. 世界林业研究,2005,18(5):14-20.

[40] 潘晓云,曹琴东,王根轩. 膜脂过氧化作为扁桃品种抗寒性鉴定指标研究[J]. 生态学报,2002,22(11):1902-1911.

[41] 李西,吴亚娇,孙凌霞. 铅胁迫对三种暖季型草坪草生长和生理特性的影响[J]. 草业学报,2014,23(4):171-180.

[42] ALMUQRIN T S A. Cd-Py 复合污染对秋茄幼苗生理生态学特征的影响[D]. 厦门:厦门大学,2012.

[43] WANG R F. The kinds of plant hardiness criteria and their application[J]. Plant Physiology Communications,1987.

(上接第 42 页)

[8] 邝高明,朱清科,刘中奇,等. 黄土丘陵沟壑区微地形对土壤水分及生物量的影响[J]. 水土保持研究,2012,19(3):74-77.

[9] 李增尧,赵兴凯,朱清科. 陕北黄土区微地形土壤有效水饱和度[J]. 干旱地区农业研究,2017,35(4):88-94.
LI Z Y,ZHAO X K,ZHU Q K. Saturation of available soil water for micro-topography in loess area of north Shaanxi [J]. Agricultural Research in the Arid Areas,2017,35(4):88-94. (in Chinese)

[10] 张宏芝,朱清科,赵磊磊,等. 陕北黄土坡面微地形土壤化学性质[J]. 中国水土保持科学,2011,9(5):20-25.

[11] 卜耀军,朱清科,包耀贤,等. 陕北黄土区微地形土壤质量指标变异性及敏感性[J]. 水土保持学报,2014,28(3):153-157.

[12] 刘广亮,艾宁,朱清科,等. 吴起县退耕地不同植被类型土壤性质分析[J]. 林业调查规划,2018,43(3):129-134.

[13] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京:中国农业出版社,2000.

[14] 全国土壤普查办公室. 中国土壤[M]. 北京:中国农业出版社,1998.

[15] 郝瑞军. 上海城市绿地土壤肥力特征分析与评价[J]. 上海农业学报,2014,30(1):79-84.
HAO R J. Analysis and evaluation of soil fertility characteristics of Shanghai urban green area [J]. Acta Agriculturae Shanghai,2014,30(1):79-84. (in Chinese)

[16] 卢纪元. 陕北植物群落结构与微地形土壤养分耦合关系研究[D]. 北京:北京林业大学,2016.

[17] 张宏芝. 陕北黄土坡面微地形土壤质量研究[D]. 北京:北京林业大学,2011.

[18] 赵荟,朱清科,秦伟,等. 黄土高原干旱阳坡微地形土壤水分特征研究[J]. 水土保持通报,2010,30(3):64-68.

[19] 安康,谢小平,张海珍,等. 西湖风景区土壤肥力的空间格局及其影响因子[J]. 生态学杂志,2015,34(4):1091-1096.
AN K,XIE X P,ZHANG H Z,*et al*. Spatial pattern and impact factors of soil fertility in West Lake scenic area[J]. Chinese Journal of Ecology,2015,34(4):1091-1096. (in Chinese)

[20] 欧阳学军,黄忠良,周国逸,等. 鼎湖山南亚热带森林群落演替对土壤化学性质影响的累积效应研究[J]. 水土保持学报,2003,17(4):51-54.

[21] 黄雅茹,郝玉光,董礼隆,等. 乌兰布和沙漠东北缘典型固沙林土壤养分特征研究[J]. 西北林学院学报,2018,33(2):1-9.
HUANG Y R,HAO Y G,DONG L L,*et al*. Comparative study on soil chemical properties of typical sand-fixing forests in Ulanbuh desert [J]. Journal of Northwest Forestry University,2018,33(2):1-9. (in Chinese)

[22] 何琴飞,申文辉,彭玉华,等. 钦州湾红树林土壤肥力及其 C、N、P、K 化学计量特征[J]. 西北林学院学报,2017,32(6):119-124.
HE Q F,SHEN W H,PENG Y H,*et al*. Soil fertility and C,N,P,K ecological stoichiometry of mangroves in Qinzhou bay,Guangxi [J]. Journal of Northwest Forestry University,2017,32(6):119-124. (in Chinese)