

· 技术方法 ·

霜冻过程温光因子分析及模拟霜冻条件的建立

孙鲁龙^{1,2}, 段秋艳³, 翟衡^{1*}, 杜远鹏^{1*}

¹山东农业大学园艺科学与工程学院/作物生物学国家重点实验室, 泰安 271018; ²贵州大学农学院, 贵阳 550025;

³德州市园林管理局, 德州 253000

摘要 近年来霜冻对我国果树产业的影响越来越大, 建立科学的模拟霜冻程序对于加强果树霜冻基础研究十分必要。基于对大田霜冻天气的实际观测, 分析了自然霜冻在降温速度、低温极限、升温速度以及霜后光照条件方面的特点, 建立了用于实验室环境下的霜冻处理程序。结果表明, 霜冻发生时气温的变化主要包括降温、低温维持和升温3个阶段。降温和升温阶段气温的变化近似线性; 霜后一般伴随较强的光照。经研究确定模拟霜冻条件为: 黑暗环境下, 气温在30分钟内从室温(20°C)降到5°C, 在5°C维持30分钟, 之后以 $0.8^{\circ}\text{C}\cdot\text{h}^{-1}$ 的速度降到 -2°C , 在 -2°C 维持2小时, 再以 $4.7^{\circ}\text{C}\cdot\text{h}^{-1}$ 的速度回升到5°C结束霜冻处理。霜冻处理后的恢复条件为气温16°C及光强 $800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

关键词 霜冻, 温度, 光照, 模拟

孙鲁龙, 段秋艳, 翟衡, 杜远鹏 (2019). 霜冻过程温光因子分析及模拟霜冻条件的建立. 植物学报 54, 237–244

低温胁迫是影响果树正常生长发育的重要因素(Jackson and Lombard, 1993; Jones and Davis, 2000)。果树在周年生长过程中可能遭遇的低温胁迫主要是发生在休眠季的冻害和春季(Chen, 2000; Matzneller et al., 2016)或秋季(Wanjiku and Bohne, 2015; Lazdina et al., 2016)的霜冻害。大量关于果树低温胁迫的研究主要侧重于休眠季冻害(Sakai and Larcher, 2012), 果树低温伤害及其抗寒机制也主要基于对休眠季冻害的研究而建立的。生长季霜冻因发生频率相对较低、低温程度相对较轻以及低温持续时间相对较短等特性而被研究者所忽视, 其对果树生长及果树产业的影响也未得到足够的重视, 因此相关研究十分匮乏(Inouye, 2008; Augspurger, 2009; Lenz et al., 2013; Vitasse et al., 2014)。然而, 霜冻对果树产业的影响极其巨大。研究表明, 数小时的霜冻就会造成蔓越橘(*Vaccinium macrocarpon*)绝产(Olszewski et al., 2017)。

近年来, 有关未来气候变化趋势研究表明, 随着全球气候变暖, 全球范围内休眠季冻害发生的可能性逐渐减小, 而区域性生长季霜冻发生的概率却显著升高(Bennie et al., 2010; Augspurger, 2013; Wheeler et al., 2014)。2018年4月5日前后, 山东、陕西、甘

肃、贵州和云南等地发生了大范围的强霜冻天气, 造成包括苹果(*Malus pumila*)、杏(*Armeniaca vulgaris*)、李(*Prunus salicina*)、葡萄(*Vitis vinifera*)在内的多种果树的花、叶、枝条受害, 严重影响了农业经济的发展。霜冻对世界葡萄产业的影响越来越突出(Kartschall et al., 2015; Mosedale et al., 2015)。霜冻对果树产业的威胁以及所造成的农业经济损失越来越大(Augspurger, 2013)。一些对农业气象灾害进行评估的研究甚至认为, 在影响农业生产的各种气象灾害中, 霜冻引起的经济和生态损失最大(Guy et al., 2008; Jalili et al., 2010)。因此, 加强对果树霜冻害及果树抗霜冻机理的研究变得越来越迫切。

在自然条件下, 霜冻并不是每年都会发生, 导致相关研究具有不连贯性。此外, 在一个生长季中, 霜冻发生的频率也比较低, 这些都给相关研究带来极大的不便。在实验室环境下模拟自然霜冻是解决该问题的重要思路, 但如何获得科学的霜冻模拟参数却比较困难。在以往的研究中, 霜冻处理的程序比较多样, 但通常只考虑低温处理的最低温度(杜远鹏等, 2017; 孙鲁龙等, 2017b), 较少涉及霜冻过程中的降温速度、升温速度(孙鲁龙等, 2017a; Szalay et al., 2017)

收稿日期: 2018-04-10; 接受日期: 2018-06-20

基金项目: 现代农业产业技术体系建设专项(No.CARS-29-zp-2)、山东省“双一流”建设奖补资金(No.SYL2017YSTD10)、长江学者和创新团队发展计划(No.IRT15R42)

* 通讯作者。E-mail: zhaih@sdaa.edu.cn; duyuanpeng001@163.com

以及霜后光照等条件(孙鲁龙等, 2016)。实际上这些参数特别是霜后的光照强度可能影响植物最终的冻害程度。因此, 为获得科学的模拟霜冻条件, 必须对自然霜冻天气所包含的信息进行细致分析。

本研究对大田霜冻天气的温、光条件进行实际观测, 着重分析了自然霜冻天气的降温速度、低温极限、升温速度以及霜后光照强度等特点, 并根据分析结果确定了用于实验室环境下的霜冻处理程序。

1 材料与方法

1.1 温度监控

本研究于2015年4月和2016年3月在山东农业大学园

艺科学与工程学院试验站葡萄园(116°20'–117°59'E, 35°38'–36°28'N)进行。泰安地区平均年降雨量697 mm, 年均温度13°C。该地区属大陆性季风气候, 四季分明。

通过小型气象站(北京联创思源测控技术股份有限公司)对本园区的气象数据进行实时测定。气象站安装在园区中央位置, 温、光探头距离地面2 m, 数据记录间隔为5分钟, 每30分钟通过无线网将数据上传到互联网生态环境监测管理平台并存储。

1.2 数据处理

采用Excel 2013和Origin 9.0软件进行数据处理及作图分析。

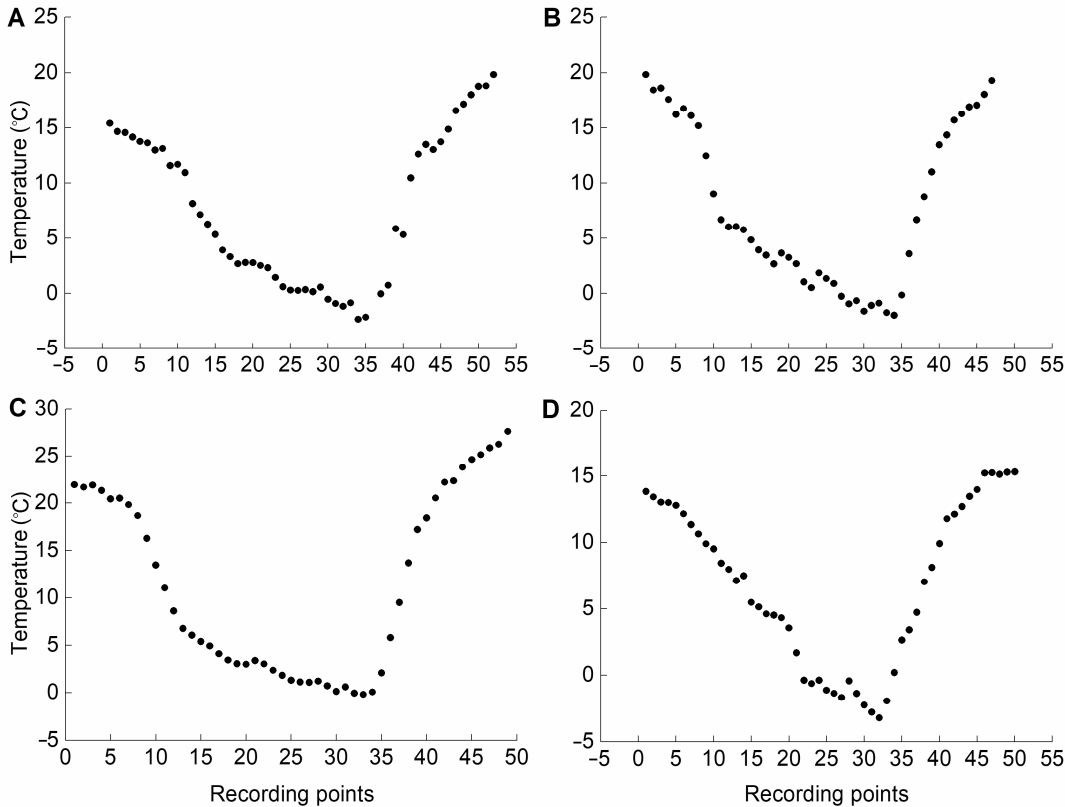


图1 4次田间霜冻过程中气温的变化

(A) 2015-04-06–07; (B) 2015-04-07–08; (C) 2015-04-09–10; (D) 2016-03-13–14。气温的监测从霜冻前的最高气温开始到霜冻后最高气温结束, 气温记录时间间隔为0.5小时。横坐标0代表的时刻: 12:17 (A), 13:47 (B), 13:47 (C), 14:55 (D)

Figure 1 Volatility of temperature during 4 frost events under field conditions

(A) 2015-04-06–07; (B) 2015-04-07–08; (C) 2015-04-09–10; (D) 2016-03-13–14. The temperature of air was recorded from the maximum temperature before frost events to the maximum temperature after frost events, the interval between each recording point was set to 0.5 h. The time of 0 in x-axis: 12:17 (A), 13:47 (B), 13:47 (C), 14:55 (D)

2 结果与讨论

2.1 田间霜冻过程中气温变化特点

图1显示2015年春季连续3次霜冻(4月6日、4月7日和4月9日)和2016年1次霜冻(3月13日)过程中气温的变化情况。从图1可以看出,4次春季霜冻发生时的气温变化规律较为明显。在24小时内,每次霜冻发生时气温的变化都可以划分为3个阶段:预降温、降温和回温。

预降温阶段主要发生在白天。2015年4月6日、7日和9日的预降温阶段分别为12:17–19:17、13:47–19:47和13:47–20:17; 2016年3月13日的预降温阶段为14:55–21:25。预降温阶段从白天的最高气温开始到日落后结束,需要4–6.5小时。由于有光照的影响,预降温阶段气温不会降得太低,一般为5–10℃。同时,受光照渐弱的影响,预降温阶段的降温速度由

慢到快。

降温阶段主要发生在夜间。2015年4月6日、7日和9日的降温阶段分别为4月6日19:17至4月7日4:47,最低温度为–2.33℃; 4月7日19:47至4月8日4:17,最低温度为–1.96℃; 4月9日20:17至4月10日5:47,最低温度为–0.20℃; 2016年3月13日的降温阶段为3月13日21:25至3月14日6:30,最低温度为–3.24℃。降温阶段气温从5–10℃降到0℃以下,且温度不太低(–3–0℃),历经10个小时,降温速度比较均匀,气温在最低温附近维持的时间比较短。4次霜冻最低温度平均值为–1.93℃。

回温阶段发生在次日太阳升起以后。2015年4月7日、8日和10日回温阶段分别为5:17–13:47、4:47–12:47和5:47–13:47; 2016年3月14日回温阶段为6:30–13:25。回温阶段气温随着光照强度逐渐增强而迅速升高,在7–8小时内,气温就可以从0℃以下回

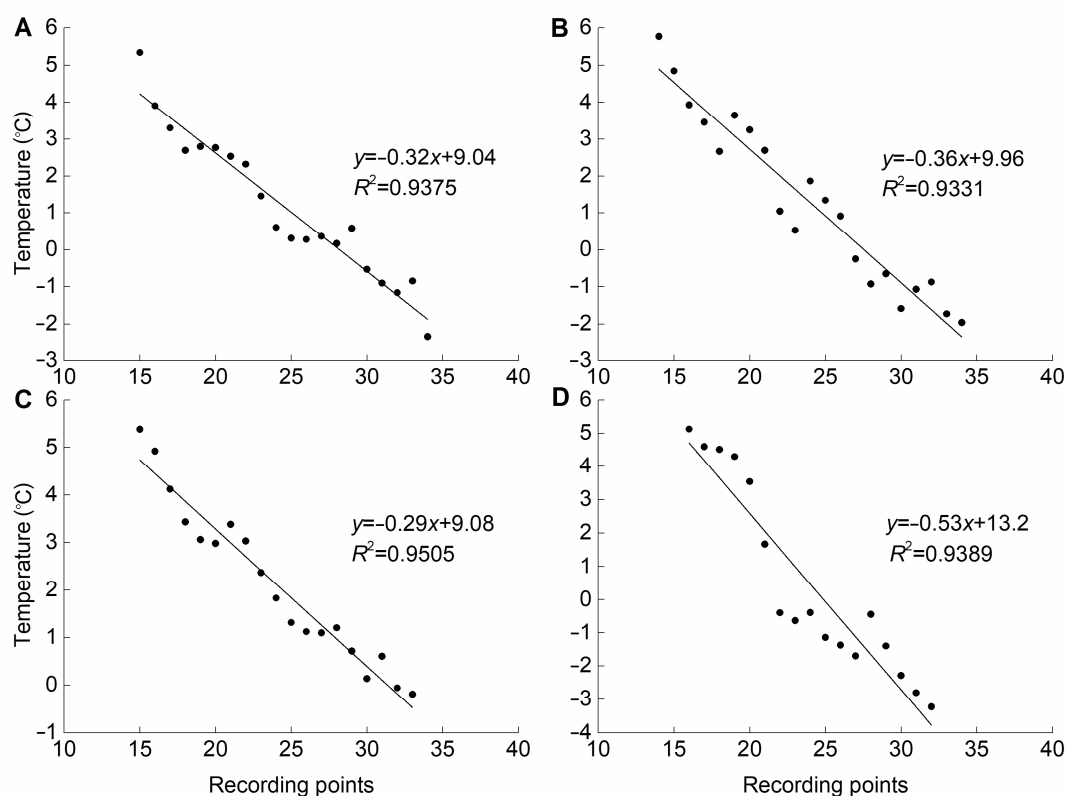


图2 田间霜冻降温阶段气温与时间的回归分析

(A) 2015-04-06-07; (B) 2015-04-07-08; (C) 2015-04-09-10; (D) 2016-03-13-14

Figure 2 Analysis of regression between temperature and time for the cooling stage of frost in field

(A) 2015-04-06-07; (B) 2015-04-07-08; (C) 2015-04-09-10; (D) 2016-03-13-14

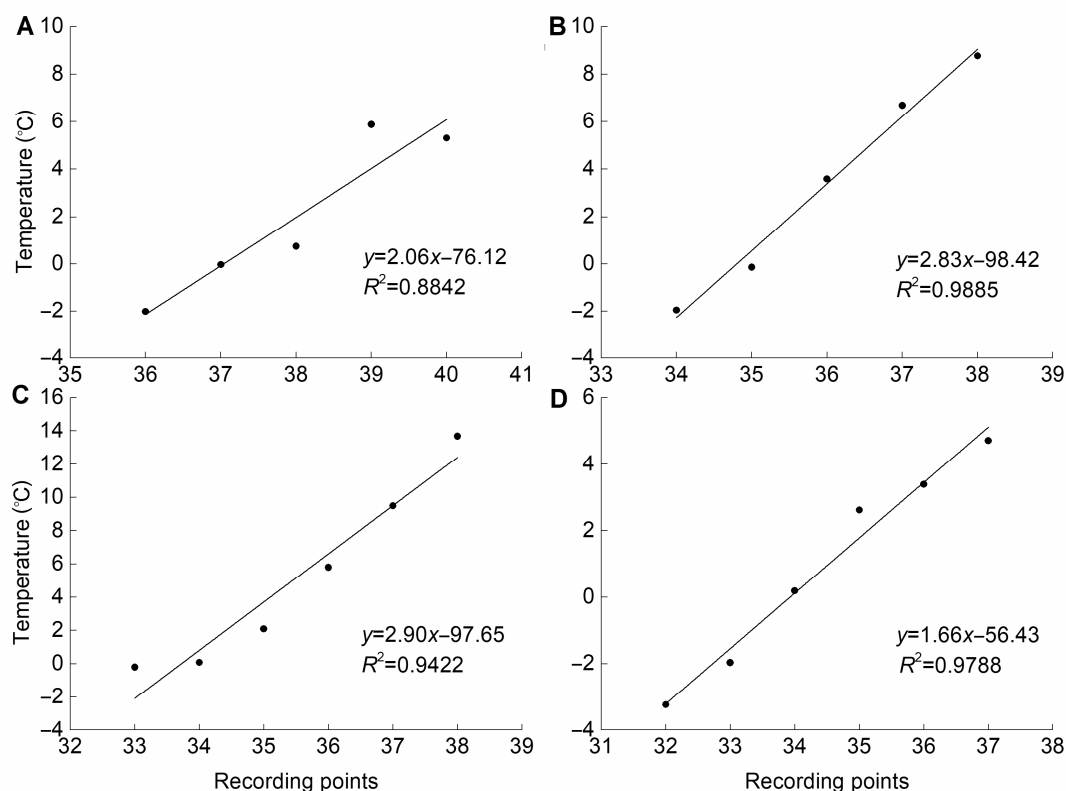


图3 田间霜冻回温阶段气温与时间的回归分析

(A) 2015-04-07; (B) 2015-04-08; (C) 2015-04-10; (D) 2016-03-14

Figure 3 Analysis of regression between temperature and time for the recovery stage of frost in field

(A) 2015-04-07; (B) 2015-04-08; (C) 2015-04-10; (D) 2016-03-14

升到15–25°C, 升温速度远快于降温速度。

2.1.1 田间霜冻过程降温特点

通过对田间霜冻降温阶段气温的变化与时间进行回归分析, 我们发现4次霜冻天气降温过程的降温速度都比较均匀, 且降速比较接近(图2)。降温阶段气温随时间的变化可通过线性模型进行拟合。根据拟合的线性方程斜率可以算出, 2015年4月6–7日的霜冻降温速度为 $0.64^{\circ}\text{C}\cdot\text{h}^{-1}$, 4月7–8日的霜冻降温速度为 $0.72^{\circ}\text{C}\cdot\text{h}^{-1}$, 4月9–10日的霜冻降温速度为 $0.58^{\circ}\text{C}\cdot\text{h}^{-1}$, 2016年3月13–14日的霜冻降温速度为 $1.06^{\circ}\text{C}\cdot\text{h}^{-1}$ 。4次霜冻降温速度的平均值为 $0.75^{\circ}\text{C}\cdot\text{h}^{-1}$ 。

2.1.2 田间霜冻过程升温特点

对霜后气温从最低温回升到5°C的阶段进行气温与时

间的回归分析。结果表明, 在霜冻后的回温阶段, 气温随时间的变化比较均匀, 且回温速度比较接近, 气温与时间之间存在显著的线性回归关系(图3)。回归直线的斜率反映气温的回升速度。2015年4月7、8及10日的气温回升速度分别为 4.12 、 5.66 和 $5.80^{\circ}\text{C}\cdot\text{h}^{-1}$, 2016年3月14日的气温回升速度为 $3.32^{\circ}\text{C}\cdot\text{h}^{-1}$ 。4次霜后气温回升速度的平均值为 $4.73^{\circ}\text{C}\cdot\text{h}^{-1}$ 。

2.2 田间霜冻次日光温条件分析

在整个霜冻过程中, 光照主要出现在预降温阶段和霜后的回温阶段。由于预降温阶段的温度并不太低, 因此叶片低温光抑制较少; 而恢复期的叶片刚经历过夜间霜冻低温胁迫, 接着又接受逐渐增强的光照, 有可能会对叶片的光合器官造成损伤。因此, 霜后恢复期的光照有可能对霜后冻害程度有重要影响, 是研究霜

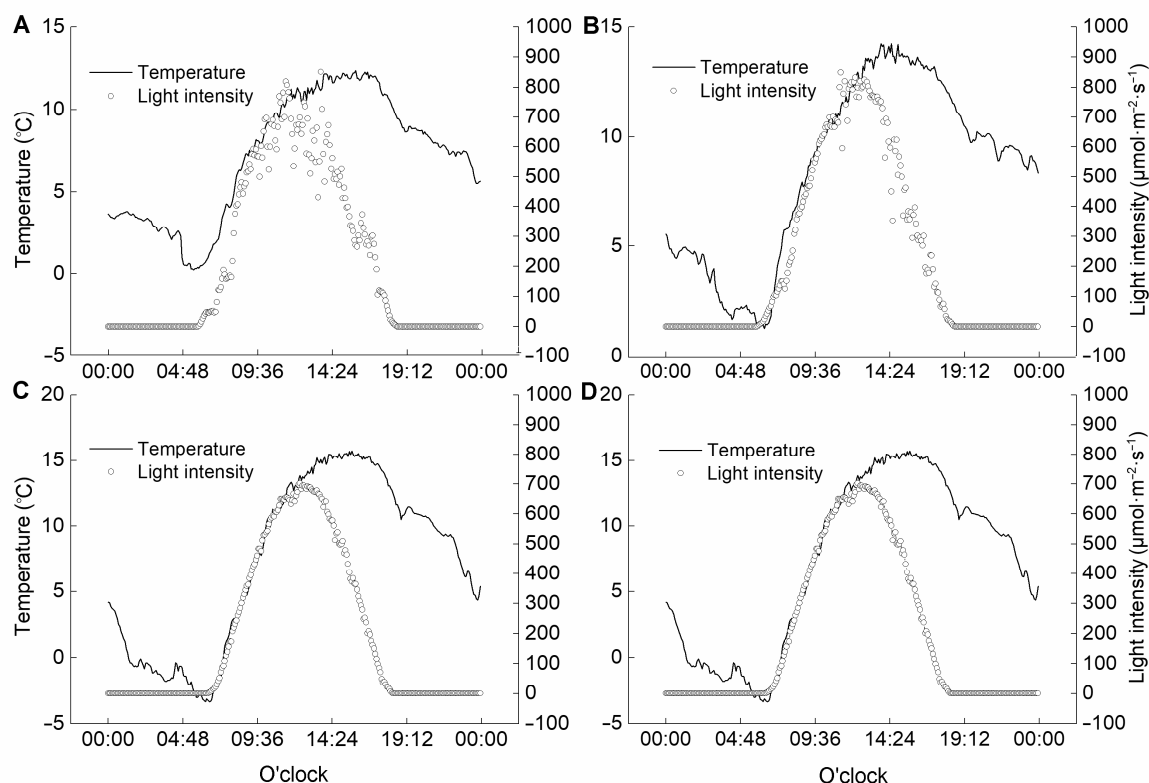


图4 田间霜冻后恢复期的温度和光照条件

(A) 2015-04-07 0:00–23:55; (B) 2015-04-08 0:00–23:55; (C) 2015-04-10 0:00–23:55; (D) 2016-03-14 0:00–23:55

Figure 4 Temperature and light intensity in recovery period after the frost treatment

(A) 2015-04-07 0:00–23:55; (B) 2015-04-08 0:00–23:55; (C) 2015-04-10 0:00–23:55; (D) 2016-03-14 0:00–23:55

冻致害机理必须加以考虑的环境因素。

霜冻次日, 随着光照的增强气温也迅速回升(图4)。2015年4月7日的最高气温为 12.39°C , 最高光强为 $819\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; 4月8日最高气温为 14.25°C , 最高光强为 $826\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; 4月10日最高气温为 20.99°C , 最高光强为 $836\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; 2016年3月14日的最高气温为 15.73°C , 最高光强为 $703\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。4次霜冻次日最高气温平均值为 15.84°C , 最高光强平均值为 $796\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

2.3 模拟霜冻及恢复条件的参数确定

基于以上分析及参考相关文献(CaraDonna and Bain, 2016), 最终确定的实验室模拟霜冻程序如下: 30分钟内气温从室温(20°C)降到 5°C , 在 5°C 维持30分钟, 之后以 $0.8^{\circ}\text{C}\cdot\text{h}^{-1}$ 的速度降到 -2°C , 在 -2°C 维

持2小时, 再以 $4.7^{\circ}\text{C}\cdot\text{h}^{-1}$ 的速度回升到 5°C 结束霜冻处理。整个霜冻过程在黑暗中进行。霜冻过后的恢复条件为 16°C 及 $800\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强。

2.4 讨论

近年来, 霜冻灾害频发促使研究者开始关注霜冻这一独特的冻害。在实验室环境中获得科学可靠的霜冻模拟条件是进行深入研究的基础, 然而目前在这方面并没有标准的实验方法。虽然在许多与低温相关的研究中也设置特定的降温条件(杜远鹏等, 2017), 但这些条件往往存在很大的主观性, 并不能最大程度地反映自然情况, 可能导致实验室研究结果与大田实验结果之间存在较大差异。

霜冻过程中的温度变化存在明显的规律性, 这与休眠季长时间梯度降温存在显著的区别。霜冻降温时,

气温变化很快,往往在一夜之间甚至几个小时之内就降到0°C甚至0°C以下(宋伟等, 2016)。本研究也获得类似的结果。休眠季冻害发生时,气温往往降到极低的程度(-20°C以下)。而霜冻发生时,虽然气温降速很快,但一般不会降到极低的程度。据文献报道,大部分霜冻发生时气温在-4~0°C之间,最低不会低于-10°C(宋伟等, 2016; CaraDonna and Bain, 2016)。休眠季的低温冻害一般会持续几个月,而霜冻从发生到温度回升往往只有10小时(宋伟等, 2016; CaraDonna and Bain, 2016)。霜冻期间气温的降低和回升都呈线性趋势,但回温速度要远高于降温速度。这些特点表明,霜冻天气的温度变化有其独特性,而这些特点很可能对植物造成特异的代谢影响。已有研究证明,植物存在2种低温信号转导机制,一种是响应短期温度变化,比如昼夜温度变化;另一种是响应季节性温度变化(Kidokoro et al., 2017)。霜冻往往发生在一夜之间,因此植物对霜冻的响应更多是以短期低温信号转导为主。霜冻模拟过程中的具体参数必然影响到植物对短期低温的代谢过程,深入细致研究霜冻过程中的各种要素特点是必要的。

在霜冻发生期间光照和光强等环境因子也发生变化。由于霜冻对葡萄造成伤害的组织主要是地上部嫩叶,这些组织具有一定的光合能力,因此除了低温之外,霜冻期间所有影响光合作用的环境因子(包括光照条件),都可能对叶片霜冻害的最终程度造成一定的影响。有研究表明,低温胁迫后植物对光照会变得敏感,原本可以适应的光照环境可能会对植物造成次生胁迫(Heber et al., 2001)。夜间低温胁迫会对光系统II (PSII)反应中心造成损伤(Heber et al., 2001),随后的光照会对葡萄叶片的光系统(包括PSI)造成不同程度的光抑制(Bertamini et al., 2006)。因此在较高的光强和低温条件下,叶绿体光合电子传递链会发生过度还原,导致活性氧产生和积累,进而诱发光抑制。这种现象在活性氧清除酶活性降低和抗氧化物质含量减少的情况下会显得尤其突出。

本研究以实际观测的数据为基础,分析霜冻发生时的温度变化特点以及霜冻后的光温条件,得到模拟霜冻的具体参数,为相关研究提供数据和实验思路。

参考文献

杜远鹏,高振,付晴晴,郭淑华,翟衡 (2017). 两个葡萄杂交

- 后代根系抗葡萄根瘤蚜及抗寒性鉴定. *昆虫学报* **60**, 197–204.
- 宋伟,孙鲁龙,杜远鹏,翟衡 (2016). 不同防霜剂对赤霞珠葡萄幼叶抵御霜冻的效果研究. *中外葡萄与葡萄酒* (1), 6–9.
- 孙鲁龙,耿庆伟,宋伟,邢浩,杜远鹏,翟衡 (2016). 不同光强对霜冻后葡萄叶片PSII光化学活性恢复的影响. *植物生理学报* **52**, 1243–1247.
- 孙鲁龙,耿庆伟,邢浩,杜远鹏,翟衡 (2017a). 低温处理葡萄根系对叶片PSII活性的影响. *植物学报* **52**, 159–166.
- 孙鲁龙,宋伟,杜远鹏,翟衡 (2017b). 光化学反射指数在比较葡萄叶片耐霜冻能力中的应用. *植物学报* **52**, 543–549.
- Augspurger CK (2009). Spring 2007 warmth and frost: phenology, damage and refoliation in a temperate deciduous forest. *Funct Ecol* **23**, 1031–1039.
- Augspurger CK (2013). Reconstructing patterns of temperature, phenology, and frost damage over 124 years: spring damage risk is increasing. *Ecology* **94**, 41–50.
- Bennie J, Kubin E, Wiltshire A, Huntley B, Baxter R (2010). Predicting spatial and temporal patterns of budburst and spring frost risk in north-west Europe: the implications of local adaptation to climate. *Global Change Biol* **16**, 1503–1514.
- Bertamini M, Muthuchelian K, Rubinigg M, Zorer R, Velasco R, Nedunchezian N (2006). Low night temperature increased the photo-inhibition of photosynthesis in grapevine (*Vitis vinifera* L. cv. Riesling) leaves. *Environ Exp Bot* **57**, 25–31.
- CaraDonna PJ, Bain JA (2016). Frost sensitivity of leaves and flowers of subalpine plants is related to tissue type and phenology. *J Ecol* **104**, 55–64.
- Chen J (2000). Spring frost damage to four Pierce's disease resistant bunch grape cultivars in North Florida. *Proc Fla State Hort Soc* **113**, 47–49.
- Guy C, Kaplan F, Kopka J, Selbig J, Hinch DK (2008). Metabolomics of temperature stress. *Physiol Plant* **132**, 220–235.
- Heber U, Bukhov NG, Shuvalov VA, Kobayashi Y, Lange OL (2001). Protection of the photosynthetic apparatus against damage by excessive illumination in *Homoiohydric* leaves and *Poikilohydric* mosses and lichens. *J Exp Bot* **52**, 1999–2006.
- Inouye DW (2008). Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers. *Ecology* **89**, 353–362.
- Jackson DI, Lombard PB (1993). Environmental and management practices affecting grape composition and wine

- quality—a review. *Am J Enol Vitic* **44**, 409–430.
- Jalili A, Jamzad Z, Thompson K, Araghi MK, Ashrafi S, Hasaninejad M, Palizdar M** (2010). Climate change, unpredictable cold waves and possible brakes on plant migration. *Global Ecol Biogeogr* **19**, 642–648.
- Jones GV, Davis RE** (2000). Climate influences on grapevine phenology, grape composition, and wine production and quality for Bordeaux, France. *Am J Enol Vitic* **51**, 249–261.
- Kartschall T, Wodinski M, von Bloh W, Oesterle H, Rachimow C, Hoppmann D** (2015). Changes in phenology and frost risks of *Vitis vinifera* (cv Riesling). *Meteor Z* **24**, 189–200.
- Kidokoro S, Yoneda K, Takasaki H, Takahashi F, Shinozaki K, Yamaguchi-Shinozaki K** (2017). Different cold-signaling pathways function in the responses to rapid and gradual decreases in temperature. *Plant Cell* **29**, 760–774.
- Lazdiņa D, Šēnhofa S, Zeps M, Makovskis K, Bebre I, Jansons Ā** (2016). The early growth and fall frost damage of poplar clones in Latvia. *Agron Res* **14**, 109–122.
- Lenz A, Hoch G, Vitasse Y, Körner C** (2013). European deciduous trees exhibit similar safety margins against damage by spring freeze events along elevational gradients. *New Phytol* **200**, 1166–1175.
- Matzneller P, Götz KP, Chmielewski FM** (2016). Spring frost vulnerability of sweet cherries under controlled conditions. *Int J Biometeorol* **60**, 123–130.
- Mosedale JR, Wilson RJ, Maclean IMD** (2015). Climate change and crop exposure to adverse weather: changes to frost risk and grapevine flowering conditions. *PLoS One* **10**, e0141218.
- Olszewski F, Jeranyama P, Kennedy CD, DeMoranville CJ** (2017). Automated cycled sprinkler irrigation for spring frost protection of cranberries. *Agric Water Manage* **189**, 19–26.
- Sakai A, Larcher W** (2012). Frost Survival of Plants: Responses and Adaptation to Freezing Stress, Vol. 62. New York: Springer Science & Business Media. pp. 39–54.
- Szalay L, Molnár Á, Kovács S** (2017). Frost hardiness of flower buds of three plum (*Prunus domestica* L.) cultivars. *Sci Hortic* **214**, 228–232.
- Vitasse Y, Lenz A, Hoch G, Körner C** (2014). Earlier leaf-out rather than difference in freezing resistance puts juvenile trees at greater risk of damage than adult trees. *J Ecol* **102**, 981–988.
- Wanjiku J, Bohne H** (2015). Early frost reactions of different populations of hazelnut (*Corylus avellana* L.). *Eur J Hortic Sci* **80**, 162–169.
- Wheeler JA, Hoch G, Cortés AJ, Sedlacek J, Wipf S, Rixen C** (2014). Increased spring freezing vulnerability for alpine shrubs under early snowmelt. *Oecologia* **175**, 219–229.

Analysis of Temperature and Light Factors during Frost Events and Establishing Conditions for Simulated Frost

Lulong Sun^{1,2}, Qiuyan Duan³, Heng Zhai^{1*}, Yuanpeng Du^{1*}

¹State Key Laboratory of Crop Biology, College of Horticultural Science and Engineering, Shandong Agricultural University, Tai'an 271018, China; ²College of Agriculture, Guizhou University, Guiyang 550025, China;

³Dezhou Municipal Gardening Administration Bureau, Dezhou 253000, China

Abstract Frost has had a prominent influence on the fruit industry in China in recent years. We need to establish a system to simulate frost treatment for fruit trees. Based on observations of frost events in field, we analyzed the characteristics of frost in terms of cooling rate, the low temperature limit, warming rate, and light conditions after frost treatment and established a system to simulate frost treatment in the laboratory. Temperature during the frost treatment in field could be divided into three stages: cooling, extreme temperature maintenance and warming. The temperature during cooling and warming stages changed in an approximately linear manner. Frost is generally followed by high intensity light. The simulated frost process was determined as followed: the temperature drops from room temperature (20°C) to 5°C in 30 min, and is maintained at 5°C for 30 min, then decreases to -2°C at a rate of 0.8°C·h⁻¹, is maintained at -2°C for 2 h, then increases to 5°C at a rate of 4.7°C·h⁻¹ in the dark. The recovery condition after frost was 16°C and 800 μmol·m⁻²·s⁻¹.

Key words frost, temperature, light, simulation

Sun LL, Duan QY, Zhai H, Du YP (2019). Analysis of temperature and light factors during frost events and establishing conditions for simulated frost. *Chin Bull Bot* **54**, 237–244.

* Authors for correspondence. E-mail: zhaih@sdaa.edu.cn; duyuanpeng001@163.com

(责任编辑: 白羽红)