

国外农业科技资料

(42)

— 农 业 气 象

沈阳农学院科技情报室编译

1984 · 3

目 录

高温与低温对作物危害的生理机制.....	(1)
苹果树的温度状况与越冬.....	(9)
作物霜害和环境条件.....	(15)
1980年冷害气象的特征和发生的主要原因.....	(22)
植物与周围环境之间辐射交换.....	(27)
温度对土壤水势及其对植物有效性的影响.....	(40)
灌溉和抗蒸腾剂对大麦的蒸散、水分利用系数及水分吸收方式的影响.....	(45)
在半干旱环境下小麦阶段发育过程中水分胁迫对产量的影响.....	(51)
关于雨和植物反应的研究.....	(57)
在计划马铃薯产量时要考虑农业气象条件.....	(63)
关于气象环境和水稻物质生产的研究.....	(70)
根据 P—T 模式推算蒸散量.....	(72)
植物群落生产力测定法.....	(77)
温室塑料薄膜上长波辐射性质的测定.....	(80)
作物适宜密度的预测.....	(85)

高温与低温对作物危害的生理机制

J. F. Sutcliffe 著 佐藤 庚译

一、低温危害的生理机制

(一) 冷害

植物体内大部分酶的触媒反应与温度的关系，在生理学的范围内呈一条直线。但用反应速度的对数与绝对温度的倒数 ($1/T$) 作图，多呈斜率不同的两条直线。就是说在某一特定温度下 F 值 (斜率) 会有突然的变化。例如，在起源于热带或亚热带的还未达到冻结温度就受到危害的植物上，经常看到在线粒体上产生与膜有关的酶系。低温危害一般发生在 $10-12^{\circ}\text{C}$ 。该温度与对特殊酶的坐标图的不连续点的温度是一致的。不耐低温的植物，呼吸的生理过程在坐标图上也表现出同样的不连续性，其不连续点就是生长的临界温度 (图 1)。

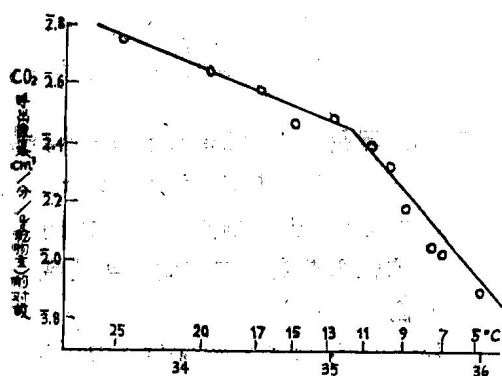


图 1. 黄瓜叶的呼吸速度

冷空气破坏了抗性差的植物的全部生理过程。为了说明这种效果，提出了很多机

理，其中之一如图 2 所示。不耐低温植物的

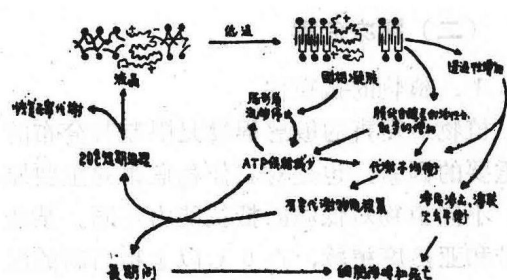


图 2. 不耐低温植物组织产生低温危害的过程模式图

细胞膜，在临界温度下引起物理的项迁移，从正常的液晶变成固相的胶体构造。这种状态的变化，引起构成膜的成分的收缩，在膜上穿孔，使透性增加。这种相的迁移更增加了在膜上结合着的酶的活化能，而防碍了代谢过程。同时与膜的韧性增加有关的 A T P 供应减少，造成原生质流动的停止，原生质流动的停止就会立即表现出冷害的特征。

冷害与冻害情况不同，它的发生往往需要长时间 (数周) 的低温，但是，也有例外。像香蕉叶子或正在生长的果实，只要短时间的低于 10°C 的温度，就可受到危害。一般来说，不耐低温植物受冷害的过程，是温度越低或者低温时间越长危害越大。众所周知，即使在遭受临界温度以下的低温之后，再把它移到比这种温度更高的条件下，就不会发生冷害。例如玉米幼苗在处于 3°C ，36 小时以内，出现明显的危害征状，如果把它移到 21°C 条件下，叶子就又可恢复正常，72 小时内危害征状就消失了。但是，对不耐低

温的植物，逐渐给予低温处理也不像不抗冻植物那样产生明显的抗性。

根据化学分析的结果看出不耐低温植物的脂质的饱和脂肪酸的比例比耐低温植物高。饱和脂肪酸和不饱和脂肪酸的比例也有同样的差异。用恒温动物的脂质与变温动物相比较也可以了解这一点，然而饱和脂肪酸比例高的膜更不稳定，一遇到低温就容易发生相迁移。

(二) 霜冻危害

1. 植物的抗霜性

植物对霜害的敏感程度是限制其分布的最重要的因素，也是对农作物危害的主要原因。不同植物对低温的抵抗能力不同。某些热带和亚热带植物，在 0°C 以上相当高的温度下就受冻枯死。但是，寒带或高山植物长期在 0°C 以下也能生存。这种在低温下能够生存，生长的适温也低的植物叫寒带植物（喜霜植物）。然而说这些植物喜欢这样的条件，不如说是能抵抗它更恰当。

植物一生中抗霜性有很大的变动。一般干燥的种子，即使是不抗霜的种子，也能忍耐使幼苗受冻枯死的低温。有的植物种子在休眠期短时间放在绝对温度 0°C （ -273°C ）下还能发芽。但是，这些种子如果含有水份，抗冻能力就急剧减弱。发芽中的种子一般在 0°C 左右枯死。如果在生育初期渐渐地降低温度，但不降到致死温度以下，大多数幼小植物可以获得更大的低温抗性。这一点可以实际应用到园艺工作上。因为培育在玻璃温室或各种暖棚中的植物幼苗，使其抗寒性能降低，再通过逐渐降温就可以再赋予抗寒性（抗寒锻炼）。每日在 5°C 以下数小时，连续处理数日的豌豆幼苗，没有发生任何危害，可忍耐 -3°C 的低温，而不进行这种处理的幼苗就枯死了。因为提高抗寒性是在把植物放在阳光下才能产生的，显然这种作用须要有光合产物。但是，有的植物，像

番茄之类的幼苗，即使放在阳光下，抗寒能力也不增加。

一般植物的耐冻性随季节而变化，这种变化与环境温度是一致的。多数植物对温度下降的反应，在气温高的夏季比寒冷的冬季要敏感。这个过程在“气候驯化”方面，是众所周知的。高山植物就更能说明这个问题了。在日本北海道大雪山系的黑岳山（海拔1987米，北纬 34.6° ，东经 148° ）上生长的植物，在生长季，温度在 -5°C ~ -7°C 下，即可使其受冻枯死。在此期间，即使在 0°C ~ -3°C 下处理2周，耐冻性也只能稍有增加，但是，在冬季，一般的植物，在 -30°C 以下还能继续生存下去。例如*Salix pauciflora*（柳属的一种）、藓类、地衣等数种植物在 -70°C 还能忍耐。柳属植物耐冻性在晚夏开始增加，开始期似乎与休眠芽的发生有关、休眠芽的发生时期正是气温下降时期。不同种这个时期有所差异。到了春天，在新叶展开前，气温上升过程中，耐冻性则急剧降低。

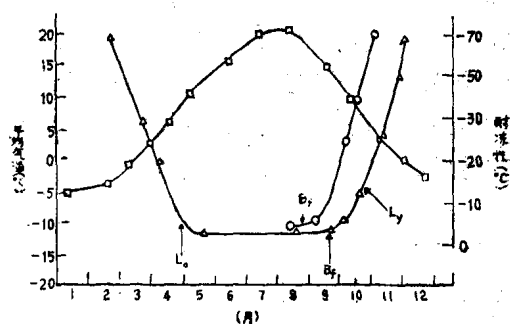


图 3. 黑岳山上的*Salix pauciflora* (○—○) 与*Salix sachalinensis* (山顶柳△—△) 的耐冻性季节变化与年间的平均气温 (□—□)

Lo: 叶展开, Ly: 叶的黄化, Br: 芽的形成。

树木的休眠芽比展开的幼叶耐冻性强。认为是保护芽的鳞片叶，有助于保护细胞呼吸时放出的热量，使芽的温度下降得到缓和。然而，包在鳞片内的幼原叶这个时期的

代谢不太活跃,至于因代谢而使对生存有意义的温度上升的程度,至今为止,用热电偶法还测不出来。尽管七叶树的休眠芽周围被鳞片包围着,如果使气温从 20°C 急降到 -20°C ,芽的内部温度与气温会以相同速度急降,气温如果上升也以同样的速度上升。但是,鳞片似乎有减少夜间辐射冷却的作用,例如, *Fraxinus excelsior*, 发黑色的鳞片,就有特别明显的作用。

像根、块根,地下茎之类多年生植物的地下部分比地上部分不易受冻害。其原因一是因为它们遗传性上的抗霜能力强。二是因地下器官辐射损失热量极小,同时,地温比气温下降的慢。

2. 冻害的回避

因为不可能把有效的暖房装置装入植物体内,所以遇到低温的时候,与其说是回避,不如说必须忍耐它。除易受冷害的植物外,一般的植物对细胞间隙的水冻结(细胞外冻结),都能忍耐而不致受害。但是,不论抗不抗冻植物,如果在细胞内形成冰晶(细胞内结冰)就不能生存了。认为细胞内溶物冻结,水变成冰,使容积增加,细胞扩大而破裂,这种看法是错误的。因为植物的细胞壁容易扩大,能够与结冰体积增加步调一致。特别是冻结初期细胞外发生结冰时,细胞水份从内部往外部渗出,细胞膨压是减小的。实际上,可以观察到冻结细胞的容积比正常的细胞小。

抗霜性强的关键,是回避细胞内结冰,这在某种植物可以达到惊人的程度。

降低植物体内液体冰点的方法之一,是增加溶质的浓度(参照汽车水冰式散热器防冻剂的使用)。在一个大气压下水冻结的温度,用 $^{\circ}\text{C}$ 表示的温度(T_F)与渗透势(π) (单位用 P_a 表示, $1 P_a = 10^{-6} \text{bar}$) 之间有如下关系。

$$\pi = 12.22 T_F$$

从上式得出,渗透势为 -1222KP_a ($-$

12.22bar)的溶液其冰点是 -1°C 。植物细胞的渗透势很少有达到 $-3000 \sim -4000 \text{KP}_a$ ($-30 \sim -40 \text{bar}$)的,很显然,由于溶质的浓度增加,使冰点下降不能超过 $2 \sim 3^{\circ}\text{C}$ 。往往就连含盐量很高的盐生植物(附带说一下,没有从抗霜性强这点上对它注意)冰点也没有大幅度降到 -10°C 以下的。

有一些人提出,耐冻性强的小麦品种比耐冻性弱的品种细胞质浓度高。但是,在大麦上却看不出这种关系。例如,像甘兰类的幼苗,在进行低温抗逆锻炼过程中,可以观察到细胞溶液渗透势减少,即负值增大。马铃薯块茎低温贮存,发生淀粉向糖转化,对冻害的敏感性丝毫没减少。

Hedera helix 叶子细胞溶液中的水溶蛋白质到晚秋以后逐渐增加,假设渗透势在提高耐冻性上很重要的话,可以预测在耐冻性获得的同时,渗透势也急减,而实际上,到秋天耐冻性急剧升高的同时,渗透势也并未突然减少。相反,在失去低温抗性以后的春天,细胞液浓度依然很高。因此,认为至少在某些植物上细胞液浓度在决定耐冻性上几乎没有意义。

关于耐冻性的另一种说法是,受过低温锻炼的植物细胞中结合水的比例高,不像不耐冻植物(细胞内的水以自由水的形式存在)那样容易结冰。目前,使用核磁共振(NMR)技术研究植物组织水的状态,这是一种利用液态水,结合水或冻结水之间具有明显的波谱差,而采用高频波辐射的一种分光光度计来研究的。然而,至今用这种方法测定不冻结水的水量与耐动性间的关系,是以失败而告终了。

众所周知,虽然纯水能准确的在一个大气压 0°C 下溶解,但是纯水在比这稍低的温度并不冻结。即在某种程度的过冷却后,才能冻结。在显微镜下的一个冰晶,是围着晶核形成,周围的水保持液态,冰晶一旦形成,全部的水就迅速的冻结。这时因放出热

量,使冰的温度上升到 0°C 附近。清洁容器中的完全纯净的水,因为没有凝结核,约在 -40°C 以下才能冻结。在水中如果有悬浮物,如尘埃颗粒,在比纯水温度高,即接近 0°C 就产生冰晶核化。

某种耐冻植物在形成冰晶之前的过冷却程度似乎与不耐冻植物不同。很多冬禾谷类作物,例如冬小麦细胞内不结冰,可以忍耐到 -25°C 的过冷却。某些木本植物,在液态N的温度(-196°C)下,细胞内也不形成冰晶。这种植物间抗冻性的差异,尚未完全搞清楚。耐冻性植物似乎与把细胞外冰晶更好的隔离开有关系。原生质膜与细胞壁二者对冰晶起防壁作用。因而,认为在低温下维持原生质膜构造的能力,在抗霜性上是一个重要的因素。

黄杨属或山茶属之类的抗寒木本植物,叶中组织之间很容易形成空隙,冰晶只限于在空隙中形成,为此,冰晶形成难以往其他部分扩大。杜鹃属,在低温下叶子凋萎也有助于把细胞外冰晶从细胞内溶物上隔离开。

随着对霜的低温锻炼,使原生质的粘性增加,已有很多观察。因为原生质不是单纯的液体,原生质粘性是“构造粘性”,是不进行热力学流动的,流动会搅乱内部构造。Scarath和Levitl (1937)指出,大多数情况下,耐冻植物的大部分细胞表现出凸型的原生质分离,不耐冻植物的细胞更多的表现出凹型的原生质分离(图4)。这种区别因构成原生质的蛋白质的构造是否容易变化而不同。耐冻性与蛋白质构造可能有很大关系,此问题后述。

3. 机械压迫的影响(机械障碍学说)

德国植物学家Iljin (1933)根据大量的观察和实验结果,提出耐冻性和机械压迫有关系。他观察到细胞外如果结冰,细胞常常受到破坏,是因为这些细胞的原生质受冰的机械压迫而受伤所致。因而,减少在结冰或

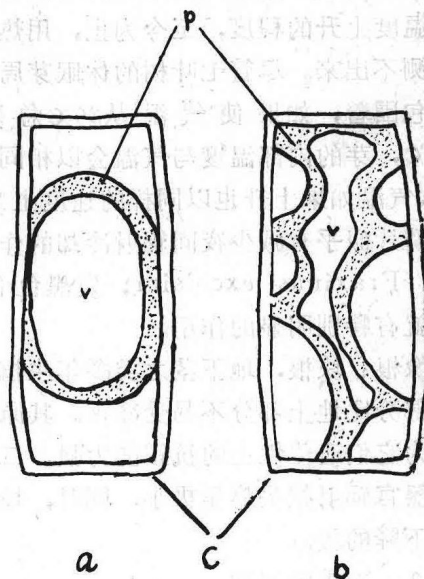


图 4. 原生质分离类型

a:凸型, b:凹型, c:细胞壁,
v:液胞

融冰期间的这种压迫,就可以增强耐冻性。细胞越小,表面积越大,不同程度的收缩,相应单位表面积的容积变化减少。事实上,观察到耐冻性往往与小形细胞相关。同时,溶质的浓度愈高,水分的损失愈小。因而,在任意温度下细胞收缩,机械压力都减小。结合水量的增加也表现出同样的效果。很多观察看出,抗低温能力与细胞外冻结引起细胞收缩的程度有直接关系。

与耐冻性有关的另一种原因,是细胞脱水时原生质脱水程度,原生质一脱水就变硬了,容易因机械压迫而产生危害。受过抗寒锻炼的植物,在某一温度下原生质脱水达到最小。俄国学者 Tumanor (1967)提出,植物细胞若受抗寒处理,细胞内含物就从溶胶状态变成凝胶状态,原生质就不易受机械变形或脱水危害。随着细胞液浓度的增加,在凝胶格子上的溶液冰点慢慢下降,保护细胞不受结冰危害。在溶液中融解的物质,不但起到一种防冻剂的作用,也对凝胶起软粘性剂的作用。而且,他得出这样的结论,在

细胞脱水时,为防止原生质膜受损害,原生质膜的构造要发生变化(参看下节)。

4. Levitt假说

美国植物生理学家J. Levitt提出,如果原生质结冰而脱水,相邻的蛋白质分子就相互靠近,而发生由—SH基到—S—S—的结合,使蛋白质聚合而发生冻害(图5)

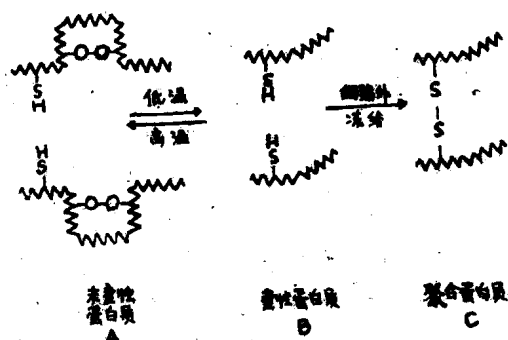


图5. Levitt假说

A、B表示低温减弱疏水结合,蛋白质产生不可逆变化,C表示细胞外结冰产生脱水使—SH基靠近聚合形成—S—S—结合

这样,蛋白质的立体结构发生改变,其结果,破坏了酶活性或膜的完整状态。相反,低温抗性又可以防止二巯基化物(—S—S—)结合。

—S—S— $\rightleftharpoons$ —SH假说,是根据下列观察建立起来的。随着冻害发生—S—S—基增加,在发生冻结尚未产生冻害的时候则不增加。同时细胞组织匀浆(悬浊液)中的蛋白质的一SH量与耐冻性之间呈相关关系。耐冻植物的蛋白质比不耐冻蛋白质—SH基少。并且很少能被轻易氧化,变成—S—S—结合。

根据这种假说,能够很好的说明一些难以理解的现象。其一是生长与敏感性的关系。迅速生长与含有大量的一S—S—有关,同时也与对冻害的敏感性有关。结冻的时候,因为—SH被氧化,分子间形成—S—S—结合。单位蛋白质中的一SH越多,当然就越难以防止—S—S—结合。这种假说,是用在

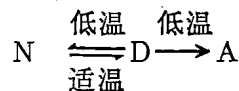
凝胶上带有一SH基的硫代凝胶的样本系进行的试验。硫代凝胶上的凝胶融点与普通的凝胶不同,分子间的一S—S—结合数量越多越上升。这种现象,可以作为—S—S—结合形成的指标使用。该凝胶如果被冻结脱水(即细胞外冻结),融点就迅速上升,远远超过没冻结时的融点。因而,明确了冻结脱水是分子间发生了一S—S—结合。可是硫代凝胶是一种变性蛋白质,不能用来验证冻结首先是蛋白质变性接着发生分子间—S—S—结合的假说。使用一种未变性蛋白质的牛血清白蛋白(BSA)作试验。BSA每个分子有17个S—S基,而—SH基一个也没有。试验结果表明,具有未变性—S—S—基的蛋白质,即使冻结脱水也不聚合,而用尿素使之变性,则—SH基增加,—S—S—基减少,蛋白质发生聚合。

根据用标本蛋白质实验的结果,Levitt提出冻害是由于产生下述现象的结果。

(1) 低温使蛋白质发生可逆性变性,暴露出作为反应基的一SH基。

(2) 冻结脱水, (a) 夺取细胞内液胞的水,使细胞收缩,而压迫原生质蛋白质,—SH结合的活性增加。(b) 夺取原生质的水分,缩短了可逆变性的蛋白质分子间的距离。

(3) 由于—SH氧化形成—S—S—结合,分子间的结合使蛋白质发生不可逆的聚合,而使细胞枯死,全部过程可以概括如下:



N: 未变性蛋白质, D: 变性蛋白质, A: 聚合蛋白质(参考图6)

立即发生冻害的事实指出,冻害并非是因可溶性酶活性降低,而是由于膜受伤害所致。可观察到动物或微生物的原生质膜线粒体的膜蛋白质—SH含量很高。由于在低温下蛋白质的疏水结合(对温度敏感)弱,膜蛋

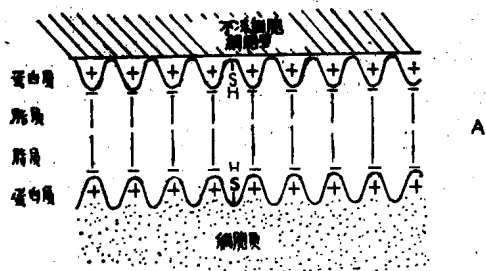


图 6. 因冻结破坏细胞而使原生质蛋白质聚合的机构模式图

A: 正常状态, B: 细胞壁破坏

白质松懈, 其结果, 首先, 容易受低温影响发生可逆性变性。接着, 由于冻结发生不可逆的聚合。因此, 在原生质膜的脂质层中, 没有脂质的部分就形成了透过性的孔(正常的原生质膜是半透性的)。那么, 从上述的一系列结果, 可以得出如下假定。

细胞间冻结造成细胞的收缩, 从而在细胞表面上产生一种张力。随着细胞的收缩, 如果张力十分强烈, 原生质表面就会产生裂纹。这种裂纹都是产生在很薄的脂质双层内(因为脂质层是高度的无机性, 其凝聚力远比毗邻的极性强的膜蛋白质小)。这样双层的膜蛋白质相互接触而产生共价的结合—S—S—, 其结果, 孔就变成永久性的了, 在融冰的时候细胞内含物流出而使细胞枯死。照此说法, 冻害的影响主要表现在膜的构造上, 这一点与冷害相似, 但不同的是冷害是产生相迁移。Levitt提出, 冻结主要对蛋白质的结构状态因素的影响。作者认为, 这种假定是否正确, 还有待以后的明确, 而膜的破裂对冻害一定有重大的意义。

二、高温危害的生理机制

(一) 耐热植物

大部分旺盛生长中的植物, 不能长期生存在40℃以上的温度下, 但也有耐高温的植物, 把这些植物叫耐热植物(或好热植物)。包括生活在炎热的沙漠, 热带森林, 温泉等

地的植物。大部分耐热高等植物, 长期放在55℃以上的温度下, 都忍耐不了。冻害时, 暴露在低温下的时间并不十分重要, 对比之下, 暴露在高温下的时间对植物的存活是至关重要的。一般来说, 热死温度和暴露时间呈逆相关关系。

Lepeschkin (1912) 提出如下公式:

$$T = a - b \log Z$$

T: 枯死温度, Z暴露的时间(分), b, a: 因植物而异的常数。a=79.8, b=12.8时从这个公式得出的T值和紫色鸭跖草及同属的*T. discolor*的叶细胞上测定的热凝固的温度是很一致的。

表 1. 紫色鸭跖草与同属的*T. discolor*叶的细胞枯死温度与热处理时间的关系同直接测定的凝固温度与计算的温度比较 (Lepeschkin 1919)

热处理时间(分)	枯 死 温 度	
	测 定 值	计 算 值
10	69.6	67.0
25	63.2	62.0
60	57.0	57.1
80	55.7	55.5
100	54.1	54.2

因热死温度与时间呈指数曲线关系, 所以把热死时间的对数对温度的倒数作曲线图, 就变成了直线。然而在加拿大藻生存的坐标图上, 约在50℃处直线的斜率突然改变而变成折线(图6), 显示出高温危害有明显的两相(参照低温危害)。

(二) 高温危害的原因

1. 由于干燥引起的危害

高温往往使植物干燥间接的产生危害。随着温度上升, 蒸腾速度加快, 一是因为温度直接影响水分扩散系数, 二是因为植物与

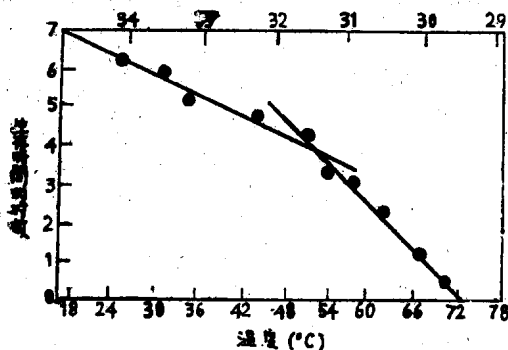


图 7. 加拿大藻在各种温度下生存时间

空气之间电位(蒸气压)差增大(Suichffe 1977)。通过计算知道空气相对湿度如果是70%，叶温比周围空气温度高5℃，蒸腾速度就加倍。为保存水分，气孔一关闭，蒸发冷却的效果就减弱了，因此，使情况更加恶化。沙漠中大部分耐热植物是旱生植物，形态上及生理上相适应的在水分缺乏的时候能够把水保存住。就是有发达的角质层，多肉化，只有在夜间才能张开的隐陷型小气孔等。旱生形态是与高的耐热性相连系的。这是因为使蒸腾速度减退，不能阻止受日射的植物体温上升。因热而枯死与因干燥而枯死决定的因素是一样的。

热带多雨林中，情况稍有不同。因为空气湿度高，限制蒸腾作用，所以干燥不造成重大的危险。森林树冠中的光线远比平原弱的多，所以减少了日射的体温升温效果。故，在这里正年气温相当稳定。从而多雨林中很少见到热害现象。

2. 对代谢的影响

高温对代谢过程给予各种影响，而危害植物。通常，呼吸的最适温度比光合作用的最适温度高，所以随着温度的上升，扰乱了二者的平衡，呼吸与光合作用以相同速度进行的温度，叫温度的补偿点(TCP)，超过补偿点温度时呼吸速度就超过了光合作用速度，贮藏的营养物质会被消耗尽，最后植物陷于饥饿乃至枯死。

因为耐热植物的TCP相当高，在近乎生存最高温度条件下，通常饥饿也不是高温危害的原因。某些中温植物，在比它的TCP稍高的温度下生育时，生长速度减退，最终枯死的情况认为是饥饿原因造成的。特别是在光强度弱的时候是这样。有的植物，白天能够忍耐使它生存的温度，而在夜间却不能忍耐。其理由可以说明是饥饿造成的。

在高温下，尤其是夜间的高温由于呼吸速度加快，引起组织内酶不足，营无氧呼吸的结果，可能积累有害物质。这说明如果提高氧气浓度，发生危害的温度就可以上升。发生危害的高温处理时间也可以加长。

灯芯稗的幼苗在48℃下处理12~24小时，组织内的氨就增加到有毒的水平，这一点说明高温也是破坏氮素代谢的原因。

植物在超过临界温度的高温下，不可能正常生育，是因为在这种条件下，不能合成生育所必须的代谢物质。这种生化上的障碍，如果补充上它所缺乏的物质，就能恢复正常。真菌类的Neurospora aerassd在标准培养基上只能在25℃以下生育，而在培养基上添加上核黄素，在35~40℃的高温下还能生育。

生化障碍时的高温影响，是由于生化中需要成分的分解速度加快或者合成受阻而产生的。这些成分是维生素，酶或植物构造成分。高温危害是在物质合成速度补充不上分解速度的温度下发生的。有人证明霉菌在给以一定温度下比中温植物更快的速度合成各种酶。另外众所周知从耐热植物中提取出来的各种酶比中温植物对温度更稳定。Ame-lunxen和Lins(1968)从Bacillus stearo-thermopnilus(耐热霉菌的一种)和Baci-plus cereus(中温霉菌的一种)里提取11种酶，分别对同一种酶进行比较，了解到除2种外，其余的酶前者对热量都是稳定的。McNaughton(1966)从高等植物的香蒲(Thpha Latifolia)上看到从在炎热气

候地区自然生长的生态型的叶子中提取出来苹果酸脱氢酶, 要比适应更冷凉气候的生态型叶中提取出来的同一酶对温度稳定。然而其他两种酶系, 即氨基酸转移酶与醛缩酶尽管是不同的酶, 但是表现出相同的耐热性。从这些观察中可以认为, 耐热植物的某些酶(不是全部)比中温植物相应的酶对温度稳定。有的酶例如香蒲的醛缩酶, 它虽然是从耐热植物中提取出来的, 对高温也敏感, 但这种酶在细胞内比提取出来对高温更稳定。

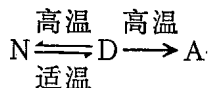
常常因高温原生质中蛋白质被破坏引起高温危害。众所周知, 某种植物叶子的黄化(例如烟草), 在遭受50℃的高温短时间就表现出来, 而用钾盐镁矾(肥料)处理就可以防止。这是因为钾盐镁矾促进蛋白质合成, 补偿了在高温下分解的蛋白质。

3. 蛋白质的变性

前面讨论了高温对代谢的影响效果, 高温继续相当时间以后, 才开始产生明显的危害或枯死。然而, 有时高温对生长或原生质流动很快就产生影响。这往往是由于温度直接对构成细胞质的蛋白质的影响造成的。Alexochdror (1964) 发现细胞质流动比其他各种细胞机能在更低的高温下就停止了。他认为这与原生质流动有关的蛋白质比其他细胞蛋白质对热变性敏感。

Levitt (1969) 指出, 热危害是由高温引起蛋白质变性而产生的, 这个过程是可逆的, 如果蛋白质发生聚合就变成不可逆的了。

即:



N: 未变性蛋白质, D: 变性蛋白质,
A: 聚合蛋白质分子。

因为温度越高疏水结合越加强, 所以蛋白质的变性, 主要是因不受温度影响强度的亲水键的切断而造成的。我们都知道, 耐热植物的蛋白质疏水基比亲水基的比例要高, 这可能是在高温下蛋白质稳定性大的原因。直接的高温危害似乎是由于膜蛋白质的变性与聚合引起的。其结果, 增加了细胞的透性而造成死亡。

4. 抗热锻炼

植物的耐热性随季节而变化的事实, 说明它和耐冷植物对低温适应了就能忍耐它是一样的。中温植物也能由于暴露高温下受到抗热锻炼。但是, 为了证明这个看法, 最初作试验却得到相反的结果。就是说长期放在致死温度以下的高温时, 耐热性实际上是减弱了, 而低温锻炼使耐热性增加了。现已弄清, 这是由于高温下, 贮存的碳水化合物耗尽, 低温使碳水化合物积累的缘故。贮存碳水化合物的多少, 可能是直接决定抗逆锻炼的效果。最近, 很多报导指出, 在适宜的高温下, 短时间处理, 能提高植物的耐热性。进一步表明, 从经过这种热锻炼的植物中提取出来的各种酶与不耐热植物的酶相比在热稳定性上更有意义。Levitt认为抗热锻炼可使蛋白质的立体结构发生变化, 提高疏水结合的比例, 从而增加了热稳定性。众所周知, 抗热锻炼不能使耐霜性增加, 相反使它减少。可以想象抗热性增加疏水结合, 它使得蛋白质在低温下变性。另外, 在秋天, 受抗霜锻炼的植物耐热性也增加, 这种关系很难理解, 因为冬季的耐热性在自然界是毫无生理意义的。但是, 附带说明一下, 在低温下能引起阻止变性的蛋白质聚合的各种变化, 在高温下也能阻止蛋白质的聚合。

译者: 宋萍译自日本《温度与植物》

校者: 边立琪

苹果树的温度状况与越冬

В. М. Степанова等

冬季发育期在苹果树的年周期中占有特殊的地位，它对果树及其各部分的越冬是很重要的，最终结果，能保证产量和果树栽植的状况。果园不利的越冬原因很多：品种和栽培工艺不适应使用地气候条件；果树栽培状况及树龄；临界低温；解冻天气代替临界低温；积雪深度的变化及其它许多原因。

冬季苹果树的受害取决于果树对越冬锻炼准备达到何种程度和其各个器官对越冬的锻炼达到何种程度。苹果树的越冬特性是在全年生活周期里形成的，但是在这个时间里有越冬最关键的而且特别重要的时期，就其整体来看，对它们的评定是不同的。

植物生理学证明，夏季温度高于 15°C 时期对果树生长是很重要的，秋季气温逐渐地由 6°C 降到 0°C （锻炼第一阶段）和由 0°C 降到 -6°C 、 -12°C （锻炼第二阶段）也是很重要的，秋季树木变冷的这种状态会加强熟休眠的状况。甚至不依赖光照条件。

在秋季和初冬时期，果树在休眠状态中贮存淀粉和半纤维素，在锻炼第一阶段淀粉和纤维素应当转化为保护物质，在锻炼第二阶段开始脱水和原生质的渗透性发生改变，最大的抗寒性也在加强。在秋季原生质脱水以保持其生活力，是防止活组织在变冷时免于死亡的通用方法。此外，果树锻炼能够使树株细胞里在冬天结冰时不结冰。

根据Туманов (1979) 研究指出，一些栽培品种在 -25°C 、 -35°C 时冻死，但是，在夏季顺利通过准备的锻炼时期，以及在秋季和初冬经过良好锻炼的果树能耐寒

-45°C ，这种情况是众所周知的。

在冬季除临界负温度外，温度剧烈下降，解冻天气均是危险的。在冬末春季时期，由于风的干旱、太阳迅速增热、春旱等造成水分过度丧失是危险的，从而致使严重的危害多年生果树。

由此可见，为了避免果树组织中生理遭到破坏和保证果树对冬季寒冷的锻炼，使果树正常的完成生长（垂直和水平的生长）并在一年生枝条木质化后转到锻炼上。这些过程受时间的限制，很重要的是查明苹果树获得最大的抗性时或者恰恰相反在受害严重时的温度条件。

从叙述中看出，鉴定苹果树越冬性在研究方法上是很复杂的，В. И. 波波夫认为，为鉴定果树栽培条件，最好考虑气温由 5°C 到 0°C 、由 0°C 到 -5°C 、由 -5°C 或更低、由 5°C 到 15°C 或更高，由 15°C 到 -5°C 的时期。

我们也认为，对年生活周期来说，应当有几个越冬标准，为了选择它们，我们利用了适宜温度和苹果树多年平均的发育速度，即是苹果树的生物曲线。

在俄罗斯苏维埃联邦社会主义共和国非黑钙土地带西北地区，从很久以来，园艺业已普及到普斯科夫和大卢基周围，因此，可能把这些地方的多年平均温度看作是苹果树适宜的温度，以多年平均温度能够评定某些冬季的条件。

把苹果树多年平均发育速度与温度曲线相比较作为越冬的主要准则可以以下列指标

表示。

1. 《开花结束》日期与气温超过 15°C 是一致的。在温度高于 15°C 时,生长、发育和果实形成的所有的生理过程积极地开始进行,在开花之后促使这些过程立即开始对果树来说是很重要的。在这样情况下,果树能很好的结果,并且对越冬也有准备。在这个时期水分一般是充足的。

2. 气温高于 15°C 时间延续,要使温度高于 15°C 延长一定时间,对果树顺利的结果和完成木质化对越冬准备是很重要的。这个时期根据适宜曲线判断,对苹果主要品种类型应当是70—75天。在这种情况下当年获得丰产,还为下一年产量奠定了基础,开始积累贮存可塑性的物质;一年生枝条生长结束后,它的本质化顺利完成,这对果树正常的锻炼和提高越冬性是绝对必要的。

3. 秋季很重要的是在果树各器官和组织里积累贮存的物质,使它变成保护物质,以及木质部发生失水。在气温超过 $7-5^{\circ}\text{C}$ 生长期要结束时,果树水分积累最大, 0°C 时水分结束蒸发。因此秋季很重要,在温度超过 $7-5^{\circ}\text{C}$ 时,苹果树生长结束了,当积极

蒸腾作用、物质代谢、以及积累和转化过程结束时,温度由 $7-5^{\circ}\text{C}$ 下降到 0°C 的时期是20—30天。

4. 在气温由 0°C 下降到 $-5, -6^{\circ}\text{C}$ 时出现最后的细胞脱水,完成果树木生理过程,原生质物理化学特性发生变化(或者根据TyMaHoB的锻炼第二阶段 1959年),根据上述曲线,这个时期延续大约30天。

5. 对栽培苹果树某种生态类型,绝对最低温度是很重要的,它制约着相应类型的自然分布区和品种的产量。

对州的主要品种栽培区采用临界的绝对最低温度(1955—1956年和1974—1978年冬季 -30°C 以下)和不采用冬季临界最低温度(1974—1978年)分析,使我们得出下列结果(图1、2)。

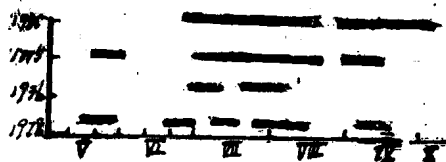


图1 高于 15°C 持续的时间(列宁格勒州巴甫洛夫斯克)

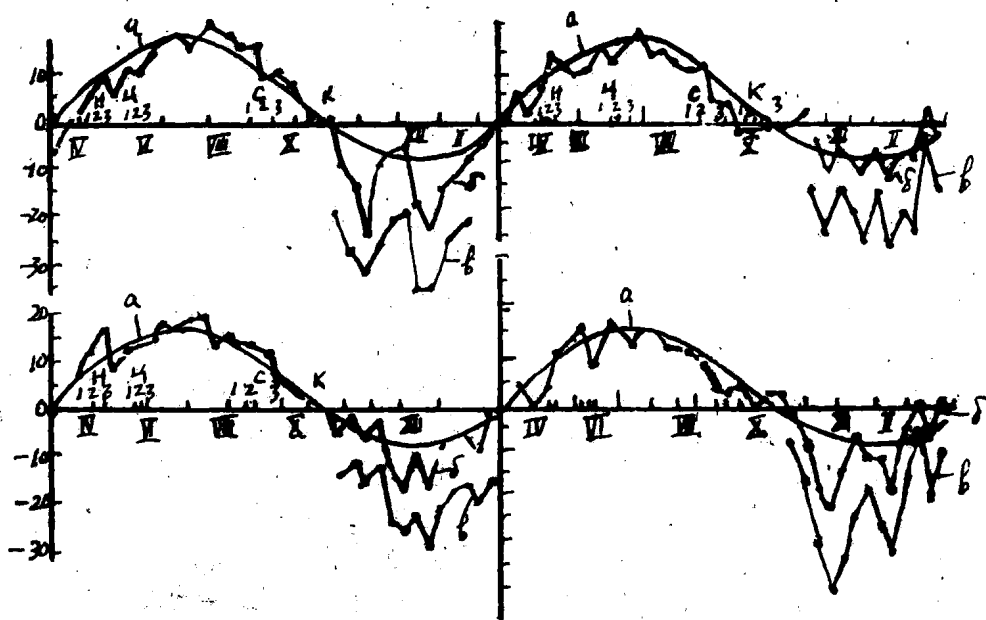


图2 在一些年苹果树发育速度与气温变化的关系（列宁格勒州巴甫洛夫斯克）

a — 苹果树适宜温度、б — 一年平均温度、в — 最低气温。

Н — 开始生长、Ч — 开花、С — 采果、К — 结束生长。

1. — 早熟品种、2. — 中熟品种、3. — 晚熟品种。

1955年春天比适宜条件冷得多，全苏植物栽培研究所巴甫洛夫斯克试验站搜集的早、中、晚熟品种开花的末期在六月上旬结束，而温度超过15℃时在六月末开始的，即迟20—25天，因而在1955年各品种积极生长期碰到一起，中晚熟品种在气温超过7—5℃之前没有结束生长。

锻炼第一阶段（温度由7—5到0℃）没有延长25天，而是15天，锻炼第二阶段经过的时间通常没有也就是在25天内温度由0℃平稳的过度到-5℃，在11月中旬达到0℃，气温开始急剧下降；在12月中绝对最低温度达到-31℃，在一月末达到-38和二月达到-36℃。

从引用苹果树适宜的气温与1955—1956年出现的气温相比较能够看到这样年：在当时苹果树开花之后，没有对其正常生长和一年生枝条木质化的温度条件也对细胞没有失水的条件，没有进行锻炼第二阶段。当然，在临界霜冻-31，-38℃时，搜集的品种受害严重，一年生枝条受害颇重，而二年生枝条和花芽损害较轻（表一）

表一 苹果树在越冬时受临界最低空气温度危害的程度和特征（全苏植物栽培研究所，巴甫洛夫斯克试验站，分级）

按成熟期划分 品种类型	1955—1956				1978—1979			
	开花	花芽	一年 生枝条	二年 生分条	整株	花芽	一年 生枝条	二年 生分枝
早熟								
Плодовитка ранняя	1	0	0	0	0	0	0	0
Авенариус	0.5	0	1	0	1	0	2	0
Грушовка московская	0.5	0	1	0	1	0	2	0
Аркад летний желтый	0.5	0	1	0	1.5	0	2.5	1.5
кальвиль летний белый	1	0	1.5	0	1	0	2	0
мелба	2.5	2	2.5	0	3	3	4	3
Налив белый	3	0	3	3	2.5	2.5	2.5	2.5
Винное	2	0	1	1	1.5	0	2.5	1.5
中熟								
Коричное полосатое	1	0	1	0	1	2	0.5	1
Анис серый	1	0	1	0	1.5	1.5	1.5	1.5
Боровинка	2.5	0	1	2	3	3	3	3
Бессемянка	1.5	0	3	0	2.5	3	2.5	2.5
Осеннее полосатое	2	0	1	1	2	2	2.5	2
晚熟								
Антсновка обыкновенная	1	0	1	0	2.5	0	3	1
Уэлси	3	0	2	2	3.5	4	3	3.5
Окере	3	0	4	2.5	3.5	3	4	3

1978—1979年冬季很严寒，绝对最低温度在12月和1月分别达到 -40°C 和 -33°C ，苹果树对这样的严寒，无论在1978年夏季还是在秋季，在生理上的准备均是不足的。夏季高于 15°C 气温是不利的时期，虽然，高于 15°C 的稳定温度在《开花结束》之前到来，但是在以后有剧烈降低趋向，因而物质代谢、积累和转换的过程受到很大的破坏（图1）

温度由 $7-5^{\circ}\text{C}$ 到 0°C 的时期延长10天（代替25天），当然，尽管生长正常结束，但是，不能够保证逐渐地锻炼和通过第一阶段。其次，在达到零度之后，在十一月中旬气温增高，这就破坏了通过锻炼第二阶段的条件（图2）。

在这样的条件下，把容易冻结的水转变成连结一起玻璃透明体，实际上是不可能的。因此，苹果树对1978—1979年越冬降温是没有准备的，在个别一些日子里竟达到 -45°C 的绝对最低温度，使果园遭到惨重损失，特别是在上一年大量结果的，以及25年较老的果

树更加严重，在州的不同地区苹果树死亡的果园面积达到了50—100%。冬季品种比早熟的秋季品种受害重，搜集的很多品种的花芽死亡百分率、一年生枝条、二年生和多年生枝条的受害程度都是很大的（表一）。

这样一来尽管在1956年生长期没有结束，而在1978年生长期正常的结束了（表二），果树及其个别的器官（特别是花芽）在1978—1979年受害的程度更加严重，在这个冬季绝对最低温度比1955—1956年的冬季低。虽然，在1978年高于 15°C 温度是在正常情况下到来，但是被较低的温度中断了，而在1955年迟了20—25天，但是连续不断的到来（图1）在1955年秋天锻炼的第一阶段（由 7 到 0°C ）延长15天（代替25天），而在1978年比1955年的锻炼的时间较少是10天。在1955年没有锻炼第二阶段，而在1978锻炼的第二阶段被急剧的变暖破坏了（达到 10°C ），结果，在这些年内形成苹果树抗越冬不利条件的一切条件被破坏了。

表二 在越冬前苹果树发育速度与临界最低温度（1955—1956、1978—1979年及1975—1976年）的关系（巴甫洛夫斯克）

发育时期	年份	品 种 类 型			年份	品 种 类 型		
		早	中	晚		早	中	晚
生长开始期	1955	4 V	15 V	19 V	1975	23 IV	26 IV	30 IV
	1978	5 V	15 V	17 V	1976	6 V	10 V	13 V
开花结束	1955	25 VI	30 VI	2 VII	1975	21 V	25 V	28 V
	1978	4 VI	7 VI	9 VI	1976	14 VI	20 VI	25 VI
采果日期	1955	26 V II	15 IX	5 X	1975	25 V IV	6 I X	4 X
	1978	20 V II	20 IX	30 IV	1976	5 I X	15 I X	4 X
生长结束期	1955	23 X	未结束	未结束	1975	10 X	未结束	未结束
	1978	8 X	18 X	25 X	1976	18 X	23 X	28 X

从1974—1978年没有发现苹果树临界的冬季绝对最低温度，然而发现了一年生枝条受害，在1975—1976和1976—1977年冬季搜集的很多品种一年生枝条受害，在1976—

1979年受害是大量的并且特别严重的，甚至引起搜集的非越冬类型的品种的死亡（表三）。

如从表二和图2.3中看得出，在1955

年中、晚熟品种生长期没有结束，然而从三月到十一月的旬平均气温在适宜的曲线周围变动及苹果树的热量保证条件是适宜的（温度高于15℃时期是足够长的）。锻炼第一阶段条件也接近适宜的，在十二月周期性的融冻天气到来，但是这样的天气不能够消除

获得的抗性（生物学休眠时期继续存在），在冬季里出现的温度变动没有达到正值，绝对最低温度（-25、-29℃），仅仅引起只是搜集的非越冬性品种才遭受轻度的危害（表三）。

表三、搜集的各种苹果树品种一年生枝条越冬受害的等级（全苏植物研究所甫洛夫斯克试验站）

越冬的种类	品 种	1974	1975	1976	1977	1978
高度抗寒 和 抗 寒	Тасжное	0	0	0	0	0
	Уральское наливное	0	0	0	0.5	0
	Анисик омский	0	0	0	0.5	0
	Уралец	0	0	0	1	0
	Китайка золотая ранняя	0	0	0	1	0
中 等 抗 寒	Антоновка обыкновенная	0	0	0	0	0
	Коричное полосатое	0	0	0	2	0
	Налив белый	0	0	0	1	0
	Боровинка	0	0	0	2	0
	Анис серый	0	0	0	1	0
	Балтика	0	1	0	2	0
	Душистое	0	0	0	2	0
	Бессемянка	0	0	0	2	0
	Уэлси	0	0	0	1	0
	Пепин шафранный	0	0	0	0	0
弱 抗 寒	Лобо	0	0	0	2	0
	Окере	0	3	0	1	0
	Arreskov	0	0	1	3	0
不 抗 寒	Silvia	0	0	0	3	不良状况
	Fukutami	0	0	2	3	"
	Ouke of clarens	0	0	2.5	3	"
	Fames	0	0	0.5	2.5	"
	Kendal	0	0	0	3	"
	Williams Rougu	0	0	0	4	"
	Drjaeble	0	0	0.5	3	"
	Наньшань	0	0	1	3	"
	Red Boskoop	0	0	1	3	"
	Hiorthoem Mariaeble	0	0	0	3	"
	Iorka Red	0	0	1	4	"
	Rolund	0	0	0	5	死亡
	Me. Intosh tetraploid	0	0	0	5	"
	Sarirole	0	0	0	3	"
	Roba	0	0	0	5	"

在1976年所有品种的类型生长都结束了,但是在夏季苹果树高于 15°C 热量保证时期是短,罕见的,加之断断续续的(图1),春天、夏天和秋天的气温比适宜温度低得多。没有苹果树秋天锻炼的条件,因为从10月末和到12月中旬气温低于 0°C (-2°C)。实际上无论对第一或对第二锻炼阶段都没有正常进行的条件。

在初冬发现温度升高到正值,在1976—1977年冬季之前,苹果树没能形成抗严寒的条件,虽然绝对最低气温不是临界值,并没有下降到 -26°C 以下,但是仍然引起搜集的大多数品种年生长量遭受大批而且严重的损害,其中非越冬类型中的多数品种都死了,或者在死亡的边缘(表三)。必须指出,这是因为在冬末出现不稳定的温度和温度下降到正值。

这样一来,关于绝对最低温度1976—1977年冬季比1975—1976年冬季较温和些,但是,在1975年的苹果树具有形成锻炼和抗性的适宜条件,在1976年没有这样的条件,却成为没有抗性的决定性因素。

对1978—1979年普斯科夫地区冬季分析

是值得注意的(是俄罗斯社会主义联邦共和国非黑钙土地带西北的园艺业最好的地区),就是这个地区的同年冬季发现苹果树受害最重。

在普斯科夫地区从三月到十月的温度条件与巴甫洛夫斯克试验站的条件互相差别不大,但是在11月,即在锻炼最后阶段,在普斯科夫气温是零上稍高些,持续时间较长,随后出现明显的取消锻炼时期,发现普斯科夫气温(-41°C)比巴甫洛夫斯克(-37°C)有明显地下降。

苹果树获得的越冬特性不是十分牢固的,当气温高于零度时就会丧失,同时在取消锻炼的温度和绝对最低温度之间的范围愈广,苹果树就有可能受害愈重,在普斯科夫1978—1979年的冬天在这个值之间的范围是 46°C (5和 -41°C),而在巴甫洛夫斯克是 40.6°C (3.6°C 和 -37°C)(几乎在 6°C 以下),这是苹果树受害不同程度的原因。

译自苏联《气象与水文》

1982年 第1期 88—94页

译者:王秉昆

校者:仇振标

作物霜害和环境条件

第1报 大豆苗的霜害和冻结温度的关系

中山捷一郎等

1. 前言

虽然作物霜害的调查经常进行,但因霜害的发生在时间、空间分布上是不规律的,因而要准确地掌握作物在野外冷却、结霜、作物体结冰和解冻状态是困难的。为了弥补情报不足,进行了许多实验。

植物体细胞内外的水,因为溶解了各种物质,故其熔点比纯水的熔点(0°C)低。甚至在熔点时不结冰,而成为过冷却水。关于植物冻死的原因,安藤(1919)认为是由原生质被破坏而引起的;Levitt(1956)提到即使仅细胞间隙结冰,也有冻死的现象;朝比奈(1958)指出在细胞间隙结冰时,也可以看到与细胞内结冰一样的原生质凝固状态,阐明了观察组织结冰状态,对于认识植物因细胞内结冰而致死的必要性。

关于植物的冷却,解冻速度与受害的关系,也有许多报告。至于受冻叶的升温速度与受害的关系,酒井、吉田1967年就有过报告。当解冻速度在 $0.8^{\circ}\text{C}/\text{分}$ 时,椴松的芽几乎不受害。然而一超过 $2^{\circ}\text{C}/\text{分}$ 时,受害就变大。在接近叶液熔点温度放置10分钟后,急速升温的,也没有受害。从实地观测和实验资料来看,解冻速度不超过 $1^{\circ}\text{C}/\text{分}$ 时,很少涉及早晨日光的有害作用。另外,吉田、酒井1967年根据黄杨和狗尾杨叶子进行的实验,认为:通过叶液熔点温度范围的速度越快,受害越重,但熔点以前的升温速度没有

影响。北浦1967年曾提到桑叶在解冻前后,升温速度与受害之间都没有关系。受冻的叶子,经过低于受害的临界温度时,直线光线略微使其受害增大。另外,小中原1975年谈到柑桔的枝叶,急剧解冻的,受害加重。解冻后把它放在直射光或高温(22°C)条件下,比放在野外遮阴的地方,受害加剧了。另一方面,关于冷却速度和受害之间的关系,Finkle(1974)报告了用瑞典芜菁的根而得到的实验结果,在 -4°C 以下,急剧冷却的受害大。

这些实验,多半是用冷却空气使植物冻结的方法进行的。但在晴朗的夜晚,植物在野外由于辐射冷却,温度比周围空气低。本研究,笔者采用事先设计的辐射箱这一实验装置(羽生等1978,),使植物在辐射冷却环境下凝露、结霜,提供产生霜害的一种方法。

本实验考虑了实验装置的规模和便于处理,而选用了大豆苗。并以此为材料,试阐明对霜害影响最大的气象条件。实验时,千叶大学大泉久一教授提出了许多宝贵意见,对此深表谢意。此外,本实验是靠文部省1978年度研究费补助金而进行的。

2. 实验材料和方法

2.1 实验材料和育苗方法

因为实验装置小,供试大豆的生育期定