

植物的越冬

N. M. 瓦西里耶夫

科学出版社

植物的越冬

И. М. 瓦西里耶夫 著

何永集 刘富林 陈家修 译

科学出版社

1958

И. М. ВАСИЛЬЕВ
ЗИМОВКА РАСТЕНИЙ
Изд. АН СССР, Москва, 1958

內 容 提 要

本書分为三部分,第一部分敘述植物冬季死亡的原因:冻害、雪害、水涝、風害、淋溶、冰壳和冬季干旱的作用、喜溫植物由於寒冷而死亡,並論述植物如何抵抗不良的越冬条件。第二部分敘述耐寒力,包括:决定植物耐寒力的內在条件,促进耐寒力發展的外界条件(温度、光、供水条件及营养等等)的意义。作者以專門的章节敘述耐寒力与貯藏可塑性物質含量和轉化的关系;含水量与耐寒力的关系;渗透压和 pH 值与耐寒力的关系;生長过程强度、植物年齡和休眠状态与耐寒力的关系以及与它們所通过的發育阶段的关系。最后还談到提高植物耐寒力的方法。第三部分敘述植物耐寒类型的形成問題。作者很正确地指出:虽然在植物的耐寒力、耐旱力和耐鹽力之間存在有共同点,但並不像某些研究工作者那样把耐寒力归屬於普通抗性生理学范圍。其次作者根据米丘林生物学观点敘述了植物新的耐寒特性的形成、它們在个体發育中如何巩固下来以及如何遺傳給后代的基本規律,外界环境、杂交和选种在这种特性形成过程中的意义。最后談到測定植物耐寒力的方法。

本書可供我国植物生理工作者、研究人員和农業、园艺、育种科学家們进行研究与教学时加以参考。

本書由陈家修翻譯第一編,第二編的第八、九、十章;刘富林翻譯第二編的第一、二兩章;何永集翻譯第二編的第三、四、五、六、七章及第三編。

植物的越冬

[苏] И. М. 瓦西里耶夫著
何永集 刘富林 陈家修譯

科学出版社出版(北京朝陽門大街 117 号)
北京市書刊出版業營業許可証出字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷 新华書店总經售

1958 年 8 月第 一 版 書号: 1300 字数: 346,000
1958 年 8 月第一次印刷 开本: 787×1092 1/16
(京) 0001-1,890 印张: 15

定价: (10) 2.10 元

目 錄

中文版序	1
序	2
第一編 植物在越冬期中的受害和死亡	
引言	3
第一章 關於植物冻害概念的發展史簡介	3
一. 古代關於植物冻害的概念	3
二. 關於植物冻害过程中細胞体内变化的最初概念	7
三. 近百年来在植物冻害領域中最主要的研究	9
結 論	12
√第二章 現代關於植物冻害的概念	13
一. 植物因严寒而受害和死亡的一般情况	13
二. 植物的冻害	14
三. 結冰对植物的机械损伤	15
• 四. 細胞的脱水是植物在冻結时死亡的原因	18
• 五. 低温对植物的特殊作用	20
• 六. 某些个别因素在植物冻結时的剧烈影响	21
• 七. 根据現代資料論植物的冻害	21
結 論	23
↓第三章 喜溫植物因寒冷而被冻死	23
一. 關於植物被冻死的概念的發展簡述	24
√二. 喜溫植物“受寒”的現代解釋	26
三. 植物的“受寒”与冻害	27
結 論	28
第四章 植物的涝害	28
一. 植物涝害研究的梗概	29
二. 秋季期間土壤过分湿润及其对植物的影响	30
三. 春季期間土壤过分湿润及其对植物的影响	33
結 論	34
第五章 冰層及其对植物的作用	35
一. 關於冰層对植物的机械作用与植物的窒息論	36
二. 冰層对植物有利和有害的作用	37
三. 冰層的分佈及类型	38
結 論	38
↓第六章 冬旱及其对植物的作用	39
一. 關於冬旱对植物作用的研究梗概	39
二. 草本植物在越冬期間的干萎	40
√三. 木本植物在冬季期間的干萎	41
結 論	43
第七章 植物的根露出土、表土吹失和表土冲刷	43
一. 植物的根露出土	43
二. 植物的表土吹失	45

三. 植物的表土冲刷	46
結 論	46
第八章 病虫害及其对越冬植物死亡的作用	47
一. 牲畜及啮齿目动物对越冬植物的危害	47
二. 越冬植物的虫害	48
三. 越冬植物的病害	50
結 論	52
第九章 植物的雪害	52
一. 雪害生理学的起源	52
二. 在植物雪害中的寄生真菌的生物学及作用	55
三. 植物雪害现代的释义	58
結 論	59
第十章 保护植物免遭不良越冬条件危害的措施	60
一. 保护草本植物免遭不良越冬条件危害的措施	60
二. 保护果树乔木及浆果灌木免遭不良越冬条件危害的措施	64
三. 保护喜温植物、亚热带植物和热带植物免遭不良越冬条件危害的措施	66
結 論	69

第二編 植物耐寒生理学

引言	70
第一章 植物耐寒力概念的發展簡史	70
一. 早期对植物耐寒力的主要研究工作	70
二. 关于决定植物耐寒力的細胞内变化的概念	73
三. 最近十年内对植物耐寒力的主要研究	75
結 論	79
第二章 植物耐寒力与外界条件的关系	80
一. 在一年内植物耐寒力的变化	80
二. 植物耐寒力与温度的关系	80
三. 植物耐寒力与光的关系	83
四. 植物耐寒力与供水条件的关系	85
五. 土壤营养对植物耐寒力的意义	86
六. 土壤营养的主要元素——氮、磷和鉀——在植物耐寒力上的作用	86
七. 在近代概念中外界条件对植物耐寒力的作用	88
結 論	90
第三章 秋季生長和植物耐寒力的發展	90
一. 冬小麦和春小麦在低温条件下的生長	90
二. 低温条件下冬小麦和春小麦个别品种間生長上的差異	93
三. 冬小麦和春小麦品种耐寒力同低温条件下生長差異的关系	94
四. 比較各种系統远緣植物的秋季生長与耐寒力	98
五. 果树与漿果灌木的秋季生長与耐寒力的發展	100
六. 亚热带植物的秋季生長和耐寒力的發展	101
七. 秋季生長与植物耐寒力特性的关系	102
結 論	103
第四章 可塑性貯藏物質与植物耐寒力	103
一. 可塑性物質的积累与冬小麦和春小麦生長差異的关系	104
二. 冬性和春性谷类作物的糖分的积累与耐寒力的發展	106
三. 糖分各种形式的互相轉化和冬性与春性谷类作物的耐寒力	108
四. 冬作物越冬植株在行呼吸作用时对可塑性貯藏物質的利用	111
五. 可塑性貯藏物質和越冬乔木与灌木的耐寒力	112

六. 可塑性貯藏物与亞热带植物和喜溫植物的耐寒力	113
七. 越冬期間細胞内可塑性物質的沉积的特性与这一过程对植物耐寒力的意义	114
結 論	115
第五章 含水量、滲透压和 pH 值的变化与植物耐寒力的关系	115
一. 越冬草本植物的含水量与耐寒力	115
二. 耐寒力不同的冬小麦在越冬期間内滲透压的变动	117
三. 耐寒力不同的冬小麦品种在越冬时期内一切溶解在細胞液内的物質的濃度变化	117
四. 耐寒力不同的冬小麦品种在越冬期間氫离子濃度(pH)的变化	119
五. 含水量和滲透压的变化与越冬乔木和灌木耐寒力的关系	119
六. 含水量和滲透压的变化与亞热带和热带植物耐寒力的关系	121
七. 植物耐寒力特性与含水量和滲透压的变化的关系	121
結 論	122
第六章 原生質的膠体化学变化与植物耐寒力	123
一. 原生質的水分特性和植物耐寒力	123
二. 原生質的粘度和植物耐寒力	124
三. 原生質的透性和植物耐寒力	125
四. 原生質的吸附能力与植物耐寒力	126
五. 酶的活动性和植物耐寒力	127
六. 生物学上的活动性物質与植物耐寒力	128
七. 植物耐寒力特性与原生質膠体化学特性的关系	131
結 論	133
第七章 年齡状况和植物耐寒力	133
一. 严寒对植物和植物各个部位的影响与年齡状况的关系	133
二. 复壯和植物的耐寒力	134
三. 播种期不同的冬作物的耐寒力	135
四. 植物耐寒力与种子生活力的关系	136
五. 可塑性貯藏物質及其在不同年齡的植株与植株各个部位中的作用	138
六. 幼嫩的与受过鍛鍊的植株其原生質的膠体化学特性	139
結 論	140
第八章 秋冬休眠和植物耐寒力	141
一. 植物秋冬休眠的現象	141
二. 北方和溫帶越冬乔木及灌木的秋冬休眠	142
三. 越冬草本植物的秋冬休眠	143
四. 亞热带植物的秋冬休眠	144
五. 植物細胞内部的变化与秋冬休眠的关系	145
六. 植物秋冬休眠的自然过程及其人工过制法	147
七. 植物秋冬休眠的适应性的意义	148
結 論	150
第九章 植物的冬种性和耐寒力	150
一. 越冬植物的冬种性	151
二. 越冬植物的春化阶段的特性	151
三. 越冬植物的光照阶段的特性	152
四. 植物的春化阶段、生長和耐寒力	152
五. 植物的光照阶段、生長和耐寒力	153
六. 冬种性和植物生殖器官的形成	162
七. 冬种性对植物耐寒力的适应性的意义	161
結 論	166
第十章 提高植物耐寒力的原則	167
一. 利用通过土壤影响的方法来提高植物耐寒力	167
二. 利用变更播种日期的方法来提高植物耐寒力	169
三. 以直接影响种子和綠色植物的方法来提高植物耐寒力	172
結 論	173

第三編 越冬植物类型的形成

引言	174
第一章 植物在自然界和栽培条件下的耐寒力	174
一. 植物的耐寒力和居住条件	174
二. 耐寒力与植物分类学原理	177
結 論	178
第二章 耐寒力的特性和耐寒植物类型	178
一. 植物适应越冬的解剖形态学特征	178
二. 雪層下植物的生長和越冬植物的其他特性	180
三. 植物的耐寒力、耐旱力和耐鹼力	181
四. 耐寒植物的类型	183
結 論	185
第三章 植物耐寒力特性新类型的出現与外界条件的关系	186
一. 植物个体發育中耐寒力特性的固定	186
二. 植物耐寒力新类型的遺傳	188
三. 植物的本性及其在耐寒力遺傳變異性中的作用	189
四. 植物遺傳基础的动摇和耐寒力特性的新类型的出現	190
五. 植物耐寒力新类型的本性	191
結 論	193
第四章 杂交是植物耐寒力的因素	194
一. 杂交在选育植物耐寒力方面的意义	194
二. 杂交植物耐寒力遺傳的原理	195
三. 杂交种耐寒力特性的新类型的出現	196
四. 杂交种植物耐寒力特性的發展和固定	198
五. 营养杂交及其在植物耐寒力方面的作用	198
六. 耐寒植物杂交亲本的选配	200
結 論	201
第五章 植物耐寒力特性的遺傳變異性的病理学	201
一. 在冷却和麻醉影响下細胞的病变	201
二. 多倍体植物在高山地区和北極地区的集聚	202
三. 多倍体植物的形态解剖学和生理学特性	203
四. 多倍体植物的耐寒力	204
結 論	205
第六章 在形成耐寒力更高的植物类型中选择及其作用	206
一. 植物耐寒力的自然选择	206
二. 植物耐寒力的人工选择	208
三. 耐寒力选择与植物其他特性的关系	207
結 論	208
第七章 植物耐寒力的試驗	208
一. 植物耐寒力的大田試驗	208
二. 試驗植物耐寒力的誘导法	211
三. 鑑定植物耐寒力的間接法	212
結 論	213
第八章 苏联的植物越冬問題(总结)	213
一. 植物越冬問題在苏联国民經济上的意义	214
二. 苏联科学在解决植物越冬方面的成就	214
三. 社会主义制度是順利解决苏联植物越冬問題的保証	215
参考文献	217
人名对照表	256

中文版序

中华人民共和国的大部分領土具有溫帶和亞熱帶氣候。在這裡，冬季嚴寒是常有的現象。農業植物遭受到嚴寒和其他不良的越冬條件的危害。植物在冬季受寒害和死亡，常給農業帶來很大的損失。因此中國的植物栽培業中與在蘇聯的植物栽培業中一樣，植物的安全越冬問題也是極重要的。

“植物的越冬”一書我是為蘇聯寫的，但它對中國也可能用得到，因此我很樂意地贊同它在中國出版。本書是根據我所參閱過的、並有批判地進行研究過的、全部關於植物越冬問題的文獻、和本人多年的研究工作所寫成的。在蘇聯本書受到熱烈的歡迎，且在短時間內即行售罄。我希望它在中國也會受到大家的熱烈歡迎。

生物科學博士 И. М. 瓦西里耶夫教授於 1957 年

(劉富林譯)

科学的使命是要使农人的劳动
变成更有生产能力的劳动。

——K. A. 季米里亞捷夫

序

本書旨在提供有关我們植物栽培实际問題相关联的植物越冬的現代科学概念。作者編著本書首先以自己多年来的試驗研究和在自然界的观察,以及根据多次調查越冬农作物的材料为依据。調查工作系历年来应苏联农業部、俄罗斯苏維埃联邦社会主义共和国农業部之命、以及各地方农業机关的委託进行的。

作者曾經在下列不同的气候和土壤地区对植物的越冬情况进行过观察:莫斯科州、庫爾斯克州、烏克蘭、白俄罗斯、拉脫維亞、列宁格勒州、罗斯托夫州、克拉斯諾达尔边区、斯塔夫罗波尔边区、黑海沿岸由巴統至索奇、伏尔加河流域、莫尔多瓦苏維埃社会主义自治共和国、烏拉尔、西伯利亞、远东、庫頁島以及中亞細亞。試驗研究的結果經常地与自然界中和农業實踐中所观察的情况相吻合。

凡本人亲自研究的材料,都附加有各种文献資料。作者不打算把全部有关該章节的文献詳尽無遺地一一闡述,因为在每一个問題上进行大量的研究,这在現在仍然是不可能的,而認為有必要,對於植物越冬的主要問題的研究發展作出概念。

最主要的文献来源乃是米丘林全集,依万·符拉基米羅維奇·米丘林不仅解釋了有关植物越冬的許多現象,而且指明了有計劃、有意識地按照經濟的需要,来改造越冬植物本性的广闊道路。米丘林給我国培育了300余种耐寒的果树、和其他植物的品种,并把果树栽培業和葡萄栽培業远远地推广到北方去;但米丘林的主要功績却在於:他为順利地解决植物越冬的問題建立了真正科学的基础。

本書曾承蒙許多專家审閱过,他們的意見都是非常宝贵的。作者謹向他們表示衷心的謝意。特別要感謝作者已逝的老师 H. A. 馬克西莫夫院士,並向 H. B. 齐津院士、A. Л. 庫爾薩諾夫院士、苏联科学院通訊院士 И. И. 杜曼諾夫、П. A. 金傑里教授、季米里亞捷夫农学院植物生理教研組主任 И. И. 古納尔致以衷心的謝忱。

著 者

第一編 植物在越冬期中的受害和死亡

引 言

冬天就植物說來，是一場嚴重的考驗。在這一時期內，它們遭受着多種多樣的苦難。

按照凡能引起植物死亡的主要原因來區分，計有：凍害、“受寒”（喜溫植物因寒冷而冷死）、關係於植株地下部分曝露的根露出土、表土吹失和表土沖刷、雪霉菌引起的雪害、土壤中與土壤上層長期積水的淹害、以及由於長時期缺乏地面復雪和冬天強烈刮風而遭受干萎。

任何一種有害的因素，通常都不能單獨對植物有所影響，植物在冬天遭到傷害而死亡，原因通常極為錯綜複雜。而其中最重要的原因就是凍害。植物因凍害而損傷，乃是其它因素以後造成致死作用的兆源。往往凍害的出現，也就是植物死亡的致命的原因。因此，我們將首先論到凍害對植物有害的影響。

第一章 關於植物凍害概念的發展史簡介

在晚秋、冬天和早春時，嚴寒在田間、果園和菜園所造成的浩劫，向來是人們注意的對象。在古老的文獻中能找到這樣的記載，例如，諾夫哥羅德（Новгородск）年鑑中在 1127 年曾記載說：“該年夏天時，沃爾霍夫地區的水位很高，在亞科夫列夫（Яковлев）節日前就已下雪了，因而在秋天嚴寒也就來臨了。”因此這類事實老早就開始引起學者們的注意了。早在 17 世紀植物科學萌芽初期的科學書籍中，我們也能看到一些敘述植物因越冬的不良條件而造成傷亡的論著。隨着時代的演進，關於這一問題的研究更日益淵博了。

一．古代關於植物凍害的概念

最早論述植物凍害的學者之一，是 17 世紀偉大的植物學家、牛津植物園主事波巴爾特（Bobart, 1683）。在他的論著中，我們看到了在樹木枝條、樹干上以及根部受凍害而造成的各種傷痕的記載，他指出了某些植物的耐寒力是各不相同的。

1708/1709 年冬，西歐空前未有的嚴寒，當時寒冷達零下 40 度，植物受害現象吸引了科學家的注意。紛紛記載了這次嚴寒對動植物的影響。翌年，當時著名的氣象學家迪格哈姆（Degham, 1709）闡述了這一年冬天的氣候特征，並報導了使植物傷亡的各種因素。

在布豐和特哈米爾（Buffon, Duhamel, 1737）（18 世紀前半葉著名的法國科學家）兩人的論著中，我們也見到寒冷對植物的作用，如樹木莖干上的各種裂縫和多液

汁枝条衰亡状态的外部特征的詳細記載。他們着重指出了寒冷的危害作用，在湿度愈大的情況下，其危害性比干旱时就愈強烈。布丰与特哈米尔認為，为害最烈的是在冰雪解冻后乍暖还寒的时候。

保护植物免受不良越冬条件損害的方法，历来是复雪和种植防护林帶。在这方面很可作为借鏡說明的，是 Г. Я. 艾克列宾(Эклевен, 1766)“論西伯利亞桤及其巨大意义”的一篇論文，該文系刊載於俄罗斯早期的农业杂志“促进俄罗斯农业及房屋建设的自由经济协会彙报”1765年创刊号上。艾克列宾写道：“而把这种树木种植在大田周圍，来阻擋凜烈的东北風的措施，既是有利而又是必需的。因为正如上所說，如果在大田周圍种植这些树木，因而大田就被遮擋起来抗御东北風，那么毫無疑問，能够有希望得到比普通产量增多一倍的收成，而且庄稼成熟也提早了。”(第68頁)

И. 別林(Белин, 1861)在1861年“园艺”杂志上發表的“烏拉基米尔州园艺業簡訊”也是同样值得注意的。作者写道：“烏拉基米尔、苏茲达尔、維亞茲尼基以及穆罗等地方历来以苹果和櫻桃果园馳名於世。十八世紀在烏拉基米尔州果园之多，以至果园供应果品数量之丰富、時間之長以及銷行之广皆無法形容。其盛況决非今日我們的果园所能相比……。20—40年以前，我們防寒抗冷的工作做得出色而安全——沿着烏拉基米尔、特維尔、諾夫科羅特州，一直紧靠拉多加湖都是森林。現在这些防御条件沒有了，因为森林都砍伐殆尽了。”(第292頁)

类似以上的說明，是不胜枚举的。

植物受寒冷而伤亡，据早期的研究家們看来，似乎是完全容易理解的：如果在岩石裂縫中結冰时，水能够破裂石塊，那么在植物体内結冰时，使木質部破裂也就没有什么奇怪的了，而多液汁植物的柔軟細胞就更不用說啦。根据这种概念，如是就产生了我們在十七、八世紀的文獻中所能閱讀到的、說明植物冻死原因的一些初步的嘗試。

这些單純根据膚淺的觀察和物理学的类推得来的概念，在1830年已被葛彼尔特(Göppert, 1830)所推翻了，他曾立志要驗證：植物受严寒而死亡，是不是真正与細胞破裂有关，無論是各种各样植物冻结的各部分組織，或是冻死以后已冻的各部分組織，他都放在显微鏡下进行了直接的檢驗。葛彼尔特却未發現有因冰冻而破裂的細胞。所有的細胞(在严寒以后仍保持生活的細胞和死亡了的細胞)全是完整無缺的，而从其細胞壁看来，也好像完全未曾受到損害的一样。死細胞与活細胞兩者之間唯一的差別，就是細胞丧失了保持水分的能力；这是因为細胞液流入細胞隙間，所以細胞壁失去它固有的緊張压而呈松弛状态。

葛彼尔特的研究，为广泛运用显微鏡到科学研究实践中去深入地研究冻害現象打下了基础。但是，葛彼尔特却又起了重大的不良作用，他強調了冻害現象活力論的觀點。根据他的概念，植物之所以因严寒而死亡，是因为植物所固有的“生活力”范围被限制的緣故。按葛彼尔特的意見，当严寒影响植物时所發生的內部变化，是死后發生的变化，对植物的死亡不發生作用。这种对待冻害的觀點，反映了統治当时科学界的特别是在德国的唯心主义的世界觀。

究竟植物在什么时候死亡——是在冻结时，还是在解冻时，这一问题若得到解决，才会对发展冻害的概念起巨大的作用。葛彼尔特认为：植物冻害的直接原因，是低温的特殊作用。但是，这一解释，对于自古以来大家都知道的生长在光照良好的南面坡地上的谷类作物、以及大多数向南的树木，每因春寒而常常受到奇重的伤害，这一点是难以说明的。

在特烈维拉努斯(Treviranus, 1838)论著中，我们找到了按照新的观念来解释冻害现象的尝试，他证明了，如果尽量使受到冻伤部分的解冻过程缓慢些，严寒对植物为害的作用可大大减轻，甚至完全可以免除。根据以上论点，特烈维拉努斯进行了自己的试验：受冻害的苹果，在盛有冰块的水中解冻时，完全保持了它固有的外形和色、香、味；当在空气中用普通方法解冻时则腐烂了。这种关于缓慢解冻的积极意义的思想，被19世纪下半叶著名的德国生理学家萨克斯(Sachs, 1860; 详见第二版, 1892年)所接受并发展了，他用来作为“解冻理论”的基本原理。

萨克斯试验研究部分是从显微镜观察植物体内结冰时开始的。萨克斯确证了在他的前人沙赫特(Schacht, 1856—1859)所认为的冻结，不是在细胞内而是在细胞间隙这一原理以后，就发现了冰晶的发生和增大，完全取决于温度降低的速度：如果植物结冰迅速，则在细胞间隙全部结冰；如果结冰缓慢，只是在个别的地方发生冰晶，好像是混杂在组织中似的，且其大小超过它周围的细胞。萨克斯在研究这些晶体成分时，发现它们几乎是纯净的略呈酸性的水液。当它们解冻并蒸发以后，干燥的废物不超过0.1%。据萨克斯称，结冰是从各个细胞表层出现薄薄一层六角形冰层开始的，随着温度的降低而逐渐加厚，而变成高耸的冰稜。每一冰稜依靠由几个有时是很多个相邻细胞所流入的水分而加大，这样的细胞在冻结过程中失水、体积减小并失去膨压。

萨克斯在研究受冻害的植物组织解冻过程时，曾发现冻结的作用如何完全取决于解冻的快慢：如果缓慢，由冰融化的全部水分被细胞所吸取，它们恢复到原来的正常状态，则结冰不起作用；相反，要是解冻迅速，则由冰融化的水分充斥于细胞间隙，细胞不仅失去吸取这种水分的能力，而且也很少能保持原有的液汁，这种液汁只要略加挤压，就会从细胞内流出来。萨克斯(1892)作出了如下的主要结论：“我的关于植物冻害的概念与葛彼尔特的概念不同之处在于，他认为冻结是重心，相反，而我却认为冻结的作用是没有害处的，我认定植物冻结死亡的原因，仅仅是解冻的条件。”(第35页)

植物死亡不是在冻结时，而是在解冻时，就是在解冻迅速的情况下发生的，萨克斯这种肯定的说法，特别是在园艺学家中间赢得了多数的赞同者。这种说法能很好地符合广大人士所熟知的事实。要驳斥它是不容易的，因为如果要判断植物在它们冻结过程中死亡，就要能找出外部特征的依据，但却没有任何外部的特征——植物死亡只是在解冻以后才能察觉。但是不久这类反驳理论毕竟接踵而至了。葛彼尔特(1871)曾经找到了某一些植物死亡的时间，能够断定正是在冻结的时候，——这些植物就是鹤顶花(*Phajus grandifolia*)和蝦脊蘭(*Calanthe veratrifolia*)；無論死亡是受什么影响，它們的花瓣总是在死亡时發藍色。这种發藍现象就是正当温度下降到一

定程度而冻结时發生的。葛彼尔特基於这类事实，作了結論：“植物因严寒而死亡發生的時間正是冻结的时候，而不是在解冻的时候，这是严寒的直接影响，所以不是由於解冻所影响的。”（第402頁）

另外，薩克斯的学生繆列尔-杜尔高（Müller-Thurgau, 1880, 1886）对他作了很强烈的反駁。繆列尔-杜尔高採取薩克斯一样的方法，重新着手对被冻结了的植物体内結冰的研究加以驗證，並在确証了他老师的基本原理以后，就查明出一种重要的事实：植物結冰不是轉瞬一刹那的工夫，而是在某种發生保护作用的过冷却現象以后發生的。植物在过冷却状态中能經受住它本身所遭到的致命严寒，而能安好無恙。例如，馬鈴薯在过冷却状态下，能忍受的温度达 -4°C ，但是只要它一結冰，即使在这种情况下，温度升高至 -1°C ，也会立即死亡。

繆列尔-杜尔高並对薩克斯的受冻植物解冻試驗作了校正，而查明了其中方法上的錯誤。薩克斯將洋蕪青油菜、甜菜、烟草和其他植物的叶子，以及甜菜根的塊根部分和南瓜果实，浸在冷水中和置放空气中解冻作了比較，从而認定在水中进行解冻，比放在空气中的解冻要緩慢一些。而事实上，根据繆列尔-杜尔高对被冻害的植物的温度得到的观察結果，就証明了它們在水中进行解冻却比在空气中要快。所有这些情况，使得繆列尔-杜尔高拋棄了薩克斯的观点，而作出这样的結論：植物的死亡是在結冻的过程中，而不是在解冻时。

但是，即使是繆列尔-杜尔高也好，还是葛彼尔特也好，他們都不能徹底地駁倒薩克斯的理論。許許多多鉄的事实皆确鑿無疑地証明薩克斯關於緩慢解冻意义的原理正确性，这一点就是連繆列尔-杜尔高（1894）本人在研究被冻害的果实解冻时，后来也不得不信服。被冻害过的苹果和梨，如果它們解冻进行緩慢，則仍能保持完好；如果进行迅速，則要腐爛甚至敗坏。这一事实使得繆列尔-杜尔高，不得不改变他自己以前对待薩克斯關於解冻概念的态度，而承認至少在某种情况下，这种概念仍然是正确的。

与薩克斯爭辯的葛彼尔特和繆列尔-杜尔高，他倆人对植物在严寒作用下，發生死亡的直接原因的看法是有分歧的：葛彼尔特坚持的观点是低温特別的作用，繆列尔-杜尔高却把植物在冻害情况下的死亡，同植物体内結冰联系起来了。

葛彼尔特的概念只是根据推理。他不曾进行过任何的試驗使得他得到直接的論証，来反駁繆列尔-杜尔高。相反，繆列尔-杜尔高却有許許多多的試驗材料。繆列尔-杜尔高除掉前面已經論述的研究，即關於由过冷却与以后冻结所引起的各种現象、以及确証冻结对植物冻害作用以外，他还有許多其他研究的憑据。特別值得提出的，是他用冻结的方法来处理鶴頂花（*Phajus*）、秋海棠（*Begonia*）、玉米、葡萄等这一类不能抗寒植物的叶子的試驗。在解冻以后，直接紧靠在冰塊堆聚处的全部細胞都是死了。离这些地方远的細胞，虽然也受了相同的温度，但仍然是活着的。据繆列尔-杜尔高所称，这一事实就不可反駁地証明了：应当認為細胞死亡的原因，不是低温，而是在細胞附近的結冰。

在本世紀初期，在這一問題上又發生了新的爭論。葛彼尔特思想的繼承者是梅

茨(Mez, 1905), 繆列尔-杜尔高的拥护者是馬克西莫夫(Н. А. Максимов, 1913)。梅茨証明出植物体内結冰的意义, 不是消极的而是积极的, 因为在水分結冰时、以及这时候細胞液内的溶質結晶要放出热量, 它在一定限度内能使植物温暖, 能使植物致命的特別低温延迟到来。相反地, 过冷却現象是有害的, 並且植物要使用細胞内形成的油分, 来防止过冷却的为害, 因为含有油分就能减少甚至能消灭过冷却現象。梅茨曾經断言, 細胞失水之所以决不会对植物冻害有作用, 就是因为細胞全部冻结范围, 是 $0\sim-6^{\circ}\text{C}$, 如果温度更低时, 植物繼續脫水是不会的, 而它遭受的只是特別低温的作用。

Н. А. 馬克西莫夫对这些原理加以試驗和批判式的驗證, 他認為: 这些原理是“在理論上的錯誤假定、和不正确分析試驗資料的結果。”(馬克西莫夫, 1913, 第131—132頁)馬克西莫夫的研究, 开辟了研究植物冻害現象的新的与我們同时代的阶段。

二. 關於植物冻害过程中細胞体内变化的最初概念

無論从任何观点来研究冻害現象, 总要發生这样的一个问题: 这时候植物的細胞要發生怎样的内部变化呢? 最早关于冰塊能破裂細胞的概念, 不是用实际的观察来証实, 而是完全单独根据水在結冰时, 膨胀現象的物理学上的推論。自从葛彼尔特的研究以后, 这一观点就被拋棄了。根据植物有机体与动物有机体类推的概念的这些观点, 也遭到了同样的命运。例如, 舒尔茨(Schulz, 1823)断言: 植物生活的原理, 是汁液在植物体内不断地运行, 好像是动物体内的血液运行一样。在严寒作用下, 汁液凝結, 所以植物發生死亡。霍弗曼(Hoffman, 1857)因为根据当时的关于空气对皮膚灼伤的有害作用的概念, 所以就認為空气也对植物細胞冻结后的解冻也起同样的有害作用, 这是因为它从結冰的細胞液内侵襲到植物体内。

我們在薩克斯(1860, 1860a)的論著中, 能找到他根据試驗的材料, 來說明冻害的初步嘗試, 他認為細胞受严寒冻害而死亡的直接原因是由於迅速解冻, 結果就造成了細胞壁“組織瓦解”。在薩克斯的想像中看来, 細胞壁是有孔的, 細胞液容易滲透到細胞間隙並蒸發出去, 而空气鑽入細胞内能將細胞的内容物氧化。細胞分解的初期过程, 是本来严格被分隔起来的細胞内容物(酸液与鹼液)的各种成分相互混攪所造成, 因此細胞就死亡了。薩克斯的理論似乎对風行一时的緩慢解冻, 能挽救植物不受冻害的概念, 奠定下了科学的基础。但是, 这一理論还是不十分完善的。它的主要原理, 也就是在解冻時間內發生細胞壁的“組織瓦解”, 这一論点是極不可靠的。關於把細胞壁看作是器官的概念, 把它同細胞的不可滲透性联系起来, 这显然是錯誤的。

从这种理論出發就不可能来理解那些彙集起来的关于植物冻害材料, 不論解冻条件如何, 都預先决定了它的命运。在1880年出版的弗朗克(Frank, 1880, 1895)“植物病害”教程中, 从其他观点来研究冻害現象, 对薩克斯的理論給予了真正应有的評價。据弗朗克所称, 当严寒对植物作用而引起植物死亡, 是起源於冻结事实的本身。在細胞間隙中凝結的冰, 似乎是吸取細胞内的水分, 这就是植物死亡的直接原因。叶

子在严寒長時間作用之下干萎的事实，即可引作例証，此时冰从細胞間隙內蒸發掉，而叶子变得像干草一样。

繆列尔-杜尔高利用了弗朗克的观念，作为“脫水理論”的基础。但是，繆列尔-杜尔高本人並沒有回答細胞脫水的有害作用表現在哪里。解决这样一个問題的是發展脫水理論的、成为这一理論的第二作者的莫里什(Molisch, 1897)承担起来了。

莫里什开始自己的研究工作，是从显微鏡下观测結冰对各种膠体、乳剂、染料以及鹽类溶液的作用开始的。原来在膠体与鹽类溶液結冰的同时，經常还發生有脫水及物質結構的变化。同質原始膠(желатин)在冻结时呈海绵狀就是这样的。自从莫里什研究了有生命的試驗材料以后，他發現出並不是所有的植物的結冰位置都在細胞外面。某些真菌类以及紫鴨跖草屬植物的結冰，是在細胞內和原生質內部。但是，不論外面或內部結冰，脫水和与此有关联的原生質的压縮和褶皺，都是細胞結冰必然的結果。莫里什得出的結論說，細胞由於結冰時發生脫水而死亡的原因，是原生質的結構受到了破坏，他在無生命的膠体結冰的情況下，也看到了同样的情况：“通常有生命的物質經受不住強烈的脫水，如果脫水超过一定限度，分子結構与原生質結構都会受到破坏。”(第72頁)

繆列尔-杜尔高和莫里什的理論，都把植物的冻害和植物在干旱情况下的干涸看作是一回事。植物在此两种情况下的死亡的原因，作者們都認為是原生質脫水。但是，这种肯定的說法並不能反映出真实情况，例如，菲弗尔(Pfeffer, 1904)就認為脫水理論頗值得怀疑，他曾經正确地指出了某些能忍耐 -20° 、 -30° 、甚至 -50°C 寒冷的植物並不能耐干涸；而具有能忍耐非常干涸能力的膨脹了的种子，即使輕微的寒冷也要冻结。

戈尔克(Gorke, 1907)对待冻害現象的态度，却不像繆列尔-杜尔高和莫里什那样的。他提出了去揭露冻害时候的植物体中所起化学变化的問題以后，就着手去研究那些溶解在植物体内所压挤出来的汁液中的各种蛋白質。戈尔克查明出，如果植物受到了冻害，那末絕大部分的蛋白質就要凝固起来，因此，受寒冷而冻死的植株內的汁液中的蛋白質的含量，要少於有生命的植株內的液汁中的含量，並且耐寒力較大的植物，其蛋白質在溫度較低时也会沉淀。这类植物的汁液中尚包含有少量的可溶性的鹽类。这一事实就完全使得戈尔克得到根据而定命为“冻害的化学理論”的論点：由於植物体内結冰以及与此相应的脫水所發生的影响，所以細胞汁液愈来愈濃，酸度也增大，以致引起蛋白質凝固和其他可溶性膠体的凝固現象；要是凝固作用超过一定限度而且具有不可逆的特性时，細胞就立即死亡。

戈尔克的理論，對於广泛探討植物冻害过程中的化学作用，奠定了基础，它促进了物理、膠体化学的迅速發展，並如償了研究家們利用化学的成果来了解冻害現象的宿願。可作为当时代表的是菲舍尔(Fischer, 1911)的研究，他把無生命的膠体受到寒冷作用时的那种状态中的变化，用它来在观察动物細胞中有生命的原生質，受到冻害时的变化兩者作了比較。菲舍尔根据自己本人的研究和一些文献資料确定出：在冻结影响之下，膠体会發生不可逆的变化，而且会失去了它們固有膨脹能力。在溫度

不同情况下的各种膠体,甚至同样的膠体中都有此类变化發生,它取決於膠体在冻结前所处的条件以及年齡:凡在冻结前經受得住低温的膠体,好像“習慣”了寒冷,則愈来愈堅強;新制成的、“年輕的”膠体比“老年的”膠体似乎是更耐寒冷一些。

菲舍尔把这些材料,同研究植物冻害的結果作了比較,然后得出結論說,严寒對於無生命的膠体所起作用的一切情况,也完全适合於有生命的原生質。膠体不可逆变化显示着因严寒而死亡的細胞丧失了持水力。各个膠体的不可逆变化是在一定温度下發生的,温度的差異決定於各个植物以及它們各个細胞、細胞内含物的元素三者对严寒不同的抵抗力。膠体在低温情况下对严寒的“習慣”對於植物在类似条件下,提高耐寒力的确定的事实是相同的。而且还有新制成的“年輕的”膠体比“老年的”膠体抵抗力大得多的情况,也完全与文献中所引述的植物年幼的組織具有大的抵抗力的情况相吻合。

菲舍尔肯定了無生命的膠体同有生命的原生質持水力的变化有共同之点,当然这是不可能完美詳盡地說明动植物冻害的本性,因为生命的原生質,更何况是整个細胞中包罗万象的内含物的細胞,要比任何膠体复杂多得多的生成物呢。菲舍尔本人在自己著作前附上的卷头語中写道:“在每一个动植物的有机体内进行的各种作用,是互相联系和相互約制的。如果进行这些作用所具有的速度,当温度降低而有不同程度的改变时,那末在有机体内存在的平衡就要受到破坏,它的生命也就遭到危險。”(1911,第134頁)但是这一重要的原理可惜該作者以后並未加以利用,而完全局限於表面的类推。

研究一下菲舍尔的学术著作,就能有条件来了解这一問題的来历,因为在現代杂志文献中關於植物冻害的探討記載已經寥寥無几了。

三. 近百年来在植物冻害領域中最主要的研究

關於植物冻害概念的新的發展阶段是从馬克西莫夫(1913)的工作才开始,他在值得我們自豪的植物生理学的領域中,曾奠定了祖國的研究工作远大前途的基础。

馬克西莫夫最先从低等植物冻害和耐寒力的現象着手研究,不久就轉到高等农業作物,一直繼續了很多年。刊載在馬克西莫夫(1913)碩士論文中的各种研究結果,就可見其梗概。

馬克西莫夫虽然反对梅茨的攻击,維護繆列尔-杜尔高和莫里什的脫水理論,但他却不是这一理論的盲目支持者,因为有很多事实这一理論並未加以闡明。而他本人的研究曾証明出,冻害是与非弗尔时代以来,一直公認的細胞滲透特性負荷者的原生質的表層受害有关系。当研究的試驗材料在各种預先冻结的溶液中冻结时,植物組織不曾遭到严寒的为害作用。溶液的保护作用,当它們同細胞原生質簡單接触(простое соприкосновение)时就显示出来了。由此可得到邏輯上的結論:細胞表面結冰时原生質受害和死亡的直接原因是由於冰晶本身。但是却發生了这样的一個問題:冰究竟怎样損害細胞原生質的表層呢?馬克西莫夫为了回答這一問題,曾作出關於

細胞原生質因冰的力學壓力對它的表層作用時受害和死亡的假定。馬克西莫夫作出結論：“在植物結冰時所形成的冰，對原生質膠體物質起的作用，不單單是脫水作用，而且還有力學上的凝固作用。”(1913, 第 305 頁)

馬克西莫夫關於冰施在原生質上面力學壓力的理論，對進一步了解凍害現象具有重大的意義。在這一問題上几乎所有的研究學家們都接受了這一理論，自然是以後逐漸根據新的材料而得到了修正。使馬克西莫夫的理論獲得最遠大的發展，是杜曼諾夫(И. И. Туманов, 1940)的試驗研究，他把冰施諸在原生質上面力學壓力的為害作用同原生質的強烈脫水聯繫起來了。杜曼諾夫的試驗曾證明，當預先注射水分到細胞隙間以後，假若在細胞隙間內即使是大塊大塊地凍結，冰也不會影響原生質。冰只影響大量失水的原生質，這種現象只有當植物在普通條件下，即隨着細胞中的水分進行結冰的時候細胞就強烈地脫水。在這些情況下冰的壓力(首先是加在原生質表層的)是有害的，因為這樣的表層受到破壞，冰晶即可滲透進來。因此在整個原生質內形成冰晶，由於受到冰晶的斷裂和擠壓原生質也就死亡了。

因此，據杜曼諾夫看來，細胞遭受嚴寒蹂躪而死亡，是由於原生質內結冰的緣故。布加耶甫斯基(М. Ф. Бугаевский, 1939, 1939a)也確証着這一點。布加耶甫斯基將冬小麥幼齡植株分蘗節上的無葉綠素的組織進行冷凍處理，他在顯微鏡下覺察出，如果溫度降至 $-3^{\circ}\sim-7^{\circ}\text{C}$ ，細胞表層就形成冰霜(наморозь)，要是繼續降低溫度，冰霜就要加濃，可是這時候細胞卻未遭到損害也沒有死亡。而如果溫度降至 -15° 、 -18°C 時，細胞內含物立即變形，原生質內全部發生冰晶，因冰晶“擴大起來，不僅使柔弱的原生質變形，使它受到擠壓脫水，而且……隨着冰晶面積的增大，就使原生質四分五裂地斷裂開來……。”(1939, 第 133 頁)在這種條件下凍結的細胞等到解凍以後，其原生質老早就死亡了。

關於嚴寒對植物作用所發生的原生質機械損傷的見解，在 B. C. 伊爾英(Илjin, 1930, 1933, 1934, 1935)研究細胞體內含水量變化對原生質影響的學術論著中，曾經作出了某些其他的臆斷。伊爾英曾經把在干旱條件下發生的脫水作用，與經過了預先質壁分離的細胞和未曾經過這樣處理過的細胞的各種組織凍結和解凍發生的作用，都一一作了比較。他確定出質壁分離的細胞，無論抗旱或是抗凍都具有抵抗力。這些細胞可以制成風干狀態，即使碰上硫酸也能經得住一些時日。通常在 -4° 、 -5°C 溫度下就進行凍結的紅菜苔(*Brassica oleracea* var. *Capitata* f. *alba*, красная капуста)的細胞，在溫度 -21.2° 、 -33.6° 甚至 -80°C 情況下，呈質壁分離狀態時候，仍然是活着的，如果細胞在解凍時期中質壁分離，也發生同樣的結果。

為了說明這一事實，伊爾英提出了這樣的一種假說。如果細胞因蒸發或結冰而脫水，那末它的液泡容積就變小，而液泡周圍的原生質也就收縮。如果細胞不曾發生質壁分離現象，那末包圍在它外面的具有伸縮能力的細胞壁，也能防止原生質收縮。因為原生質缺少使細胞壁分離的溶液，就不可能使得能發生巨大張力的細胞壁分割開來，原生質也就斷裂了。如果質壁分離了的細胞發生脫水，那末與細胞壁聯着的原生質，也就不能防止收縮並保持它的完整性。當水分進入到已脫水的細胞中時，由於