

植物的抗寒生理

张石城 编著



农业出版社

内 容 提 要

本书主要介绍植物抗寒性的生理研究,植物抗寒的特性与类型,处于 0°C 以下的冻害与霜害, 0°C 以上的低温冷害。研究抗寒性的主要问题,测定抗寒性的试验方法,以便加强植物冻害的研究。通过低温锻炼,提高植物的抗寒性。并以小麦、水稻、玉米、柑桔与苹果为例,介绍小麦越冬死苗与春季晚霜冻害,水稻、玉米的低温冷害,以及柑桔、苹果的抗寒研究、鉴定方法与防冻措施。可以根据作物品种的抗寒能力,科学地确定其适宜的种植地区与播种时期,培育抗寒性强的新品种;改进防冻抗灾的栽培措施,这是目前增加农业生产的重要问题之一。可供农业技术人员与知识青年学习参考。

植物的抗寒生理

张石城 编著

* * *

责任编辑 赵源林

农业出版社出版 (北京朝阳区枣营路)

新华书店北京发行所发行 北京市密云县印刷厂印刷

787×1092mm 32 开本 5.625 印张 117 千字

1990年10月第1版 1990年10月北京第1次印刷

印数 1—1,290册 定价 2.75 元

ISBN 7-109-01631-5/Q·77

目 录

一、植物抗寒的特性与类型	2
(一) 抗寒植物的特性	2
(二) 抗寒植物的类型	3
二、冻害与霜害	7
(一) 结冰冻害的生理原因	8
(二) 抗寒性的生理基础	15
(三) 抗寒性与生长发育	17
(四) 抗寒性与环境条件	18
(五) 抗寒锻炼提高抗寒性	19
三、低温与冷害	25
(一) 植物冷害的症状	25
(二) 冷害的生理变化	26
(三) 代谢过程的生理障碍	27
(四) 膜结构功能与抗冷性	28
(五) 抗寒性与酶系统多态性	35
四、研究抗寒性的问题	43
(一) 研究植物抗寒性的差异	44
(二) 研究植物抗寒的方式	45
(三) 研究植物抗寒的机理	46
(四) 影响冰冻过程的因素	48
五、测定抗寒性的方法	51
(一) 测定自然冰冻后的抗寒性	51

(二) 利用移动冰箱测定植物的抗寒性·····	52
(三) 实验室中测定冰冻植物的抗寒性·····	52
(四) 放热分析法与差热分析法·····	57
(五) 间接法测定植物的抗寒性·····	59
(六) 测定马铃薯抗寒性的估价·····	59
六、植物冻害的研究·····	62
(一) 冻害情况·····	62
(二) 结冰种类·····	64
(三) 冻害机理·····	66
(四) 直接观察冻害·····	69
七、低温锻炼与解除锻炼·····	74
(一) 环境因子影响·····	74
(二) 马铃薯的锻炼·····	75
(三) 代谢物质变化·····	80
(四) 抗寒锻炼过程中的推动力·····	87
(五) 锻炼结果导致抗寒性提高·····	91
八、小麦越冬死苗与晚霜冻害·····	94
(一) 死苗原因与防寒措施·····	94
(二) 抗寒品种的形态生理特征·····	96
(三) 越冬过程中细胞内物质的变化·····	98
(四) 原生质体稳定性与抗寒的关系·····	104
(五) 抗寒叶片细胞亚显微结构的变化·····	107
(六) 小麦的春季晚霜冻害·····	109
九、水稻的低温冷害·····	113
(一) 水稻的低温冷害与防御措施·····	113
(二) 水稻冷害机制的研究现状·····	120
(三) 水稻抗冷性与生育阶段·····	125
(四) 水稻花期低温冷害的气象指标·····	127

十、玉米的低温冷害.....	134
(一) 低温影响的关键时期和指标	134
(二) 玉米低温冷害的发生原因	135
(三) 培育早熟高产的耐寒品种	137
(四) 抗低温促早熟的栽培技术	138
(五) 玉米苗期抗寒性的鉴定	142
十一、柑桔的低温冻害.....	147
(一) 柑桔冻害与低温锻炼	147
(二) 防冻措施的气象生态效应	150
(三) 山水气候条件对柑桔冻害的影响	155
十二、苹果冻害与防冻措施.....	160
(一) 苹果冻害的表现症状	160
(二) 苹果冻害的原因分析	163
(三) 苹果防冻的管理措施	168

在农业生产中，常会遇到有些不良的环境条件，也可以叫作逆境，或者是环境胁迫；破坏了植物的生长发育，造成了农作物减产。例如水分缺少或过多，就会发生旱害或涝灾；温度过低或过高，就会发生寒害（包括冷害与冻害）或热害；有时还有霜害、雪害和雹灾。土壤中的盐分过多，就会发生盐害或碱害。工厂附近的烟雾、污水等，也会引起烟害、酸害及污水害等。使作物发生各种生理上的障碍，这些都是非侵染性的，不会象病虫害那样传染蔓延，但是来势很猛，面积很大；各地发生的灾情不同，轻者会使作物产量降低，受灾严重也可能导致颗粒无收。因此，研究植物的抗性生理，了解作物对环境胁迫或逆境的生理反应，采取有效的预防措施，与自然灾害作斗争，就具有重要的理论与实践意义。

作物的抗逆性是随着生长发育的进程，与环境条件而变化的；作物生长旺盛时期的抗逆性弱，休眠期间的抗逆性较强。在同样的条件下，生长健壮的植株抗逆性比较强；生长衰弱的植株抗逆性就会减弱。各种作物在不同的生育时期，抗逆性也不一样；营养生长时期的抗逆性较强，开花时期则较弱。所以培育壮苗，加强营养与锻炼，就可以提高作物本身的抗逆性。我们制定抗灾的有效措施，必须先了解作物本身的生理状态，与环境条件的不利影响；这样才能战胜自然。

灾害，争取农作物的高产稳产。

本书主要介绍植物抗寒性的生理研究，植物抗寒的特性与类型， $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 以下的冻害与霜害， $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 以上的低温与冷害。研究抗寒性的主要问题，测定抗寒性的试验方法，以便加强植物冻害的研究，通过低温锻炼，提高植物的抗寒性。并以小麦、水稻、玉米、柑桔与苹果为例，介绍小麦越冬死苗与春季晚霜冻害，水稻、玉米的低温冷害，以及柑桔、苹果的抗寒研究、鉴定方法与防冻措施。可以根据作物品种的抗寒能力，科学地确定其适宜的种植地区与播种时期；培育抗寒性强的新品种，改进防冻抗灾的栽培措施。

一、植物抗寒的特性与类型

植物具有不同的抗寒性，可以划分为不同的抗寒类型。这对探讨植物寒害与抗寒机理，引进外来的作物品种，以及防御寒害和提高抗寒性的研究，都是有帮助的。

（一）抗寒植物的特性

植物体细胞内的生物膜体系，如细胞的质膜、液泡膜、叶绿体膜及线粒体膜等，与植物的寒害和抗寒性具有密切的关系。当植物受到寒害时，生物膜发生相变，从液晶相变成凝胶状态，会使膜的结构遭到破坏，从而使膜上的酶活性，特别是起离子泵作用的ATP酶活性受到损害，结果引起细胞生理生化过程的破坏，造成植株的伤害和死亡。因此，抗寒的植物，必须具备以下的特性：

1. 在温度降低时，必须维持植物体内生物膜正常的液晶相，不会发生相变。在抗寒锻炼中，能增加膜脂中不饱和脂肪酸的含量，是防止膜相变的重要因素。

2. 必须具备膜结构上的稳定性，可以在抗寒锻炼中得到加强；并与植物品种的抗寒性成正相关。在抗寒锻炼中积累起来的可溶性糖和氨基酸等物质，可对膜的稳定性起保护作用。

3. 必须避免细胞内结冰，以防止冰晶对膜的破坏。办法是在抗寒锻炼的过程中，增加细胞液中的溶质含量，可以降低冰点，甚至形成过冷却状态。另一方面是增加膜对水的透性，以便在温度降低时，使细胞内的水分能够迅速地流到细胞外去结冰。

4. 必须具备抗冰冻脱水的性能。细胞内的水分流到细胞外结冰，虽然能够避免细胞内结冰的严重冻害，但在细胞外结冰也会造成伤害。这一方面是因为冰冻脱水，会引起细胞干旱使蛋白质变性。另一方面，会使细胞发生收缩凹陷，使细胞膜遭到破坏。抗寒植物的适应办法是，在抗寒锻炼中，大量积累亲水性物质，如糖和糖醇等。另外还可增加质膜的含量，使质膜成为弯曲的波浪状；以避免冰冻脱水引起细胞收缩中的损伤破坏。

（二）抗寒植物的类型

各种植物的抗寒特性并不完全具备，有些只具备其中的一种或两种，甚至完全都不具备。根据这种情况，可将植物的抗寒性划分为以下五种不同的类型：

1. 完全不抗寒的植物 这类植物生物膜的脂膜相变温度，在植物细胞液的冰点温度之上，因此不可避免地要产生

细胞内结冰。这些植物在遭受寒害时，总是因为细胞内结冰而死亡。例如番茄、黄瓜、水稻、玉米、香蕉、菠萝等起源于热带的各种喜温植物，在 10°C 以下就会发生冷害。

2. 低度抗寒的植物 这类植物的膜脂相变温度，稍微低于植物细胞液的结冰温度。这些植物能够增加膜脂的不饱和脂肪酸含量，在不很低的温度下能避免细胞内结冰；但是缺少其它的抗寒特性，如很少糖分的积累。所以，它们避免和抵抗冰冻脱水的能力低，只能在不低于 -5°C 的温度下生存，例如马铃薯、柑桔等亚热带植物。

3. 中等抗寒的植物 这类植物具有较低的膜相变温度，并能在抗寒锻炼中积累糖或其它的保护物质。因此，它们的细胞液具有较高的浓度，能够避免细胞内结冰；但是抗冰冻脱水的能力很小，能在 -5°C 到 -10°C 条件下生存。例如油菜中的许多品种，菠菜、茶树、油桐及泡桐等南温带的植物种类。

4. 高度抗寒的植物 这类植物的膜相变温度很低，在抗寒锻炼中，除了增加膜脂的不饱和脂肪酸和积累糖类物质外，还能积累膜蛋白，增加可溶性蛋白质的亲水性；防止和避免质膜离子泵ATP酶的失活。它们不仅能避免细胞内结冰，而且具有相当强的抗冰冻脱水的能力，能够在 -10°C 到 -20°C 低温下生存。例如我国北方地区的冬小麦品种，以及桃、杏、梨、苹果等温带植物种类。

5. 非常抗寒的植物 这类植物的脂膜相变温度很低，膜结构的稳定性很高。在抗寒锻炼的过程中，不仅是积累可溶性糖、氨基酸和蛋白质，以及膜蛋白和膜磷脂；还能增加

酶的还原能力，防止膜拟脂的过氧化反应，避免膜的半透性丧失。同时还能增加质膜的含量，使质膜变成弯曲的波浪状，因此具备很高的抗冰冻脱水性能。甚至产生阻止冰晶形成的物质，使细胞液处在过冷却状态；几乎完全能够避免质膜离子泵的ATP酶失活。这类植物能够在 -20°C 以下的低温下生存，例如北方的杨树、柳树、刺槐、松、柏、云杉等，北温带、寒带及高寒山区的植物种类。

根据上述植物抗寒类型的划分，可以明显地看出：在引进外来植物品种时，必须详细了解原产地的温度条件。它们的抗寒性能必须同引进地区的温度条件相适应，或者人工创造引进植物所需要的温度条件；不然就会使引种遭到失败。植物的抗寒性能够通过长期的驯化、变异和自然选择而得到提高；但是这一过程是长期而缓慢的。也可以通过杂交培育的方法，将一种植物的高抗寒性基因，转移到另一种不抗寒或抗寒性不强的植物上去，也就有可能提高该植物的抗寒性。

温度是植物生长的必要条件，也是植物自然地理分布的主要限制因素。山西省晋南的冬小麦移种到晋中，不易越冬就会冻死；到了雁北高寒山区就只能改种春小麦。1976年全省小麦平均亩产125.5公斤，因受冬春低温冻害，1977年亩产就下降到82.5公斤。低温使作物受到不同程度的寒害以至死亡，按照低温的不同程度，作物受到寒害可分为冻害与冷害两大类：冻害是指温度下降到冰点以下时，作物体内的水分结冰。霜害与冰害也都属于冻害。冷害是指冰点以上低温对作物的伤害，温度下降并不太低，可是作物体内的生理机能受到障碍，生理过程的协调受到破坏，作物逐渐受到冷

害有时也会死亡。对低温寒冷敏感的作物，当气温下降到10—20℃时就会发生伤害；虽然体内的细胞组织还没有结冰，已经形成了冷害。一般植物受害程度缓慢，有时要好几个月才表现出来；南方亚热带作物常发生冷害，而北方作物主要是受到冻害或霜害。下面我们就分别介绍冻害与霜害、低温与冷害的生理原因、症状变化与代谢障碍等有关抗寒性问题。

二、冻害与霜害

气温下降到冰点以下，作物体内结冰而受害的现象，叫冻害。农业生产上常遇到的是霜冻，受害的程度主要是决定于降温幅度、持续时间，以及霜冻来临与解冻化冰的快慢。一般降温的幅度愈大，作物容易遭受冻害；霜冻持续的时间愈长，受冻也愈严重。当温度逐渐降低时，作物有个适应的过程，做好抗寒锻炼的准备，受害就比较轻；突然的寒潮降温，作物来不及适应，遭受的冻害就很严重。解冻过程也是这样，凡是温度逐渐上升，缓慢解冻的不容易受害；而霜冻后温度突然回升，解冻太快的就容易发生冻害。有时霜冻前后，气温相差很大，温度变化太快，作物忍受不住就很容易受害冻死。

当气温缓慢下降到冰点以下时，作物组织的细胞间隙中溶液，由于浓度低于细胞液，就先形成冰晶体。使细胞间隙的渗透势降低，在 0°C 到 -10°C 的范围内，每降低 1°C ，渗透势就下降12巴。使原生质与液泡中的水分向外渗透，也在细胞间隙结冰，冰晶逐渐扩大；细胞内的水分减少就会发生脱水作用。细胞的体积收缩，细胞壁可能并没有损伤。因为结冰主要是在细胞间隙，吸收了细胞内的水分，使细胞液的浓度增大，原生质因脱水而凝固，蛋白质沉淀和变性。这种变化是不可逆的，解冻以后也不能恢复原状，因此细胞就会

受冻死亡。如果植物体内结冰很少，时间不长，又具有抗寒性；温度回升后，冰冻融化的水分充满在细胞间隙，又被细胞重新吸收进去；没有受害的原生质仍旧可以恢复原状。如果植物的抗寒性弱，外界温度下降很快，就容易引起细胞内部结冰，有冰晶出现在原生质中，必然会使原生质凝固而引起冻害死亡。如果只是细胞外部结冰，原生质脱水后渗透浓度逐渐增高，蛋白质胶体被浓缩，原生质的冰点降低，逐渐具备了抵抗结冰的条件，也能提高它的抗寒性。

（一）结冰冻害的生理原因

细胞结冰使原生质死亡的生理原因：第一是细胞内部结冰，直接破坏了原生质的结构，而使细胞死亡。当气温突然下降到冰点以下时，液泡及原生质中的水分就会结冰；引起原生质的机械伤害死亡。细胞外结冰所造成的伤害要小得多，主要是由于次生脱水，通常不会引起细胞死亡。

第二是原生质脱水，机械挤压及变性凝固，随着温度下降细胞外部形成的冰晶不断扩大；体积可以增加10%。因此会使原生质受到机械挤压，发生不可逆的凝固。原生质脱水后浓度愈来愈大，内部产生有毒物质，如酸和酚等浓度增高，也会使原生质变性细胞死亡。

第三是解冻时原生质受到伤害，气温如果缓慢回升，结冰脱水的组织就能够重新吸收失去的水分。如果气温突然升高，细胞外部的水分还没有来得及被原生质吸收回去，就很快散失掉；原生质脱水使细胞干枯就不容易恢复。

第四是0℃以下低温对细胞膜体系的直接伤害，如低温降低膜的流动性，引起膜的物相变化，从液态相变为固态，并使膜上拟脂发生降解和从膜上释放出来。

电子显微镜的观察指出：植物在遭受结冰与化冻以后，液泡膜和质膜发生内陷；叶绿体膨胀并且变圆，片层排列的平行方向改变。类囊体、内质网与高尔基体空泡化，线粒体的结构与功能受到损伤；细胞核中染色质发生凝聚。水与溶质进入细胞间隙， Ca^{++} 离子从膜上释放出来。当膜体系发生破裂损坏，核内出现空泡化时，细胞就会受害死亡。

植物冻害死亡的原因从外部来看，就是植物体内结冰，使植物组织变得坚硬而脆弱。冻害发生时首先是在胞间结冰，温度下降缓慢时，只在部分胞间形成冰晶，冰晶单体有时很大，肉眼就可看见；融化后在冰晶部位呈现水渍状。如果结冰温度迅速降低，所有细胞间隙都会出现冰晶。

关于结冰冻害的原因，曾有不同的假说：如“结冰伤害”，“融冰伤害”，“脱水伤害”，“冻害的化学”，“保护物质”等假说；近年来发展到生物膜伤害假说，比过去的假说更能反映结冰冻害的本质问题。马克西莫夫早就指出，植物受到结冰冻害时，由于冰晶形成，水分子通过原生质表层向胞间流动，冰晶在胞间不断增大，细胞原生质表层受到冰晶的机械压力，致使植物组织受害死亡。当时没有电镜，无法证明原生质表层受害的情况，现在已经证明，结冰伤害的主要部位，是原生质膜的损伤或失去半透性。Levitt (1972) 指出结冰冻害的解释，应该从质膜的结构功能上去探讨。Heber (1976) 也指出：尽管对结冰冻害的机理有不同争论，但是仍然确认：结冰时，首先是使最敏感的生物膜发生透性变化，最终就使植物细胞受冻害死亡。

1. 关于结冰冻害的研究进展 Palta 等 (1977) 提出的假说：他们用洋葱表皮细胞和马铃薯叶肉细胞为材料，进

行了系统的研究，发现细胞结冰受冻害时，首先是质膜失去半透性，大量电解质和非电解质糖类等向细胞外渗漏。外渗物质中的电解质主要是 K^+ 离子， K^+ 外渗量为总外渗物质的20%； Ca^{++} 外渗量很低，只有 K^+ 量的0.1%。非电解质主要是糖类物质，包括葡萄糖等低聚糖类；它们的外渗量为总外渗物质的80%。

在结冰冻害时，植物组织中尽管有大量 K^+ 离子外渗，但是这些细胞并没有死亡；把结过冰的细胞放在高浓度的甘露醇溶液中，能迅速产生质壁分离现象。如果把产生质壁分离的细胞从甘露醇溶液中移到等渗浓度的氯化钾溶液中后，在1分钟内就能测量到质壁分离的原生质体积明显增大，这是氯化钾的离子进入细胞的表现，说明结冰后的细胞能大量吸收 K^+ 。因此他们认为，结冰并没有伤害质膜对 K^+ 的透性；但 K^+ 和糖类物质向细胞外渗漏，必须通过质膜。所以他们推测质膜上的ATP酶和糖的主动运输酶失活，可能是结冰冻害的原初反应部位。

如果进一步延长结冰时间，在电镜下可以看到原生质膨润。这可能是由于液泡膜受伤后，离子外渗进入原生质；在化冰后，原生质因离子的浓度增高而大量吸水，致使原生质膨润。例如马铃薯叶肉细胞在 -2.5°C 下结冰，等化冰解冻后，在电镜中首先看到原生质膨润；这时叶绿体和线粒体与正常的相同，基粒垛、叶绿体被膜和线粒体膜是完好的。当观察到质膜和液泡膜出现破损时，叶绿体和线粒体才出现膨润。这些结果证明了结冰伤害最早的细胞器是质膜和液泡膜，最早受害的部位可能是质膜上的ATP酶和糖类物质的主动运输酶系统。根据上述结果，他们提出一个结冰伤害假说

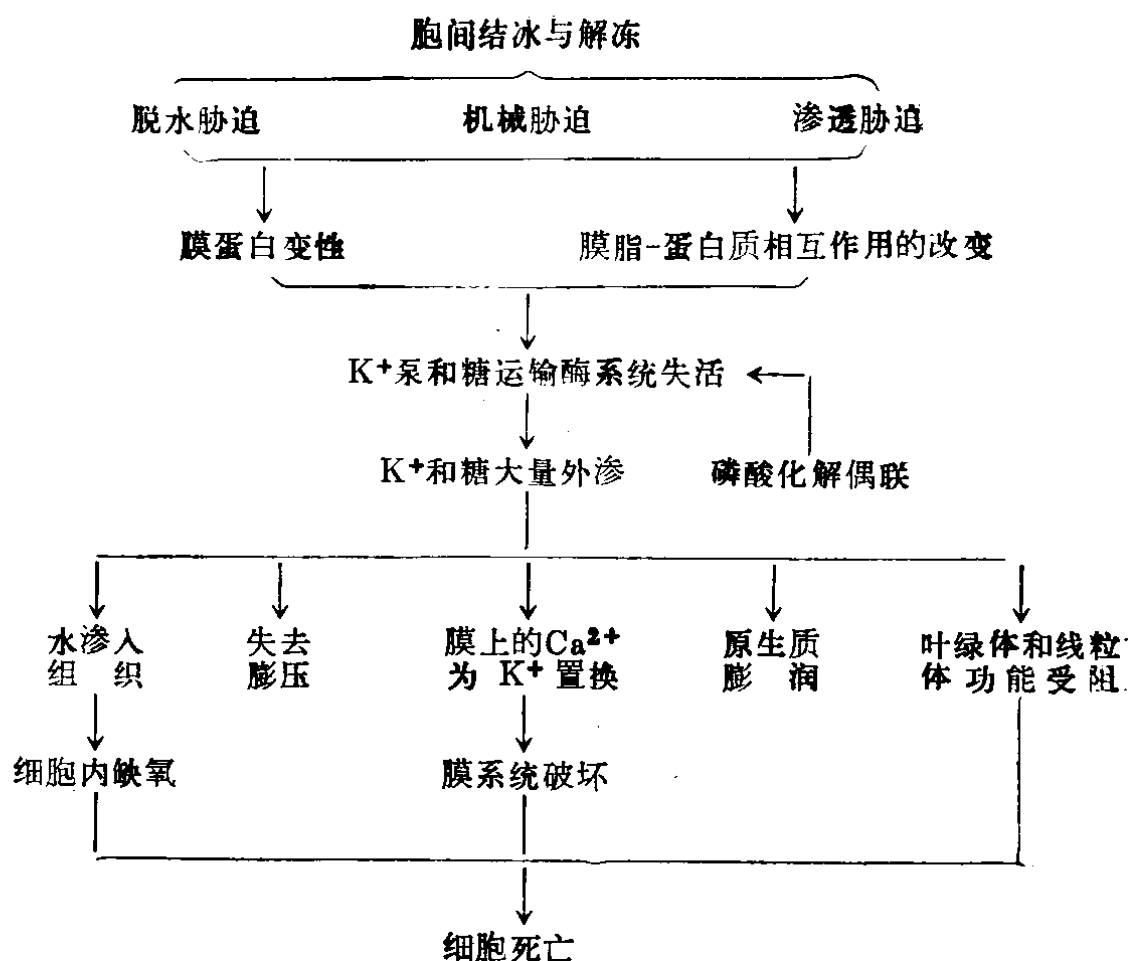


图1 结冰伤害的模式图

(图1)。

这个假说和结冰伤害的模式图指出：在胞间结冰时会同时产生脱水、机械和渗透三种胁迫伤害；这三种胁迫能改变膜脂-蛋白质间的相互作用和使膜蛋白变性。膜功能的变化使得膜上与 K^+ 和糖类物质运输有关的酶系统失活，胞内的 K^+ 和糖类物质就会大量向细胞外渗漏。与此同时，结冰使叶绿体和线粒体的氧化磷酸化解偶联，减少了能量供应；结果也能使 K^+ 和糖类物质主动运输酶系统失活。随着 K^+ 大量外渗导致原生质膨润，以及叶绿体和线粒体功能受阻。 K^+ 外渗时与对膜稳定性起重要作用的 Ca^{2+} 发生置换，因而又进一

步降低了膜的稳定性，加速了质膜和液泡膜的损伤。融冰解冻后大量水分又被植物吸入细胞，胞内外充满水分因而形成了缺氧的微环境，最后因缺少能量而使细胞死亡。

2. 结冰冻害对质膜透性的影响 结冰膜伤害假说指出：结冰时使质膜和液泡膜最早受害；质膜受害的主要表现是半透性的破坏。关于结冰冻害对质膜透性的影响，Palta等（1977）研究在结冰时水的透性问题。他们用氡标记的同位素水（THO）饲喂经过 -4°C 和 -11°C 结冰后的洋葱表皮组织，然后在重蒸馏水中浸泡；并连续取样测量 K^{+} 和THO的外渗量。结果看到 -11°C 结冰的外渗物中， K^{+} 量比对照增加243%， -4°C 结冰的外渗物中， K^{+} 量比对照增加40%；而THO外渗量分别比对照增加17%和12%。从THO的外渗平均值来看，结冰处理的平均外渗值与对照间存在差异，而且与低温程度有良好的相关性。但是各处理的标准差却大于处理间的差值，因此他们认为结冰对质膜的半透性并没有破坏。

关于离子透性的问题，虽然有些研究证明： K^{+} 在结冰冻害后大量外渗，但是对 K^{+} 外渗的机理的研究还很少。Palta等（1978）提出的结冰膜伤害假说，只是推测 K^{+} 外渗可能与质膜上的ATP酶失活有关。简令成等（1980）在小麦苗的低温处理中，用磷酸铅沉淀法检测细胞内ATP酶活性的定位研究，他们发现未经锻炼的麦苗在低温处理后，叶肉细胞的质膜、液泡膜、胞间联丝、核染色质和核仁上，不显示或很少显示出ATP酶活性反应。经过锻炼的麦苗在低温处理后，叶肉细胞的这些细胞器上，ATP酶活性反应很强。他们在番茄、黄瓜叶片上也得到相似的结果，用低温处理到