

馬克西莫夫院士选集

关于植物的抗旱和抗寒

下 卷

科学出版社

馬克西莫夫院士选集

关于植物的抗旱和抗寒

下 卷

植物的抗寒性

Н. А. 馬克西莫夫 著

П. А. 金 傑 里

А. А. 尼啓波羅維奇 編輯

И. И. 杜曼諾夫

周 小 民 譯

Академик Н. А. Максимов
Избранные работы по засухоустойчивости и
зимостойкости растений том II
Изд. АН СССР, 1952

內 容 簡 介

本选集共分两卷,全名是“馬克西莫夫院士关于植物的抗旱和抗寒論文集”。此系下卷,称为“植物的抗寒性”,选有論文 5 篇。其中以“論植物的冻害和抗寒性”是下卷的主要的专门著作,約占全书篇幅的三分之二,該文首先評論了有关这方面的历史文献,然后对植物的冻害和抗寒性,进行了詳細的試驗并提出了他自己的見解和結論。

馬克西莫夫院士选集
关于植物的抗旱和抗寒

下 卷

[苏] Н. А. 馬克西莫夫 著

周 小 民 譯

*

科学出版社出版 (北京朝阳門大街 117 号)

北京市书刊出版业营业許可証出字第 061 号

中国科学院印刷厂印刷 新华书店总經售

*

1962 年 5 月第 一 版

书号: 2521 字数: 344,000

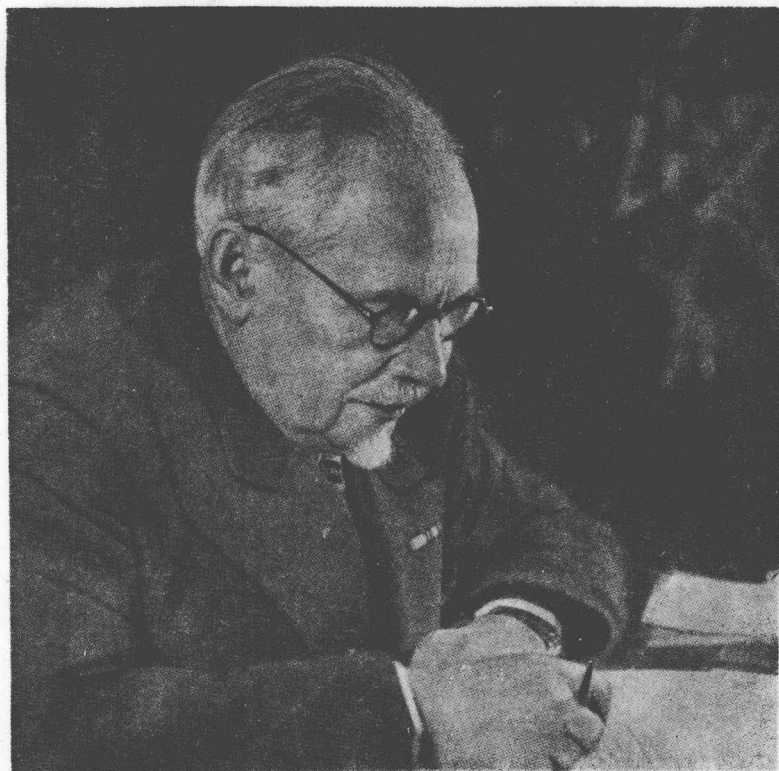
1962 年 5 月第一次印刷

开本: 787×1092 1/18

(京) 0,001—4,000

印张: 14 4/9 插頁: 4

定价: 1.90 元



H. A. Markovskiy

Н. А. Марковский (1880—1952)

目 录

原序.....	1
植物和低温.....	5

論植物的冻害和抗寒性

序言.....	22
---------	----

第一部分 植物的冰凍和凍害

第一章 最初对于冻害的科学解释的企图。古彼尔特的研究工作。薩克斯論解冻的意义。关于死亡时刻問題方面的不同意見.....	24
第二章 脫水理論。米勒-杜尔高和莫里什的研究工作里的对这个理論的論据。馬特留朔和莫伊雅尔的細胞学研究工作。戈尔克的化学冻害理論.....	31
第三章 范佛尔对脫水理論的反对意見。梅茨和他的学派的研究工作。特殊极小值理論。沙弗尼特和菲舍尔要根据胶体化学来建立冻害理論的企图.....	47
第四章 植物的冰冻与冻害研究方面所应用的热电学溫度測定方法。对特殊极小值理論的基本見解的批評分析和实验核对.....	64
第五章 生活的植物組織的冰点和致死溫度。它們的相互关系和对于冰冻条件的依存关系.....	100

第二部分 植物的抗寒性和溶液的防护作用

第六章 植物对于冻寒的不同忍耐力以及脫水理論和特殊极小值理論对它的解释。李德福尔斯关于糖类的防护作用的学說。用增加营养基質浓度方法来提高低等植物的抗寒性.....	147
第七章 植物对冻害的化学防护作用。有机的非电解质、无机盐类和有机酸盐的溶液的影响。防护性溶液的低共熔点的意义.....	164
第八章 溶液的防护作用的本质。原生质表面上的防护作用的局限性。查明冻害过程本质方面的試驗。用冰对原生质作机械性压縮的意义.....	187

論植物在零度以下的溫度时候的呼吸作用.....	210
渗透压和含糖量在越冬叶子里的周年变动.....	216
植物对冻寒和干旱的抵抗力的内部因素.....	222
参考文献.....	244

术语索引.....	252
人名索引.....	256

原 序

关于植物在寒冷季节里受到冻害和死亡的原因这个问题，是植物生理学的极其难以解决的重要问题之一。只要提出一种情形来，就可以清楚地知道它的重要性了；这种情形就是：我国的农业差不多每年由于栽培植物——特别是冬性禾谷类作物和果树——在冬季受到冻害而遭受到重大的损失，同时不仅在国内的北方地区，而且也在南方地区，都发生这种情形。有几年，这些冻害情形达到很大的范围。直到现在为止，苏联的中部地带的果树栽培专家还清楚地记忆到1939—1940年间和1941—1942年间的两个特别寒冷的冬季所引起的大灾荒。在寒带和温带的气候条件下，冬季的、多年生的和木本的野生植物和栽培植物，首先就受到越冬条件的制约。大家都知道，气候驯化问题对植物栽培方面具有多么重大的意义；气候驯化基本上就在于提高植物对冬季的严寒和其他不利条件的抵抗力。难怪米丘林差不多把自己的一生活活动都完全贡献在这些方面；他用自己的天才的努力，把很多种果树的分布界线远远地向北方推移。

关于植物在冬季里受到伤害的原因，是极其复杂而且使人难以解决的。它的复杂原因首先就在于：这些和寒冷季节联系在一起的、而且对植物不利的和时常有毁灭性的影响是多种多样的。有时发生冬季的严寒，往往达到 -40°C ，甚至 -50°C ，有时发生突然的温度变动——春季和秋季有显著的晨寒，而冬季则有较不显著的解冻天气。有一些现象对于冬性禾谷类作物方面具有重大的意义，就是：它们在雪层下窒息（雪害），受到冰壳的伤害，在冰雪的融解水里受到淹害，它们的根部被土壤里形成的冰层推露出土和断裂（冰害）等。对树木发生害处的是：在严寒时候，日光把它们的树枝和树干晒暖；在土壤冰冻和水分在树干里停止流动的时候，它们受到日光的晒干和风的吹干；在春季里，萌发枝条过早，因此由于晚春的晨寒而受伤和死亡等。常常使人很难解决的问题是：究竟哪一种作用在引起植物受伤和死亡，而且应该把注意力针对于阻止哪一个越冬的因素方面。

这些困难情形还因为下面的原因而更加复杂起来，就是：不同的植物，甚至是同株植物的不同部分，对于冻寒和其他不利的越冬条件的忍耐力是不相同的。有一批植物，主要是生长在热带地区的植物，甚至处在气温 $5-10^{\circ}\text{C}$ 下并不很久的时间，也会受到迫害和死亡；这时候在它们的组织里根本也谈不上什么结冰的情形；可是，还有一批植物，甚至在开花状态时候，也可以经受得住冰冻而对自身毫无伤害。那些已经顺利地忍受过冬季的严寒的植物，在已经脱离它们所固有的冬季休眠状态以后，也可以由于春季的较弱的晨寒而受到严重伤害。植物对于冻寒的抵抗力会由于它们的阶段发育状况而发生显著的变化：春化阶段通过的结束，会引起冬季作物的抗寒性显著降低；还有在光照阶段结束时候，也可以观察到抗寒性显著降低。

早在 1907 年,我已經开始进行了关于研究低温对植物的作用方面的工作。这时候,因为我轉移到彼得堡的森林研究所去工作,而这个研究所位在郊外的大公园里,所以我自然就去注意研究木本植物在冬季里的性状。起初,我的注意力集中在越冬树枝所处的假死状态的深度这个問題方面,同时采取呼吸过程作为这种深度的指标。我这样来进行这方面的試驗,就是在把植物的被試驗的部分(就是針叶树和闊叶树的枝)放进容器里去的时候,而且一般在試驗开始以前,不許它們受到較高温度的作用。当时我相信,甚至在冻寒极其显著而达到 -25°C 和更加低的温度时候,这些树枝的呼吸过程仍旧在繼續进行下去。这就成为一个指示,来說明木本植物的越冬树枝并没有完全的假死,例如并不象完全干燥的种子所处的那种假死情形那样。

因此,自然就发生了一个問題:究竟什么因素使它們可能在这样低的温度下不仅保持自己的生活能力,而且保持自己的生命活动呢?我在后来所采取的那些要去解决这个問題的企图方面,就遵循了季米里亚捷夫的指示,就是:一个生理学家任务不仅是限于解释他所观察到的現象。他應該設法去学会怎样改变它們,控制它們,因为正象克里明特·阿尔卡第維奇所說,一个生理学家,“作为一个实验家的他,就应该成为一个控制自然界的科学家。”因此,我在进行了自然环境里的观察以后,就作出一个企图,要用实验方法,去改变任何一种植物有机体的抗寒性。

因为在这几年里,植物生理学家們特別喜爱的研究对象是霉菌和一般低等动物(我曾經在自己所著的“俄国植物生理学史綱”里讲到这种情形的原因),所以我就选取黑麴霉(*Aspergillus niger*)作为自己在这方面的試驗的第一个对象。在这种具有极大的可塑性的有机体方面,我的确已經成功地証明,在改变溶液的浓度时候,也就可以改变这种菌的菌絲体去抵抗冻寒的毁灭性作用。

关于植物的冻害和关于那些制約着植物的抗寒性的因素方面的問題,使我发生很浓厚的兴趣。在 1912 年以前的几年里,我对这些問題繼續进行研究;可是,这时候我已經完全放弃了霉菌方面的研究,而是把自己的一切試驗針对于高等植物方面。1913 年,出版了“論植物的冻害和抗寒性”(О вымерзании и холодостойкости растений);这本书就是我的这些研究工作的結果。在这本书里,首先在俄国文献里提出了一个从 18 世紀中期开始的关于冻寒对植物的作用方面的学說的发展历史的概要,并且对这个学說方面的彼此相繼地出現的主要派別作了批判性分析。在这本书的实验部分里,以下面的原理的論証占有主要的地位,就是:植物由于冻寒而发生的死亡,是和冰在它的組織里的形成具有不断的联系的,也就是同时发生的原生质胶体构造的破坏結果。

这本书的第二部分,討論到植物的越冬性和怎样用各种物质的溶液对植物細胞的原生质起作用的方法去提高越冬性的可能性这个問題。当时这个問題还处在它被研討的刚才开端的情况下;我在这本书里所举出的研究工作,只是初次的尝试,就是要去有系統地論証关于糖类和其他可以溶解在細胞液里的物质具有防护作用的理論;以后这个理論就获得了广泛的传播和公認。

1913 年 5 月 5 日,在彼得堡大学的物理数学系的学术會議里,我就把“論植物的

冻害和抗寒性”这个著作作为硕士学位論文而宣讀。因为在农业气象学家的团体里，对这个著作里所提出的見解发生浓厚的兴趣，所以我根据勃罗諾夫(П. И. Броунов)教授的建議，写了一篇論文“植物和低温”；在这篇論文里，簡略地叙述了我的研究工作的主要結論，并且去闡明几个防止这些有害現象的方法。現在就把这篇論文編印在本选集里，在“論植物的冻害和抗寒性”这个研究著作的前面，作为这本书的緒論。

在“論植物的冻害和抗寒性”这个著作后面，編印了一篇不长的論文“論植物在零度以下的温度时候的呼吸作用”(О дыхании растений при температурах ниже нуля)。虽然这篇論文里所叙述到的試驗，在日期上是在那些构成这本书的主要内容的研究工作以前所进行的，但是因为它們接触到植物越冬方面的更加特殊的問題，所以我以为，把它們的叙述編排在这篇硕士学位論文的后面是比較合理的。

在宣讀了硕士学位論文以后不久，我把自己的研究工作轉移到第比利斯地方去；在那里，我受命在第比利斯植物园里組織生理研究室。这个研究室的主要的工作方向，就是要去研究植物的水分状况和抗旱性，因此以后我就差不多不再去研究抗寒性的問題。可是，在这里，我仍旧还是和克拉斯諾謝里斯卡婭-馬克西莫娃共同完成了一个范围不大的研究工作“渗透压和含糖量在越冬叶子上的周年变动”(Головные колебание осмотического давления и содержания сахаров в зимующих листьях)；在这个研究工作中，闡明了关于防寒物質的学說里的几个新的方面。这个研究工作在1917年被发表在“第比利斯植物园著作集”里，現在也被收編在本选集里。

只有在1924年，我方才能够重新回头去研究植物的越冬性問題；那时候，我受命在全苏实用植物学与新作物研究所(后来改名为全苏植物栽培研究所)里，組織生理研究室。在这个研究室里，抗寒性的研究工作占据了相当显著的地位，但是我已經沒有机会去亲自繼續进行这里所討論的問題的實驗上的研究工作；这些工作的領導已經改由杜曼諾夫(И. И. Туманов)負責；他也进行这些工作，到1941年为止。1929年，我还发表了两篇評述性質的論文，就是：“植物对冻寒和干旱的抵抗力的內部因素”(Внутренние факторы устойчивости растений к морозу и засухе)和“抗寒性的生理研究的成就和前途”(Достижения и перспективы изучения физиологии зимостойкости)。当中第一篇論文，好象是我所著的那本书里所提出的這個問題的状况的評述的补充，所以我認為，把它編印在本选集里也是有用的。此后，在全苏植物栽培研究所的生理研究室里，对抗寒性問題的研究工作就全部由杜曼諾夫負責。1931年，杜曼諾夫在由我負責編輯出版的一本不大的书“植物的抗寒性”(Зимостойкость растений)里，对这里所讲述到的研究工作提出了簡短的評述；此后，在1940年，他出版了一个內容广泛的著作“栽培植物的抗寒性的生理基础”(Физиологические основы зимостойкости культурных растений)；还有在1951年，又出版了一个著作“苏維埃科学在植物耐寒力的研究上的基本成就”(Основные достижения советской науки в изучения морозостойкости растений)*。

*中譯本已于1953年由中国科学院出版——譯者。

在杜曼諾夫的这个詳尽的著作里，十分詳細地講述到植物越冬性的問題的現代狀況。我在注意到这个著作以后，就認為也可能不再同时用任何引証最近的著作方面的注解去轉載有关这些問題的著作。

在我的这本书“論植物的冻害和抗寒性”和我以后的評論文章发表以后的年份里，关于冻寒对植物的作用和关于它們抵抗这种毁灭性作用的能力方面的学說，已經有显著的向前进展。已經查明了那些促进高度抗寒性在植物体内发展的外界条件。关于植物对冻寒的鍛炼(适应)方面的研究工作，使生理学家們可能去研究出实验室里的快速的測定植物抗寒性的方法。已經进行过的很多植物品种的抗寒性的測定，推进了更加正确划定这些品种的栽培区的工作；这也是防止植物在冬季里死亡的实际方法之一。已經研究和查明了植物在冬季里死亡的几种情况，例如它們在冰壳下的腐烂(выпревание)和死亡；以前大家錯誤地認為这些情况的原因就是植物的窒息(удушения)。

其次，已經証实，防护物質对于高度抗寒性在植物体内的发展方面具有重大的作用。原来，受到这些物質的作用的細胞的生理状况，也有相当的重要。李森科的研究工作在这方面具有重大的意义；这些研究工作已經証明，只有在冬性作物的第一个发育阶段里，它們才具有順利进行鍛炼的能力。除此以外，李森科的研究工作还指出了一些用定向改造植物本性的方法去提高植物越冬性的新办法；由于采用了这种方法，就可以成功地把不能越冬的春性作物品种培育成能够遗传下去的具有越冬性的作物。

虽然在以前的几年里，已經在这方面积累了很多新的事实和作出了很多新的理論，但是我以为，即使到現在，我在自己的研究工作里所获得的基本的实际資料和我根据这方面的資料所发展的理論見解，仍旧还没有丧失它的意义。我以为，把我的关于植物抗寒性問題方面的著作来重印，还可以对下面两种讀者有一部分用处：一种讀者正在研究或者預定要去研究这个在实际上重要的而且在理論上有兴味的部門；另一种讀者則只是想要去比較詳細地認識植物生理学里的这个分科。

馬克西莫夫 写于 1951 年 6 月

植物和低温

(“农业气象学著作集”, 1914 年, 第 13 卷, 第 8—36 页)

关于植物由于多少有些显著的或者长期的低温而发生伤害和甚至完全死亡这个问题, 早已吸引了实践者、农学家和园艺家和甚至植物生理学家们的注意力。可是, 直到现在为止, 这个问题决还没有获得彻底的解决。这个问题的这种难以使人满意的情况的原因之一, 就在于低温对于植物身体的影响本身很复杂, 而这种复杂情形常常是觉察不到的。通常就用一个总名称“冻害”(вымерзание), 去包括植物由于零度以下的低温而发生的各种各样的伤害情形; 冬性作物在不良的冬季气候条件下的死亡, 植物受到晨寒的伤害, 甚至是柔弱的植物在略微高于零度的温度时候的缓慢死亡, 都被归属于这个名词的范围里。自然可以知道, 在采取这个学术名词“冻害”的广泛意义时候, 各种要对这个现象提出任何的一般解释来的企图, 都是预先被注定要失败的。

应该首先去把植物由于热量不足而受害的各种不同的情形严格地划分开来, 然后方才可以再去进行关于低温对植物的影响方面的观察工作。这些情形可以有几种。应该认为, 真正的狭义上的“冻害”, 只是表明植物的那些直接由于自身冰冻(就是冰在它们的组织里的形成)而发生的伤害。这些伤害情形通常在解冻以后马上就变得显著起来, 并且大都就表现在这些受到严寒伤害的植物或者植物的部分变得萎蔫起来, 好象是被煮熟的样子; 它们丧失任何生活力的植株所具有的组织应力, 叶子和花下垂, 而那些还没有坚强起来的细枝则倒卧在地面上。在植物受到冻害的时候, 时常同时发生颜色的显著变化: 它们的颜色变深, 绿色转变成褐色, 甚至是黑色; 例如在受到严寒侵袭的大丽菊或者马铃薯的茎叶方面, 就可以特别清楚地观察到这种情形。受到冻害的植物很容易输送出水来(可以从它们身上挤出水来, 好象从海绵里挤出水来一样), 因此也就极其迅速地干萎。

应该把这种往往在甚至短时间的晨寒(霜寒)以后极其迅速地出现的真正冻害, 去和植物由于低温而发生的其他的冻害情形区分开来; 后面这些冻害情形大都是在那种即使是较不显著的、往往甚至还没有降低到 0°C 的寒冷的较长期的影响下发生的。这些受伤情形常常是根部受寒的结果; 根部由于受寒, 或者完全停止把水输送给叶子, 或者输送的数量不足够, 不能去补足蒸发所发生的水分亏缺。

萨克斯(Sachs)首先在盆栽的烟草和南瓜植株方面, 十分明确地查明了这种现象。这些植株被放置在温度略微高于 0°C 的寒冷房间里, 经过 2—3 天以后, 就显现出萎蔫特征来; 此后采取任何最充分的浇水方法, 也不能够免除这些植株的死亡; 可是, 只要把花盆连泥土一起加热到室内温度, 就足够使根部的机能恢复, 而植株也就恢复原状。在春初, 当土壤还是冰冻着, 而蒸发则在春季的日光显著增加的时候, 有很多关

于越冬植物的死亡情形，正就是由于这种在植物体内的水分进入和輸出之間的对比关系破坏而发生的。在干燥多风的冬季里，針叶树木往往要比闊叶树木較少死亡；这些情形也就是由于上述的原因而发生的。很多植物地理学家們认为，木本植物在高山上和在边远的北方地区里所以缺乏的原因，就在于冬季干旱，却不是在于低温本身。

同样地，植物的那些越冬的、沒有被雪层复盖的部分的多数特征，例如乔木和灌木的多年生枝里的木栓組織发达，有几列木栓状的芽鳞复盖在芽上，在芽里充滿树脂，最后在針叶树木的叶子构造里具有特別显著的旱性結構性質——这一切特征的发生原因，决不是为了要防护显著的温度变动，因为这些变动本身也沒有象以前大家所认为的那样危险，却正是为了必須預防越冬的器官避免过度的水分損失。虽然依照蒸发的绝对数值看来，这种冬季的蒸发要比夏季的蒸发微弱得多，但是它对植物的危险程度則大得多，因为植物所蒸发去的水分，并不能从冰冻的土壤里获得补偿。在无雪的冬季里，冬季干旱也威胁那些通常在雪层下越冬的植物，而且也可以成为冬性作物死亡的原因之一。

有一些情形很难被人观察到，就是：低温所破坏的，并不是輸入的水量和蒸发的水量之間的协调关系，而是植物体軀里的其他几种到現在还没有充分研究清楚的机能之間的协调关系。莫里什首先精密地确定了低温对几种温室里的植物方面起有这类影响；这些植物甚至在周围充滿水蒸气的空气里，也会在略微高于 0°C 的温度下死亡；这时候根本也談不到什么由于根部受寒而发生的干旱情形；在文献里，就常常把它作为“无冰形成的冻害”的例子。

自然可以知道，植物的这种在低温下的患病情形，是和真正的冻害毫无共同之处的，而且很可能被比拟做动物身体的“感冒”(простуда)。在农場主看来，这种寒冷的影响情形并没有实际的意义，因为我国的栽培植物并不显现出这种高度的敏感来。有时也可以观察到黃瓜在 0°C 以上的温度时候死亡；这种死亡的原因，一部分是由于根部受寒而萎蔫，另一部分則是由于輻射使植物本身温度显著地降低到周围空气的温度以下。

植物的这两种受伤情形，仍旧是和真正的冻害有一个共同点，也就是我們在这里所討論到的低温对植物多少有些直接作用这一点；除了这两种情形以外，还有一些冬性作物的死亡情形也往往被认为是“冻害”；这些情形对严寒的直接作用，只是具有极其遙远的关系。所謂播种作物的“雪害”(腐烂，выпревание)和“冰害”(根露出土，冰拔，выжимание)，就是属于这方面的。

如果由于某种原因，例如由于土壤的温度和湿度較高，冬性禾谷类作物在秋季里，甚至也在冬季的雪层下面，繼續发育下去，或者在春季的冰壳下面就已經提早恢复自己的发育，那么在这时候就可以观察到“雪害”。因为在这些条件下，土壤里的空气貯藏量有限，所以在经过一段時間以后，植物就窒息起来，变成那些起有霉烂作用的微生物的猎物。那些处在生长所需要的最低限的温度里的植物，特別容易受到雪害。因为这种最低限度的温度大都是和高度的抗寒性有关，所以結果就象最近科耳

庫諾夫的試驗(1912)所証明的情形那樣,往往就可以觀察到一種使人初看起來很驚奇的現象,就是:最能抗寒的品種在冬季里顯得受害最深。

冬性作物的“冰害”或者“冰拔”的現象(通常也象雪害一樣,在潮濕的粘重土上可以觀察到這種現象),在下面的一些情形里發生:這時候冰凍的上層土壤連同它里面幼苗的上面部分,一起被它下面所形成的柱形冰晶舉升起來;同時,植物的根部斷裂或者被拔起,于是在土壤解凍以後,植物就容易萎焉。當然,這種情形是和真正的凍害毫不相同的。

我們就這樣把凍害的概念只是限制在那些使植物受傷的情形方面,就是以植物的冰凍作為它們的主要特征;其次我們就來更加詳細地考察,究竟哪一些過程在引起這種遭到冰凍的植物受傷和甚至死亡。在科學史里,關於嚴寒對植物的致死作用的學說,曾經發生幾次重大的變動,而且那些對於凍害本質的見解也變動了幾次。只要是那些對於凍害的科學見解差不多在每個階段都始終不留下任何的成見,而讓這種成見牢固地生根在實踐者們的心頭,並且妨礙那些對凍死原因的正確見解的傳播,那麼大概也就不值得再來特別談到上面所說的這一切變動了。

第一個凍害理論,是早在18世紀中期被布豐(Buffon)和杜哈梅耳(Du-Hamel)明確地定出來的,並且根據于下面的假定:植物的冰凍的細胞液把自己的導管壁和其他的細胞壁破裂開來,正好象是冰凍的水把瓶子和甚至生鐵的彈殼破裂開來一樣。根據這個見解,植物的任何一種冰凍都被認為是致死的冰凍;這個理論很快就獲得了大家普遍的承認;即使到現在,還可以遇到它的余波(甚至在有幾本教科書里,我也曾經偶然發現這種見解),而且從外表上看來,它往往就表現出下面的情形:冰凍現象(就是冰的形成)和凍害現象(就是由於凍寒而發生的死亡)卻沒有明顯的分別。

在19世紀中期,這個見解就完全被古彼爾特(Göppert)、薩克斯(Sachs)和奈格里(Nägeli)的研究工作所打破了。一方面,已經看出,有很多植物,例如冬性禾谷類作物和很多雜草,可以受寒到一種使本身變得象玻璃一樣干脆的程度,但是在解凍以後仍舊絲毫沒有喪失自己的生活能力;另一方面,這些研究工作也已經確定了一個對凍害理論方面極其重要的事實,就是:在植物受到冰凍的時候,冰不是在細胞內部形成起來,而是在細胞間隙里形成起來,因此在冰凍時候也同時發生細胞的膨脹情形,卻相反地發生它們的收縮情形;甚至在植物死亡的情況下,細胞壁仍舊還完全沒有受傷。

薩克斯提出了新的凍害理論,去代替這個已經被推翻的細胞壁破裂理論;依照他的理論,就不應該把植物的死亡原因看做是冰凍本身,而應該把它看做是那種和它有不斷聯系的解凍,就是解凍過分迅速的特征。薩克斯的這個學說,好象已經在一個大家知道的事實方面獲得明顯的証實;這個事實就是:受到凍寒作用的植物的受傷程度只有在解凍以後方才能够被真正查明。還有,它好象也在一個早已被實踐者們所看出的現象方面獲得証實;這個現象就是:如果還在受到冰凍的植物被日光加熱,那麼春季的晨寒的作用就對它起有雙倍的毀滅力量。這個學說當時立刻獲得廣泛的傳播;而且直到現在為止,它大概如果不是在植物學家們中間,那麼也是在農學實踐者

們和园艺家們中間，仍旧有最广泛的传播。可是，它也象細胞壁破裂的学說一样，犯了同样大小的錯誤。

米勒-杜尔高(Müller-Thurgau, 1880, 1882)和莫里什(Molisch, 1897)的研究工作，以后也在其他研究家們的許多研究工作里获得証实；它們确实无疑地証明，在絕大多數情形下，解冻速度絲毫不起有作用；而那个引起植物受伤和死亡的主要原因，正就是冰在植物組織里的形成过程。可是，冰的形成并不象过去所推想的那样，起有純粹机械上的作用，而是更加复杂得多的：那些在細胞間隙里形成的冰晶，靠了細胞里所含有的水分而增长起来，从細胞內含物方面夺取水分；最后，細胞就丧失相当多的而且足以使自己死亡的水分。因此，植物由于冻寒而发生的死亡，在本質上正好象是由于原生質干透而发生的死亡。

米勒-杜尔高的重大功績，就在于：他們首先进行了精密測定受冻植物体内的温度变化进程的工作。他們采用一种具有圓柱形貯液槽的灵敏的水銀溫度計，去測定植物体内的温度。把植物的相当薄的部分(叶子，花瓣)紧密地包卷在这个貯液槽的周围；还有在比較厚实的器官(馬鈴薯块茎，甜菜根)里，用軟木塞鉗子鉗出圓柱形槽沟来，于是把溫度計放进槽沟里去，并且用棉花团把溫度計固定在槽沟的上部。这种不复杂的仪器所进行的測定已經証明，植物时常会得受冷而多少显著地低于它們的冰点；这时候方才能够开始冰的形成，因此常常同时发生温度有些跃升，就是从米勒-杜尔高所称做的过冷却点(точка переохлаждения)这个被植物所达到的最低温度(巴赫梅契也夫在多年以后发现昆虫也有同样的过冷却現象，就把这种过冷却点叫做临界点)向植物組織的真正冰点跃升。

米勒-杜尔高把冰冻的植物体内的温度变化过程本身叙述如下：“起初，那株从温暖的房間里取出的植物的体内温度，降低得很快；可是，随着它接近于周围环境的温度的程度而愈来愈緩慢起来。最后，植物的細胞液达到过冷却，就是低于冰点的冷却程度。突然就在被切开的植物組織的几行細胞間的通道里，出現极其細小的冰晶。无数在緩慢地轉化成固体状态的水分子，就在瞬刻之間，从过冷却的溶液里急速集中到这些晶核那里去。冰晶变得愈来愈大，并且推挤开附近的細胞。同时，又发生出新的晶核来。在植物本身里，这个过程的完成時間，要比看完这里的一段叙述文字还要快好多倍。大概它总共只連續进行了几秒鐘的时间。大家已經知道，在水結成冰的时候，同时有热量被释放出来；在这里也发生这种情形。以前受到过冷却的植物組織的温度，由于冰的形成，而頓時上升到溶液的原来的冰点。可是，到这时候，冰的形成并不停止，而是以逐漸減小的速度繼續进行下去，一直到植物組織的温度和周围环境的温度相同为止。”

冰冻的植物体内的温度变化进程的測定是有重大意义的，因为它不仅是使人可能去确定植物的过冷却点和冰点，而且还使人可能去計算出(不过也是近似地計算出)植物体内在不同的冰冻阶段里的冰的形成数量。这类計算方法后来被量热計的直接測定所确証，而且使米勒-杜尔高看出，在冰冻开始的时候，冰形成得最迅速，此后它的形成速度逐漸減慢；可是，甚至是在冰冻的对象好象已經完全冻透的这些低温

时候,冰的形成过程仍旧还没有停止下来。

可以把他們在把苹果冰冻时候所获得的结果来作为例子:在苹果冷却到 -4.5°C 时候,它所含有的水量的63.8%转变成水;在 -7.3°C 时候——68.2%;在 -8°C 时候——72.4%;在 -13°C 时候——74.4%;在 -14.8°C 时候——77.4%;在 -15.2°C 时候——79.3%。根据米勒-杜尔高的意見,这种冰的形成逐渐增加和細胞愈来愈被脱水的情形,正說明一个事实,就是:很多植物并不是在最初冰的形成时候死亡的,而只是在以后温度繼續降低时候才死亡的。

在最近几年里,米勒-杜尔高和莫里什的見解,在梅茨(Mez, 1905)和他的学生們的研究工作方面受到了怀疑;他們把古彼尔特当时所提出的、但是没有获得成功的另一个冻害理論复活起来;依照这个理論,植物并不是由于冰在它的体軀里形成而死亡的,却是由于它的温度降低到一定的、对各种植物和甚至对植物的各个部分是特殊的极小值而死亡的。根据梅茨的意見,冰的形成本身,不仅不会引起死亡,反而甚至会由于同时有潜热发散出来,而更加使特殊极小值的到达时刻延迟得更加长远些;因此,也就應該承認这种現象好象是避免冻害的防护方法。梅茨的見解在索拉烏也尔的著作里(Sorauer, 1909)获得了贊同的說明;索拉烏也尔认为,这些見解是自己所著的关于植物病害的著作里的冻害学說的叙述的基础。可是,我在重新进行了冻害問題的实验上和批判性的考察以后(Максимов, 1913),就應該得出結論說,梅茨的全部理論,还有他对米勒-杜尔高和莫里什的資料的全部反对意見,都显出是理論上和实验上的錯誤結果而发生的,因此也應該被无条件地推翻。

我用极其灵敏的温差电偶測定方法,去研究了冰在植物体内的形成过程,于是不仅証实了米勒-杜尔高所获得的資料,而且除此以外还查明,在极其寒冷的空間里,在被降低到某个一定的最后温度的植物体内发生迅速冰冻时候,比在緩慢冷却到同样温度时候,形成数量显著地更少的冰,因为水在植物体内的晶化过程,由于一种阻力而变得特別緩慢;那种从細胞里渗出的水就遭遇到了生活的原生質方面所发生的这种阻力。同时,虽然最后的温度相等,但是迅速冰冻和緩慢冰冻的結果显出是远不相同的:在迅速冰冻的情形下,植物的死亡程度要比在緩慢冰冻的情形下小得多。在表1里,就列举出我的几次試驗的結果。

表1 冰冻的时间长度对馬鈴薯塊莖的存活率的影响

試驗次数	空气温度 ($^{\circ}\text{C}$)	植物的最后 温度($^{\circ}\text{C}$)	冰冻的时间长度		冰的形成数量 (总重的%)	死亡程度
			小时	分		
73	-17.3	-1.82	—	08	16.2	活
74	-2.9	-1.82	3	30	40.3	死
75	-17.3	-2.27	—	20	48.3	死
76	-17.3	-1.53	—	05	8.9	活
77	-2.9	-1.53	2	14	28.8	半死

表1清楚地証明,决定植物死亡程度的主要因素,并不是低温本身,而是轉变成冰的水的数量。从这个表里可以看出,严重的、但是短期的冻寒,有时可以比較輕的、

但是較长久的冻寒,起有較小的毁灭作用。

如果去詳細考察关于这种在植物組織里形成的冰的致死作用的发生原因可能是什么问题,那么这就脫离开了本文的叙述范围。我已經在上面所指出的书里詳細分析过这个问题,所以在这里只限于指出下面一点,就是:除了米勒-杜尔高和莫里什所看出的細胞里的水分被夺取去的情形以外,显然冰对原生質的机械性挤压也起有重要的作用,它促进原生質里所含有的蛋白質凝固。

从实际观点看来,另一个問題有无比的重要,就是:在不同的季节里,不仅是不同的植物,而且甚至是同样的植物,对寒冷有极不相同的忍耐力;这种情形的原因可能是什么?甚至在最肤浅的观察下,也很容易看出这种不同的忍耐力来;可是,直到最近为止,一切想要用某些植物組織的物理-化学特性去解释它的企图,都不可避免地遭到失敗。多数研究家只是把一批植物的抗寒性极高和另一批植物极其柔弱和敏感,看做是这些植物的不可認識的特征。对于植物的抗寒性依从季节和甚至依从天气条件而发生的变化的观察工作,提供了一个去查明那些决定植物的忍耐程度的条件的关键。古彼尔特(1830)首先在实验上确定了这种依存关系。

他証明,有很多野生的和栽培的越冬植物,在田野里能够无害地忍受最严重的冻寒,但是在被搬移到温暖处所去以后,在几天的期間里,就会丧失它們的抗寒性;此后,如果再把它們搬移到田野里去,那么在发生較輕微的寒冷时候,它們就会死亡。这些試驗完全相符于园艺家們和植林者們很早的观察結果,就是:那些无害地忍受过最严重的冬季寒冷的树木,在春季里会得由于受到較輕微的晨寒而死亡。往往有人就認為,忍耐力依从以前的温度而发生这些变化的原因,就在于植物对寒冷的“习惯”和在被搬移到温暖处所以后对冻寒的“习惯革除”。可是,即使不去談到这种解释完全沒有說明一些什么,它也包含着极其重大的邏輯上的錯誤。我們已經知道,冻害的发生原因,并不单单是植物被冷却到“特殊的极小值”这一点,而且还有一定数量的冰在植物体内形成,所以单单让植物处在低温里,决不能使它“习惯”于对冰冻的忍受。只有采用重复的冰冻和解冻的方法,方才可能会使植物获得这种习惯;可是,正好是这类首先已經被古彼尔特所做过的試驗,得出了完全相反的结果:重复的冰冻和解冻方法完全沒有使植物养成习惯,反而使它死亡。

李德福尔斯(Lidforss, 1907)查明了那些引起低温对抗寒性的良好影响的原因。他認為,植物在寒冷季节里具有高度的忍耐力,它們在遇到春季的温暖天气以后具有显著地較大的感应性,这是和它們的細胞里的碳水化合物含量的变化有关的。根据他的測定結果証明,在寒冷的季节里,越冬的植物叶子里完全缺乏淀粉,但是細胞液显著地富含糖分。自从秋季的寒冷到来时候起,糖分就开始代替淀粉;随着春季的温暖天气的恢复,在叶子里又再度出現淀粉,而糖分的数量則显著地减少。在皮层里,还有在一部分树枝的木质部里,也发生同样的碳水化合物的替代情形;李德福尔斯認為,这种替代情形也就是抗寒性变化的主要原因。根据他的意見,糖分是專門使植物避免冻害的防护物質,因此它的积儲就会大大提高植物的忍耐力;相反地,在糖分轉变成淀粉时候,抗寒性也就同时降低下去。

我在自己对于用各种物质的浓溶液去人工地提高植物对冻寒的忍耐力的研究工作中 (Максимов, 1912, 1913), 不仅证实了李德福尔斯的观察, 就是糖类溶液能够显著地提高植物的抗寒性, 而且也已經証明, 糖类决不是唯一的防护物质; 其他的物质也具有同样的或者略为微弱的作用; 在这些物质当中, 有很多有机酸和无机酸的盐类。在这个研究工作中, 我成功地用精密的实验方法, 去证实了一个多次被实践者们发表过的、但是也多次遭到反駁的推测, 就是: 细胞液的浓度, 或者更加普遍的說来是植物体内的含水量, 就是决定植物对冻寒的忍耐程度的主要因素之一。

这一类对含水量和抗寒性之間的联系的問題方面发生不同意見的原因, 主要就在于: 以前的研究家們把問題极度簡化, 以为一切对冰点降低的忍受力都是随着细胞液浓度增加而提高起来的。用这种簡化的形式来提出的这个推测, 确实是完全不正确的, 因为单单用冰点降低这一点, 决不能去解释这种在很多越冬植物方面所观察到的高度忍耐力; 这些植物往往忍受得住 -30°C 和更加低的冻寒, 这时候显然无疑已經完全冻透。可是, 李德福尔斯已經指出, 糖类的防护作用, 并不是在于它降低冰点, 因而也使冰的形成时刻延迟下去, 却主要是在于它减小而且甚至完全消除那个由于冰冻而发生的原生质的凝固现象。在我的試驗里, 李德福尔斯的这个指示已經获得了正确的数量上的证实; 同时, 也已经查明, 其他物质的作用也完全和糖类的作用相似, 就是: 随着防护溶液的浓度的增加, 忍耐力总是增加得比冰点的降低更加显著得多。

在表 2 里, 列举出各种不同浓度的食盐溶液对于紅球甘蓝的叶子組織的防护作用的試驗結果, 来作为說明的例子; 就是: 使冰点降低到 -3.9°C 的浓度为 7%; 降低到 -1.85°C 的浓度为 3.5%; 降低到 -0.92°C 的浓度为 1.75%; 降低到 -0.46°C 的浓度为 0.90%; 还有降低到 -0.19°C 的浓度为 0.35%。表 2 的第一纵行里的数字, 表示那个在发生連續 4—5 小时的冰冻时候的温度。“活”(字母 Ж) 表示全部细胞都仍旧是生活着的; “死”(字母 М) 表示全部细胞都已经死亡了; 在“活”的前面的分数, 表示还存活下来的细胞的大約数量, 这时候用作試驗的叶子部分只是遭受到冻寒的一部分伤害。

我也用其他的防护物质来获得了完全相同的結果。可是, 必須补充說, 在这些試驗里, 那些直接浸在防护溶液里的叶块已經冰冻。我所进行的一个要把防护溶液通过根部而輸进叶子里去的企图, 因为发生了各种附帶的影响, 而沒有得出明确的結果来; 这些附帶的影响是随着浓溶液被加进土壤里去而发生的。

表 2 NaCl 溶液对紅球甘蓝的細胞的防护作用

冰冻温度 ($^{\circ}\text{C}$)	NaCl 的浓度(%)					淡 水
	7	3.5	1.75	0.9	0.35	
-5.8	活	活	活	活	活	1/4活
-7.8	活	活	活	活	3/4活	死
-11.1	活	活	活	1/2活	1/4活	死
-17.3	活	活	1/2活	个别活	死	死
-22.0	活	3/4活	1/4活	死	死	死
-32.0	活	死	死	死	死	死

我所研究的浓溶液的防护作用, 完全符合于我用温差电偶测定法对植物冰冻所

进行的詳細研究而获得的結論,就是:冻寒对于植物的伤害程度,决定于那个在植物組織里形成的冰的数量。如果植物含水愈加少,它的細胞液的浓度愈加高,那么在冷却到一定的温度时候,在植物体内就可以形成数量愈加少的冰。这种抗寒性对含水量的依存关系,十分清楚地說明那种在植物的不同发育阶段里所显现出来的不同的忍耐力。在种子萌发的时候,或者在芽开放的时候,这种依存关系就表现得特別明显。干燥的种子可以无害地忍受得住那些只要是用液化气体所能造成的最低温度;种子只要被浸湿,就往往会在冷却到零度以下 $20-30^{\circ}\text{C}$ 时候死亡;而且从萌发开始的时候起,它的抗寒性就迅速降低到成年植株的抗寒性水平。同样地,木本植物的芽在冬季里含有很少水分,所以通常具有极高的忍耐力;在早春时候,它們已經膨胀起来;这就使它們变得更加敏感;最后,已經抽出的枝条就容易在春天的晨寒时候死亡,而这些晨寒从它的力量上看来,远不及冬季的寒冷那样厉害。

植物对冻寒的忍耐力对于它的含水量和对于防护物质的浓度的依存关系,也可以用来說明同株植物在不同年份里和在不同的天气条件下所表现的不同的抗寒性。例如,在园艺方面的文献里,往往可以遇見一些指示如下:果树在极度潮湿的夏季和秋季以后,比在較干燥的夏季和秋季以后更加容易冻死。这种情形容易获得解释,就是因为潮湿的天气里,年幼的組織来不及达到足够的脱水程度,或者也象大家所說,来不及达到足够的“成熟程度”。葡萄种植者們的很多观察結果也可以归属到这方面来,就是:有些葡萄园位在敞露而受到风吹的地点,虽然风也是寒冷的,但是它起有吹干的作用,所以它們就比了那些位在防风較良好的地点的葡萄园較少受到冻寒的侵害。园艺家們有时采用一种方法,就是在危险期間里尽可能减少浇水,以便使柔弱的植物預防发生晨寒的有害的后果;这个方法也在同样的水分过多会发生有害影响方面,获得自己的說明。索拉烏也尔(Sorauer, 1909)在前面所举出的他的书里,引举出一个說明干旱对植物的耐寒力起有良好影响的最明显的例子。他有一次观察到,在很干燥的春天,开花的櫻桃树无害地忍受了温度低到 -6°C 的冻寒;可是在通常的条件下,这种冻寒的情形就一定使它死亡。最后,阿德尔霍耳德(Aderhold, 1907)用試驗方法查明了雨水的有害影响,就是:在6株梨树当中(它們在夏季期間里多次受到人造雨的作用),有5株在冬季里完全冻死,而最后一株則受到严重的伤害;可是,在对照植株当中,只有2株死亡,而其余4株則仍旧沒有受到伤害。

关于避免冻害的防护物质的学說,也能够去說明那些早已引起大家注意的情形,就是低温对耐寒力起有直接的良好影响。我曾經讲到古彼尔特的試驗;他已經发现,那些被搬移到温暖处所的越冬植物迅速丧失自己的抗寒性。哈別尔朗特(F. Haberlandt, 1875)用各种农作物所做的試驗,也具有重大的意义。它把种子分开成两份,使其中一份在 $20-24^{\circ}\text{C}$ 时候萌发,另一份在 $10-12^{\circ}\text{C}$ 时候萌发。在这些种子大約也象通常种子在秋播地的雪层下面所达到的那种发育程度以后,他就使它們受到天然的或者人造的冻寒。同时已經查明,第一份种子所出生的小麦和黑麦在 -10°C 时候已經死亡,而第二份种子所出生的小麦和黑麦則在 -20°C 时候死亡。第一份里的黑麦和豌豆在 -6°C 时候,第二份里的黑麦和豌豆在 -10°C 时候,只不过有一部分死