

# 作物霜冻与低温强度及冰核菌密度的关系<sup>\*</sup>

冯玉香 何维勋 夏满强<sup>\*\*</sup>

(中国农业科学院农业气象研究所, 北京 100081)

## 提 要

应用辐射型霜箱进行控制试验, 研究玉米霜冻害程度与低温强度和冰核菌密度的关系. 结果表明逻辑斯蒂克(logistic)方程只有在没有冰核菌或冰核菌密度很小的条件下才能描述霜冻与温度的关系, 而理查兹(Richards)方程能够在各种冰核菌密度下很好地描述三者的关系. 进而讨论了这种关系在确定霜冻指标, 制作霜冻预报, 选用防霜方法等方面的应用.

**关键词:** 霜冻; 低温; 冰核菌.

## 1 引 言

我国霜冻发生的地区很广, 危害的作物很多, 造成的损失很大, 是一种严重的农业气象灾害. 近年来由于扩种喜温作物, 增加晚熟品种, 引种经济植物, 提早播种, 而初、终霜冻日的年际波动又较大, 所以霜冻害有加重的趋势, 有关防霜的研究引起更多的关注.

过去一般认为作物遭受霜冻危害的程度主要取决于低温强度. 70年代末发现有些冰核细菌在霜冻的发生中起重要作用<sup>[1]</sup>. 近年的研究表明, 我国各地许多植物上存在大量冰核细菌<sup>[2]</sup>. 它们能够在比较高的温度(最高可接近 $-1^{\circ}\text{C}$ )下诱发植物体内水分形成冰晶<sup>[3,4]</sup>. 冰晶一旦形成, 就会以很快的速度( $0.1\sim 2.8\text{cm/s}$ )向处于过冷却状态的其它部位扩伸, 并迅速增大体积<sup>[5]</sup>. 它们会对细胞膜产生越来越大的胁迫, 使膜内的过氧化氢酶、过氧化物酶很快失活, 氧的自由基得不到迅速消除而加剧对膜的氧化, 引起膜破损导致细胞死亡<sup>[6]</sup>. 试验结果表明, 有几种可以杀灭冰核细菌、破坏冰核蛋白的制剂, 在某些条件下使用, 有较好的防霜效果<sup>[7]</sup>, 上述结果证实了冰核菌是诱发霜冻的重要因素, 揭示了它的危害机理, 并提出了除冰核防霜是一条可行的新途径. 本文通过模拟试验, 研究作物霜冻害程度与低温强度和冰核细菌密度的定量关系, 进而讨论作物霜冻的温度指标随冰核菌密度而变化的规律, 分析影响除冰核防霜效果的因素, 为改进霜冻预报和正确选用防霜技术提供依据.

1993-06-09日收到, 1993-08-02日收到修改稿.

• 国家自然科学基金资助项目.

\*\* 刘建华参加前期试验工作.

## 2 材料和方法

以玉米(四单八)为试验材料. 种子经消毒后在清水中浸泡半天,用无菌湿纱布包裹置于 27℃ 恒温箱内催芽,发芽后播在装有灭菌营养土的钵内,在自然光生长箱内生长,平均光强  $2.9726\text{J} \cdot \text{cm}^{-2}$ ;最高温度  $21 \pm 2^\circ\text{C}$ ;最低温度  $10 \pm 2^\circ\text{C}$ ;相对湿度  $70\% \pm 20\%$ ,长至三叶一心期,将生长一致的幼苗分为 5 组,每组 96 株,其中 4 组接种冰核菌(*Erwiniaherbicola*),浓度分别为  $5 \times 10^8$ 、 $5 \times 10^6$ 、 $5 \times 10^4$ 、 $5 \times 10^2$  个/ml,第 5 组喷蒸馏水作为对照,每克鲜重约喷 0.2ml. 放在塑料罩里保湿 24 小时、晾干,用 Vail 法<sup>[8]</sup>和 Lindow 法<sup>[9]</sup>计算冰核菌密度. 将植株移入人工霜箱<sup>[10]</sup>,模拟自然条件下霜夜降温过程,在上部叶片安装测温元件,通过数据采集器与计算机相连,连续自动监测温度变化过程. 当植株发生结冰时因释放潜热而引起叶片的温度突然上升,根据冷却冻结曲线上出现的这种温度“跃升”现象<sup>[3]</sup>,可以较准确地记录各植株发生冻结的温度和时间. 结冰持续 30min 以上再以  $1.6^\circ\text{C}/10\text{min}$  的速率模拟早晨升温,至  $10^\circ\text{C}$  后移入室温下,观察 3 天并调查受害率.

## 3 结果分析

对试验数据进行统计分析,结果如表 1.

表 1 不同冰核菌密度(个/g)对冻结温度(℃)的影响

| 冰核菌     | 密度   | $10^0$    | $10^2$    | $10^4$    | $10^6$    | $10^8$    |
|---------|------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| 冻结温度的分布 | 平均值  | -6.2      | -5.5      | -4.5      | -3.3      | -2.3      |
|         | 温度范围 | -4.2~-8.4 | -3.2~-7.9 | -2.4~-7.3 | -2.0~-6.0 | -1.8~-3.9 |
|         | 方差   | 0.615     | 0.868     | 0.932     | 0.702     | 0.269     |
|         | 中位数  | -6.2      | -5.4      | -4.4      | -3.2      | -2.1      |
|         | 众位数  | -6.2      | -5.3      | -4.3      | -2.9      | -1.9      |
|         | 偏度   | -0.093    | -0.198    | -0.404    | -1.069    | -1.655    |

从表 1 看出,随冰核菌密度增大,平均冻结温度提高. 无菌苗比  $10^8$  的有菌苗平均冻结温度低  $3.9^\circ\text{C}$ ,差异是相当大的. 同一处理中,不同植株的冻结温度不是同一个值,而是在平均值左右变化,冰核细菌密度小的,变化范围较大,而密度大的变化范围有减小的趋势. 在密度较小时,中位数与众位数相近,而在密度较大时中位数偏向低温一侧. 从表 1 还可看出,在冻结温度范围内,各温度区间植株发生冻结的频率,无菌苗接近正态分布,有菌苗都是呈偏态分布,偏度绝对值随冰核菌密度加大而增大.

在本试验条件下,植株冻结的持续时间都超过 30min,凡是发生冻结的都遭受严重伤害,所以用累积冻结株率  $I$  表示霜冻程度. 它是在  $T^\circ\text{C}$  和  $T^\circ\text{C}$  以上温度下发生冻结植株的累积数占试验株数的百分数. 显然,霜冻害程度是随着温度的降低而加剧的. 以往的研究者认为霜冻害的严重程度取决于温度,二者的关系符合逻辑斯蒂克方程的特征,受害率为 50% 时的温度与该方程拐点处的温度相吻合<sup>[11]</sup>. 本试验数据表明,在植物体上没有或只有很少冰核菌的情况下,逻辑斯蒂克方程能够很好地描述霜冻害与温度的关系. 但是,当

冰核菌的密度达到  $10^4$  个/g 时它就不能正确地表达其间的关系,而库柏茨(Gompertz)方程<sup>[12]</sup>却可以较好地拟合试验数据.在冰核菌密度达到  $10^8$  个/g 时,两个方程都不适合,而用单分子方程是较好的.为了描述不同冰核菌密度下霜冻害与温度的关系,可以统一用理查兹方程:

$$I = \frac{I_o I_f}{[I_o^n + (I_f - I_o^n)e^{-k(T_o - T)}]^{1/n}} \quad (1)$$

$I_o$ 、 $I$  和  $I_f$  分别为温度降到  $T_o$  (发生冻结温度的最高值)、 $T$  和趋于  $-\infty$  时发生冻结植株的累积百分率.  $n$  是取决于冰核菌密度的参数,用试验数据拟合方程(1),看出  $n$  与冰核菌密度( $P$ ) 之间存在密切关系:

$$n = 1 - 0.03125 \log^2 P \quad (2)$$

$k$  是回归系数,表示  $I$  增加的速率, $k = 2.03$ . 当  $T \rightarrow -\infty$  时, $I_f = 100\%$ ;  $T = T_o$  时, $I_o = 1.04\% \approx 1\%$ ;代入方程(1)得

$$I = \frac{100}{[1 + (100^n - 1)e^{-k(T_o - T)}]^{1/n}} \quad (3)$$

经  $F$  检验,方程的拟合度达极显著水平,所以它是描述玉米苗霜冻害程度 - 低温强度 - 冰核细菌密度的适宜模式,其图形如图 1.

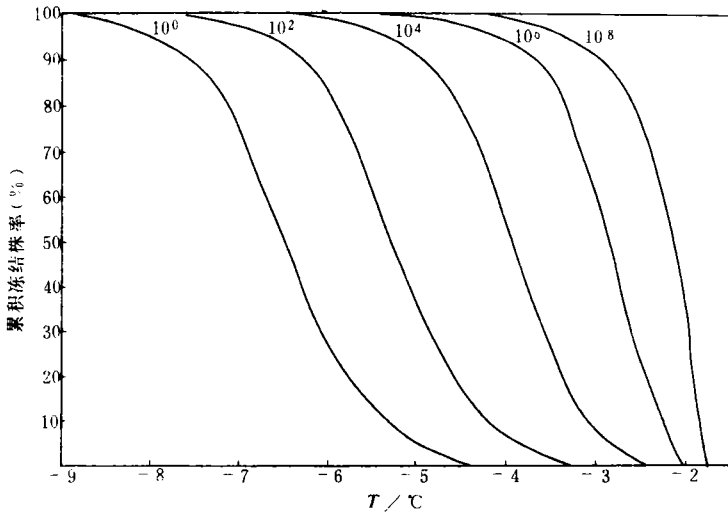


图 1 累积冻结株率 - 低温强度 - 冰核菌密度的关系

如果方程(1)有拐点的话,可通过求二阶导数来求得.拐点对应的受害率为:

$$I^* = I_f \left( \frac{1}{n+1} \right)^{1/n}$$

计算结果表明,冰核菌密度分别为  $10^0$ 、 $10^2$ 、 $10^4$ 、 $10^6$ 、 $10^8$  的拐点伤害率分别是 50.0%、48.8%、44.4%、34.9% 和趋于零.可见只有在无菌的条件下拐点的伤害率才与 50.0% 吻合.在有冰核菌条件下,随菌的密度加大二者差值增大,密度达  $10^8$  时没有拐点.

## 4 讨 论

(1) 在不同条件下,玉米植株上的冰核菌数量有很大差异,少者只有  $10^2$  个/g 鲜重,而多者高达  $10^6$  个/g 鲜重<sup>[1]</sup>. 按试验结果计算,相应的霜冻温度指标如表 2,不同密度下各级霜冻的温度指标有很大差异. 可见在进行霜冻预报、评估霜冻害程度、鉴定品种抗霜性时,不能不考虑冰核菌这个因素.

表 2 不同冰核菌密度下的霜冻温度(℃)指标

| <i>I</i> (%) | $10^2$ | $10^3$ | $10^4$ | $10^5$ | $10^6$ |
|--------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| 20(轻霜冻)      | -4.7   | -4.2   | -3.7   | -3.2   | -2.6   |
| 50(中霜冻)      | -5.4   | -4.9   | -4.4   | -3.8   | -3.1   |
| 80(重霜冻)      | -6.1   | -5.7   | -5.2   | -4.6   | -3.9   |

注:*I*是冻结植株累积百分率(%)

(2) Lindow 等曾提出,玉米霜冻害率与冰核菌密度的对数呈线性关系<sup>[9]</sup>. 由此推论,使冰核菌密度降低一个数量级,也能取得相同的防霜效果. 但是,实际情况并非如此,在不同条件下,除冰核防霜的效果有明显不同<sup>[7]</sup>. 这种情况可以从上述模式得到解释. 根据模式可以算出在不同强度低温下累积冻结株率随冰核菌密度而变化的规律(图 2). 在较弱的零下低温条件下,只有冰核菌密度较高的植株才发生冻结,密度低的不会冻结,所以对冰核菌密度较高的植株喷洒抗霜剂,以降低其密度,可显著减轻霜害. 在较强的零下低温条件下,对冰核菌密度很高的植株,如果只喷洒一次抗霜剂,即使除去 99% 的冰核菌,剩下的密度仍然很高,大部分植株也会发生冻结,防霜效果可能不显著,为提高防效,应增加喷洒次数;相反,冰核菌密度小的植株,如果喷洒一次就可能取得较好的防效. 在很强的零下低温条件下,即便冰核菌密度很低,植株也会发生冻结,除冰核法只有和其它防霜法结合使用,才可能起到防霜作用. 因此,模式还能指明在不同条件下除冰核防霜技术的使用方法.

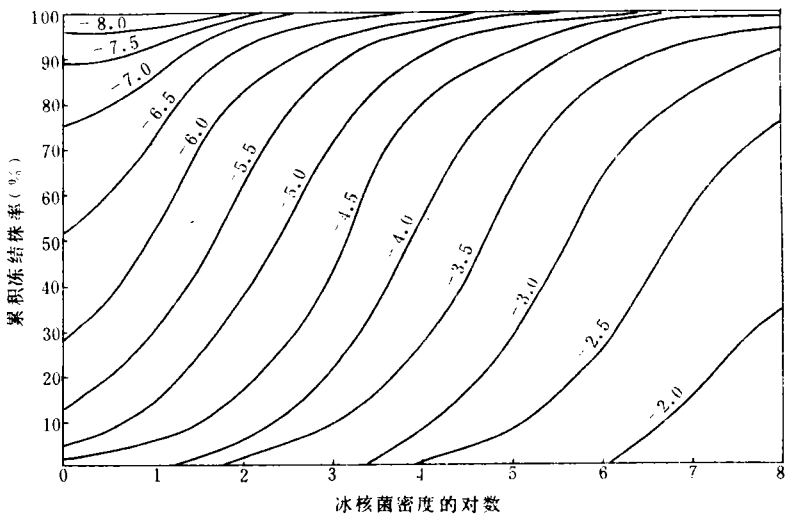


图 2 不同低温强度下累积冻结株率随冰核菌浓度的变化

(3) 建立作物霜冻害程度-低温强度-冰核菌密度模式,是对过去霜冻害模式的改进,也是有关冰核菌定性研究的深入.它对相关研究也会有参考价值.在把霜冻灾害放在天地-生这个巨系统中进行系统学研究时,“生”这方面不仅要考虑高等生物,还要考虑象冰核细菌这样的微生物.在评估气候变化对霜冻害的影响时,要考虑生态环境改变后冰核菌数量的变化.

### 参 考 文 献

- 1 Lindow S E, Arny D C, Barchet W R, Upper C D. The role of bacterial ice nuclei in frost injury to sensitive plants. In PH Li, A Saksi, eds, Plant cold hardiness and freezing stress mechanisms and crop implications. New York: Academic Press, 1978, 249~263.
- 2 孙福在,朱红,何维勋等.我国冰核活性细菌种类及其分布的初步研究.中国农业科学,1989,22(2):93~94.
- 3 冯玉香.黄瓜霜冻与冰核活性细菌的关系.园艺学报,1990,(3):211~216.
- 4 刘建华,陶毓汾,何维勋等.冰核活性细菌与玉米和大豆霜冻关系的研究.中国农业气象,1990,11(1):1~6.
- 5 冯玉香,何维勋,崔林松.霜冻时冰晶在作物体内生长的试验研究.中国农业气象,1991,22(4):6~9.
- 6 冯玉香,夏满强,何维勋.霜冻和冷害时黄瓜幼苗过氧化物酶和过氧化氢酶的变化.科学研究年报,1991.
- 7 孙福在,朱红,何礼远等.药剂防止玉米霜冻的初步研究.黑龙江农业科学,1991,(3):24~29.
- 8 Vali G. Quantitative evaluation of experimental results on the heterogeneous freezing nucleation of supercooled liquids. *J. Atmos. Sci.*, 1971,28:402~409.
- 9 Lindow S E, Arny D C, Upper C D. Bacterial ice nucleation: A factor in frost injury to plants. *Plant Physiol.*, 1982,70:1084~1089.
- 10 冯玉香,朱巨龙,刘建华.人工霜箱的构造、性能及使用效果.科学研究年报,1987,10~12.
- 11 陈正洪.枇杷冻害的研究.中国农业气象,1991,12(4):16~20.
- 12 法朗士J,索恩利J H M.农业中的数学模型.金之庆,高亮之主译.北京:农业出版社,1991,100~108.

## THE RELATIONSHIP BETWEEN FROST INJURY, LOW TEMPERATURE AND POPULATION OF ICE NUCLEATION ACTIVE BACTERIA

Feng Yuxiang He Weixun Xia Manqiang

(Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

### Abstract

The relationship between frost injury, low temperature and population of ice nucleation active bacteria on crop leaves are studied by means of radiation-cabinet. The results indicate that the Logistic equation can show the relationship between frost injury and low temperature only under the conditions of a few or even no ice nucleation active bacteria. But Richards equation can describe well the relationship between these three factors under various conditions of ice nucleation active bacteria. Furthermore, the applications of this relationship to frost injury indexes, frost injury prediction, and frost preventing method are discussed.

**Key words:** Frost injury; Low temperature; Ice nucleation active bacteria.