

幼苗胚根对冷害敏感性和热击诱导耐冷性

金新文 (译)

摘要 玉米、黄瓜、绿豆和番茄幼苗胚根对冷害的敏感性(即 2.5℃下受冷后在 25℃下胚随后伸长的抑制)在胚根为 5~7 mm 长时比 1 mm 长时更强些。与之相比萌动的黄秋葵种子胚根长度为 1~7 mm 时具有相似水平的冷害抑制(即 70~90%)。对于胚根长度为 1 mm 的种子而言,在 2.5℃下受冷 72 小时,黄瓜的随后胚根伸长仅被抑制 2%。但是,玉米、绿豆和番茄的胚根伸长却被抑制大约 20%。对于胚根长度为 5~7 mm 种子而言,玉米、绿豆和番茄冷害抑制为 50%~70%,黄瓜和黄秋葵则为 80%~90%。冷敏感性程度因种而异并且与诱导一个重要反应的时间和诱导反应的大小有关。在所有种子中,侧根的发育随冷害延长而降低。除了黄秋葵,热击(45℃下 4~10 分钟)在所有种子中诱导出耐冷性。在黄秋葵中,既不提高热击温度也不降低受冷程度(即温度和时间长短)明显地降低冷害。

关键词 发芽 侧根 种子 温度

在低于 12℃的非结冰温度下,许多重要的热带作物和起源于温带的作物,例如玉米、棉花、黄瓜、水稻、大豆、南瓜、番茄会受到伤害。(Bramlage, 1982; Lyons et al., 1979; Saltveit and Morris, 1990)冷害症状包括种子发芽率、幼苗生长以及活力降低;细胞膜通透性提高,感病性增强以及二氧化碳和乙烯产量增加。受害程度因种、品种以及鉴定方法而异(Cabrera et al., 1992; kapitsimadietal, 1991)

冷害后,通过采取提高组织对冷害耐性或者清除引起症状发展的胁迫措施来减轻症状的发展,例如,冷害后提高组织周围的相对湿度,减轻依赖于失水的症状的发展(Minorsky, 1985)。一些措施如热击(Collins et al., 1993; Jennings 和 Saltveit, 1994 a; Saltveit, 1991)和间隔增暖(Cabrera Saltveit, 1990)似乎能提高组织对冷害起始阶段的耐性。

热击诱导植物和动物对致死高温的耐性(Vierling, 1990)。热击也能提高黄瓜子叶(Lafewenta et al., 1991),黄瓜胚根(Jennings and saltveit, 1994 a; Rab and Saltveit, 1996),绿豆下胚轴(Collins et al., 1993)

以及番茄果实(Luric and Klein, 1991)对冷害温度的耐性。有报道指出,在耐冷种如豌豆(Mansfield and key, 1987)以及冷敏感种如棉花(Burk et al., 1985),黄瓜(Lafewenta et al.; 1991),绿豆(Chen et al., 1986; Collins et al., 1995),烟草(Meyer and hartier, 1983),番茄(Luric et Klein, 1991; Nover and Scherf, 1984)中诱导产生热击蛋白。

本试验研究冷害对于不同种类作物幼苗胚根的影响以及热击提高这些作物幼苗胚根耐冷性的能力。

1 材料与方法

植物材料 从本地卖主处获得玉米(*Zea Mays* L. 'Jubilee' 杂种)、黄瓜(*Cucumbers sativus* L.; 'Poinsett 76')、绿豆(*phaseolus*, Roxb., 'Berkin')、黄秋葵(*Hibiscus esculentum* Mill., 'Rio Grande')种子。在 25℃下通气的水中浸泡隔夜后,将种子移到夹在由橡胶带粘在一起的两块 15×30 cm 有机玻璃板之间湿纸巾中。种子胚根朝下放置,玻璃板垂直放在 25℃潮湿无乙烯空气中直到胚根达到合适长度。15 个具有合适胚根长度的幼苗被分别移到三块 7×13 cm 的玻璃板中,作法如前,然后进行不同处理。

温度处理 将玻璃板放在能保证周围空气自由流动的位置,位于板中央的黄瓜种子在 60 ± 5 分钟内温度从 25°C 降到 2.5°C ,或者从 2.5°C 升高到 25°C (图 1A)。

将发芽种子从玻璃板移到铺有用 2mm 开水浸湿的一层滤纸的培养皿中进行热击。将培养皿浮在 40°C , 45°C , 50°C 的水中加热 $0 \sim 10$ 分钟,在 60 ± 7 秒内,培养皿中央的黄瓜种子从 25°C 加热到 40°C 或从 40°C 冷却到 25°C (图 1B)。

冷害的测定 通过 25°C ,在 72 小时内抑制胚根伸长来测定冷害 (Jennings 和 Saltveit, 1946),在温度处理后即刻在 25°C 下,72 小时后用干净的尺子通过透明的有机玻璃测定胚根长度。在 24 小时和 48 小时的测定数据被用来建立胚根伸长的动态变化。

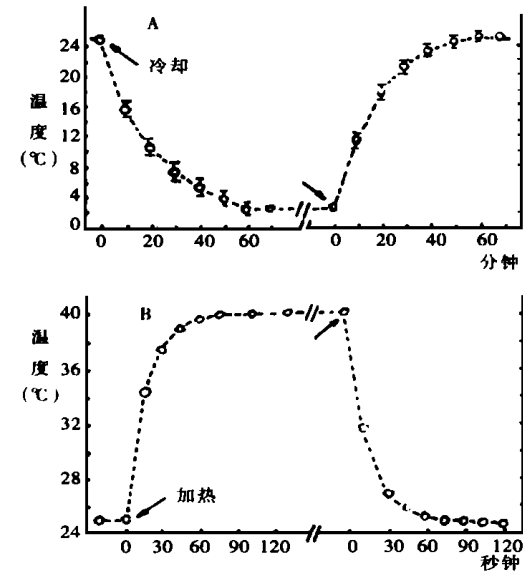


图 1 应用于热击和冷害处理的动态变化

(A)有机玻璃间的黄瓜幼苗加热与冷却的动态变化,温度从 25°C 降至 2.5°C 再回到 25°C 。(B)培养皿中的黄瓜幼苗加热与冷却的动态变化,幼苗从 25°C 移至 40°C 的水面再回到 25°C 。竖线代表平均数 ($n=5$) 的标准误。无竖线的地方,标准误在符号里。

胚根长度和冷敏感性间的关系 通过转移胚根长度分别为 1mm , 3mm , 5mm , 7mm 的种子到 $13 \times 7\text{cm}$ 的有机玻璃板来确定胚根长度与冷敏感性之间的关系。种子在 2.5°C 下受冷 72 小时后测定胚根伸长。

温度和持续时间对随后胚根伸长的影响 由前面实验确定的胚根处于敏感长度,发芽种子在被转移到 25°C 下 72 小时之前保持在 2.5°C , 5.0°C , 7.5°C , 10.0°C , 12.5°C , 15.0°C 下 0, 24, 48, 72 小时。在被转移到 25°C , 72 小时之前,种子也在有机玻璃板内经受 2.5°C 的低温 0, 24, 48, 72, 96 小时。72 小时内每隔 24

小时测定经温度处理后的胚根的随后伸长和所形成的侧根数目。在另一系列实验中, 2.5°C 下 0~192 小时对胚根随后伸长的抑制和侧根诱导做一比较。

热击诱导的耐冷性 如前所述,对胚根长度为 5mm 的发芽种子进行热击,热击种子在被转移到新的有机玻璃板之前,保持在 25°C 下 2 小时。然后玻璃板或者在 25°C 下保持 72 小时,或者先在 2.5°C 下受冷 72 小时,再保持在 25°C 下 72 小时。

实验设计 所有实验至少重复三次,并有类似结果。每个处理至少用两块板,每块板包含 15 粒种子。实验采用完全随机设计,数据通过方差分析,当分析显著性差异时,在 $P=0.05$ 水平上计算 LSD 值。

2 结果

胚根长度与冷敏感性关系 胚根长为 $5 \sim 7\text{mm}$ 的玉米,黄瓜,绿豆和番茄种子比胚根长度为 1mm 的种子冷敏感性强 (图 2)。受冷 72 小时使 1mm 长的黄瓜胚根的随后伸长降低 2%,使玉米,绿豆,番茄的胚根伸长降低 20%。当胚根长度为 7mm 时再受冷,使玉米,绿豆,番茄种子胚根的随后伸长减少 60%~67%,而在同样的生长阶段,黄瓜和黄秋葵则减少 85%。对照冷敏感性与胚根长度的这种变化,当胚根长度为 $1 \sim 7\text{mm}$ 受冷,黄秋葵胚根的随后伸长降低大约 80%。

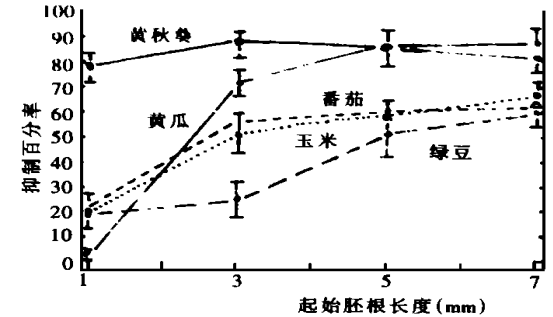


图 2 2.5°C 下受冷 72hr 的胚根长度与 25°C 下胚根随后伸长 72hr 之间的关系,数据用胚根伸长的抑制与对照的百分率来表示,竖线代表平均数 ($n=30$) 的标准误。

温度与处理时间对随后伸长的影响 在 25°C 72 小时后,四个种中玉米胚根生长的最快也最长,其次是番茄,绿豆和黄秋葵,在 2.5°C 或 5°C 下 72 小时后,没有一个种表现出显著的胚根伸长,在 7.5°C , 72 小时后,玉米和番茄的胚根分别伸长 44% 和 27%,而绿豆和黄秋葵的胚根伸长则不明显。当温度从 7.5°C 升高到 15°C ,玉米和黄秋葵的胚根呈对数增长。在 12.5°C 到 15°C 之间,玉米和黄秋葵的胚根长度分别增加 56% 和 92%,而绿豆和番茄则仅分别提高 8% 和 29%。相比较而言,在这些温度下,绿豆和番茄的胚根呈线性增长。72 小时后,随温度变化的绿豆胚根长度的方程为:

胚根长度 = $0.346 - (0.328 \times \text{温度})$; $\gamma^2 = 0.996$ 对于番茄, 方程为: 胚根长度 = $-0.872 + (0.192 \times \text{温度})$; $\gamma^2 = 0.998$

将胚根长度为 5 mm 的萌动种子保持在 2.5℃ 下 96 小时显著降低随后的胚根伸长。虽然玉米胚根受冷害的影响最轻, 但也表现出胚根伸长减小。72 小时的冷害降低番茄胚根的伸长, 96 小时的冷害则使它停止 24 小时。72 小时或 96 小时的冷害使绿豆胚根停止伸长, 96 小时的冷害使黄秋葵的胚根完全停止伸长, 72 小时冷害则使它显著减小。

然而当受冷 24~72 小时后, 所有的种都能够重新开始胚根伸长, 伸长的速度被显著降低, 至少是一会儿。绿豆受冷 48 小时和 72 小时后的胚根伸长速度与受到 0, 24, 48, 72 小时冷害的胚根伸长速度相似, 而受冷 48 小时和 72 小时的番茄的胚根伸长速度与受到所有处理的相似。

相比较而言, 即使是 24 小时的冷害也会引起玉米和黄秋葵胚根伸长速度明显降低, 这个速度在整个 72 小时的恢复期间保持不变。

冷害对随后胚根伸长和侧根形成的影响, 在不同种间存在明显差异, 对萌动的玉米种子来说, 胚根长度和侧根数目随冷害时间的延长而稳定降低。其它的种随冷害时间的延长, 随后的胚根伸长也稳定降低, 但与玉米不同的是在冷害时期开始增加时形成的侧根数目不变或者有所增加。

热击诱导的耐冷性 在 45℃ 下处理 10 分钟给除黄秋葵之外的所有种提供某种程度的耐冷性; 然而, 反应却是各异的, 即: 这些热处理对未受冷胚根的随后伸长没有显著影响, 对玉米和绿豆来说由热击提供的保护是最大的, 在 45℃ 下处理 10 分钟使玉米胚根伸长的抑制从 54% 降低到 27%, 而绿豆则从 83% 降低 37%。虽然未受冷的番茄胚根在任何热击处理后没有表现出胚根伸长的降低, 但大于 4 分钟的热击与冷害的组合极大地降低随后的胚根伸长。4 分钟的热击处理给番茄胚根提供轻微程度的耐冷性, 可以使冷害诱导的胚根伸长的抑制从 54% 降到 36%。

不像其它三个种和黄瓜 (Rab 和 Saltveit, 1996), 热击没有给黄秋葵提供任何耐冷性。即使当处理扩展到包括在 45℃ 和 50℃ 下热击 10 分钟, 而受冷时间从 96 小时减少到 72 小时, 黄秋葵的胚根也没有表现出耐冷性的明显提高。

3 讨论

萌动的黄瓜、玉米、番茄和绿豆种子在胚根为 5~7 mm 长时比胚根为 1 mm 长时具有更高的冷敏感性, 相比较而言, 黄秋葵幼苗在胚根为 1~7 mm 时保持同样高的冷敏感性。当胚根为 1 mm 长时, 冷害使黄瓜幼

苗随后胚根伸长下降 2%, 而使玉米、绿豆、番茄幼苗的胚根伸长下降 18%~21%。黄秋葵胚根从 1 mm 长到 7 mm, 胚根伸长下降了大约 77% (图 2), 然而黄秋葵和黄瓜在胚根为 1 mm 长时, 冷敏感性处于两个极端, 当胚根为 5~7 mm 时, 它们对冷害比其它种更敏感。虽然当胚根从 1 mm 增加到 3~5 mm 时伸长速度有随之增加的趋势, 但这种在伸长速度上的差异可能并不代表冷敏感性的差异。因为这种变化方式在黄秋葵胚根上也是很典型的 (未提供数据)。

玉米、番茄、绿豆, 尤其是黄瓜胚根的初始耐冷性依赖于发育阶段或许依赖于一个可能随胚根的发育而消失的耐冷性因子 (Jenning 和 Saltveit, 1996)。

虽然所有的种在 15℃ 时都能够生长, 但在这个温度下绿豆胚根伸长却非常缓慢。这种低的伸长速度是令人惊奇的, 因为绿豆是相当耐冷的 (图 2)。在其它试验中当长一些的胚根 (例如 1.5 cm) 被放置在 12.5℃ 或 15℃ 时, 胚根伸长的抑制要比试验中观测到的轻 (未提供数据)。

当胚根在 2.5℃ 下受冷时间不同时, 冷敏感性在种间也表现出差异。受冷 24 小时使玉米和黄秋葵的随后胚根伸长显著降低, 但对于番茄和绿豆则不是这样。受害程度随受冷时间的延长而提高, 但是不像黄瓜 (Rab 和 Saltveit, 1996), 除了黄秋葵外, 即使受冷 96 小时, 冷害也是非致死的。

当受到轻度冷害时, 胚根伸长的初始抑制并不能预测经历深度冷害的根尖的情况。例如, 玉米在经历 24 小时冷害后表现出胚根伸长的降低, 但根尖在 192 小时的冷害后仍能存活。相反, 番茄和绿豆对 24 小时的冷害的反应最初看起来不太敏感, 但是经历 192 小时的冷害却导致根尖死亡。然而, 即使受冷 192 小时后, 绿豆还能够再生顶端根分生组织。

根尖比根的其它部分对冷害更敏感 (Rab 和 Saltveit, 1996), 在所有被研究的种中都观测到根的不同区域不同的冷敏感性。例如, 在 25℃ 下 72 小时后经受冷害, 玉米胚根的长度随受冷时间的延长而降低, 但是当冷害时间延长到 192 小时时, 侧根的发育仅受到轻微的影响。然而, 黄秋葵侧根的发育不受 96 小时冷害的影响, 但当冷害时间达到 120~144 小时, 侧根的发育急剧降低。进一步提高冷害程度导致胚根不能长出侧根。黄秋葵在受到比其它种更轻的冷害时, 形成的侧根数目就会减少, 这也是黄秋葵极端敏感性的另一个例子。正如形成的侧根数减少所证明的那样, 近顶端区域的冷敏感性与黄瓜类似 (Rab 和 Saltveit, 1996), 并且与在黄瓜和黄秋葵上表现的耐冷性水平相一致 (图 2)。在绿豆和番茄之间也能够看到冷敏感性的不同。在这些种中, 即使在 192 小时的冷害后, 侧根发育也不停止。

早小菊栽培

武国胜

早小菊是菊科属多年生宿根亚灌木,株高约 20~50cm,花径 9cm 以下,有红、黄、白、紫、粉等花色品种,花期 9月初到 10月上旬(指关中地区)是秋季布置花坛花境的重要花卉,也是中秋国庆两节期间花卉市场的主要盆花和切花。在早小菊的栽培管理中,我们改变了推迟种苗繁殖和多次打头摘心的传统方法,采用了早扦插早上盆,及时供应肥水,一次打头摘心的栽培管理方法,收到了良好的效果。具体作法是:

1 繁殖 关中地区,种苗繁殖多采用扦插繁殖,一般在 4月中旬~5月初进行。这时阳光温和,温度适宜,不需要过多的特殊管理,并且成活率高。早扦插早栽培上盆,能够促进根系生长发达,有力量供应株茎生长健壮。插条应选用母株嫩枝的上部,长度为 7~10cm,插穗切面以绿色、肉质、多汁、实心为好,不要太嫩。在节下 2mm 处削平,摘去下部 3~5 个叶片,插入素砂苗床。插后要浇透水,适当遮荫,以后酌情喷水,保持湿润,两周后即可生根。

2 栽培 盆栽苗要选整齐、健壮,根系生长发育良好的扦插苗。盆栽土用腐叶土 2,园田土 5,素砂 2,腐熟的厩肥 1,配合而成;上盆时可在盆底垫少量松针,有利于透水通气。先填盆土六成满,待打头摘心后,茎秆长出盆口再填足土。这样可将分枝处理入土内,既可生新根,又能避免茎秆折断;上盆后要摆放在日照充足,通风良好,排水良好的地方。地栽时要选择地势高,光照足,通风好的地块,排水良好的沙质壤土,忌积涝及

我们的数据表明抑制胚根伸长,而不导致根尖分生组织死亡能刺激侧根形成。这与根尖分生组织受伤或死亡可能控制根部小区域侧根发育的假说相反(Greencia 和 Brannlage, 1971; Minorsky, 1985)。受冷组织中胚根长度与侧根发育之间的关系在番茄和绿豆中表现的更明显。在这两种作物中,侧根数目随冷害时间延长到 144 小时而增加,但是当冷害时间继续延长时,侧根数目突然减少,在番茄中也可以观察到类似趋势。起初侧根数目增加,随后侧根数目减少,到冷害时间达到 168 小时的数值,然后显著降低。这个对于几种冷敏感植物的简单调查已经鉴定出种间和根系发育阶段间的相似性和差异性。种间胚根冷敏感性的差异结合胚根伸长使我们能用遗传多样性(即:种间的胚根)和相似性(即:种内伸长的胚根)的材料来研究冷害的基本性质。

萌动种子最初耐冷性(即胚根长度为 1 mm 的种子),随胚根伸长耐冷性消失(即胚根长度为 5 mm 的种子)以及在一些种中用热击重新获得耐冷性能使我们用模式系统来研究冷敏感性和耐冷性的诱导。

不同长度黄秋葵胚根的一致冷敏感性以及热击不能诱导它产生耐冷性是不同于其它四个供试种的令人感兴趣的现象。应该测定更多的锦葵科的种和品种以观察是否这些差异是这个种的一般特性以及这种特性是否扩展到属与科。

译自《Journal of the American Society for Horticultural Science》, Vol. 121, No. 4, July 1996. 原文作者: Abdur Rab and Mikal E. saltveit(加利福尼亚大学蔬菜系 Mann 实验室 戴维斯 CA 95616-8631)

译者单位: 新疆石河子大学农学院园艺园林工程系

邮编: 832003

连作。施足基肥后,以株行距 30~50cm 定植。上盆后改变控水控肥,以防苗株生长过高的传统方法(这种方法易造成苗根生长不良),及时供应肥水,促进苗株与根系快速健康生长。浇水掌握见干见湿,避免过干缺水或长期浇水过量;除盆土内施足优质基肥外,生长中期应经常施以追肥,可用豆饼麻渣腐熟水,腐熟后的动物肢体(内脏)水,或氮磷钾肥溶解后兑水追施。苗小时 7~10 天一次,立秋后 5~6 天一次,浓度稍加大。应注意,在夏季高温及花芽开始分化时宜停止施肥。地栽菊缓苗后,生长初期宜勤浇水,并追施一次复合化肥,以促旺盛生长。入夏后浇水掌握偏干,促使苗根扎深。打头摘心后,宜再追施一次磷钾化肥,促进株苗生长和花芽分化。浇水掌握见干见湿。地栽菊每次浇水后,都要及时耙锄保墒,保持土壤通气,并铲除杂草。

3 摘心 传统的做法上盆(定植)后,生长季要进行 3~4 次摘心修剪,以控制株高和株形紧凑。多次打头,使茎叶生长的数量多次受到限制,同时也抑制了根系的生长,给后期茎秆增粗,叶片增大增多,花径增大也带来了隐患。在实际栽培管理中,我们采取的方法是,上盆(定植)后,供给适宜的肥水,任其茎叶自由生长,促进根系发达健壮;7 月中下旬,根据品种特点和需要开花的时间,在靠近盆土(地面)表层,节芽的上部一次打头摘心。由于根系生长发达,打头后 10 天左右可长出多个新芽,新芽生长粗壮、快,在放叶前可先剔除部分小芽及过于密集的芽,集中营养供留下的芽快速生长。放叶后再及时选定位置适中,高矮一致,粗细均匀的 3~7 个头,作为开花的茎秆培养。这样处理,既保证了株形紧凑,枝条健壮,分枝多,花量大,也控制了花期,减少了栽培管理的工作量。确定株形后,为了有效的控制株高,可用 2% B₅ 溶液每 10 天喷洒一次,直到花蕾现色时停止,这样可抑制花杆、花柄超高,使茎秆矮粗,叶片增大增厚,花朵增大娇艳。

(陕西省杨陵区省农业学校 邮编: 712100)

北方园艺 (总 122) 59