

# 作物冷害時之生理反應

朱 鈞

國立台灣大學農藝學系

## 一、前言

由於世界人口持續增加，人類吃的權利倍感威脅和壓力，而糧食的生產環境在全球氣候變遷、天然災害增加及環境品質劣化之情況下，作物遭受逆境(Stress)越趨嚴重和複雜性。

台灣位於亞熱帶，且地形複雜，氣候變化頻繁，常有不利作物生產的因子發生，例如颱風、水患、乾旱、異常溫度、空氣環境污染等，往往造成本省農業重大的損失和災害，因此不良環境對作物生產具有重大的影響。而異常溫度變化中，台灣大部分作物生產區，雖然不會到達0°C以下，而造成凍害(freezing injury)，但15°C以下之溫度往往造成作物之冷害(chilling injury)，低溫直接造成作物生長過程中，形態生理或代謝發生異常，輕者延緩作物之生長和延後生產期，降低產量和品質，嚴重時則完全無法生長甚至死亡。而園藝作物在收穫後在低溫貯藏和運輸期間，如處理欠妥亦會造成蔬果之冷害，導致嚴重之損失，因此改進作物對低溫之耐性(chilling tolerance)，提高作物對低溫之適應性，降低冷害之癥狀是提高作物產量和品質之主要課題之一，也是作物生理和遺傳育種上研究的方向。如何充分了解冷害之原因和機制，和改進或減輕冷害之損失，是科學研究人員和實際生產者大家共同的興趣和努力的目標。

有關低溫逆境生理和有關之研究，已有相當多的文獻，最近有關之綜合報告(review)或書籍如下：Graham & Patterson (1982)，Gusta et al. (1996)，Hall and Occutt (1987)，Levitt (1980)，Lyons and Breidenbach (1987)，Markhart (1985)，McKersie and Leshem (1994)，Minorsky (1985)，Wang (1990)，朱(1990)，朱與李 (1991)，供有興趣者進一步參閱。

本篇討論作物受低溫傷害時，主要病癥、生理反應，以及植物荷爾蒙離層酸

## 2 果樹天然災害預防及復育手冊

(ABA)、乙烯、多元胺(Polyamines)等與植物耐冷性之關係，最後探討如何增加作物生長期間，尤以園藝蔬果之收穫後貯藏期間之耐冷性，和如何減輕冷害造成之損害，以供作物生產人員參考。

### 二、有關低溫逆境之定義

植物在遭受低溫時，爲了適應該不良環境，會引起一系列物理和生理的變化，隨後則顯示出多種不同之癥狀，總稱謂冷害\*(chilling injury)，英文有不同之名詞如"chilling damage" 或 "chilling breakdown"，意義上大致相同，因此中文也不必另創名詞。

另一有關之名詞低溫傷害(low temperature injury)，一般上包括冷害(chilling injury)和凍害(freezing injury)亦即

$$\begin{aligned} \text{低溫傷害} &= \text{冷害} + \text{凍害} \\ (\text{low temperature injury}) &= (\text{chilling injury}) + (\text{freezing injury}) \end{aligned}$$

當然，所謂凍害一般溫度在 0°C 左右或低於 0°C 情況下，植物原生質體結冰狀況下所造成之傷害；相對的，則冷害是在 0°C 以上到 10-15°C 左右，低溫對植(作)物所造成之生理反應和傷害。事實上，造成冷害的溫度，所謂低溫或冷處理(Chilling treatment)，應包括溫度與遭受期間(duration)，二者同樣重要。一般在討論冷害時，往往注意溫度本身，而忽略了溫度處理之期間。對作物而言，吾人則必須重視有關冷害之相關名詞，如冷敏感(chilling — sensitive)、冷鈍感(chilling — insensitive)、抗冷性(chilling — resistance)以及耐冷性(chilling — tolerance)等名詞及相互間之定義和區別。事實上上述各名詞之定義和觀念往往因不同之學者詮釋也不盡相同，往往易於混淆。從事冷害研究者，必須要有較清晰之概念，以免攪混在一起，造成不必要的困擾。參考不同學者之定義，綜合說明如下，讓讀者有一個較簡單和清晰之概念：

當植(作)物受到臨界或門檻之低溫時，對敏感植物短時期內則造成初級反應(primary response)而引起生理異常，此時如能恢復到正常溫度，則植物組織恢復正常，但如較長之低溫處理，此種異常則無法恢復(irreversible)，造成冷害之癥狀。一般言，原則上冷敏感植物(chilling-sensitive plants)包括熱帶或亞熱帶原產之植物，

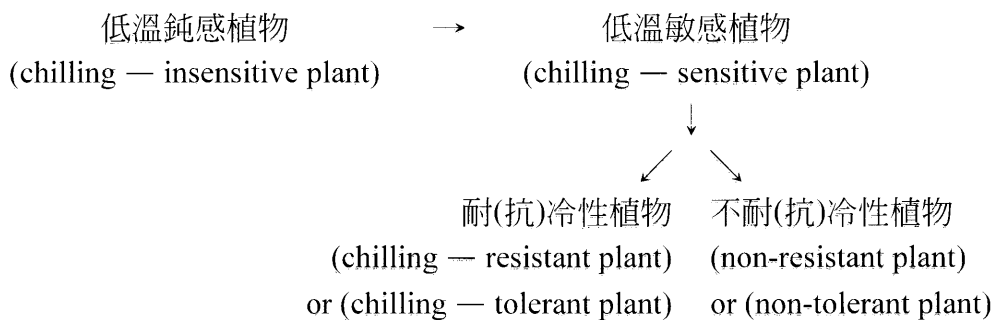
---

\*筆者過去以及其他學者將 "chilling injury" 譯爲寒害，本篇皆以冷害稱之。

在其生命期除了休眠或乾燥種子時期，大多對低溫敏感。而對溫帶原產植物而言，往往有在某些發育時期對低溫敏感，例如未成熟之果實較成熟之果實敏感，而蘆筍之幼莖(young shoots)則較不耐低溫，而梗稻則較秈稻較耐低溫。

冷鈍感(chilling insensitive)植物，即某些植物不受低溫傷害或在近 0°C 低溫下，仍可完成其生活週期(life cycle)，不過亦即有某些植物，其營養組織不受冷害，但在 0°C 左右下並無法完成其生活週期，如花粉期或受粉作用，則易受冷害，因此，此處之定義，主要針對植物營養部分 (vegetative part)而言，不會受到 0°C 左右之冷害為主。

抗冷性(chilling resistance)與耐冷性 (chilling tolerance)常常造成困擾的二個名詞，並且二者不易明晰的區分，可以說是同義的(synonymous)，不過二者都是針對敏感植物而言，且是相對名詞，在談到某種物或組織，其不具有抗冷性或耐冷性時，不但要說明溫度，且要說明遭受低溫期間，溼度，以及遭受低溫前之狀況，以及檢定冷害之方法等，方能相互比較該物種或組織、器官之耐冷或抗冷程度，不然的話，僅注重低溫狀況是很危險和無意義的。換一句話說，不論抗低溫或耐低溫，並非絕對的。長時間之低溫情況下，仍會造成低溫傷害。另外，以上二名詞是針對低溫敏感之植物 (chilling-sensitive plants)而言，對低溫鈍感之植物(chilling-insensitive)則不會受到低溫傷害，也就無所謂抗性或耐性了。另外值得注意的是，以實用性而言，具抗性的植物往往不易與鈍感植物有所區別，不過在生理機制上二者截然不同。綜上所述可簡單依植物對低溫敏感程度表示關係如下：



### 三、冷害之癥狀(Symptoms of chilling injury)

一般言，當植物遭受到低溫時，並無一致性或非常具有特徵性冷害癥狀顯出或

#### 4 果樹天然災害預防及復育手冊

能即刻而明顯的診斷出是由於低溫所造成之傷害。冷害之癥狀往往因溫度、遭受時間、植物種類或生長和發育之狀況，以及環境諸因素如光、風、水份營養狀況，而有很大之變異性(Saltveit and Morris 1990)在同一環境下，即使同一種植物，往往因發育時期，或品種之不同，對低溫之忍耐程度，有很大之差異，例如，水稻，往往梗稻較秈稻對低溫較有耐性，而不同發育時期亦有差異，亦即幼苗耐冷之品種，並不表示開花期亦有較高之耐性(Chu and Lee 1989, Lee et al.1995, 楊和朱 1995)，而不同發育時期對低溫之敏感度亦有明顯之差異，如表一所示，大豆不同發育時期之臨界低溫則有所不同，

表一、大豆在不同發育時期造成冷害之臨界溫度

發育期	臨界溫度°C
發芽期	6.7
萌芽期	8-10
生殖期	16-17
開花期	17-18
種子形成期	13-14
成熟期	8-9

取自 Holmberg(1973)

通常遭受低溫時間愈長，溫度愈低則顯示癥狀愈快。植物因冷害先引起生理或代謝作用之異常，最後顯示出受傷之癥狀。另一注意之事項，作物再遭受低溫時，在尚未顯出可見之冷害前，實際上已顯出活力之降低和生長率(growth rate)受到抑制，即使恢復到正常溫度，大多數狀況生長都會延緩，最後產量受到不利影響。

冷害之癥狀表現影響之因素複雜，實難做一簡單之說明，很多有關冷害之文獻多有詳細之陳述，可參閱 Paull (1990)，Saltveit Jr and Morris (1990)，Guy (1994)，McKersie and Leshem (1994)，朱與李(1991)等文獻。現僅依葉、果實以及園藝作物之收穫後處理，分別簡單概要說明如下：

1. 葉或營養器官：遭受冷後植物葉部萎凋，單子葉植物如水稻、玉米，葉部有捲曲現象，接著葉片有顯著凹陷、斑點黃化，最後枯萎而死亡。幼根亦會受到傷害或畸形，因而影響正常生長。葉部之冷害，往往受水分逆境影響更為嚴重，而貯存性器官如甘藷因低溫傷害則會失去發芽或生長之能力。

2. 果實：對果實而言，冷害之病癥多在果實表面壞疽，此類壞疽因果實種類不同而有不同之癥狀，例如形成孔斑 (pitting)，如胡瓜、茄子，黃褐色與燙傷狀壞疽，如木瓜、柑橘、香蕉等，或大面積之凹陷如甜椒，以及果肉變成褐色壞死如鳳梨、芋頭等。果實遭受低溫逆境時，不但顯出上述癥狀，且發育和成熟過程皆受到不良影響，導致成熟不良如香蕉、檬果，或加速老化。
3. 收穫後貯存 (Postharvest storage)：吾人低溫貯存果實時，希望可處理之低溫能達到最長之貯存期間，但不會因低溫而造成果實傷害或降低其品質。果實收穫後貯存之期限並不因溫度之降低而延長，熱帶或亞熱帶果實往往前者在 10-12°C 或後者在 4-7°C 能夠達到最長貯存期間，如果低於此溫度，則因冷害之形成而必須縮短貯存期間。例如木瓜貯存在 10°C 可維持 25 天仍不會顯出冷害之癥狀，低於 10°C 或高過 15°C 則降低其貯存期間，一般木瓜貯運時，溫度多在 7-10°C 間，而溫帶果實則在 0°C 左右，可達最長的貯存期間。多種水果或蔬菜貯存在 0-7.5°C 時造成冷害癥狀之時間如表二：

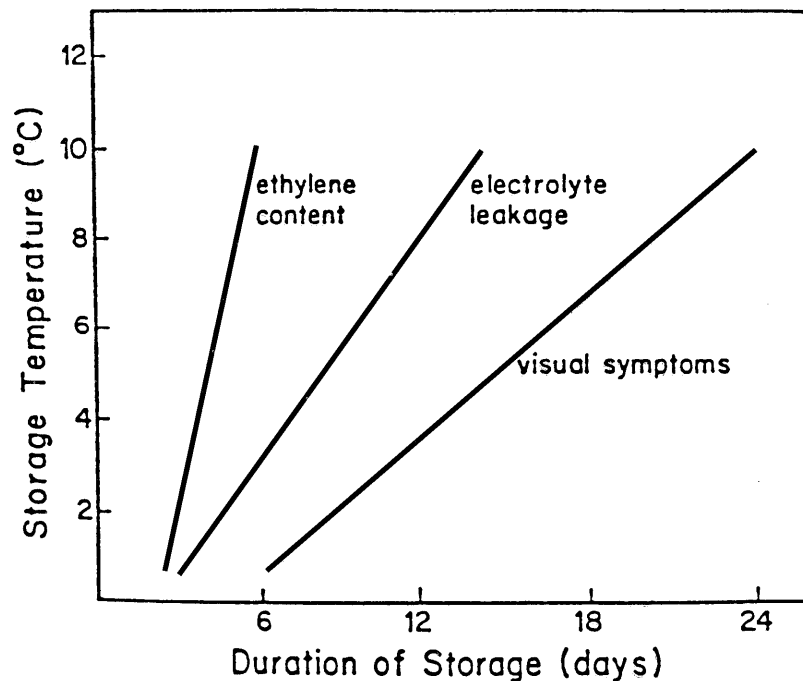
表二、低溫貯藏之蔬果顯出冷害癥狀之時間

作物	貯存期	儲存溫度°C	顯出癥狀之天數
酪梨	更熟期前	2	31
	更熟期(climacteric)	2	19
	更熟期後	2	43
香蕉	成熟期 (綠色)	5	5
		1	<1
茄子	成熟期	2	1
	未成熟期 (開花後五天)	1	5
	正常狀態 (開花後 15 天)	1	8
	過熟期 (開花後 25 天)	1	7
葡萄柚	綠色	4.5	20
	黃色	4.5	50
甜瓜	成熟期	5	16
	完熟期	5	>19
芒果	變色期	2	9
	60%成熟	2	18
鳳梨	base turning	1.5	3
	完全變黃	7.5	7
番茄	成熟期 (綠色)	0	10
	成熟期	0	>30
雍菜	嫩葉	1	2
	成熟葉	1	>5

取自 Paull(1990)

#### 四、低溫逆境下，植物之生理反應，及其與耐冷性之關係

植物在遭受低溫逆境時，一般在癥狀明顯表露前即有許多不同之生理或代謝上之反應，由這些生理或代謝過程改變之充分了解，和比較耐與不耐植物間之生理反應異同，可闡明植物對低溫反應之機制，和充分掌握耐冷之原因，進一步採取合理有效之措施，減少低溫對作物造成之傷害。以木瓜爲例，圖一顯示在不同低溫和貯藏時期中，乙烯，導電液流失(electrolyte leakage)量之改變和病癥出現間之關係。可見乙烯量和因細胞膜受到低溫損害而導致內容物電解質之流失，顯著的比病癥快得多，換一句話說，由於在低溫下，某些生理或代謝之變化導致低溫傷害癥狀之顯露，由在低溫下，多種生理，或代謝之反應時序(time course)，即可推論，低溫逆境下造成冷害之機制，



圖一、木瓜果實貯藏於不同溫度與期間中乙烯含量(ethylene content)，電解質滲漏(electrolyte leakage)與癥狀(symptoms)出現之關係圖。取自 Mckersie and Les-hem(1994)

經 Lyons 和許多學者研究之成果印證，將冷害之生理反應可分為兩個階段，即初級傷害(primary injury event)和次級傷害(secondary injury event)或稱作直接傷害和間接傷害。

當植物遭受到低溫臨界溫度(Critical temperature)時，開始某些生理或代謝異常，接著在後續的時間中，顯示出低溫癥狀，造成之變化和低溫時間愈長，顯示傷害愈為嚴重。如果在很短的時間內，植物由低溫移到常溫，一些代謝仍能因平衡而恢復正常，亦即可逆的，但如果連續較久低溫，傷害已進入次級傷害，回溫反而會加速傷害而導致死亡，亦即此時期為非可逆的。

低溫造成植物之主要生理反應有下列各項：

1. 細胞膜構造之改變：以上冷害二階段學說，主要建立在低溫時細胞膜脂質之改變，進而導致代謝之改變，雖然其理論基礎仍有一些缺點，但現仍是研究冷害之理論主流，主要的研究為針對細胞膜之通透性，膜結合之酵素活性和能量之變化等。

細胞膜之流動性與脂肪酸之非飽和性與耐冷性有明顯之關係，即脂質非飽和化可認為是決定植物耐冷性之可能因素之一，亦即，植物之耐冷性強弱與膜系飽合脂肪酸之多寡成相當之負相關；耐冷性弱的植物膜系飽合脂肪酸比例較高，故當遭受低溫時，膜系較易由液態結晶狀態轉變為固態膠體結構，因此，膜的物理相是否因低溫而改變，是控制植物在低溫下能否維持正常生理活性之關鍵之一，所以，欲得到較耐冷的品系，可依膜含非飽合酸的比例為指標篩選之(Wang 1982)，有關此方面之研究 Murata and Nishida (1990)與 Nishida and Murata(1996)有詳盡論述。

2. 細胞質內鈣離子濃度之改變：Minorsky (1985)曾建議細胞質內  $\text{Ca}^{++}$ 濃度之增加可能是低溫造成生理變化之最初 transducer，細胞質  $\text{Ca}^{++}$ 濃度之增加可能是由於  $\text{Ca}^{++}$ 之主動移動(active transport)或是由經過膜之被動流失(leakage)，不論如何都會因低溫造成細胞質內  $\text{Ca}^{++}$ 濃度之增加，而引起連續之生理代謝反應，目前尚不易證明溫度立即直接和可逆的增加  $\text{Ca}^{++}$ 濃度之機制，但最近愈多證據顯示  $\text{Ca}^{++}$ 濃度增加與調節耐冷性有相當重要之關係，Colorado et al.(1994)認為  $\text{Ca}^{++}$ 可能參與 ABA (Abscisic acid)對逆境之調節作用， $\text{Ca}^{++}$ 可能扮演二次訊息傳遞者， $\text{Ca}^{++}$ 參與在低溫下改變苜蓿懸浮細胞的的蛋白質磷酸化，基因表現以及抗冷性(Monroy and

## 8 果樹天然災害預防及復育手冊

Dhindsa 1995), 陳(1995)指出利用Ca<sup>++</sup>之嵌合物如EGTA, 通道阻斷劑如 verapamil 及 LaCl<sub>3</sub> 處理, 證明Ca<sup>++</sup>參與ABA調節耐冷性之生理反應。Ca<sup>++</sup>可能再耐冷性的調節機制上扮演二次傳遞者, 在初級傷害和次級傷害間為生理的 transducer 者。

3. 光合作用之抑制: 植物遭受低溫時, 較早之生理反應是光合作用受到抑制。植物在遭受低溫狀況下, 如在中或高光量下, 其光合作用之受害程度則更為嚴重。低溫抑制光合作用之途徑不外抑制二氧化碳固定過程, 或抑制氣孔之開啓。一些光合作用需要之化學能亦立即降低。

4. 低溫與氧化逆境(Oxidative stress): 低溫傷害部分受到氧自由基(oxygen free radical)之參與, 而對膜和光系統(photosystem)造成二次傷害。葉部在遭受低溫和照光情況下, 光系統中極易產生活化氧而產生自由基, 因此冷害癥狀常常與脂肪酸之過氧化作用(oxidation)相伴而生。Shewfelt and Erickson(1991)認為脂質之過氧化作用, 改變了細胞膜之脂質物理性質, 而抑制膜結合蛋白質之正常功能而導致冷害發生。

5. 植物荷爾蒙與冷傷害: 植物荷爾蒙之中 ABA(abscisic acid), 乙烯以及多元胺(polyamines), 認為與植物逆境關係最為密切, 亦影響植物低溫耐性之表現。植物荷爾蒙與低溫生理之研究成果和論述已有多篇文章發表, 其中較新之綜合論述有 Creeman (1989), Reoney et al. (1989), Wang (1989,1990), Guy (1990), Gusta et al. (1996), 筆者最近亦有詳細之綜合論述, (朱與李 1991), 現將較重要之部分說明如下:

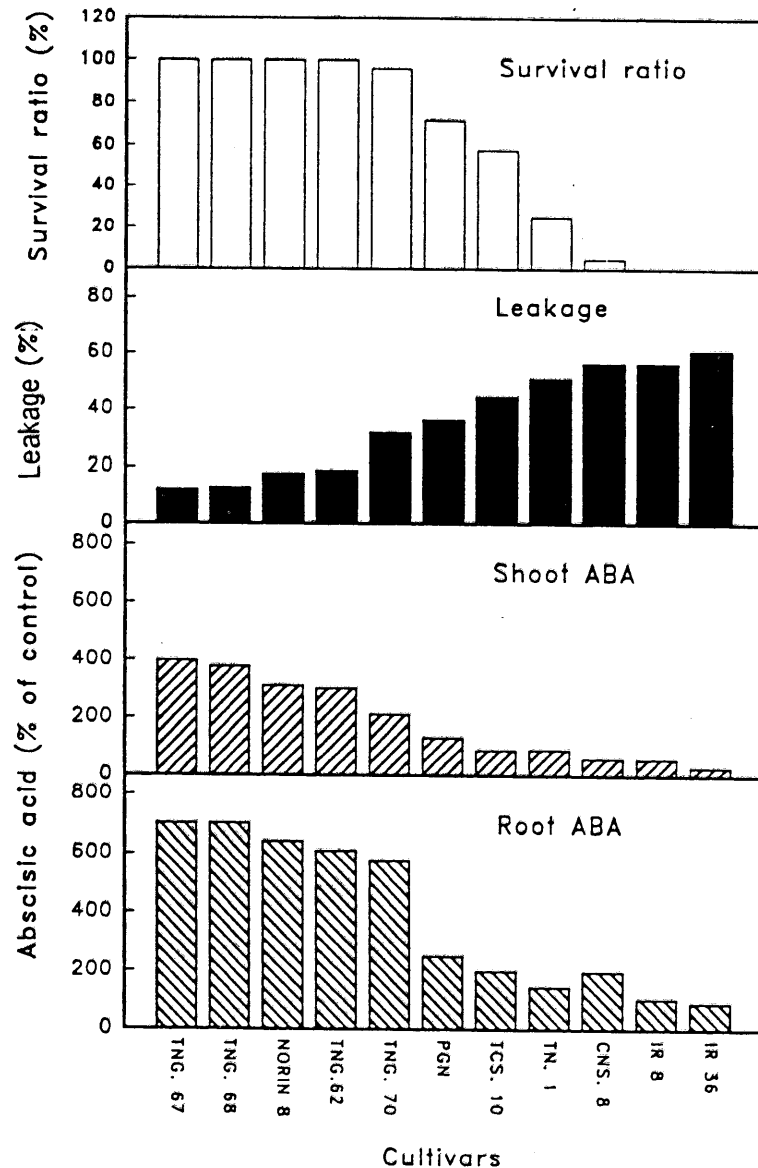
(1) 離層酸(abscisic acid, ABA)與耐冷性: ABA 為大家公認的與逆境有關之植物荷爾蒙。當植物在生長期間遭受不良環境時, 如缺水、低溫、鹽害等, 植物體內之內生 ABA 含量即會隨之增加, 以調節生理、生化反應, 以適應逆境, 增加耐性。ABA 主要調節的生理反應包括種子及芽的休眠性, 控制氣孔的關閉, 促進葉片、花與果實之老化及離層之形成(Addicott and Carris, 1983) (Owen, 1988)。在低溫逆境下, 水稻(楊與朱 1995, Chu and Lee,1992, Lee et al. 1993,1995), 蕃茄(Daie and Compbell,1981, Ludford and Hillman 1990), 及胡瓜(Lafuente et al.,1991)等作物其內生 ABA 含量隨之增加。本研究室系列研究發現水稻和高粱幼苗對低溫之耐性, 品種間頗有差異, 其差異性與內生 ABA 量有關(Lee et al.,1993, 高與朱 1996)。以 11 個品種之水稻幼苗為材料, 當水稻

幼苗遭受低溫時(4°C)，地上部和根部內之ABA含量會很快的聚積，ABA量之增加與品種間之耐冷性呈顯著之正相關(Lee et al. 1993,1995)，圖二顯示 11 個水稻品種其 ABA 聚積量，和其耐冷性及成活率成顯著正相關，和細胞電解質滲出液成非常密切的負相關。其中梗稻品種皆比秈稻具有較高之耐冷性，而其相對之 ABA 之累積量亦比秈稻品種高出許多。低溫所引起的 ABA 聚積是有助於植物對耐冷性之提高，是相當有趣和在作物栽培上具有實用性的問題，利用離層酸或類似物外加處理，是研究離層酸是否能提高作物耐冷性的方式之一，在低溫前 24-48 小時前處理，離層酸  $10^{-4}\text{M}$ - $10^{-5}\text{M}$  則為較有效之濃度，很多作物已有成功的例子，如胡瓜幼苗(Rikin and Richmond 1976)，棉花(RiKin et al. 1975)，馬鈴薯(Chen et al. 1983)，水稻幼苗或開花期都有很好的效果。(Chu et al. 1986,Chu and Lee,1992,楊與朱,1995)，高粱(Gau et al.1992,高等 1996)等。

離層酸為何可提高植物對低溫之耐性，吾人尚未完全明瞭其真正的原因和機制。離層酸可調節許多生理代謝及遺傳表現，低溫可誘導的離層酸究竟擔任何種功能，而使植物能夠提高對低溫之適應性，或在低溫下，植物仍能維持生理活性，是有關逆境生理關心的課題。現有研究成果顯示 ABA 能增加植物對低溫之耐性，簡單的說，可能有下列途徑：

- A.低溫情況下，不耐冷植物往往發生脫水現象，造成冷害嚴重而引起死亡，因此，耐冷性與耐旱性可能有密切的關係，由於低溫會造成膜構造之變異而影響對水之通透性減低，根部的吸水功能也隨之減低，同時由於地上部氣孔之調節失常，無法在低溫下降低水分之散失，而使植物在低溫下造成供需不平衡，而發生缺水現象，造成傷害，而離層酸則能發揮在低溫下促進氣孔關閉作用，提高氣孔阻力，減少水勢的降低，而增加植株的耐冷性。另一方面離層酸處理之菜豆、向日葵、玉米、高粱根部，可以促進根部之吸水能力(Glinka 1980,高等 1996,陳等 1995)，避免水分供給不足，降低植物在低溫下可造成之缺水現象，因此ABA提高植物之耐冷性可能是透過水分平衡所致。
- B.離層酸可能提高某些代謝物，而提高植物之耐冷性。有關離層酸處理如何影響植物的生理代謝物而提高耐冷性，所得訊息尚不很多，其中如促進細胞壁的合成，增加 ATP 之合成。另外有很多證據顯示，離層酸之處理可促進脯氨酸的累積，也有證據顯示，離層酸對耐低溫性之調節與多元胺之累積有密

切之關係(Lee et al. 1995)，下節有較詳細之說明。脯胺酸是一種滲透調節物質，可調節滲透勢以避免植株失水，脯胺酸亦可能和膜上蛋白質疏水性部分作用而提高其親水性，進而保護膜的正常功能。另一方面，脯胺酸在逆境下的累積可以儲存能量當作逆境恢復時的氮來源。



圖二、11 個水稻品種幼苗，其成活率(survival ratio)電解質滲漏量(leakage)與 ABA 相對量間之關係。取自 Lee et al. (1995)

C. 離層酸可以誘導許多基因的表現，低溫和某些基因表現可能受離層酸調控，

並產生與耐冷性有關之蛋白質。作物中菠菜(Guy and Haskell,1987)，馬鈴薯(Chen,1994)，小麥(Ward and Lawlor,1990)，水稻(Aguan et al.,1991)等已由基因表現的觀點探討作物對低溫反應與ABA調控之關係。我們研究室在水稻、高粱幼苗中已選殖到數個與低溫或相關的cDNA，而此等基因改變在改變的蛋白質的生理功能與耐冷性之關係有待進一步闡明。

(2) 乙烯(ethylene)與耐冷性：乙烯為唯一以氣態存在的植物荷爾蒙，逆境或受傷情況下，如低溫、缺水，植物會產生大量之乙烯，為調節逆境生理之重要荷爾蒙之一(McKeon and Yang 1987, Wang 1989)。低溫逆境下與植物體乙烯產生之關係，已有相當多之研究報告(Chen and Patterson 1985, Wang 1987, 1989, Chu and Lee 1989, 1992)植物植株或果實在低溫下，乙烯合成量會明顯減少，但回溫後則有大量增加之現象，乙烯合成的前驅物 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC)在回溫時亦會大量增加，雖然一般植物在低溫下，乙烯合成會減少，但某些植物如 *Episicorepton* 在低溫下即有乙烯的大量合成(Chen and Patterson, 1985)，洋香瓜皮層及果皮組織在 2.5°C 下亦有乙烯的合成(Lipton and Wang, 1987)。本研究室以水稻幼苗之試驗中顯示，乙烯在回溫後才大量釋放，而且乙烯及 ACC 的合成量多寡與品種間耐冷性呈正相關(Chu et al., 1986)。胡瓜果實 ACC 在回溫後的增加量隨低溫處理時間延長而增加，因此 Wang and Adams (1982)以 ACC 的相對含量作為植物受低溫時間長短或冷害大小之指標。低溫可以誘導乙烯的大量合成，且與耐冷性有關，但是乙烯是否有特殊生理作用，究竟是造成冷害癥狀，或是因其而導致保護作用以增加植物的耐冷性。目前，在不同植物或器官組織間，乙烯可能有不同之結果甚至相反的作用，因此尚無一致的結論，例如胡瓜幼苗以 ACC synthase 的抑制劑 AOA(aminoxyacetic acid)處理後，低溫誘導乙烯合成量隨之降低，但冷害癥狀並沒有因此而降低(Wang 1987)，另如利用乙烯作用之抑制劑，如 STS(Silver thiosulfate)或 norbornadiene，並不會減輕菜豆的冷害癥狀(Wang 1989)。相反地，一些研究顯示，以乙烯對冷害之減輕卻有正面之作用，洋香瓜以乙烯處理會減輕低溫之傷害，乙烯處理回溫後的甘藷，也可減緩冷害癥狀(Wang 1989)。我們以水稻幼苗為材料，在回溫時以 ethephon 噴施，可以促進新葉之生長，並提高存活率，似有減輕冷害之作用。

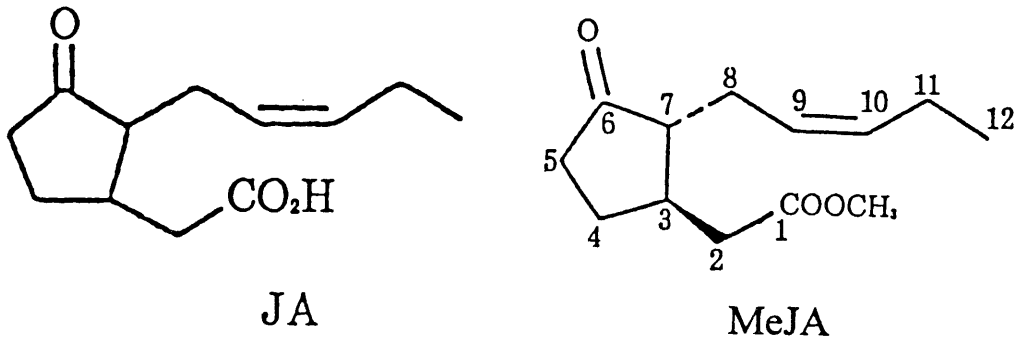
(3)多元胺(polyamines)與耐冷性：多元胺是一種低分子量的含氮且具有多個胺基的多價陽離子化合物，廣存於生物體內，植物體內常見的多元胺有二個胺基的 putrescine( $\text{H}_2\text{N}(\text{CH}_2)_4\text{-NH}_2$ )，三個胺基的 spermidine( $\text{H}_2\text{N}(\text{CH}_2)_3\text{-HN}(\text{CH}_2)_4\text{-NH}_2$ )，及四個胺基的 spermine( $\text{H}_2\text{N}(\text{CH}_2)_3\text{-NH}(\text{CH}_2)_4\text{-NH}(\text{CH}_2)_3\text{-NH}_2$ )。多元胺對植物之生理作用有延緩葉片及花器之老化，促進發根，調節細胞分裂及伸長，保護膜之完整，誘導開花，促進果實成熟等。而植物在逆境時，如低溫、缺水、淹水、缺少鎂、鉀之元素時，植物體內多元胺之含量會大量聚積(Galston and Kaur-Sawhney 1987, 1988, Smith 1985)。

低溫會誘導許多植物組織合成多元胺如檸檬之外果皮，葡萄柚之外果皮，胡椒之內果皮，在低溫時，會有 putrescine 累積(McDonald and Kushad 1986)。Wang 等顯示，蘋果、中國白菜、義大利南瓜，在低溫或低氧貯藏時，多元胺含量會隨之增加(Kramer and Wang 1989, Kramer et al. 1989, 1991, Wang 1988, Wang and Ji 1989)，本研究室亦發現水稻幼苗低溫會誘導 putrescine 及 spermidine 含量增加，且耐冷性的水稻品種幼苗在低溫下較不耐冷者有較高之多元胺(Lee et al. 1995)，Guy and Haskell(1987)亦發現低溫所誘導的 putrescine 相對增加量與菜豆品種間的耐冷性有相當密切之關係。有關多元胺在低溫下生理功能尚未充分了解，提高耐冷性之生理機制可能有：

- a. 多元胺為很強的陽離子和膜上之磷脂結合，而穩定膜之構造和完整性，避免低溫造成之傷害。(Sungstad et al. 1990)
- b. 可能調節低溫下細胞內離子或 pH 值之平衡。(Galston and Kaur-Sawhney 1988, Smith 1985)
- c. 多元胺亦可能有清除自由基的特性，可減少膜之過氧化作用。(Drolet et al. 1986)

(4)Jasmonates：Jasmonates 主要為 jasmonic acid(JA)和其 methyl ester(MeJA)，由脂肪酸 linolenic acid 經 lipxygenase 作用後產生之自然形成的一種被認為是類似植物荷爾蒙之調節物(Yamane et al. 1981, Parthier 1991)。化學構造如圖三，JA 或 MeJA 廣泛存在於植物體內，最早由 *Jasminium grandiflorum* 抽出故而得名，具芳香特性。其生理作用有抑制植物生長(Yamane et al. 1981)，抑制氣孔開放(Raghavendra and Reddy 1987, Sanz et al. 1993)，促進 protease inhibitor 之合

成(Farmer and Ryan 1990)，促進老化等。



圖三. JA 與 MeJA 之化學構造圖

Pan(1990)曾指出 JA/MJA 可調節水稻幼苗之耐冷性。Wang and Buta 1994 顯示 MJA 可降低義大利南瓜(*Cucurbita pepo*)之冷害，且提高 ABA 和多元胺之含量。JA/MeJA 之生理調節作用，很多與 ABA 類似，因此 JA/MeJA 由於調節植物在低溫逆境下之缺水現象可能因 JA/MeJA 之處理而減輕，而維持較佳之水分平衡狀態。此點可由其能促進氣孔關閉(Horton 1991, Sanz et al. 1993)，及根型態或透水性之改變而增加而得佐證(Ravnikar et al. 1990, Vilhar et al. 1991, Sembdner and Parthier 1993)。JA 或 MeJA 亦可能是二次傳訊遞送者(second messenger)傳達對逆境之信息使一些保衛基因得以表現(Gundlach et al. 1992)。最近我們的結果顯示水稻幼苗在低溫前 48 小時處理 MeJA 雖可提高台中在來 1 號之耐冷性，且植株體內之多元胺 putresine 之含量亦因 MeJA 處理而提高(Lee et al. 1996)。

## 五、如何提高作物耐冷性

一般熱帶或亞熱帶原產地之作物可經一些栽培管理措施而降低耐害之發生，不但可擴大種植地區和時期，且可降低因低溫季節造成之傷害，生長抑制，和產量之降低。而一些收穫後之園藝產品必須低溫冷藏，而由於低溫下可抑制老化、呼吸作用、成熟期間以及一些代謝作用造成之敗壞(decay)，而維持在貯藏和運送期間較高之品質，但低溫貯藏如處理欠妥或因對低溫敏感之作物受傷，造成很大之損失，因此必須適當之措施，和技術之改進，而能解決或降低因低溫造成之損失，達到維持

高產量、高品質之最佳利益。下列數種措施或方法可調節作物之適應低溫環境：

### 1. 栽培管理

#### (1) 適當田區之選擇

栽培作物時，可選擇適當之區域和地點，盡量降低低溫發生之機會，例如向陽的山坡比背陰的區域可接受較多之陽光，在寒冷季節造成低溫傷害之機會可減少。又水可穩定氣溫之變化，因此在靠近湖泊或海灣區域，氣溫多穩定，為作物栽培和生產較佳之所在。

#### (2) 灌溉

利用灌溉措施，供給土壤充分之水分，亦可使土壤保持較穩定之溫度，讓作物根部不易受到冷害，而水稻在幼苗期提高田區湛水之高度，在寒流來時，不但可保護根部，亦可減輕地上部因低溫所造成之傷害，噴灑灌溉亦有避免霜害之功效。

#### (3) 覆蓋物之利用

利用覆蓋物，蔽蓋田區之土壤，冬季可防止土壤溫度之散失，亦可保持土壤之濕潤，抑制雜草的生長，山坡地上可減輕土壤沖蝕，且有水土保持之功效，覆蓋物可用腐解後之稻草、作物莖桿、樹枝等，尚可增加土壤之有機質，減少化肥之使用。塑膠布已普遍使用於覆蓋土壤，但應注意回收問題，如成本許可應鼓勵使用可分解之改良塑膠覆蓋物。

#### (4) 防寒設備

利用玻璃或塑膠布建造大型溫室或小型的覆蓋床、覆蓋帽、覆蓋隧道等都可應用於大規模經濟作物生產之用，可延長作物生長期間，減輕低溫造成之傷害，本省高經濟之作物如花卉、蔬菜等，已普遍應用。

#### (5) 空氣之對流

在寂靜和晴朗之夜晚，高於地面 15 - 20 公尺左右之氣溫往往較地面之溫度高約 2°C，因此使空氣流動混合則可增加作物周圍之溫度，對霜害或低溫之防止，頗有效果，可利用風扇鼓動空氣對流，確能發揮防冷害之作用，惟設備成本較高，且消耗能源，花費頗大，僅大規模企業化經營之高經濟作物方可應用。

### 2. 溫度改變或預措

在臨界低溫前利用稍微高之溫度預先處理，則可提高對低溫之耐性，例如番茄幼苗在 12.5°C 生長 3 小時以上，則較未處理對 1°C 有較佳之耐性(Wheaton and Morris 1967)，甜椒預先處理 10°C 5 天或 10 天，可減輕在 0°C 時之冷害，葡萄柚先預措 10 或 15°C 7 天可顯著降低貯存在 0°C 或 1°C 時之冷害(Harding et al.1957, Hatton and Cuhhedge 1980)，其他類似的成果可應用於檸檬、胡瓜、茄子、南瓜、木瓜等，詳見 Hatton(1990)，Wang(1990)，此種溫度預措造成生理反應增加非飽和脂肪酸，醣類和澱粉之含量，減少植株代謝物或電解質之滲出量等，皆顯示對耐冷性有正面的助益。

### 3. 化學物之施用(Chemical treatment)

一些化學物處理可減少果實低溫儲藏所造成之傷害。已有很多報告顯示鈣可降低冷害。例如利用真空透過方法處理使 1 to 5 % 鈣透入酪梨，可降低隨後低溫貯藏的傷害，蘋果用鈣處理亦有相似的優點(Scott and Wills, 1975)。桃或 Okra 亦可因鈣之前處理，達到減輕低溫貯藏的冷害之效果(Wade, 1981)(Ilker and Morris, 1975)。但某些研究顯示，鈣處理對冷害之減輕並無減輕效果，如葡萄柚、番茄、木瓜、等都有失敗的例子。因為鈣之效果可能因果實之種類、使用之濃度而對耐冷有不同之效果(Wang 1990)。一些抗氧化劑(antioxidant)或自由基之消除劑(free radical scavenger)可減輕冷害之程度，如 ethoxyquin, 或 sodium benzoate 處理對蘋果和梨可減輕因低溫造成之傷害(Hardenburg et al. 1986)。一般化學物之處理對冷害之耐性改變，因作物之種類、使用時之化學劑狀況、施用濃度等可能有不同程度之效果，且種類繁多，Wang 1990 有詳細之敘述。現將最近其增加之重要研究成果整理如表三：

表三、主要化學劑對作物耐冷性之增強

化學物	生理特性	作物種類
鈣離子	增加膜之穩定性	酪梨、蘋果、桃、Okra
ethoxyquin, sadium benzoate	抗氧化劑，自由基清除劑	蘋果、胡瓜、甜椒、梨
triazole uniconazole	phospholipid	番茄幼苗
ethanolamine	改變膜上 phospholipid 組成	番茄幼苗、胡瓜幼苗
choline chloride climethylpolysiloxane 紅花油(Sunflower Oil) 礦物油	減低水分散失	香蕉、葡萄柚、棉花幼苗
Mefluidide		玉米(Tseng et al.1986)、 水稻(Zharg et al.1987)、 番茄(Singer et al.1992)

主要取自 Wang(1990)

## 4. 植物荷爾蒙之應用

植物荷爾蒙在低溫情況下，各種植物荷爾蒙間之平衡或量之變化和植物對環境之逆境反應有密切之關係。植物荷爾蒙中，離層酸、乙烯，其他可能之荷爾蒙如多元胺、Jasmonats 和低溫逆境之調節影響最大。其他荷爾蒙如 Auxin、GAs 在某些研究結果中，亦能顯示對耐冷性之改變。此處必須強調，有關植物荷爾蒙之研究以及其對耐冷性效果之評估，可能因實際環境、作物種類、施用濃度、施用方法和時間等相關因素爾有不同之效果。因此在從事此方面之研究時，必須在一系列精密而周全的試驗後，再作結論較為妥當。現將植物荷爾蒙對作物耐冷性之調節有關效果列表如下，供有關研究之參考。

表四、植物荷爾蒙處理對作物耐冷性之調節

植物荷爾蒙	生理作用	作物種類
Auxins	增加 3' 5' cycle AMP 含量，維持膜穩定性	高粱幼苗
增加 ABA/GA	維持水分平衡	桃之花芽
乙烯	增加耐冷性	洋香瓜、酪梨、葡萄柚
polyamine	穩定膜，增加耐冷性	Zucchini squash、菜豆、柑橘、水稻、玉米幼苗
ABA	維持水分平衡，降低冷害癥狀	葡萄柚、番茄幼苗、棉花幼苗、水稻、玉米幼苗
Jasmonate	維持水分平衡	水稻幼苗

主要取自 Wang(1990)

## 5. 遺傳和育種上之改進

作物因基因型(genotype)不同對溫度之敏感程度則有很大之差異，因此在育種上改進對低溫之適應性上有很大的空間，品種來自高海拔或高緯度之親緣對低溫則較不敏感而有較高之耐性。檢定和尋求及分離某些對低溫有抗性之基因，導入不耐低溫之品系內，可改進作物品種對低溫之耐性。傳統之育種程序與遺傳工程之技術相互配合當可育成耐低溫之品種，為改進耐冷性之最佳途徑。例如台灣之水稻育種選拔中，已將幼苗期之耐冷性列為選拔項目之一，且得到良好之成效。除水稻外，其他作物有番茄、棉花、玉米、高粱、胡瓜、大豆、香蕉、酪梨等品種間對低溫之敏感性亦有很大的差異。許多作物已用育種方法可改進其對低溫之適應性，如番茄(Patterson et al. 1987, Patterson 1988)、玉米(McConnell and

Gardner 1979) 胡瓜(Staub et al. 1988)等。但是在育種工作上由於低溫敏感性是由一群基因控制，不易一次全部轉移這些基因，技術上相當困難。另外一個困擾的問題是一些主要作物沒有可增加耐低溫性之互補系(compatible line)。遺傳工程是另一個可將耐性基因導入較敏感之品種可能技術，如可增進轉移技術和成功之基因表現，是今後努力之方向。(Patterson and Reid 1990)

## 六、結論

植物遭受低溫時，會造成一系列的生理反應和代謝變化，究竟哪一些改變是植物能否適應低溫而不會受到低溫傷害的決定性關鍵，是研究者最關心和極欲瞭解的問題。由生理反應、代謝過程、膜的構造以及分子生物方面之研究，吾人對植物對低溫逆境之反應，已有相當程度之瞭解。植物荷爾蒙或基因訊息傳遞者如鈣離子等共同作用可能調節基因之表現，以帶動一系列的生理或生化反應，以使植物能夠適應低溫逆境，如產生一些保護物質如脯胺酸、多元胺等，或產生某些能提高適應逆境之特殊蛋白質。希望不久之將來，吾人能夠對植物如何適應低溫逆境和其作用機制上，能夠窺其全貌，更進一步經由遺傳工程技術改進作物對抗低溫逆境的能力有所提昇，由於耐冷性是由多數基因控制，努力之處甚多，目前應在環境和栽培管理及儲存技術上，改進降低冷害造成之損失，和提高作物對低溫之容忍能力。

## 七、參考文獻

- 1.朱鈞 李澤民 1991 植物荷爾蒙對植物耐冷性之調節 中華農藝 1: 207-。
- 2.朱德民 1990 植物與環境逆境 國立編譯館 台北
- 3.高小玲 盧虎生 朱鈞 1996 離層酸對高粱幼苗耐冷性之影響 中華農學會報新 173: 44-。
- 4.陳季呈 1995 鈣離子對離層酸誘導高粱幼苗抗寒之影響 國立台灣大學農藝學研究所碩士論文。
- 5.陳季呈 盧虎生 朱鈞 1995 乾燥土壤下離層酸為根部發出的訊號以控制氣孔關閉 科學農業 43: 17-。
- 6.楊素絲 朱鈞 1995 離層酸對低溫下水稻 (*Oryza sativa* L.) 花粉活力之影響 中華農學會報新 169: 3-。
- 7.Addicott F. T. and Carns H. R. 1983 History and introduction. In addicott, F. T.

- (ed.) Abscisic Acid Prager Pub New York. U.S.A p.1-.
8. Aguan K., K. Sugawara N. Suzuki and T. Kusano 1991 Isolation of genes for low temperature-induced protein in rice by a simple subtractive method Plant Cell Physiol. 6: 1319-.
  9. Chen T. H. H 1994 Plant adaptation to low temperature stress. Can.J. Plant Path. 16: 231-.
  10. Chen T. H. H. and Gusta L. V. 1983 Abscisic acid induced freezing resistance of cultured plant cells. Plant Physiol. 73: 71-.
  11. Chen Y. Z. and B. D. Patterson 1985 Ethylene and 1-amino-cyclopropane-1-carboxylic acid as indicators of chilling sensitive in various plant species. Aust. J. Plant. Physiol. 12: 377-.
  12. Chu C. and T. M. Lee 1989 The relationship between ethylene biosynthesis and chilling tolerance in seedlings of rice (*Oryza sativa* L.). Bot. Bull. Acad. Sin. 30: 263-.
  13. Chu C. and T. M. Lee 1992 Regulation of chilling tolerance in rice seedlings by plant hormones. Korean J. Crop Sci. 37: 288-.
  14. Chu C., S. T. Hwang and T. M. Lee 1986 Hormonal regulation of cold-resistance in rice seedlings. In: Phytohormone, Proceedings of the 5th Seminar on Science and Technology. 1986. p.125-. Nara, Japan.
  15. Colorado P., Rodriguez A., Nicol'as G. and Rodriguez D. 1994 Abscisic acid and stress regulate gene expression during germination of chickpea seeds, possible role of calcium. Physiol. Plant. 91: 461-.
  16. Creeman R. A. 1989 Abscisic acid physiology and biosynthesis in higher plants. Physiol. Plant. 75: 131-.
  17. Daie J. and Campbell W. F. 1981 Response of tomato plants to stressful temperature. Plant physiol. 67: 26-
  18. Drolet G., E. B. Dumbroff, R. C. Legge and J. E. Thompson 1986 Radical scavenging properties of polyamines. Phytochemistry 25: 367-.
  19. Farmer E. E. and Ryan C. A. 1990 Interplant communication: Airborne methyl

- jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 87: 7713-.
20. Galston A.W. and R. Kaur-Sawhney 1987 Polyamines and senescence in plants. In: Thomson, W., E. Nothnagel and R. Huffaker (eds.) Plant Senescence: Its Biochemistry and Physiology., Amer. Soc. Plant Physiol., Rockville, MD. p.167-.
  21. Galston A.W. and R. Kaur-Sawhney 1988 Polyamines as endogenous growth regulators. In Davis. PJ(ed.) Plant Hormones and their Role in Plant Growth and Development. p.280-. Kluwer Acad. Pub. Dordrecht, Netherlands.
  22. Gau S. L., H. S. Lur and C. Chu 1992 Amelioration of sorghum(*Sorghum bicolor* L.) seedling to chilling stress by abscisic acid. The Proceedings of the Society for the Advance of Breeding Researches in Asia and Oceania (SABRAO). International Symposium on Impact of Biological Research on Agricultural productivity. Taichung, Taiwan, ROC. p.355-.
  23. Glinka Z. 1980 Abscisic acid effect on root exudation related to increased permeability to water. Plant Physiol. 51: 217-.
  24. Graham D. and B. D. Patterson 1982 Responses of plant to low, non-freezing temperature, proteins, metabolism and acclimation. Annu.Rev. Plant Physiol. 33: 347-.
  25. Gundlach H., M. Muller, T. M. Kutchan and M. H. Zenk 1992 Jasmonic acid is a signal transducer in elicitor-induced plant cell culture. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S. A 89: 2389-.
  26. Gusta L. V., R. W. Wilen and P. Fu 1996 Low-temperature stress tolerance: The role of abscisic acid , sugars , and heat-stable proteins. HortScience 31: 39-.
  27. Guy C. I. 1994 Low temperature and crop yield. In Bvote, K. J., J. M. Bennett , T. R. Sinclair, G. M. Paulseu (eds.) Physiology and Determination of Crop Yield. Amer. Soci. Agro. Inc. Madison, Wis.U.S.A.
  28. Guy C. L. 1990 Cold acclimation and freezing stress tolerance. Role of protein metabolism. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 41:187-.
  29. Guy C.L. and D. Haskell 1987 Induction of freezing tolerance in spanish is

- association induced proteins. *Plant Physiol.* 84: 872-.
30. Hale M. G. and D. M. Orcutt 1987 *The physiology of plants under stress.* John Wiley and Sons. New York. U.S.A. p.45-.
31. Hardenburg R. E., A. E. Watada. and C. T. Wang 1986 *The commercial storage of fruits, vegetables, and florist and nursery stocks.* U.S. Dep. Agric. Handb. 66: 1-
32. Harding P. L., M. J. Soule and M. B. Sunday 1957 *Storage studies on Marsh grapefruit.* U. S. Dep. Agric. Agric. Res. Serv. Mark. Res. Rep. AMS-202
33. Hatton T. T. 1990 *Reduction of chilling injury with temperature manipulation.* In Wang C. Y. (ed.) *Chilling Injury of Horticultural Crops.* p.270-. CRC Press. Boca Raton, Florida. U.S.A
34. Hatton T. T. and Cubbedge R.H. 1982 *conditioning Florida grapefruit to reduce chilling injury during low temperature storage.* *J Am. Soc.Hortic. Sci.* 107: 57.
35. Holmberg S.A. 1973 *Soybeans for cool temperate climate.* *Agrihortigues Genetica* 31: 1-.
36. Horton R.F. 1991 *Methyl jasmonate and transpiration in barley.* *Plant Physiol.* 96: 1376-.
37. Hotton T. T. and R. H. Cubbedge 1980 *Preconditioning Florida grapefruit to prevent or reduce chilling injury in low-temperature storage.* *HortScience* 15: 423-.
38. Ilker Y. and L. L. Morris 1975 *Alleviation of chilling injury of okra.* *HortScience* 10: 324-.
39. Kramer G. E. , C. Y. Wang and W. S. Conway. 1989 *Correlation of reduced softening and increased polyamine levels during low-oxygen storage of 'McIntosh' apples.* *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 114: 942-.
40. Kramer G. E. and C.Y. Wang. 1989 *Correlation of reduced chilling injury with increased spermine and spermidine levels in zucchini squash.* *Physiol. Plant.* 76: 479-.
41. Kramer G.E. , C. Y. Wang and W. S. Conway 1991 *Inhibition of softening by polyamine application in 'Golden Delicious' and 'McIntosh' apples.* *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 116: 813-.

42. Lafuente M. T. , A. Belver, M. G. Guye and M. E. Saltveit, Jr. 1991 Effect of temperature conditioning on chilling injury of cucumber cotyledons. *Plant Physiol.* 95: 443-.
43. Lee T. M., H. S. Lur and C. Chu 1995 Abscisic acid and putrescine accumulation in chilling tolerant rice cultivars. *Crop Sci.* 35: 502-.
44. Lee T. M., H. S. Lur, and C. Chu 1993 Role of abscisic acid in chilling tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. I . endogenous abscisic acid levels. *Plant, Cell Environ.* 16: 481-.
45. Lee T. M., H. S. Lur, Y. H. Lin and C. Chu 1996 Physiological and biochemical changes related to methyl jasmonate-induced chilling tolerance of rice (*Oryza sativa* L.) seedlings. *Plant, Cell and Environ.* 19: 65-.
46. Levitt J. 1980 Responses of plants to environmental stress. Vol.1 Acad. Press, New York .U.S.A
47. Lipton W. J. and C. Y. Wang 1987 Chilling exposures and ethylene treatment change the level of 1-amino cyclopropane-1-carboxylic acid in "Honey Dew" melons. *J. Am. Soc. Hort. Sci.* 112: 109-.
48. Ludford P. M. and L. L. Hillman 1990 Abscisic acid content in chilled tomato fruit. *HortScience* 25: 1265-.
49. Lyons J. M. and R. W. Breidenbach 1987 Chilling injury. In Weichmann J. (ed.) *Postharvest Physiology of Vegetables.* Marcel DeKKer, New York, U.S.A
50. Markhart A. H. 1985 Chilling injury: A review of possible causes. *HortScience* 21: 1329-.
51. McConnell R. L. , and C. O. Gardner 1979 Selection for cold germination in two corn population . *Crop Sci.* 19: 765-.
52. McDonald R. E. and Kushad, M. M. 1986 Accumulation of putrescine during chilling injury of fruits. *Plant Physiol.* 82: 324-.
53. McKeon T. A. and S. F. Yang 1987 Biosynthesis and metabolism of ethylene . In DAVIS PJ (ed.) *Plant hormone and their role in plant growth and development.* p. 94-. Kluwer Acad. Pub. Dordrecht, Netherlands.

54. McKersie B. D. and Y. Y. Leshem 1994 Stress and Stress Coping in Cultivated Plants. Kluwer. Acad. Pub. dordrecht, Netherlands.p.79-.
55. Minorsky P. S. 1985 A heuristic hypothesis of chilling injury in plants: a role of calcium as the primary physiological transducer of injury. *Plant Cell Environ.* 8 : 75-.
56. Monroy A. F. and Dhindsa R.S. 1995 Low- temperature signal transduction: Induction of cold acclimation-specific genes of alfalfa by calcium at 25°C. *Plant Cell* 7:321-.
57. Murata N. and I. Nishida 1990 Lipids in relation to chilling sensitivity of plants. In Wang CY(ed) *Chilling Injury of Horticulture Crops.* p.181. CRC Press Boca Raton, Florida,U.S.A
58. Nishida L. and N. Murata 1996 Chilling sensitivity in plants and cyanobacteria: The crucial contribution of membrane lipids. *Annu.Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 47: 541-.
59. Owen J. H. 1988 Role of abscisic acid in a  $Ca^{+2}$  second messenger system. *Physiol. Plant.* 72: 637-.
60. Pan R. C. 1990 The role of abscisic acid in chilling resistance. In: R. P. Pharis and S. B. Rood (eds.) *Plant Growth substances 1988* .p.391-. Springer-Verlag, Hong Kong.
61. Parthier B. 1991 Jasmonate, new regulators of plant growth and development: many factors and few hypotheses on their actions. *Botanical Acta* 104:446-.
62. Patterson B. D. and M. S. Reid 1990 Genetic and environmental influences on the expression of chilling injury. In Wang CY (ed.) *Chilling Injury of Horticultural Crops.* p.270-. CRC Press. Boca Raton,Florida. U.S.A.
63. Patterson B. D., L. Mutton , R. D. Paull and V. Q. Nguyen 1987 Tomato pollen development: stage sensitive to chilling and a natural environment for the selection of resistant genotypes. *Plant Cell Envi.*10: 363-.
64. Patterson B.D. 1988 Genes for cold resistance from wild tomatos. *HortScience* 23: 794-.

65. Paull RE 1990 Chilling injury of crops of tropical and subtropical origin. In Wang C.Y.(ed) Chilling Injury of Horticultural Crops.p.17 CRC Press. Boca Raton, Florida. U.S.A
66. Raghavendra A. S. and K. B. Reddy 1987 Action of proline on stomata differs from that of abscisic acid . G-substances. or methyl jasmonate. Plant Physiol. 83: 732-.
67. Raison J. K. and G. R. Orr 1990 Proposals for a better understanding of the molecular basis of chilling injury. In Wang C. Y.(ed) Chilling Injury of Horticultural Crops. CRC Press. Boca Raton,Florida, U.S.A. p.145-.
68. Raison J.R. and J.M. Lyons 1986 Chilling injury: a plea for unifor terminology. Plant Cell Envi. 9: 685-.
69. Ravnikar M., J. Rode , N. Gogala and D. Benedicid 1990 Regulation of organogenesis with jasmonic acid. Acta Horti. 280: 169-.
70. Reaney Mtt. , M. Ishikawa , A. Robertson , D. L. Gusta 1989 The induction of cold acclimation: the role of ABA. In Li, P. H. (ed.)Low Temperature Stress Physiology in Crops.p.5- . CRC Press, Boca Raton , Florida , U.S.A
71. Rikin A.,Waldman, M., Richmond, A. E. and Doverat, A. 1975 Hormonal regulation of morphogenesis and cold-resistance I . Modifications by abscisci acid and by gibberellic acid in alfalfa(Medicago sative L.)seedings. J. Exp. Bot 26:175
72. Rikin A.and Richmond,A.E. 1976 Amelioration of chilling injuries in cucumber seedings by abscisic acid. Plant Physiol. 38:95 -
73. Saltveit Jr.Me and L. L. Morris 1990 Overview on chilling injury of horticultural crops. In Wang C. Y.(ed.) Chilling Injury of Horticultural Crops. p.3-. CRC Press. Boca Rafon, Florida, U.S.A.
74. Sanz L. C., J. C. Fernandez-Maculet , E. Gomez , B. Vioque and J.Oliast 1993 Effect of methyl jasmonate on ethylene biosynthesis and stomatal closure in olive leaves. Phytochemistry 33: 285-.
75. Scott K. J. and R. B. H. Wills, 1975 Postharvest application of calcium as a control for storage breakdown of apples. HortScience.10: 75-.

76. Sembdner G. and B. Parthier 1993 The biochemistry and the physiological and molecular actions of jasmonates. *Anu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 44: 569-.
77. Shewfelt R. L. and M. E. Erickson 1991 Role of lipid peroxidation in the mechanism of membrane-associated disorders in edible plant tissue. *Trends in Food Sci. Technol.* 2: 152-.
78. Smith T. A. 1985 Polyamines. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 36: 117-.
79. Songstad D. O., D. R. Duncan and J. M. Widholm 1990 Proline and polyamines involvement in chilling tolerance of maize suspension cultures. *J. Exp. Bot.* 41: 289-.
80. Staub J. E., T. L. Lower and J. Nienhuis 1988 Correlated responses to selection for low temperature germination in cucumber. *HortScience* 23: 745-.
81. Vilhar B., M. Ravnikar, M. Schara, M. Nemeč and N. Gogala 1991 The influence of jasmonic acid on biophysical properties of potato leaf protoplasts and roots. *Plant Cell Rep.* 10: 541-.
82. Wade N. L. 1981 Effects of storage atmosphere, temperature and calcium on low-temperature injury of peach fruit. *Sci. Hortic.* 15: 145-.
83. Wang C. Y. 1982 Physiological and biochemical responses of plants to chilling injury. *HortScience* 17: 173-.
84. Wang C. Y. 1987 Changes of polyamines and ethylene in cucumber response to chilling stress. *Physiol. Plant.* 69: 253-.
85. Wang C. Y. 1988 Changes of polyamine content in chinese cabbage during storage in air or low oxygen atmosphere. *J. Food Quality* 11: 289-.
86. Wang C. Y. 1989 Regulation of chilling stress to ethylene production. In Li P. H. (ed.) *Low Temperature Stress Physiology in Crops*. p.178- Boca Raton, Florida, U.S.A
87. Wang C. Y. 1990 Alleviation of chilling injury of horticulture crops. In Wang C. Y. (ed) *Chilling Injury of Horticultural Crops* p.281-. CRC Press, Boca Raton, Florida, U.S.A.
88. Wang C. Y. and D. O. Adams 1982 Chilling -induced ethylene production in cucumbers (*Cucumis sativa* L.). *Plant Physiol.* 69: 424-.

89. Wang C. Y. and J. G. Buta 1994 Methyl jasmonate reduces chilling injury in Cucurbita pepo through its regulation of Abscisic acid and polyamine levels. Environ. Exp. Bot. 34: 427-.
90. Wang C. Y. and Z. L. Ji. 1989 Effect of low-oxygen storage on chilling injury and polyamines in zucchini squash. Sci. Hort. 39: 1-.
91. Ward D. A. and D. W. Lawlor 1990 Abscisic acid may mediate the rapid thermal acclimatization of photosynthesis in wheat. J. Exp. Bot. 41: 309-.
92. Wheaton T. A. and L. L. Morris 1967 Modification of chilling sensitivity by temperature conditioning. Proc. Am. Soc. Hortic. Sci. 91: 529-.
93. Yamane H., H. Takagi, T. Abe, T. Yokata and N. Takahashi 1981 Identification of jasmonic acid in three species of higher plants and its biological activities. Plant Cell Physiol. 22: 689-.