

〔美〕 P. J. 克雷默 著

# 植物的水分关系

科学出版社



# 植物的水分关系

(美) P. J. 克雷默 著

许旭旦 汤章城 译

王万里 陆宪辉

王韶唐 程炳嵩 校

科学出版社

1989

## 内 容 简 介

本书由美国著名的植物生理学家 Kramer 教授所著,内容包括植物水分生理的各个方面:水的性质与特点、细胞的水分关系、水分的吸收、水分在土壤-植物-大气连续体中的移动与运输、蒸腾作用、水分胁迫对植物的影响、耐旱性及水分利用效率等。书中亦介绍了与植物水分生理有关的一些其它问题,如土壤与水分的关系、土壤水分的测量与控制、根系的生长与功能、根系的发育等等。

在每章开头,作者简要地介绍该领域的研究现状,然后详细介绍近年来进展较快的几个问题。在每章的最后作一小结并提出今后应当注意与进一步考虑的要点。

本书取材新颖,资料丰富,既阐述了理论概念,又介绍了很多与农业生产有关的知识,适合于高等学校生物专业及农林院校师生,亦可供农、林科技人员及生物科学研究工作者阅读参考。

P. J. Kramer

### WATER RELATIONS OF PLANTS

Academic Press, 1983

### 植物的水分关系

[美] P. J. 克雷默 著

许旭旦 汤章城 译

王万里 陆宪辉

王韶唐 程炳嵩 校

责任编辑 梁淑文

科学出版社出版

北京市东黄城根北街16号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

\*

1989年2月第一版 开本:787×1092 1/32

1989年2月第一次印刷 印张:16 5/8

邮政:8001-1,430 字数:375,000

ISBN 7-03-000814-6/Q·127

定价: 15.50 元

## 中 译 本 序

我很高兴地为本书的中译本作序。本书中译本的出版进一步证明，在世界范围内人们已经意识到更好地了解水分是如何影响植物生长这一问题的必要性。在地球表面上，不仅天然植被的分布主要是受供水情况所控制，而且作物产量对充分供水的依赖性超过了任何其他因素。自有文字记载以来，中国农民就认识到了水的重要性，古老的灌溉系统，如四川省的都江堰即为例证。虽然古代农民知道有了水才能种好庄稼，但他们并不懂得庄稼为什么需要水。今天，随着农业和林业变得更加精耕细作，就愈有必要科学地了解水分对植物生长为什么如此重要。

本书试图通过描述控制植物水分平衡的因素和它们怎样影响决定生长的质量与数量的生理过程来说明水分的重要性。本书是为从事基础和应用植物科学研究的学生、教师和研究工作者编写的，同时，也可以作为植物学家、农艺学家、林学家、园艺学家、土壤学家，甚至对植物水分关系有兴趣的外行的一本有用的参考书。本书将力图使用对植物科学整个领域的读者均能理解的术语来进行叙述。

随着近年来大量书刊的出版以及学术观点的改变，就日益需要一本总结植物水分关系近代观点的书籍。现已出版了一些植物水分关系方面的著作，但其中大部分是专题论文的汇编。本书则试图利用近代的概念及前后一致的简明术语系统地介绍植物水分关系的全部领域。重点放在各个过程的相互依赖上。例如，水分吸收速率与通过维管束内液流的蒸腾

强度密切关联,同时,它又受到水流进入根部的阻力及影响水分有效性的各种土壤因素的影响。蒸腾强度决定于能量的供应,但它也受气孔开度和叶片水分供应的影响。生长涉及的生理过程要求在适宜的由吸收及蒸腾的相对速率所控制的水分平衡条件下才能正常进行。在本书中强调了这些复杂的相互关系,并用现代术语加以描述。

虽然本书的主要目的是对植物水分关系领域中的现代观点提供一个全面的评述,但对某些较早的工作亦给予了一定的注意,因为它们构成了现代概念形成的基础。读者可能了解,植物水分关系的研究已经有了很长的富有成果的历史,这可追溯到植物生理学成为一门科学的开创时期。水分关系的定量研究是以早在 18 世纪 Hales 所作的根压及蒸腾的测定开始的,在 19 世纪 Dutrochet, Pfeffer, Sachs, Strasburger 等人的研究,扩展了这方面的工作。值得注意的是,1860 年 Sachs 就已发现冷土减少喜温植物的吸水比冷地植物的要多,到了 19 世纪后期,Francis Darwin 观察到大气湿度影响气孔的开放,Dixon 提出了水液上升的内聚力学说。水势的概念在 20 世纪 20 年代在“吸水力”的名称下得到发展。实际上,植物生理学的大多数基本概念在 50 多年以前就已经存在了,然而研究方法的改进已大大地增进了我们对它们的理解。

由于近年来大量书刊的出版,要引用全部有关的文献已不可能,因此许多很好的论文被舍弃了。当代活跃的研究工作正在引起对各种现象解释的深刻改变,某些长期保持的观点正在被重新考虑。举例来说,气孔关闭主要决定于大块叶片膨压的丧失,叶片的叶肉细胞是主要的蒸发表面,以及木质部以外的水分移动主要在细胞壁内进行等种种假设,均已受到了怀疑。此外,生长调节剂的作用主要是脱落酸及细胞分裂素,它们与膜透性及气孔关闭的关系,正在受到更多的注

意。在本书中对研究工作者之间意见的分歧进行了讨论，在有些例子中，作者表明了自己的选择，但是应该指出，在很多情况下在作出结论以前还需要进行更多的研究。

请读者注意，植物水分关系领域和别的科学领域一样，是在不断发展和不断变化的，随着新资料的累积，它常常需要修订某些解释。因而，虽然在本书中发挥的主要原则可能保持不变，但新的发现会要求对某些细节作出修正。

*Paul J. Kramer*

1986.7.

## 序

了解植物水分关系的重要性已由水分在生态学和生理学上的重要性所表明。不仅仅在地球表面上植物的分布主要受水分的可利用性所控制,而且作物的产量,比任何其他单因子更依赖于足够的水分供应。本书试图通过描述控制植物水分平衡的因素,并指明它们如何影响决定生长的质与量的生理过程来说明水分的重要性。这本书既是为从事基础和应用植物科学的学生、教师和研究工作者写的,同时,对植物学家、农学家、林学家、园艺学家、土壤学家,甚至那些对植物水分关系有兴趣的外行也是有用的参考书。本书试图用读者能理解的语言来为植物科学所有领域的读者提供信息。如果对某些题目的处理不适用于那些领域的专家的话,他们应该记住,这本书并不是为土壤或植物水分的专家写的,而是为那些需要对整个领域有一概括了解的植物科学工作者、较高水平的大学生和研究生们写的。

由于近年来大量出版物的出现及学术观点的改变,这就需要一本总结植物水分关系的近代观点的书。若干本植物水分关系的著作已经问世,但其中大部分是专题论文的汇集。本书试图以一种有组织的方式用流行的概念和前后统一的,简单的名词对水分关系的整个领域加以介绍。重点放在各种过程的相互依赖上。例如,水分吸收的速度与通过维管束系统液流的蒸腾速度密切联系,同时,它也受到水流入根系的阻力和影响水分有效性的各种土壤因素的影响。蒸腾强度主要决定于能量的供应,但它也受气孔开度及叶片供水情况的影响。

与生长有关的生理过程要求适宜的水分平衡才能恰当地执行其机能,这种平衡又受吸收和蒸腾失水的相对速度所控制。本书强调了这些复杂的相互关系并用现代的术语作了描述。

虽然本书的主要目标是提供一个植物水分关系领域的现代观点的概况,但对某些较早的工作也给予一定的注意,因为它们构成了现代概念的基础。大家应该了解,植物水分关系有着长期富有成果的研究历史,这可追溯到植物生理学作为一门科学的开创时期。水分关系的定量研究是以 Hales 早在 18 世纪进行的对根压和蒸腾的测定开始的。在 19 世纪 Dutrocher, Pfeffer, Sachs, Strasburger 及其他人的研究又使之有了发展。值得注意的是,在 1860 年 Sachs 就知道了冷土减少喜温植物的吸水比冷地植物要多,以及在 19 世纪后期 Francis Darwin 观察到大气湿度影响气孔开放, Dixon 提出了水液上升的内聚力学说。水势的概念在 20 世纪 20 年代在“吸水力”的名称下已经得到发展。实际上,植物生理学中的大多数基本概念在 50 多年前就已存在,但是,研究方法的改进已大大地增加了我们对它们的理解。

近年来大量刊物的出版使我们不可能引用全部有关的文献,许多很好的论文被遗漏掉了。今天,活跃的研究活动对解释各种现象产生重要的影响,某些长期保持的观点正被重新考虑。举例来说,气孔关闭主要决定于大块叶片膨压的丧失,叶片的叶肉细胞是主要的蒸发表面,及木质部以外的水分移动主要发生在细胞壁内等种种假设均已受到怀疑。此外,生长调节物质的作用,主要是脱落酸及细胞分裂素,它们与膜透性及气孔关闭的关系正受到更多的注意。对各个研究工作者之间意见的分歧亦进行了讨论,在有些例子中,作者表明了自己的选择,但是应该指出,在很多情况下,在作出结论以前还需要更多的研究。读者应该记住,所谓的科学事实,常常只



不过是最合理的解释而已，它可因所提供的资料而发展。随着进一步的研究提供了更多的资料，就常常需要对通常被接受的解释进行修订。现在看来是符合逻辑的，在下一年就可能成为站不住脚的了。

在本书较早版本中所用的名词有一些改变。渗透吸水代替了主动吸水以避免与主动运输相混淆；耐旱性代替了抗旱性，因为耐性更准确地描绘了情况。用国际单位制的 MPa 取代了巴 ( $1\text{bar} = 10^5\text{Pa} = 0.1\text{MPa}$ )，毫巴用 KPa 代替 ( $1\text{mb} = 0.1\text{KPa}$ )。在各章节之间有相当多的交叉引证，但是，不同章节的材料中也会有一些重复。例如，细胞的渗透性和气孔行为在不同章节的不同部分均进行了讨论。这样就能使每一章成为相当完整的单位，阅读时就不必过多地参阅以前的章节，也就便于利用本书作为参考。

这本书反映了我与许多科学家之间的相互交往，已故的 E. N. Transeau 最早引起我对植物水分关系中一些很有意义的问题的注意，R. O. Slatyer 拓展了我的观点并改进了我的学术用语，T. T. Kozlowski 鼓励我写此书，还有许多别的科学家，我同他们讨论很多问题。我特别感谢许多研究生和博士后研究助理的启发性讨论和许多有价值的建议，感谢 Duke 大学植物学系给我提供了一个良好的工作环境。我感谢许多朋友和同事们的协作，他们阅读了部分或全部手稿，并提出了很多有价值的建议。全部手稿承 M. R. Kaufmann 和 T. T. Kozlowski 阅读，部分章节承 J. A. Bunce、E. L. Flscus、A. W. Naylor、J. N. Siedow 阅读，书中各个专题曾与其他科学家们进行过讨论，由于人数太多不再一一列举。他们为本书作出了很多贡献，至于本书在几次校订期间隐藏的任何错误，不应由他们负责。对 Sue Dickerson 与 Joanne Daniels 在打印手稿，Shirley Thomas 在准备文献目录中的

有效协助也致以衷心的感谢。

作者还要感谢各资助机构提供的支持。在最早的时期里研究工作得到了 Duke 大学研究委员会的支持,随后是原子能委员会,在过去的 25 年中又得到国家科学资金的支持。这些资助曾供给很多研究生、博士后研究助理和许多出版物,对本书及由其取代的 1969 年版本的产生作出了直接的和间接的贡献。

Paul J. Kramer

(许旭旦译 王韶唐校)

# 目 录

中译本序	v
序	ix
第 1 章 水：它的功能和性质	1
1.1 引言	1
1.2 水在植物体中的用途	5
1.3 水的性质	7
1.4 水溶液的性质	16
第 2 章 细胞的水分关系	24
2.1 引言	25
2.2 细胞的结构	26
2.3 细胞中水分的分布	31
2.4 细胞膜	35
2.5 植物体内水分和溶质的运行	41
2.6 细胞水分的术语	49
2.7 水势方程式的组分	55
第 3 章 土壤和水分	62
3.1 引言	62
3.2 土壤的重要特性	63
3.3 水怎样存在在土壤中	72
3.4 水在土壤中的移动	81
第 4 章 土壤水分的测定和控制	94
4.1 引言	94
4.2 土壤水分的田间测定	95
4.3 土壤水分的实验室测定	108
4.4 土壤含水量的试验控制	112
4.5 灌溉	119
第 5 章 根的生长和功能	137

5.1	引言 .....	137
5.2	根的功能 .....	137
5.3	根的生长 .....	139
5.4	根的吸收区域 .....	149
第 6 章	根系的发育 .....	168
6.1	引言 .....	168
6.2	根系 .....	169
6.3	影响根系发育的内在因素 .....	182
6.4	影响根系生长的环境因素 .....	191
第 7 章	水在土壤-植物-大气连续体中的运行 .....	223
7.1	引言 .....	223
7.2	土壤-植物-大气连续体的概念 .....	225
7.3	驱动力和阻力 .....	234
7.4	通过植株的水分运行 .....	238
7.5	根中变化着的阻力 .....	247
第 8 章	水分的吸收与根压及茎压 .....	255
8.1	引言 .....	255
8.2	吸水机制 .....	257
8.3	根压与茎压 .....	268
第 9 章	影响水分吸收的因素 .....	280
9.1	引言 .....	280
9.2	作为吸收表面的根系的效率 .....	281
9.3	影响吸水的环境因素 .....	290
第 10 章	输导系统和水液上升 .....	311
10.1	引言 .....	311
10.2	输导系统 .....	312
10.3	水液上升 .....	332
10.4	叶子中的传导 .....	337
第 11 章	蒸腾作用 .....	343
11.1	引言 .....	343
11.2	蒸腾作用的过程 .....	346
11.3	影响蒸腾作用的植物因素 .....	360

11.4	影响蒸腾作用的诸因素的相互作用	390
11.5	蒸腾作用的测定	391
11.6	植物群落的蒸发作用	400
第 12 章	水分亏缺和植物的生长	404
12.1	引言	404
12.2	水分亏缺的原因及其发展	406
12.3	水分亏缺的影响	416
12.4	植物水分胁迫的测定	444
第 13 章	耐旱与水分利用效率	463
13.1	引言	463
13.2	干旱	468
13.3	水分利用效率	481
参考文献		493
索引		499

# 第 1 章 水：它的功能和性质

- 1.1 引言
  - 1.1.1 水的生态重要性
  - 1.1.2 水的生理重要性
- 1.2 水在植物体中的用途
  - 1.2.1 组成成分
  - 1.2.2 溶剂
  - 1.2.3 反应物
  - 1.2.4 保持紧张度
- 1.3 水的性质
  - 1.3.1 独特的物理性质
  - 1.3.2 独特性质的解释
  - 1.3.3 关于水的非正统构象的观点
  - 1.3.4 水的同位素
- 1.4 水溶液的性质
  - 1.4.1 压力单位
  - 1.4.2 蒸气压
  - 1.4.3 沸点和冰点
  - 1.4.4 渗透压或渗透势
  - 1.4.5 水的化学势

## 1.1 引 言

水是地球表面上的一种最普通、最重要的物质。它是生命存在所必需的，比较起其他单一的环境因素来，地球表面不同地方存在的植被种类和数量更多地是取决于可利用的水量，水的重要性早已被古代的文明所认识，它在古代的宇宙论和神话中占突出的地位，古希腊的哲学家 Thales 宣称水是

万物之源，较后的希腊哲学家亚里斯多德则认为水是四种基本要素之一(土地、空气、火、水)。它也是古代中国哲学家的五行(金、木、水、火、土)之一。目前已经认识到，水的供应量不但限制植物生长，而且也会限制城市与工业的发展。在本章中我们将讨论水的生态和生理的重要性，它的独特性质和水溶液的性质。

### 1.1.1 水的生态重要性

在生长季节中雨量充沛而且分配均匀的地区植被茂盛。例如热带雨林，奥林匹克半岛和美国西北部的植被以及南阿伯拉契山繁茂的海湾森林。在夏季经常遭受严重干旱的地区，草原代替了森林，如亚洲的干草原和北美的大草原。降雨更少，导致只有一些散生灌木的半荒漠，最后成为沙漠。

甚至温度对植被的影响也有一部分是通过水分关系而产生的，因为温度的升高常常伴随着蒸发和蒸腾速率的增加。因此，在气候寒冷地区足供森林成长的雨量，一到蒸发蒸腾速率高得多的温暖地区就只能供应草地的需要了，由此 Traseau (1905)发展了降雨-蒸腾比的概念，作为降水和植物覆盖类型之间相互关系的一个指标。这一概念由 Thornthwaite(1948)进一步发展，而且降水和蒸发在一些气候图表中受到重视，如在 Walter(1979, pp.25—30)制作的图中。

### 1.1.2 水的生理重要性

水的生态重要性是它的生理重要性的结果。象水这样的环境因素能够影响植物生长的唯一途径是通过影响生理过程和状态，如图 1.1 所示。

几乎植物的每种过程都直接或间接地受水分供应的影响，许多这类影响将在后面讨论。但此处可以强调在某种限

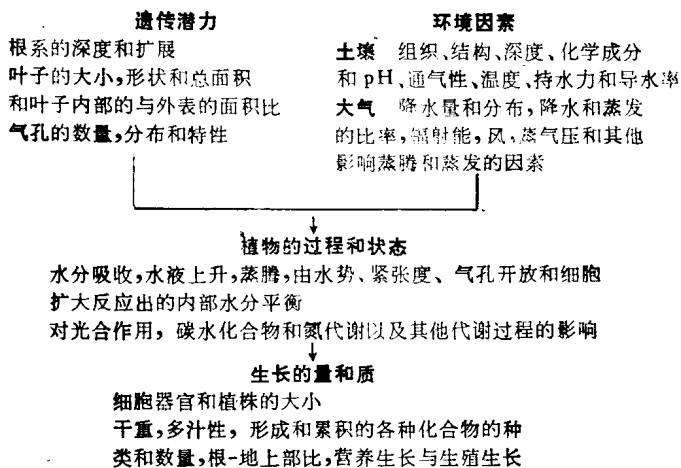


图 1.1 表明遗传潜力和环境因素如何通过对植物内部过程和状态的作用而控制植物生长的数量和质量。特别注意受水分关系影响的因素和状态

度内细胞和植株的代谢活性和它们的含水量密切相关。例如,正在成熟的幼嫩种子呼吸作用很强,但在成熟期间随着含

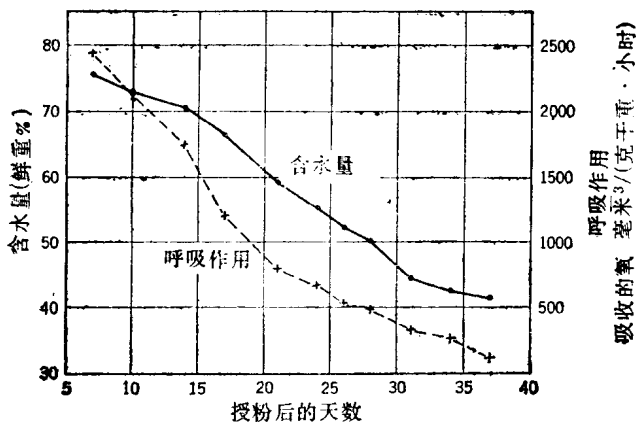


图 1.2 黑麦种子成熟过程中含水量和呼吸速率的降低。  
(引自 Shirk, 1942)



水量的减少,呼吸就不断地减弱(见图 1.2)。气干种子的呼吸

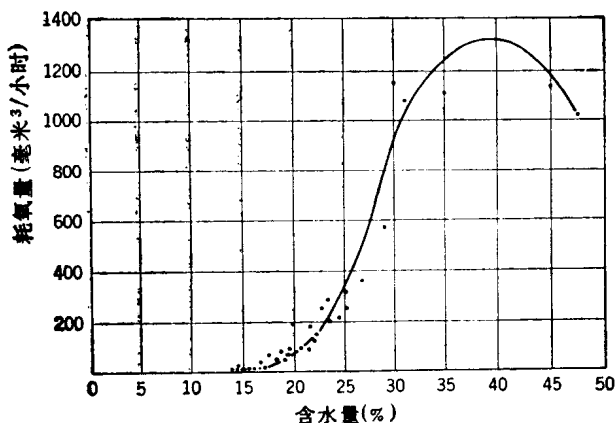


图 1.3 燕麦种子在水分吸涨时,含水量和呼吸速率的增加,注意当含水量上升到大约 16% 以上时,呼吸迅速增强。在含水量较低时,水分可能很牢固地束缚着,以至不能用于生理过程。(引自 Bakke 和 Noecker, 1933)

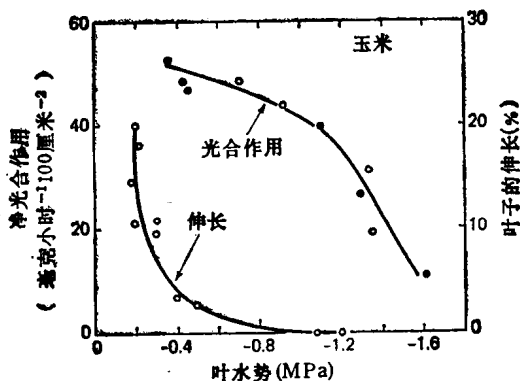


图 1.4 玉米的叶水势,叶子伸长和光合作用之间的关系。注意叶子的伸长在光合作用大大降低以前已几乎停止。

(引自 Boyer, 1970a)