

# 植物生态生理学

[奥地利]Walter Larcher 著

翟志席 郭玉海 马永泽 柏长青 译

詹英贤 翟志席 校

中国农业大学出版社

[奥地利]Walter Larcher 著

# 植物生态生理学

(第五版)

翟志席 郭玉海 马永泽 柏长青 译  
詹英贤 翟志席 校

中国农业大学出版社

Walter Larcher

# Ökophysiologie der Pflanzen

Leben, Leistung und Streßbewältigung  
der Pflanzen in ihrer Umwelt

5. , völlig neubearbeitete Auflage

347 Abbildungen

78 Tabellen

Verlag Eugen Ulmer Stuttgart

## 图书在版编目(CIP)数据

植物生态生理学:第五版/(奥)拉其尔(Larcher, W.)著;翟志席等译. —北京:中国农业大学出版社,1997. 11

ISBN 7-81002-866-9

I. 植… I. ①拉…②翟… III. ①. 植物生态学②植物生理学 IV. Q948

中国版本图书馆 CIP 数据核字(97)第 14198 号

出版外国图书合同登记 图字:01—97—1118 号

责任编辑 平 凡

封面设计 郑 川

出 版 中国农业大学出版社  
发 行  
经 销 新华书店  
印 刷 北京丰华印刷厂印刷  
版 次 1997 年 11 月第 1 版  
印 次 1997 年 11 月第 1 次印刷  
开 本 16 27 印张 570 千字  
规 格 787mm×1092mm  
印 数 1~2 500 册  
定 价: 28.00 元

Prof. Mag. Dr. WALTER LARCHER lehrt am Institut für Botanik der Universität Innsbruck,  
Sternwartestraße 15, A-6020 Innsbruck, Österreich.

1. bis 4. Auflage unter dem Titel, Ökologie der Pflanzen  
Englische Ausgabe: 1975, 1980, 1991  
Spanische Ausgabe: 1977  
Russische Ausgabe: 1978  
Chinesische Ausgabe: 1985  
Brasilianische Ausgabe: 1986  
Tschechische Ausgabe: 1988  
Italienische Ausgabe: 1993

Die Deutsche Bibliothek-CIP-Einheitsaufnahme

**Larcher, Walter:**

Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Streßbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt;  
78 Tabellen/Walter Larcher. -5., völlig Neubearb. Aufl. -Stuttgart: Ulmer, 1994  
(UTB für Wissenschaft; Große Reihe)

4. Aufl. u. d. T. ; Larcher, Walter: Ökologie der Pflanzen auf physiologischer Grundlage  
ISBN 3-8252-8074-8(UTB)Pp.  
ISBN 3-8001-2655-9(Ulmer)Pp. \*

Das Werk einschließlich aller seiner Teile ist urheberrechtlich geschützt. Jede Verwertung außerhalb der engen Grenzen des Urheberrechtsgesetzes ist ohne Zustimmung des Verlages unzulässig und strafbar. Das gilt insbesondere für Vervielfältigungen, Übersetzungen, Mikroverfilmungen und die Einspeicherung und Verarbeitung in elektronischen Systemen.

© 1973, 1994 Verlag Eugen Ulmer GmbH & Co  
Wollgrasweg 41, 70599 Stuttgart (Hohenheim)  
Printed in Germany  
Lektorat: Nadja Kneissler  
Herstellung: Jürgen Sprengel  
Einbandentwurf: Alfred Krugmann  
Satz: primustype Robert Hurler GmbH, Notzingen  
Druck und Bindung: Friedrich Pustet, Regensburg

ISBN 3-8252-8074-8(UTB-Bestellnummer)

# 中华农业科教基金资助图书

## 中华农业科教基金会简介

中华农业科教基金会经中国人民银行批准,民政部注册登记,于1995年12月20日成立。基金会得到国家科委、中国人民银行、民政部、农业部等部委的大力支持;得到国内外企业界、知名人士的积极响应。基金会归口农业部管理,接受中国人民银行和民政部监督。

中华农业科教基金会的宗旨是:通过广泛吸收国内外和社会各方面的资金,用以支持中国农业科教事业,补充国家主渠道对农业科技的投入,以加快实施“科教兴农”战略。

中华农业科教基金会的任务是:发展农业科教事业,推动农业科技进步,提高农业劳动者素质,促进中国农业发展和农村经济繁荣。基金会资助农业基础研究、应用研究、试验示范、成果推广和农业科教前沿重大课题的研究;资助有突出贡献和有发展潜力的中青年农业科技人才;资助优秀农业科技著作的出版;奖励在中国农业科教事业中做出重要贡献的个人。

中华农业科教基金会将根据政府制订的农村经济发展规划,定期公布资助方向。资助项目的遴选实行“公开申请,专家评审,民主公正,择优资助”原则。基金会建立严格的筹资、管理和使用制度,公正、合理、规范、科学、有效地使用农业科教基金,向捐赠者公开收支帐目,接受监督。

中华农业科教基金会热忱欢迎国内外企业、社团、各界人士向本基金会捐赠资金,本基金会可根据捐赠者的意愿,设立名人基金、专项基金等。

## 著者前言

二十多年前出版了一本简短的教科书《植物生态学》，即本书的前身。它所关注的是介绍生态学的思想(当时的书中)并提供“植物与环境”系统中的基本过程、作用机理和功能的相互关系的见解。当时生态生理学的思维方法已引起普遍关注。现在的新版本着重于植物生态生理学方面的内容。

植物生态生理学是一门有关植物与环境相互作用中生命过程和生命现象的一门科学。从生态学的观点出发,研究植物内部及其与环境之间、物质代谢和能量流动,植物生长环境条件及负荷下生命的效率和能力。生理学认为,研究的目标和方法是:测定、考察与现象分析作为数据的基础,试验用来解释原因,探求所有应用规则和所有结构单位的作用,从细胞的细微结构、大分子、器官、个体直到植物群体,这样只解释原因机理是不够的。因此,必须了解特定功能过程的意义及其对特定生长空间的植物生命和效率的作用。植物生态生理学首先不允许丰富多彩的形态学与功能结构类型的知识向狭窄的、简化的方向发展。

鉴于对一门科学如此之多的要求,所以这本教科书只能给出一个不完整的画面:借助于所选事例给予所描述的行为方式及其可能的趋势。生态生理学的许多方面将在不同段落中的适宜位置概略地加以阐述。第一章,植物生长环境与化学传递;第二章,所有植物组织水平上的物质代谢与物质循环;第三章,土壤化学因子的反应与特性;第四章,水分平衡的构造型;第五章,与环境因子相关的发育动力学;第六章,胁迫生理学。生态生理学的历史性发展,开始于本世纪上半叶。通过传统的田间试验研究直到用一种气候变化的实用程度进行预测性模拟试验研究。图、表将显示出世界各国的生态生理学者是如何辛勤地工作并取得了哪些成就。

**致读者:**生态生理学是以普通植物学知识,尤其是植物生理学;基础环境科学,尤其是气象学、地理学和土壤学为基础的。因此,这些专业方向的基本知识,尤其是相应的植物学方面的知识是其前提。所用概念的名词解释和有关信息可以在生物学词典(如 Borris 和 Libbert 1985, Schaefer 1992)和生态学词典(如 Heinrich 和 Hergt 1990, Kuttler 1993)中找到。所涉及的文献资料将在本书中的正文之后列出。

本书不是一本专门教材,更不是手册。因此本书不可能介绍本领域中的所有知识。具体陈述将通过直观材料,主要是通过图、表来给出。文献来源说明中尽可能给予详尽的有关文献。在正文的定义和数据中插入的引文号数将促使读者了解一篇或多篇正式发表的论文,不管是在学术研讨会上,还是在自学过程中。从这种意义上讲,本书不仅是教学代用书,而且还是学习的基础。



致谢:我首先感谢我的出版商 Roland Ulmer 先生和他的同事们。R. Lösch 先生、U. Kull 先生和 B. Ulrich 先生热心为我提供了尚未发表而很有价值的结果。对于重要的提示和建议,我要感谢 M. Popp 女士和 E. Beck 先生、J. Čermák 先生、A. Hager 先生、K. Haselwandter 先生、Ch. Körner 先生、H. Richter 先生、St. Smidt 先生、E. D. Schulze 先生以及 R. Wimmer 先生。H. J. Braun 先生、S. Bortenschlager 先生、D. Kramer 先生、H. Moor 先生、V. Römheld 先生、Ch. Weiglin 先生、D. Werner 先生、F. Schweingruber 先生和 A. Schwyzer 先生友好地提供了供复制的原图。Renate Werth 女士将文章录入了磁盘。Kerstin Heß 女士和 Helmuth Flubacher 先生绘制了新加入的图。上述所有人员都是我感谢的对象。

W · Larcher

1992 年夏,于因斯布鲁克

## 译者前言

本书为奥地利因斯布鲁克大学植物研究所教授、著名生理生态学家 W·拉其尔 (Walter Larcher) 博士所著。自 1973 年发行德文初版, 至今已发行第五版。其中前四版已相继译成英文、西班牙文、俄文、中文、意大利文、巴西文等。本书根据 1994 年德文版第五版译出。

本书汇集了浩瀚的个体研究资料和信息, 清晰、准确、综合是其主要特点。与以前的版本比较, 本书不仅图表严整、丰富、详尽, 而且在内容上进行了全面的修订和拓展: 不仅阐述了以该学科为基础的概念框架, 而且洞察了“植物与环境”系统内部的相互作用和基本机制; 不仅描绘了生态学先驱们的奋斗和成就, 而且展现了本学科的发展前景, 是一部深受赞誉的专著。

本书首先从生物圈和生态系统的广度概述了植物与环境的相互作用与化学传递; 然后分别就碳的利用和干物质生产, 矿质营养与特殊土壤的反应, 水分关系等内容进行详述; 最后两章分别阐释了环境因子对生长与发育的效应, 胁迫条件下植物的多态反应与适应策略。书中图表较多, 内容新颖, 是一部反映现代水平的植物生态生理学杰作。

本书可供植物生态学、植物生理学、植物分类学、植物学、植物生化、环境保护、农学、林学等科学工作者及有关农、林、牧技术人员参考; 也可作为综合性大学及高等农业院校的教材, 供有关师生使用和参考。

全书由詹英贤教授校审并定稿。由于译者水平有限, 时间仓促, 译文中缺点和错误在所难免, 敬请读者指正。

译者

1997 年 4 月于北京

# 目 录

<b>1 植物的环境</b> .....	( 1 )
1.1 植物的环境 .....	( 1 )
1.1.1 大气圈 .....	( 1 )
1.1.2 水圈 .....	( 2 )
1.1.3 陆圈和土壤 .....	( 5 )
1.1.4 植物圈——生态圈的一部分 .....	( 8 )
1.2 辐射和气候 .....	( 26 )
1.2.1 辐射 .....	( 27 )
1.2.2 气候 .....	( 38 )
<b>2 碳利用和干物质生产</b> .....	( 47 )
2.1 细胞的碳代谢作用 .....	( 47 )
2.1.1 光合作用 .....	( 47 )
2.1.2 光呼吸——乙醇酸途径 .....	( 58 )
2.1.3 分解代谢过程中能量的释放 .....	( 59 )
2.2 植物的气体交换 .....	( 60 )
2.2.1 二氧化碳和氧的交换 .....	( 60 )
2.2.2 净光合作用的比能力 .....	( 66 )
2.2.3 线粒体呼吸的比活性 .....	( 70 )
2.2.4 发育阶段和活性状态对呼吸作用和光合作用的影响 .....	( 72 )
2.2.5 外界因素对 CO <sub>2</sub> 交换的影响 .....	( 76 )
2.3 整个植株的碳收支 .....	( 101 )
2.3.1 气体交换平衡 .....	( 101 )
2.3.2 干物质生产 .....	( 104 )
2.3.3 光合产物的利用和生长速率 .....	( 107 )
2.4 植物群落的碳收支 .....	( 114 )
2.4.1 植物群丛的生产力 .....	( 114 )
2.4.2 地球植被的净初级生产量 .....	( 117 )
2.4.3 植物群落的碳平衡 .....	( 121 )

2.5	植被的能量转化 .....	(124)
2.5.1	光合作用的能量转化 .....	(124)
2.5.2	植物物质的能量含量 .....	(125)
2.5.3	植物群落初级生产量的能量效率 .....	(126)
<b>3</b>	<b>矿质元素的利用 .....</b>	<b>(129)</b>
3.1	土壤是植物的营养源 .....	(129)
3.1.1	土壤中的矿质营养 .....	(129)
3.1.2	土壤中离子的吸附和交换 .....	(129)
3.2	矿质营养的吸收 .....	(130)
3.2.1	土壤矿质营养的吸收 .....	(130)
3.2.2	离子摄入细胞 .....	(131)
3.2.3	离子对根的供应 .....	(133)
3.2.4	根系的离子运输 .....	(134)
3.2.5	植株中矿物质的长距离运输 .....	(134)
3.3	植物中矿物质的利用和沉积 .....	(135)
3.3.1	干物质的灰分含量和植物灰分的组成 .....	(135)
3.3.2	营养需要量和矿物质的参入 .....	(139)
3.3.3	矿质营养状态 .....	(142)
3.4	矿物质的排出 .....	(143)
3.5	氮代谢 .....	(144)
3.5.1	植物对氮的吸收 .....	(144)
3.5.2	氮同化作用 .....	(144)
3.5.3	植物的氮分配 .....	(147)
3.5.4	微生物对氮的固定 .....	(149)
3.6	与生境相关的矿质代谢 .....	(152)
3.6.1	生长在酸性和碱性基质上的植物 .....	(153)
3.6.2	钙生植物和嫌钙植物 .....	(154)
3.6.3	生长在寡营养生境的植物 .....	(158)
3.7	植物群落的矿质循环 .....	(160)
3.7.1	植物群落的矿质平衡 .....	(160)
3.7.2	矿物质的循环 .....	(161)
<b>4</b>	<b>水分关系 .....</b>	<b>(164)</b>
4.1	变水植物与恒水植物 .....	(164)
4.2	植物细胞的水分关系 .....	(166)

4.2.1	细胞的水分 .....	(166)
4.2.2	植物细胞的水势 .....	(167)
4.2.3	细胞水分的动态平衡 .....	(167)
4.3	整个植株的水分关系 .....	(170)
4.3.1	水分吸收 .....	(170)
4.3.2	土壤与大气间的植物水势梯度(土壤-植物-大气连续区) .....	(175)
4.3.3	植物的水分损失 .....	(181)
4.3.4	植物的水分平衡 .....	(188)
4.3.5	不同植物类型的水分关系 .....	(194)
4.4	植物群落的水分经济 .....	(202)
4.4.1	植物群丛的水分平衡 .....	(202)
<b>5</b>	<b>环境对生长和发育的影响 .....</b>	<b>(211)</b>
5.1	生长与发育的调节 .....	(211)
5.1.1	植物激素的作用 .....	(211)
5.1.2	外界因子的影响 .....	(212)
5.2	植物的生活阶段 .....	(217)
5.2.1	胚胎期:母株的“胚教” .....	(220)
5.2.2	发芽与成活:发生或不发生 .....	(221)
5.2.3	营养期:最大生长的时期 .....	(223)
5.2.4	生殖期:开花和结果 .....	(224)
5.2.5	衰老期:有序撤退 .....	(227)
5.3	生长与发育的季节性 .....	(230)
5.3.1	生活史的不同模式 .....	(230)
5.3.2	生长与气候节律的同步化 .....	(232)
5.3.3	寒冷地区的冬季休眠 .....	(233)
5.3.4	物候学:天气特征和气候变化的指示器 .....	(236)
<b>6</b>	<b>胁迫下的植物 .....</b>	<b>(245)</b>
6.1	胁迫:失调和综合症状 .....	(245)
6.1.1	什么是胁迫 .....	(245)
6.1.2	胁迫期间发生的变化 .....	(246)
6.1.3	如何确认胁迫 .....	(247)
6.1.4	胁迫与植物生活 .....	(249)
6.2	自然环境的胁迫 .....	(253)
6.2.1	辐射胁迫 .....	(254)

6.2.2 极端温度的胁迫 .....	(259)
6.2.3 土壤缺氧 .....	(283)
6.2.4 干旱 .....	(286)
6.2.5 盐胁迫 .....	(298)
6.3 人为胁迫 .....	(309)
6.3.1 人造污染物及其对植物圈的影响 .....	(309)
6.3.2 污染损伤 .....	(311)
6.3.3 大气污染对生态系统和全球的影响 .....	(328)
正文的参考文献.....	(341)
图表的参考文献.....	(360)
缩写.....	(413)
后记.....	(414)

# 1 植物的环境

在远古地质时代,当第一批植物进化时,它们所面临的是一个水、空气和岩石的环境。后来,由于微生物和动物的作用,它们最重要的基质——土壤或土壤圈逐渐地形成了。水圈、大气圈和土壤圈共同组成了植物的空间环境。但植物的环境不仅仅是这些,还包括在其生境内的物理和化学因素,以及其它生物所施加的影响,无论这些因子是有利于还是不利于植物的生存和繁殖。环境是作用于某一生物或在生境小区里的生物群落的各种外界条件的总称。

## 1.1 植物的环境

### 1.1.1 大气圈

围绕地球的一薄层空气的大气圈是全球环境最敏感的区域(图 1.1)。它的最内层

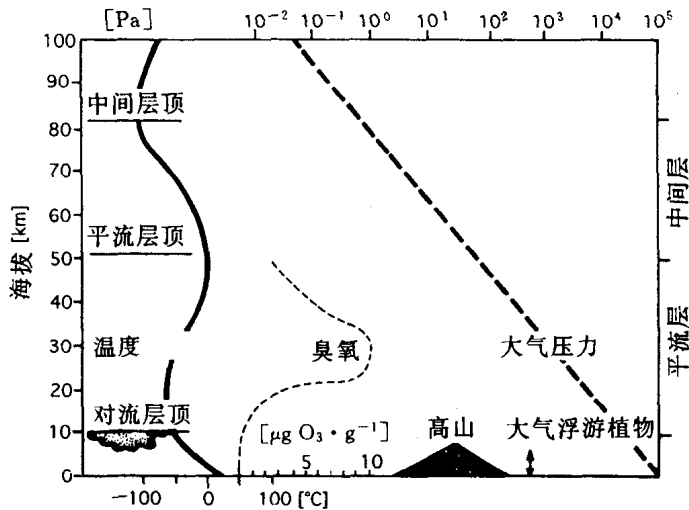


图 1.1 大气圈的结构。(仿 Häckel 1990)

是对流层,即大气圈的天气带。该层内的气压从内向外急剧下降(气压下降: $10 \sim 12 \text{ Pa} \cdot \text{m}^{-1}$ ),并且在 5 500 m 高度气压降至海平面的一半。同时,空气的温度也下降,直到所谓的对流层顶温度达到最低点,对流层顶的高度范围从 10 km(在中纬)到 18 km(在亚热带和赤道区上方)。在对流层顶最接近上部区域的温度极度稳定,阻止了该区空气与其上部即平流层的空气交换,所以主要是对流层含有杂质和蒸发产生的水汽。从对

流层顶到平流层顶(海拔 25~50 km 高度是平流层),气压下降到小于海平面的十分之一。在这个空气稀薄的区域,高强度的紫外线辐射,造成了臭氧区的形成,臭氧本身能够强烈地吸收紫外线。由于该臭氧层的过滤作用,使得辐射到地球上的致命的短波紫外线降低到陆地上生物可以生存的水平。

围绕地球的空气为植物提供了二氧化碳,并为所有的生物提供了氧气。早期的大气圈含有大量的二氧化碳、氨和甲烷。现在对流层空气的主要成分有:78%体积的氮,21%体积的氧,0.95%体积的稀有气体和 0.035%体积的二氧化碳。其它成分有水汽、稀有气体如甲烷、过氧化硫、卤素化合物、挥发性氮化合物、臭氧和光氧化物以及气溶胶即灰分、尘埃与烟雾。

大气含有约  $1.2 \times 10^{15}$  t 的氧,大部分是由自养生物产生,并经历了漫长岁月的积累而形成的(见图 2.1)。氧气的消耗主要由海洋浮游植物和陆生植物(主要是森林)的光合作用不断地补充。然而,在漫长的岁月里,陆生植物释放的氧气并不能造成氧存积的净增加,因为,这些光合作用释放出的氧几乎以同样的速度被微生物分解有机物时用掉。然而在短期内,在小范围内,植物和动物的呼吸作用是重要的。被生物呼吸和燃烧所消耗的氧只能靠浮游植物的活动来补充。在水生环境里,有机碎屑沉淀到底部,在那里它的分解主要靠无氧过程,即不消耗氧气。大气里含有  $7.21 \times 10^{11}$  t 以二氧化碳形式存在的碳(见图 6.103)。现在低大气层,二氧化碳的平均浓度是  $350 \mu\text{l} \cdot \text{L}^{-1}$ (相当于 35 Pa 分压),但是这个数字还在增加(见 6.3.3.2 章节)。

进入大气圈的物质以非常快的速度分散到很远的距离;几星期甚至几天内大气流可将物质传送到整个大陆和海洋。非常明显的这种例子,是火山严重爆发后,或追踪放射性物质的逸出,都可看到。

### 1.1.2 水圈

水圈包括海洋、地下水、内陆水、极地冰、冰川以及大气水。海洋覆盖了 71% 的地球表面,含有世界水资源的 74%。海洋贮藏着巨大的能量和物质,是最重要的地球物理和地球化学过程的稳定剂。第二大水资源是陆地水,主要是地下水。只有 1% 的地下水可接近于植物根系被吸收到地球的表面;其它的则渗透到几百米以下的深度。虽然地表水,即湖泊和河流,仅占水圈的一小部分,但是它对于植物环境是非常重要的。漂浮于陆地、海洋上空的水分,诸如云、雾和水汽,虽然只占地球水总量的 0.001%,但由于它的高循环速率(水汽在大气中的平均停留时间为 10 天),它们对地球水和热量的平衡是非常重要的。从分量方面来看,水循环是地球上最大的物质流动,同时也是最重要的能量流动,因为地球表面所吸收的太阳辐射的绝大部分是通过水蒸发而消散的。所以,水圈是地球气候系统的决定因素。

不同类型的水体在其化学组成上是不同的(图 1.2)。海水的基本组成<sup>[3]</sup>是 NaCl ( $10.8 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1} \text{Na}^+$ ,  $19.4 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1} \text{Cl}^-$ , 平均密度为 1.027), 阳离子  $\text{Mg}^{2+}$  ( $1.3 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ )、 $\text{Ca}^{2+}$  和  $\text{K}^+$  (各自的含量约为  $0.4 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ ), 以及阴离子  $\text{SO}_4^{2-}$  ( $2.7 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ )、 $\text{HCO}_3^-$



( $0.14 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ )和 $\text{Br}^{-}$ ( $0.09 \text{ g} \cdot \text{L}^{-1}$ )。还有大量的其它元素以低浓度(每升几毫克到每升几微克)存在,或以离子的形式存在,或以化合物(如硅酸盐、有机结合氮)的形式存在。淡水通常含有大量的 $\text{Ca}^{2+}$ 和 $\text{HCO}_3^{-}$ 。由于水的流动或周围土地中的矿物质溶于表面水中,为植物的生长提供营养,形成了能提供植物生长的水区。由于含有氮、磷的废水的流入,过量的营养积累到湖泊与河流中。在能为植物生长提供足够营养的湖泊中,固体物质和溶解的矿物质的浓度( $0.03 \sim 5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 磷和 $0.5 \sim 15 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 氮)可高达寡营养湖中的300倍<sup>[142]</sup>。

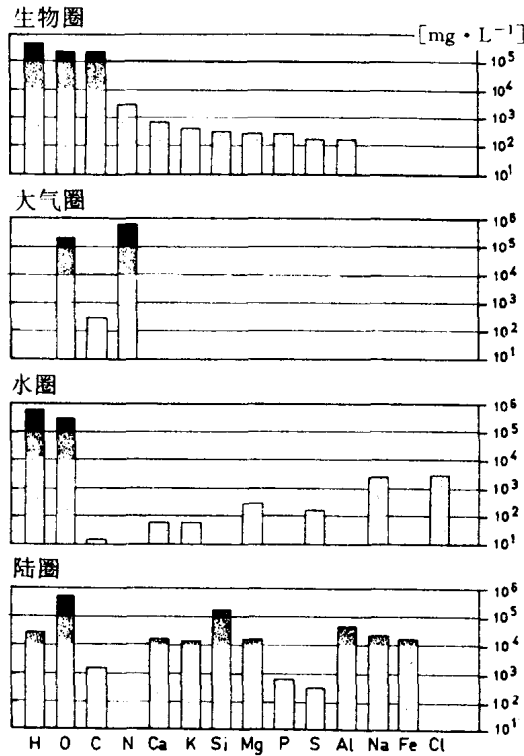


图 1.2 生物圈、大气圈、水圈和陆圈的组成,以各种化学元素的相对原子数表示(每百万原子中的原子数,非重量比例)。生物的组成与三种环境的组分有显著差别;它们根据需要来选择可利用的元素。纵坐标的刻度为对数(柱上的不同阴影)。例如,在生物量中,H、O、C和N具有最大的比例;氢原子数为每百万含有 $4.98 \times 10^5$ 个原子(即约为全部原子数的50%);氧和碳各为每百万 $2.49 \times 10^5$ 个原子(约25%);氮原子数为 $2.7 \times 10^3$ 个(约为0.3%)。(Deevey 1970)

气体在水中的溶解度随着压力的升高和温度的降低而提高,但随着盐浓度的增高而降低。二氧化碳是水溶性的(表 1.1)。游离 $\text{CO}_2$ 的比率决定于水的pH;在酸性范围内它是高的,而在pH值9以上,只以碳酸氢盐和碳酸盐的离子存在(图 1.3)。可溶性的 $\text{HCO}_3^{-}$ 可与阳离子结合,主要是 $\text{Ca}^{2+}$ 和 $\text{Mg}^{2+}$ 。海洋和湖泊水所含 $\text{CO}_2$ 占全球的