

王小平 著



BAIPISONG SHENGWUXUE JI

白皮松生物学及 种子生理生态

ZHONGZI SHENGLI SHENGTAI



北京林业大学优秀博士学位论文基金资助丛书

中国环境科学出版社






北京林业大学优秀博士论文基金资助丛书

策 划：周 煜

责任编辑：周 煜 付江平

封面设计： 文
视觉设计
WENWEN VISUAL DESIGN

BAIPISONG SHENGWUXUE JI

白皮松生物学及
种子生理生态

ZHONGZI SHENGLI SHENGTAI



ISBN 7-80163-406-3



9 787801 634061 >

ISBN 7-80163-406-3/X · 235

丛书第一辑共6册 定价：90.00元（每册15.00元）

北京林业大学优秀博士论文基金资助丛书

白皮松生物学及种子 生理生态

王小平 著

中国环境科学出版社·北京

图书在版编目(CIP)数据

白皮松生物学及种子生理生态/王小平著. - 北京:中国环境科学出版社, 2002.10

(北京林业大学优秀博士论文基金资助丛书)

ISBN 7-80163-406-3

I. 白… II. 王… III. ①白皮松-生物学②白皮松-树种-植物生理学③白皮松-树种-植物生态学 IV. S791.243

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2002)第 077446 号

白皮松生物学及种子生理生态

出 版 中国环境科学出版社

社 址 北京海淀区普惠南里 14 号(100036)

网 址 <http://www.cesp.com.cn>

电子信箱 cesp@95777.com

印 刷 北京联华印刷厂

经 销 各地新华书店

版 次 2002 年 10 月第一版 2002 年 10 月第一次印刷

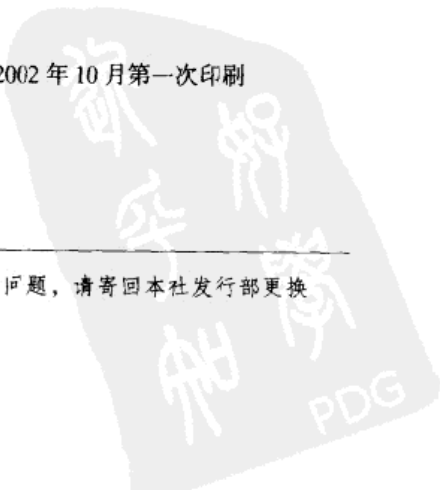
开 本 850×1168 1/32

印 张 7.625 插页 8

字 数 194 千字

定 价 15.00 元

如有缺页、破损、倒装等印装质量问题,请寄回本社发行部更换



序言

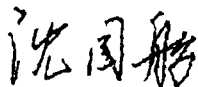
科学技术水平是知识经济时代评价一个国家国力的重要标准。科技水平高则国力强盛，无论在政治、经济、文化、信息、军事诸方面均会占据优势；而科技水平低则国力弱，就赶不上时代的步伐，就会在竞争日趋激烈的国际大舞台上处于劣势。江泽民同志在庆祝北大建校 100 周年大会上也强调指出：“当今世界，科学技术突飞猛进，知识经济已见端倪，国力竞争日益激烈。”因此，提高科学技术水平，提高科技创新能力已为世界各国寻求高速发展时所共识。我国将“科教兴国”作为国策也表明了政府对提高科技水平的决心。博士研究生朝气蓬勃，正处于创新思维能力最为活跃的黄金年龄，同时也是我国许多重要科研项目中的中坚力量，他们科研成果水平的高低在一定程度上影响着—所高校、—个科研院所乃至我国科研的整体水平。国务院学位委员会每年一度的“全国百篇优秀博士论文”评选工作是对我国博士研究生科研水平的集体检阅，已被看做是博士研究生的最高荣誉，对激励博士勇攀科技高峰起到了重要的促进作用。北京林业大学不仅积极参加“全国百篇优秀博士论文”的推荐工作，还依此为契—机每年评选出三篇校级优秀博士论文并设立专项基金全额资助论文以丛书形式出版，这是一项非常有意义的工作，对推动学校科研水平的提高将发挥重要作用。

从人才培养的角度来看，如何提高博士研究生的创新思维能力和综合素质，高质量地向社会输送人才备受世人关注。提高培养质量的措施很多，但在培养中引入激励机制，评选优秀博士论文并资助出版，不失为—种好方法。博士生和导师可据此证明自

己的学术能力，确立自己的学术地位；也可激励新入学的研究生尽早树立目标，从而在培养的全过程严格要求自己，提高自身的素质。

因学科的特殊性，要想出色完成林业大学的博士论文有许多其他学科所不会遇到的困难，如研究周期长，野外条件难于严格控制，工作条件艰苦等等。非常欣慰的是北京林业大学的博士生们不仅克服困难完成了学业，而且已经有人中选“全国百篇优秀博士论文”。而该丛书资助出版的“校级优秀博士论文”所涉及的研究领域、研究成果的水平也属博士论文中的佼佼者，令我欣喜。对这些博士生所取得的成果我表示祝贺，同时也希望他们以及今后的同学们再接再厉，取得更好的成绩报效祖国。

中国工程院副院长、院士

Handwritten signature of Shen Tongsheng in black ink.

2002年8月10日

前言一

在我国北方地区，严酷的自然条件一直是阻碍林业发展和退化的生态系统重建的最主要因素。由于可供选择的抗逆性强的植物品种严重不足，而引进的外来品种由于不能适应当地气候和立地条件而鲜有成功者。因此，挖掘和发展当地适应性强的乡土树种，尤其是针叶树种成了林业工作者孜孜不倦追求的目标。

白皮松是我国特有的三针松，从古到今，它一直以优美的树形，独特的皮色成为园林建设者的宠儿，无数的文人墨客为它写下了大量流芳百世的诗篇，古代帝王将相更是把它作为地位和身份的象征。因此，无论是在皇家园林还是在私家园林都不难看到它的踪迹；同时白皮松还是我国北方地区为数不多的适宜于荒山造林的乡土树种。

据研究，白皮松的抗旱性在北方针叶树家族中仅次于侧柏，居第二位；抗寒性优于油松，在零下 30℃ 下仍可正常生长；在适宜的立地条件下，其生长速度，尤其是后期生长远远高于油松；其寿命也很长，据观察，在一些古老庭院中，数百年的白皮松仍是枝繁叶茂、郁郁葱葱，而相同条件下的油松已是老态龙钟、枝枯叶黄了。近年来，一些地区开始尝试白皮松在山地造林中的运用，但由于繁殖困难、种于休眠程度深、生长缓慢等原因，加之对其研究的滞后和人们认识的局限，极大地影响了我国对这一重要树种的利用。因此，研究、开发和利用白皮松，对抗逆性树种缺乏，针叶树种单一的北方地区造林具有十分重要的意义。

对白皮松的研究是从种子休眠机理入手的。在研究过程中，

偶然发现从不同分布区采集的种子具有截然不同的发芽习性，休眠的程度也不尽相同；同时，大量研究表明，同一树种（如红松）的休眠习性也不同。经过仔细比较，发现这些研究大都没有考虑种子来源地的自然条件和立地条件，这样，才逐渐把林学特征（种源）作为研究时所考虑的一个影响因子，这一思想成为更进一步研究种子生理生态的基础。在种子休眠研究中，从林学和生态学的角度出发，不期而遇地发现种子休眠的形成、维持和解冻具有完全不同的生理生化过程，其机理既相互联系又各自独立；对生物学等方面的研究也是基于解决生产中遇到的具体问题而逐渐形成的。因此，本研究的成果既有其必然的一面（长达六年），又有偶然的因素，也在一定程度上验证了研究来源于生产实践和“有意产生于无意中”的古训。

在六年的苦读和研究历程中，导师的悉心指导和循循善诱；家人的关怀、理解和支持，是取得这一成果的必要前提。

谨将此书献给
所有爱我的人
以及生我养我的黄土地！

王小平于山水间
2002年10月

前言二

摘要 通过对白皮松生物学、种子生理生态和休眠原因及解除方法的研究,得出如下结论:

1. 白皮松分布区整体上呈东北—西南走向,水平分布范围为 $29^{\circ}55' \sim 38^{\circ}25' \text{N}$, $103^{\circ}36' \sim 115^{\circ}17' \text{E}$ 。分布区横跨暖温带、北亚热带、中亚热带三个气候带。在暖温带落叶阔叶林带,北亚热带落叶阔叶林带及中亚热带常绿阔叶林带三个植被带内均有分布,分布遍及山西、陕西、河南、甘肃、四川、湖北及湖南北部7省。水平分布具有明显的不连续性,这种非连续性是地质变迁、气候变化、地形多样及人类活动共同作用的结果。垂直分布表现出从东向西分布下限有逐渐增高的趋势,分布上限在纬度较高地区(36° 以上)也自东向西增高。从南自北,垂直分布上限明显而下限变化不显著。白皮松整个分布区可分为6个气候区,分别是北部气候区,西部气候区,中部气候区,中南部气候区,西南部气候区及南部气候区,各区的各项气候指标差异明显。白皮松可划分为8个种源区:北京种源区、北部种源区、西部种源区、中部种源区、松潘种源区、中南部种源区、西南部种源区和南部种源区。

2. 球果和种子的形态、重量、颜色等具有明显的地理变异趋势,在所选择的7个地理种源中,山西临汾所产的种子最为细长,体积也最小,甘肃两当所产的种子体积最大,甘肃成县所产的种子最为圆润;南部种源的千粒重大于北部种源;北部种源种子及球果的颜色比南部种源种子颜色要深;球果体积和单个球果上的种鳞数与地理纬度呈负相关。外种皮的结构在不同种源间差

异较大。一般地说，北部起源的种子表面角质层、蜡质层沉积较多、种皮也较厚、石细胞层数增多，种孔周围细胞结构趋于致密、种孔下陷程度相对较小、石细胞上的纹孔数量减少、纹孔腔较小。说明不同种源种子外皮结构的差异与地理气候因子密切相关。种皮结构与所表现的功能是一致的。种子休眠特性的种源变异明显。地理位置相距越远，则种子休眠特性差异越大，反之，地理位置相距越近的种源休眠程度差异越小。7个种源依种子休眠程度的差异可分为三组：甘肃两当、成县休眠程度最浅，陕西蓝田、山西临汾、河南汝阳休眠程度居中，山西蒲县和北京昌平种子的休眠程度最深。各组内休眠差异不显著，而组间休眠特性却明显不同。种子休眠深浅程度与产地温度变化的剧烈程度、空气相对湿度变化的剧烈程度及太阳辐射和日照时数多少密切相关。不同种源种子要求发芽的温度条件基本一致，而对光照的敏感程度具有明显的差异，特别是北部种源对光照强度的变化更为敏感。不同种源种子发芽对水分的敏感程度变化极大，而且表现出明显的地理趋势，越是偏北的种源对水分变化的敏感程度越低，这是对产地水分状况长期适应的结果。内源激素的相对含量表现出明显的地理变异。产地的气候条件越有利于白皮松的生长，则其所产种子中促进萌发的激素相对含量越高，种子表现出的休眠程度越浅。种子内源激素含量尤其是相对含量的变化受产地环境变量的影响，环境条件越有利于植物生存、生长，种子中促进萌发的激素及相对值增加（如CK、CK/GA₃、CK/ABA），种子倾向于萌发，反之，种子则向休眠加深的方向发展。种子的化学组成与产地的气候条件有密切关系。来自分布区北部的种子中棕榈烯酸和油酸的含量低于来自南部的种子，而亚麻酸则相反。种子中游离氨基酸的含量有随纬度的增加而上升的趋势。

3. 白皮松种子休眠得以形成的原因在于种子完全成熟前，因种子内ABA/GA₃、CK/ABA及CK/GA₃的比值明显下降，即因ABA相对含量上升，CK相对含量下降不足以起有效的“解

抑作用”，使 GA 一方面因含量下降促进作用减弱，另一方面因细胞分室阻隔不能达到作用点，使得随种子成熟细胞内抑制物的抑制作用占优。从而导致氨基酸向蛋白质转化过程因某些作用点被抑制而受阻，蛋白质合成受阻则是导致一些代谢必须酶类及遗传信息的载体因前体不足而合成过程被迫减缓或停止，从而最终导致种子发育过程的中断——休眠的形成。引起白皮松种子维持休眠的原因在于外种皮及内种皮具有透水障碍，从而使得透过种皮进入胚体的水分达不到萌发所需的临界值或使种胚在萌发的特定时期因水分不足而萌发失败及可能由此造成种胚因不能及时在含水量较高时萌发而劣变；外种皮及内种皮具有透气障碍，其中内种皮产生的透气障碍大于外种皮；内外种皮及胚乳种类及含量不尽相同的萌发抑制物的存在。酸性物质在三部分的抑制能力均较强，可能是 ABA 类物质，种皮高含量的酚类物质可能与透气性有关。

4. 白皮松种子休眠解除机理是：一定速率的水合反应，细胞膜系统的重新建立和修复；内源激素间的平衡被打破，GA、CK 等萌发促进物质的相对含量增加，一些水解酶类活性增强，呼吸代谢被启动，碳水化合物开始运输和转化；一些与代谢有关的酶系统被活化，蛋白质开始代谢，呼吸速率提高；遗传物质合成加速，细胞出现分裂相；呼吸代谢继续加强，核酸含量持续增加，细胞分裂开始，种子进入萌发阶段。通过试验发现解除种子休眠的最好方法是：将白皮松种子用 200ppmGA₃ 和 20% 分子量为 6 000 的 PEG 混合溶液浸种 48h，然后从混合液中取出种子，继续在常温的水中浸泡 48h，最后再把种子浸于 35% 的 PEG（分子量为 6 000）中 48h。

5. 白皮松针叶的光合特性表现为：（1）树冠方位对针叶的净光合速率影响明显。东部针叶 8hpn 达到峰值后呈非线性下降，南部和西部针叶 Pn 峰值在 8h 出现，11h 降至谷值，14h 以后又缓慢上升，北部针叶 Pn14h 出现峰值，17h 出现谷值。表明针叶

的光合特性不因短时环境条件的改变而改变；在一天中不同时间，树冠各方位针叶的光合特性明显不同。8h南向叶 P_n 最高，北向最低，11h各方位差异不大，14h北向 P_n 最大，而西向最小，17h南向最大而西向最小。(2) 处于树冠不同部位针叶的 P_n 和 R_s 的日变化规律明显不同，8h树冠中部外层叶 P_n 最高，下部内层叶最低，11h中部内层和下部外层叶 P_n 最高，中部外层叶 P_n 最低，14h下部内层 P_n 最高，上部内层最低，而17h中部外层，上部内、外层较高，下部内、外层较低。(3) 不同年龄针叶的 P_n 和 R_s 变化规律不同。当年生针叶 P_n 最高， P_n 值随针叶年龄增加而降低，当针叶年龄达 3.5a 时其呼吸消耗已大于光合合成， P_n 呈负值。(4) 在一定范围内， P_n 随树木年龄增加而上升，22a 时达到最大，后随树木年龄的增长而逐渐下降。

6. 对白皮松结实规律的综合研究，可以得出如下结论：(1) 白皮松球果水平分布规律为东向最多（占 42.7%），南向次之（37.5%），西南居第三位（8.2%），北向最少（1.6%）。同时，每球果内含有的正常种子数和种子成熟后离体胚的萌发率也表现出几乎相同的规律。认为这是光、热条件及同化物累积状况共同作用的结果。(2) 白皮松球果垂直分布规律为球果主要分布于树冠的中上部（3~12 轮枝）。树冠中部球果内所含有的种子也最多。不同级次侧枝的结实状况差异很大，二级侧枝结实量最多（占 59.6%），其次为一级侧枝（占 25.6%），三级侧枝居于第三位（占 14.8%）。(3) 白皮松天然林和人工林的结实时期差别明显。白皮松天然林一般 30 年左右开始结实，结实盛期在 60~150 年，人工林一般 20 年左右开始结实，40 年人结实盛期，最佳采种年龄应在 40 年以后。(4) 不同郁闭度的白皮松林结实状况差异明显，郁闭度 0.3 是白皮松母树林较为适宜的郁闭度。(5) 较好的立地条件有利于白皮松结实，在北京地区阴坡结实状况优于阳坡。(6) 北京地区白皮松最佳采种期为 9 月 20 日至 9 月 30 日。此时，球果颜色变为黄褐色，种子颜色转为褐黄色。

7. 白皮松苗木属于前期生长型。出苗时带种皮出土；一年生播种苗幼苗期较短，平均 10d 左右，根系生长较快，侧根出现；一年生播种苗速生期在北京地区一般 5 月 20 日左右开始，持续 55d 左右，苗高平均可保持 1.0cm/10d 的生长速度，二级侧根在速生期的后半期出现；二年生播种苗根系 3 月中旬即开始活动（气温为 8.4℃左右），5 月 20 日左右进入旺盛生长期，高生长可保持 0.9cm/10d 的速度，7 月 10 日以后，高生长基本停止，地径生长出现一个高峰期，根系活动可持续到 9 月中、下旬；二年生播种苗苗高和地径生长呈明的交替生长。

目 录

1	分布与地理变异	(1)
1.1	白皮松地理分布规律	(1)
1.2	白皮松分布区的气候区划	(11)
1.3	白皮松种子及球果形态特征的地理变异	(24)
1.4	白皮松种子外种皮结构的种源变异	(35)
1.5	不同种源白皮松种子发芽条件及地理变异	(41)
1.6	白皮松种子休眠特性与地理气候因子的关系	(49)
1.7	白皮松种子内源激素含量的种源变异及其与地理气候因子的关系	(61)
1.8	白皮松种子休眠特性的种源变异	(75)
1.9	白皮松种子生化组成的地理变异	(85)
2	种子休眠的原因、机理与解除	(92)
2.1	松属树种种子休眠特性及催芽技术研究进展	(92)
2.2	白皮松种子休眠形成机理	(110)
2.3	白皮松种子维持休眠的原因	(129)
2.4	白皮松种子解除休眠的机理	(147)
2.5	白皮松种子解除休眠方法	(167)
3	白皮松主要生物学特性	(185)
3.1	白皮松母树结实规律	(185)
3.2	白皮松播种苗生长规律	(198)
3.3	白皮松光合特性	(210)

1 分布与地理变异

1.1 白皮松地理分布规律

关于白皮松确切的分布区，历来没有较为一致的看法。一般大都认为，白皮松分布于山西、河北、陕西的大部分地区以及甘肃东部、湖北西部及四川北部地区^[5,7]，也有分布于湖南、江苏、山东等地的报道^[6,8]。陈嵘等（1953）认为，白皮松古时普遍生长于西北各省，但由于历代战乱毁烧及人为过度破坏，现所剩无几，仅在山西西南部，湖北西部、四川北部及秦岭、巴山等地有零星分布^[2,3]。乐天宇等指出，陕西鹿川（今陕西富县）及梁山山脉的嘉岭山（今宝塔山）有白皮松分布^[4]，但经实地考察现该地并无白皮松分布。不难看出，由于调查研究的不足，对白皮松分布区的界定是模糊的，而对白皮松分布与土壤地带性及与气候各因子的关系更未见报道。所以，开展这一我国特有珍稀树种分布规律的研究将有助于白皮松的进一步发展。

1.1.1 研究方法

主要采取实地考察和查阅资料两种方法。经过对现有白皮松资料的查阅、比较和分析，分别设计了考察路线，从1993年起，分3次对中心分布区及某些有争议地区先后进行了实地考察。3次考察路线分别是：1) 从山西太原起，向南经榆次市乌金山、离石、洪洞、临汾到蒲县；2) 从甘肃的麦积山开始，到小陇山

林区的徽县、成县和两当；3) 从四川北部的江油开始，到绵阳，然后返回至陕西蓝田以及关山、黄龙山一带。在每一考察地区，除进行一般资源调查外，还对当地的土壤、气候等条件进行了调查记载，选择代表性地点及林分作了树干解析，并挖取典型土样。在全面调查的基础上，对某些分布边缘地区（如湖南、湖北等地）的核实则以大量查阅资料为主。

1.1.2 结果与分析

1.1.2.1 白皮松水平分布规律

在实地考察的基础上，经参阅有关资料，并经过认真核实，绘制出白皮松水平分布图如图 1.1，从图 1.1 可以看出，白皮松水平分布地域相当广阔，地跨北纬 $29^{\circ}55'$ 到 $38^{\circ}25'$ ，东经 $103^{\circ}36'$ 到 $115^{\circ}17'$ 之间的暖温带、北亚热带和中亚热带 3 个热量带^[12]，遍及甘肃南部，陕西西部及西南部，山西中部、南部及西南部，河南南部及西南部，四川北部及西北部，湖南北部，湖北北部、西部、西北部等 7 个省区。在我国松属树种中，按分布范围大小顺序，白皮松的分布范围略小于油松和马尾松^[9]，居第三位。

白皮松的分布区整体上呈东北—西南走向的宽条形，东界在太行山脉的山西和顺—陵川—河南汝阳—南阳一线，在此界以东为松栎林区，东南部为常绿栎类松杉林区；北界跨度很长，越山西、陕西、甘肃 3 省，即沿山西关帝山—中阳—蒲县—陕西韩城—黄龙—关山的固关林场，至甘肃天水麦积山一线，此线以北为油松、云杉林及白桦等落叶阔叶林区；西北界从甘肃天水沿礼县到四川岷江上游的松潘地区，几乎与油松分布的西界相重合；西南界沿四川江油至广元一线，大都为零星分布，其中四川江油的窦团山是以前许多资料记载的分布最南界^[2,7,10]；南界从陕西西乡子午山，沿柞水—湖北—鄂西—十堰—保康—神农架—巴东—

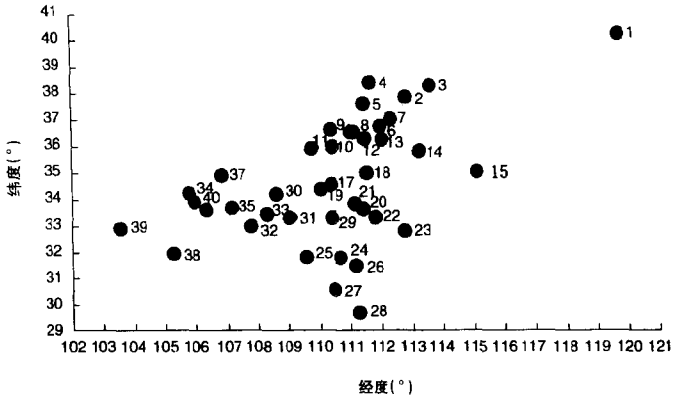


图 1.1 白皮松水平分布图

Fig.1 Horizontal distribution map of *Pinus bungeana*

注：1. 北京；2. 榆次；3. 太行山；4. 关帝山；5. 吕梁山；6. 霍州；7. 太岳山；8. 蒲县；9. 隰县；10. 韩城；11. 黄龙山；12. 临汾；13. 安泽；14. 凌川；15. 松岭地区；16. 汾西；17. 汝阳；18. 中条山；19. 洛南；20. 西峡；21. 卢氏；22. 郧西；23. 南阳；24. 神农架；25. 大巴山；26. 保康；27. 巴东；28. 武陵山（石门）；29. 伏牛山；30. 蓝田；31. 柞水；32. 午子山；33. 秦岭；34. 小陇山；35. 留坝；36. 两当；37. 关山；38. 窦团山；39. 松潘；40. 成县

线，到湖南武陵山林区的石门，此界比原先人们普遍认同的南界又向南推进了纬度 1 度半左右，其范围比油松分布的南界偏南，显示白皮松比油松更要求较为温暖的环境条件；东南界为河南南阳—信阳鸡公山一线。此外，山东、江苏及辽宁南部也报道有白皮松分布，经核实均为人工栽培，树龄大都在 30a 以下。

从图 1.1 还可以看出，白皮松水平分布具有明显的不连续的特点，即由于地质和历史时期地形地貌、气候土壤的变迁和人类长期不合理活动的共同影响，使其分布区呈现不相关连的断裂状态。

根据中国植被分布^[13]，白皮松分布区分属于暖温带落叶阔叶林带、北亚热带常绿落叶阔叶林带及中亚热带常绿阔叶林带。而进一步按照山地森林分区^[12]，白皮松分布区则属于暖温带针