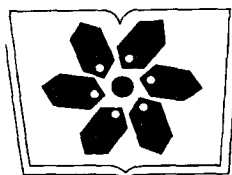


树木越冬伤害

陶大立 靳月华 著

 科学出版社
www.sciencep.com

S761.3
T303



中国科学院科学出版基金资助出版

树木越冬伤害

陶大立 靳月华 著

科学出版社

北京

内 容 简 介

本书是作者自 20 世纪 70 年代以来对树木越冬伤害类型和伤害机制研究探索的结晶。本书以案例研究介绍为主线,将针叶树越冬光氧化伤害假说的提出和证实、越冬期间“生理干旱”伤害的可能性以及对氧自由基与树木越冬伤害之间关系的讨论为三大重点,分章介绍了冻害、弱寄生真菌病害和树皮虫害相联系的三种越冬伤害以及常绿针叶树的光氧化伤害共四种伤害类型,除冻害外另外三种伤害类型由作者首次总结提出。本书还介绍了国内外相关研究的历史背景和最新进展。

本书可供植物生理学、森林生态学、林学以及园艺学界科研、教学人员和生产实践一线的工作人员参考。

图书在版编目(CIP)数据

树木越冬伤害/陶大立,靳月华著. —北京:科学出版社, 2005
ISBN 7-03-016196-3

I. 树… II. ①陶…②靳… III. 针叶树-冻害-研究 IV. S761.3

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2005) 第 098536 号

责任编辑:李 悦 孙晓洁/责任校对:张 琪

责任印制:钱玉芬/封面设计:王 浩

科 学 出 版 社 出 版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

双青印刷厂印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2005 年 10 月第 一 版 开本: B5 (720×1000)

2005 年 10 月第一次印刷 印张: 10 1/4 插页: 8

印数: 1—1 200 字数: 193 000

定价: 38.00 元

(如有印装质量问题, 我社负责调换〈环伟〉)

前 言

这本书终于出版，了却了我作为研究工作者的一桩心愿。我是以一名造林学专业毕业的学生身份踏入森林生态学研究工作门槛的。20 世纪 60 年代初期由于徐振邦先生的带领，我在小兴安岭有了一些野外森林生态实验工作的经验。但我不满足于以路线调查和标准地调查为主的工作方法以及从中得到的结论，而比较推崇先提出假说再设计实验来检验的研究方法和实验科学中的可重复性标准。这种想法最终把我推向了生理生态学的研究，其目的是用植物生理的理论和方法来验证根据野外调查和观察得出的结论是否正确，同时加深对有关现象和过程背后的生理机制的了解。作为一名林学专业的毕业生，先后涉足于森林生态学和植物逆境生理学，使我自己也觉得有点面目不清。但是在生态学越来越向宏观方向发展，更像数学；而生理学则越来越趋向微观，在生理学和生态学二者似乎渐行渐远的背景下，我感到在这两个学科的交叉地带还着实有些收获。鉴于本人这种比较杂的学术背景，对生态学、生理学这两个领域的理解难免陷于肤浅，本书提出的一些观点难免有失偏颇，还望读者大力批评指正。尤其是关于对越冬“生理干旱”论的否定性意见，自知是反对者多，赞成者少。本书的目的之一恰在于在看似平静的湖水中投下一粒石子，但愿能激起一些涟漪。

本书虽包含一些作者从未发表过的研究结果，但主要内容还是从已在国内外期刊上发表过的几十篇研究报告中提炼出来的。本书彩色图片均由作者拍摄且为第一次发表，因而没有一一注明出处。

先后参与本书相关研究工作的有杜英君、白淑菊、郑朝军、王淼和姜春前。感谢他们做出的重要贡献。这里还要对美国明尼苏达大学的 P.H. Li (李本湘) 教授和 J. Carter 教授，瑞典 Umeå 大学的 G. Öquist 教授表示谢意。他们不但为本书涉及的部分研究提供了优越的实验条件，也在讨论中给过我不少启发。

陶大立

2005 年 6 月 23 日

目 录

前言

1 绪论	1
1.1 树木越冬伤害	1
1.2 冬季逆境的多样性	2
1.2.1 低温	2
1.2.2 干旱	2
1.2.3 强日照	3
1.2.4 其他物理因子	4
1.2.5 生物因子	4
1.3 学科归属和研究方法	4
1.3.1 野外观察	5
1.3.2 野外实验	5
1.3.3 实验室实验	6
1.3.4 实验室分析	6
主要参考文献	6
2 冻害	8
2.1 冻害的表现症状	8
2.1.1 冻拔害	8
2.1.2 树干冻裂	9
2.1.3 树干中下部的冻害	9
2.1.4 霜轮	10
2.1.5 黑心	10
2.1.6 花芽冻害	10
2.1.7 花、叶器官的冻害	11
2.2 冻害的发展过程	13
2.2.1 冰点下降和过冷	13
2.2.2 结冰过程和变温速度效应	14
2.2.3 确定的冰冻致死温度	15
2.3 适应和锻炼	18
2.4 年龄效应	20
2.5 抗寒锻炼过程	20

2.5.1	生长的停止和休眠·····	20
2.5.2	与抗寒锻炼过程有关的变化·····	23
2.6	冻害和抗冻性的测定·····	27
2.7	关于冻害伤害机制的假说·····	28
2.7.1	机械应力假说·····	28
2.7.2	膜脂相变理论·····	31
2.7.3	质膜 ATP 酶失活理论·····	33
2.7.4	最新进展·····	34
2.7.5	-SH 基理论·····	34
2.7.6	自由基理论·····	34
	主要参考文献·····	35
3	与弱寄生菌侵染有关的越冬伤害·····	39
3.1	杨树·····	39
3.1.1	现象观察·····	39
3.1.2	初步探究·····	39
3.1.3	现场观察的发现——树皮腐烂病·····	41
3.1.4	实验室模拟实验·····	42
3.2	冻伤引起的油松落针病·····	44
	主要参考文献·····	45
4	虫害和杨树越冬伤害·····	47
4.1	案例·····	47
4.2	野外观察·····	47
4.3	初步判断·····	48
4.4	实验验证·····	48
4.4.1	枝条含水量的分段对比·····	48
4.4.2	受虫害枝条的分段水培发芽实验·····	49
4.4.3	离体枝段输水实验·····	50
4.4.4	盆栽苗活体输水实验·····	50
4.5	结论·····	51
	主要参考文献·····	52
5	其他树木越冬伤害机制案例研究·····	53
5.1	美国金钟柏的越冬伤害——快速降温导致细胞内结冰·····	53
5.1.1	现象观察·····	53
5.1.2	树木材料的处理方法·····	53
5.1.3	伤害率的评估·····	55
5.1.4	研究结果和讨论·····	55

5.1.5 结论	56
5.1.6 评论	57
5.2 关于北京地区苹果幼树“抽条”问题的研究——冻旱	57
5.3 关于梅花在北京的越冬问题的研究——生理干旱	58
5.4 沈阳板栗越冬伤害的研究——冻害和生理干旱	58
5.4.1 现象观察	58
5.4.2 枝条含水量是否降到临界值	59
5.4.3 冻害的可能性	60
5.4.4 枝条、枝梢和芽	60
5.4.5 小结	60
5.5 形成层冻害导致的苹果幼树越冬后抽条	61
5.5.1 现象观察	61
5.5.2 树干注水实验	61
5.5.3 树枝同位素示踪输水实验	61
5.5.4 幼树树皮活性与水分输送效率的关系	62
5.5.5 形成层冻害的观察	62
5.5.6 小结	62
5.6 防止生理干旱的造林技术——20 世纪 90 年代再现的生理干旱论	63
主要参考文献	64
6 常绿针叶树的越冬光氧化伤害	65
6.1 起因	65
6.2 国内有关红松苗越冬伤害原因的研究结果	66
6.3 国外有关研究的启示	67
6.4 野外实验	67
6.4.1 野外遮荫实验	67
6.4.2 生理干旱伤害可能性的排除	69
6.4.3 冻害可能性的排除	70
6.4.4 现场观察到的伤害发生过程	71
6.4.5 针叶叶绿素的漂白过程	73
6.4.6 针叶越冬期间呼吸与光合能力的变化及“负”光合的发现	74
6.4.7 冬季光合能力抑制的生理机制	77
6.5 伤害机制	79
6.5.1 导致伤害的环境因子	79
6.5.2 伤害机制——光氧化	79
6.5.3 光氧化和光合光抑制	80
6.5.4 锻炼	82

6.6	其他常绿针叶树种	83
6.7	针叶树冬季的气孔行为	87
6.8	针叶经冬变色研究的历史回顾	89
	主要参考文献	91
7	对树木冬季生理干旱伤害可能性的再检验	93
7.1	研究地点概况	93
7.2	研究方法	93
7.2.1	定期观察	93
7.2.2	针叶致死临界含水量的测定	93
7.2.3	针叶含水量和饱和亏缺在冬季的变化	94
7.2.4	离体针叶及枝条蒸腾强度的测定	94
7.2.5	生理干旱伤害症状的模拟	94
7.3	实验结果	95
7.3.1	苗木越冬表现的现场观察	95
7.3.2	针叶的临界致死含水量	95
7.3.3	野外现场针叶含水量和蒸腾强度	95
7.3.4	裸根苗针叶的失水过程	99
7.3.5	生理干旱伤害症状的实验模拟	100
7.4	小结	101
7.4.1	生理干旱和移植休克	101
7.4.2	无言假定	101
	主要参考文献	102
8	生理干旱研究简史	103
8.1	定义	103
8.2	国际研究概况	104
8.2.1	Shimper 的生理干旱定义	104
8.2.2	ИВАНОВ 的早期研究经历	104
8.2.3	德、奥学者的研究	105
8.2.4	Sakai 观点的介绍和讨论	107
8.2.5	非冰冻条件下的生理干旱	109
8.2.6	Kozłowski 和 Parker 关于“红带”现象的观点	109
8.2.7	落基山树线的有关研究	110
8.2.8	关于容器育苗中温度梯度和水分运动关系的研究	111
8.2.9	对冬季干化伤害论的不同意见	112
8.2.10	木质部输水系统的栓塞和生理干旱	116
8.3	国内研究情况	118

8.4 小结	119
主要参考文献	121
9 树木越冬伤害和自由基	123
9.1 针叶树越冬伤害和有机自由基	123
9.2 针叶树越冬光氧化伤害和超氧阴离子自由基	125
9.3 叶绿体中 $O_2^- \cdot$ 产生机制	127
9.4 针叶单线态氧的产生	130
9.5 小结	131
主要参考文献	132
10 树木越冬和自由基清除能力	134
10.1 红松大树不受光氧化伤害的原因	134
10.2 SOD 活性和针叶树抗冻性	135
10.3 抗坏血酸含量和树木越冬	135
10.4 抗坏血酸的代谢和活性氧的清除	137
10.5 冰冻逆境对抗坏血酸及有关酶活性的影响	142
10.6 回顾和小结	144
主要参考文献	144
11 树木冬害和森林衰亡	146
主要参考文献	148
12 树木冬害防治原理	149
12.1 “防寒”和防越冬伤害	150
12.2 树种引种栽培区的划定	150
12.3 立地的选择	150
12.4 抗寒品种的选育	151
12.5 幼苗需要更多照顾	151
12.6 越冬伤害针对性防止措施	152
12.6.1 冻拔害	152
12.6.2 与树皮腐烂病有关的越冬伤害的防治	152
12.6.3 与树干虫害有关的越冬伤害	153
12.6.4 防止越冬光氧化伤害	153
主要参考文献	153

彩图

1 绪 论

1.1 树木越冬伤害

在大面积的造林实践中,通常在造林后过一段时间开始进行成活率调查,随后几年还要进行保存率调查。这些调查通常在生长季内进行。在调查中对未成活或死亡苗木的死亡原因也要进行简单的分析和记录,原因包括苗木质量不好,栽植质量不好,树种、造林立地选择不当或旱、涝、病、虫及其他环境逆境的影响。在温带地区,影响苗木死亡的重要原因之一是各种各样的冬季逆境。由于环境逆境导致的幼苗死亡和由苗木质量或栽植作业质量问题而导致的幼苗死亡可能同时发生,使得死亡原因的鉴别相当困难。此外应指出,已经成活的幼苗根系由于冬季逆境而死亡的情况较少发生,看到较多的是地上部分不同程度的死亡,通常称之为“枯梢”。苗根死亡更常见的原因是苗木质量或栽植质量低劣。

在成年树木上也不乏越冬伤害的例子。这种伤害由于较易与具体年份的特殊冬季环境相联系而易于鉴别。成年树木的越冬伤害往往更具局部性,仅就树干而言,可能分别发生在木质部、韧皮部和形成层,也可能发生在树干的的不同方向或不同高度上。

另外一种不容易被查觉的是森林天然更新过程中的吸胀种子和幼苗阶段存在的大量死亡。据作者 20 世纪 60 年代在小兴安岭丰林自然保护区所做的林地播种实验结果显示,白桦 (*Betula platyphylla*)、硕桦 (*B. costata*) 和黑桦 (*B. daharica*) 三种桦树都有不少种子在生长季后半期萌发,这些细小的幼苗大多活不过冬天(陶大立等 1985)。

本书所指“越冬伤害”是日最低气温低于 0℃ 这段时间内(大致相当于霜期)由冬季逆境引起的伤害。“伤害”是指宏观上肉眼可见的,直接造成显著损失的树木全身或部分器官、组织的死亡,而不包括细胞水平以下的且在春季可以自动修复的微观伤害。但是在时间上,出现伤害症状或症状变得易于观察,则可能是在冬季以后。全世界每年因为树木越冬伤害而造成的经济损失约为百亿元数量级。仅以我国东北地区的粗略统计,受害树种不仅包括人工引种栽培的杨树、刺槐、紫穗槐、苹果、梨、葡萄、板栗、核桃等,也包含天然生长的红松、水曲柳、落叶松、椴树等。1986 年云南等地发生过大面积桉树冻害。20 世纪末和 21 世纪初,我国北方几个城市均发生过柳树冬季大量死亡的现象。

在温带气候条件下,在各种越冬伤害中最为人熟知的是冻害。需重点强调,冻害只是越冬伤害的一种,尽管是最重要的一种,但并不是全部。因为冬季逆境

除低温以外还有其他一些与之有联系的逆境, 其中有些逆境例如冬季的强光逆境还并不为人所熟知。诚如 Sakai 和 Larcher (1987) 指出的: 植物在冬季的存活是相当复杂的一些事件相互作用的结果, 我们对其中许多已知的现象还远不能进行定量的描述和进行因果关系的推理。这一观点对越冬伤害同样适用。

1.2 冬季逆境的多样性

1.2.1 低温

最显而易见, 也最先被人类认识的冬季逆境是低温。本书将不涉及发生在热带、亚热带地区由零上低温引起植物“冷害(chilling injury)”的所谓冷逆境。因而这里的“低温”是特指可以使树木体液结冰的零下低温, 这种冰冻温度引起的伤害称之为“冻害”。冻害是人类最早认识到, 也是研究最多的一种树木越冬伤害形式。低温虽然是冬季起决定性作用的逆境, 但却不是唯一的能诱发越冬伤害的环境因子。

1.2.2 干旱

早在 19 世纪末 20 世纪初就已经有人提出了与土壤及植物组织结冰相联系的干旱问题。Shimper (1903) 在其专著《基于生理学的植物地理学》一书中提出了“生理干旱(physiological drought)”一词, 用以区别生境(habitat)中的物理性缺水 and 植物的生理性缺水。他认为植物生理意义上的干旱是由不利于植物吸收水分或有利于植物蒸腾水分的外界因子引起的, 荒漠、石砾、海滨盐土、极地、高山等都存在这种因子。虽然 Shimper 并未提及冬季的特定环境条件问题, 但此后“生理干旱”这一概念却在树木越冬研究中得到广泛应用, 其含义是在土壤和树木冻结期间, 土壤水分不可能被树根吸收并向上运输到枝叶中, 而树木地上部分却不可避免地一直有水分损失。这显然是一种“生理干旱”逆境, 因为此时土壤并不一定缺水, 但水由于变成了固体而不能像液态水那样在树木体内移动。至于这种逆境能否达到导致宏观上的不可逆伤害的程度则应另当别论, 也将是本书讨论的重点之一。

在现代的英文文献中, 多用“winter desiccation”一词来表达和冬季“生理干旱”类似的概念。“desiccation”一词的词根与“desiccator”(干燥器, 内放硅胶或氯化钙等吸水剂)一致。Kozlowski 的《木本植物生理学》一书把“desiccation”一词译作“干化”。如果生理干旱中的“干旱”一词易使人联想到指的是环境逆境, “干化”则显然指植物对干旱逆境的一种反应过程: 失水。但是这个词本身仍然并未指明这种过程是否必然导致不可逆伤害。

事实上在 19 世纪后期, Shimper 的专著出版以前, Kihlman (1880) 和 Schrenk (1854) 等地植物学家就提出过山地雪线以上和温带极北地区树木的

“干化”，认为森林的分布边界主要是由于树木幼枝在几个月内持续失水而无从补充造成的。但是后来生理干旱或冬季干化的概念被广泛地引用到高山和极北地区以外的其他温带地区甚至亚热带的树木越冬伤害研究中，并把它当成了一种理所当然的、引起树木越冬伤害的相当普遍的因素。类似的论述见于造林学、果树栽培学和树木生理学等有关教科书和专著中。在国际上，日本的 Sakai，奥地利的 Tranquillini、Larcher 和美国的 Kozlowski 等著名学者均持这种见解。

虽然反对的呼声比较微弱，但同样值得重视。ИВАНОВ (1946) 曾对前苏联列宁格勒苏联森林研究所树木园中 60 种树木做过冬季蒸腾测定，发现天然分布越靠北或分布海拔越高的树种冬季蒸腾越弱，这一发现还得到其他前苏联学者的证实。因而他曾经认为南方树种向北方引种的限制因子可能是冬季的生理干旱，但后来发现即使南方树种引种到列宁格勒，整个冬天的水分损失也不过 5%，远远达不到导致枝条枯死所需的 50% 的失水率，只是到了冬末春初蒸腾迅速增加时，枝条枯死的危险性才开始增大。据此他改变了看法，认为成年树木嫩枝冬季死亡的主要原因是冻害，而不是生理干旱 (刘继良和胡式之，1957)。尽管他的结论如此，但在我国长时间以来，许多人只接受了这段论述的前半段，认为生理干旱伤害相当普遍，如果不是在冬季逐渐发生，也会在冬末春初天气转暖后迅速发生。本书将详细介绍这方面的有关争论，并结合实际工作进行评述。

1.2.3 强日照

在对光合作用的光抑制 (photoinhibition of photosynthesis) 现象已有多方面了解的今天，人们已经知道超过光合作用所需的过强的日照是有害的。在冬季由于雪的反射作用，地面附近的日照强度并不低于夏季。对有越冬针叶存在但光合能力被低温所抑制的常绿针叶树而言，强光的伤害作用也远甚于夏季。但是由于上述生理干旱概念的深入人心，百多年来不少人在研究或争论导致树木 (包括常绿针叶树) 越冬伤害的环境因素时，虽未明言，却在事实上认为不外乎低温逆境和低土温造成的生理干旱逆境两种情况。这种狭隘的推理在相当长的一段时间内几乎成为一种思维定势。因而在考虑到光因子时，主要考虑光的温度效应，即光可以使树木组织增温，或使树木发生脱锻炼而使之抗寒性下降而导致冻害，或使树木增加蒸腾而促进生理干旱伤害的发生。早在 19 世纪 Askenasy (1867) 就注意到了强日照会导致叶绿素的漂白。但在此后的 100 多年间，很少有人意识到冬季的强光也会直接导致针叶树叶绿体的伤害，并进而导致针叶甚至整个苗木的死亡。作者陶大立最早是在中国东北地区的红松幼苗上发现了冬季强光的这种伤害效应，称之为光氧化伤害，后来发现这种伤害在较小程度上也见于同一地区的其他常绿针叶树种上。对这种伤害的讨论是本书的另一个重点。

1.2.4 其他物理因子

强风导致树木枝叶表面组织的磨蚀，称之为风磨。在冬季树木组织冻结变硬，使风磨加重。

风可能使树木丧失更多水分，本书将介绍这方面存在的很大争论。

在潮湿而寒冷的地区，如我国东北林区偏水湿的立地上，土壤水的反复冻融，会使根系扯断，树苗被举出地面，称之为冻拔或冻举。在新造林地，这种伤害非常普遍。

此外，长期积雪或结冰，使低矮的植物或树木幼苗被掩埋或冻结在冰盖之下，也是一种特殊的冰冻加嫌气的逆境。加拿大和北欧学者对此有些研究，但国内还很少见有关报道。

1.2.5 生物因子

一般说来，生物因子在冬季是最不活跃的，它与树木越冬伤害的关系是间接而曲折的，因而容易被忽视。病理学家和昆虫学家更容易看到这类问题，但有时可能又过于强调病虫害本身的直接作用而忽视了冬季物理逆境是伤害发生的一种不可或缺的前提条件。

1.3 学科归属和研究方法

树木越冬伤害的研究广义而言属于植物生理生态学范畴。按照 Lange 等 (1981) 在《植物生理学百科全书——植物生理生态学卷》序言中的阐述，植物生理生态学的目的是从生理学、生物物理学、生物化学和分子水平来解释植物生态学中的各种过程，如植物的行为、生存和分布等。Shimper 早在 1898 年就注意到了生理学对生态学的价值，他在《基于生理学的植物生态学》的序言中写道：“植物分布生态学新途径的开辟，只有当它密切依赖实验生理学时才能取得成功。因为实验本身就可以提供有关植物生存条件的精确知识”。本书作者陶大立也正是在类似的思想指导下从野外的实验生态学走向生理生态学研究的，并从 20 世纪 50、60 年代国内关于红松耐阴性及东北国有林区阔叶红松林采伐方式的争论旋涡中开始参与森林生态学研究的野外工作，不久就感到不能满足于当时的以标准地调查记载为主的研究结果，并深感有必要用更客观的实验来验证当时争论双方的仅限于标准地调查结果的相对主观的论据。另一方面，作者陶大立在小兴安岭丰林自然保护区做过去除林地枯落物层、播种几种树木种子的实验，得到许多出乎意料的结果，并从中受到很大鼓舞。这段经历也使作者不再满足于生态学研究中以常用的各种概率论为基础的统计得出的相关与否的研究结果，而希望进一步追寻生态学中的因果关系，使我们的工作越来越接近还原论所追求的微观世界。

本书是从森林生态学出发，借用了植物生理学的理论和方法来阐明森林生态学中一些有长期争论的，甚至令人有些神秘感，但又和造林、营林的日常实践密切有关的问题。

Billings 最早把植物生理生态学看作一门独立的学科，但是植物生理生态学真正的蓬勃发展是从 20 世纪 70、80 年代才开始的，用于野外的光合、蒸腾、水势测定和测量植物直接感受的环境因子的便携式测定仪器以及可以控制植物生长环境的生长箱的出现促进了这一发展。

更具体一点说，树木越冬伤害的研究属于逆境生理学范畴。它一方面研究造成伤害的直接起作用的自然界主导的环境因子，另一方面研究树木在形态、解剖、生理、生化等不同水平上对环境因子的反应。具体的研究方法则由野外观察、野外实验、实验室实验和实验室分析，最终回归野外进行检验等几个环节构成。

1.3.1 野外观察

最早注意到树木越冬伤害并加以论述的是植物地理学家、生态学家和造林及果树栽培方面的实际工作者，他们的研究方法以野外观察为主。但是仅仅用眼睛“看到”，“注意到”，并不等于“观察”。“观察”要求把有关的现象进行连贯思索，寻找在所见到的现象中“植物”与“环境”的相互关系。野外观察作为发现问题、提出假说的手段和研究工作的起点是非常必要的。但如本书前言中提及的，在伤害发生后过一段时间再进行观察，显然不能得到有太大价值的信息。因为植物个体或其器官、组织不管出于何种死亡原因，经过一段时间后，其外观都会大同小异。更重要的是要对伤害发生发展进行全过程的观察，了解伤害发生的确切时间。伤害是缓慢发生还是突然发生往往对分析伤害的原因起关键作用。此外观察者的经验和素养起着举足轻重的作用，细心的观察者会看到别人看不到的问题或现象之间的联系。

但是，野外观察的一个最大局限性是伤害的不可预知性。在一个确定地区，树木越冬伤害并非年年发生；不同年份发生的越冬伤害的原因也未必一样。用实验科学的语言来讲，野外观察方法的主要缺点是缺乏可重复性；随之而来的是不同地区和不同观察者的观察结果之间缺乏可比性。因而，需要进一步对提出的假说进行实验检验。

1.3.2 野外实验

作为一种实验材料，树木的主要缺点是体积庞大，无法搬进实验室；从离体材料实验得出的结果说服力较差。即便是易于操作的幼苗，目前也还难于在实验室内模拟出越冬环境中的某些极端条件，如强光和低温条件同时存在。所谓野外实验，就是在野外改变某一个或某一些环境条件如温度、湿度、光照等以观察其

对苗木的效应。环境条件人为改变后往往能观察到一些原来在自然界观察不到的现象,得到一些很有价值的结果。野外实验的缺点是环境条件难以完全控制,易受到有意或无意的干扰,因而还需要实验室实验来弥补其不足。

1.3.3 实验室实验

本书主要指的是实验室模拟实验。对自然界环境条件的完全模拟是不可能也是不必要的,大可不必对此进行苛求,关键是在实验室内复制出野外观察到的伤害症状。这种实验需要在野外观察和野外实验的基础上,对诱发伤害的逆境因子具备一定了解后进行。在实验室中,主要环境因子可以得到较好的控制。实验应以单因子实验为主,即在两组或几组处理中,只有一种环境因子不同,其他都尽可能一致。野外工作者常常指责这种实验与野外的真实条件相差太远,这是对实验科学价值观及模拟实验目的的误解。这里涉及科学研究中的一个重要原则即简化原则。自然界是复杂的,科学研究过程是复杂的,但科学本身并不故意制造复杂,也不追求复杂而是追求简化。恰恰正是由于野外条件过于复杂,难以进行深入分析,才产生了在实验室内进行简化的必要。由于实验室内的条件较易于控制,因而得到的结果的确定性比野外观察结果更大。实验室结果可信性的一个重要标准是其可重复性,这也正是它的优点。对野外观察和调查却很难提出这种要求。

1.3.4 实验室分析

上述的观察和实验主要目的在于查明诱发伤害的外界逆境条件。这只是树木越冬伤害机制的一部分。另一部分是树木如何对逆境的刺激发生反应,即要了解树木未受伤害时是如何抵抗这种逆境的,而在发生伤害时树木体内又是何种变化过程导致伤害的。在这些方面,依研究工作者的基础、经验和研究工作条件,可以从形态、解剖、生理、生物化学、生物物理、细胞学、分子生物学等多方面多层次入手。

冻害是最常见的越冬伤害,也是了解其他越冬伤害的基础,本书将首先对此予以介绍。但本书的重点是介绍作者自20世纪70年代末以来对冻害以外其他越冬伤害类型:越冬光氧化伤害、冬季日灼诱发的树皮腐烂病和与青叶跳蝉在树皮下产卵导致的树干木质部输水障碍等有关越冬伤害的研究结果。冬季“生理干旱”逆境是否能强到足以诱发树木的不可逆伤害则是本书的另一个讨论重点。为了对树木越冬伤害有个比较全面的了解,本书也分出了少量章节介绍了其他研究者的一些案例研究,并对有关的研究史进行了述评。

主要参考文献

刘健良, 胡式之. 1957. 树木生活中的光和水分. 北京: 科学出版社

- 陶大立, 徐振邦, 李昕. 1985. 死活地被物对红松伴生树种天然更新影响的实验研究. 植物生态与地植物学丛刊, 9 (1): 47~58
- Askenasy E. 1867. Beiträge zur Kenntnis des Chlorophylls und einiger dasselbe begleitender Farbstoffe. Bot. Ztg. 25: 225~230, 233~238
- Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, et al. 1981. Introduction: in encyclopedia of plant physiology, new series Vol. 12A. Physiological Plant Physiology I. New York: Springer Verlag. 1~7
- Sakai A, Larcher W. 1987. Frost survival of plants. Springer Verlag, Tokyo. 259
- Shimper AFW. 1903. Plant-geography upon physiological basis. Clarendon Press, Oxford, England. 2~9
- Иванов ЛА. 1946. Свет и влага в жизни наших древесных пород. Изд. АН СССР.

2 冻 害

作为温带多年生木本植物的树木，由于年年都要经受冬季冰冻逆境的考验，因而其冻害较一年、二年生农作物和多年生宿根草本植物更为常见。冻害也是树木越冬期间最主要、最常见的伤害形式，对其研究也最早、最多。但严格说来，冻害并不局限于冬季，在高纬度地区甚至可发生在夏季。由于树木种类繁多、分布广泛、生物学特性多种多样，因而其冻害症状也相当复杂。

2.1 冻害的表现症状

了解冻害的症状有助于将冻害与其他逆境引起的伤害相区别从而初步鉴定出冻害。在有些情况下，冻害很容易鉴定。但在某些情况下，需要做更多的工作才能进行比较可靠的区分。

2.1.1 冻拔害

冻拔害多见于寒冷林区如东北的大、小兴安岭和长白山林区的潮湿立地上，主要发生在人工更新秋季植苗造林后的第一个冬天。据 1989 年在大兴安岭图强林业局一块平缓水湿的杜香落叶松林火烧迹地对 1988 年秋季造林地的调查，从坡上到坡下，冻拔害率随水湿程度的增加而增加的趋势相当明显，在坡上部为 13%，坡中部 29%，坡下部达 71%。发生冻拔害的植株几乎全部连根拔起而倒地死亡。在春季植苗的造林地上，幼苗扎根成活后的初冬或第二年早春冻拔仍有发生，严重处冻拔害率也能达到 10%，但受冻拔害的植株仍有半数存活。这种冻害和小穴状整地方式有密切关系。在整地和植苗时扰动了原有的和植物根系交织在一起的土壤结构，使土壤解脱了植物根系的固着束缚，变得疏松、容水量增大。初冬或冬末当晚间表层土壤水冻结时，水势下降，加之下层温度尚高，使下层土壤中的汽、液态水分别析出，向已冻结的表层土下方的冰晶迁移，形成直立的柱状冰晶。本书作者陶大立曾在大兴安岭观察到水湿地土壤中的冰晶呈几厘米高的直立柱状。由于液态水变成冰后体积增大，结果表土被顶起与底土脱离，同时也把和表层冰冻土壤固着在一起的幼苗根系向上顶托。白天融化时，土体收缩下沉，但根系已不再与表土固着在一起，因而使苗木根部并不跟随土壤一起下沉而开始暴露。这种过程多次反复发生，最终就会使苗木根系裸露在地面上，连同地上部分一起倾倒在地下。这种伤害是一种相对简单的纯机械效应，无更多的生理基础可言，严重时苗木最终由于根系裸露而枯死。这种冻害是 20 世纪 50 年代在我国东北国有林区人工植苗造林，尤其是在阳坡（温度变化剧烈）的平缓水湿