



林业译丛

树木生理与生化

中国林业科学研究院科技情报研究所 编译



中国林业出版社

LINYE YICONG

林业译丛〔5〕

树木生理与生化

中国林业科学研究院科技情报研究所编译

中国林业出版社

林业译丛(5)
树木生理与生化

中国林业科学研究院
科技情报研究所编译

中国林业出版社出版(北京朝内大街130号)
新华书店北京发行所发行 昌黎印刷厂印刷
850×1168毫米 32开本 5.875印张 144千字
1982年2月第1版 1982年2月昌黎第1次印刷
印数 1—5,800册
统一书号 16046·1032 定价 0.76元

前　　言

树木生理生化是研究树木生命现象内在规律及其与外界环境关系的一门新兴学科。它不仅说明树木各种错综复杂的生命现象，而且为解决一些林业生产实际问题提供理论依据和科学方法。因此，它已成为林业和其他学科，如森林生态学、树木遗传与育种、育苗与造林、森林经营、果树栽培、环境保护等的共同基础理论。近十余年来，树木生理生化这门年轻的生物学科在国外发展比较迅速，在我国也开始受到普遍重视，并在国家1978—1985年科研规划中列为重点科研课题，1978年和1979年已连续两次召开了“全国树木生理生化学术会议”。为了适应形势发展的迫切需要，加速我国林业现代化的建设，促进树木生理生化这一学科的发展，特请中国林业科学研究院树木生理研究室和南京林产工业学院树木生理生化教研室等单位张英伯、王世绩、陆宪辉、吴贯明等同志，从一些国外文献资料中选译有关的论文、综述和研究方法等文章24篇，汇编成《树木生理与生化》专题译丛出版，供广大林业和生物学科的科技、教学人员参考。为节省篇幅，译文参考文献从略。由于人力和水平所限，在编译方面难免出现差错，请读者批评指正。

编　　者

1980年8月

目 录

- 树木的光合作用 周祉 许恩光 (1)
关于木本植物休眠状态概念的发展
..... [苏]М.М.Тюрина (13)
糖槭种子的休眠 [美]C.A.Janerette (22)
库页岛冷杉休眠的研究——休眠芽内生长物质的变化
..... [日]柴草良悦 (27)
关于世纪树(龙舌兰)果糖基转移酶的研究
..... [英]I.S.Bhatia等 (34)
绿竹笋中蔗糖合成酶的提纯及其特性
..... [美]Jong-Ching Su等 (43)
毛青篱竹光合作用酶类在叶肉细胞、特化薄壁组织细胞和
维管束鞘细胞之间的分布 [美]B.J.Reger等 (55)
美国梧桐叶片、叶柄及全叶的营养组成
..... [美]S.G.Haines等 (60)
欧洲松的矿质营养诊断 [苏]В.И.Поргасаар (69)
针叶树的水分吸收、贮存和蒸腾:一个生理模型
..... [德]R.H.Waring等 (78)
薄膜型抗蒸腾剂对木本植物的影响
..... [苏]В.П.Дадыкин等 (90)
水分逆境对辐射松菌根摄取磷的能力的影响
..... C.R.P.Reid等 (98)
美洲山杨和大齿杨的光合作用和呼吸作用与其生长发育关

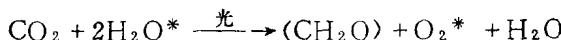
- 系的比较 [美]O.A.Okafo等 (105)
美洲山杨树皮的光合作用对树干能量平衡的作用
..... [美]K.C.Foote等 (113)
欧洲松窄冠与宽冠类型的光合强度
..... [苏]Г.М.Голомазова等 (119)
成龄树冠光合强度的测定 [苏]И.С.Малкина (125)
二氧化硫熏蒸对松树针叶类脂化合物生物合成的影响
..... [英]S.S.Malhotra等 (132)
糖槭木质化根中的淀粉贮藏和径向生长
..... [加]P.M.Wargo (141)
树木分生组织活动中生长调节物质的相互作用
..... [德]M.Tomaszewski (146)
木本植物开花中内源或外源植物激素的相互作用
..... [德]R.P.Pharis (155)
沼泽地排水对欧洲赤松激素代谢的影响
..... [苏]Л.Н.Меняйло等 (162)
柳树激素含量的季节变化——大田条件下光照期对树木生
长与脱落酸含量的效应 [美]R.Alvim等 (168)
细胞分裂素对库页岛冷杉秋梢生长的作用
..... [日]竹林圭介等 (172)
胶枫细胞分裂素(玉米素和玉米素核苷)的鉴定
..... [英]C.H.A.Little等 (180)

树木的光合作用

黑龙江省林科院 周社 许恩光

光合作用是包括树木在内的绿色植物和一些有光合能力的细菌把太阳能转变成化学能的重要生理过程。如果没有光合作用，所有的生物都不能维持生命活动。

光合作用过程可用以下化学方程概括表示：



它可分为两部分，一部分是需要光和叶绿素参加的光反应，即在光的作用下，光能转化为化学能；另一个是暗反应，即用这些化学能将二氧化碳还原成碳水化合物。因此，光合作用也是一个固定碳和生成碳水化合物的生理过程。

树木的光合作用在陆生植物中占有重要地位（表1）：

表1 世界植物每年固定的碳（十亿吨）〔2〕

世 界 总 量	150	100(%)
其中：海 洋	134	89
陆 地	16	11
树 木	10	7
作 物	4	3
其 它	2	1

从表1中可看到，陆生植物中几乎有2/3的碳是由树木固定的。树木对太阳能的累积以及在清除空气中的CO₂方面，也起很大作用。这对整个人类和环境的影响较大。所以，研究和讨论树

木的光合作用是非常必要的。现概括以下几方面叙述。

一、离体树木的光合作用

研究离体树木的光合作用是我们了解和探索这一生理机制的重要手段。这方面的研究资料比较零散，概括起来包括三个方面：

1. 离体研究的技术 用离体树木组织研究光合作用有一定困难，因为树木叶子中有抑制物质存在，它会导致酶体系与膜界面的成份失去活性。在完整植株中，大部分酚类、萜烯类、鞣质和糊精以集中在液泡膜内的方式储藏。当组织被切破或磨碎时，这些物质就释放出来，与整个细胞内含物混合在一起，从而降低了活性。要消除和减少这种抑制物，可将抗氧化剂、沉淀剂、吸附剂混在离体细胞悬液中。具体用法因树种和材料而异。树木组织中分离出来的叶绿体，其活性是不稳定的，必须立即使用。这种分离出来的叶绿体碎片与叶绿体悬液，需要一定的浓度才能构成一个反应体系。尤其是进行希尔反应的活性测定试验，要特别注意这一点。此外，在取材上要注意选取有一定代表性的叶子，叶子太嫩或太老都不适宜。研磨要适当，否则产生过多的质体碎片，会降低酶的活性⁽¹⁾。

2. 树木光合作用过程中直接参与反应的酶及其活性的测定

根据测定，意大利五针松子叶中存在铁氧化还原素辅酶Ⅱ还原酶，几种裸子植物中存在铁氧化还原素，欧洲葡萄中有淀粉合成酶，三角叶杨中有1.5二磷酸核酮糖羧化酶和柠檬中的乙二醇氧化酶、乙醇酸还原酶和磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶，几种落叶松中有乙醇酸氧化酶，欧洲赤松的三磷酸腺苷酶，木棉与榆树杂种中有过氧化物酶及叶绿素酶等。光合作用的酶的种类，由植物的遗传性所决定，部分也可由环境条件所决定，如“适应酶”等研究参与树木光合作用的酶，对于了解其固碳代谢途径是很有意义

的。

3. 树木光合作用中固定 CO₂ 的产物 树木光合作用中固定 CO₂ 的途径，尚未详细研究，只有一些零星的报道。尼沙德用 30 秒曝光测定了鞑靼槭最初的中间产物是丙氨酸。在红树类中曝光 10 秒后的产物是天门冬氨酸，这说明存在着磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶的作用。冷杉在 C¹⁴O₂ 和 21% 的氧气中曝光一分钟 后发现同位素有 30—40% 在磷酸甘油酸 (PGA) 中，50% 在糖和淀粉中。若增加氧至 100%，发现 PGA 中同位素减少，而在甘氨酸和丝氨酸中比例增加。欧洲赤松和茶树曝光 30 分钟，C¹⁴O₂ 被结合在奎宁酸和莽草酸、酚类化合物及糖、色素和氨基酸中。漆树曝光 10 分钟后，C¹⁴O₂ 有 20% 在丹宁和丹宁的前体中，绝大多数碳结合在碳水化合物中。克雷德曼用葡萄叶曝光 20 分钟，发现大部分同位素已进入糖或乙醇不溶部分，如经过较长时间曝光，同位素出现在各种化合物中，大部分在糖和多糖中。上述过程表明，树木光合作用中固定 CO₂ 的产物根据曝光时间不同而异，其中主要的是碳水化合物，同时看出光合作用与其他代谢，如氮代谢、有机酸代谢之间，有密切的关系⁽¹⁾。

总之，离体树木光合作用的研究还远远落后于农作物和草本植物，但对于我们认识树木光合作用过程还是有益的。

二、树木的光合作用性能

根据比克曼报道⁽²⁾，树木的干重 90% 以上来自自身的光合积累。因此，研究树木的光合作用，必须从光合性能着手。

在光合作用研究中，人们发现植物光合作用暗反应固定 CO₂ 的最初产物有二种，一种是三碳化合物，另一种是四碳化合物。据此，可把植物分成 C₃ 和 C₄ 植物。这两种植物光合作用很不相同。C₄ 植物净光合作用比 C₃ 植物高二倍多，而且生长速度快，生物产量高。C₄ 植物的 CO₂ 补偿点比 C₃ 植物低得多。C₃ 植物有明

显的光呼吸而C₄植物很不明显，甚至测定不出来。已经发现，玉米、高粱、甘蔗、马唐和藜为C₄植物。树木中有否C₄植物，这是人们关心的问题。现将近年来对树木光合作用测定的资料归纳如下（表2、表3）：

表2 树木光合作用能力的概况〔1〕

树木的类型和来源	光合作用的能力 (CO ₂ 毫克/平方分米/小时)
落叶树	15—25
温带地区常绿阔叶树	14—17
太平洋沿岸温带地区阔叶树	11—14
热带雨林	18—22
干季和雨季区的树木与灌木	10—11
针叶树	12—18

表3 某些木本植物和作物在最适条件下最大光合强度的平均值〔2〕

植 物 种 类	净光合强度 (CO ₂ 毫克/平方分米/ 小时)	毫克/克/小时
阔叶树：		
颤 杨 (Populus tremuloides)	20—21	
三 角 叶 杨 (Populus deltoides Basts)	10—15	
欧洲山毛榉 (Fagus sylvatica)	10—12	
黑 桤 (Quercus velutina)	12	
美国鹅掌楸 (Liriodendron tulipifera)	15	
红 花 槭 (Acer rubrum)	>14	
糖 槿 (Acer saccharum)	5	
丁 香 (Syringa)	10	
针叶树：		
欧洲赤松 (Pinus sylvestris)	—	10—52
美 国 赤 松 (Pinus resinosa)	—	6
美国五针松 (Pinus strobus L.)	—	5
火 炬 松 (Pinus taeda L.)	5—6	6
白 云 杉 (Picea glauca Voss)	—	3.5
加拿大铁杉 (Tsuga canadecarr)	—	5
北美黄杉 (Pseudotuga douglasii)	7—12	18
西方金钟柏 (Thuja occidentalis)	6	—

(续)

植 物 种 类	净 光 合 强 度	
	(CO ₂ 毫克/平方分米/小时)	毫克/克/小时
C ₃ 作物：		
向 日 葵 (Helianthus)	37—44	
甜 菜 (Beta saccharifera)	24—28	
小 麦 (Triticum aestivum)	17—31	
C ₄ 作物：		
玉 米 (Zea mays)	46—63	
甘 蔗 (Saccharum officinarum)	46—53	
高 梁 (Sorghum vulgare)	55—76	

以上表明，大部分树木的光合强度较低。

根据测定，许多树木的CO₂补偿点平均值为 60 ppm。

表 4 69种树木和无性系叶与枝的CO₂补偿点(2)

分 组	生 长 环 境	补 偿 点 (CO ₂ ppm)	
		平 均	范 围
14种针叶树	衣柯华州大学校园	62	52—72
16种杨树无性系	温 室	58	50—68
34种阔叶树	衣柯华州大学校园	60	49—71

有人还测得，北美云杉的CO₂补偿点为 40—50 ppm，柑桔类为 21—83 ppm，欧洲松幼苗 65 ppm。应当注意，CO₂补偿点随温度、叶龄的变化而改变。增加光强，CO₂补偿点往往下降，但C₃植物最小的CO₂补偿点也在 10 ppm以上，C₄植物CO₂ 补偿点一般在 5 ppm以下。

现已测出，北美黄杉、各种杨属树种及其无性系、美国鹅掌楸、美国白蜡树、银白云杉、咖啡树、北美云杉、欧洲赤松、大冷杉等树木中，存在明显的光呼吸。光呼吸也是随着氧的浓度、光强和叶龄的增大而增加的。

总之，从树木的光合性能资料看出，迄今为止，所研究过的树木（除红树类外）都是C₃植物。但这并不是说树木只有很低的

光合强度，某些C₃植物也有很高的净固定CO₂的效率，并且在低温下，C₃植物比C₄植物有较高的净同化作用。

三、树木叶子与其他部分的光合作用

叶子是树木进行光合作用的主要器官，树木光合强度与叶子的发育、叶面指数、叶的分布、排列和形态有密切关系。

树木上有许多叶子。据统计，单株成熟的阔叶树叶子可达10万片。松树叶子可达100万根以上。树叶多、叶面指数大，决定了叶子的光合作用，对树木生长发育起决定性的作用。

叶子的发育和年龄明显地影响光合强度。叶刚开始生长时，净光合强度低。如杨树叶，小于展开叶的 $\frac{1}{20}$ 时，其呼吸作用大于光合作用，只有大于展开叶 $\frac{1}{20}$ 时才有净光合作用。针叶树的叶，在头几个星期内的呼吸作用超过光合作用。叶随年龄增加而发育不均，细胞数也不同。叶的净光合强度通常增加到叶面充分展开时为止。一般树木光合作用最大的叶是刚刚完全展开的叶子。这时叶绿素的含量和重要光合作用酶的活性增加⁽¹⁾。狄克曼提出，三角叶杨的希尔反应和羧基歧化酶的活性，在叶的发育和形成阶段迅速增加。随着叶面的完全展开，叶的光合作用比较稳定的时间因树种、季节、环境条件不同而异。如杨树为10—40天。泽拉韦基⁽³⁾1972年提出了欧洲松一年生苗平均光合强度的公式如下：

$$P_N = \frac{17.6}{x} + 5.7$$

P_N为毫克/干重克/小时，x代表测定的幼苗每根针叶的平均干重。他发现，叶龄不同，P_N可以相差50%。

一般来说，针叶树一年生叶光合强度最高。有人统计，针叶树78%的光合产物是当年生和一年生叶的产物，随着叶龄增加，

表 5 不同叶龄的北美黄杉叶的光合强度和产物⁽⁵⁾

叶 龄	布里克斯 (1971) CO ₂ 毫克/分米 ² /小时	乌 德 曼 (1968) 相当于当年生叶光 合强度的 %	阿芒德森、瓦克 CO ₂ 毫克/分米 ² /小时
当 年 生	10.3	100	4.5
1 龄	8.8	72	4.6
2 龄	8.0	50	3.2
3 龄	7.0	20	—
4 龄	6.6	12	—

其效率逐渐减退，减退程度，各人研究结果不一。

叶的结构与分布也影响树木的光合作用。树冠上部外面的叶，往往是旱生结构的阳生叶，树冠内和树冠下部的叶，大部分为阴生叶。这两种叶在利用光能方面，差异很大。根据光合产物平均日产量计算，针叶树光合产物日产量 90% 都是树冠上部和中部针叶产物，最下面的四个枝轮针叶的光合产物不到 3%。

叶的排列与角度也影响光合作用。马克斯(1973)算出一些杨树光合作用总产量中 20% 是叶面的倾角不同造成的。树冠的几何结构，与树木光合强度高低有很大关系。阿克沙莫夫 (1974)⁽⁶⁾ 的研究指出：呈棕榈树叶状的树冠，其叶的受光量、光合强度和有机物产量都比普通冠形的要大。马久达等 (1975) 则认为，在外界充分的光照条件下，树冠各部 CO₂ 平衡都成正值的冠形，光合强度最大。

叶的互相遮荫，限制了光能的充分利用，同时也改变了光质。日本井上挂氏等人⁽⁷⁾ 测定林内光线的分光特性后发现，阔叶树、针叶树在紫外线下减少，蓝色光比例增加时针叶树增加，绿色光增加时阔叶树增加。但红色光增加时则阔叶树增加而针叶树减少。无论是直射光还是散射光，遇到构成林冠的树叶时，波长组成都发生巨大变化，除了部分被吸收和反射外，剩下的光都透过，其中紫、蓝和红色光 90% 被叶吸收，但绿色光仅吸收 60%。因此，选择不同耐荫度的树冠进行混交，如针阔混交，以获得最

大光合强度是可能的。

植物其他部分的光合作用对树木来讲也是不可缺少的。除了叶以外，树木的其他组织和细胞也可形成叶绿素和发育较好的叶绿体。研究表明，叶绿素存在于树皮、果实的外皮、子叶和繁殖器官等。

1963年拉森第一次试验证明树皮的光合作用。以后许多研究者也用各个树种证明树皮叶绿素既能固定CO₂，又能放出氧气。根据测定，三角叶杨和花曲柳可利用400—700毫微米范围的光，但透过外皮层的只有15%。葡萄藤的老茎具有很厚的树皮，其透光率仅2%，光必须通过覆盖在树皮叶绿素上面的细胞层，因而成为限制树皮光合作用的一个因素。此外，树皮的透气性对光合作用也有很大影响。树皮的部位与方向不同，其光合强度也不同，甚至叶绿体的结构都有差异。如南面与北面树皮的光合作用差异就很大。有人测定，三角叶杨树皮光合作用占暗呼吸的10—90%。比较年幼的枝条，在最适条件下，总光合作用最大值可占暗呼吸的30—50%。根据测定，三角叶杨树皮光合作用的产物占整株树木光合产物总产量的5%以上。所以，树皮的光合作用对于沙漠和北方气候较冷、落叶期长的树木维持其成活，具有很大的意义。

某些针叶树的子叶在光下发展，可含有3—18微克的叶绿素/毫克干重，其净吸收CO₂率为25毫克/克干重/小时。这表明，在第一片真叶长出之前，子叶可以提供较大量的碳水化合物供给幼苗。

许多未成熟的果实也可进行光合作用。以叶面积计，柑桔、柠檬、梨的光合强度接近于2—3毫克/平方分米/小时。光合作用功能随果实的成熟而下降。此外还发现，沼松的绿色孢子叶球固定的CO₂相当于暗呼吸消耗的50%⁽¹⁾。

由上可知，无论在叶与其他器官中，树木光合作用的发生发展都是特定条件下树木对环境的一种适应性。

四、环境因子对树木光合作用的影响

树木的光合作用除了决定于固有的遗传性以外，环境条件也有很大的影响。据高德（1968）报道，不同种源的欧洲赤松（取自欧洲各地），其一年生幼苗的光合强度几乎可以相差到五倍。现就几个常见的因子进行讨论。

1. 光强 在其他因子比较稳定的情况下，光强的增加，在一定范围内可以提高树木的光合强度。这种效果对于阴性树种、阳性树种、阴生叶和阳生叶都是很不相同的。树木的光合强度与光强的关系非常密切（用威斯康星-5号杨测定）。有两个点很突出，一个是光补偿点，指在稳定的CO₂浓度和某些生理温度下，CO₂释放速率等于CO₂吸收速率的光强，通常用于低光强下植物保持光合作用能力的参数；另一个是光饱和点，指光强增加到这一点以后再增加光强，光合强度也不再增加。一般阳生叶、阳性树种光合强度增加的幅度比阴生叶、阴性树种的要大。

2. 温度 树木的净光合作用一般随温度上升而增加。其中15—25℃之内最大，以后随温度增加而减少。超过25℃时，其呼吸作用增加超过光合强度的增加，而CO₂吸收率降低。温度35℃至40℃时，大多数树木的净光合作用变得很小。根据观察，有些常绿树对温度有很好的适应性。美国和欧洲山区树木生长的情况表明，净光合作用可在-5℃下发生。所以树木可在不大冷的冬天进行光合作用。

3. 营养 植物营养状况可能对光合强度有很大影响，因为许多元素在光合作用中起重要作用，尤其是缺磷和氮时，会严重限制树木生长。多施氮肥能显著增加叶面积和每片叶的光合强度，促进树木的生长。

4. 土壤水分 土壤水分的含量很低，也会间接影响光合作用的效率。如气孔关闭，会使CO₂吸收减少。在干燥环境条件下生

长的许多林木，大部分生长季节的光合强度都很低。水分过多或在水淹的条件下，由于根部缺氧，抑制了水分吸收，从而减少了光合作用。弗赖（1965）对北美黄杉进行盆栽试验的结果表明，土壤水分在水压低于-5巴时，净光合作用显著减少，水压为-12巴时，光合作用即告停止⁽⁵⁾。

5. 其他 据邦纳等人试验，增加CO₂浓度可以提高树木光合强度2—2.5倍。此外，一些毒性污染物和各种病原体，由于干扰了重要酶体系和CO₂的交换，也会降低树木的光合作用。

五、树木光合作用指标的应用

树木的光合作用与树木生长有密切的关系。戈登等人发现，欧洲赤松一年生苗的光合强度与苗高、鲜重和干重有关。虽然至今尚未发现C₄树木（红树类除外），但从资料中可以看到，各树种及个体之间光合强度差异的变化是很大的。因此，树木的光合作用是有潜力的。例如，欧洲赤松的最大光合强度可达52毫克/克/小时。所以选择光合强度高的树种是可能的。这种差异不但由环境造成，而且可能与其遗传有密切关系。如加锡姆等研究，不同遗传型的银白杨×大齿杨无性系，净光合作用是不相同的，但暗呼吸率却相等。因此，光合强度可作为壮苗和优树选择的重要生理指标。

树木的光合作用能力还可用作早期选择速生子代的指标。索马斯用火炬松进行模拟试验，确立了一个经验公式。根据该经验公式推导，并与实际试验结果比较，确定了经验公式的可靠性，从而可用公式早期预测子代生长好坏，并创造出能够吸收和转化太阳能的理想森林类型。

树木光合作用的CO₂补偿点可以作为植物功能的一个有用的参数。光补偿点可以作为树枝修剪和森林经营的生理依据。尤其是光合作用与呼吸作用之差，是树木累积干物质的重要指标。

根据观测，热带雨林由于晚间温度高而其呼吸消耗占光合产物总量的75%。正常情况下温带地区树种只占10—15%。因此，可以把呼吸率低、净光合作用大的树种作为优树选择。

光呼吸可以作为树木速生丰产的重要生理参数，因为光呼吸只是消耗能量，而放出的CO₂量比一般呼吸量大3—5倍，从而大大降低了干物质累积。选择低光呼吸的品种，同样可以提高光合强度。

此外，理想的光合作用产物分配比例也可作为选择优树的重要指标，因为即使净光合作用一样，但由于分配比较合理，仍可使光合作用产物大部分用于主干，从而增加树木的经济价值。

光合作用中的光饱和现象还可用于森林群体与混交林设计，以便充分利用光能，达到合理经营和抚育的目的，如测定各树种的光能利用系数及各幼林组成的效应等等。

树木的光合作用，尤其是群体的效率，还可以提供关于确定合理采伐树木的年龄与数量的依据。

在研究树木光合作用的应用指标时，应当注意两点：

1. 把光合作用与树木的形态特征、结构和功能联系起来。这种联系不是表面的，而是探索与遗传因子之间的关系。

2. 把树木光合作用与其他代谢密切配合起来。如树木光能利用问题，就有光敏色素的问题。光合产物分配方面就有激素代谢的问题。光合效应就有矿质营养问题，等等。既要看到它们之间的联系，又要看到它们之间的差别。

到目前为止，关于树木的光合作用，还了解得很不够。光合作用作为一种特殊的生物运动形式，有它一定的规律，树木也不例外。这些都需要用现代化实验手段从群体到个体，从组织到细胞，从亚细胞结构到分子水平方面，进行深入研究。进行生物模拟试验，应用数学方法（通过电子计算机），探索这一重要生理过程，可以人为地创造比自然条件下光合作用更为合理的高产。