

植物生理生态学

序 言

生态学是关于生活有机体及其环境间相互关系的科学。及包括物质循环和能量流转（它们使地球上的生命成为）在内的相互作用网以及有机体对它们生存的环境条件应。面对众多的形形色色的有机体，植物生态学家则着植物，研究环境因素对植被特征和个别植物种的习性的

Brw

植物生态生理学 (Plant ecophysiology) 是植物生态学的一个分支，它主要是研究为变动着的外界影响所改变了的生理现象。本书的目的是转达作为这门学科基础的概念廓，试图洞察“植物与环境”系统内的相互作用和基本机介绍这一迅速发展的领域内当前问题的一些例子。讨论当中包括植物的生命过程，环境因素影响下的植物的作用和能量转换，以及这些有机体适应这种因素的能力。设想，读者已具有植物生理学基本原理方面的基础；我在理解生态关系所需要的范围内提到感兴趣的各种现象理基础。真正地理解植物生态学，要求精通方法论问题及决途径；Sestak 等人(1971)关于生产力参数的测定以及 ik (1974)关于水分关系领域研究方法的著作值得推荐。生态学是一个非常现代化的领域，但并非是近代的创新。图在选择图例和表解式材料中来描绘这一丰富的历史背介绍的成果不仅反映了最近以来学科中所取得的进展，反映了广泛的领域及本世纪前半期实验生态学先驱者们斗和成就。

为了这一英文版本,曾将德文版进行校正,并
了增订和修改。可能的地方,都把德文缩写改成英文文献中
常见的略语。图 3, 8 和 89(以前的图 90)有补充,并增加了三
幅新图(图 86, 145和 152)。

我首先感谢 K. F. Springer 博士;他发行这一英
文版使这本书得以到达广大的读者中。也感谢德文原版
发行人 Roland Ulmer 的合作。特别是,感谢 Marguerite
Biederman-Thorson 博士,她细致地并忠实地把德文本译成
英文。

然而,我特别高兴地向实验生态学的开拓者们——Ar-
thur Pisek、Otto Stocker、Heinrich Walter 和以后的 Bruno
Huber 表示感谢。他们启发我对这一困难的、但如此有吸引
力的领域的热情,并且允许我从他们的实验中得到裨益。

W. 拉夏埃尔

1975 年 9 月于因斯布鲁克

(李博 译)

目 录

第一章 植物的环境	1
一、水圈	1
二、大气圈	1
三、岩石圈和土壤	2
四、生物圈	4
五、生态系统: 生物学因素和环境因素的相互作用	5
第二章 太阳辐射——一种能源	12
一、大气圈内的辐射	12
二、植物对辐射的吸收	14
三、水域中辐射的分布和效应	23
第三章 碳的利用和干物质生产	26
第一节 细胞中碳的代谢	26
一、光合作用	26
二、分解代谢过程	33
第二节 植物中 CO_2 的交换	35
一、作为一扩散过程的二氧化碳和氧的交换	35
二、光合能力与呼吸强度	45
三、外界因子对 CO_2 交换的影响	54
第三节 植物的碳收支与干物质生产	80
一、气体交换平衡	80
二、干物质生产	82
三、光合产物的利用和生长速度	84
第四节 植物群落中的生产力和碳的周转	90
一、植物群落地段的生产力	90

二、作为生态系统组分的植物的碳周转	94
三、地球的植被的生产力	101
四、植被的能量转化	107
五、植物在碳循环中的作用	111
六、氧的循环	117
第四章 氮的利用和循环	119
一、高等植物的氮代谢	119
二、微生物的氮代谢	121
三、生态系统中氮的运转	125
四、植物和微生物在地球氮循环中的作用	129
第五章 矿质元素的利用和循环	132
第一节 土壤是植物的养分来源	132
一、土壤中的矿质养分	132
二、土壤的 pH (“土壤反应”)	134
第二节 矿质养分在植物代谢中的作用	137
一、矿质养分的摄取	137
二、植物体内矿质的转移	140
三、植物体内矿质的利用与沉积	141
四、矿质的排出	149
五、喜钙植物与嫌钙植物	150
六、盐渍生境的植物	152
第三节 植被的矿质平衡及生态系统的矿 质循环	158
第四节 大气污染物的毒害作用	167
第六章 水分关系	170
第一节 植物细胞的水分关系	172
一、细胞中的水分	172
二、植物细胞的水势	175
第二节 吸水、蒸腾作用和植物体内的水分平衡	180

一、水分吸收	180
二、水分的运输	185
三、植物的失水	190
四、植物的水分平衡	198
五、不同植物类型的水分平衡	203
六、干旱期间的水分平衡	207
七、抗旱性	211
第三节 植物群落的水分经济	221
一、植物群落地段的水分平衡	221
二、局部水分周转	230
第四节 地球的水分平衡及其对植被的重要性	232
第七章 温度的影响	237
第一节 植物温度与能量平衡	237
第二节 温度对植物生命过程的影响	248
一、维持生命的范围和功能范围	248
二、植物生活的温度界限	252
第八章 气候和植被的周期性	273
一、气候节律	273
二、活动节律	274
提 要	292
参考文献	296
主题索引	303

第一章 植物的环境

植物几乎定居在包括海洋和内陆水域在内的所有地区；在陆地上，它们甚至在荒漠和冰原这样荒芜的地方也能生存。追溯到远远的地质年代，当第一批陆生植物诞生时，它们遇到的是水、空气和岩石的世界。从而，它们的环境包括了水圈、大气圈和岩石圈。后来，植被逐渐郁闭，并在微生物和动物参与下，发育了植物最重要的基质：土壤——土壤圈。

一、水 圈

水圈包括了占地球表面 71% 的海洋以及内陆水域和地下水。这些水体在化学组成上存在重大的差别（图 1）。海水富含 Na^+ 、 Mg^{++} 、 Cl^- 和 SO_4^{--} ，其平均含盐量为 35 克/升，这是与通常含 Ca^{++} 和 HCO_3^- 较多的淡水的基本差别；一些局部的差异取决于流水的性质及其混合程度。并且，水流对温度梯度有影响。在静水中，其表层强烈吸收辐射而导致一个特异的温度和密度层的形成；这对养分、生产力和水生生物的分布都有显著影响（见 26 页）。

二、大 气 圈

包围着地球的空气供给植物以二氧化碳和氧。它也通过降水、冷凝和“蒸散”而调剂水分平衡。空气的连续运动保证其组成相当稳定——氮 79%（按体积），氧 21%， CO_2 0.03%，以及一些水气和惰性气体（图 1）。此外，空气还包含了气体的、液体的和固体的杂质；这首先是二氧化硫，不稳定的氮化

合物, 盐类, 尘埃和烟雾。

植物所接触的大气圈部分为对流层, 即地球大气层的天
气带 (Weather zone)。这一带的性质在短短距离内就有变
化, 其特征表现在几方面: (1) 天气 (如阵雨、雷暴和阵风等短
期变化); (2) 中期的气象变动, 如雨季, 霜期等; (3) 气候 (一特
定地区气象要素平均状态的正常波动)。依靠地形以及植被
的密度、高度和类型, 形成了大小不同的独特的气候区。靠气
象站网测定的“大气候”范围内, 可以区分出某些特殊地段如
一定的斜坡、狭谷地以及植被的群丛地段上常见的“微气候”;
还可以区分出靠近地面和叶层表面的空气层的“界面”气候。
因而, 植物地上部分在时间上和空间上受到辐射、温度、湿度、
降水和空气流动的变化影响; 这些因素中的任何一种随时
都可构成对有机体的威胁。

三、岩石圈和土壤

地壳是组成有机体的各种化学元素的无穷尽的仓库 (图
1)。岩石圈和水圈进行物质交换, 并通过火山活动和放射衰
变产物而影响到大气圈的组成。然而, 它主要是土壤形成的
物质基础。

土壤不只是岩石圈的疏松的表层。它是无机物和有机物
转变和混合的产物。土壤是在有机体参与下及在环境条件影
响之下形成的。它们经历了连续的变化: 土壤发生, 成熟, 老
化和衰亡。物理风化与化学风化不断地从岩石圈释放无机物
质, 而植物残体和死有机体则不断地腐解着。这些腐解产物
与土壤动物的排泄物一起逐渐转变为腐殖质, 它与无机风化
物形成复合体。自然土壤剖面是由若干个水平层次 (“土层”)
组成的, 在枯枝落叶层、腐殖质层与母岩风化层之间为具有不
同腐殖质比例的过渡层。上述剖面中各层的类型和厚度可作

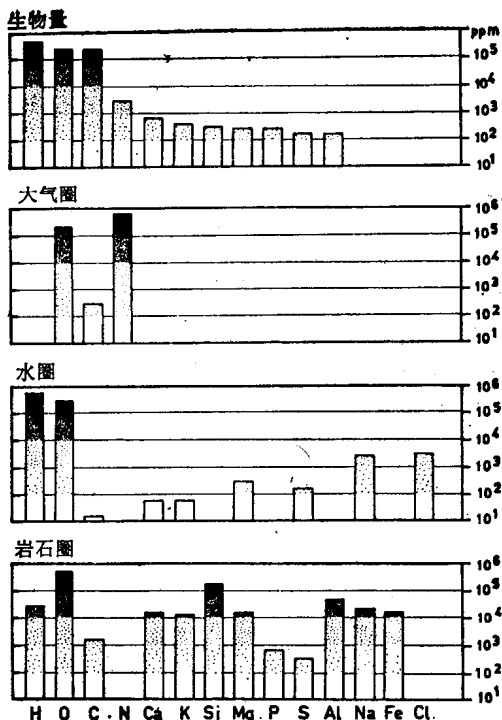


图 1 生物量、大气圈、水圈和岩石圈的组成，以各种化学元素的相对原子数表示(非重量比，而为每百万原子中的原子数)。活有机体的组成与三种环境的组成有显著差别；它们按照需要而选择吸收适用的元素。纵座标为对数的刻度。在生物量中，H, O, C 和 N 以最大的比例出现：氢原子数为百万分之 4.98×10^5 (约为全部原子数的 50%)；氧和碳原子数均为百万分之 24.9×10^5 (约 25%)，氮原子为 2.7×10^{10} (约 0.3%) (引自 Devey, 1970)

为特定土壤类型的特征，并且反映了气候、植被、土壤生物、基岩以及人为活动的影响。土壤学是关于土壤的形成、发生和分类的科学。这一领域的基础知识对了解植物生态学是绝对必需的。

土层中的固体颗粒粘结在一起形成团聚体，留下了小的

孔隙。这些小孔隙连接成贯穿于整个土层的孔隙系统，部分为空气充满，而另一部分充满了水。因此，土壤是一个三相系统，岩石圈(固相)、水圈(液相)和大气圈(气相)在其中相混杂。它有巨大的吸收和贮藏能力，这对缓冲物理的或化学的影响是特别适宜的。在表土之下数厘米土层内的气候比大气圈内稳定；辐射基本不能穿过，梯度也不甚陡，而且靠扩散实现的交换过程也比较缓慢。因此，土壤是许多有机体最适宜的住所。根——在许多方面是高等植物最为脆弱的器官系统——完全适应于土壤中生活。没有土壤的景观是一个没有生命的“月球”景观。仅有少数特殊的植物如气生藻类、地衣和藓类能够在裸岩或沙丘上有效的生长。

四、生物圈

大气圈、水圈和岩石圈，早在地球上出现生命之前就已存在，但是仅仅在活有机体出现之后，它们才成为有意义的“环境”。按照 A. F. Thienemann 的定义，“环境”是“作用于活有机体或在其住所(群落生境)内的群落(生物群落)的外界条件的总和”。在这一严格意义上，仅仅生物才有环境。它不仅包括无机环境的影响，而且也包括其它有机体的作用。

地球上存在生命的部分称做生物圈，这是一个狭窄的带，大约在地面之上和海洋表面之下 100 米厚，这一层通常为有机体所定居。的确，鸟类可以飞翔到 2000 米以上，而细菌可以出现于 10000 米深的海沟底，但是大量的生命却限制在近地球表面的非常局限的区域内。树林的高度不超过 70—100 米，它们的根系进入地下不过几十米；在水中，光穿透层(从而生命稠密)通常为 30 米，最深不过 100 米。

在活有机体中，植物具有根本的意义。它们能够通过光合作用从外界空间——太阳光截获并贮存能量，而且从重量

上看，它们远远超过其它有机体；大约地球上活质总量（生物量）的 99% 为植物（植物量）。由于这些巨量的物质，植被在物质循环中是一个稳定的因素，并且对气候有决定性影响。

五、生态系统：生物学因素和环境因素的相互作用

生物群落及其无机环境实际上是通过结构上或机能上的多种相互关系而互相作用的。有一定界限且多少一致的生物群落地段被称作生物地群落或生态系统。“生物地群落”一词为 V. N. Sukachev 所创立，而“生态系统”这一术语则是 R. Woltereck 和 A. G. Tansley 提出的。H. Ellenberg 给生态系统的定义是：“活有机体及其无机环境相互作用的完整系统，它在一定程度上具有自动调节的能力”。简言之，

$$\text{生态系统} = \text{生物群落} + \text{环境条件} \quad (1)$$

每一生态系统都有确定的空间范围；许多生态系统合在一起构成了生物圈内各种镶嵌体。一块森林是一个生态系统，同样，一块草甸、一个湖泊或一个海洋也都是独立的生态系统。对所有这些生态系统有效的原则同样也适用于整个生物圈，并且对自然生态系统以及像水族馆、自动控制操纵的宇宙飞船等人工生态系统也都是适用的。图 2 描述了一个生态系统的典型结构和生态系统内部以及生态系统和外界之间的最重要的相互关系。

(一)生态系统的组成成份(组份)

具独立机能的每一生态系统至少由两类生物组份组成：生产者和分解者。两者之间可存在一系列消费者。

第一性生产者¹为自养有机体，它们能将无机元素结合在有机化合物中，并将其提到较高的能量级。绿色植物和某些

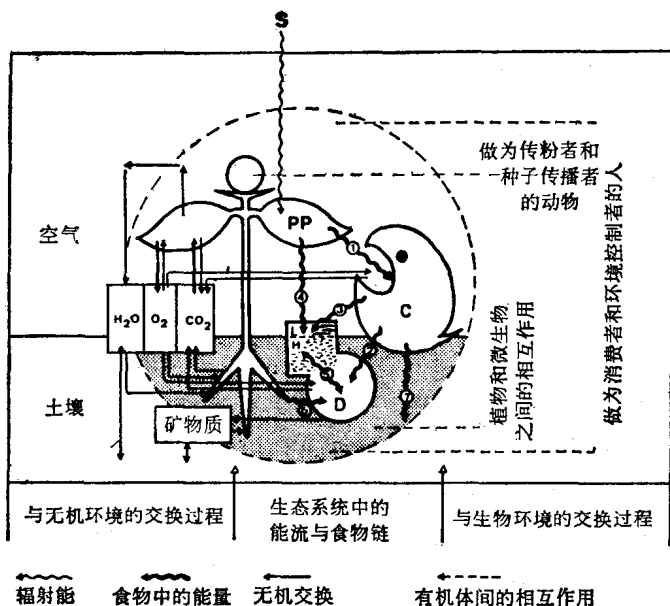


图 2 陆地生态系统中的能流与物质流，以及物质的循环和转化。

生态系统的组份：PP 第一性生产者；C 消费者；D 分解者；L 碎屑库存（植物残落物，动物尸体）；H 腐殖质。

能流与食物链：S 太阳辐射；1. 植物饲料的消耗以及寄生生物对植物的消耗；2. 动物和微生物的有机排泄物；3. 由动物尸体和死微生物组成的碎屑；4. 来自第一性生产者的碎屑；5. 碎屑的分解（腐殖化与矿化）；6. 植物的有机排泄物；7. 从生态系统丢失的有机废物。

无机物质的运转： CO_2 进入第一性生产者（光合作用）中，以及来自第一性生产者、消费者和分解者（土壤呼吸）的分解过程； O_2 从第一性生产者（光合作用）到氧消费者的代谢过程； H_2O 由蒸发表面（从地面，或经有机体）进入大气圈，通过降水从大气圈进入土壤，在土壤中为有机体所消费并经排水而丢失；矿物质从土壤进入第一性生产者，并通过食物链和分解者的活动（矿化作用）再返回土壤。

细菌利用太阳光把二氧化碳和水合成碳水化合物（光合作用），成为进一步合成的基础。各种微生物利用无机反应释放的能量完成同样的工作（化能合成）。

消费者(或吞食营养者 phagotrophs)为异养有机体, 它们的食物直接或间接依靠第一性生产者所合成的有机物质。主要的消费者是食草动物和植物寄生物。食草动物又成为食肉动物的食物。而两者又都被动物寄生者所侵袭。

分解者(或腐生营养者 Saprotrophs)是这样的有机体, 它们把动植物残体最终分解到它们的基本无机元素水平。这一类群包括细菌和某些土壤动物。分解者和食草动物以及其他消费者一样, 能够作为其他生物的食物。在这种场合, 它可以起到**第二性生产者**的作用。因此, 单一的个体根据它在食物链中的位置, 可以起到第二性生产者, 消费者, 或分解者的作用。

(二)生态系统中的食物链与能流

一个食物链可看做一些级别的序列, 以食物形式积蓄的能量通过食物链从第一性生产者转移到若干有机体。因处于每一级别的有机体被次一级有机体所吞食, 所以穿过生态系统的能流是连续的, 开始于太阳辐射能的捕获和转化, 而结束于有机化合物的完全分解; 在每一消费者级别上都丢失一些能量。图 3 是一个例子。

(三)物质循环

食物链中能量的净运转永远朝一个方向进行——从太阳经第一性生产者到分解者。然而, 物质则是循环的。每种生物元素的循环都在三个不同的级别上进行: 植物中, 生态系统中, 以及生物圈中。生物个体截取物质建造其躯体, 或通过代谢作用从它们获得能量, 并排泄它们。在第二级水平上, 穿过生态系统的物质运转开始于第一性生产者代谢作用的转化, 并成为穿过中间消费者和分解者——即穿过食物链的起点。

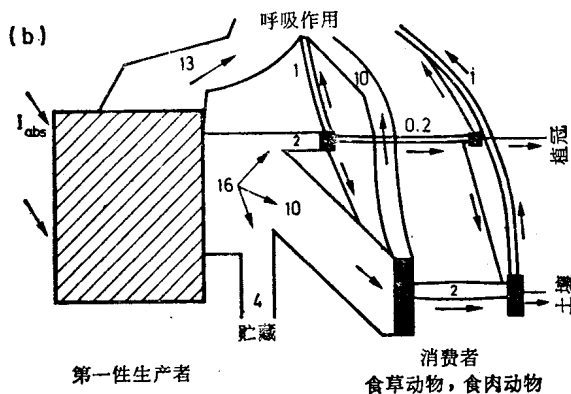
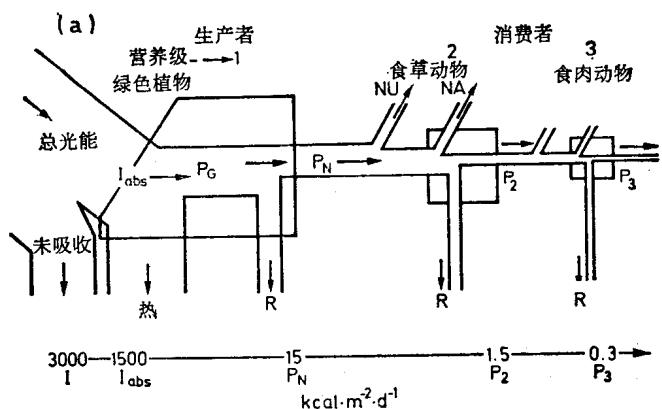


图 3 (a)能流的简要图解,描述了一个线性食物链的三个营养级(数字1,2,3表示的框)。对连续的能流的标记为: I, 总能量输入; I_{abs} , 为植被所吸收的光; P_G , 总第一性生产力; P_N , 净第一性生产力; P_2, P_3 , 第二性(消费者)生产力; N_U , 未利用的能量(贮存或输出); N_A , 未被消费者同化的能量(排泄物); R , 呼吸作用。图中底线表示在预期的转化点上能量损失的数量顺序, 开始时太阳光输入为每天每平方米 3000 千卡。

(b)能流的两种途径图解, 图中把一个假想森林中的生食食物链(植冠)与腐食食物链区分开。估算单位为千卡/米²/天(引自 Odum, 1971)

生态系统中的食物循环与物质的地球化学运转相关联，后者超出了生态系统本身；这种交换把有机体的代谢作用同生物圈中通常存在的无机化学运转连结起来。由于物质的生物地球化学交换的这种复杂性，每一生态系统本身实际上都是一个开放的系统。

物质的生物地球化学循环有两种基本类型。在气体类型中，有碳、氧和水参加，大气圈和水圈成为最重要的贮藏库，并且，大规模的循环进行得相当迅速。可是，在陆地的（“沉积的”）循环中，硫、磷和其它无机元素在水溶液中运转，土壤和地球外壳中的有效贮藏库与气体循环中的贮藏库相比，其流动性就小得多。氮循环占中间位置。植物从土壤中吸收离子态氮，但这一元素的主要贮存库是大气圈中的气态氮。

（四）自动调整

生态系统具有内在的自动调整的机制，这种机制是以有机体个体、种群和群落的显著适应能力以及生产者、消费者和分解者在生物营养循环中封闭的顺序特征做基础的。如果能量供应充分而且物质的再循环未受到扰动，那么，物种及其与环境的物质交换的相互关系一旦达到一个平衡状态时，这一状态就会没有明显变化地持续下去。这种稳定的生态系统由巨大的生物量组成，生物量不再进一步增长，因为在一年中的营养循环中生产和消费达到平衡。E. D. Odum 称这种生态系统为保守生态系统(protective ecosystem)。保守生态系统的代表是热带雨林，这里植物生产大量的有机物质，但其大部分进入循环并再度矿化。这一点将在碳及各种矿物质循环部分进一步详细论述。当土地重新为植物定居，或为森林、石楠灌丛由于火灾等而引起剧烈损伤之后，生态系统中的平衡状态必须逐步建立起来。年青的生态系统最初对扰动很敏感，它

们是不稳定的。它们的比较小的生物量不能充分占领适宜的空间，但它们的生长速度快，是高产生态系统 (productive ecosystem)。待其成熟，它们的生长速度受到节制，生产力接近于平衡状态，从而由初期的高产生态系统终于变成保守生态系统。自动调整使生态系统中物质的增长和成员数量的增加能保证服从机能整体，使种群不能无限制的增长。

一个生物群落的迅速适应和自动调整的能力可被异常的环境变化所打破。有些“压力(stress)”可能是暂时性的，但却十分强烈，如洪水，山崩，霜冻、火灾，干旱和突然发生的病虫害等；但这些“压力”也可能是长期性的危害因素，如空气和水的污染，以及人类的过度开发。生态系统在这些因素面前具有不同的“复原力”，这取决于它们的种类组成、结构以及平衡状态的性质。在 H. Ellenberg 的术语中，一个生态系统对变动因素的敏感性越低，当危害因素消除后迅速恢复和完善的能力越大，则生态系统的复原力 (Belastbarkeit) 也越强。

(五) 生物的相互作用

一个生态系统的有机体之间，除了食物链之外，还有其他形式的相互依赖和相互作用的关系，这种相互关系可能对个体有益，但也可能是有害的。有益的生物影响的例子包括植物与促进传粉和传播的动物之间生态学的相互关系，此外还包括植物与微生物营共生生活(参考 126 页)，以及生长繁茂的植物能够荫蔽实生苗免受强烈辐射、过热或变冷的影响(参考 270 页)。有害的影响包括植物间对光、水分和养分的竞争，以及有机体借助分泌物的相互排斥和抑制作用 (相邻植物间通过分泌物的相互作用——allelopathy，微生物之间的抗生素作用)，还有所有形式的寄生现象(例如，槲寄生等半寄生植物干扰和阻碍寄主植物的水分平衡)。

(六)人和生物圈

象任何其它有机体一样，人是依附于环境的充满生气的群落中的成员，并且就人类也在其中的生态系统中的其它成员而言，人是一种环境因素。但他超出了这一点。就其行动决定于其才智而言，文化的发展把人类提高到局限的生物群落的狭窄界限之上，并使其成为世界的公民。做为有意识的和有目的的自然改造者，人类以无与伦比的效率干预自然过程，并建造起他们所喜爱的新环境。但人类也可能错用这些无比的才能，特别是在他们未能认识到环境的相互关系及其意愿未受到责任感的约束时，常常会干扰甚至毁灭地球上的所有的生境。

(李 博译)