

# 植物生长分析

〔英〕R. 亨特 著

科学出版社

# 植物生长分析

〔英〕R. 亨特 著

陆宪辉 译

科学出版社

1980

## 内 容 简 介

本书全面介绍了利用最简单的基础资料，进行植物生长分析的各种方法。内容包括：(1) 植物的生长和生长分析；(2) 基础资料的收集；(3) 个体植物的生长分析；(4) 群体和群落的生长分析；(5) 计算机进行的生长分析；(6) 植物生长分析的发展趋势。本书可供综合大学生物系和农林院校师生参考。

Roderick Hunt

PLANT GROWTH ANALYSIS

Edward Arnold, London, 1978

## 植物生长分析

[英] R. 亨特 著

陆宏辉 译

\*

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街 137 号

中 国 科 学 院 印 刷 厂 印 刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

\*

1980 年 11 月第 一 版 开本 : 787 × 1092 1/32

1980 年 11 月第一次印刷 印张 : 2 3/4

印数 : 0001—5,400 字数 : 60,000

统一书号 : 13031 · 1418

本社书号 : 1959 · 13—10

定 价: 0.45 元

## 丛 书 总 序

对于一本教科书来说，不大可能包括生物学的所有领域和收集足够充分的资料。同时，学校、学院和大学的师生都需要掌握现代趋向和了解所发生的最重要的进展。

为了满足这种求知欲望的需要，生物学院已在最近几年内主编了由编委选题的一系列这类丛书的小册子。此丛书为学校、学院和大学师生所热烈接受表明，这些书有益于提供全面的和最新的论题资料，特别是有益于提供新的研究领域和新的观点。

丛书的特色是着重提供方法，但也包含选出供进一步阅读和对实际工作可能有指导作用的参考书目。

作者或学院教育部欢迎读者提出批评意见。

生物学院， 伦敦

1978 年

## 序

在这类丛书的第一册中, John Phillipson 写道: “地球的生物生产力最终取决于从太阳接受的能量去满足其他动物对食物的需要, 而人类则依赖于利用被生活有机体固定的这种能量。”这本小册子将提供对这种能量流动的基本阶段进行定量分析的有效方法入门, 所有自养植物的生长都与其环境有关。在农作物的科学的研究中和在自然植被研究中, 从直接整理植物生长的最简单的原始资料可以获得重要的情报。直到目前为止, 应用许多可编程序的计算机仍然是实现更精确计算和更减轻劳动的简便方法, 现在甚至条件十分普通的实验室都装备了计算机。

对 Dr. Gillian Thorne 给最初草稿提出的诚恳批评、对 A. J. Willis、Dr. H. Gretton 和 Dr. A. J. M. Baker 教授给予的其他帮助和对容许引用各种例子的作者与出版者都表示衷心感谢。这本小册子的大部分内容是以布里斯托尔大学和谢菲尔德大学的教学讲议资料为基础的。

R. 亨特

(1978 年于谢菲尔德市)

# 目 录

丛书总序.....	( i )
序.....	( ii )
<b>1 生长和生长分析 .....</b>	( 1 )
1.1 生长是生物学中一种统一的概念 .....	( 1 )
1.2 不同有机体的生长 .....	( 1 )
1.3 高等植物生长的介绍 .....	( 3 )
1.4 本书目的 .....	( 4 )
<b>2 基础资料的收集 .....</b>	( 6 )
2.1 试验设计 .....	( 6 )
2.2 采样技术 .....	( 7 )
2.3 单位 .....	( 8 )
2.4 符号 .....	( 9 )
<b>3 个体植物的生长分析 .....</b>	(10)
3.1 相对生长速度和绝对生长速度 .....	(10)
3.2 相对生长速度 .....	(11)
3.3 单位叶比率和叶面积比率 .....	(20)
3.4 叶面积干重比和叶干重比率 .....	(27)
3.5 其他比率 .....	(29)
3.6 植物生长的异速性 .....	(29)
<b>4 群体和群落的生长分析 .....</b>	(33)
4.1 和个体植物生长分析的关系 .....	(33)
4.2 再论单位叶比率 .....	(33)
4.3 叶面积指数 .....	(34)

4.4	农作物的生长速度 .....	(38)
4.5	叶面积延续时间 .....	(42)
4.6	最初生产、生长分析和光合生产 .....	(45)
4.7	人口统计和群体动态 .....	(47)
<b>5</b>	<b>计算机进行的生长分析 .....</b>	<b>(48)</b>
5.1	计算机在常规分析中的应用 .....	(48)
5.2	生长分析的曲线拟合——函数方法 .....	(49)
5.3	函数方法的简单例子 .....	(51)
5.4	更完全的方法 .....	(54)
5.5	计算机方法的一般适用性 .....	(59)
5.6	生长函数的生物学适切性 .....	(60)
<b>6</b>	<b>植物生长分析的发展 .....</b>	<b>(62)</b>
6.1	综合方法 .....	(62)
6.2	$(1/Z) (dY/dX)$ 形式的其他量值 .....	(62)
6.3	其他独立的变量 .....	(67)
6.4	使用计算机方法的问题 .....	(68)
6.5	概念在其他领域中的应用 .....	(72)
6.6	成倍的时间和半衰期 .....	(72)
6.7	结论 .....	(74)
6.8	深入研究的可能性 .....	(75)
附表	.....	(77)
进一步阅读的资料	.....	(79)
参考文献	.....	(80)

# 1 生长和生长分析

## 1.1 生长是生物学中一种统一的概念

在适宜的条件下，所有的生物在其生命过程的各个阶段都能够改变大小、形状和数量。这三个过程一同构成生命现象的重要部分和有助于把自然系统中的生命现象与非生命现象分开。这三个过程紧密地相互连结，而且“生长”这个术语可适用于任何有机体或所有的生物。为此，很难确定“生长”的正确定义。生长定义可以从明确的描述，关于特定大小的变化到非常抽象的描述不超出“生命”或者甚至“生活”的“生长”术语范围的状态变化。在这本小册子中，将提出应用术语的不固定定义，也就是说，这种定义除了主要用于描述大小的（无论怎样测定的）不可逆变化以外，还经常用于描述形状的变化和偶尔用于描述数量的变化，它完全适用于植物性能的定量研究。

## 1.2 不同有机体的生长

这本小册子试图介绍适用于各种有机体广泛范围的分析概念和技术。这些概念已发展到尽可能否认对比有机体之间固有的等级（scale）差异，因此，他们的性能可以在同样的基础上进行比较。表 1.1 提供了在良好条件下生长的一系列有机体的干重增加速度（大小的不可逆生长）。就最大增加速度

及其实现的环境条件而论，虽然在这些广泛的种群中存在很大的变化，但是可以得出一个明确的普通结论：在以百分数为基础表示时，比较大的和比较复杂的生活有机体的干重增加速度就可能比较慢。由于增加了对维持大系统生命所必需的形态学和解剖学的分化，一般都保持这种趋势。这种分化

表 1.1 在良好条件下生长的一系列有机体的干重增加速度  
(引自 Williams, 1975)

有 机 体	每天干重增加百分数	文献来源
噬菌体		
抗大肠杆菌噬菌体 <sup>[1]</sup>	20,400	[1] Ellis 和 Delbrück, 1939
细菌		[2] Brock, 1967
大肠杆菌 <sup>[2]</sup>	4,750	[3] Otsuki (大观)、 Shimomura (下村) 和 Takebe (竹部), 1972
病毒		[4] Whaley, 1961
烟草花叶病毒 <sup>[3]</sup>	2,210	[5] Trinci, 1969
酵母		[6] Grime 和 Hun, 1975
异形魏立氏酵母 <sup>[4]</sup>	1,400	[7] Rajan, Betteridge 和 Blackman, 1973
真菌		[8] Coombe, 1960
构巢曲霉 <sup>[5]</sup>	860	
藻类		
小球藻 ( <i>T</i> ×7115) <sup>[6]</sup>	620	
柱孢鱼腥藻 <sup>[7]</sup>	74	
被子植物-草本		
早熟禾 <sup>[8]</sup>	38.6	
向日葵 <sup>[7]</sup>	29.0	
滨茅 ( <i>Nardus stricta</i> ) <sup>[9]</sup>	10.1	
被子植物-木本实生苗		
欧洲白蜡树 <sup>[10]</sup>	12.8	
几内亚山黄麻 ( <i>Trema guineensis</i> ) <sup>[11]</sup>	5.31	
桐叶槭		
裸子植物-实生苗		
挪威云杉 <sup>[12]</sup>	6.00	
欧洲赤松 <sup>[13]</sup>	5.13	
北美云杉 <sup>[14]</sup>	3.14	

则导致粗物质进入有机体的入口与其核蛋白复制部位之间的运输途径增长。

这个表说明，虽然在类群中组织结构的差异几乎不很大，但是按照这种方法计算可以得出明显的定量比较。

### 1.3 高等植物生长的介绍

十九世纪70年代在德国西部波佩尔斯多夫 (Poppelsdorf) 完成的一系列经典试验中，U. Kreusler 和同事证明，一年生植物在自然条件下的生长，是按照以后被认为很典型的一种过程进行的。图 1.1a 是他们发表的在 1878 年生长的栽培品种“Badischer Früh”玉米的干重随时间而增加的资料 (Kreusler、Prehn 和 Hornberger, 1879)。

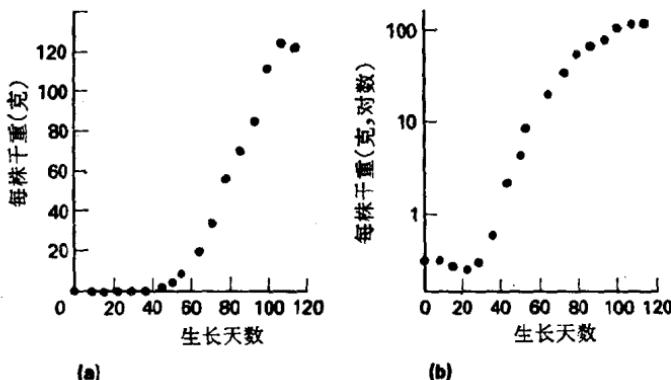


图 1.1 1878 年生长在波佩尔斯多夫的“Badischer Früh”品种玉米植株干重随时间的变化(根据 Kreusler、Prehn 和 Hornberger 于 1879 年发表的资料绘制)

由于干重在整个时期 (370 个日程) 内都有变化，所以在按照等差标度绘制干重对时间关系的简单图形中发现发育的第一阶段很少变化。如果把这些资料换算成 (自然) 对数的

话，那末我们便能够比较清楚地看出发生的变化（图 1.1b）。为什么用自然对数而不用普通对数才能达到这种目的呢？没有特殊的原因，就这点来说，因为认为这些资料需要这样换算后才适合于在这里应用。

我们发现，在最初 10 天左右的时间内，植物的干重无变化。实际上，在最初的 20 天内植物的重量还有所减少。这里有一个在生长定义中遇到的困难例子：在幼小实生苗中不发生重量的增加，而发生叶组织的明显分化（在损失总干重的条件下）。大约在 20 天以后，新分化的叶子实际上能够进行碳同化作用，这就是所谓生长开始的盛期，在这个时期，新叶子展开和总干重不断增加。植物在大约 65 天开花和增加同化产物比例后，便立即抽出穗子或荚，这时下部的叶子便倾向生长萎缩。最后，在大约 105 天后，穗子干重虽然不断增长，但是净干重则停止增加。

在生产环境下生长的一年生植物中，虽然干重数值具有很大的变化，但是在曲线对称性和时间标度方面一般都是这样的生长图形。在多年生植物中，生长图形始终都是相似的，至少在温带气候条件下，在一年中顺序地增加干重，其间便是消极生长时期。当然，所有阶段的生长量都受环境条件影响。

#### 1.4 本书目的

在六十年代末，已建立起一些定量技术，这便使试验者能够获得关于所有植物在自然、半自然或人工条件下生长的比较信息。这些技术仅需要如上所述的那些最简单的基础资料，这就是通常所说的非正式名称《植物生长分析》。这本小册子主要是涉及到实行这样分析的方法——一种技术手册。

像在其他的科学领域中一样，应保持这些技术的相互配

合和消除对一种技术迷信的任何意图。为了应用最先进的  
一些机械模拟方法，不仅需要解决正确使用工具的技术问题，而  
且需要广泛了解被研究的对象。反之，如果工程师在他所研  
究的对象上，固执地应用钳子松开螺帽和用铁鎚扣紧螺丝钉  
的话，那末设计必将受到损坏。因此，需要比较平衡的达到目的  
的和方法之间的正确结合。

本书试图为学生首次提供关于这种平衡技术方面的一个  
简短的说明，如果需要的话，可以建立一种新的领域。全书重  
点放在应用植物生长分析的概念作为相当的工具方面。

## 2 基础资料的收集

### 2.1 试验设计

#### 2.1.1 一般的考虑

假定，实验者仅用生长的植物去检验一种假设。或许我们想证明一种特殊的环境，或处理方案是否对某一种特殊植物比对另一种植物更适合。或者我们想在同样条件下，比较生长的不同种或变种的性能。或者我们想正确的探讨和定量的确定一种新的试验对象的生长。在其中的任何一种情况下，大概都能设计出为我们寻找生长分析的方法，提供信息的有效方案。

虽然正确设计试验已超出这本小册子的范围，但是可能包括的问题如下：我们能够肯定选出适当的试验材料吗？我们采用的处理方法能真实地反映出生长的任何差异吗？我们通过纸上记载的样品资料，能准确说明这些差异吗？我们能够掌握这些资料，在某种程度上说明我们所了解的真实情况和为承认或否认我们的假设提供基础吗？Heath (1970) 提供了关于产生假设的重要过程、材料变异性、群体采样、重复、随机取样和测定的介绍。Parker (1978) 涉及到包括有试验的显著性、必要的统计学技术、变量分析、相关分析和回归分析。

#### 2.1.2 以计算为目的

不言而喻，实验者在工作开始以前，就应该考虑应用分析

技术和统计技术。在资料获得以后，再仔细考虑“工作状态”的一些情况，完全是一种危险的过程，因为来之不易的资料不进行分析检验，就能使冗长的试验数值很快变得无用。最重要的是设计完整的试验方案。如果做到这点的话，不仅是能够最有效的利用时间和人力，而且在实际上可以使工作顺利的进行，因为用各种方法，都能顺利的获得从试验到写出文章的所有资料。

除了这些考虑以外，在包括大型的植物生长分析的试验中，实验者应该决定采用二种方法：

(1) “经典”方法，这种方法就是进行一系列比较稀有的大量采样(进行大量的重复测定)。

(2) “函数”方法，这种方法虽然采样较少(很少进行重复测定)，但是需要经常采样。

如果时间和空间不矛盾的话，这二种方法并不相互排斥(可以大量的和经常的采样)，但是这样往往不能最有效的利用可用的材料。经典方法将在第3章和第4章中讨论，在不同程度上依计算支持的一些公式而定的函数方法，将在第5章研究，但大部分将在第6章讨论。

## 2.2 采 样 技 术

植物生长分析的主要工作是收集简单的基础资料，测定以后分析所需的量值。这既可以测定整株植物，也可以测定不同的部分如根、茎和叶，视需要而定。对鲜重来说，在测定前和测定时保持标准的水分条件很重要。对干重来说，必须排除未充分干燥和过分干燥。测定长度的可靠系统不难设计；但是，如果植物的几何学形状简单的话，体积必须通过计算来测定，如果植物的几何学形状复杂的话，就必须通过排水量

(应用阿基米德原理)来测定。面积或者是单独的叶子面积，或者是叶子加上其他绿色部分的面积，都是有用的和能够用一些方法来测定的：在座标图纸上描绘图形，然后计算方格面积；在普通的纸上描绘图形或在照像纸、蓝晒图纸或染色纸上进行接触印像，然后剪下称量印像；测定印像或描绘图形的面积；或者利用自动仪器中光电池感受来自标准源的光与插入光电池和标准源之间的叶子印像，或其他物质的面积成反比例来计算。读者如果对定量测定的可靠方法不熟悉的话，他们可查阅 Milner 和 Hughes (1968) 的专著，在这本书里可以找到比较详细的和有用的参考文献。测定植物材料中无机营养成分和有机成分如碳水化合物和蛋白质含量的实验室技术的一篇广泛评论已被 Allen (1974) 所报道。

## 2.3 单 位

通过国际协议，现在所有科学著作都采用 SI 单位系统 (Système International d'Unités)。长度的标准单位是米，质量的标准单位是千克。单位的倍数或分数规定 1 千为 1 个数量级。对于植物生长分析来说，这意味着我们可采用毫米、米和千米来表示长度(与今后的面积)及采用微克、毫克、克和千克来表示质量。因而使很有用的厘米、平方厘米和平方分米被抛弃。能量(焦耳)、功率(瓦特)和通常的温度(度，摄氏)的 SI 单位，即使有的话，也只是在少数问题上采用。时间的 SI 单位是秒。像在一些其他领域中一样，在植物生长分析中，研究时间标度超过一天才起作用的过程时，我们最常用的单位是天和周。

## 2.4 符号

在科学的研究的任何领域中，一致的符号具有很大的方便，尤其是在方程式和数学公式中更是如此。植物生长分析在以前只有一些片断的发展，直到 1972 年 Evans 才采用广泛的和统一的符号系统。本书对这个符号系统将作微小变动。其惯例是

名称缩写：大写字母；例如，RGR，相对生长速度

测定量值：斜体字；例如， $W$ ，干重

推导量值：黑体字；例如，**R**，相对生长速度

方程式参数：大斜体字；例如，常数  $a, b$ 。

区别下标：字尾位置；例如， $R_w$ ，根干重

规定时间的下标：字头位置；例如， $_1T, _1W$ ，最初的时间  
和干重。

例如，所有这些惯例将在下一章末尾作进一步介绍和利用。附表包括一览缩写、符号、数式、公式和单位。特别应该注意，定量测定的时间都采用符号  $T$ ，而不是采用较通常的符  
号  $t_0$ 。

### 3 个体植物的生长分析

#### 3.1 相对生长速度和绝对生长速度

两株植物在试验中都生长一周。开始一株称重 1 克，另一株称重 10 克。在一周期结束时发现，每株植物都增重 1 克。试问哪一株植物生长得比较快？

从一种观点看，这两株植物的工作性能是相同的，因为它们在相同的时期内获得了相同的重量；事实上，两株植物是表现出同样的绝对生长速度， $1 \text{ 克周}^{-1}$ 。但是应该了解，他们的最初重量是很不相同的，这便容易看出，重量成倍增加的较轻植物的工作性能，比重量仅增加十分之一倍的较重植物的工作性能好得多。在随后的几周内便获得相似的工作性能，较重植物的重量便立即和开始轻 10 倍的另一株植物的重量相等。显然，一些生长测定必须考虑到这种原始的大小差异。

在金融界，投资者至少要在短期内，能检查利润净得速度，而不是基金的数量，这样以便比较金融技能。类似利润净得速度的植物生长量是相对生长速度RGR。这就是单位时间内每单位物体的植物物质的增加(见公式 3/1)。在上述的假想的试验情况下，1 克植物的平均相对生长速度是  $0.69 \text{ 克克}^{-1}\text{周}^{-1}$ ，而 10 克植物的平均相对生长速度则是  $0.1 \text{ 克克}^{-1}\text{周}^{-1}$ 。在这样的生长速度下，两株植物在不少于 4 周的生长以后，都将达到 14 克左右。显然，这种计算情况提供一个比较有益的植物相对工作性能的比较。这些比较方法起源何处和怎样应用呢？