

木本植物生理学

【美】P. J. 克累默尔 著
T. T. 考兹洛夫斯基
汪振儒等 译



中国林业出版社

木本植物生理学

【美】P. J. 克累默尔 著
T. T. 考兹洛夫斯基
汪振儒等 译

中国林业出版社

Physiology of Woody Plants

Paul J. Kramer

(Department of Botany

Duke University)

Theodore T. Kozlowski

(Department of Forestry

University of Wisconsin.)

Academic press, Inc. 1979

木本植物生理学

〔美〕 P. J. 克累默尔 著
T. T. 考兹洛夫斯基

汪振儒等 译

责任编辑 李德林

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 张家湾印刷厂印刷

850×1168毫米 大32开本 30印张 649千字

1985年12月第1版 1985年12月第1次印刷

印数 1--3500册

统一书号 16046·1192 定价 10.60元

译 序

本书是由 P. J. 克累默尔和 T. T. 考兹洛夫斯基编写，于 1960 年出版的《树木生理学》的修订本。原书曾由我们译出，1963 年由农业出版社出版。20 年之后，作者根据国外树木生理的发展，对原书进行了修订，改名为《木本植物生理学》，1979 年由美国学院出版社出版。修订本一是取材丰富，涉及面较广，修订后由 642 页增加到 832 页，引用文献由 1500 多项增加到 2070 多项；二是材料较新，能反映 70 年代以后木本植物生理学进展的情况。

本书作者 P. J. 克累默尔教授，是美国较早专门从事树木生理研究的学者，而且特别重视将科研成果应用在林业、果树、树艺等方面，强调理论联系实际。从 30 年代开始即在美国倡导植物生理研究中的生态学方向，即所谓“整体植物生理”(whole-plant physiology)，以区别于盛行的“生化机理”学派，在美国植物生理学界称得上是得风气之先的学者，对美国的生态生理有创业的功绩。另一方面他也主张应加强在人工控制的环境条件下（人工气候室）的试验工作以补充森林在天然条件下进行生理试验的困难与不足。自从他在 1931 年获得博士学位后不久即任杜克 (Duke) 大学植物学系的教授，一直从事树木生理学的教学及科研工作；虽然不久前退休，但仍继续研究和写作。他曾发表论文及专著约 150 余项，被授予美国国内外的荣誉博士学位 4 个，被聘为其它一些单位的荣誉研究员，并获得多项

奖励。克累默尔教授曾于 1979 年 9 月来我国讲学、座谈和参观，并于 1982 年由中国林业出版社为他印行了《树木生理专题讲演集》。

另一作者 T. T. 考兹洛夫斯基教授，于 40 年代初期受教于克累默尔，1947 年获博士学位，现为威斯康星 (Wisconsin) 大学林学系教授兼生物气候室 (Biotron) 主任，其科研方向与克累默尔基本相同，而且生态生理的色彩更为鲜明。在美国创编《生态—生理丛书》，自任主编，现已出书 21 种。他科学活动的范围较广，并且是一个写作丰富的学者，由他自己或与他人合作发表的论文近 300 篇，还出版了书籍 24 种（其中一部分是与他人合写的），其范围涉及种子生物学，外菌根的生态及生理，热带作物的生态生理，植物的水分关系，树木生理，沙漠植物的生态，火烧的生态学，植物对污染的反应，以及在控制环境条件下对植物的研究等。

本书出版后，在国外颇受好评，认为是一本综合及时的权威性书籍，无疑将成为这一科学领域的经典著作；但也有人认为“本书叙述稍嫌偏于定性，而在实验操作方面有所不足，这种缺点当然可由实验手册等书籍给予补充”。

木本植物生理学的研究是森林培育，园林绿化以及其它有关的生产实践的专业理论基础，与农林事业的现代化有极为密切的关系。据称考兹洛夫斯基对木本植物抗旱性的科研成果就引起了在长久干旱条件下作出造林决策的非洲执政者的注意与重视。我国森林长期遭受破坏，不仅木材资源奇缺，生态平衡也长期失调，自然灾害严重，恢复与提高植物及森林的覆被率已刻不容缓，所以对于木本植物生理学，特别是生态生理方面的科研尤应给予重视和倡导，这是我们翻译本书的主要原因，希望能对我国这方面的工作有所帮助。

参加本书翻译工作的人员如下：

汪振儒（序言及第一章），曹慧娟（第二章及第十一章），李天庆（第三章及第四章），高荣孚（第五、第六、第七、第八章），孟庆英（第九章及第十章），项蔚华（第十二章及第十三章），王沙生（第十四章及第十七章），朱之悌（第十五章及第十六章），由汪振儒校阅全稿。原书附有木本植物英拉名称对照表，在译本中略去。

本书虽经校阅，但限于水平，错误仍恐难免，读者如有发现，务希惠予指正，是所切望。

汪振儒

1983年8月31日于北京林学院

序 言

本书是为了作学生的教材，或为了想更好地了解树木是如何生长的那些研究人员和其它人员，作参考书用而写作的。此书应该被多方面的人员所利用，如树艺工作者，林业工作者，园艺工作者，植物生理学家，生态学家，以至只是想增加点树木知识的一些人。对如此不同的读者写书是很不容易的事，因为他们的知识和兴趣有很大的差异。但也必须承认，这些读者会有一些初步的植物学和生理学知识。我们可以预料，有些读者对本书的某些部分会认为是太专门了，而另外有些读者对这些部分又会认为是太粗浅了。我们开始写书的前提是，要有成效地培育树木，必须了解树木怎样生活。因此，我们想请对某些章节认为稍嫌专门或偏于理论的实际工作人士注意，为了理解对树木生长有重要作用的生理过程（如光合作用或呼吸作用），先介绍一些生物化学是必要的。而另一方面，对认为一些章节颇嫌粗浅的一些人士，则请他们注意，本书主要是为了林业及园艺工作者，而不是为了专门的植物生理学家们编写的。本书的意图是在讲解生理过程本身的机理以外，还要讲解生理过程在树木的生长中如何起作用，并怎样地受到环境的影响。

本书的观点与其它大多数的植物生理教材稍有不同，因为将重点突出地放在树木的构造，和树木个体及群体与其环境之间的相互作用上。对环境生理给以相当多的注意，就是强调环境因子对生理过程的作用。因此，我们采用的途径是生态的多于生化的，但

也明确表示生态因子是在细胞或分子水平上起作用的。例如，光照和温度通过影响保卫细胞的活动而在细胞水平上影响了光合作用，和通过影响叶绿体内发生的生化和生物物理过程而在分子水平上影响光合作用。而且书中多次强调了内部控制系统，它调节了不同组织与器官的生长和各种过程的速率，以产生植物生存所必需的构造与功能之间的相互协调。

我们强调构造与功能间的紧密相互关系是因为，如不了解植物的构造便不可能了解植物的生理过程。况且树木的构造是一系列复杂生理过程的结果，这些过程通常只统称之为“生长”而被掩盖。因此，我们对构造和产生树木各种组织和器官的生理过程相当重视。详细讨论了营养的和有性的繁殖作用，既由于两作用的重要性，也由于它们揭示了有意义的重要生理过程。

本书作为以前的《树木生理学》和两卷本《木本植物的生长与发育》两书的修订，增补和革新本。本书既注意木本观赏植物的生理，也注意森林树木和果树的生理，但读者应理解对所有不同种类的木本和草本植物起作用的一般生理过程是相同的。

每章后面附有主要参考文献，书中所引用的参考文献列在书末的参考文献中。我们企图能将世界文献中的重要参考材料列出，以使本书更有权威性和内容充实。很多参考文献是较近代的著作，但有些则较古老，这是因为这些著作历史上的重要性，或由于其数据在较新的著作中找不到。自从《树木生理学》一书编写以来的二十年中，科研论文发表的数目大量增加。所以只能引用其中有关的一部分文献，而省略了很多重要的文章。虽然科研和出版有所增加，但对很多重要课题仍缺少确定的资料，或对一些课题极不肯定。书中有时提供相反的观点，在很多情况下，常对获得的资料作出我们自己的解释。我们提请读者注意：当获有

新资料时，有些结论将需要修改，当必需改变时，希望读者有改变观点的准备。

全书对熟知的植物种类一般采用俗名，而对较生疏的种类则用拉丁名（学名），书后附有学名和俗名的对照名录（在译本中省略——译者）。美国森林树种的名称是以 E. L. Little 的《Check List of Native and Naturalized Trees of the United States》（美国原产及驯化树木名录）为标准（该书由美国农业部林务局作为《农业年鉴》第四十一号，于 1953 年在华盛顿出版）。其它树种名称来自不同的来源。

我们对曾给与本书的编写以直接或间接帮助的很多人表示感谢。很多资料和鼓励来自我们的研究生和林业工作者、植物生理学家、园艺工作者，他们遍布在全世界，同我们共同工作过并讨论过问题。对我们的科研和旅行提供资助的原子能委员会，全国科学基金委员会，Fullbright 委员会，联合国粮农组织，美国农业部，国际树艺学会，威斯康辛州自然资源部，威斯康辛大学自然资源学院和研究生院，迪尤克大学植物系，以及其它各机关，都表示感谢。作者还想对首先指引他们对树木生理领域需要进行研究的 C. F. Korstian 先生（已故）表示感谢。

本书的全部手稿曾由 Henry Hellmers 通读，不同的各章曾由 R. S. Alberte, R. H. Burris, D. I. Dickmann, J. P. Helgesen, W. Lopushinsky, P. E. Marshall, A. W. Naylor, S. G. Pallardy, R. P. Pharis, C. W. Ralston, J. W. Siedow, E. L. Stone 和 B. R. Strain 等人阅读，对他们所提的有益建议，我们表示衷心感谢。在他们阅读之后，原稿已有过多次修改，如仍有错误出现，当然不与他们有关。帮助完成本书手稿的还有 J. Buriel, K. Henning, R. C. Koeppen, T. L. Noland 和 M. Peet。本书索引是由 S. G. Pallardy

协助编订的。

Paul J. Kramer

(克累默尔)

Theodore T. Kozlowski

(考兹洛夫斯基)

目 录

译序

序言

第一章 植物生理学的任务	1
导言	1
植物生理学的任务	2
Klebs (克莱伯斯) 概念	4
Klebs概念的应用	4
树木生理学的范围	6
某些重要生理过程和状况	6
生理过程的复杂性	8
控制着不同生长阶段的诸过程	9
问题和展望	10
林业工作者、园艺工作者和树艺工作者间的不同问题	10
生理学和当前及未来问题间的关系	11
更有生产意义地利用生理学	13
第二章 结构	16
导言	16
叶	17
被子植物叶的结构	17
裸子植物叶的结构	21
茎	24
边材和心材	26
木质部的增长量和年轮	27
韧皮部的增长量	32
裸子植物的木材结构	34
纵向分子	35

横向分子	38
被子植物的木材结构	39
纵向分子	40
横向分子	41
树皮	42
树皮形成	43
根	48
根的分类	50
第三章 营养生长	68
导言	68
枝条生长	69
芽的特征	70
休眠芽和不定芽	71
叶的生长	72
叶面积指数	74
枝条的类型和生长型式	75
单轴枝条与合轴枝条	76
眠芽蘖	77
先成枝条和异型叶性枝	78
多次突发性枝条	82
枝条生长的季节	83
不正常的晚季枝条	85
一株树内枝条生长的变化	86
最大高度	90
热带树木的枝条生长	91
形成层生长	95
形成层内的细胞分裂	97
分化	100
细胞体积的增加	101
形成层的扩展	103
生长量的变化	105
形成层生长的季节	106

不正常的形成层生长·····	107
创伤和创伤愈合·····	109
根的生长·····	113
根的寿命·····	115
根的伸长·····	116
根中的形成层生长·····	120
生长的测量和分析·····	123
高生长·····	124
形成层生长·····	124
生长的分析·····	127
研究光合产物分配中的问题·····	128
第四章 生殖生长 ·····	132
导言·····	132
生殖生长的周期性·····	133
温带树木·····	133
热带树木·····	136
被子植物的有性生殖·····	137
花的构造和排列·····	137
花粉的产生和散放·····	142
受精作用·····	145
受精后的发育·····	146
多胚现象·····	147
无融合生殖·····	148
单性结实·····	148
果实的生长·····	149
果实的成熟·····	152
生殖构造的脱落·····	154
裸子植物的有性生殖·····	157
球花的发端和发育·····	158
传粉和受精·····	160
多胚现象·····	161
单性结实·····	162

球果发育的时间和持续期·····	162
球果和种子体积与干重的增加·····	164
球果发育的生理·····	169
无性繁殖·····	177
萌蘖·····	178
茎的扦插·····	180
叶的扦插·····	182
根的扦插·····	182
扦插生根的控制·····	182
压条·····	183
嫁接·····	185
细胞和组织培养·····	190
第五章 光合作用·····	194
导言·····	194
叶绿体色素·····	195
叶绿素类·····	197
类胡萝卜素类·····	197
叶片色素的相对含量·····	198
光合单位·····	199
影响叶绿素形成的因子·····	200
内部因子·····	200
环境因子·····	201
光合作用机理·····	203
光反应和暗反应·····	204
碳固定的途径·····	205
光合组织吸收的二氧化碳·····	209
进行光合作用的组织·····	210
光合速率的变化·····	211
种和遗传变异·····	212
昼夜变化·····	216
季节变化·····	218
光合作用的测定·····	223

影响光合作用的因子.....	225
环境因子.....	226
光强度.....	226
温度.....	234
二氧化碳.....	238
水分供应.....	241
土壤肥力.....	247
空气污染物和使用的化学药剂.....	250
病害.....	257
植物因子.....	258
第六章 酶、能力学和呼吸作用	266
导言.....	266
酶类和能力学.....	266
酶类.....	266
能力学.....	270
呼吸作用.....	273
一般特征.....	273
细胞的呼吸作用.....	275
糖酵解和 Krebs 循环	277
电子传递和氧化磷酸化.....	279
戊糖支路.....	280
乙酰辅酶A	281
缺氧呼吸.....	281
呼吸系数.....	282
光呼吸.....	282
植物和植物部分器官的呼吸作用.....	283
用于呼吸作用的食物量.....	283
整株树木.....	283
树木不同部位的呼吸作用.....	285
呼吸作用的季节变化.....	289
树干中的气体.....	290
根和出水通气根.....	293

果实的呼吸作用·····	295
种子的呼吸作用·····	298
影响呼吸作用的因子·····	299
年龄和组织的生理状况·····	299
可利用的基质·····	299
水合作用·····	299
土壤水分·····	300
土温和气温·····	301
大气成分·····	302
损伤和机械刺激·····	304
化学药剂·····	305
同化作用·····	305
第七章 碳水化合物 ·····	309
导言·····	309
碳水化合物的种类·····	309
单糖类·····	310
寡糖类·····	311
多糖类·····	313
碳水化合物的转化·····	315
磷酸化作用·····	316
蔗糖·····	317
淀粉·····	318
碳水化合物的利用·····	319
生长·····	320
碳水化合物的积累·····	321
碳水化合物的分布·····	322
射线在碳水化合物贮藏和运输中的作用·····	324
贮藏碳水化合物的利用·····	326
碳水化合物的季节循环·····	329
秋色·····	334
第八章 脂类、萜烯类和有关物质 ·····	338
导言·····	338

脂类.....	339
简单脂类.....	339
脂肪酸.....	340
蜡、角质和木栓质.....	342
角质层.....	342
蜡质.....	343
角质.....	345
木栓质.....	346
内部脂类层.....	346
复合脂类.....	346
磷脂.....	347
糖脂.....	347
存在于木本植物中的脂类.....	347
类异戊二烯和萜烯.....	351
芳香油.....	352
树脂.....	353
油性树脂.....	354
类胡萝卜素.....	357
橡胶.....	357
有关的化合物.....	359
植物中次生化合物的功能.....	360
第九章 氮代谢和营养	363
导言.....	363
氮的分布和季节变化.....	365
不同组织中氮的浓度.....	365
氮含量的季节变化.....	369
秋季氮从叶的转移.....	373
氮分布随树龄的变化.....	374
重要的氮化合物.....	376
氨基酸.....	377
肽.....	379
酰胺.....	380