

(英)M.G.R.坎内尔 F.T.拉斯特编

熊文愈 吴贯明选译

树木生理 与遗传改良

中国林业出版社

树木生理与遗传改良

(英) M. G. R. 坎内尔 F. T. 拉斯特编

熊文愈 吴贯明选译

中国林业出版社

Tree Physiology and
Yield Improvement
Edited by M. G. R. Cannell
and F. T. Last
Academic Press
1976

树 木 生 理 与 遗 传 改 良
(英) M. G. R. 坎内尔 F. T. 拉斯特编
熊文愈 吴贯明选译

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
北京市朝阳区展望印刷厂印刷

850×1168毫米 32开本 8.75印张 224千字
1981年10月第1版 1983年5月 北京第2次印刷
印数 4,151—11,150 册
统一书号 16046·1001 定价 1.10 元

译 者 的 话

《树木生理与遗传改良》论文集，是1975年7月在英国苏格兰戈雷布里奇举行的一次世界性“森林树木产量的生理遗传”学术会议纪要。这次会议重点讨论生理学和形态学特性对林木产量的影响，林木产量变化的遗传基础，各种性状的遗传能力和利用，以及可能为林木育种工作提供探索的途径。强调在种、种源或无性系范围内，把树木的生理发现和树木的遗传育种观点结合起来，综合分析、比较研究树木生理属性的遗传力，特别是与林木产量改进密切有关的方面。

本书共30篇文章，每篇为一专题，除第一篇为综合报告外，其余按内容性质，可分为六大部分，即：（1）碳素固定效率，（2）枝梢和形成层生长，（3）水分逆境和耐淹性，（4）抗冻性，（5）矿质营养，（6）有关生理选种的利用问题。这些论文有的是研究报告，有的是文献综述；有的范围狭窄，有的内容广泛；而且，学术水平也有高低差异。我们从论文的理论水平、内容广度、涉及范围以及实用参考价值考虑，选译了20篇，主要反映当前与林木产量改进有关的生理、形态、生态、遗传等方面的重要问题，内容新颖，对从事林业科学、林业生产的工作者以及高等农林院校的师生都有一定的参考价值。

由于译者水平有限，对文义和词汇的翻译，可能不尽确切，希读者指正。

译者识

1980年3月

目 录

- (1) 生理遗传学、光合作用和生长模型F.T.Ledig (1)
- (2) 影响树木净光合作用的因子: 一个生态学观点.....
..... J.A.Helms (24)
- (3) 树木的CO₂补偿点和碳素固定效率的关系.....
.....O.Luukkanen (42)
- (4) 落叶树收获量的遗传差异与林冠大小、结构.....
和持续时间的变异之间的关系R.E.Farmer (48)
- (5) 与环境条件有关的树形: 一个生态学观点.....
..... E.F.Brunig (59)
- (6) 引起树形差异的某些机制.....
..... L.S.Jankiewicz和Z.J.Stecki (73)
- (7) 某些北温带针叶树枝梢生长遗传差异的分析.....
..... M.G.R.Cannell, S.Thompson和R.Lines (84)
- (8) 森林树木光周期反应的遗传.....
I.Ekberg, I.Dormling, G.Eriksson和D.Von Wettstein(107)
- (9) 松属中枝梢发育的型式及其与生长潜力的关系.....
..... R.M.Lanner(118)
- (10) 叶—形成层关系和遗传改良的若干展望.....
.....P.R.Larson(136)
- (11) 植物激素在调节针叶树枝梢伸长、直径生长和.....
树冠型式中的可能作用R.P.Pharis(153)
- (12) 水分关系和树木改良..... T.T.Kozłowski(165)
- (13) 土壤—植物—大气系统的物理参数: 可以改进.....

木材产量的抗旱育种	M.T.Tyree(181)
(14) 火炬松中与抗旱性有关的形态生理特征	
J.P.Van Buijtenen, M.V.Bilan和R.H Zimmerman(196)	
(15) 森林树木的抗冻性	C.Glerum(205)
(16) 树木实生苗的抗冻筛选方法	R.Timmis(219)
(17) 影响树木对矿质养分反应的遗传因子	
..... P.A.Mason和J.Pelham(231)	
(18) 竞争、遗传系统和森林产量改进	E.D.Ford(241)
(19) 在树木子代早期表现中的母体效应	T.O.Perry(249)
(20) 挪威云杉的不同无性系和种源间在形态学、物	
候学和养分含量上的变异及其与树木改良的关	
系	J.Kleinschmit和A.Sauer(256)
附录: 本书主要树种拉汉名称对照表	(271)

(1) 生理遗传学、光合作用和生长模型

F. Thomas Ledig

(美国耶鲁大学林业及环境研究学院)

I. 引言

了解生长及其遗传控制是生物科学的基本目的。在设计农业和造林体制中，它还具有直接的实用价值，包括丰产类型的选择和育种。树木遗传试验所需的场地比短期作物要大得多，时间也要长得多，结果使环境方差增大和精确度降低。根据在苗期测定的参数去预测直到采伐年龄的生长，取消或减少长期的野外试验，对树木育种家们将有重大好处。早期评价会提高遗传增益速率，并在世界规模上提供社会的和经济的利益。

CO₂交换的速率（被光合CO₂固定和呼吸作用所调节）是决定干物质生长速率的最明显的因子之一，但不是唯一的因子。植物的形态发生在许多方面（简单的和复杂的）与CO₂交换过程是相互作用的。形态发生的型式已经根据经验作了讨论，但是还缺乏演绎的说明，因此在生长的预言上构成了一个重大障碍。只有模拟模型才能综合对生长中的遗传变异有作用的所有各种因子。

本文评述在CO₂交换（特别是在木本植物中）中遗传变异的已知事实以及报道CO₂交换和生长之间关系的目前情况。评述的第二部分引入一个标准的生长模型，并讨论如何能使它扩大以包括环境反应、树冠和太阳几何学、叶的适应、维持性呼吸和建造性呼吸、扩散途径、酶动力学和综合叶、茎、根发育的反馈机

制。不管这样一个模型能否根据实生苗参数来预言生长，它终将增进对生长成分的了解，提供一套植物育种的指导和揭示目前还缺乏认识的那些领域。

II. 光合作用和生长——一个因果关系问题

树木生长的整体是碳素化合物的积累。这些碳素化合物最终来自光合作用产生的ATP和 TPNH_2 所固定的 CO_2 。总干重中只有一小部分代表矿质元素。三十多年前，Smith (1943, 1944) 曾指出，在一个45分钟的光合时期中，一片叶子中碳水化合物部分的增加量相当于以 CO_2 形式同化的碳素。因此，如果能够在—个较长的时期测定总的 CO_2 同化，它应该与干重的积累直接有关。事实上，直到最近才在整体植物上令人信服地证实了这个假定。在24小时内鸭茅 (*Dactylis glomerata*) 累计的 CO_2 吸收与积累的干重密切相关 (Eagles, 1974)。在颤杨 (*Populus tremuloides*) 中，56天内的碳素积累，与通过连续记录 CO_2 交换所估计的量只差7—14% (Bate和Canvin, 1971)。

许多林学家和农学家已经提出可以用 CO_2 的吸收速率来筛选生长上的遗传差异 (如Bourdeau, 1958; Moss和Musgrave, 1971; Delaney和Dobrenz; 1974; Eagles, 1974)。实质上这个提法假定了生长是被碳水化合物的供应情况所调节的。另一个假说是生长速率调节了 CO_2 吸收的速率 (Sweet和Wareing, 1966)。有一个学说认为，在不存在“壑” (即活跃生长区域) 时，碳水化合物在叶中积累并通过反馈抑制作用限制光合的碳素固定。另一个学说，认为是分生组织 (或“壑”) 中产生的激素被运输到叶中并刺激了光合作用 (Bidwell等, 1968; Bidwell, 1973)。看来，很可能是激素和非反馈抑制作用提供了调节机制，因为 (a) 可溶性碳水化合物的浓度二倍于野外观察的水平，但不抑制光合作用 (Austin, 1972)，而 (b) 吲哚乙酸、激动素或赤霉素的外源

施用则刺激了光合作用 (Bidwell等, 1968; Wareing等, 1968)。不管“壑”是否调节光合作用, CO_2 吸收的速率显然是受形态和生理特征的遗传约束所限制。

III. CO_2 交换

A. CO_2 交换速率的遗传变异

有一些研究已经证实了在树种、种源、家系或无性系间光合和呼吸的 CO_2 交换速率存在遗传变异 (例如 Huber 和 Polster, 1955; Bourdeau, 1958, 1963; Rüscher, 1959; Huber和Rüscher, 1961; McGregor 等, 1961; Polster 和 Weiss, 1962; Reines, 1963; Gatherum, 1965; Krueger和Ferrell, 1965; Robertson和Reines, 1965; Campbell和Rediske, 1966; Burkhalter 等, 1967; Gatherum等, 1967; Ledig 和 Perry, 1967; Zelawski, 1967; Gordon和Gatherum, 1968; Schultz和Gatherum, 1971; Zelawski, 1971; Fryer和Ledig, 1972; Lunkkanen 和 Kozlowski, 1972; Corley等, 1973; Sorensen和 Ferrell, 1973)。火炬松 (*Pinus taeda*) 的 26 个全同胞家系中, CO_2 吸收速率的差异可高达两倍 (Ledig和Perry, 1967), 并且这种差异不是由快速光合家系产生的较活跃的“壑”所引起的。

在 CO_2 交换上的差异, 常常只在某些温度、辐射通量密度或年龄下是明显的。例如, 北美白松 (*Pinus strobus*) 的南方种源, 只在低辐射通量密度和低温下才不同于北方种源 (Bourdeau, 1963; 又见Townsend等, 1972), 欧洲赤松 (*Pinus sylvestris*) 种源间的差异仅在1年生时可以看到, 2年生时就看不到 (Gordon和Gatherum, 1968)。Larcher (1969b) 曾精辟地评述过环境变量和生长阶段对 CO_2 交换的效应。

光合对环境变量的反应型式是受遗传控制的。来自不同海拔的香脂冷杉 (*Abies balsamea*) 种群间对温度的光合反应是不同

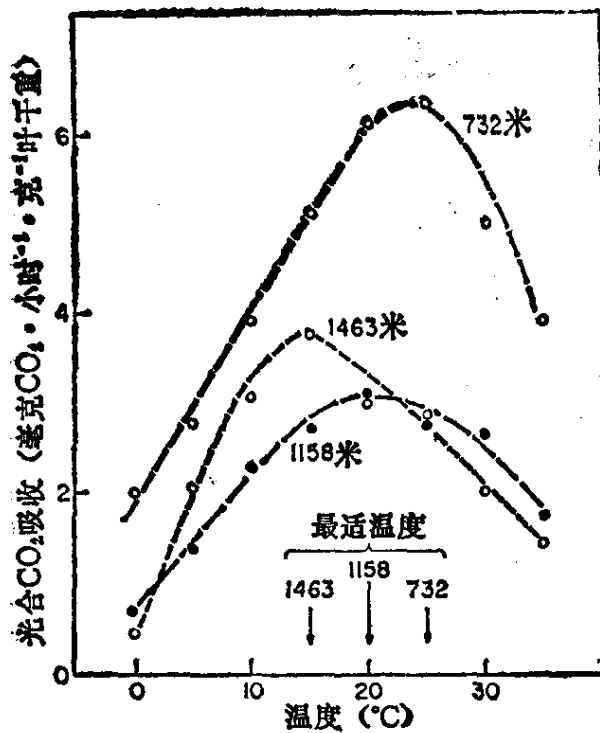


图1 种群来源于1463、1158和732米海拔高度，但生长在同一条件下的香脂冷杉对 CO_2 吸收的温度反应曲线。(Fryer和Ledig, 1972)

的(图1; Fryer和Ledig, 1972)。 CO_2 吸收的最适温度，从来自732米海拔种群的 23°C 左右，降低到来自1463米海拔种群的 17°C ，证实了对夏季温度的遗传适应，因为夏季温度随着海拔的增高而降低(图2)。

除了对环境波动的短期反应外，对为期数天或数月的新条件的驯化或适应能力上也有遗传变异。如果早先生长在 26°C 和100英尺-烛光下(模拟林冠下的条件)，不管在测

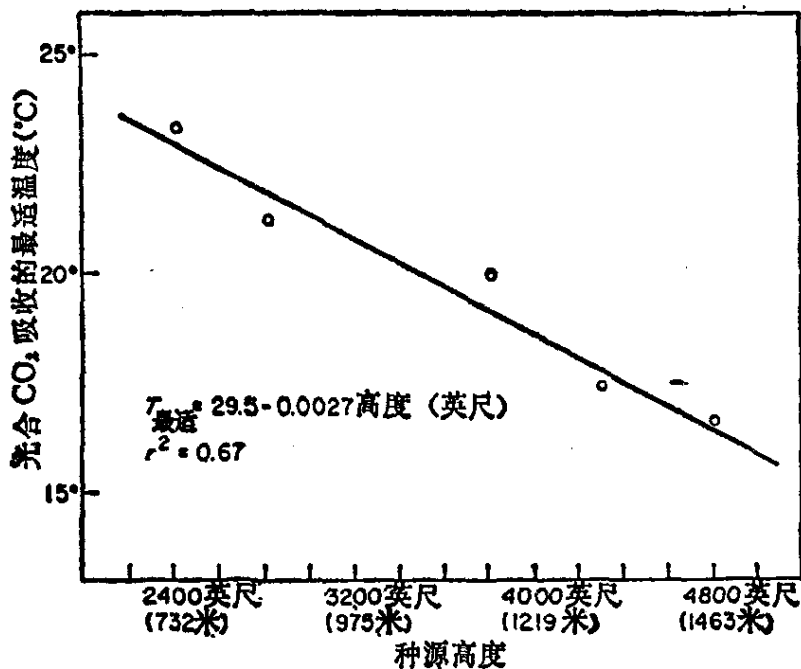


图2 香脂冷杉的光合最适温度与种源高度的关系(Fryer和Ledig, 1972)

定CO₂交换时的光线和温度条件如何，红云杉(*Picea rubens*)的CO₂吸收速率均高于黑云杉(*Picea mariana*)。如果早先生长在12℃和100英尺-烛光下，情况则相反，即使是在26℃和100英尺-烛光下测定，黑云杉的CO₂吸收速率均高于红云杉(图3)。光合反应决定红云杉和黑云杉在演替顶极林中的生境，前者出现在较温暖的高地，后者在沼泽和排水区域，那里沉积着较冷的空气。

B. CO₂吸收速率和生长的遗传变异

CO₂吸收速率常常与用地上部分干重或鲜重表示的实生苗“生长”没有关系，或者甚至呈负相关(例如Reines, 1963;

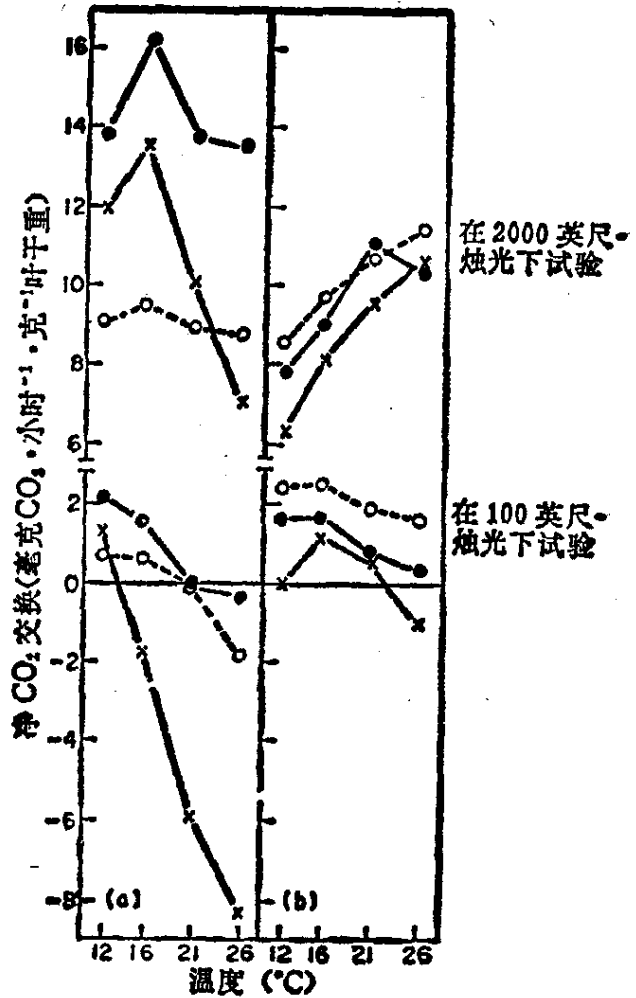


图3 在一系列温度下测定时，12℃(a)或26℃(b)的长期驯化温度对黑云杉(·)、红云杉(o)及其杂种(x)CO₂交换速率的效应。上方曲线是在2000英尺-烛光下测定的，下方曲线是在100英尺-烛光下测定的。驯化光强为100英尺-烛光。(Manley和Ledig, 付印中)

Gatherum, 1965; Krueger和Ferrell, 1965; Borsdorf, 1967; Burkhalter等, 1967; Ledig和Perry, 1967; Neuwirth, 1967; Gordon和Gatherum, 1968)。大苗叶片间的相互遮阴较小苗严重，这可能是造成负相关的原因。互不重叠的松树针叶，在3000英尺-烛光下，达到其最高CO₂吸收速率，而整株实生苗，由于下部针叶被上部针叶遮阴，甚至在9000英尺-烛光下，仍未达到

其最大速率 (Kramer和Clark, 1947)。在各松种间, CO_2 吸收的速率, 随每束针叶数的增加而降低 (Uhl, 1937), 这种现象可以用叶丛愈密相互遮阴愈严重来说明。Zelawski等 (1973) 将欧洲赤松实生苗放入一完整球体中进行光合研究, 进一步证实了相互遮阴的重要性。在完整球体内, 多向漫射光中的遮阴情况较在单向光中为轻, 如所预料, 在完整球体中出现了最高的 CO_2 吸收速率。

CO_2 交换与干物质积累的遗传变异间很少有正相关。但是, CO_2 交换说明了已生长30天的两个玉米品系间的差异 (Heichel, 1971), 并且大齿杨 (*Populus grandidentata*) $\times$ 银白杨 (*P. alba*) 的四个无性系的 $1\frac{1}{2}$ 月生生根插条在净 CO_2 交换和总干重上具有一致的顺序 (Gatherum等, 1967)。在Huber 和 Polster (1955) 的典型研究中, CO_2 吸收说明了杨树无性系间在生长上的一些变异, 但是相对叶面积说明了更多的差异。

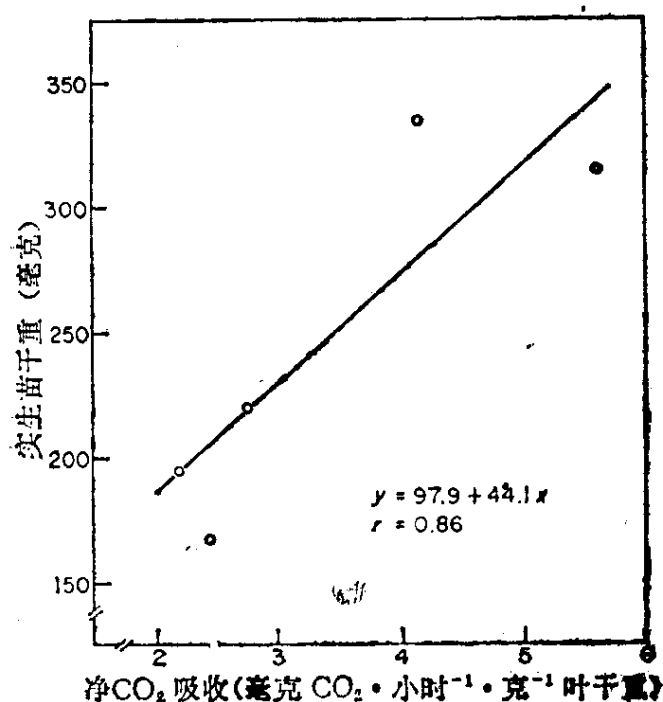


图4 来自不同高度起源的香脂冷杉中干重和 CO_2 吸收速率间的相关 (Fryer和Ledig, 1972)

CO_2 吸收速率和生长间的正相关, 在控制的环境中, 如在温室或生长箱中, 最容易观察到。当生长在 27°C 的平均温度中时, 来自不同海拔区的五个香脂冷杉种群的实生苗干重与在同温度下的 CO_2 吸收速率相关 (图4; Fryer和Ledig, 1972)。在红云杉和黑云杉中, 它们的杂种 (回交的和轮回回交的) 在一系列控制环境中的生长与在同温度下的

CO₂ 吸收速率有关

(图 5; Manley 和 Ledig, 付印中)。在 2000 或 100 英尺-烛光与 26° 或 12°C 的温度相组合的环境条件中, CO₂ 吸收和生长的相关范围为 0.45—0.87。在整个环境条件和杂交中, 相关系数是 0.87。

在野外, 在 1、2、6 和 7 年生时班克松 (*Pinus banksiana*) 的 10 个种源间高度上的差异与十月份的 CO₂ 吸收速率呈正相关 (Logan, 1971, 1974)。温带树木中

CO₂ 吸收速率的变化, 从冬天的接近于零, 到夏季的达到最大速率。这些变化, 部分是由于内部控制, 部分是由于对温度和光周期变化的适应。因为适应性 (即适应环境的能力) 本身是在遗传的控制之下, 在一年中的某些时候 (而不是在其它时候) 出现 CO₂ 交换的遗传变异是十分寻常的 (例如 Ledig 和 Perry, 1969; Ledig 和 Botkin, 1974)。

C. 光合作用的季节型式

在标准温度条件下, 如 20° 或 25°C, 许多北温带常绿树种 (包括裸子植物和被子植物) 光合作用季节型式的特征是: 冬季 CO₂ 吸收能力很低, 到春天迅速提高, 六月份前后达最大值, 继续维持

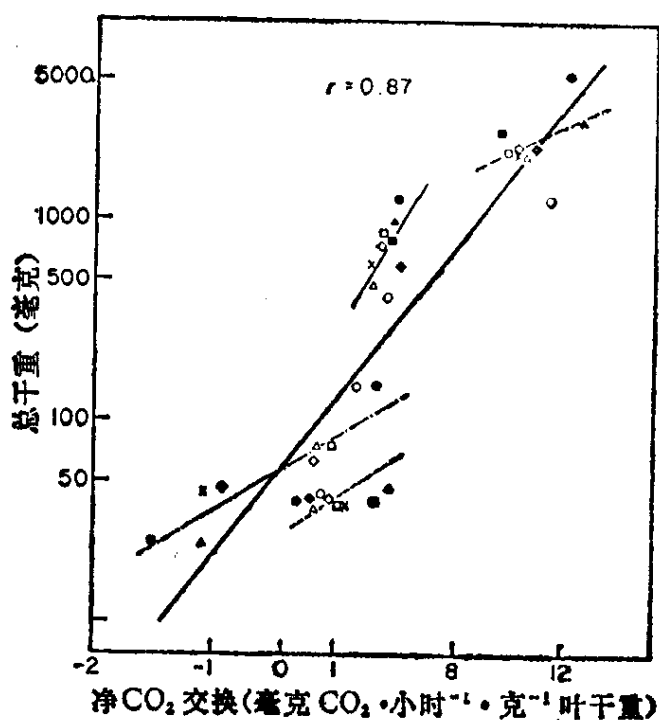


图 5 在黑云杉 (·)、红云杉 (○) 和从黑云杉通过 F₁ 杂种 (×) 到红云杉的各级杂种类型 (▲、■、◆、×、◇、□、△) 中干重和 CO₂ 吸收速率间的相关。实生苗在 100 英尺-烛光, 12°C -----; 100 英尺-烛光, 26°C — · —; 2000 英尺-烛光, 12°C ——; 2000 英尺-烛光, 26°C ———下生长和测定 (Manley 和 Ledig, 付印中)

高的速率直到九月或十月份 (Saeki和Nomoto, 1958; Bourdeau, 1959; McGregor 和 Kramer, 1963; Tranquillini, 1963a; Negisi, 1966; Shiroya 等, 1966; Lister等, 1967; Steinhubel 和 Halas, 1969; Larcher, 1969b; Clark 和 Bonga, 1970; Halas, 1971; Albrecht, 1972)。与此不同, 落叶的裸子植物和被子植物显然在七月或八月初达到最大能力, 接着便逐步下降, 到十月中旬接近于零 (Saeki 和 Nomoto, 1958; Logan 和 Krotkov, 1968; Schulze, 1970; Ledig和Botkin, 1974)。如果在野外的环境温度下测定 CO_2 吸收, 即使裸子植物, 在净光合上也会表现出早期下降 (Parker, 1961; Rastorgueva, 1966; Helms, 1965; Mooney等, 1966)。这些通性的例外情况也有所报道 (Clark和Bonga, 1970; Zelawski 等, 1971)。 CO_2 吸收的季节型式受土壤和气候因子的影响, 例如, 当油桐 (*Aleurites fordii*) 实生苗在低氮水平下生长时, 光合 CO_2 吸收的下降速率较在高氮水平下生长时为快 (Loustalot 等, 1950)。并且, 阴蔽处生长的植物在秋季中维持高速率 CO_2 吸收的时间较向阳生长的植物为长 (Schulze, 1970; Halas, 1971)。

在季节型式上的种间变异已被充分证实。接近于最大光合能力的时期, 日本赤松 (*Pinus densiflora*) 要比柳杉 (*Cryptomeria japonica*) 或日本扁柏 (*Chamaecyparis obtusa*) 长得多 (Negisi, 1966), 欧洲落叶松 (*Larix decidua*) 和日本落叶松 (*L. leptolepis*) 要比深褐落叶松 (*L. russica*) 长得多 (Ledig 和 Botkin, 1974; 见图 6)。已经报道, 甚至在冬季温度低于零度时, 针叶树仍能有 CO_2 净吸收 (Parker, 1953; Schulze 等, 1967)。在北卡罗来纳州的落叶树美国枫香 (*Liquidambar styraciflua*) 和常绿树火炬松中 (Perry, 1971) 以及在英国的欧洲赤松中, 观察到实生苗越冬后干重的显著增加, 但在康涅狄格州的落叶松或美国梧桐 (*Platanus occidentales*) 中并不如此 (Ledig 和 Botkin, 1974)。这些差异可能多半是气候上的而不是树种

特有的。

在同化的年型式上的种内遗传变异，已在欧洲赤松各种源 (Zelawski, 1967) 和火炬松各家系 (Ledig和Perry, 1969) 中被观察到。在春季具有较高 CO_2 吸收速率的一些种源和家系，在秋季具有较低的速率。吸收速率等级的季节变异，常常是光合和生长间找不到相关的原因之一。

比较在吸收速率上存在季节变化的一个方法是计算整个时期中同化的积分。在火炬松的26个半同胞家系中，这个总和与观察到的在干重生长上的差异有密切关系 (Ledig 和 Perry, 1969)。光合速率的积分已被建议作为加拿大半干旱省份中小麦的一个选择指标 (Kaul 和 Crowle, 1974)。Larcher (1969 a) 强调最后的产量决定于“生产时期”以及

CO_2 吸收的最大速率，因此，必定与季节同化速率的积分有关。树木吸收 CO_2 的季节变异比农作物重要得多，因为大部分农作物是生长季节较短的一年生植物，而树木必须对付整年中所经受到的各种各样的环境条件。

D. 碳素平衡和生长模型

碳素平衡是由叶面积乘以 CO_2 吸收速率的积减去呼吸质量乘

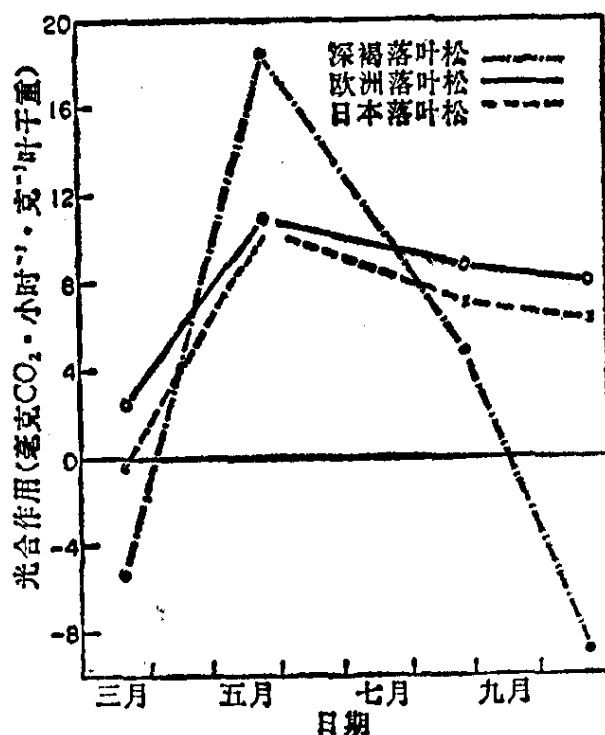


图6 欧洲落叶松(o)、日本落叶松(x)和深褐落叶松(·)第二年实生苗的净 CO_2 吸收的季节型式。实生苗生长在康涅狄格州，在4000英尺-烛光 and 相当于日平均最高温度下测定。(Ledig和Botkin, 1974)

以 CO_2 释放的积所决定。在某些研究中，单株树木或整个森林的生物量增长与碳素平衡的估计值相平行 (Tranquillini, 1963a, b; Botkin等, 1970; Schulze, 1970; Connor等, 1971; Gartledge和Connor, 1972)。碳素平衡法还能在短期生长箱试验中，以很高的精确度说明干物质的生产。例如，在一星期内，它可以估计白车轴草 (*Trifolium repens*; McCree和Troughton, 1966) 和甘蓝 (*Brassica oleracea*; Čatsky等, 1967) 的干重生长。在较长的试验 (30天) 中，碳素积累的估计在向日葵 (*Helianthus annuus*) 中精确度可达收获值的 99%，在杨树中可达收获值的 85—93%，虽然达到这样的精确度需要对整株植物的 CO_2 交换进行连续的监测 (Bate和Canvin, 1971)。如果对 CO_2 交换速率仅作短时期的测量，每日 CO_2 吸收总量的估计误差在 25% 以内 (Bate和Canvin, 1972)。

Ledig (1969) 以积分方程的形式提出了碳素平衡法的一个数学公式。在试图使方法具有预言性的一个尝试中，叶、茎和根组织的量是按照异速生长方程式增长的 (Chang和Huang, 1973)。用计算机将火炬松 26 个全同胞家系的方程式反复求值。在 21 星期生时，预测干重和实际干重间的相关为 $r = 0.97$ (图 7; Ledig, 1969)。在其它两个试验中，对三个落叶松属树种和三个美国梧桐半同胞家系的干重进行了两个生长季节的模拟。模拟的和观察的干重级别是相同的 (图 8; Ledig和Botkin, 1974)。但是，方程式中叶、茎和根间生长的分配和 CO_2 交换的季节型式的各项是以实验为根据的，并且没有确定这种生长模型是否能在观察范围之外预言生长。无论如何，利用模型来说明生长中的遗传变异还没有其它实例，所以，试验结果对进一步发展这方面的工作是个鼓舞，今后的途径也许是将几个更为现实的模型结合起来。

Negisi (1966) 所用的碳素平衡概念较 Ledig (1969) 的更为复杂和更为现实，因为碳素积累是根据光照和温度反应曲线加上按小时平均的温度和辐射通量密度的每月频率来计算的。Mon-

si 和 Murata (1970) 以及 Ross (1966) 的模型在理论上是优异的, 因为他们明确地包括了各器官的维持性和建造性呼吸以及说明了同化物在各器官间的重新分配。

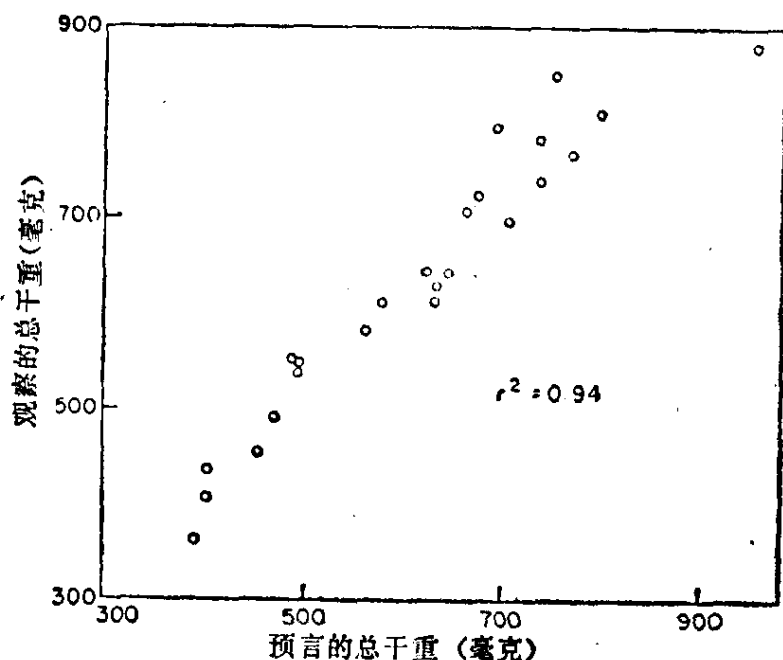


图7 火炬松的 26 个全同胞家系在 21 星期生时观察的干重生长与借助一个模型利用 NAR 和分配常数计算的干重间的关系 (Ledig, 1969)

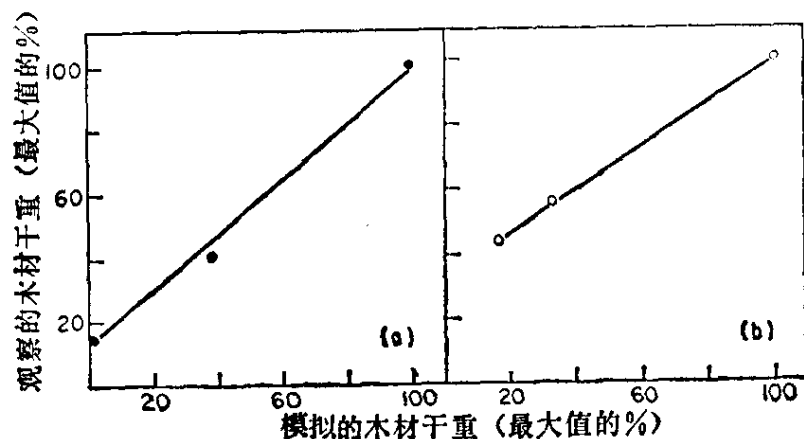


图8 两个生长季节后观察的干重 (最大值的%) 与从 CO_2 交换速率和光合产物分配计算的干重 (最大值的%) 间的关系。(a) 欧洲落叶松, 日本落叶松和深褐落叶松。(b) 美国梧桐的三个半同胞家系 (Ledig 和 Botkin, 1974)