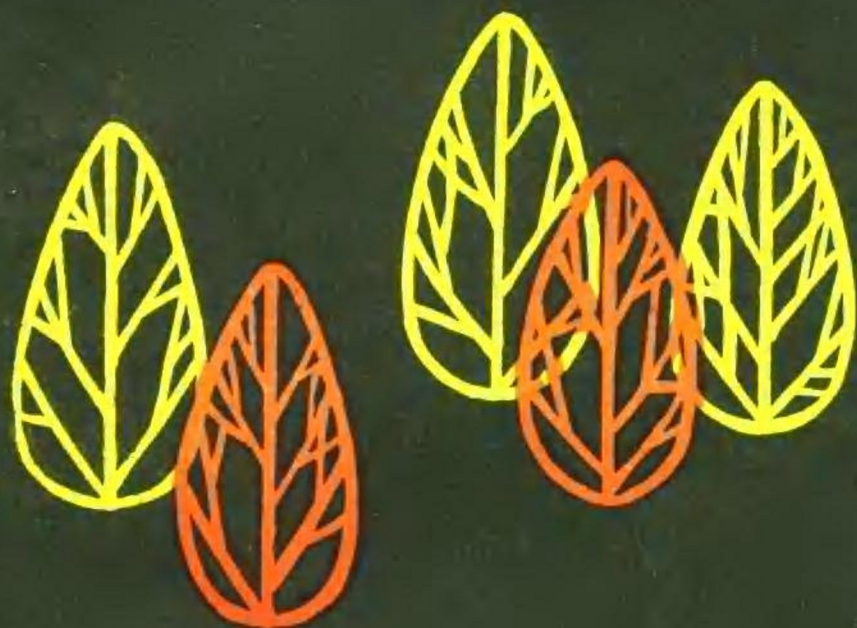


[美]P.J.克累默尔著 汪振儒 张英伯 吴相钰 梅慧生 译

树木生理专题讲演集



中国林业出版社

树木生理专题讲演集

P.J. 克累默尔 著

汪振儒 张英伯 译
吴相钰 梅慧生

中国林业出版社

A Collection of Lectures on Tree Physiology

P.J. Kramer

Duke University, U.S.A.

树木生理专题讲演集

美国杜克大学 著

P.J. 克累默尔

汪振儒 张英伯 译

吴相钰 梅慧生

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 农业出版社印刷厂印刷

850×1168 毫米 32 开本 4.25 印张 10.4 千字

1982 年 1 月第 1 版 1982 年 1 月北京第 1 次印刷

印数 1—5,000 册

统一书号 16046·1052 定价 0.55 元

序 言

本书各章是1979年9月下旬到10月去中国访问作为讲稿而写成的。因有北京中国林业科学研究院的邀请，才有可能作这次访问，在此对中国林业科学研究院和该院副院长吴中伦博士表示感谢。讲演的主题是经过同吴博士和中国林业科学研究院的同事商洽后决定的。其内容显然与中国林业工作者所关心的问题有关，但其大部分材料或许同样能引起园艺学家或农学家的兴趣。原来这些章是针对不同的听众写的，所以材料有些重复，或许这可作为对某些概念的强调。

第一章讨论了生理学在林业中的作用，说明为了有成效地培育树木和其它植物有必要理解它们的生理。第二章对植物生理学近年来某些方面的进展作了评述，以后几章是植物水分关系和水分逆境对植物的影响。植物水分关系占了相当的篇幅，因为干旱和水分亏缺在中国的林业和农业中产生着十分重要的作用。最后收入了“在植物研究中应用受控制的环境”一章，我认为，如想有成效地研究环境逆境对植物过程和植物生长产生影响的很多问题，必须在受控制的环境中进行。

在我的讲述中，重点放在环境因子对植物过程的作用，而不放在过程的生物化学或生物物理方面，这样作，如在第一章中指出的，是由于生长的质和量通常是受环境和生理过程的相互作用控制的。在这方面引述有很多文献，如读者愿知道更多的不同类型，可以参看原文。

我看到中国植物科学家对因长期隔离而产生的缺陷进行补救

正在取得进步，表示欣慰，并希望这些讲演指出了植物生理学当前的一些趋势而能对他们有所帮助。但讲演只涉及到少数几个领域，想要获得更多资料的植物科学家还应参考当代的教本和刊物，如《植物生理学》(Plant physiology)，《试验植物学杂志》(Journal of Experimental Botany)，《加拿大林业杂志》(Canadian Journal of Forestry)和《林业科学》(Forest Science)。

对汪振儒博士、张英伯博士、吴相钰教授和梅慧生教授等将本书译成中文和将本书整理使其能以出版的中国林业科学研究院表示感谢。我能有机会参加恢复中华人民共和国和美国之间的科学交流，感到特别荣幸，并希望为了两国科学的利益这种交流将增多。

P.J. 克累默尔

(汪振儒 译)

目 录

序言

第一章	生理学在林业中的作用.....	(1)
第二章	植物生理学进展.....	(25)
第三章	植物水分关系研究的进展和问题.....	(55)
第四章	水分逆境和耐旱性.....	(79)
第五章	人工控制的环境在研究工作中的应用.....	(111)
编后记		(129)

第 一 章

生理学在林业中的作用

一、绪论 遗传潜势和环境对生理过程的相互作用

二、植物生理学贡献的局限性

三、光合作用与产量

四、产量常受环境因子的限制

1. 温度干扰

2. 水分逆境

五、如何增加植物生理学的贡献

六、林业中有兴趣的问题

1. 干旱和水分逆境

2. 温度

3. 二氧化碳

4. 矿质和氮素营养

5. 根系

6. 生长分析

7. 光合产物的分配

8. 将来的发展

七、参考文献

一、绪 论

林业的任务是尽可能地高效率地培育树木，这常意味着使每单位土地每年生产尽可能多的木材。其次，更重要的是保持水土，提供游息和维护美观的效益。我们相信，为了有效地培育树木，要懂得树木是如何生长的就需要有树木生理学知识。植物生理学的任务是了解植物生理过程的机理，如何受环境因素的影响及其在植物生长中如何相互作用。

大田和林木的产量，依靠植物的遗传潜势和生长环境的相互

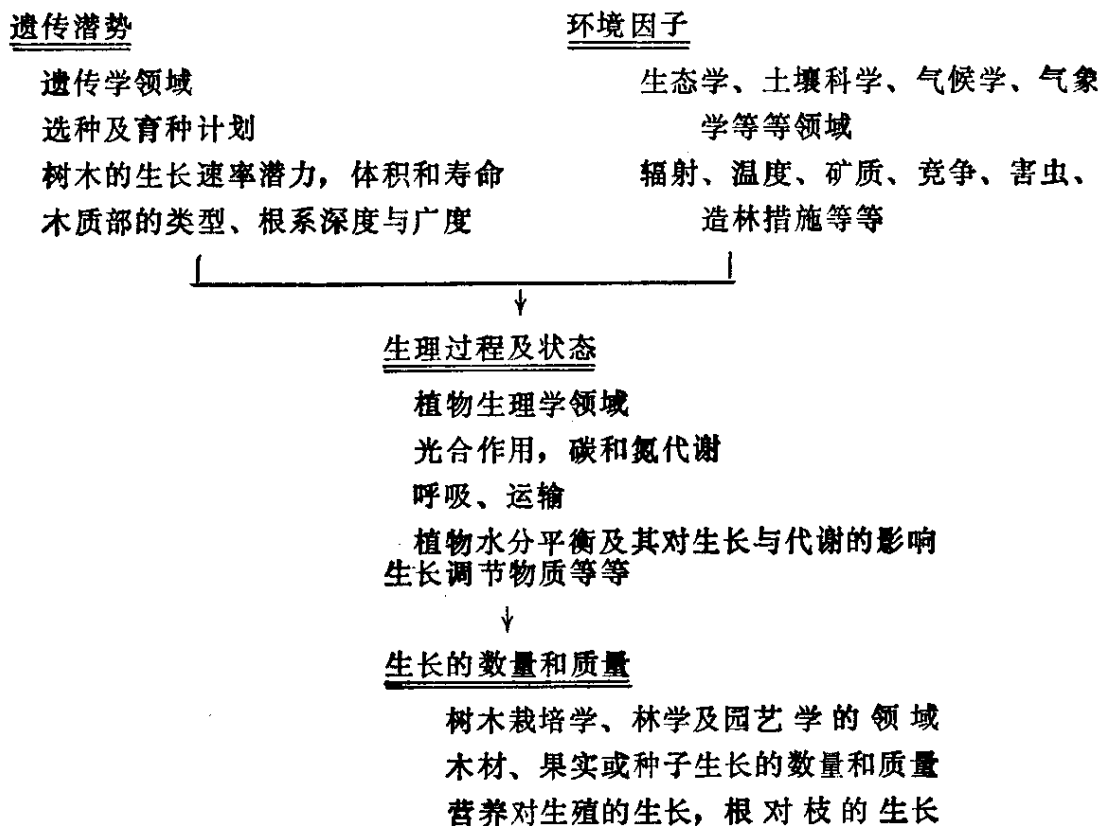


图 1—1 遗传与环境的相互作用

(引自 Kramer and Kolowski 1979)

作用。而基因型和环境的变异，包括气候和营林措施，则控制着植物生长的生理过程。所以，生理过程是受遗传潜势和环境作用的机器用来产生生长的数量和质量或者我们称之为产量的表现型。这种关系见图 1—1。

植物育种家培育高产或速生品种的唯一途径是创造生理过程高效联合的基因型，其结果造成更有效的结构，例如深根，或具有效率高的总体生理。

同样，那些不良环境因素，如干旱、热或冷、施肥或其它栽培措施、虫害或病害等，可以影响产量的唯一方式是影响植物生理过程。干旱减慢生长是由于植物水分亏缺造成气孔关闭及减低光合作用，失去膨压并停止细胞增大。更严重的逆境可能造成细胞或分子水平的不可逆转的伤害。氮素或矿质营养的缺乏，可减慢生长，因为它们是某些生理过程必不可少的成分。由昆虫或菌类造成落叶是有害的，因为减少了可供光合作用的叶面积，并且由于昆虫的吞食似乎产生某种生理影响。韧皮部的伤害则干扰了运输。根系的伤害减低了水分和矿质营养的吸收。

这样，似乎植物生理学及生理过程可能在树木及作物改良的研究中占主导地位。作物及树木育种家必须与生理学家合作，尽力达到最有效的综合生理过程。同样，农学家、造林学家、园艺学家及土壤学家必须研究控制这些过程的最适宜的环境。栽培措施只有提高生理过程的效率，才能算做成功。

二、植物生理学贡献的局限性

植物生理学对林业、园艺和农业已经做出重要贡献，特别是在矿质营养、水分关系、生长调节物质及除莠剂等领域。但是，它比应当或可能作的贡献要少，尤其是鉴于图 1—1 所示的主导地位。实际上几乎没有一个育种计划是为实现改良生理过程而设计的，

部分原因是由于关键性的生理过程尚未确认 (Blum, 1980)。另一方面, 对改良树形及木材容重已予相当注意 (Cannell 和 Last, 1976), 而且培育了作物更有效的根系 (Taylor, 1980)。

展望未来, 似乎作物和树木的育种及改良计划将更有选择性。例如, 象干旱或耐热或高产等概念太一般化, 将不能再作为育种计划满意的基础。植物育种者需要知道什么样的逆境限制着生长及什么样的生理适应或形态适应将使植物能受最低限度的伤害, 而从这些逆境中幸存下来。

有几个原因说明为什么植物生理学对改良产量所作的贡献比它应当作出的少: 一个原因是植物生理研究着重于生理过程而不是着重那一个问题。植物生理学家时常对得到生理过程的资料比解决植物生产问题更为关心。他们对过程的机理, 如光合、呼吸和运输等, 比对那些和生长与产量相关性付出更多的注意力。进而言之, 有些研究的科学重要性很大, 但在农业上可能没什么用处。例如: 分子和细胞生理学可能对生物科学已做出很重要的贡献, 但迄今对作物增产还没有多大贡献。

最后, 必须承认很多有用的生理学资料在农业和林业上还从来没有用过, 因为试验室和大田的科学家们中间的沟通有隔阂。这两方面交换资料常是在等机会, 并且大田科学家从来不学习有用的试验室研究, 而试验室科学家常不听田间有趣和重要的问题。这种隔阂有时由于学科的专门化和某些心理问题而恶化。学科的组织常使两类科学家分隔, 并且田间工作者和试验室工作者, 对彼此的活动有互相贬低的倾向。

需要有步骤地把田间工作者和试验室工作者聚到一起, 这样他们可以交换情况, 并对彼此的问题有所了解。要达到此目的可以安排试验室工作者有机会到田间旅行及从事田间工作, 或举行年度工作会, 把植物生理学进展告诉田间工作者。

三、光合作用与产量

研究光合作用的经验说明，用常规方法应用生理资料使作物增产是困难的。根据物质生产靠光合作用事实导致一种似乎合理的设想，即净光合率如果能增加，产量也能增加。这样引起美国科学家们和各种咨询委员极力主张对光合作用基本过程要做更多的研究。在过去20年中，对光合作用与产量关系的研究沿着两个方向进行，一是寻找具有每单位叶面积高效率光合作用的植物，另是研究光合作用的机理。

最初的设想是每单位叶面积具有高效率二氧化碳固定的植物，可以生长更快，产量更高。不过，广泛的研究显示出在田间作物产量 (Evans, 1975a) 和林木 (Carter, 1972; Helms, 1976) 的产量与光合作用的相关常是不紧密的。对苹果 (Maggs, 1965)、玉米 (Duncan and Hesketh, 1968)、大豆 (Lenz and Williams, 1973; Peet, 1978) 和麦子 (Evans, 1975a) 等植物的各种遮荫和去叶试验指出，那些作物早已具有比它们经常所用的光合能量多得多了。当时讨论光合作用与产量关系时，Evans (1975a, p.334) 陈述“二者之间的正相关是没有任何一点证据的。为选择较高光合率而导致增产也没有例证。”

另外一个方向的研究是涉及探索光合作用的碳素途径，并观测到至少在一些条件下 C_4 植物比 C_3 植物更有效率。这种结果导致希望用遗传工程或诱导突变，把 C_4 途径转移到象大豆之类的 C_3 植物。这似乎不大可能，因为涉及到很多的结构和生化的变化及很多的基因。究竟在作物水平上 C_4 光合作用是否真的比 C_3 光合作用更为有效是有些争论的。(Gifford, 1974; Baskin and Baskin, 1978; Monteith, 1978)。

探讨保存植物的碳水化合物的可能性也已引起兴趣，这是用

寻找一种遗传的或化学的方法来减低光呼吸，由于光呼吸能消耗高达 50 % 的光合产物 (Zelitch, 1975, 1979; Oliver and Zelitch, 1977)。这就需要封阻 RuBP-羧化酶的加氧酶活力而不封阻它的羧化酶的活力。但是，光呼吸受抑制而不降低光合作用似乎是可疑的 (Servaites and Ogren, 1977; Powles and Osmond, 1978)。对这些和其它增加光合作用效率的倡议，Bassham (1977)、Radmer and Kok (1979) 与 Zelitch (1975, 1979) 已作了更详细的讨论。另一种方法是用选择叶子的较好曝光来改良“作物结构” (crop architecture)、(Trenbath and Angus, 1975)。

从这种研究得到的资料是在科学上很重要的，但迄今对增长作物产量的贡献极少或没有。这是部分由于作物的光合潜势，(用每单位叶面二氧化碳固定速率来表示) 很难控制。另一部分是由于光合速率常为不良环境因子影响生理过程所限制，例如对气孔的张开要比对叶绿体含量的活动影响更大。此外，生长可能依靠叶面积的快速伸展比单位叶面积光合速率要多些 (Watson, 1952; Duncan and Hesketh, 1968; Patterson, et al., 1979)。并且，随着光合作用的过程如暗呼吸、运输及光合产物分配到各个器官中，这些过程可能同光合作用过程一样的重要 (Evans, 1975b)。

四、产量常受环境因子的限制

用农民和林业人员的标准来说，产量主要受不良气候、矿质营养、昆虫及病害所限制。不管是变种或栽培或营林措施如何的好，最终产量主要靠适宜的气候。这样，似乎研究作物产量的合理起点是测定在某一地区某一种植物，哪一个是最起限制作用的环境因子。Kozlowski (1969) 对环境逆境与树木生长的关系作了详细的讨论。两种最经常的限制环境变量是温度和水分，下面将作详细讨论。

1. 温度干扰

关于环球温度少许升高或降低可能影响植物生长及产量的问题已有相当议论。这从长远上看可能是重要的，但短期的不正常的高温或低温对各种生长阶段的影响更有直接重要意义。晚霜对果树和作物的影响是众所熟知的。但是，短期的高于或低于平均温度，对林木的影响缺少这方面资料。所以我们必须从作物的经验来阐明这一问题。在栽培棉花或移植烟草以后，有一周的低温或玉米授粉期内有一周的干热天气，对产量的影响比整个生长期温度有一、二度稍高或稍低的偏差所造成的影响更大。

大多数作物净光合作用的最适温度是 20—30 °C，但我们关心的主要是几天内的不正常温度。Patterson and Flint (1979) 的数据说明棉花在低于正常大田温度三或四度，经过三天所减低的生长，要比对杂草、天鹅绒叶 (Velvet leaf) 及有距的 *Anoda* (Spurred *Anoda* 锦葵科) 的影响为大。Patterson et al. (1979) 另一研究指出杂草 (*Rottboellia exaltata*) 的生长明显地受温度在 25—30 °C 内仅有三度变化的影响。有几个例证说明“冷伤” (chilling injury) 在温度低于 15 °C 时对玉米、棉花、高粱及其它植物的影响，并且很多这种伤害归因于破坏了光合作用器官 (McWilliam and Ferrar, 1974)。然而这种伤害同水分逆境有关，这是由于低温减少水分吸收造成的。这种道理已经建议用于研究棉花 (Arndt, 1937 ; St. John and Christiansen, 1976) 菜豆 (Crookston, et al., 1974) 及大豆 (Taylor and Rowley, 1972)。

把刚移植的烟草放在比对照的温度只低摄氏四度的情况下，经过一周到十天后，叶子的长与宽度比例就有所增加 (Raper, 1972)。有些报告说明温度在种子形成期间明显地影响种子发育、发芽及幼苗生长。例如 Akpan and Bean (1977) 对牧草；Powell and Huffman (1978) 对高粱及 Thomas and Raper (1975) 对烟

草等研究，见图1—2。

假如对温度干扰影响生理过程的方式更有了解的话，这可能发展出具有更大耐性的品种。这是植物生理学家可以和正在作出的重要贡献。事实，在细胞水平上对温度逆境伤害原因的了解要比同样水平上对水分逆境伤害的了解为多。

2. 水分逆境

光合作用及其它基本生理过程的减弱，可能是由于受水分逆境要比其它所有环境因子的总合更为经常。虽然水分逆境影响

植物生理和生长的各方面，其减低生长和产量的主要部分是与降低光合作用有关。造成这种降低的原因有三种路线：

- (1) 减小叶形和光合作用面。
- (2) 关闭气孔，减少通向叶绿体的二氧化碳供应。
- (3) 破坏叶绿体的结构。

对水分逆境影响光合作用及其它生理过程的大量文献，Begg and Turner (1976)、Boyer (1976)、及Hsiao (1973) 已作评述。很显然，从生理学观点需要在细胞和分子水平上进行研究，解释如何缓和水分逆境以阻止各种生理过程。我们还需要更多的知道关于耐脱水，气孔和角质控制失水和二氧化碳交换，调节渗透及整体植物的特性，如生根的深度和广度以及根的透性等等。

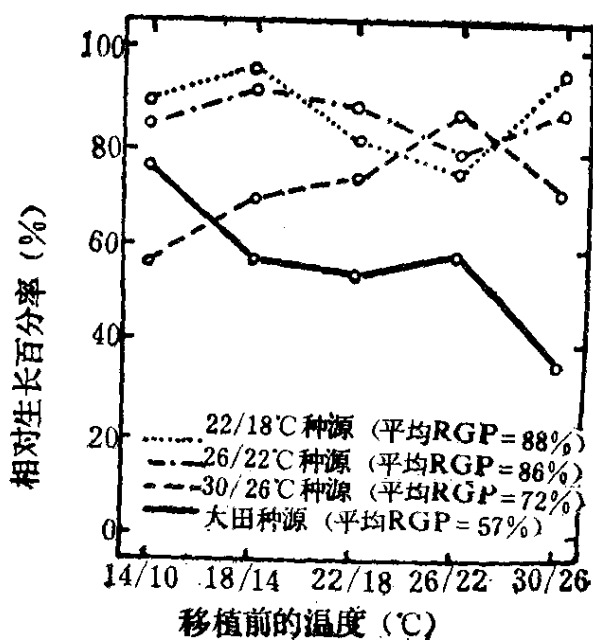


图 1—2 烟草苗来源于三种温度控制区所生产的种子，生长在 5 种温度中，及大田的种源
其相对生长率是根据平均鲜重、干重和最大叶面积表示来自四个种源的植株生长最大值的百分数
(引自 Thomas 和 Raper 1975)

植物和水分关系及水分亏缺的影响将在以后章节作详细讨论。

五、如何增加植物生理学的贡献

生产方面的研究依赖于选择重要的问题以及使用恰当的方法去解决。有些读者可能责怪我强调解决问题而不利于间接的、有创造性的基础问题研究。但是，当时间、经费和科技人员等有限制而必须制定优先权时，结果会造成某类的研究要比其它得到更多的支持。这样就迫使管理领导人对那些能在重要科学知识有贡献的长远规划和解决特殊问题的短期规划之间，作出困难的选择。

总之，科学重要进展是由具有创造性的、受过良好训练的科学家们得到足够的支持，并允许进行凡是他们认为有兴趣的、重要的工作。这些人作出重要贡献，有时开拓新的领域并间或获得诺贝尔奖金。他们提供基础科学的知识，成为工艺技术进展的依据，如果有益的科学体制能发展下去，科学家们应受到支持和鼓励。但是，在任何国家一定时代中，这样的人是相对少的。

另一方面，每个国家都有很多重要问题需要解决，并且科学团体对社会有义务试图找出解决问题的答案。一旦心理障碍得到克服，这类问题的解决可以使科学家们象做每个人的研究一样得到满意的结果。进而言之，解决问题的研究需要进一步探索基础研究的领域。例如，在花卉栽培中，研究光周期的重要意义在于使光生物学做更多的基础研究，而且发现了光敏色素。

我在前面谈过，生产方面的研究首先要靠选择重要的问题。现在我觉得，假如作物和林木产量主要靠环境因子，那么最重要的研究领域是环境或逆境生理学。在这领域中，学科间的研究是必不可少的。成功的研究需要有农学家、造林学家、土壤科学家及气象学家组成的队伍去鉴定限制产量的逆境。这时植物生理学

家可用试验室和人工气候研究去测定那些生理过程受到影响及在发育的什么阶段发生伤害。当问题在生理过程水平上已经确认后，育种家可以探索其遗传特征（适应性）使植物能抵抗逆境受到最少的伤害。同时农学家和造林学家可以探索减轻伤害的栽培和经营方法。

组织这类多学科间的研究队伍是困难的，因为科学家们的安排和训练都是趋向个人性质的。部分原因是大多数哲学博士所承担的研究，很少或没有同其他研究生相互联系。我们应当在研究生中组织更合作的研究计划，并使他们接触更多的田间工作和整个植物问题来开阔他们的经验。他们的研究常是限于试验室内的单一生理过程，例如，单纯研究光合作用的碳素途径、电子传递或单一的酶系统，而忽视了整个植物生长问题之间的相互关系。这种专一的研究可能帮助树立狭隘领域专家的声望，但很少能解决植物生产问题。这些问题是如此广泛和复杂，需要多学科研究共同解决。

六、林业中有兴趣的问题

现在我从思考如何去作研究转到讨论一些值得进一步研究的问题方面。林木存在很多有趣的重要问题，那些至少是部分地属于生理的性质。有些是老问题，如耐旱性；另外有些是新问题，例如环境变化造成二氧化碳浓度增加的影响；有些是关于林业上的新方法，如缩短轮伐期和树木的整体利用。我们只能讨论几个问题，但读者可以增加其它问题，并各自考虑涉及到什么生理过程。

1. 干旱和水分逆境

象我在水分逆境与耐旱性那次讲演中所指出的，较多的植物因受干旱致死或减慢生长要比其它任何单一环境因子更为经常。这主要是因水分亏缺干扰植物的每个生理过程。多年生植物如树

木也不能免受干旱的危害。但常绿植物，如北美黄杉生长在温和气候中就不减慢，这是因为大部分光合作用是在雨季中进行的 (Waring and Franklin, 1979)。树木的耐旱性象大多数植物一样，主要依靠其延缓失水能力，因为它们有很好的根系，或者具有非常良好的蒸腾控制。太克萨斯州 (Texaz) 的火炬松 (*Pinus taeda*) 的一些品系很能耐旱的主要原因，是具有更广阔的根系，能控制蒸腾是次要原因 (Van Buitenen, et al., 1976)。美国西北地区的北美黄杉和西部黄松幼苗 (Lopushinsky and Beebe, 1976) 及日本的几种针叶树苗木 (Satoo, 1956)，具有大量根系是其能以生存的重要原因。原始根的深钻对天然生苗木能以生存是非常重要的 (Holch, 1931; Toumey, 1929)。与气孔关闭有关的水分潜势来说，针叶树种 (Lopushinsky, 1969) 和阔叶树种 (Hinckley, 1978) 有明显差异。认为能促使气孔关闭是有好处的这点值得怀疑，因为这样便隔断了光合作用所需二氧化碳的供应。例如，西非洲的油棕，由于叶子有很厚的角质层而防止水分蒸发，并在旱季关闭气孔，但由于二氧化碳供应被隔，也常遭受碳水化合物的亏缺。Waring and Running (1978) 提出树干贮存水减低了中午水分逆境的严重性，但是这点量常常合计不足半天的蒸腾 (Roberts, 1976)，这样就很少或没有长期的重要意义。

不同树种的耐失水量是大有不同。例如，以色列 Oppenheimer (1932) 报告杏叶到饱和亏缺 70 % 才枯干，油橄榄到 60 %，而无花果在发生伤害前仅到 25%。在沙漠地区的木本植物，如 *Larrea* (蒺藜科小灌木)、沙漠艾蒿、地中海区和美洲太平洋岸干燥地区的灌木、很多金合欢和有些桉树，都具有相当的原生质耐性。内地的北美黄杉苗木比沿海的更具有原生质耐性 (Pharis and Ferrell, 1966)，并且 Post 栎和 Blackjack 栎比白栎或红栎更不易失水 (Bourdeau, 1954)。同时这些栎树的根系抗失水性要