

植物的二氧化碳施肥

B. A. 徹斯諾科夫等著

科學出版社

植物的二氧化碳施肥

B.A. 徹斯諾科夫 A.M. 斯捷帕諾娃 著
厲 葆 初 俞 翊 霞 譯

科 學 出 版 社

1957年5月

В. А. Чесноков и А. М. Степанова

УДОБРЕНИЕ РАСТЕНИЙ УГЛЕКИСЛЫМ ГАЗОМ

ИЗДАТЕЛЬСТВО ЛЕНИНГРАДСКОГО УНИВЕРСИТЕТА, 1955

內 容 提 要

在這本書中說明了植物二氧化碳施肥的生理學原理、綜述了許多有關的試驗並敘述了溫室中應用二氧化碳施肥的條件和方法。這裏面所記述的研究溫室中植物空氣營養的許多新穎試驗有很重要的意義。

本書可供溫室栽培工作者、園藝工作者、植物學和植物生理學方面的科學工作者以及高等學校的教師和學生研究和參考。

植物的二氧化碳施肥

原著者 [蘇] В. А. 徹斯諾科夫
A. М. 斯捷帕諾娃

翻譯者 厲葆初 俞碧霞

出版者 科學出版社

北京朝陽門大街117號

北京市書刊出版業營業許可證出字第061號

印刷者 上海中科藝文聯合印刷廠

總經售 新華書店

1957年5月第一版

書號: 0754 印張: 2 3/16

1957年5月第一次印刷

開本: 850×1168 1/32

(滬)0901-3,870

字數: 53,000

定價: (10)0.44 元

目 錄

植物二氧化碳施肥的生理學原理.....	1
關於植物二氧化碳施肥的試驗.....	19
溫室中植物空氣施肥的條件和應用.....	40
參考文獻.....	65

植物二氧化碳施肥的生理學原理

大家知道，植物營養是由兩個在某種程度上獨立的過程——礦物質鹽的吸收和有機物質的建造——所組成的。植物一般藉自己的根從土壤中吸收礦物質鹽。有機物質則由二氧化碳和水藉助於植物的綠色素、即葉綠素所吸收的日光能在葉子中構成。這個過程叫做光合作用。水同礦物質鹽一樣，從土壤中被植物吸收，只有比較少的一部分是當植物直接受雨水或露水浸潤時被吸收的。至於二氧化碳，它的主要來源是空氣。它從空氣中進入葉子內並在這裏被製造成為有機物質——有機養料，這種有機養料分佈到整株植物。植物就以有機養料和礦物質鹽建成自己的軀體。

植物所獲得的能，要用來氧化一部分在光線下合成的有機物質，進行這種化學工作和滿足植物某些其他的要求都需要能。由此可知，只有一部分有機養料——大約一半——用來建立植物的軀體，另一部分重新變為二氧化碳和水。一部分有機養料被空氣中的氧氣氧化而形成水和二氧化碳的過程叫做呼吸作用。呼吸作用在植物整個生命過程中是不斷地進行着的，它是植物生命活動的基礎。但是白天我們覺察不到它，這是因為植物的綠色地上部分的呼吸作用被光合作用所隱蔽起來而光合作用的氣體代謝與呼吸作用的氣體代謝是相反的緣故。

不僅是植物的葉子能製造有機養料，其他凡是有葉綠素的器官，例如莖、葉柄、花的個別部分以至綠色的果實，都能製造。誠然，這些器官在植物營養上的作用與葉子的作用相比是相當小的。

礦物質鹽向來作為肥料施到土壤中去。一般都是利用氮肥、即硝酸銨或硫酸銨以及過磷酸石灰和鉀鹽。近來也開始應用鎂和某些微量元素硼、錳的鹽類等做肥料。除了礦物質鹽以外，還施厩

肥、泥炭、各式各樣的堆肥做肥料。這些複合肥料藉微生物的作用而分解，能改善土壤的物理特性，並豐富土壤中植物必需的所有礦物質鹽。土壤施肥是增加植物產量的最有效的方法之一。但是它主要只作用於植物營養的一個方面，幫助植物從土壤中吸收大量的營養鹽類。至於營養的另一方面——有機物質的構成，直到最近，人工幾乎還不能影響它，雖然類似的人工方法，特別是在場地受控制的條件下，是有很大的效果的。

在光合作用的過程中，由簡單的不能燃燒的物質變成複雜的物質，這種複雜的物質在燃燒時能放出許多熱量，即具有大量的貯藏能。植物在光合作用時完成這種化學工作。水和二氧化碳在這個工作過程中是原料，而為葉綠素所吸收的日光則是能的源泉，化學工作的源泉。

我們能否影響植物構成有機養料的過程？能否加速這個過程並幫助植物合成更多的有機物質？顯然，要做到這一點，必須或者是供給植物更多的能，更多的光，或者是增加流入葉子的原料數量，最後，或者是改善植物本身的工作。同時，當然必須知道，在某種特定的場合，植物感到不足的是什麼東西？限制植物工作的是什麼東西？

首先，讓我們來研究一下水分參加光合作用過程的情形。水分是否能在任何程度上限制有機養料的構成？植物對水分的要求不能狹窄地了解為僅僅是原料的一種。在對水分的要求與光合作用過程之間還存在着其他的間接的聯系，而且這些聯系是這樣重要，以致它們實際上超過水分作為構成有機養料之原料的意義，並迫令人們把植物的水分狀況看作獨立的過程。

空氣光照營養（最正確是叫做地上綠色植物構成有機養料的過程）的基礎是光合作用，它只有在這種情況下，即在植物體具有最大的周圍空氣接觸面並獲得儘可能多量的光時，才能順利地實行。這個任務通過植物體分割成為薄片——葉子才得到了解決，

葉子四面都與空氣接觸，可以從空氣中取得二氧化碳，它們同時又是吸收太陽光的寬大的表面。

植物地上部分之分割成固着在莖的一定位置上的葉子以及葉子與四周空氣之密切接觸，引起了一個新的強烈的過程——蒸騰作用：從植物體地上部表面不斷地蒸發掉大量的水分。在炎熱的晴天，1平方米面積的葉面在一小時內蒸發掉的水分達250克。蒸發對水分的要求同作為構成有機物質的原料所需的水量相比是極其巨大的。植物需要水，主要是為了抵償蒸發的消耗——為了使組織不致枯萎、不致過熱和不致喪失正常的機能。即使植物只有略微凋萎也會使光合作用和生長過程中止。

為了證實上述情形，我們在圖1中引了光合作用在有利條件下和水分不足時一天中的動態。在有利的條件下（粗線），光合作用幾乎在日出——夏天這時大概是早晨4點鐘——以後就立刻開

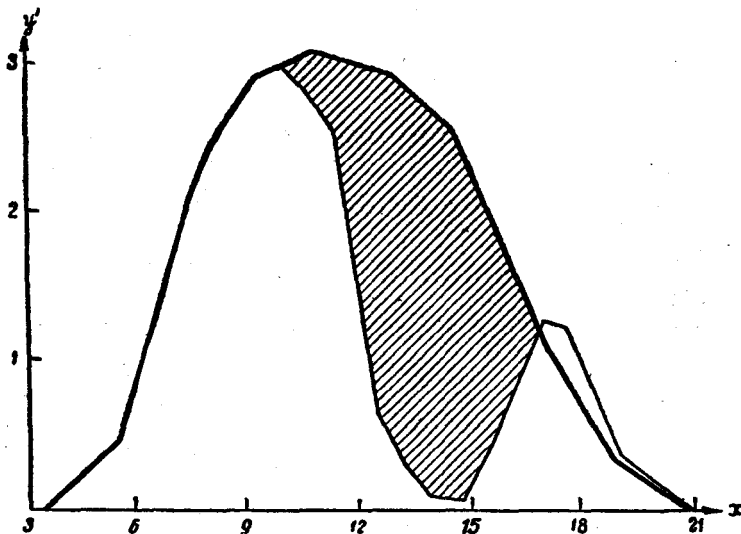


圖1 光合作用一天的進程和水分不足對它的影響
x軸表示一晝夜內的時間；y軸表示光合作用的強度(CO₂克數)。

始,此後迅速增強,到9—10點鐘達到自己的最高強度。如果條件對葉子的活動有利,那末它的工作在白天3點鐘甚至4點鐘以前都有很高的效率。往後光合作用開始下降,到晚上7點鐘左右完全停止。這樣看來,在有利的條件下,葉子在一天內的工作勻調地進行,沒有任何間斷。固然,儘管上下午光照的進程是均衡的,可是一般上半天的生產效能要比下半年高。即使在有利的條件下,在下午的幾個小時中,葉子也不可能以最高的效率進行工作,因為它所積累的光合作用產物還沒有輸送到植株的其他器官中去。

當土壤中水分不足或者天氣很熱而空氣乾燥,根來不及供給植物地上部分所需的水量時,光合作用就按另一種樣式進行。在這些條件下,從正午開始可以看到葉子萎凋,葉子的氣孔關閉,二氧化碳難於進入內腔,光合作用的工作因而被破壞。結果光合作用下降並可能完全停止若干時間。在葉子的工作中發生所謂“正午下降”(它的整個情形在圖1中用細線劃出來)。直到傍晚葉子才復原,光合作用重新開始。

當水分缺少得很厲害時,光合作用僅僅在早晨幾小時內進行,下半年完全沒有光合作用。再說一遍,這種情形的發生不是由於水分不敷光合作用之用,而是由於進入葉子的水不能抵償它在蒸發過程中的消耗,這就引起植物活動的極嚴重的全面失調。正因為如此,為了滿足植物對水分的要求,尤其在氣候乾旱的地區,要廣泛地實行灌溉。

由於構成有機養料所需要的水量與植物的全部要求相比極微,因此可以認為,在一切栽培條件良好的情況下,這個過程的水分供應都是足夠的。

植物的另一種原料——二氧化碳在自然條件下供應的情形是怎樣的呢?二氧化碳在空氣中的貯藏量是極大的,在整個大氣層中這種物質含有 $2 \cdot 10^{12}$ 噸;水中也存在着大量的二氧化碳。這些貯藏的二氧化碳能長久地保證生存在地上的綠色植物的營養。綠色植

物在一年內僅僅分解大氣的二氧化碳的 $1/35$ 。在植物吸收二氧化碳的同時，大地上還不斷地進行着相反的過程——有機物質的氧化，它的完全或部分的礦物質化。這時 CO_2 相反地釋放到空氣中去。在夜間沒有光線的時候，綠色植物本身在呼吸作用過程中也相反地放出大量的二氧化碳。靠現成的有機物質營養的動物和分解動植物殘體的微生物是 CO_2 的經常的供應者。工廠放出巨量的二氧化碳，住家在燒木柴、煤、煤油時放出 CO_2 ，火山等等不斷地放出 CO_2 。這些相反過程的相互作用不但造成 CO_2 在地上的循環，而且也導致二氧化碳在空氣中的積累，但是它們的數量與大氣的總含量比較是如此微小，以致在分析空氣時幾乎察覺不出來。實際上，在遠離土壤表面和工業城市的自由空氣中， CO_2 的含量平均仍舊是不變的。

可是說空氣中貯藏着多量的二氧化碳還不能提供關於植物二氧化碳供應情況的正確概念，因為它在空氣中的濃度極小，貯藏量多是由於大氣層異常厚，達到幾十公里。至於談到植物不得不在這些現實的條件下取得二氧化碳，那末可以用下列數字來說明它們：1 升空氣中含有 CO_2 0.58 毫克，1 立方米中含有 0.58 克；在面積為 1 公頃的田地上空 10 米厚的空氣層中總共只有 58 公斤 CO_2 。要了解空氣光照營養的條件，還須知道另一些數字：為了構成 1 克澱粉——這是光合作用最普遍的產品——植物需要從 2,200 升空氣中吸取所有的二氧化碳，要構成 1 公斤的澱粉，則需從 2,200 立方米的空氣中吸取全部二氧化碳。

上述例子明顯地表明，植物取得二氧化碳是不容易的。很可了解，為什麼連植物體的形狀也服從於以最好的條件來保證空氣光照營養。這一點和我們後面要分析的其他許多適應性，使植物有可能吸收多量的二氧化碳。

二氧化碳的吸收和它轉變為有機養料的速度，所謂光合作用強度，是相當大的。我們用每平方米葉面上一小時內所分解的 CO_2

克數來表示它。受光良好且四面都與空氣自由接觸的一平方米葉面在一小時內能够分解 CO_2 達 4—5 克,也就是說幾乎完全吸收了 8—10 立方米空氣中的 CO_2 並且將它轉變成為 2.5—3 克的澱粉。

當然,葉子只有在特別有利的條件下,就是在光照充足、水分和礦質養料供應良好、溫度適宜以及葉子活動產品很快從葉子運出的條件下,才能以最大的強度工作。這些條件不可能在全日內都具備:光照可能改變得很厲害,早晨、傍晚以及有黑雲時,就不足以保證最大限度的工作;下半年葉子常常水分不足或負荷自己工作的產品過重。所有這些條件以及其他我們沒有談到的許多條件,都會使葉子減低自己的工作或者甚至停止工作。

要得到關於葉子一天內構成有機物質的比較完整的概念,得測定光合作用的日產品量,了解每平方米葉面在一天全部光照時間內吸收多少二氧化碳並將它們轉變成為有機養料。幾種栽培植物光合作用的晝夜產品量列如表 1。這些數字是 7—8 月在列寧格勒近郊得到的。我們所研究過的大部分植物的這些數字都相當

表 1 各種植物光合作用的晝夜產品量

每平方米受光良好的葉面所分解的 CO_2 克數

植 物	光合作用的晝夜產品量
燕 麥.....	17.0—24.9
甘 藍.....	15.5—19.5
食用甜菜.....	11.1—19.5
花 椰 菜.....	17.2—19.6
冬 油 菜.....	19.1—20.7
西 葫 蘆.....	18.1—18.7
豌 豆.....	17.1—21.1
番 茄.....	13.3—17.8
亞 麻.....	14.5—20.9
四季蘿蔔.....	10.0—12.0
黃 瓜.....	6.1—13.3

大而且大致相同。每平方米葉面平均每天分解二氧化碳 20 克左右。至於最近記載的最高數字，當推光合作用極強的禾本科植物，為 38 克。能够供給這個數量的二氧化碳的空氣體積大約是 76 立方米。但是即使這些數字也還不能提供關於葉子實行空氣光照營養時所完成工作之規模的完整概念。

葉子的表面大大超過植物所佔據的土地面積。如馬鈴薯的葉面比它所佔據的面積約大 3—5 倍，甜菜的葉面比它所佔的面積大 5—7 倍。植株稠密時，葉子局部地互相遮蔭，但是它們的工作總量如果不是把它以單位葉面折算，而是以單位土面折算的話，畢竟要大得多。我們關於光合作用的日產品量所引證的這些數字，在以單位土面折算時，應該增大 1.5—2.5 倍。歸根到底，我們看到，植物在空氣光照營養過程中每天在每平方米土面上分解 CO_2 70 克以上，最高時超過 130 克，就是完全吸收 140—260 立方米空氣中的 CO_2 。如果植物需要從中吸收 CO_2 的全部這些空氣成柱形的話，那末當底面積為 1 平方米時（這個面積是我們拿來作為說明植物空氣光照營養大小的基礎的），它的高度將達 $1/4$ 公里。

所有這些數字表明，植物為了保證自己的有機養料，不得不完成規模多麼大的工作。很明顯的，為了完成這些工作，植物應當具有專門的適應性，使 CO_2 的吸收過程處於特別有利的條件下。這種適應性正是我們現在所要加以研究的。

首先需要說，氣體、尤其是二氧化碳和氧氣，依靠擴散作用過程進入植物組織和由植物組織釋放到外界環境中都是相當自由的。薄薄的植物組織層對擴散作用過程來說不是很大的障礙。只有與外界環境相接的細胞底細胞壁是例外。邊緣細胞——它們一般叫做表皮細胞——的外壁常常被各種分泌物所加厚，浸潤，上面並覆有臘被等等。這一切都使氣體而首先是二氧化碳，難於進入葉子的內腔中，那兒的細胞排列得極鬆且四面都與空氣接觸。可是這裏也有便於二氧化碳進入的適應結構。並不是所有細胞都是

相互密接的，其中有些細胞——氣孔細胞——之間留有縫隙，可以隨外界條件而改變。在白天，當植物得到足量水分的供應時，縫隙大開；在夜間以及當植物感到乾旱和葉子中發生水分不足時，則常常關閉。氣孔的縫隙彼此之間是排列得如此適當，以致當它們開放時，空氣進入內腔的速度幾乎如同根本沒有使葉子與外界環境隔離的表皮時一樣。如果氣孔關閉，那末 CO_2 的進入就大減，有些植物可能完全停止。氣孔縫隙分佈在葉子的朝下一面或者兩面上，氣體的經過它們而進入看來不僅僅是由於擴散作用。可以推測到葉子里面還存在着活躍的空氣運動，因為葉子的溫度幾乎永遠同周圍空氣的溫度不一致：在陽光下它較周圍空氣高，而在陰處則總是低些。可能這種差異使二氧化碳更易於進入葉子。

在保證植物以二氧化碳上，空氣的巨大流動性起着極其重大的作用。這種流動性防止了 CO_2 的局部虧缺，因為植物對 CO_2 的消耗正如我們所見到的，是非常強烈的。但是莖、枝椏和葉子密密交錯的植株層中到底是空氣的相對停滯佔優勢，而光合作用又必不可免地要產生 CO_2 的局部虧缺——這就引起了植物的飢餓。依靠根的呼吸作用和土壤中所含有機殘餘物的被細菌所分解而不斷地從土壤中釋放出來的二氧化碳防止了這種虧缺的產生。這些 CO_2 部分地消除了因白天強烈的光合作用而發生的二氧化碳虧缺；相反地，在夜間，植株層內的空氣中便充滿了二氧化碳。

馬鈴薯地和黃瓜畦面上植株間同自由空氣中 CO_2 分佈的典型情景示如圖 2。植株越密，其中所發生的 CO_2 虧缺可能越嚴重，但是將來落到土壤中的植物殘體越多，以後它們分解時所放出來的 CO_2 也越多。從這個例子中可以看到植物在 CO_2 平衡上的積極作用。植物隨時隨地在扮演二氧化碳收集者的角色。

植物集約栽培時施入土壤中的有機肥料在 CO_2 的總平衡上所起的作用也同天然的有機殘餘物一樣。它們分解時，能減輕可能的 CO_2 虧缺。由此可見，有機肥料有重要的意義：它們供給植

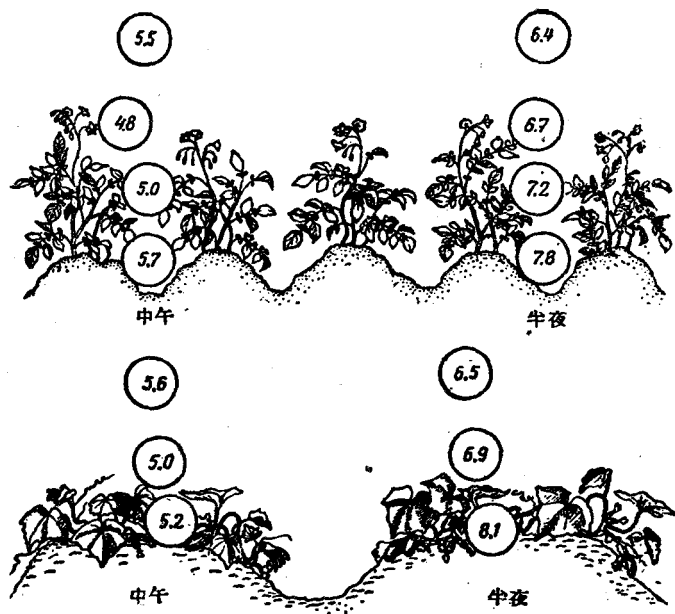


圖 2 馬鈴薯地和黃瓜畦面上空氣中二氧化碳的含量
(每立方米內克數)

物以礦物質鹽類，改善土壤的物理特性並為空氣光照營養創造有利的條件。

葉子的內部特性、它的光合作用器官構造的特點——這種特點在研究各種二氧化碳濃度對光合作用強度的影響時清楚地顯露出來——在植物的適應上也極其重要。

不言而喻，如果空氣中沒有二氧化碳，空氣光照營養是不可能的。在這種條件下於明亮的陽光中可以觀察到葉子的呼吸作用——它不斷地放出二氧化碳。光合作用只有在空氣中二氧化碳的濃度升高到 0.008—0.01% 時才開始。如果往後二氧化碳濃度繼續提高，那末起初它使光合作用強度成正比例地增加，以後二氧化

碳的作用將逐漸減弱，到最後完全停止。

說明各種二氧化碳濃度對光合作用的影響，最好利用圖3中所列這種關係的圖解。比較一下自然條件下（即空氣中二氧化碳的平常濃度下）葉子光合作用的可能強度的數字和對光合作用特別有利的條件下葉子最高工作能力的數字，就可以清楚地看出 CO_2 對光合作用的影響。光合作用與二氧化碳之間的關係的性質，提供我們關於這裏所觀察到的規律性之生物學本質的概念，這些數字證明，用人工的方法，通過補充 CO_2 ，可使構成有機養料的過程增強好幾倍。

精確的研究證明，露地中長大的發育良好的植物，其光合作用

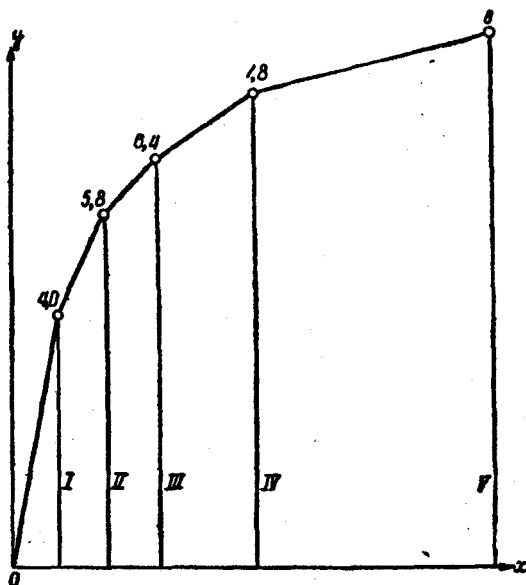


圖3 南瓜的光合作用強度與空氣中二氧化碳含量的關係
 x 軸上是空氣中 CO_2 含量的指標：I. 平常含量；II. 增加1倍時；
 III. 增加2倍時；IV. 增加4倍時；V. 增加9倍時。 y 軸上是光
 合作用強度的指標（每平方米每小時 CO_2 克數）。

在空氣中進行得很強烈，但用補充 CO_2 的方法，仍可使它增加 0.5—2 倍左右。例如南瓜（表 2）的葉子在一般條件下每平方米葉面每小時能夠分解 CO_2 3.6—4.3 克。在富有二氧化碳的空氣中，這些數字顯著增加並達到很大的數值（10—11 克）。由此可知，通過簡單的人為影響，可以使南瓜的平常光合作用增強 1.5 倍。

表 2 光合作用的可能強度因空氣中補充二氧化碳而增加的情形

植 物	光合作用強度（每平方米每小時克數）	
	在未補充 CO_2 的空氣中	在補充了 CO_2 的空氣中
南 瓜.....	3.6—4.3	10.0—11.0
玉 米.....	3.7—3.8	7.0
小 麥.....	4.2—5.3	11.0
燕 麥.....	3.7—3.8	11.0
蠶 豆.....	3.6—3.7	7.0—8.0

在研究其他植物時也得到了類似的結果。在我們北方的條件下每平方米葉面上每小時分解 CO_2 3.7—3.8 克的玉米，當 CO_2 濃度高時它構成有機養料的工作加強到 7 克，就是幾乎加強了 1 倍。在小麥中也可看到同樣的情形，小麥在平常條件下發現已是非常強的光合作用（4.2—5.3 克），也可增強 1 倍而達 11.0 克。燕麥、蠶豆，看來，其他所有植物，尤其是栽培的植物，情形都相似。

上面指出的植物特點，也就是植物所固有的在空氣中 CO_2 濃度提高時增大光合作用強度的能力，是新的農業方法——空氣施肥的基礎。這個方法包含有很大的可能性。

可不可以像人們有時所想像的那樣，認為植物在平常的條件下挨着餓，不能製造足量的有機養料，和空氣中二氧化碳的含量低，正是這種不利的因子常常限制着產量的提高呢？這種觀點的不正確性是毫無疑問的。在我們的集體農莊和國營農場中依靠應用與提高 CO_2 濃度毫無共同之點的農業方法（例如施用追肥、正確

地配置一定面積上的植株等等)獲得了高額的產量。這一切證明,大氣的 CO_2 濃度遠不是始終限制着產量。直截了當地說,在自然界中所存在的 CO_2 濃度的條件下進一步提高產量的可能性,還遠沒有充分利用。

那末 CO_2 濃度提高對光合作用強度有如此強烈之影響的原因何在呢?這一現象需要看作是植物對周圍條件、而首先是對利用空氣中含量很少的二氧化碳之適應的結果。讓我們注意一下 CO_2 濃度與光合作用強度間之關係的圖解。在圖 3 上可以看到,最初,光合作用強度嚴格地隨 CO_2 濃度的提高而增強。但是,這條急遽上升的線很快就彎曲了,而繼續補充 CO_2 的影響表現越來越小。值得注意的是當我們超過了大氣中 CO_2 的正常含量時,曲線隨即開始彎曲,這裏就成為對於 CO_2 濃度最初的明顯反應的消失點。這種現象應如何解釋呢?這只能這樣來解釋,那就是葉子的光合作用器官中具有潛在能力,由於這種能力,葉子能比一般條件多分解 1—2 倍的二氧化碳,這種能力不是偶然的,它是巧妙的內部適應的結果,依靠它,植物能夠更有生產效能地利用大氣中存在的、含量比較少的二氧化碳。

這樣看來,空氣施肥,這也是在其中利用葉子光合作用器官底潛在能力的方法。十分明顯,可以利用這種潛在能力來進一步提高植物的產量。

留下待我們研討的是光合作用與光的相互關係。

我們已經說過,被葉綠素所吸收的光供給有機養料的合成作用以能量,歸根結蒂,也就是供給植物生命活動的全部過程以能量。

首先,讓我們了解一下光的強度怎樣影響光合作用。光的強度與光合作用強度之間的關係圖示如圖 4。這裏總的情形同已經分析過的場合,即我們觀察到光合作用的強度隨二氧化碳濃度的改變而改變的場合一樣。在完全黑暗中光合作用當然是沒有的,

而且觀察葉子的氣體代謝可以知道，綠色葉子也同非綠色植物或動物一樣吸收氧氣，放出二氧化碳。植物在黑暗中只進行呼吸作用，它們的氣體代謝跟行光合作用時所觀察到的氣體代謝相反。一開始照光，即使是很弱的光，光合作用就立刻出現——開始實現與呼吸作用的氣體代謝相反的氣體代謝。植物從空氣中吸收二氧化碳，用它和水製造有機養料，同時放出氧氣到空氣中。因為呼吸作用在植物整個生活過程中不斷地進行着，而葉子呼吸作用在光中的速度又與在黑暗中大致一樣，所以呼吸作用和光合作用的氣體代謝是互相重疊而與圖例相反的。在弱光下，當光合作用的速度還極低時，我們不能從氣體代謝中發現光合作用，而僅僅看到好像是呼吸作用強度的減低——氧氣的吸收減弱和 CO_2 的放出減弱。很明顯，在某一時候呼吸作用和光合作用的氣體代謝的速度會變成相等。而且因為它們按圖例是相反的，所以這個時候我們在葉子四周的空氣中觀察不到任何變化。這一點叫做補償點，從這一點起才開始有顯著的光合作用。

各種植物補償點的位置是不一樣的。有些植物的補償點出現在較弱的光照下。這是喜陰的、迴避明亮陽光的植物。另一些喜歡開曠而光照明亮的植物，它們的補償點出現在較強的陽光下。我們極大多數的栽培植物屬於後面

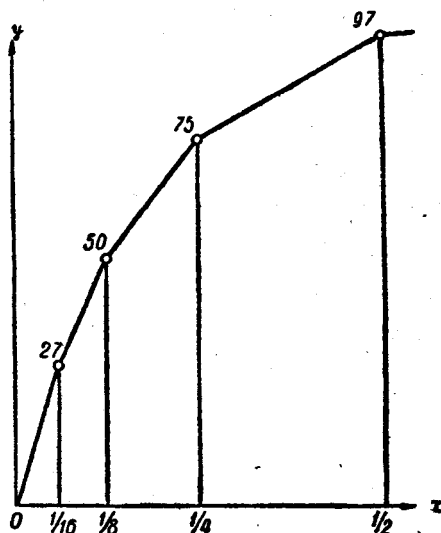


圖 4 光合作用強度與光力的關係
 x 軸代表光力指標(全陽光的幾分之幾);
 y 軸代表光合作用強度(以可能強度為 100)。