

树种生活中的光和水分

Л. А. 伊 万 诺 夫

科 学 出 版 社

精神生活中的宽和本身

周立平著

湖南文艺出版社

树种生活中的光和水分

Л. А. 伊万诺夫著

刘健良 胡式之译

李 繼 侗 校

科 学 出 版 社

1957年2月

Л. А. Иванов
СВЕТ И ВЛАГА В ЖИЗНИ НАШИХ
ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД
Изд. АН СССР

內 容 提 要

本書是作者就自己在1944年4月29日紀念季米里亞捷夫年会上所宣讀的報告,加以扩充后写成的。作者曾經花費很多時間,研究光和水分对樹种的影响,涉及到自然光照中的生理輻射、生理輻射和木本植被。植物利用生理輻射制造有机物質、不同樹种的光合作用强度等問題,本書就是关于这些方面的报导。

本書可作为林業工作者、生物学工作者的参考。

樹种生活中的光和水分

原著者	[苏] 伊 万 諾 夫
編輯者	苏联科学院植物生理研究所
翻譯者	刘 健 良 胡 式 之
校訂者	李 繼 侗
出版者	科 学 出 版 社
北京朝陽門大街117号 北京市书刊出版业营业許可証出字第061号	
印刷者	中国 科学院 印刷 厂
总經售	新 华 书 店

1957年2月第一版

書号: 0705 字數: 46,000

1959年8月第二次印刷

开本: 850×1168 1/32

(張) 5,151—6,650

印張: 1 15/16 插圖: 1

定价: (10) 0.36 元

目 录

緒言.....	1
一. 光.....	4
自然光照中的生理輻射.....	7
生理輻射和木本植被.....	13
关于植物利用生理輻射制造有机物質的問題.....	24
不同树种的光合作用强度.....	30
二. 水分.....	39
附註.....	54
参考文献.....	57

“科学的代表們，如果他們希望科学得到社会的
支持和同情，那就不应该忘記，他們是社会勤
务員，他們应该随时面向社会，把社会当作委託
人，必須向委託人做报告。”

——K. A. 季米里亞捷夫：“植物的生活”，1885
年，第 11 頁。

緒 言

紀念 K. A. 季米里亞捷夫的講演，不由地使得在这个講演（指
季米里亞捷夫講演年會——譯者註）上提出光荣見解的每一位，想
起了开头所引用的、60 年前季米里亞捷夫的題詞中所談到的社
会义务。

以往四次的季米里亞捷夫紀念會，都是报告講演人的工作。
我也照例把我在树木生理学方面的主要工作来敘述一下¹⁾，这一
工作是我在整个苏維埃时期中，也就是在 25 年多的時間內所从事
的工作。在生理学家中，做这方面工作的並不普遍，其原因很多。
首先，这門科学与林業有联系，而目前林業对理論的要求，尤其是
对生理学的要求是比較不大的。因而生理学家就感到，生理学在
这一門国民經济事業中並不像在农業中那样地成为必需的环节。
此外，像树种这样的对象，还有着因为巨大的体积和發育的長期性
所招致的工作上的困难。最后，还有人認為，树木是十分不同的植
物的人工羣聚，沒有根据在生理学中把它們划成特殊的一支。

所有这些对树种生理学發展的障碍，在最近时期中显著地有

1) 这篇講演是按 1944 年 4 月 29 日在紀念季米里亞捷夫年會上宣讀的原文稍
加扩充而印行的。

所减少,至少在苏联是这样。生理学者开始感到和实际有很大的联系,这是因为在苏联国民经济中的下列这些部门正在发展:例如,护田林带和护路林带的栽植,城市和集体农庄的绿化,以及桑树、油桐、木栓櫟、衛矛等树种的技术栽培。最后,林业本身也已进步到较高的阶段,特别是在水源林方面。

在林业实践要求的影响下,树种生理学在相当早的时候就已经走上了生理-生态研究的道路,这种研究方向对于农业或林业上生理学的实践应用都是很必要的。这样,森林学家就应该把实验室和实验地上所获得的成果应用于田野和森林的复杂情况下。为了这一点,必需了解野外环境和植物对这种环境的反应。生态学就是提供这类知识的。此外,研究进化理论时,生理-生态学的研究也是必需的,因为适应和适应对植物生存的意义的问题,只有在某种有机体曾经生活过的和正在生活着的条件下来研究才能获得解决。

在树木生理学中,生态学倾向的出现早于草本农作物的生理学。正是由于在实验室条件下研究树种是有困难的,因而生理学家正确地注意到在自然情况中进行研究。这就使树种生理学比农业生理学更早地引入生态学的研究。

最后,把树种看作任意区分出来的植物类群的概念,只有根据分类学家的观点才是正确的。相反的,对于生理学家和生态学家而言,树种是由一系列生活上的重要特性结合而成的,它就由于这些特性而与草本植物有所不同。实际上,树木的特征是具有多年生的地上部分以及通常都高过草本植物的体积。巨大的体积和长的生活年龄给予树种以强烈的痕迹,这些痕迹就提供了充分的根据,以至於能把它們从生理学中划分出来而成为单独的一个分支——树木生理学(Дендрофизиология)。

对于这一点应该有一些补充,虽然木本植物在许多世纪中经过人类强烈的破坏,但它至今在地球上还是分佈得极为广泛^[1]。

地球上复盖植物的大陆面积約有 40% 是森林。古植物学家們已經指出,在过去的生物时代中,地球上的木本植物有更为显著的發展。在不远的地質时期以前,即是还在第四紀的初期,絕大部分植物都屬於树木种类。

生态学的树木生理学應該研究什么才不至於与实际生活背道而馳呢? 显然,首先應該研究树木生活中主要因素的作用,而这些主要因素正是人类为了經濟利益而能够加以改变的。研究它們的作用之后,就可以找到办法,在我們所希望的方向下来影响树种的生活。

光和水應該算是树种生活中的主要因素。这两个因素的作用決定於树种的最有代表性的特征——龐大的体积。相当可觀的高度給树木在爭光的斗爭中提供了巨大的优越性,当然它在爭取空气养料的斗爭中也是如此;我們必須想到,这一类羣就是由於它們在生存斗爭中更好地适应於这些因素而被划分出来的。在充足的水分条件下,树木的生長超过了草本植物,它們遮蔽了草本植物並且因此妨碍了草本植物的营养、生長和發育。

相反地,在水分不足的情况下,草本植物則处于优势,因为水分到达高高在上的树冠要比草本植物困难些。因此,这两个因素(光 and 水分)就显得如此的重要,以致於它們主要地决定了地球表面上两种基本的植被类型——木本植被和草本植被——的分佈。

我首先討論光对树种的影响的研究。我对这个因素曾經花費了很多的时间 and 精力,因为在林学上我們首先碰到的問題主要就是關於光的問題。在林業中,光是唯一可以借助於砍伐而直接加以变更的因素,由於光的改变可以改变一系列树木生長的条件,如湿度、温度、土壤化学和土壤微生物。森林学家別克說得好:“光是一个槓桿,森林学家用这个槓桿按照經濟上所需要的方向来調节森林的生活。”因此,在生理学的研究中,應該体会到这个問題的重要意义。

一. 光

1917年我着手研究作為生長因素的光的時候，首先就發生樹木在自然條件下所利用的光的質和量的問題。關於這點，森林學家是用間接的資料來估計的：樹冠密度、樹木相對高度或葉子的解剖結構。

過去只是用維茲納爾 (Визнер, 1907) 照相方法來進行光在量方面的測量。大家知道，這方法只能測得對照相紙起作用的光線強度的相對數值，即藍光和紫光強度的相對數值。用此法絕對測量不出生理上最重要的黃紅光線。通常氣象上用的光線光力計 (актинометр) 可以測得投射到植物上的總輻射^[2]，這對於生理學家說來當然是重要的，但還是不夠，因為總輻射中還包含着具有生理價值極不同的光線。除對植物基本生活過程——光合作用——有生理價值的紅黃光和藍紫光外，還有綠光、極紅光和不可見的紅外線，此類光線在光合作用中的直接的生理作用是很小的。因此就發生了這樣的問題，是否可能分別測量對光合作用起作用的、在生理上最為重要的光羣¹⁾。

為了此種目的，測光計 (фотометр) 是不很適宜的，因為它僅僅量出對人眼起作用的光線，這些光線中的極紅光對植物簡直不起作用，而對眼睛起強烈作用的黃綠光對植物的作用也不大。很明顯，植物的某些生理光線的組合不同於對人眼起作用的光線，並且要測量它們就需要特殊的儀器。

季米里亞捷夫的研究指出，對植物的最重要的生理過程——光合作用——起作用的光線，是與葉綠體所吸收的光線相一致的。顯然，必需製造一種光線光力計 (актинометр)，這裡吸收輻射的物

1) 最近發現，此光羣中包含有對氣孔活動起重要作用的光和對為了生長、發育的光週期反應極其重要的光。因此，我們不稱這些光線為光合作用光線，而稱為生理光線。

質是葉綠素。季米里亞捷夫早就(1883)有過這種想法，並開始試圖利用葉綠素在被它吸收的光線中褪色的能力來製造上述所需要的儀器。我也企圖這樣做過，起初用膠片或紙塗上葉綠素並置於斯琴斯特魯勃(Стенструп)分級測光計中，將它曝曬於要測定的光中以測定其褪色程度。但是，我們為了測定褪色反應的溫度系數而進行的特別研究指出，在各種葉綠素溶液(酒精的、乙醚的、松節油的)中的這個系數均接近於1，也就是說它和其他普通的光化學反應一樣，溫度的關係不大；而在葉綠素為吸着在紙上或明膠上的狀態時，溫度系數却劇烈地增加，就是在此種條件下，褪色速度隨着溫度而顯著地加大。用褪色反應作光線光力計是如此的複雜，以致於只好將它放棄。

當時我曾經用另一種方法進行試驗，並且根據阿拉哥-德愛伐(Араго-дэви)光線光力計(актиноскоп)的原理設計了一種儀器。它是由兩支具有扁球的溫度計組成的(圖1)，其中一支盛有濃的葉綠素甲苯溶液，另一支盛有純甲苯溶液。投射到扁球上的光線，透過扁球中所含有的溶液，使葉綠素甲苯溶液比無色甲苯溶液多受熱，其差數即相當於葉綠素所吸收的能量。

因此，根據受熱的差數，在儀器上測定出葉綠素在投射的光線中所能夠吸收的全部光量。焊接葉綠素扁球時要注意，防止敏感

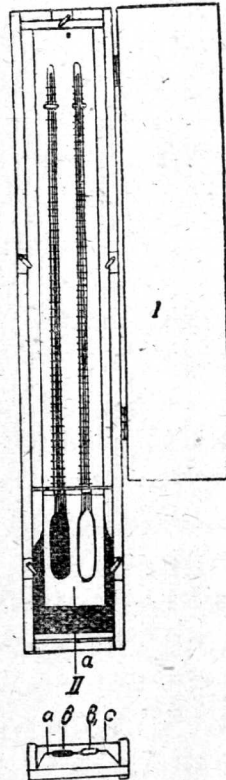


圖1 植物光線光力計
上：帶有敞開框的型式；
下：支架(a)與溫度計
扁球(b與b₁)的斷面；
c為玻璃片。

的叶綠素与空气中的氧接触。仪器制成后,仅仅在开始受日照的时候,在近扁球凹面的毛細管中可見到叶綠素变暗。但是,殘留在管內的極少量的氧很快地就被吸收掉,並且溶液变暗的部分就与綠色部分混合起来,不遺有任何的痕跡。此种帶螢光的綠色,一直保存到今天(在 25 年之內)而無变化,尽管差不多每年在生長季中仪器都受到很多小时的日晒^[3]。

分作同等刻度的兩支溫度表,平放於狹長的盒子中,用薄而平的玻璃片盖上以避免受風的影响,風会使溫度表的管子冷却,並使甲苯蒸气凝結在管子上。我按照季米里亞捷夫的旧例,称此仪器为植物光線光力計(фитоактинометр),將它曝露在日光下,可以显示出綠色溫度表和透明溫度表的溫度有明显的差異(达到 9°C),正如專門的試驗証明,此种差異与投射輻射成正比。

同样的兩支水銀溫度表可用来測定太陽总輻射,其中一支的球上塗以烟垢,另一支的球上塗以氧化鎂。此仪器可以称作溫度表光線光力計(термометрический актинометр),它所标出的度数可用轉变系数換算成絕對数值(卡路里),轉变系数是从溫度表光線光力計与米海尔遜薄片光線光力計同时在光照下所得的指标相比較而求得的。因为米海尔遜光線光力計只測定直接垂直投射的太陽光線的强度,因此,溫度表光線光力計也应该放置成垂直於太陽光線的位置,並且为了消除散射光線,还需要加上孔角(угол отверстия)与米海尔遜光線光力計的孔角相同的特殊管子。当与植物光線光力計比較时,光線光力計上的記錄是在具有兩個濾光器(светофильтр)之下进行的:开始在透明的甲苯溶液下进行,然后在綠色叶綠素甲苯溶液下进行,而后一溶液的濃度正和植物光線光力計綠色溫度表的扁球中的溶液的濃度相同^[4]。將此种記錄的差数換算成卡,並且將它与植物光線光力計上的記錄差数相比較^[1]。

1) 我在这篇研究报告中所闡明的有趣的詳細情况可以在已出版的文献中找到,这些文献的目录已經列在本文的末尾。

自然光照中的生理輻射

於不同条件下多次使用所描述的仪器所获得的生理輻射的測定,迄今为止,还是唯一的,並且保持着它的意义。把它們跟前森林研究所气象观测站的化学光力計的記錄数字作一比較,便有可能作出關於各种自然光照下生理輻射在量方面的結論:投射到植物上的生理輻射的价值,在不同条件下是不同的。

在垂直投射的直射日光中,於白晝不同時刻內,生理輻射的含量很少随太陽的高度而变化,而因此与光線通过大气的途徑的长度的关系也不大。

太陽高度(以度計)	垂直投射光線中所含生理輻射的百分数
20—25	34
25—30	35
30—35	36
40—50	37

根据这些資料可見,在太陽垂直投射下,生理輻射的百分数随太陽高度增加(由 20° 到 50°)而增加的范围(由 34 到 37%)並不大,而平均为光線总能量的 35.5%。这个数字比 40% 少不了多少,而可見光的能量也是 40%。当太陽高度低於 20° 时,生理輻射的能量便快速下降,盖因此时叶綠素很少吸收的紅外光相对地增加了。將生理輻射和可見光的能量加以比較时便可發現,前者比后者相对地大大減少。此种情况之所以發生是因为,接近中午时叶綠素不大吸收的綠光加强了。

此种比較同样表明,如果叶綠素能吸收所有的可見光,就是它在光学上是黑色的話,植物可以获得多少能量,在讓大部分綠光和極紅光透过的叶綠素顏色的存在下,植物实际获得多少能量。

此种差異可在引用的曲線(圖 2)中明显地看出来,圖中上面

一根曲線是 C. И. 沙維諾夫根据阿波特(Аббот)的資料計算出的能量大小而画成的, 下面兩根曲線是我們在克里米亞直接用植物光線光力計測定后画成的。

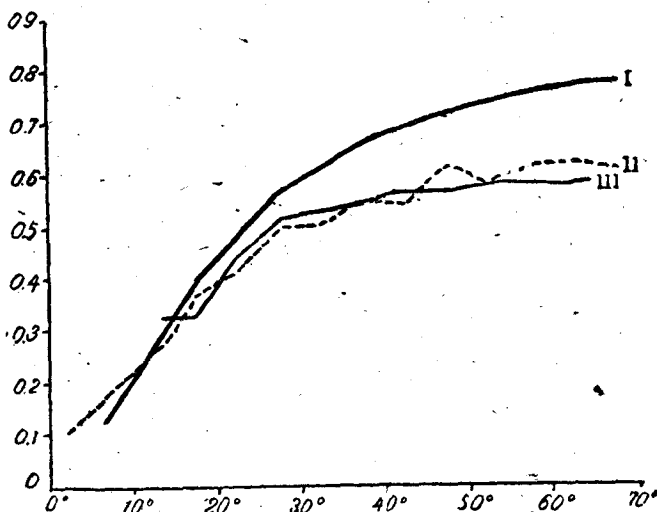


圖 2 在不同太陽高度下(橫座標), 太陽可見光能量(I) 与在阿盧什特(II)和克里米亞(III) 禁伐区内叶綠素所吸收的光的能量的比較。(縱座標为能量, 以卡計)。

这些曲線証明, 在太陽高度很低时, 投射到的光譜可見部分的能量几乎全为叶綠素所吸收, 而太陽高度在 20—30° 时, 投射的能量与叶綠素吸收的能量之間开始有了差異, 近中午时, 差不多有 25% 的投射輻射不为叶綠素所吸收。

由此可見, 近中午时, 直射的太陽輻射达到运轉期中的最大值, 其中相当大的部分是不为叶子吸收的, 此时透过了在光譜中最强烈的綠光。根据阿波特和 Д. О. 伊万諾夫的資料, 將不同太陽高度下所投射的光線和溶液中及活的叶子中的叶綠素所吸收的光線, 按光譜制成能量分佈曲線(圖 3), 也明显地証明上述情况。在

叶綠素吸收的曲線上，黃綠光的部分很深的凹陷最引人注目。在“昇高的”太陽的光譜中的能量分配曲線上，凹陷部分恰恰就是最強光線所聚集的部分。

因此，近中午時太陽輻射部分，特別是富於黃綠光的部分，易於透過葉綠素。因此，這種透過以及它們對葉子的作用的減削，據什塔爾（1909）的意見，是有一定意義的。中午的直射日光在提高了植物周圍環境（水和空氣）的溫度時對植物特別有危險，蓋因溫度增加得過熱而引起了威脅。在炎熱的白天，減弱直射日光必要的，實際上也可以觀察到植物應用各種方法來減削直射光。例如，某些植物的葉子到中午時將側面朝向日光，而細胞中的葉綠體也類似地排在所謂

“側面的”、減弱昇高的太陽有害作用的位置上。我們的研究証實了什塔爾認為植物的綠色應該是保護適應的見解的正確性。發展季米里亞捷夫關於葉綠素的適應作用的學說時，我們可以說，葉綠

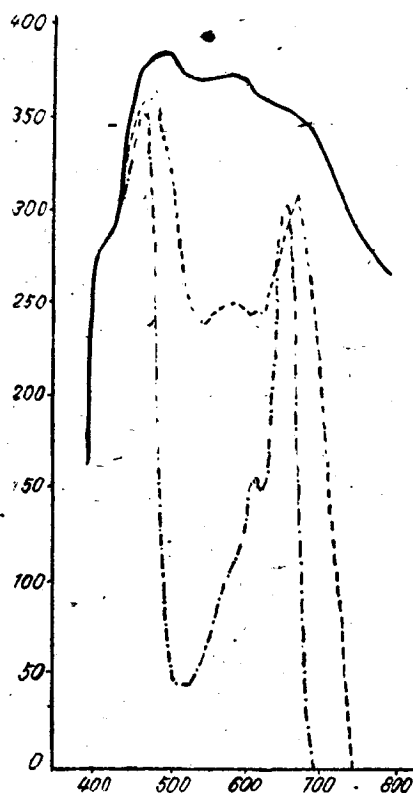


圖 3 太陽高度為 65° 時光譜不同部分的太陽能量數值（縱座標——相對數值）：投射到的（實線）、溶液中葉綠素吸收的（下面的虛線）、活葉子中葉綠素吸收的（上面的虛線），這些曲線是根據阿波特和 П. О. 伊萬諾夫的資料製成的。橫座標為光的波長（ $\mu\mu$ ）。

素出色地完成着作为为了光合作用吸收太陽能的吸收者的任务，同时避免吸收对叶綠体有害的多余的能量。

留比明科(1935)反对叶綠素顏色具有适应者的作用。他指出，在植物进化上此种色素应最先出現於藻类，根据他的意見，这就完全与什塔尔關於植物綠色具有避免中午日灼的作用的假定相矛盾。好像完全不存在植物在水环境中受灼的威胁。与此相反，我們覺得，在不大的池水中可能存在着非常强烈的生存竞争，因而适应性的演化也非常强烈，在中午日照下的温度条件就要求有保护的适应。在此类小池中的水可能晒到 $35-40^{\circ}\text{C}^{[5]}$ ，而藻类的有色叶綠体好像有色体一样，按照馬捷热力学的計算，在日照下温度应该平均增高到比环境高出 15°C 。水生植物不可能通过反射（陆生植物的反射要大得多）、摆动叶子（因風）和蒸騰作用来減弱这种晒热。在这样的情况下，它們遭受灼热的威胁應該是很大的。

实际發生在小水池中的水生植物上的这种威胁並不小於而可能大於在陆生植物上所發生的，此点可从水生植物中广泛分佈着叶綠体移动到側面位置的事实得到証实。例如，沉水的品藻（*Lemma trisulca*）、眼子菜屬、海罗弟屬、苦草屬和藻类中的 *мезокарпус* 等均有此种移动現象。應該指出，缺乏叶綠素的体質並不具有在光的作用下移动的本領，这就明显指出移动是与叶綠素吸收光線有关。

留比明科認為植物用減低叶綠素濃度的方法就可以容易地消除灼晒的危害的見解同样是令人难以置信的。避免任何伤害可能不仅由一种而且是由数种适应来达到的，並且一种适应的存在並不排斥別种适应的存在。特別是，实际上可以同时观察到强光下的植物的叶綠素濃度的減少和叶綠体的移动；而植物在白天某些時間內迫於要在弱光中进行同化作用时，这种叶綠素濃度的降低是不方便的。十分可能，除去个别植物羣中各种別的适应性而外，还产生比較普遍的預防晒热的方法，这种方法恰恰就是具有叶綠

素的綠色，它在完成日光能吸收者的作用時，讓近中午時加強到危險程度的綠色透過。

迄今為止，我們把主要的注意力放在研究直射日光上，而除去直射日光外，植物還接受天空和云的散射光的照射。散射光的部分比直射光部分照射的時間要長得多。直射光只在太陽不被云掩蔽時才起作用，在氣候多多少少濕潤的地區是不能經常無云的，在生長季中平均只有一半的白晝時間見到直射光。只有具有大陸性氣候的地區，日照時數才多多少少顯著地超過按天文曆計算的可照時數的 50%。但是在此種情況下，正如我們已經指出過，在植物直接和長期受中午日曬的部分有着一系列減弱直射光的適應：被以絨毛、具有蠟質層、葉綠體排向側面位置以及有時整個葉子排向側面位置等。

正如維茲納爾所指出的那樣，在散射日照下則相反，適應的方向朝向更多地利用光。首先可以這樣來解釋這一點，即散射光在任何時候都不會達到對葉綠體有害的數量。它經常小於中午直射光的最大強度。根據我們的測定，只在極端的情況下，云的輻射才有直射輻射的一半；通常它們在生長期中變動於直射輻射的 $\frac{1}{3}$ 左右。此外，就其組成而言，這種光對植物較為有利，因為其中生理光的部分達到 50—60%，而其實在 30° — 70° 的太陽高度時，直射光中的生理光還不超過 37%。無云的淡藍色天空中的散射光的強度最小。近中午時它總共為直射光完全輻射的 $\frac{1}{10}$ ，在白天的北方的天空中，這個數字少許加大一些，而在天空藍色加強時（特別在南方和高山上），這個數字就小一些。這種弱光就成分而言對植物最為有利。其中可含 90% 的生理輻射，因此，葉綠素差不多完全吸收這種光。

由此可見，在有云或無云的散射光中，光照愈弱，葉綠素吸收能量的百分率就愈高。因此，在天空散射輻射的光照下，光照強度的減弱就以提高生理質量來加以補償，這正如下面所看到的，就使

植物有可能經濟地利用光的能量。

根据 H. H. 卡里晉的資料(1938),愈往北方,日照中散射光部分和夏季日照时间是愈为增加的;因此毫不奇怪,在北方很多植物可以充分地获得光,並且只要温度条件許可,是可能获得良好的有机質的产量的。

我們的研究(伊万諾夫, 1928)指出,在西皮茨别尔根地区,5到8月間的直射光和散射光的总量,足使一公頃上获得5,000公斤風干重量的有机物質,就是說此产量並不低於中欧地区所給予的产量。最近,卡里晉(1938)在北西皮茨别尔根更北的地方一直到北緯 80° ,还获得了更大的輻射总值。由此可見,極北区的光条件对植物生長來說比迄今人們所認為的要有利得多。在那里观察到草本植被的微弱發展和木本植被的缺乏,主要並非由於光的不足而是由於温度条件的不利。因此,北極在过去地質时代有着更南得多的緯度上的植物区系的發展是可能的,並且太陽輻射並沒有本質上的改变。對於这一点來講,可能是因为溫暖的气流和海洋流有了另一種的分佈,而使温度条件有了很大的变化。

总结我們在各种自然光照下对生理輻射的研究,我們可以看出作为該种輻射吸收者的叶綠素的吸收性能与各种自然光照之間的明显的关系。在植物中午受太陽直射光照射时,叶綠素使它减弱,而讓一天之內此时最强烈之黃綠光通过,这样便可使得叶綠体避免被灼热。在淺藍色天空或有云天空中被散射光照射时,散射光照愈弱则叶綠素吸收輻射愈强。此种关系明显地表明了叶綠素顏色的适应性質,叶綠素主要吸收日光中对分解碳酸气最为有效的紅光(按照季米里亞捷夫的研究)也同样地表明了这一点。因此,我們主張用植物对光照条件的适应性来解釋叶綠素对紅外線的十分强烈的透过作用。大概綠色植物的进化是从水环境中开始的。实际上甚至在1厘米深的水層中就显著地減弱了波長为0.8微米的光線,而波長为1.5微米的光線則全部被消灭了。在水層