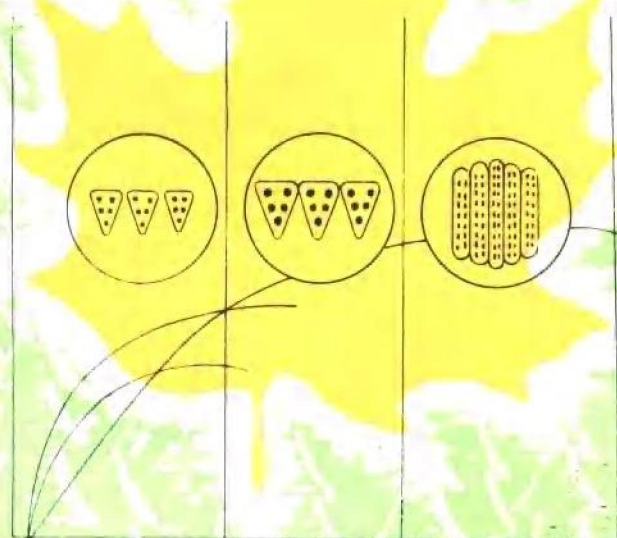


木本植物耐阴性的 生理学原理

1981.12.15 中国科学院图书馆



科学出版社

木本植物耐阴性的 生理学原理

〔苏〕 IO. JI. 采利尼克 著

王世绩 译

科 学 出 版 社

内 容 简 介

本书是以作者多年的实验结果为基础，引用了国内外的新成就，着重阐述了光照状况对阔叶树种苗木光合器官的结构和功能的影响，尤其是在光照状况对叶绿体的影响方面进行了深入的研究和探讨。

本书可供植物生理学、植物生态学、植物学、林业科技工作者，林业院校以及大专院校有关专业的师生参考。

Ю.Л.Цельникер

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ТЕНЕВЫНОС- ЛИВОСТИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Издательство «НАУКА», Москва, 1978

木本植物耐阴性的生理学原理

〔苏〕Ю.Л.采利尼克尔 著

王 世 绩 译

责任编辑 于 拔 彭克里

科 学 出 版 社 出 版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

*

1986年11月第 一 版 开本：787×1092 1/32

1986年11月第一次印刷 印张：7 7/8

印数：0001—2,400 字数：176,000

统一书号：13031·3341

本社书号：4739·13—10

定价：1.85 元

前 言

光对植物生命活动的影响这一问题，在植物生理学和林理学的发展史上是最早提出的理论问题之一。对这个问题的研究发展过程反映着整个植物生理学发展的特点。

本世纪50年代以前，不论是在实验室还是在自然条件下，植物生理学都是在整体水平上进行研究的。从50年代起，开始趋向于发展分子生物学。分子生物学的研究对象是研究较复杂生理过程（光合作用、呼吸作用、生长等等）组成部分的个别反应和系统。由于从植物组织中分离有活性的离体器官和抽提物的技术方法的成功，从而使得在各种人工环境中进行离体（*in vitro*）研究成为可能。以后，又将离体研究的结果无条件地转移到了活体（*in vivo*）条件中。

不久，到了60至70年代，在群体水平上进行的生态生理研究又有了发展。这主要是对于植物群落演替过程的研究。由于植物群落演替的结果，在生物循环过程中大量物质产生出来并达到能量平衡。这些研究跟在个体水平上进行的研究相比，在方法上有很大的不同，因为在群体内部某个体的生命活动与其在孤立的培养条件下的生命活动方式具有本质的区别。植物群体内密切的相互作用引起了植物生存环境和外形等方面的巨大变化。这在一定程度上减少了植物种之间和个体之间的差异，从而有人提出了环境条件对植物限定影响的早期学说。因此，在植物群体研究中，探讨环境因子对植物的影响具有非常重要的意义，这些因子是在植物群体的独特条件下形成的。

树木生理学家首先研究了群体水平上的生理过程，早在1912年Boysen-Jensen (1932) 就曾分析过林分产物的组分构成。后来，他的研究在不同的国家被继续和发展下去，如丹麦等国和近几年在日本和美国。在苏联，是根据B. H. Сукачев (1972) 关于生物地理群落综合研究提纲来发展这项研究工作的。在Л. А. Иванов的领导下，苏联科学院森林研究所的科研人员一方面研究了不同森林分布带的气体交换和有机物合成的过程；另一方面研究了林分的蒸腾耗水量。А. А. Ничипорович及其同事，Ю. К. Росс及其同事等也利用农作物在这一方面进行过很多研究工作。

这样看来，现代的植物生理学至少是在三种水平上研究植物的生命活动——分子水平（器官水平）、个体水平和群体水平。这三种水平的研究方法大不相同，也很少有哪一个人能够同时掌握所有三种水平的研究方法和研究途径。对于某一个具体研究对象所得到的结果，通常都是在某一种研究水平上进行的。因此，在不同水平上完成的各种研究工作，彼此之间常常有一定的脱节。只是在最近以来，分子生物学的方法和途径才开始渗透到生态和植物群落的研究中来。

其实，为了全面了解植物在其自然生长条件下的生命活动，有必要在所有的组织水平上进行研究。

上述一切也完全适用于在自然生长条件下光照状况对植物生命活动影响的问题。这种研究对于森林植物具有特殊的意义，因为森林植物群落属于更为复杂的自然植物群体。在一个相对稳定组成的森林中，各种植物为适应其生存而完成的进化过程，形成了植物种的多样性。可以设想，在研究这些对象时，有可能发现植物在更广泛领域内的适应性反应。

另一方面，在森林植物群落的下层，光谱可见部分的质（光的光谱组成）和量都产生非常激烈的能量流的交换。正

因为如此，光是决定森林植物群落立体结构特征（其中包括树种组成的特征）的一个因素，同时也是决定其生命活动特点的一个因素。

以上两种情况促使林学家对研究树冠下的光照状况及其对植物状况的影响产生了极大的兴趣。这些生态生理观点的研究也有重要的实践意义，因为森林内的光照状况比较容易通过间伐进行人工调节。尤为迫切的是研究光照状况对幼树的影响，因为幼树的状态决定着森林天然更新的可能性，同时也决定着更新后林分的组成。

近年来，由于人类活动的结果加剧了对地球上生物地理群落地被物的破坏，因此，研究森林更新过程的生态条件的紧迫性与保存这些自然资源的必要性有非常直接的联系。

但是，尽管对于森林光照状况的研究，或者反过来说，森林光照状况对植物的影响的研究有过很长的历史，并做了大量的工作，然而，这两个问题至今还远远没有得到解决。近十年来，在苏联出版了几本关于植被，其中包括森林内部辐射状况的专著，这些专著对于该问题的解决起了实质性的作用（Раунер, 1972; Росс, 1975; Алексеев, 1975）。对于第二个问题的研究——森林的光照状况对林冠下植物的影响，是一个更为复杂的问题，在这一方面，目前进展不大。

可以毫不夸大地说，目前还几乎没有指明生境的光照状况与森林植物个别树种的生命活动过程之间数量关系的资料。况且，尽管对于树木的相对喜光性已有很多划分等级的标准，但是，并没有确定这种或那种树木所赖以生存的生长条件的最低光合有效辐射强度。因此，在本项工作中，我们集中精力于解决这些问题。我们曾试图研究林冠下光照小气候的个别性质对 CO_2 气体交换过程的影响，因为植物的生产

率决定于两个过程——光合作用和呼吸作用。

为了研究光对 CO_2 气体交换过程影响的机理，我们对于在细胞和亚细胞水平上光合器官结构形成的光调节作用给予了很大的注意。被研究的对象是苏联欧洲部分森林地带的幼龄主要阔叶树种。本项工作是1969—1975年在莫斯科附近的谢列布良诺保尔试验施业区的林理学实验室完成的。

作者谨向在试验中曾给予很多帮助的所有同志致以衷心的感谢：他们是林理学实验室树木生理生态组的高级研究员、生物科学副博士И. С. Малкина和А. М. Якшина，试验员Л. И. Козлова和Н. П. Круглова，全苏光学技术研究所、技术科学副博士、研究员В. С. Хазанов，苏联科学院植物生理研究所光合作用实验室的研究员、生物科学副博士С. Н. Чмора和Г. А. Слободская，以及初级研究员Ф. З. Бородулина。

我还要对苏联科学院光合作用专业委员会深表谢意，由于该委员会组织的一些学术报告会和讨论会，使得在这个领域里工作的苏联和外国专家得以系统地交流工作经验。

目 录

前言	(iii)
----------	---------

第一部分 林冠下的光照状况及其对植物形态、 CO₂气体交换过程的影响

第一章 林冠下光照状况的特点	(1)
第二章 在个体和群体水平上研究光照状况对 植物生命活动影响的方向及主要结果	(11)
第三章 研究的对象和地点	(40)
第四章 光强对植物形态的影响	(48)
第五章 光强对CO ₂ 气体交换的影响	(59)

第二部分 光照状况对与光合作用功能有 关的光合器官构造的影响

第六章 关于决定光合器官功能状态的内部因子 的现代概念	(83)
第七章 光照状况对叶片解剖构造的影响	(93)
第八章 光强对叶绿体数目和大小的影响	(112)
第九章 在饱和光下光合器官的解剖构造与光合 强度之间的关系	(132)
第十章 光强对叶的色素含量和光学性质的影响	(143)
第十一章 光的光谱组成对光合器官的影响	(171)
第十二章 光照状况对喜光植物和耐阴植物的生命 活动以及对森林植物群落结构影响的机 理 (结果讨论)	(183)
结束语	(214)
参考文献	(217)

第一部分

林冠下的光照状况及其对植物形态、 CO₂气体交换过程的影响

第一章 林冠下光照状况的特点

在着手研究森林的光照小气候对植物生命活动的影响之前，首先必须对作用因子给予定性的和定量的描述。

许多作者指出，林冠具有选择透过光谱的特性。在最早的一些研究中（Цедербауер, 1907; Knuchel, 1914; Seybold, 1934, 1936）就已指出，在林冠下的可见光谱部分中，绿光占优势。

林冠下透过的连续辐射中，远红光和红外光较多，与空旷地相比，在这段辐射中光合有效辐射的比例较小（Egle, 1937; Sauberer, 1937; Иванов, 1946; Coombe, 1957; Härtel, 1961）。

阔叶林对光谱选择透性的程度比针叶林强（Иванов, 1949; Алексеев, 1963б; Vezina, Boutler, 1966; Цельникер等, 1967）。例如郁闭的阔叶林冠能透过：蓝光0.7%，绿光1.4%，红光0.8%和远红光9.3%；针叶林冠透过的相应数值是0.5%，0.6%，0.5%和3.3%（Цель-

никер, 1969)。

与此同时,在遮阴地段除光谱组成发生变化外,还通过林冠空隙射入一部分很少变化的辐射线。因此,晴天在相对稀疏林分的林冠下,其散射光的组成中蓝光的比例增大 (Seybold, 1934, 1936; Egle, 1937; Atkins, Poole, Stanbury, 1937; Акулова и др., 1964, 1966),但是增加得不多。因为即使是在空旷地,蓝光在散射光的组成中也并不十分突出 (表 1)。利用作者过去的资料 (Цельникер, 1969) 和 К. Я. Кондратьев (1954) 的关于总辐射和散射光谱组成的资料,我们还计算了假定“绝对郁闭”的针阔叶林冠下的辐射组成。表 1 列举的指标代表着林冠下光谱组成的最大可变值。在有一定透射光的林分中,总辐射和散射的组成与空旷地的条件相接近。

可见辐射的光谱组成变化是森林中光照小气候的第一个特点。

第二个特点是辐射强度的减弱,尤其是在光合有效辐射的范围内表现最突出。

辐射强度的减弱与植物群落的立体结构特点有密切联系。从本世纪30年代开始,人们就曾不只一次地试图确定辐射线的透过程度与林分测树指标之间的关系:密度或每公顷的立木株数 (Burns, 1927; Иванов, 1932; Roussel, 1962),总断面面积 (疏密度) (Поздняков, 1953; Jackson, Harper, 1955; Miller, 1959; Алексеев, 1963),以及叶面积指数 (Leaf area index) (LAI),即林冠的叶面积与地面的比值。在Monsi和Saeki (1953)的论文发表以后,人们开始对辐射强度与叶面积指数之间的关系进行分析。Monsi与Saeki建议采用布吉尔-朗倍尔特-比尔定律,做为辐射透过较厚植被的近似数值。该定律过去曾

表1 在空旷地和针阔叶林冠下, 辐射组成中能量的分布
(占光合有效辐射的%)

辐 射		光谱范围 (毫微米)				光 线 的 比 例		
		蓝 光	绿 光	红 光	远红光	蓝光/ 红光	绿光/ 红光	远红光/ 红光
		380—480	510—580	610—680	690—850			
空 旷 地	总辐射	32	38	30	29	1.07	1.27	0.97
	散 射	40	35	25	24	1.60	1.40	0.96
针 叶 林	(不透光)							
	总辐射	30	42	28	177	1.07	1.50	6.33
阔 叶 林	(不透光)							
	总辐射	23	53	24	270	0.96	2.24	11.25
针 叶 林	(透光80%)							
	散 射	37	35	28	32	1.32	1.25	1.14
阔 叶 林	(透光80%)							
	散 射	37	36	27	33	1.37	1.33	1.22

被用来计算混浊环境中的辐射衍射率。

$$T = e^{-kF} \quad (1)$$

式中 T 代表透光率, F 代表在每公顷林分上叶面积所占公顷数的叶面积指数, e 代表自然对数的底, k 代表消光系数。应用公式(1)便可以计算整个林分垂直剖面的透光性, 又可以计算需要了解的任何树冠高度。

布吉尔-朗倍尔特-比尔定律在植物光照强度测定中应用的标准, k 值应该是一个常数, 不管是在树冠或林冠的不同

• 2 •

高度，还是在组成相同但林龄和疏密度不同的林分中都应如此。但是，正如实验所表明的那样，在植被 (Monteith, 1965) 下，也包括在林冠下，不管是对垂直剖面，还是对组成相同但郁闭度不同的林分，这个条件都不能完全得到保证 (Цельникер, Выгодская, 1971; Раунер, 1972) 。这是由于叶片方位和叶面与太阳的角度不同所决定的。同时，也与在较厚的林冠中叶片相互排列的特点有关系。因此，在结构不同的植物群落中，把叶片之间的相对透光面积做为一层叶片来计算是不同的，后者的 k 值变动于2.5 (遮盖严密的水平叶层) 到0.3 (叶倾角大、稀疏) 之间，其透光率的相应变化值是从8%到74% (Раунер, 1972; Цельникер, Выгодская, 1971) 。

对于下层植物群落或叶面积指数小的群落，其特点是叶片呈水平状分布；对于郁闭植物群落的上层林冠来说，叶片的排列方式通常是与水平面成很大的角度。由于这种原因，叶面积指数不同的植物群落，其透光率没有很大的差别。换句话说，从植被吸收光的角度来看，在很大的叶面积指数范围内有一定的“缓冲性”。植物群落的林冠吸收光合有效辐射的能力接近最大的可能性——占辐射的90—95% (Цельникер, Выгодская, 1971) 。

本项研究课题的另外一条研究途径是探讨辐射的通过与林冠空隙之间的关系。这个问题首先由 Evans 和 Coombe (1959) 在英国提出来，其后，Anderson (1964a, b, 1966) 在澳大利亚做了更详尽的研究。为了能够达到定量地测量林冠空隙的目的，这些研究者用鱼眼镜头 (视角 180°) 朝上方拍摄了林冠的照片。然后根据方位角和平纬圈，在照片上记录下来透光的相对面积，将所得的结果与相对应的天空亮度进行比较，因为林冠下辐射的绝大部分是穿过空隙射进来的。

仕办坎, 由Л. А. Акулова, В. С. Хазанов, Ю. Л. Цельникер等人从1961年开始, 利用“则尼特”牌照相机加“和平-1”广角镜头(视角大约 60°)测定林冠的空隙度(Акулова и др., 1964)。从1970年起, Т. А. Нильсон, (1971); Н. В. Зукерт, (1974); Н. Н. Выгодская (1974) 等人开始用鱼镜头照相。使用广角镜头拍摄林冠照片的缺点是只能反映上部平纬圈的空隙。然而, 大多数林分正是这一部分林冠的空隙最多, 而在下部平纬圈则几乎没有空隙(图1)。

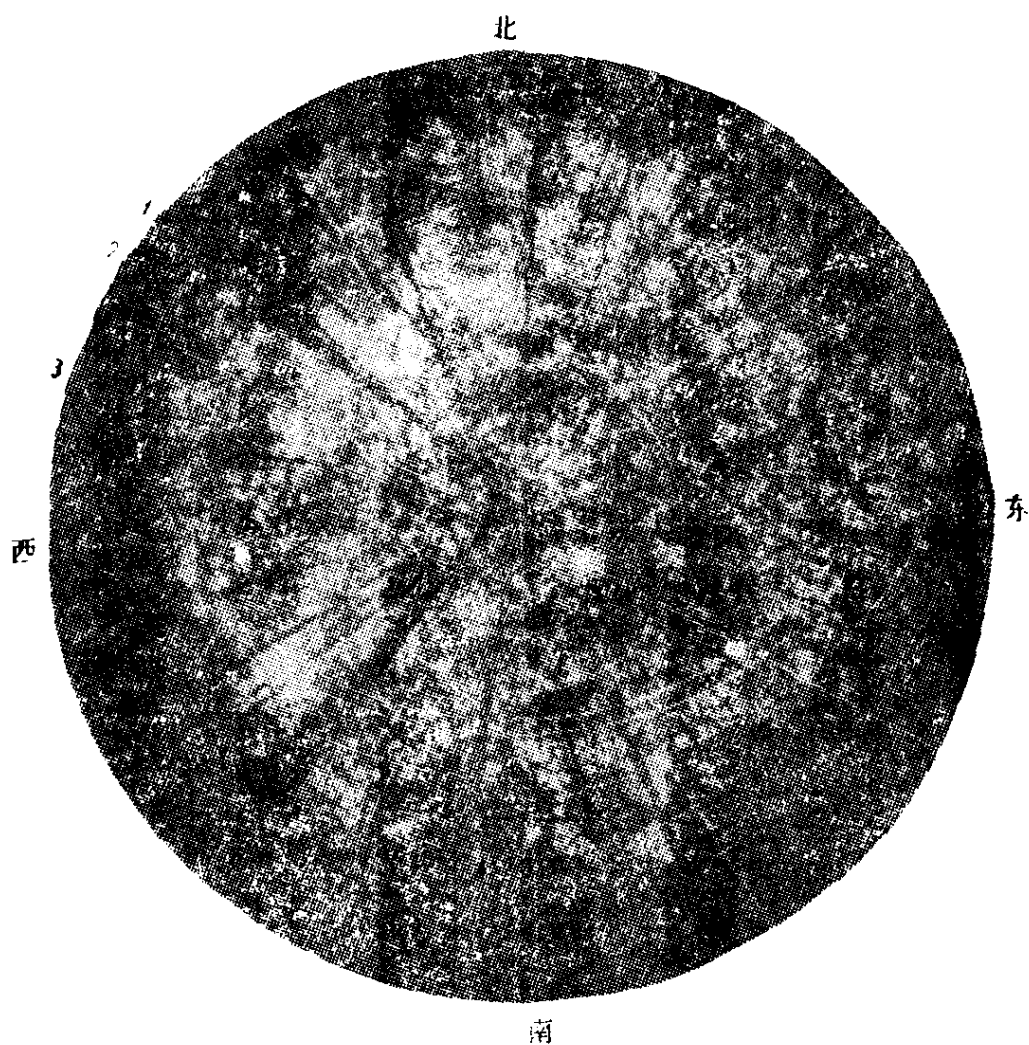


图1 用鱼镜头拍摄的郁闭度为0.8的山杨林冠照片
(数字1、2、3代表太阳在上空的轨迹)

根据我们的观察，大多数组成和郁闭度都不相同的林分，其穿过林冠的辐射与上部平纬圈的相对空隙面积紧密相关。因此，辐射透光率在允许的误差范围内可依下式计算：

$$\lg T = x \lg a + b \quad (2)$$

式中 T 为透光百分数， x 为空隙面积，以百分数表示， a 和 b 是常数。由于晴天和半阴天透过的辐射不一样，在具体计算时就必须进行天气校正，而如果是晴天的话，还要对太阳的高度进行校正。在表2和表3中引用了系数 $\lg a$ 和 b 的数值，以便计算当 $h_{\odot} = 45^{\circ}$ 时，不同光谱的透光率。在表3中对林冠的空隙面积和计算透光率时所采用的系数做了比较。空隙面积是利用各种不同的镜头拍摄下的照片确定的。Т. Нильсон是根据鱼眼镜头拍摄的照片计算的空隙面积。

与其它方法相比，根据林冠空隙度计算辐射透光率的优点在于该方法适用于不同组成的林分。在相同的空隙度时，所有的阔叶树种都有相同的辐射透光率。所有针叶树种的辐射透光率与空隙度的相关系数都有别于阔叶树种。从这里就很容易确定辐射透光率与林冠郁闭度的相关性。在这种情况下

表2 利用广角镜头照相时，根据 $\lg T = x \lg a + b$ 公式
计算林分散射辐射透率，系数 $\lg a$ 和 b 的数值

光 谱	阔 叶 林		针 叶 林	
	$\lg a$	b	$\lg a$	b
蓝光 (380—480毫微米)	+0.0179	-0.178	+0.0198	-0.387
绿光 (510—580毫微米)	+0.0143	+0.014	+0.0173	-0.297
红光 (610—680毫微米)	+0.0154	-0.095	+0.0179	-0.347
远红光和近红外光 (680—850毫微米)	+0.0037	+0.886	+0.0140	+0.044

下，应当注意不同树种的树冠本身空隙度（空隙系数）的差异。我们在莫斯科州所得到的有关近熟林和成熟林的林冠空隙度，以及不同郁闭度的林分其林冠空隙度的资料（表4）。

表 3 利用广角镜头和鱼眼镜头照相时，根据 $\lg T = x \lg a + b$ 公式计算总辐射透率和散射光合有效辐射透率，系数 $\lg a$ 和 b 的数值

照相镜头	辐 射	阔 叶 林		针 叶 林	
		$\lg a$	b	$\lg a$	b
广角镜头	总辐射	+0.0194	+0.059	+0.0206	-0.059
	散射辐射	+0.0159	-0.086	+0.0183	-0.278
鱼眼镜头	总辐射	+0.0375	+0.290	—	—
	散射辐射	+0.0305	+0.173	—	—

表 4 不同树种树冠内部空隙的相对面积（空隙系数）和在不同树冠郁闭度时林冠的空隙度

树 种	空隙系数	树 冠 郁 闭 度						
		1.0	0.8	0.7	0.6	0.5	0.4	0.3
欧 洲 松	0.32	32	46	52	59	66	73	80
欧洲云杉	0.05	5	24	33	43	52	62	71
垂 枝 桦	0.30	30	44	51	58	65	72	79
山 杨	0.38	38	50	57	63	69	75	81
夏 橡	0.13	13	30	39	48	56	65	74
小 叶 槲	0.07	7	26	35	44	53	63	72
尖 叶 槭	0.07	7	26	35	44	53	63	72

表 5 空隙系数及其与树龄的关系

树 种	树 龄 (年)		
	5—10	25—35	70—100
欧 洲 松	—	0.25	0.32
垂 枝 桦	—	0.38	0.48
山 杨	0.30	0.46	—
夏 橡	0.05	0.11	0.13
尖 叶 槭	0.04	0.07	0.07

空隙系数随树龄的增长而提高 (Цельникер等, 1967)。

晴天的太阳高度为 45° 时, 光合有效辐射的总透 光率与林冠空隙度的关系表示为以下数字:

林冠空隙度 (%) : 0 10 20 30 40 50 60 70 80 90

针叶树种

透光率 (%) : 0.9 1.4 2.2 4 6 9 15 24 39 62

阔叶树种

1.1 1.8 2.8 4 7 11 17 26 41 63

根据我们的资料, 对于有一定林冠空隙的松林, 桦木林, 山杨林, 最少能透过光合有效辐射的40%左右 (林冠郁闭度1.0), 而对于林冠稠密的林分, 这个百分数还要更低一些(0.5%左右)。当郁闭度0.7时, 有空隙的林冠能透过光合有效辐射的10%, 而稠密的林冠只透过5%左右; 最后, 当郁闭度为0.5时, 能相应地透过20%和10%。非常有代表性的是当林冠郁闭度大于0.7时, 透过的辐射量的相对变化较小; 在较低的郁闭度下, 透光率迅速提高 (Алексеев 19636, 1969, 1975; Цельникер, 1969)。当森林处于落叶状态时, 能透过50—60%的辐射量 (Tranquillini, 1960; Це-

льничер, 1969)。

以上引用的资料, 可以形成关于林冠减弱光合有效辐射的程度与其密度之间关系的概念。但是, 这些资料只代表中等透光率的情况, 而不代表辐射条件变动很大的范围。根据许多研究者的资料, 在林冠下, 散射辐射和直射辐射的差异缩小。因此, 当林冠下只透过散射辐射的时候(如半阴天, 太阳位置低或在太阳位置高的很密的森林中), 林冠下的辐射条件比直射辐射更均匀一些。在晴天, 辐射分布的不均匀性随着平均透光数值的增长而增大。在光合有效辐射透过的平均数值中, 辐射强度最大的变动范围约占20%。在这种情况下, 辐射强度曲线的个别点偏离算术平均值超过100% (Nägali, 1940; Evans, 1956; Whitinore, Wong, 1959; Алексеев, 1963б.; Акулова等, 1966; Раунер, 1972)。

由于太阳在天空的运行, 使林冠下光斑和阴影有规律地变换, 从而造成森林中土壤表面每一点上的辐射强度都呈现一种特有的周期性波动(脉动)。

正如Pollard (1970), Ю.Л. Цельничер与И.Ф. Князева(1973)及Н.Н. Выгодская (1974) 等人的试验研究所指出的那样, 在无风天气, 辐射强度的波动周期为1—10分钟。当有风时, 由于树叶和小枝的摇动, 其波动周期可能等于几秒钟, 或者甚至于几分之一秒钟 (Алексеев, 1967, 1969)。

因此, 可以将林冠下的辐射状况特点分为三个主要方面。

1. 与空旷地相比, 林冠下辐射的光谱组成变化表现为远红光和近红外光部分的比例增大。对于疏伐过的林分中的遮阴小区来说, 晴天的特点是蓝光的比例增大。