

欧洲赤松球果的呼吸作用和光合
作用随季节变化的过程

Sune Linder Erik Troeng

译自《Forest Science》

Vol. 27 No. 2 June 1981

胡佃有 译 刘德华 校

内蒙古林学院

一九八二年十二月

欧洲赤松球果的呼吸作用和光合 作用随季节变化的过程

Sune linder Erik Troeng

摘要：

我们对某季节的当年生和一年生的欧洲赤松 (*Pinus sylvestris* L.) 的呼吸作用作了调查研究。球果是从瑞典中部二十年生的欧洲赤松林分内采集的。其呼吸速率在 15°C 时表现出季节性变化。在光照下一部分由呼吸作用释放的 CO_2 被重新固定。光照饱和时，一年生球果的平均重固定是 60%，当年生的平均重固定是 79%。通过采集球果的林分内的气温和光量子流密度的记录，去估计球果光合作用的季节性误差。 CO_2 的重新固定使呼吸消耗降低 30%。对碳的重新固定校正后，根据碳进行计算，球果产生的呼吸值是球果干重的 50%。被铝箔包裹的球果的种子比在十月末收获的对照球果的种子要低。

正文

欧洲赤松的孢子球需二年发育为成熟的球果。于五月末或六月初首先在一年生的枝条上发现孢子球。传粉发生在六月中旬或第一生长季内。此时，小球果的直径大约为 5 毫米。次年 5 月至 8 月下旬球果的干重开始增加。授精发生在传粉后的 13 个月。在瑞典中部则为 6 月中旬或七月上旬。欧洲赤松的孢子球在其整个发育过程中呈绿色，在成熟的最后一个月变成褐色。

许多学者报导了针叶树球果的生长抑制茎的生长。关于球果的收获量对生长的抑制作用方面，还没有取得一致意见，其机理也不

完全清楚。对针叶树气体交换的研究，主要集中在光合作用上。关于树木的非绿色部分的气体交换所知甚少。仅有几个关于针叶树的气体交换的报导是可以利用的。

Ching (1962) 根据花旗松从四月到九月成熟期间的发育，报告了直到传粉之前呼吸速率总是增加的，九月后其呼吸速率降低，这时的变化甚微，所以不再加以测定。

Ching 和 Fang (1963) 把葡萄糖标记，研究其在花旗松发育中如何被利用。他们还测定了传粉后的30天内鳞片和种子的呼吸速率。发现在研究期内，鳞片和种子的呼吸速率是减少的。在任何情况下，种子的呼吸作用都比鳞片高。

Dickmann 和 Kozloski (1970) 在光照后墨暗下测定了北美赤松球果的光合作用，发现在光照下， CO_2 的呼吸减少有50%的演变。

Rook 和 Sweet (1977) 把孢子球从花旗松嫁接到苗木上，因而使当年生的苗木的光合产物产生急剧下降。由于这个下降的强度的增加，使他们未能证明光合作用的增强，但发现了 CO_2 的重新固定。当用铝箔包裹球果，使其处于暗中而增加下降强度时，针叶生产的光合作用分配模型被改变。

Dickmann 和 Kozloski (1968) 研究过在欧洲赤松中生产和贮存的光合产物的代谢。他们发现，当光合产物运转时，当年生长发育的组织有最高的优势。大球果发育所需的大量碳水化合物是来自一年生的针叶，而较力一部分是来自老令针叶。本文的报告是瑞典中部二十年生的欧洲赤松林分气体交换项目的一部分，这个项目在“瑞典针叶树规划”中已实施。

材料和方法

研究工作是在瑞典中部加德拉斯生态研究站 ($68^{\circ}48' N$; $16^{\circ}30' E$, 海拔180米) 完成的。加德拉斯是“瑞典针叶树规划”中的重要研究基地, 这里有大量不同令级的林分。

在1978年, 当一年生的球果从3月中旬至10月底成熟时, 不断地从原始的二十年生林分中采集下来。关于林分的详述见 Flower — Ellis 等人的文章 (1976)

我们在一个开放的交换系统中确定球果的呼吸速率。这个交换系统设在与林分邻近的实验室内, 利用红外线气体分析仪和调温同化室。呼吸速率是在 $15^{\circ}C$ 时并在光照和黑暗下确定的。实验室内同化室是大型气体交换的部分, 用作二十年生的欧洲赤松光合作用和呼吸作用的野外测定。Linder 等人对此系统作过详细描述。柱体同化室包括一个上端安着有机玻璃窗的黄铜管 (高为25厘米, 直径为17.5厘米), 管的外壁焊接有冷却管, 内部有冷却水。水是在一可控水浴下冷却的 (SB 2型, 1500 W), 冷却管又被热箔片包裹, 通过断续的加热箔片, 可预先调节同化室温度。热箔片被一适当的温度调节器控制。

室内的光量子密度是通过升高或降低一个在室顶的金属卤素灯调节的。室内的光量子流通过一传感器来确定。气温和球果温由一热电偶测定。

迅速地把采集的球果放置于同化室, 并在温度为 $15^{\circ}C$ 的黑暗中称重。被置同化室中的球果无任何吸收光的倾向。因球果的体积不断增长, 所以, 研究期不同, 球果在每一样品中的数目也应不同。在年初每一样品100个球果, 而在年末每一样品是15个。当在

黑暗下得到一恒定的呼吸速率时，重新固定的光反应曲线可通过不同的光照水平（从饱和水平 $> 1300 \mu E \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 开始）的呼吸速率而确定。在15分钟内呼吸速率一恒定就记数。

在测定期间，把一电偶插入球果内测其温度。尽量使球果温度保持接近 $15^{\circ}C$ ，与事先调节的温度之差不超过 $\pm 0.2^{\circ}C$ 。尽管呼吸速率有一小的温差，但在研究期间的值是恒定。

在测呼吸作用之前测球果的鲜重。然后在 $85^{\circ}C$ 的温度下干燥测干重。

在七月中旬用铝箔包裹一定数量的球果，使其处于黑暗中，直到十月底球果成熟方可取样。相同数量的未包裹的球果作为对照。

计算

所谓重固定率，就是光饱和时呼吸强度的减少与黑暗强度的百分比。

在实验期间，呼吸作用的估计是用在实验室中的呼吸速率和重固定量，以及在球果的林分内每隔10分钟记录的气温和光量子密度得到的。所用的气象测定包括在站上进行的生物气象项目中。

从一月到十月间计算的野外条件下的呼吸作用，用下面的公式：

$$R_d = R_{15}(t) \cdot 2 \frac{T - 15}{10} \quad (1)$$

式中： R_d —— 黑暗中的呼吸作用

R_{15} —— 温度 $15^{\circ}C$ 时的呼吸作用；

t —— 时间

T —— 林分中的温度

纯呼吸作用是黑暗中的呼吸作用减去重新固定量，

$$R_n = R_{15}(t) \cdot 2 \frac{T-15}{10} \left((1-W(t)) \frac{I}{I_{\frac{1}{2}} + I} \right) \quad (2)$$

式中： R_n ——纯呼吸

W ——光饱和下重新固定量

I ——光量子密度

$I_{\frac{1}{2}}$ ——在最大重新固定量的50%时的光量子密度，
其值是 $160 \mu E m^{-2} s^{-1}$

(如图3)

R_{15} 和 W 的每日测定值分别从图2和图4上用内插法得到的。每天公式(1)和(2)是用气温和光量子密度的记录计算的。根据林冠内光量子密度的侧面测定，在计算时把在林分内记录的光量子密度减少25%，这样就可对球果的林冠层光照条件下得到合理的估计值。

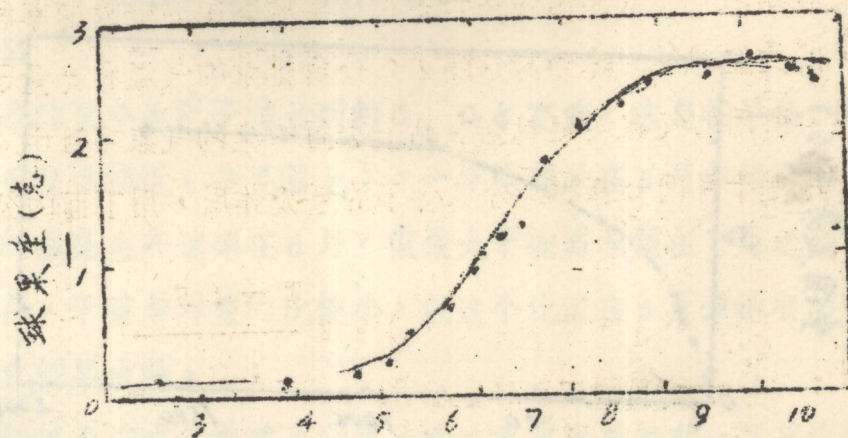


图1. 欧洲赤松的一个球果在1978年3~10月的干重移动平均数 $n=3$

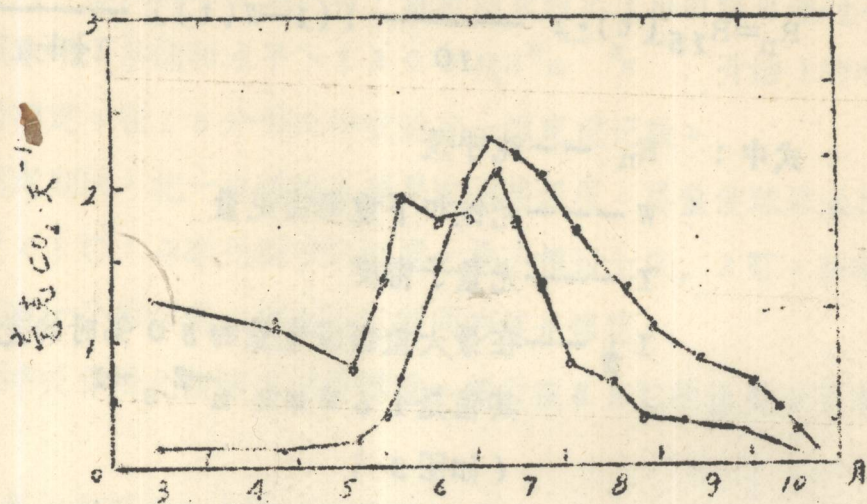


图2. 一年生欧洲赤松球果的呼吸作用随季节的变化过程。圆圈表示单位干重的呼吸速率；点表示每个球果的呼吸速率。测定工作在15℃进行。

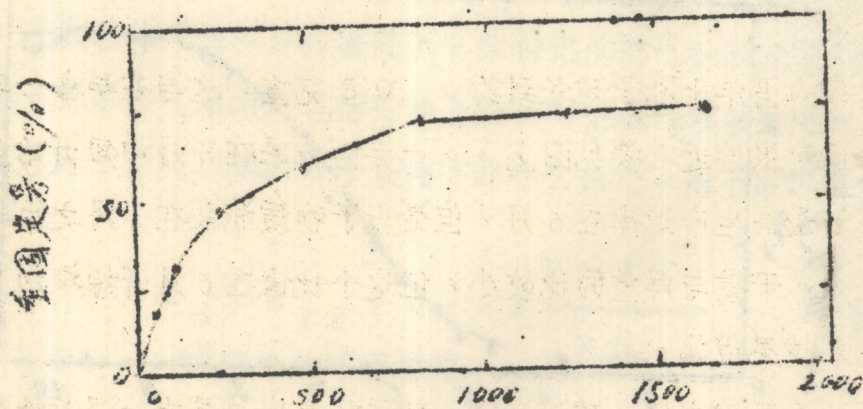


图3. 暗呼吸放出的CO₂重固定和光量子密度间的关系以黑暗时呼吸速率的百分率而给出图中的值。此图是1978年一年生的球果在七月的情况

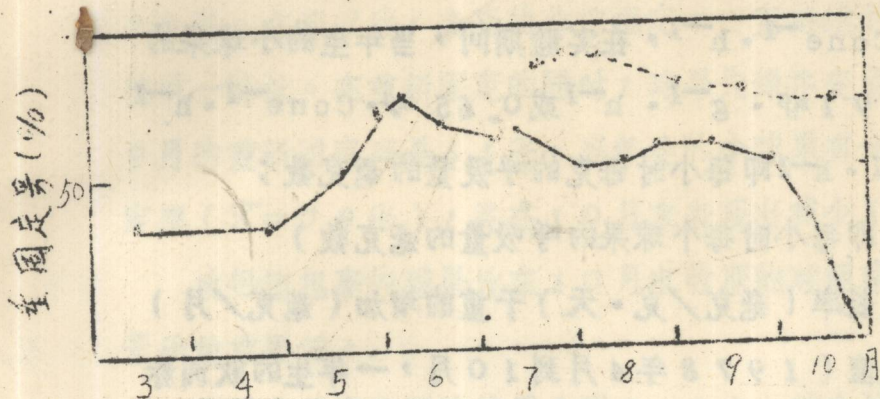


图4.

图4：欧洲松一年生的和当年生的一年生球果（点）和二年生球果（圆圈）重固定能力的季节变化。图上的值显示出某季节不同时光饱和下的重新固定能力。在温度 15°C 和大于 $1300 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光量子密度下进行测定。

结果

夏季的当年生孢子球长到约 0.08 克重，这与在早春一年生球果的重量很接近（参见图上）。一年生球果在5月中旬开始生长。小球果的最高生产速率在6月，但最大干物质积累在1月之后。在(表1) 3—5月，干重与鲜重的比较小，但这个比值在6月开始增加，直到十月末球果成熟。

不管用于干重或每个球果计算，其呼吸速率总是有一显著性的季节性变化（图2）。呼吸速率在球果发育的早期是增加的，并在整个6月和7月有一最大值。当用于干重表示时，呼吸速率从7月中旬到10月是逐渐降低的，这时当增加结构组织的重量时发现的。当

呼吸速率以每个球果表示时，在7月早期可得到一峰值。在最后抽样中，即10月15日，呼吸速率是很低的，是 $0.004 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 或 $0.009 \text{ mg} \cdot \text{Cone}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ，在实验期间，当年生的小球果的呼吸速率是 $0.091 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 或 $0.65 \text{ mg} \cdot \text{Cone}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ （译者注： $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 即每小时每克的呼吸量的毫克数； $\text{mg} \cdot \text{Cone}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ 即每小时每个球果的呼吸量的毫克数）

表1：相对生长率（毫克/克·天）干重的增加（毫克/月）和干重与鲜重的比值（1978年4月到10月，一年生的欧洲赤松球果，始重为0.08克（3月），末重为2.60克）

表1.

月	相对生长量 ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{dag}^{-1}$)	生长量 ($\text{mg} \cdot \text{month}^{-1}$)	$\frac{\text{干重}}{\text{鲜重}}$
4	6.6	19	0.58
5	33.3	193	0.36
6	43.3	800	0.21
7	20.1	950	0.26
8	6.1	430	0.45
9	1.6	120	0.54
10	~	~	0.68

在光照下测定呼吸速率时， CO_2 的排出量减少。呼吸速率与光量子密度间的关系与光合作用的正常光反应曲线相似。光量子密度在 $900 \mu \text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上时发生光饱和现象。曲线的形状在各季节非常恒定。但在光饱和的光量子密度时，重新固定率表现出一些

偏差(图4)。在春季的重新固定量大约是30%，在5月增加到70%。在那以后，表现的非常恒定，一直持续到9月末，接着突然有一降低。在重新固定的同时，球果失绿并变成褐色。从5月到9月的重新固定率是61%。当年生的小球果有一相当高的重新固定率($\bar{x}=79\%$)，并在10月末表现出减少(图4)

被铝箔包裹的球果比在10月末收获的对照球果的单个重和种子千粒重要低。

利用实验室得到的结果(图2-4)，结合林分的光照和气温，可估计球果呼吸作用的季节恒偏差(图2-4)。除了对暗呼吸百分率(图5)对每天的重新固定量计算外，还计算了暗呼吸 R_d 和净呼吸 R_n 。因为是用每个球果表示，所以呼吸速率在1-5月降低。由球果重降低的结果，在此期间每天的重新固定量等于呼吸作用释放碳的5-10%。因为从5月中旬到6月中旬气温较高，球果重量增加，所以暗呼吸和净呼吸都稳定增加。大约 $40\text{mg} \cdot \text{Cone}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ 的呼吸速率一直保持到7月底。7月后期的呼吸陡峰是由于出现了一段热天引起的。从8月开始每天的呼吸消耗稳定下降，在10月末呼吸作用完全停止。当每天的重新固定量接近40%，每天的重新固定量从5月到9月大于20%，并在6月出现一最大值(图5)。

对暗呼吸 R_d (1-10月)的总估计是 $3.43 \text{ g CO}_2 \cdot \text{Cone}^{-1}$ ，在同期内净呼吸是 $2.38 \text{ g CO}_2 \cdot \text{Cone}^{-1}$ 。假设在球果中的含量是50% (见Larcher 1969)，在发育的头一年忽略了呼吸消耗，那么碳对球果的要求应为：球果生物量 $1.3 \text{ 克碳} + 0.94 \text{ 克碳} (R_n)$ 。从其中应减去重新固定量，所以： $2.24 \text{ 克碳} - 0.29 \text{ 克碳}$ 。产生一个球果 R_d 的值应是末重的72%。以重新

固定量的结果，其值应减少到50%。

表2：球果的干重和一年生球果在10月后期的重量，一些球果在7月19日用铝箔包裹以免呼吸释放的CO₂被重新固定，每个样取8—12个球果。

表2

树号和 球果包裹	重量/(球果)	S.E 对照 (%)	对照 百分率	千粒 种子重	对照 百分率
1号 对照	2.57	5	~	6.46	~
铝箔	2.82	6	110	6.87	15
2号 对照	2.94	11	~	4.51	~
铝箔	2.57	7	87	4.04	90
3号 对照	2.38	11	~	4.11	~
铝箔	2.07	10	87	3.71	90
4号 对照	4.09	10	~	4.72	~
铝箔	3.70	8	90	4.46	94
5号 对照	2.67	10	~	5.03	~
铝箔	2.06	14	90	4.51	90

讨论

在5月末到6月间一年生的球果相对生长率与已报导的北美赤松 (*Pinus resinosa*) (Dickmann 和 Kozlowski 1969)，辐射松 (*Pinus radiata*) (Sweet 和 Bollmann 1971) 和花旗松同一生长期的生长速率相似 (如

图1及表1所示)

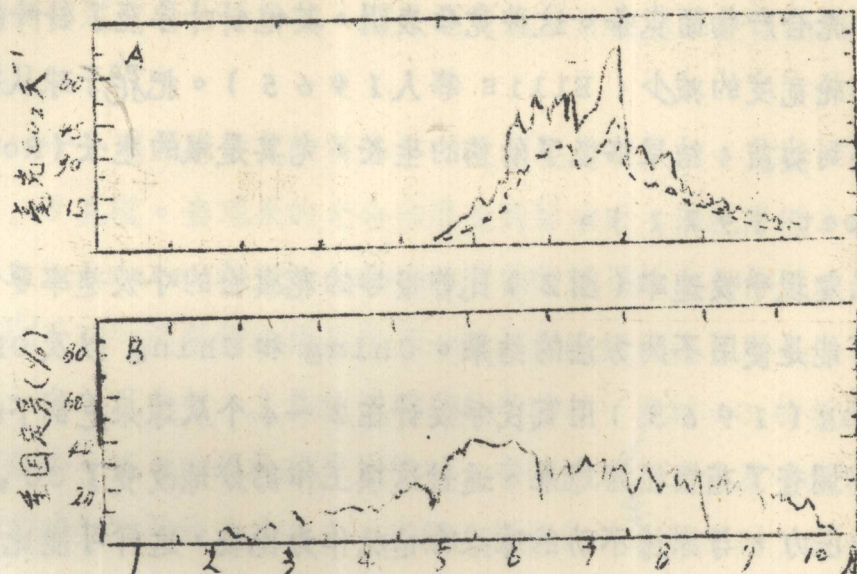


图5

图5：所计算的一年生欧洲赤松球果呼吸作用的季节变化过程。
A：1978年的暗呼吸（实线）和净呼吸（虚线）。以（（呼吸速率）/球果·天）表示。B：暗呼吸放出的CO₂重新固定量百分率。

球果干重的迅速增长与当年生芽的发育和茎的生长是一致的，因此将要影响当年和贮存物质的分配。在北美赤松中，已表明当年生的球果所生产的光合产物是被繁殖器官优先推动，并且一年生的针叶分配了主要一部分碳水化合物到达球果和当年生的嫩枝上（Dickmann 和 Kozlowski 1968）。当年生器官的少量

的光合产物是来自二年生和三年生的针叶。在现在研究的林分中表明 (Ericsson 1978)，一年生的针叶仅是在其发育过程中供给嫩枝的光合产物。发育的球果、针叶和茎的生长之间，为得到当年的光合产物而竞争。这种竞争表明，其他针叶导致了针叶的生长和年轮宽度的减少 (Ellis 等人 1965)。把孢子球从花旗松嫁接到幼苗，结果降低了幼苗的生长，尤其是根的生长 (Rook 和 Sweet 1971)。

已发现呼吸速率 (图 2) 比曾报导的花旗松的呼吸速率要低，但这可能是使用不同方法的结果。Ching 和 Ching 以及 Ching 和 Fang (1963) 用瓦氏呼吸计在 2—4 个从球果上剖下的鳞片上，调查了花旗松的球果。通过这项工作部分地改变了 CO_2 和 O_2 的压力，与原封不动的球果的情况作为比较，这样可能比切口的单独作用更多地增加呼吸速率。

球果的最大呼吸速率于 7 月初与欧洲赤松的授精时间相同 (Sarvas 1962)。据报导，北美赤松成熟期间的呼吸速率的降低是由于贮存物质的转移而以纤维素和木质素的形式补充到结构成分中去的缘故。(Dickmann 和 Kozloski 1969)

光量子密度和球果呼吸之间的关系与相树皮的光合作用相似 (Schaedle 和 Foote 1971, Foote 和 Schaedle 1976)，与欧洲赤松树皮的光合作用也相似。但按呼吸速率计算时，则比花旗的球果光合作用的值低得多。

在初夏重新固定量的增加与初夏的针叶光合作用的增加是相似的 (参见 Linder 和 Troeng 1980)。球果的光合作用在 10 月的下降不取决于针叶的光合作用，而是取决于球果最后成熟

状态的影响。当年生的小球果的重新固定量在此期间不受影响。

球果的光合作用是通过在研究早期分析年轮和针叶生物量的减少而间接估计的。在现在的研究中，不但通过暗呼吸 CO_2 释放的重新固定量去估计增益，而且还可能估计在球果发育期间的呼吸消耗。

一个球果在发育的第二年呼吸消耗是 0.94 克碳，其末重是 1.3 克碳。当球果的光合作用受到影响时，消耗降低 31%。这与 Dickmann 和 Kozloski 所作的球果的光合作用对于针叶树的孢子球的碳平衡的结果并不一致，但这倒无关紧要。

在 7 月中旬，人为地使球果处于暗处，发对 CO_2 的重新固定影响很小。当与对照的球果比较时，变暗的球其重量及千粒种子重似乎有减少的趋势（表 2）。当阻止杨树的光合作用时 Pearson 和 Lawrence 在 1958 年也得到了相似的结果。但是，当他们环剥变暗的茎样品时作用是显著的。因为正在发育的球果象正在发育的茎一样，重新固定量是急剧下降的，所以，在分配光合产物时，它们占有极大的优势，并且当重新固定量被阻止时，下降强度将增加。这是被 Rook 和 Sweet 通过改变用铝箔包裹的球果中被标记的光合产物的变化模型而证明的。

从调查的林分中每株树的每一年的碳平衡的理论已由 Agren 等人建立起来。在此平衡中不包括球果，但正在讨论的 75 个 14 年生树上的球果所需要的碳应当等于用于树干生长的碳量，即每年光合作用的碳产量的 6%。

利用在 Jädraås 120 年林分中枯枝落叶层的资料可以估计成熟欧洲赤松球果生产量值（Flower Ellis 和 Olsson

1978)。在四年期间球果的平均枯落量是 $210 \text{ 公斤公顷}^{-1} \text{ 年}^{-1}$ ，这些结果已由这些学者所报导。这个值比“国家森林测量”对欧洲赤松所估计的值要高 (Hagner 1965)，其误差可能是由于当时小球果被算在枯死物中的资料所引起的，而并不是“国家森林测量”的数据引起的。

假定含碳量是50%，则每年在林分内的球果产量应是105公斤；碳公顷 $^{-1} \text{ 年}^{-1}$ ，那么，呼吸值应是52.5公斤碳公顷 $^{-1}$ ，总量为157.5公斤公顷 $^{-1} \text{ 年}^{-1}$ 。现在的林分中每年的立木蓄积量应是400~550公斤碳 (Cf. Linder 和 Troeng 1981)，总量是1000~1350公斤碳公顷 $^{-1} \text{ 年}^{-1}$ 。由此可见，在正常的年分内球果的生长等于立木蓄积的10—15%。因在光合产物流通时，繁殖器官占有极大的优势，所以在大气球果丰收年份内，对木材的蓄积量可能有显著的影响。

