doi:10.11707/j.1001-7488.20160401

北美地区温带针阔叶混交林 5 个常绿树种叶片呼吸特性*

李熙萌[1] 李征珍[1] 刘海鸥[1,2] 石 莎[1] 冯金朝[1]

(1. 中央民族大学生命与环境科学学院 北京 100081;2. 环境保护部环境保护对外合作中心 北京 100035

摘 要: 【目的】探讨不同树种叶片的呼吸作用特性及其影响因素,通过呼吸作用的差异量化叶片碳通量估计的影响,以期揭示不同树种叶片呼吸作用的差异以及光对暗呼吸产生的抑制作用。【方法】选取北美地区温带针阔混交林中的尖叶扁柏、刚松、脂松、乔松和铁杉 5 个常绿树种叶片为试验材料,测量叶片的光响应 CO_2 响应和呼吸温度响应曲线及叶片结构和生化指标;采用线性回归分析叶片呼吸特性同结构、生化及生理指标间的关系,并运用气孔 - 光合作用耦合模型和测量得到的参数模拟试验期间叶片碳同化速率。【结果】1) 不同树种间叶片比叶面积(SLA)和单位面积氮含量(N_{area})呈显著差异,但单位质量氮含量(N_{mass})差异不显著。叶片单位面积呼吸速率(R_{area})呈现明显种间差异,但同样受到叶片结构性状的调控; 2) 叶片呼吸同叶片氮含量、净碳同化速率(A)以及 SLA 间存在显著正相关关系;3) 光对 5 个树种叶片暗呼吸作用均表现出一定的抑制作用,光下线粒体呼吸速率(R_L)同暗呼吸速率(R_n)的比值在0.39 ~ 0.90之间。R_L/R_n同 Rubisco 酶的最大氧化速率(v_{o1500})和最大羧化速率(v_{c1500})均呈显著正相关。此外 R_L还和 R_n之间具有较强的相关性; 4) 物种间呼吸作用的 Q_{10}为 1.44 ~ 2.24,不同树种间呼吸作用的总活化能(E_0)虽有差异,但变化幅度较小; 5) 使用固定的 Q_{10}(2.0)并假定 $R_L = R_n$对 5 个树种叶片碳同化量的模拟均造成一定影响,但影响的方向和大小在物种间各不相同。而此种简化对叶片碳同化量之和造成的影响较小。【结论】不同树种的呼吸生理特性存在种间差异。呼吸速率的种间差异不仅和叶片氮含量有关,同时还和叶片结构形状关系密切。光对暗呼吸的抑制作用受到 Rubisco 酶羧化和氧化的调控,反映出叶片光合生理和呼吸生理的内在联系。忽视叶片呼吸特性的种间差异及光对暗呼吸的抑制作用将可能导致错误的估计叶片的碳通量,此类误差将会在冠层、生态系统及全球尺度上增大。

关键词: 温带; 针阔叶混交林; 常绿树种; 呼吸作用; 温度

中图分类号: S718.43 **文献标识码**: A **文章编号**: 1001 - 7488(2016)04 - 0001 - 10

Foliage Respiratory Characteristics of 5 Evergreen Tree Species Native to the Temperate Deciduous Evergreen Mixed Forest of North American

Li Ximeng[1] Li Zhengzhen[1] Liu Haiou[1,2] Shi Sha[1] Feng Jinchao[1]

(1. *College of Life and Environmental Science, Minzu University of China Beijing* 100081;
2. *Foreign Economic Cooperation Office, Ministry of Environmental Protection of China Beijing* 100035)

Abstract: 【Obiective】This study aimd to investigate the interspecies variation in leaf respiratory characteristics and its underpinning factors, and quantify the impacts of such variation on the estimation of leaf carbon flux. 【Method】 Five evergreen species of *Chamaecyparis thyoides*, *Pinus rigida*, *P. resinosa*, *P. strobes* and *Tsuga canadensis*, which are common to temperate coniferous-broadleaf forest of Northern America, were chosen in this study. Leaf light photosynthetic response curves, and CO_2 response curves and respiration temperature response curve as well as leaf morphological and biochemical traits were measured. Using linear regression, we analyzed the relationship among leaf respiratory characteristics, leaf structural, biochemical and physiological attributes. A coupled stomata-photosynthesis model was adopted to simulate the dynamic of leaf level carbon flux during the experimental period. 【Result】 Our results showed: (1) Interspecific difference was found in leaf area-based nitrogen content (N_{area}), but not in mass-based nitrogen content

收稿日期: 2015 - 01 - 12; 修回日期: 2015 - 03 - 18。

基金项目: 国家自然科学基金项目(30900192, 30570300); 国家外专局 - 教育部"111 计划"项目(B08044); 中央民族大学自主科研项目(MUC2011ZDKT09)。

* 冯金朝为通讯作者。

(N_{mass}). Likewise, there was obvious difference in the area-based respiration rate (R_{narea}) was highly regulated by leaf morphological traits; 2) Leaf respiration rate could be well explained by its nitrogen content. Moreover, a positive relationship was also found among R, maximum net carbon assimilation rate (A) and specific leaf area (SLA); 3) Light inhibited leaf dark respiration in all species investigated, with the ratio of mitochondrial respiration under daylight to dark respiration rate (R_L/R_n) spanning from 0.39 to 0.90. The R_L/R_n ratio was positively correlated with maximum oxygenation rate (v_{o1500}) and carboxylation rate (v_{c1500}) of Rubisco. In addition, strong correlation was also found between leaf R_n and R_L; 4) Q_{10} of dark respiration ranged from 1.44 ~ 2.24. Activation energy of respiration (E_0) varied among species, but the variation was marginal; 5) With using fixed Q_{10} and assuming $R_L = R_n$ affected the estimation of leaf carbon flux was affected in all 5 species, but the extent and magnitude of influence were species-specific. The sum of carbon flux for the 5 species was only slightly affected. 【Conclusion】 In summary, those results clearly demonstrated that leaf respiratory characteristics were species-specific. Factors underlying the inter-specific variation include leaf nitrogen content and leaf morphological traits. The light inhibition of dark respiration was regulated by Rubisco carboxylation and oxygenation, reflecting that leaf photosynthesis and respiration were inter-related. Simulating leaf level carbon flux without considering the effects of Q_{10} and light inhibition of dark respiration would lead to incorrect outcomes in terms of leaf carbon gain. Apparently, such error will be undoubtedly magnified when scale up to canopy, ecosystem or global level.

Key words: temperate zone; deciduous-evergreen mixed forest; evergreen species; respiration; temperature

绿色植物的自养呼吸是决定植物个体生长、发育以及繁殖的重要因素(Gifford, 2003)。同时,呼吸作用影响植物自身的碳平衡。在植物通过光合作用所固定的碳中,大约 30% ~80% 通过呼吸作用重新释放回大气中(Amthor, 2000; Loveys *et al.*, 2003)。植物通过呼吸作用释放出的碳约占生态系统碳释放量的 65%(Reichstein *et al.*, 2005)。陆地植被在控制全球碳循环中发挥着关键作用,因此,了解其呼吸作用的机制以及其调控机制对准确估计陆地植被的生产力及预测未来气候变化条件下的植被动态具有重要意义。

在众多影响呼吸作用的环境因素中,温度是调控其强度的主导因子(Atkin *et al.* 2005)。一般来讲,植物呼吸作用随温度增加呈指数上升。植物呼吸作用的过敏性即温度每升高 10 ℃呼吸速率提高的倍数(thermal sensitivity,Q_{10})为 1.4 ~4.2,表明植物呼吸作用对温度的敏感性具有种间差异(Larigauderie *et al.*, 1995; Tjoelker *et al.*, 2001)。同时,Q_{10}还随测量温度的升高而降低(Atkin *et al.*, 2003)。此外,非生物环境因子如光照、水分和土壤养分等同样会对其造成影响(Atkin *et al.*, 2003; Ow *et al.*, 2008; 2010; Heskel *et al.*, 2013; Joseph *et al.*, 2014)。Q_{10}的变化直接影响植物自身的碳收支,进而改变个体水平的碳平衡。在生态系统水平,呼吸作用 Q_{10} 的大小又直接决定生态系统的碳储量(Valentini *et al.*, 2000)。大多数模型在估测陆地植物碳通量时模型往往忽略这些因素,而简单的将 Q_{10} 设置为某一固定数值(Schimel *et al.*, 1997; Cramer *et al.*, 2001),虽然能够令计算的复杂程度大大降低,但此种简化会导致错误地估计植被的碳通量(Luo *et al.*, 2001)。因此,研究 Q_{10} 的种间差异不仅有助于揭示植物自身的生理调节机制,也对提高模型拟合精度具有重要作用。

光照条件下叶片 CO_2 释放速率通常降低,说明光对线粒体呼吸具有抑制作用。光照条件下,植物叶片的呼吸作用会降低 0 ~ 75%(Brooks *et al.*, 1985; Krömer, 1995; Wang *et al.*, 2001; Shapiro *et al.*, 2004)。早期的研究认为,光照条件下叶绿体能够重新吸收部分呼吸作用释放出的 CO_2,进而导致所观测到的呼吸速率减小(Loreto *et al.*, 1999)。即使考虑到叶绿体对 CO_2 的重新吸收,光照条件下线粒体的 CO_2 释放速率仍显著低于黑暗条件下的 CO_2 释放速率,这表明光对暗呼吸的抑制并不是因叶绿体重新吸收作用造成的假象。光对暗呼吸的抑制程度同样具备种间差异,并且受到非生物环境因子的调控(Atkin *et al.*, 1998; Wang *et al.*, 2001; Ayub *et al.*, 2011; 2014; Crous *et al.*, 2012; Heskel *et al.*, 2013; Mclaughlin *et al.*, 2014)。对于光对暗呼吸产生抑制作用的机制目前尚不清楚,一些假说缺乏试验证据的支持(Budde *et al.*, 1990; Hurry *et al.*, 2005; Tcherkez *et al.*, 2008)。同样,陆地生态系统碳通量模型通常不考虑光对暗呼吸的抑制作用,从而过高的估计了植物 CO_2 的释放量(Heskel *et al.*, 2013)。

常绿物种叶片保持时间长,是研究植物同环境

间相互作用的良好材料。此外,对于温带针阔叶混交林,常绿树种叶片的碳代谢又是在落叶树种无叶决定控生态系统碳通量的重要因素。本研究以北美温带针阔混交林中 5 种常绿植物为试验材料,观测其叶片暗呼吸速率、光下线粒体呼吸速率、温度 - 呼吸响应曲线和相关的叶片结构及生理生化指标,并运用光合 - 呼吸 - 气孔导度耦合模型模拟了叶片的净碳同化量,以期揭示物种间叶片呼吸作用差异以及光对暗呼吸产生抑制作用的机制,同时为生态系统碳通量的模拟提供依据和数据支持。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

黑岩森林(Black rock forest, BRF)位于美国纽约州东南部(41°24' N,74°01' E),林型为针阔叶混交林。该区属湿润大陆性气候。海拔高度150 ~ 450 m。年降水量约为 1 200 mm。1 月平均气温 -2.7 ℃,7 月平均气温 23.4 ℃。土壤类型为褐色森林土。落叶树种主要包括北美红橡树(*Quercus rubra*),橡树栎(*Quercus prinus*)和红枫(*Acer rubrum*)。常绿树种包括刚松(*Pinus rigida*)、乔松(*P. strobes*)和铁杉(*Tsuga canadensis*)等。

1.2　研究方法

研究于 2011 年 10—11 月进行。选取生长于相同自然环境下的尖叶扁柏(*Chamaecyparis thyoides*)、刚松、脂松(*P. resinosa*)、乔松和铁杉 5 个常绿树种为试验对象。每个树种选取胸径及长势相似成熟个体 6 株,在每 1 株上取冠层外部光照条件良好枝条各 1 枝,剪下并立即插入水中重新剪去约 10 cm,随后带回室内复水 2 ~ 4 h 后进行气体交换特性测量。

叶片光合作用测定使用 Li-cor 6400 便携式光合作用测量系统(Model 6400, Li-Cor, Lincoln, NE)配以外置 CO_2 注入系统(6400 - 01)以及 LED 光源(6400 - 02B)。在测量开始前先将叶片放入叶室中,使其在光通量密度(PFD)1 500 μmol·m^{-2} s^{-1}, CO_2 浓度为 390 μmol·mol^{-1} 条件下适应至少 20 min,待数值稳定后开始气体交换测量。光响应曲线(light response curve, AQ)和 CO_2 响应曲线(CO_2 response curve, ACi)的测量方法参见 Heskel 等(2013)及 Long 等(2003)。在响应曲线测量过程中叶室温度设定为 20 ℃,流速为 500 μmol·s^{-1},相对湿度(relative humidity, RH)保持在 50% ~ 60%。

光合作用测定完成后将叶片剪下用于呼吸温度响应曲线(RT)测定。RT 曲线测量使用自制仪器完成。气源使用预先去除 CO_2 和 H_2O 的空气。为进一步提高信号 - 噪音比,气体进入叶室前再次分别通过装有干燥剂和碱石灰的干燥管和苏打管。仪器描述及具体测量和计算方法见 O'Sullivan 等(2013)。

气体交换测定完成后将叶片取出,使用 Li-cor3000A 便携式叶面积仪(Model 3000A, Li-Cor, Lincoln, NE)测量其叶片面积(leaf area, LA)。将叶片置于 70 ℃烘箱中烘干至恒质量并测定其干质量(dry mass, DM),随后粉碎并使用元素分析仪(2400 series II, Perkin-Elmer, Boston, MA, USA)测定其叶片氮含量。比叶面积(specific leaf area, SLA)的计算方法为: SLA(m^2·kg^{-1}) = LA/DM。

测量期间气象资料由黑岩森林气象站提供。

1.3　数据处理

呼吸温度响应曲线(RT 曲线)使用 Arrhenius 修正模型(modified arrhenius)进行拟合(Ow *et al.*, 2010)。模型表达式为:

$$R = R_0 e^{\frac{E_0}{R_g}\left(\frac{1}{T_0}-\frac{1}{T_a}\right)}。\qquad (1)$$

式中:R_0 为参比温度下(10 ℃)的暗呼吸速率。R_g 为理想气体常数(8.31 J·mol^{-1} K^{-1})。T_0 和 T_a 分别为参比温度和测量温度。E_0 为总活化能(kJ·mol^{-1})。由于本研究中参比温度为 10 ℃,故 $Q_{10} = R_{20}/R_{10}$。

叶片光下线粒体呼吸速率(R_L)测量使用 Kok 法,同时根据 Kirschbaum 等(1982)提出的方法对数据加以校正。CO_2 响应曲线使用 Farquhar 等(1082)提出的 C3 植物光合作用生化模型(FvCB 模型)并参照 Sharkey (2007) 的方法进行拟合。Rubisco 羧化速率(v_{c1500})和氧化速率(v_{o1500})的计算参照 Farquhar 等(1982)。单位质量叶片参数使用 SLA 进行转换: 单位质量参数(μmol·kg^{-1} s^{-1}) = 单位面积参数(μmol·m^{-2} s^{-1}) × SLA(kg·m^{-2})。

叶片净碳同化量的模拟采用经简化的光合 - 呼吸 - 气孔导度耦合模型进行。该模型包含 2 个子模型。光合子模型采用 FvCB 模型; 气孔导度子模型为 Ball-Berry 气孔导度修正模型; 呼吸作用子模型为 Arrhenius 修正模型。本研究未考虑蒸腾潜热和热传导对叶片温度的影响,故在模拟时使用大气温度(T_{air})代替叶片温度(T_{leaf})。V_{cmax}, J_{max} 及气孔导度子模型中部分参数见表 1,模型中常数取值和具体拟合方法参见 Kim 等(2003)和 Xu 等(2007)。

表 1 光合子模型和气孔导度子模型中的部分参数①

Tab. 1 Parameters in photosynthetic sub-model and stomatal conductance sub-model

参数 Parameters	尖叶扁柏 *C. thyoides*	刚松 *P. rigida*	脂松 *P. resinosa*	乔松 *P. strobes*	铁杉 *T. canadensis*
V_{cmax}/(μmol·m^{-2}s^{-1})	54.22	76.29	43.22	46.15	88.43
J_{max}/(μmol·m^{-2} s^{-1})	60.46	91.98	59.16	68.80	109.77
a	2.84	3.08	2.66	2.81	2.75
g_0/(mmol·m^{-2} s^{-1})	0.03	0.03	0.02	0.02	0.02

①V_{cmax}和 J_{max}分别为叶片最大羧化速率和电子传递速率; a 和 g_0分别为气孔导度子模型中的斜率和截距。V_{cmax} and J_{max} are maximum carboxylation rate and electron transport rate, respectively; parameter a and g_0 are slope and intercept of stomatal conductance sub-model, respectively.

1.4 统计分析

采用 SPSS17.0 软件(SPSS, *IL*, Chicago, USA)进行单因素方差分析(one-way ANOVA)。首先使用 Kolmogorov-Smirnov 法和 Levene's 法检验数据的正态性和方差齐性,若数据不符合其中之一则进行对数变换(Log_{10})。不同树种叶间叶片气体交换参数和相关结构及生理指标的均值比较使用 Turkey HSD 法。

2 结果与分析

2.1 环境因子的动态

试验期间主要环境因子变化规律见图 1。日平均温度(T_{Mean})在变化幅度较大,其中最高日平均温度为 18.09 ℃,最低日平均温度仅为 0.95 ℃。60 天的平均温度为 10.12 ℃。日总光通量密度(PFD_T)主要受到天气情况的影响,在 0.71 ~ 11.96 mol·m^{-2} d^{-1}之间。此外,随着日照时长的缩短,PFD_T整体呈现下降趋势。

2.2 常绿树种叶片结构、生化及呼吸特性指标的种间差异

5 种常绿植物叶片结构和生理指标见表 2。结果显示,不同物种间 SLA($F = 13.14$, $P < 0.01$)以及 N_{area}($F = 8.39$, $P < 0.01$)均具有显著差异。乔松和铁杉具有较大的比叶面积,表明其叶片更薄或叶肉细胞密度更小。物种间 N_{mass}($F = 1.61$, $P = 0.21$)差异不显著,说明叶片生理指标能够受结构性状的调控。

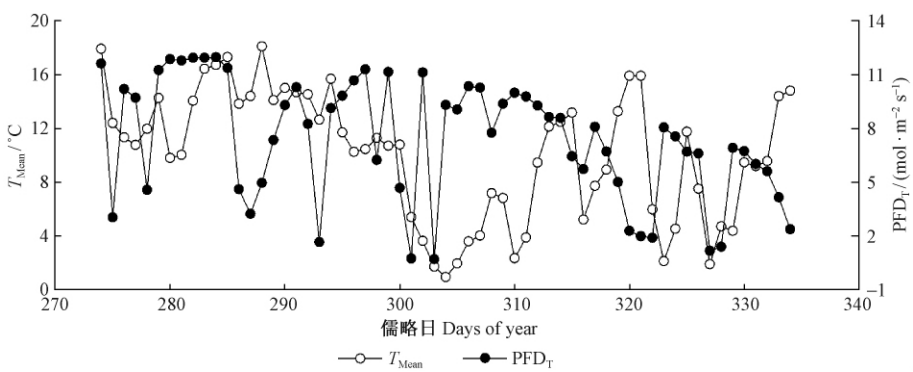


图 1 试验期间日平均温度(T_{mean})和日总光通量密度(PFD_T)的变化规律

Fig. 1 Variation of daily mean temperature (T_{mean}) and total photon flux density(PFD_T) during experimental period

表 2 5 个常绿树种形态及生理指标的种间差异①

Tab. 2 Foliage morphological and biochemical traits of 5 evergreen species

参数 Parameters	尖叶扁柏 *C. thyoides*	刚松 *P. rigida*	脂松 *P. resinosa*	乔松 *P. strobes*	铁杉 *T. canadensis*
比叶面积 SLA/(m^2·kg^{-1})	3.54 ± 0.12 a	4.33 ± 0.03 ab	4.98 ± 0.39 bc	6.12 ± 0.39 c	5.68 ± 0.22 c
单位面积氮含量 N_{area}/(g·m^{-2})	8.06 ± 0.24 b	8.16 ± 0.48 b	6.72 ± 0.42 ab	5.63 ± 0.44 a	5.72 ± 0.50 a
单位质量氮含量 N_{mass}/(mg·g^{-1})	12.77 ± 0.45 a	15.40 ± 0.83 a	14.76 ± 0.72 a	14.78 ± 0.83 a	15.13 ± 1.51 a

①不同物种均值间比较使用 Tukey's HSD 法。同行后不同字母表示在 0.05 水平差异显著。下同。Comparison among mean was conducted using Tukey's HSD. Different superscripts stand for statistically significant at $P \leq 0.05$ level. Different superscripts in the same row stand for statistically significant at $P < 0.05$ level. The same below.

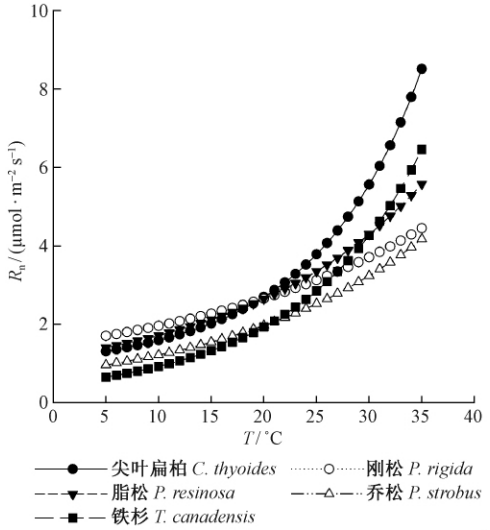


图 2　5 个常绿树种叶片的温度－呼吸(RT)响应曲线

Fig. 2　Respiration-temperature(RT) response curves of five evergreen species

叶片呼吸参数见表 3。See Tab. 3 for the values of respiratory parameters.

刚松叶片 R_{narea}显著高于乔松(表 3)。对于尖叶扁柏、脂松和铁杉,方差分析结果表明其与刚松差异不显著,但其叶片 R_{narea}较刚松分别降低 16.5%,31.6%和 17.9%。叶片 R_n同样受到叶片结构的影响,R_{naear}不同,但物种间 R_{nmass}差异不显著($F=1.60, P=0.21$)。此外,不同物种间 R_{Larea}($F=4.17, P=0.01$)和 R_{Lmass}($F=4.51, P=0.01$)差异显著。虽然同样受结构性状的影响,但物种间 R_{Larea}和 R_{Lmass}变化趋势相似。光照对 5 个树种叶片的暗呼吸作用均表现出一定的抑制作用,R_L/R_n在 0.39～0.90 之间变化。其中,光照可显著抑制尖叶扁柏的暗呼吸速率,而对于其他 4 个树种,其叶片线粒体呼吸仅受到轻微的抑制。5 个常绿树种叶片呼吸作用的 Q_{10}差异不显著($F=2.01, P=0.13$)但 E_0具有显著差异($F=644.48, P<0.01$),脂松和铁杉的 E_0较其他 3 个树种仅有略有升高(图 2,表 3)。

2.3　常绿树种叶片呼吸作用同结构及生理指标间的关系

使用线性回归分析叶片呼吸速率(R)同形态结构及生理指标之间的关系(表 4)。结果显示,叶片 R 同氮含量间具有良好的相关性,说明其呼吸作用同氮含量密切相关。此外,R_{nmass},R_{Lmass}同 A_{mass}间呈显著正相关关系。而 R_{narea},R_{Larea}同 A_{area}的回归则不具有统计学意义。除光合作用外,R_{nmass},R_{Lmass}还和 SLA 具有显著相关性,表明叶片结构对生理指标较强的调控作用。

为了解光对暗呼吸产生抑制作用的机制,笔者进一步运用线性回归分析 R_L与 R_n(图 3)以及 R_L/R_n同 Rubisco 最大羧化速率(v_{c1500})和氧化速率(v_{o1500})间的关系。结果表明,R_L同 R_n间表现出显著的相关性($F=49.89, P<0.01$)。此外,R_L/R_n与 v_{o1500}间($F=22.92, P<0.01$)和 v_{c1500}间($F=22.49, P<0.01$)也都表现出显著的正相关。

表 3　5 个常绿树种叶片呼吸特性的种间差异①

Tab. 3　Inter-species variation on leaf respiratory characteristics of 5 evergreen species

参数 Parameters	尖叶扁柏 *C. thyoides*	刚松 *P. rigida*	脂松 *P. resinosa*	乔松 *P. strobes*	铁杉 *T. canadensis*
R_{narea}	1.77±0.27 ab	2.12±0.33 b	1.45±0.15 ab	1.34±0.13 a	1.74±0.10 ab
R_{nmass}	6.37±1.15 a	9.20±1.46 a	7.25±1.01 a	8.10±0.86 a	9.87±0.57 a
R_{Larea}	0.77±0.21 a	1.84±0.32 c	1.14±0.12 ab	1.06±0.16 ab	1.56±0.12 bc
R_{Lmass}	2.81±0.82 a	7.99±1.41 b	5.76±0.96 ab	6.40±1.02 b	8.23±0.68 b
R_L/R_n	0.39±0.07 a	0.90±0.03 c	0.78±0.04 bc	0.76±0.03 b	0.85±0.02 bc
Q_{10}	1.86±0.42 ab	1.44±0.13 a	1.71±0.18 ab	1.65±0.09 ab	2.24±0.27 b
E_0	39.97±0.01 a	39.96±0.00 a	40.16±0.01 b	39.96±0.00 a	40.15±0.00 b

①R_{area}表示单位面积呼吸速率(μmol·m^{-2} s^{-1});R_{mass}为单位质量呼吸速率(μmol·kg^{-2} s^{-1});R_L/R_n为光下线粒体呼吸速率同暗呼吸速率比值;Q_{10}表示呼吸作用的热敏性;E_0为呼吸作用的活化能(E_0, kJ·mol^{-1})。R_{area} indicates area-based respiration rate(μmol·m^{-2} s^{-1}); R_{mass} stands for mass-based respiration rate(μmol·kg^{-2} s^{-1}); R_L/R_n stands for the ratio of respiration rate under daylight to respiration rate in darkness; Q_{10} is the thermal sensitivity of respiration; E_0 represents activation energy of respiration(E_0, kJ·mol^{-1}).

2.4　叶片碳平衡的模拟

简化或忽略 Q_{10}的种间差异及光对暗呼吸的抑制作用将会错误的估计植被的碳通量,因此笔者使用模型量化这一影响。首先,将测量得到的 Q_{10}和 R_L代入模型并对不同树种叶片净碳同化速率进行模拟(全模型,Full model);随后,假定 $Q_{10}=2.0$ 及 $R_L=R_n$ 再次模拟叶片碳同化速率(简化模型,simplified model)。模拟结果表明,不考虑 Q_{10}及光的抑制作用对 5 个树种叶片碳同化量均造成了一定影响(图 4,表 5),但影响程度和方向同物种自身生理特性有关。其中,尖叶扁柏的净碳同化量被低估 13.99%,而刚松的碳同化量则被高估了 5.10%。然而,简化模型对 5 个树种叶片碳同化速率之和影响较小(3.45%)。

表 4 叶片结构、生化及生理指标间的关系

Tab. 4 Relationship among leaf morphological, biochemical and physiological traits

因变量 Independence	自变量 Dependence	斜率 Slope	截距 Intercept	决定系数 Determination coefficient	*P*
R_{narea}	N_{area}	0.17	0.51	0.19	0.02
	A_{area}	0.02	1.54	0.01	0.74
R_{nmass}	N_{mass}	0.41	2.05	0.10	0.11
	A_{mass}	0.08	5.90	0.17	0.04
	SLA	0.89	3.62	0.15	0.04
R_{Larea}	N_{area}	0.06	0.78	0.03	0.44
	A_{area}	0.10	0.72	0.14	0.06
R_{Lmass}	N_{mass}	0.67	−3.62	0.21	0.02
	A_{mass}	0.12	3.08	0.29	0.01
	SLA	1.12	−0.06	0.23	0.01

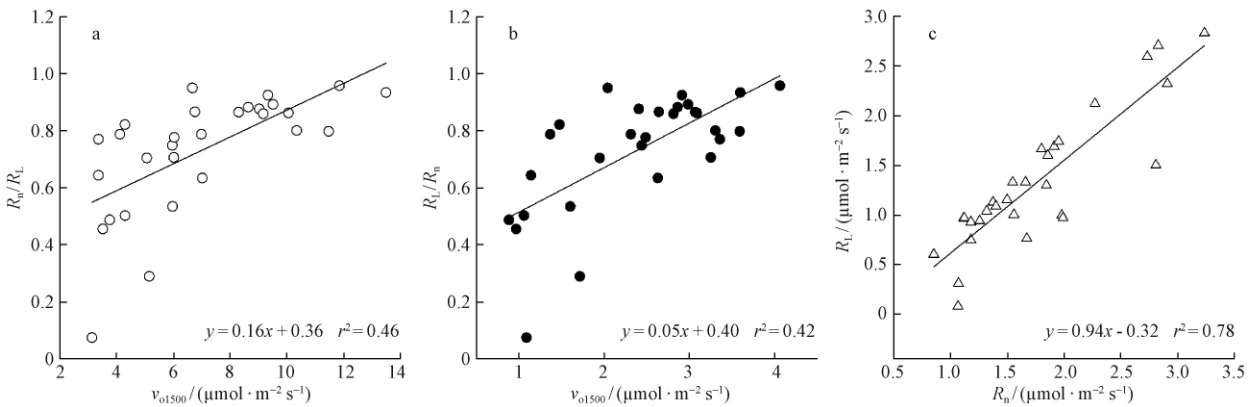


图 3 光下线粒体呼吸速率同暗呼吸速率以及 R_L/R_n 同 Rubisco 酶羧化和氧化速率间的关系

Fig. 3 The relationship between dark respiration rate and mitochondrial respiration rate under daylight and among light inhibition ofdark respiration, Rubisco carboxylation rate and oxygenation rate

表 5 5 个常绿树种叶片净碳同化量日均值、总和的模拟值及不同模型间的差异

Tab. 5 Daily and sum as well as the difference of foliage net carbon gain of five evergreen species modeled by different model

物种 Species	全模型 Full model		简化模型 Simplified model		
	A_{Mean}	ΣA_{Mean}	A_{Mean}	ΣA_{Mean}	D %
尖叶扁柏 *C. thyoides*	0.29	17.12	0.25	14.72	−13.99
刚松 *P. rigida*	0.30	17.87	0.31	18.78	5.10
脂松 *P. resinosa*	0.27	15.90	0.26	15.40	−3.16
乔松 *P. strobes*	0.31	18.77	0.31	18.38	−2.07
铁杉 *T. canadensis*	0.45	27.00	0.43	26.04	−3.57
总和 Sum	1.61	96.66	1.56	93.32	−3.45

3 讨论

3.1 呼吸作用的种间差异

5 种常绿植物叶片呼吸速率与其氮含量之间呈显著正相关关系，这一结果与前人研究结果相同（Griffin *et al.*, 2002; Xu *et al.*, 2006; Searle *et al.*, 2011）。呼吸作用产生 ATP 以及碳骨架，为植物自身代谢活动提供所需的物质和能量。根据呼吸作用的功能，又可以将其分为生长呼吸和维持呼吸。其中，维持呼吸所支持的代谢过程包括蛋白质周转、离子梯度维持、韧皮部装载卸载和蔗糖合成，蛋白质周转又是维持呼吸的主要组分之一（Lambers *et al.*, 2008）。此外，在胁迫条件下一些抗逆性物质的合成也同维持呼吸有关（Flexas *et al.*, 2006; Atkin *et al.*, 2009）。同时，呼吸强度还受到与呼吸作用相关酶类含量的调控。因此，呼吸速率通常随组织中氮含量的增多而升高（Lamber, 2008）。

此外，R_{mass} 还同 SLA 和 A_{mass} 呈显著正相关关系。Reich 等（1998）发现，在很多植物功能群中光合速率、呼吸速率和比叶面积三者间均显示出正相关关系; Wright 等（2004）的研究也同样证明了叶片光合作用与呼吸作用密切相关。一方面，光合作用产生的糖类物质是呼吸作用的主要底物，具有较高碳同化速率的叶片通常能够为呼吸作用提供更多的底物，进而使呼吸速率升高（Reich *et al.*, 1998）; 另一方面，呼吸作用为光合作用提供碳骨架，并为糖类物质的合成提供能量（Krömer, 1995）。呼吸作用对糖

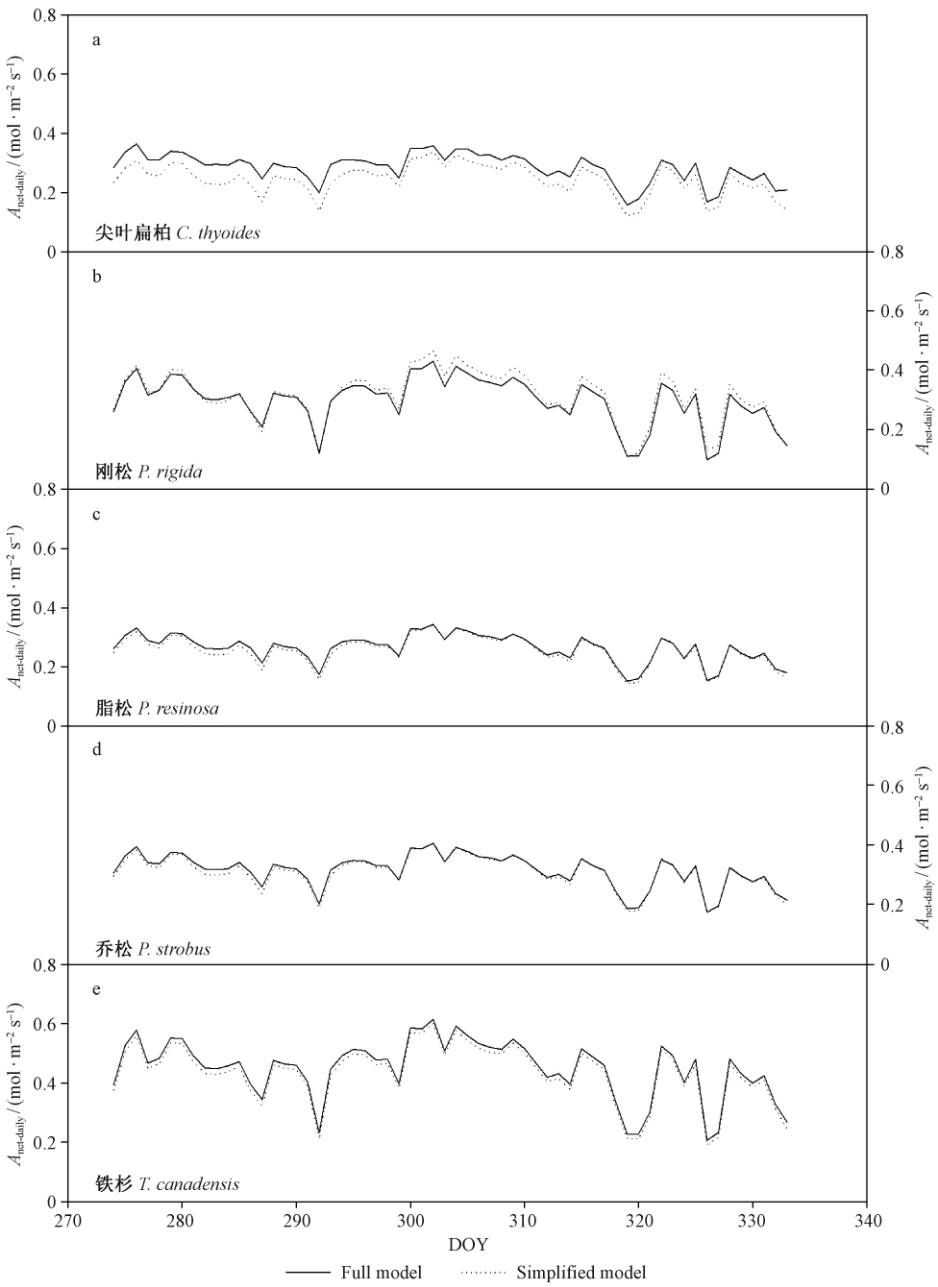


图 4　不同模型对 5 个常绿树种叶片碳同化速率的模拟值

Fig. 4　Modeled daily leaf net carbon gain of five evergreen species during experimental period with different models

类物质的消耗还能解除其对光合作用的反馈抑制，以此进一步提高碳同化效率(Turnbull *et al.*, 2002)。光合速率同呼吸速率之间常常呈正相关关系，R_{mass} 同 SLA 之间正相关关系暗示 SLA 除作为转换因子外，其本身对叶片生理具有调控作用。SLA 可能通过影响 *A* 来调控 *R*，高 SLA 的叶片能够捕获更多的光能；较薄的叶片又降低了 CO_2 在叶片内部的扩散阻力(Wright *et al.*, 2004)。故在相同叶片氮含量的情况下，具有较大 SLA 的叶片常具有较高的 *A*，进而具有更高的 *R*。

3.2　光对暗呼吸作用的抑制作用

5 种常绿植物叶片的线粒体呼吸速率在光照条件下均表现出不同程度的降低。光对暗呼吸产生抑制作用的可能机理包括：1) 光照能够抑制丙酮酸脱羧酶复合体(pyruvate dehydrogenase complex, PDC)和苹果酸酶(malic enzyme, ME)的活性，从而减少进入三羧酸循环(tricarboxylic acid cycle, TCA)的底物(Budde *et al.*, 1990)；2) 光照条件下由光合磷酸化产生的能量物质能够通过苹果酸－草酰乙酸穿梭运送至叶绿体外，使得细胞代谢过程对线粒体呼吸产能的需求降低；3) TCA 循环的中间产物被用于细胞内氮代谢(Tcherkez *et al.*, 2009)；4) 对储存于细胞中物质利用的增加降低代谢过程对呼吸作用间质产生的需求(Tcherkez *et al.*, 2012)。本研究结果发

现，R_L/R_n 同 v_{o1500} 与 v_{c1500} 之间均呈显著正相关。Budde 等(1990)的研究表明，光呼吸能够导致 PDC 发生可逆的磷酸化，从而降低其活性。根据这一结果，光对暗呼吸的抑制作用应当随 v_o 的升高而增大，即 R_L/R_n 同 v_o 间呈负相关关系。然而，本研究结果并不支持这一结论，但同 Ayub 等(2014)和 Crous 等(2012)的研究结果一致。Griffin 等(2013)在对小麦(*Triticum aestivum*)叶片呼吸作用研究时发现，光对暗呼吸的抑制程度同 v_o 具有显著正相关关系，并据此进一步指出 v_o 能够作为预测抑制程度的良好指标。Tcherkez 等(2009)使用同位素示踪法的研究结果证明，光照条件下部分 TCA 循环的中间产物可能被用于光呼吸过程中氮的回收。故随着光呼吸程度的增加，对呼吸作用碳骨架的需求量升高，从而造成光对暗呼吸的抑制程度的降低。

另一种可能的解释来自呼吸作用本身。尽管 R_L 与 R_n 所涉及到的机制不同，但由于其在生理过程上的相似性，因此 R_L 同 R_n 并无实质区别(Villar *et al.*, 1994)。由于叶片 R_n 通常随 A 的升高而增加，故可以推测 R_L 也应当增加，以此满足碳同化过程对能量和物质的需求。Atkin 等(2013)在研究不同土壤养分条件下光照对暗呼吸的抑制作用时发现，叶 A 同 R_L/R_n 间具有显著正相关关系；与之类似，Wang 等(2001)在对生长于不同 CO_2 浓度条件下的蒲公英(*Xanthium strumarium*)叶片进行观测时也发现这一现象。因此，本研究中 R_L/R_n 与 v_{c1500} 间的正相关关系应当反映了叶片高碳同化速率对呼吸作用物质和能量需求的升高。

3.3 Q_{10} 及抑制暗呼吸对叶片碳同化的影响

Q_{10} 随测量温度改变而发生变化，这一特性增加了比较不同研究中植物叶片呼吸作用 Q_{10} 的难度。Ivanova 等(1989)比较了温带和极地生长的 34 个物种叶片温度的 Q_{10}(参比温度为 10 ℃)，结果表明，大多数植物的 Q_{10} 处于 2.27 ~ 2.62 之间，且均值为 2.45。同样，Larigauderie 等(1995)对 125 种植物叶片呼吸作用热敏性的研究表明，大部分植物的 Q_{10} 都在 2.0 ~ 2.5 间变化。Atkin 等(2005)指出，在测量温度相同的情况下，不同物种叶片的 Q_{10} 间并无系统性差异。本研究的结果支持这一结论。不同物种间叶片呼吸作用的 Q_{10} 在 1.44 ~ 2.24 之间变化，平均值为 1.78，其中，铁杉叶片 Q_{10} 较脂松提高了 55.6%，表明铁杉叶片呼吸作用对温度更为敏感。因此，在对叶片碳通量进行估算时，简单的将所有植物呼吸作用的 Q_{10} 设置为一固定值将对模拟结果产生显著影响。

除忽略 Q_{10} 的种间差异外，大部分模型都忽略或简化了光对暗呼吸的抑制作用。例如，Chambers 等(2004)在对热带森林生态系统碳通量进行模拟时，将光照条件下叶片的线粒体呼吸速率简单的设置为暗呼吸速率的 60%；同样，在模拟矮让交木(*Daphniphyllum humile*)叶片碳同化的季节动态时，Katahata 等(2014)将 R_L 设置为 $0.6R_n$，而并未考虑光对暗呼吸抑制作用的季节差异，此种简化将会错误的估计生态系统的生产力。Wohlfahrt 等(2005)考虑了光对呼吸作用的抑制作用以及其随光照强度可能发生的变化，结果表明将这一因素的加入使模型对生态系统 GPP 的拟合值提高了 11% ~ 17%。McLaughlin 等(2014)研究 2 种苔原植物呼吸作用进行时发现，忽视光对暗呼吸抑制的抑制作用能够高估叶片水平碳释放量多达 49%。本研究中，由于光对呼吸作用的抑制作用较小，加之呼吸作用的 Q_{10} 接近 2.0，故假定 $R_L = R_n$ 和 $Q_{10} = 2.0$ 并未对大多植物叶片碳收支的估测造成显著影响，同时对 5 个树种叶片净碳同化量之和也仅低估了 3.5%。对于尖叶扁柏，忽略以上 2 个因素使得叶片净碳同化量降低了 14.0%，而此种差异在冠层、生态系统和区域尺度上还将增大。

4 结论

不同物种叶片的呼吸特性具有显著的种间差异，这种差异不仅与叶片氮含量相关，同时还受到叶片结构性状的影响。光对 5 个常绿树种叶片的呼吸速率具有一定的抑制作用，这种抑制作用与 Rubisco 酶的羧化和氧化速率关系密切，反映出叶片光合生理和呼吸生理的内在联系。忽略光对暗呼吸的抑制作用以及叶片呼吸作用热敏性的种间差异能够对叶片碳同化量的模拟结果造成显著影响。因此，在使用机理模型对植被碳通量进行估算时应当充分考虑以上因素，以提高模拟的拟合准确度。

参 考 文 献

Amthor J S. 2000. The McCree-de wit-penning de vries-thornley respiration paradigms: 30 years later. Annals of Botany, 86(1): 1 - 20.

Atkin O K, Bruhn D, Hurry V M, *et al.* 2005. Evans review No. 2: The hot and the cold: unravelling the variable response of plant respiration to temperature. Functional Plant Biology, 32(2): 87 - 105.

Atkin O K, Evans J R, Siebke K. 1998. Relationship between the inhibition of leaf respiration by light and enhancement of leaf dark respiration following light treatment. Functional Plant Biology, 25(4): 437 - 443.

Atkin O K, Macherel D. 2009. The crucial role of plant mitochondria in orchestrating drought tolerance. Annals of Botany, 103 (4): 581 – 597.

Atkin O K, Tjoelker M G. 2003. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. Trends in plant science, 8(7): 343 – 351.

Atkin O K, Turnbull M H, Zaragoza-Castells J, *et al.* 2013. Light inhibition of leaf respiration as soil fertility declines along a post-glacial chronosequence in New Zealand: an analysis using the Kok method. Plant and Soil, 367(1 – 2): 163 – 182.

Ayub G, Smith R A, Tissue D T, *et al.* 2011. Impacts of drought on leaf respiration in darkness and light in *Eucalyptus saligna* exposed to industrial-age atmospheric CO_2 and growth temperature. New Phytologist, 190(4): 1003 – 1018.

Ayub G, Zaragoza-Castells J, Griffin K L, *et al.* 2014. Leaf respiration in darkness and in the light under pre-industrial, current and elevated atmospheric CO_2 concentrations. Plant Science, 226: 120 – 130.

Brooks A, Farquhar G D. 1985. Effect of temperature on the CO_2/O_2 specificity of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. Planta, 165(3): 397 – 406.

Budde R J, Randall D D. 1990. Pea leaf mitochondrial pyruvate dehydrogenase complex is inactivated *in vivo* in a light-dependent manner. Proceedings of the National Academy of Sciences, 87(2): 673 – 676.

Chambers J Q, Tribuzy E S, Toledo LC, *et al.* 2004. Respiration from a tropical forest ecosystem: partitioning of sources and low carbon use efficiency. Ecological Applications, 14(sp4): 72 – 88.

Cramer W, Bondeau A, Woodward F I, *et al.* 2001. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO_2 and climate change: results from six dynamic global vegetation models. Global Change Biology, 7(4): 357 – 373.

Crous K Y, Zaragoza-castells Joana, Ellsworth D S, *et al.* 2012. Light inhibition of leaf respiration in field-grown *Eucalyptus saligna* in whole-tree chambers under elevated atmospheric CO_2 and summer drought. Plant, Cell & Environment, 35(5): 966 – 981.

Farquhar G D, Von Caemmerer S. 1982. Modelling of photosynthetic responses to environmenta condition. // Physiological Plant Ecology II. New York: Springer, 549 – 587.

Flexas J, Bota J, Galmes J, *et al.* 2006. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. Physiologia Plantarum, 127(3): 343 – 352.

Gifford R M. 2003. Plant respiration in productivity models: conceptualisation, representation and issues for global terrestrial carbon-cycle research. Functional Plant Biology, 30 (2): 171 – 186.

Griffin K L, Turnbull M H. 2013. Light saturated RuBP oxygenation by rubisco is a robust predictor of light inhibition of respiration in *Triticum aestivum* L. Plant Biology, 15(4): 769 – 775.

Griffin K L, Turnbull M, Murthy R. 2002. Canopy position affects the temperature response of leaf respiration in *Populus deltoides*. New Phytologist, 154(3): 609 – 619.

Heskel M, Greaves H, Kornfeld A, *et al.* 2013. Differential physiological responses to environmental change promote woody shrub expansion. Ecology and Evolution, 3(5): 1149 – 1162.

Hurry V, Igamberdiev A U, Keerberg O, *et al.* 2005. Respiration in photosynthetic cells: gas exchange components, interactions with photorespiration and the operation of mitochondria in the light. // Plant Respiration. Netherlands: Springer, 43 – 61.

Ivanova T L, Semikhatova O A, Judina O S. *et al.* 1989. The effect of temperature on the respiration of plants from different plant-geographic zones. // Semikhatova O A, *et al.* Ecophysiological Investigations of Photosynthesis and Respiration in Plants, 140 – 166.

Joseph T, Whitehead D, Turnbull M H. 2014. Soil water availability influences the temperature response of photosynthesis and respiration in a grass and a woody shrub. Functional Plant Biology, 41(5): 468 – 481.

Katahata S I, Han Q, Naramoto M, *et al.* 2014. Seasonal changes in temperature response of photosynthesis and its contribution to annual carbon gain in *Daphniphyllum humile*, an evergreen understorey shrub. Plant Biology, 16(2): 345 – 353.

Kim S H, Lieth J H. 2003. A coupled model of photosynthesis, stomatal conductance and transpiration for a rose leaf (*Rosa hybrida L.*). Annals of Botany, 91(7): 771 – 781.

Kirschbaum M U F, Farquhar G D. 1987. Investigation of the CO_2 dependence of quantum yield and respiration in *Eucalyptus pauciflora*. Plant Physiology, 83(4): 1032 – 1036.

Krömer S. 1995. Respiration during photosynthesis. Annual review of plant biology, 46(1): 45 – 70.

Lambers H, Chapin III FS, Pons T L. 2008. Respiration. // Plant Physiological Ecology. New York: Springer, 1 – 9.

Larigauderie A, Körner C. 1995. Acclimation of leaf dark respiration to temperature in alpine and lowland plant species. Annals of Botany, 76(3): 245 – 252.

Long S P, Bernacchi C J. 2003. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. Journal of Experimental Botany, 54(392): 2393 – 2401.

Loreto F, Velikova V, Di Marco G. 2001. Respiration in the light measured by $^{12}CO_2$ emission in $^{13}CO_2$ atmosphere in maize leaves. Functional Plant Biology, 28(11): 1103 – 1108.

Loveys B R, Atkinson L J, Sherlock D J, *et al.* 2003. Thermal acclimation of leaf and root respiration: an investigation comparing inherently fast- and slow-growing plant species. Global Change Biology, 9(6): 895 – 910.

Luo Y, Wan S, Hui D, *et al.* 2001. Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. Nature, 413(6856): 622 – 625.

McLaughlin B C, Xu CY, Rastetter E B, *et al.* 2014. Predicting ecosystem carbon balance in a warming Arctic: the importance of long-term thermal acclimation potential and inhibitory effects of light on respiration. Global Change Biology, 20(6): 1901 – 1912.

O'Sullivan O S, Weerasinghe K W, Evans J R, *et al.* 2013. High-resolution temperature responses of leaf respiration in snow gum (*Eucalyptus pauciflora*) reveal high-temperature limits to respiratory

function. Plant, Cell & Environment, 36(7): 1268 – 1284.

Ow L F, Griffin K L, Whitehead D, *et al.* 2008. Thermal acclimation of leaf respiration but not photosynthesis in *Populus deltoides* × *nigra*. New Phytologist, 178(1): 123 – 134.

Ow L F, Whitehead D, Walcroft A S, *et al.* 2010. Seasonal variation in foliar carbon exchange in *Pinus radiata* and *Populus deltoides*: respiration acclimates fully to changes in temperature but photosynthesis does not. Global Change Biology, 16(1): 288 – 302.

Reich P B, Walters M B, Tjoelker M G, *et al.* 1998. Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. Functional Ecology, 12(3): 395 – 405.

Reichstein M, Falge E, Baldocchi D, *et al.* 2005. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. Global Change Biology, 11(9): 1424 – 1439.

Schimel D S, Braswell B H, Parton W J. 1997. Equilibration of the terrestrial water, nitrogen, and carbon cycles. Proceedings of the National Academy of Sciences, 94(16): 8280 – 8283.

Searle S Y, Turnbull M H. 2011. Seasonal variation of leaf respiration and the alternative pathway in field-grown *Populus* × *canadensis*. Physiologia Plantarum, 141(4): 332 – 342.

Shapiro J B, Griffin K L, Lewis J D, *et al.* 2004. Response of *Xanthium strumarium* leaf respiration in the light to elevated CO_2 concentration, nitrogen availability and temperature. New Phytologist, 162(2): 377 – 386.

Sharkey T D, Bernacchi C J, Farquhar G D, *et al.* 2007. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. Plant, Cell & Environment, 30(9): 1035 – 1040.

Tcherkez G, Bligny R, Gout E, *et al.* 2008. Respiratory metabolism of illuminated leaves depends on CO_2 and O_2 conditions. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105(2): 797 – 802.

Tcherkez G, Mahé A, Gauthier P, *et al.* 2009. In folio respiratory fluxomics revealed by 13C isotopic labeling and H/D isotope effects highlight the noncyclic nature of the tricarboxylic acid "cycle" in illuminated leaves. Plant Physiology, 151(2): 620 – 630.

Tcherkez G, Mahé A, Guérard F, *et al.* 2012. Short-term effects of CO_2 and O_2 on citrate metabolism in illuminated leaves. Plant, Cell & Environment, 35(12): 2208 – 2220.

Tjoelker M G, Oleksyn J, Reich P B. 2001. Modelling respiration of vegetation: evidence for a general temperature-dependent Q_{10}. Global Change Biology, 7(2): 223 – 230.

Turnbull M H, Murthy R, Griffin K L. 2002. The relative impacts of daytime and night-time warming on photosynthetic capacity in *Populus deltoides*. Plant, Cell & Environment, 25(12): 1729 – 1737.

Valentini R, Matteucci G, Dolman A J, *et al.* 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. Nature, 404(6780): 861 – 865.

Villar R, Held A A, Merino J. 1995. Dark leaf respiration in light and darkness of an evergreen and a deciduous plant species. Plant Physiology, 107(2): 421 – 427.

Wang X, Lewis J D, Tissue D T, *et al.* 2001. Effects of elevated atmospheric CO_2 concentration on leaf dark respiration of *Xanthium strumarium* in light and in darkness. Proceedings of the National Academy of Sciences, 98(5): 2479 – 2484.

Wohlfahrt G, Bahn M, Haslwanter A, *et al.* 2005. Estimation of daytime ecosystem respiration to determine gross primary production of a mountain meadow. Agricultural and Forest Meteorology, 130(1): 13 – 25.

Wright I J, Reich P B, Westoby M, *et al.* 2004. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 428(6985): 821 – 827.

Xu C Y, Griffin K L. 2006. Seasonal variation in the temperature response of leaf respiration in *Quercus rubra*: foliage respiration and leaf properties. Functional Ecology, 20(5): 778 – 789.

Xu C Y, Griffin K L, Schuster W S F. 2007. Leaf phenology and seasonal variation of photosynthesis of invasive *Berberis thunbergii* (Japanese barberry) and two co-occurring native understory shrubs in a northeastern United States deciduous forest. Oecologia, 154(1): 11 – 21.

(责任编辑 王艳娜)