

稻麦作物呼吸作用与植株氮含量、 生物量和温度的定量关系

孙文娟¹, 黄 耀^{1,2*}, 陈书涛¹, 邹建文¹, 郑循华²

(1. 南京农业大学资源与环境科学学院, 南京 210095;

2. 中国科学院大气物理研究所 大气边界层物理和大气化学国家重点实验室, 北京 100029)

摘要: 陆地生态系统碳循环是全球变化研究的重要议题之一, 准确估算植被的呼吸作用对于客观评价植被在陆地生态系统碳循环中的作用具有重要意义。为探讨作物生长、植株氮含量和环境温度对呼吸作用的综合影响, 研究以盆栽为主并与大田试验相结合, 基于逐步收割法和静态暗箱-气相色谱技术, 于 2002 年和 2003 年冬小麦和水稻生长季原位测定了作物地上部分 CO_2 排放速率, 并同时测定了作物生物量、氮含量和环境温度。试验处理分为常规管理、不同氮肥水平、不同播种期和不同种植密度。研究表明: 稻麦作物暗呼吸系数(R_d)不是常数, 而是正比于植株氮(N)含量, 两者的关系可用方程 $R_d = 4.74N - 1.45$ ($R^2 = 0.85$, $n = 122$, $p < 0.001$)来定量表述。用方程 $RD = (4.74N - 1.45) \times Q_{10}^{(T-25)/10} \times W$ 模拟的作物暗呼吸量(RD)与大田测定结果一致。用国际上著名的作物模拟模型估算的稻麦作物维持性呼吸与用此方程模拟的结果具有可比性, 而采用陆地生态系统模型(TEN)估算的结果则远高于本研究, TEM 用于估算农业植被的呼吸作用可能是不适合的。

关键词: 作物; 暗呼吸; 氮含量; 呼吸系数

文章编号: 1000-0933(2005)05-1152-07 **中图分类号:** P461, Q948, S184, X173 **文献标识码:** A

Quantitative relationship of wheat and rice respiration with tissue nitrogen, biomass and temperature

SUN Wen-Juan¹, HUANG Yao^{1,2*}, CHEN Shu-Tao¹, ZOU Jian-Wen¹, ZHENG Xun-Hua² (1. College of Resources & Environmental Sciences, Nanjing Agricultural University, Nanjing 210095, China; 2 LAPC, Institute of Atmospheric Physics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100029, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(5): 1152~1158.

Abstract: Carbon cycling in terrestrial ecosystem is of great importance in global change issue. A reliable estimation of plant respiration is essential to objectively evaluate the role of vegetation in the terrestrial ecosystem cycling. As an easily measured surrogate for protein content, nitrogen concentration plays a vital role on plant respiration. The dependence of plant respiration on nitrogen concentration for forest ecosystem has been well pronounced over the last decades. However, few studies have been dedicated to agro-ecosystem. To quantify the dependence of crop respiration on tissue N, crop growth and temperature, we conducted pot and field experiments during 2002 and 2003 wheat- and rice-growing seasons with different treatments, including fertilizer N application, planting date and planting density. Crop biomass, tissue N content, dark respiration and the corresponding environmental temperature were measured. Static opaque chamber was used for sampling gas. The respiration as CO_2 emission was detected by a gas chromatograph (Agilent 4890D) with flame ionization detector (FID). A gradual-clip-up method was employed to determine the dark respiration coefficient (R_d), defined as the CO_2 emissions per unit crop biomass per unit time at a reference temperature.

基金项目: 中国科学院知识创新工程重大项目(KZCX1-SW-01-13)

收稿日期: 2004-05-26; **修订日期:** 2004-12-25

作者简介: 孙文娟(1972~), 女, 博士生, 主要从事陆地碳氮循环与全球变化研究. E-mail: sunwenj@njau.edu.cn

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: huangy@mail.iap.ac.cn

Foundation item: The Knowledge Innovation Program of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX1-SW-01-13)

Received date: 2004-05-26; **Accepted date:** 2004-12-25

Biography: SUN Wen-Juan, Ph. D. candidate, mainly engaged in terrestrial carbon and nitrogen cycling and global change. E-mail: sunwenj@njau.edu.cn

Results indicated that the R_d of wheat and rice crops is not a constant but is positively dependent on shoot N content. Relationship between these two parameters can be well quantified by $R_d = 4.74N - 1.45$ ($R^2 = 0.85$, $n = 122$, $p < 0.001$). The lowest and the highest values are 3.58 and $31.49 \mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$ for the wheat crop over the 2002-03 growing season, and 1.04 and $29.56 \mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$ for the rice crop during the 2002 growing season, respectively. Crop dark respiration (RD) associated with tissue nitrogen (N), crop biomass (W) and air temperature (T) can be quantified by $RD = (4.74N - 1.45) \times Q_{10}^{(T-25)/10} \times W$. Q_{10} is a temperature coefficient for the respiration. Computed RD applying this relationship matched field measurements well. We computed daily crop respiration over a rice-growing season and a wheat-growing season in Nanjing by using the methods in the crop model, the TEM as well as derived from this study, respectively. Calculations indicate that the estimated respiration with crop model is in general comparable to this study, while the respiration estimated by the TEM method is 59% (for rice) and 31% (for wheat) higher than that from this study.

It is concluded that the tissue N content affects greatly crop dark respiration. The respiration coefficient is linearly correlated to tissue N content. Crop dark respiration can be well estimated from tissue nitrogen, crop biomass and air temperature. A further conclusion is that the simulated dark respiration of rice and wheat crops is comparable to the maintenance respiration estimated by the crop model, while the TEM method overestimated crop maintenance respiration and may be not suitable for agricultural vegetation.

Key words: crop; dark respiration; tissue N; respiration coefficient

碳循环是全球变化研究的一个重要组成部分,全球碳源和碳汇之间的不平衡使得对陆地生态系统碳循环的研究变得日趋重要。净初级生产力(NPP)代表了生态系统固定大气 CO_2 的能力,为总初级生产力(GPP)减去同期的自养呼吸量(R),准确估算植物呼吸作用是客观评价生态系统固碳能力的前提^[1,2]。研究认为,植物呼吸作用受温度^[3,4]、 CO_2 浓度^[5,6]、植物类型^[7,8]和氮素营养^[9~12]的影响。Penning de Vries^[13]和 Ryan^[9,14]指出:植物细胞中 90% 的氮存在于蛋白质中,植物的呼吸作用与蛋白质的修复和周转密切相关,从而使得氮含量作为一项易获得的指标,比植物的生物量、叶面积和体积等能更准确的预测呼吸作用^[10,12,13]。Ryan^[9,13]和 Reich 等人^[11]先后报道了森林和灌木不同器官呼吸速率和组织氮含量间的相关关系。对不同冠层位置的森林叶片^[8]和 CO_2 浓度升高^[6,14]及不同灌溉、施肥处理下^[15]树木叶片呼吸作用和氮含量的研究也得到了类似的结果。模型研究者则通过生物量 and 环境温度来模拟植物的呼吸作用^[12,21]。与森林、草地等自然生态系统相比,农田生态系统是人类活动最强烈的区域。氮肥的投入在增加作物生物量的同时增加了土壤 C 的输入,被认为是将大气中的 C 固定于土壤的有效途径^[16]。然而外源氮的施入使得作物氮含量升高,且随作物生育期而变化^[17]。氮肥的投入是否通过提高作物氮含量促进呼吸作用,两者间是否也存在如森林植被那样显著关系以及用生物量 and 环境温度是否能客观模拟农作物呼吸作用还不得而知。本研究试图通过对不同处理下稻麦作物 CO_2 排放的原位测定及其它相关要素的测定,探讨作物呼吸作用与氮含量、生物量 and 环境温度的定量关系,并在此基础上评价国际著名的作物模拟模型和陆地生态系统模型中关于植物呼吸作用计算方法对农业植被的适用性。

1 材料与方法

1.1 试验设计

室外盆栽试验于 2001 至 2003 年冬小麦生长季和水稻生长季在南京农业大学校园网室进行。为与大田试验结果进行比较,2002 年水稻生长季及 2002~2003 年冬小麦生长季在江苏省农业科学院试验田进行采样分析。供试小麦品种为扬麦 158,水稻品种为武育梗 7 号。试验设置常规处理、不同播种期、不同氮肥施用水平及不同种植密度处理(表 1),其中常规处理的农业管理措施与当地大面积生产一致。

钵钵用紫砂陶土烧制而成,钵高和内圆直径均为 20cm 左右,钵钵上口有 1.5cm 深的凹型槽用以在采样时注水与采样箱密封。小麦盆栽试验所用钵钵底部有若干直径为 2cm 的孔以渗漏降水,水稻盆栽试验所用钵钵底部密封以防止水分下渗,每盆装供试土壤 4kg(风干土)左右。为使钵钵土壤的温度与周围土壤温度一致并减小钵钵间的温度差异,钵钵的 4/5 高度埋入土壤。2002~2003 年冬小麦生长季在江苏省农业科学院进行不同种植密度处理时,采用内径为 11cm 的无底钵钵,于小麦播种前埋入土壤中。大田水稻试验采用原位测定,为避免采样时对土壤产生扰动,不锈钢底座于水稻栽插前固定于土壤中,底座上有 3cm 深的凹型槽用以在采样时注水与采样箱密封。

1.2 气体采样与分析

土壤-作物系统呼吸作用通过测定该系统的 CO_2 排放来确定,气体样品的采集与分析采用暗箱-气相色谱法^[18]。盆栽试验气体采样箱为圆筒型,用 PVC 材料制成,高 1m。大田试验气体采样箱为柱型,用不锈钢制成,横截面积为 $0.5 \text{ m} \times 0.5 \text{ m}$,箱体高度随作物高度而增加。为减小采样期间由于太阳辐射引起的箱内温度变化,所有采样箱外侧均先包有一层海绵,然后覆盖一层

锡箔纸。气体样品用带有开关的针筒采集,采样时间分别为关箱后的 0、10、20min,每次抽样 60ml 左右。样品的 CO₂ 混合比用 Agilent 4890D 气相色谱仪检测,检测器 FID,检测温度 200℃,柱温 55℃。通过对每组 3 个样品的 CO₂ 混合比与相对应的采样间隔时间(0、10、20min)进行直线回归,可求得 CO₂ 排放速率^[13]。所有测定结果表明,20min 内的 CO₂ 排放浓度均呈线性增加($R^2>0.95$)。

表 1 试验处理、生育期及采样日期

Table 1 Experimental treatment, developmental stage and sampling date						
作物 Crop	生长季及处理 Year and treatment	代码 Code	<i>n</i>	主要生育期 Developmental stage	采样日期 Sampling date	
冬小麦 Wheat	2001-02	常规管理	17	播种 Sowing 2001-11-05	2002-02-28, 03-14, 03-28, 04-11, 04-25, 05-09	
	盆栽 Pot	Traditional cultivation		出苗 Emergence 11-17		
				返青 Turning green 2002-02-20		
				抽穗 Heading 04-15		
				成熟 Maturity 05-28		
	2002-03	N 肥水平 Fertilizer rate	9	播种 Sowing 2002-11-10	2003-02-28, 03-08, 03-22	
	盆栽 Pot	0gN / pot		出苗 Emergence 11-25		
		0.64gN / pot		返青 Turning green 2003-02-10		
		1.28gN / pot		抽穗 Heading 04-17		
		1.93gN / pot		成熟 Maturity 06-05		
	大田 Field	种植密度 Planting density	6	同上 Ditto	2003-03-16, 04-03, 04-27	
		1 plant / pot				
水稻 Rice		3 plants / pot				
		5 plants / pot				
	2002	播种期(月-日)Sowing date	12	移栽 Transplanting 06-05	2002-07-25, 08-29, 09-24, 10-13	
	盆栽 Pot	05-10		移栽 Transplanting 06-20		
		06-01		移栽 Transplanting 07-11		
		06-20				
	大田 Field	常规管理	6	播种 Sowing 05-20	2002-08-09, 09-06, 10-06	
		Traditional cultivation		移栽 Transplanting 06-20		
				抽穗 Heading 09-03		
				成熟 Maturity 10-21		
	2003	常规管理	18	同上 Ditto	2003-07-09, 07-15, 07-17, 07-22, 07-27, 08-03	
	盆栽 Pot	Traditional cultivation				

1.3 作物呼吸作用的测定

采用暗箱-气相色谱法测得的土壤-作物系统 CO₂ 排放包括作物地上部分暗呼吸和土壤表观呼吸。土壤表观呼吸主要来自于植物根系的自养呼吸和根际呼吸,以及土壤有机碳的异养分解^[20]。本研究采用逐步收割法确定作物地上部分暗呼吸(RD)。具体操作步骤为:首先测定土壤-作物系统的呼吸作用(RE),然后沿土壤表面依次剪除地上部分植株总数的 1/3 左右,再测定土壤-剩余作物系统的呼吸速率,直至将作物地上部分全部剪除。因此,对每一盆或每一个采样微区(大田)可测得 4 组一一对应的作物地上部分生物量(W)和呼吸速率(RE),即:W_{3/3},W_{2/3},W_{1/3},W₀ 和 RE_{3/3},RE_{2/3},RE_{1/3},RE₀。下标表示剩余的植株比例,2/3 和 0 分别表示剩余 2/3 植株和全部剪除,RE_{3/3}和 RE₀ 则分别表示土壤-作物系统呼吸速率 RE 和土壤表观呼吸速率 RS。将土壤-作物系统呼吸速率减去土壤表观呼吸速率可得到作物地上部分暗呼吸速率(RD),即:RD=RE-RS。对每一盆或每一个采样微区(大田),可获得与 4 个不同生物量(W_{3/3},W_{2/3},W_{1/3},W₀)一一对应的植株暗呼吸速率,即:RD_{3/3}=RE_{3/3}-RE₀,RD_{2/3}=RE_{2/3}-RE₀,RD_{1/3}=RE_{1/3}-RE₀,RD₀=0。2002~2003 年冬小麦生长季不同施肥水平处理时,每次剪除作物地上部分的 1/2,这样可以获得 3 组呼吸数据(RE_{2/2},RE_{1/2},RE₀)和相应的 3 组生物量(W_{2/2},W_{1/2},W₀)。对不同的种植密度处理为一次剪除作物全部地上部分,从而获得 2 组呼吸数据(RE_{1/1},RE₀)和相应的生物量(W_{1/1},W₀)。为确定割去作物是否导致短时的土壤表观呼吸增加,在割去作物 6h 和 24h 后再次分别测定土壤表观呼吸速率。方差分析表明,3 次测定值之间无显著差异。

1.4 环境要素和作物生物学特性测定

在气体采样时记录箱内空气温度。每次气样采集完毕后,将收割的作物地上部分洗净,105℃杀青 30min,70℃烘干至恒重,测定生物量。整个生长季采样结束后,用 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮-凯氏定氮法测定作物地上部分的全氮含量。

2 结果与讨论

2.1 植株暗呼吸系数的确定

作物暗呼吸对生物量和环境温度的依赖关系可表达为^[12, 21]:

$$RD = R_d \times Q_{10}^{(T-25)/10} \times W \quad (1)$$

式中, RD 为暗呼吸速率 ($\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), Q_{10} 为暗呼吸的温度系数, T 为环境温度 ($^{\circ}\text{C}$), W 为作物生物量 (kg m^{-2})。 R_d 为暗呼吸系数 ($\mu\text{molCO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$), 其基本定义是作物单位重量、单位时间的呼吸速率。由(1)式可以看出, 当环境温度 (T) 和生物量 (W) 已知时, 暗呼吸系数 (R_d) 是估算暗呼吸速率 (RD) 的关键参数。取温度系数 Q_{10} 为 2^[22], 将不同温度下的暗呼吸速率 RD 校正到 25 $^{\circ}\text{C}$, 方程(1)便可写成:

$$RD_{25} = \frac{RD}{Q_{10}^{(T-25)/10}} = R_d \times W \quad (2)$$

式中, RD_{25} 表示 25 $^{\circ}\text{C}$ 下的暗呼吸速率。图 1 给出小麦和水稻植株的 RD_{25} 与生物量 (W) 的线性关系。可以看出, 常规管理 (图 1a)、不同氮肥施用水平 (图 1b) 及不同播种期 (图 1c) 处理的作物暗呼吸速率均随植株生物量的增加而线性增加, 此线性关系的斜率即为暗呼吸系数 R_d 。由图 1a 可以看出冬小麦不同生育阶段的 R_d 有显著差异, 生长季前期较高而后期下降。不同播种期处理的水稻植株 (图 1c) 亦表现出相似的变化趋势, R_d 随作物的生长逐渐下降。化肥 N 的施入不仅增加了作物的生物量, 同时也促进了其呼吸。图 1b 显示高 N 肥处理下的 R_d 高于低 N 处理。

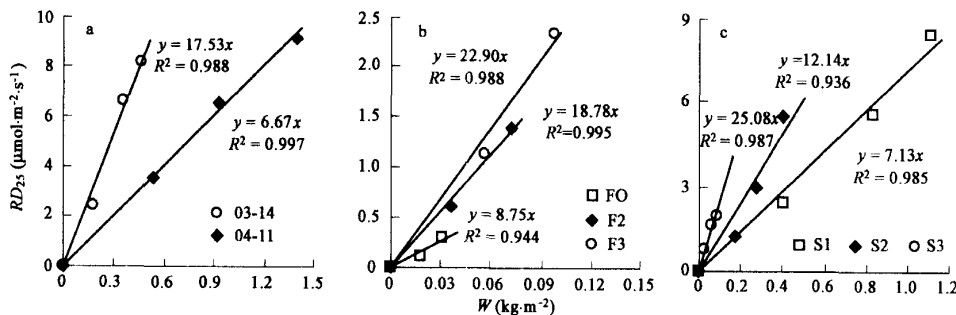


图 1 作物植株暗呼吸速率对生物量的依赖关系 (盆栽试验)

Fig. 1 Dependence of crop dark respiration rate on shoot biomass from pot experiments

(a) 2001~2002 年小麦常规管理 Wheat crop with traditional cultivation in 2002; (b) 2002~2003 年小麦不同 N 肥水平处理, 采样日期为 2003-03-08 wheat crop with different N levels, measured in March 8, 2003; (c) 2002 水稻不同播种期处理, 采样日期为 2002-07-25 rice crop with different sowing dates, measured in July 25, 2002

用与图 1 同样方法, 计算了表 1 给出共计 122 个样本的 R_d 。计算结果表明, 冬小麦植株 R_d 的最小值和最大值分别为 3.58、31.49 $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$, 两者相差 8.8 倍; 水稻植株 R_d 的最小值和最大值分别为 1.04、29.56 $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{ s}^{-1}$, 两者相差 28.4 倍。

2.2 植株暗呼吸系数与氮含量

2002 年 3 个播种期水稻盆栽试验的结果表明, 常规农业管理方式下, 水稻生长前期氮含量较高, 此后逐渐下降, 植株暗呼吸系数 R_d 与其变化趋势一致 (图 2)。对 2002~2003 年不同氮肥水平处理下冬小麦盆栽试验的测定结果也表明, 高氮肥处理下作物氮含量较高, 其 R_d 也较高, 两者呈现较为一致的变化趋势 (图 3)。显然, 作物氮含量影响其呼吸作用。

对本研究获得的 122 个稻麦作物暗呼吸系数 R_d (水稻 58 个, 小麦 64 个) 与相应的植株氮含量 ($\text{N}, \%$) 进行相关分析, 结果表明: 作物 R_d 与氮含量之间存在显著的线性正相关 (图 4), 且两种作物 R_d 与氮含量的关系可以用同一个方程 $R_d = 4.74N - 1.45$ ($R^2 = 0.85$, $n = 122$, $p < 0.001$) 进行拟合。该结果说明对于具有相似光合和呼吸作用途径的 C3 作物而言, 植株氮素浓度对其呼吸作用的影响具有一致性。

本研究为暗箱采样, 测得的呼吸速率主要来自植物的暗呼吸^[23], 它包括植物的维持呼吸 (维持自身生物量) 和部分生长呼吸 (生成新组织)^①。Ryan^[9]通过调研 20 世纪 70 年代以来 3 种不同研究方法的文献数据, 指出植物的维持呼吸与氮含量相关。其后 Ryan^[13]用“成熟组织法”对 14 种树木叶片的研究也表明维持呼吸 (R_m) 和 N 含量线性相关。将 Ryan^[13] R_m 的单位订正到 25 $^{\circ}\text{C}$ 且与本研究相同的单位, 可以得到线性方程的斜率为 5.22 ± 0.67 ($R^2 = 0.84$, $n = 14$)。这与本研究 R_d 和 N 零截距线性方程的斜率 4.36 ± 0.18 ($R^2 = 0.84$, $n = 122$) 较为接近, 说明本研究逐步收割法获得的暗呼吸与国际上使用的“成熟组织法”^[2, 3, 7~11, 13, 14]得到的暗呼吸或维持呼吸具有可比性, 且均可以用氮含量来描述其变化。

植物的暗呼吸在线粒体中进行, 此过程为维持植物生理功能 (如光合作用酶等蛋白质周转和离子转运调节) 提供所需的能

① 与 Ryan, Amthor 的私人通讯

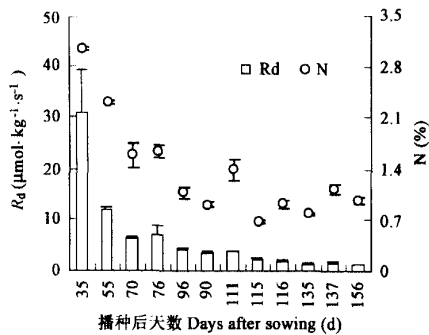


图2 不同播种期水稻植株暗呼吸系数 R_d 与 N 含量(2002 年)
Fig. 2 Dark respiration coefficient (R_d) and tissue N content of rice crop with different sowing dates in 2002 pot experiment

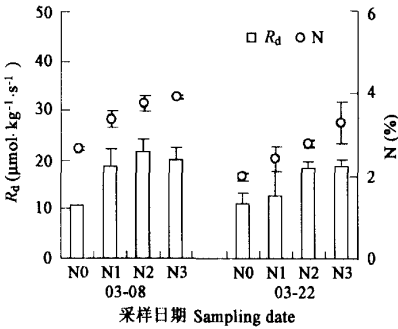


图3 不同 N 肥水平下小麦植株暗呼吸系数 R_d 与 N 含量(2003 年)
Fig. 3 Dark respiration coefficient (R_d) and tissue N content of wheat crop with different levels of N application in 2003 pot experiment

量^[24]。曹翠玲等^[25]的研究表明,氮素供应可明显提高大豆根和叶线粒体总的氧化活性,从而促进其呼吸作用。Ryan^[13]对北方和亚高山地带 14 种树和灌木叶片的研究表明:维持呼吸速率和氮含量之间关系显著,且两者关系的斜率在物种和叶片类型间差异很小。该研究同时指出:对氮源充足(施肥或大气氮沉降较严重)的生态系统而言,维持呼吸对氮素的依赖关系可能不明显。而本研究的结果则表明:高氮水平促进了作物的呼吸作用(图 3、图 4)。这个结果的意义在于揭示了农田生态系统氮肥的过量施用将导致作物 CO_2 排放的增加,这对减缓大气 CO_2 浓度增加的趋势显然是不利的。

2.3 植株暗呼吸与氮含量、生物量和温度

将 R_d 与氮含量的关系代入方程(1),作物暗呼吸(RD)便可通过植株氮含量、生物量和环境温度由下述方程估算:

$$RD = (4.74N - 1.15) \times Q_{10}^{(T-25)/10} \times W \tag{3}$$

为检验方程(3)的有效性,于 2002 年大田水稻生长季采用呼吸箱法^[26]原位测定了水稻作物地上部分呼吸量。图 5 为用方程(3)模拟的水稻暗呼吸季节动态与观测值的比较,可以看出,计算值与观测值之间具有良好的一致性。方程(3)中植株生物量的季节动态是根据每 10d 进行 1 次的测定结果用 logistic 生长方程拟合得到,逐日气温来自南京市气象台。氮含量来自对呼吸箱邻近作物的测定,每 10d 测定 1 次,通过线性内插获得逐日数据。

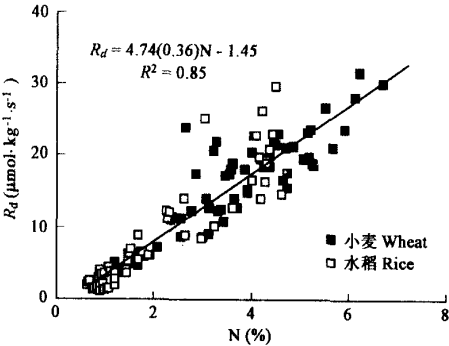


图4 作物植株暗呼吸系数(R_d)与 N 含量的关系
Fig. 4 Dependence of crop dark respiration coefficient (R_d) on tissue N content

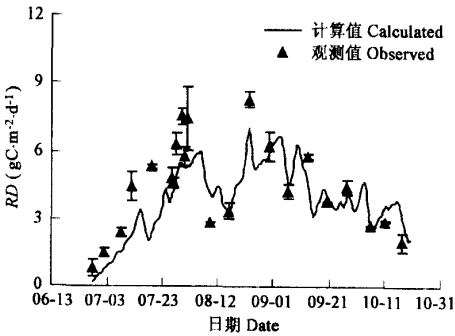


图5 水稻植株暗呼吸季节变化计算值和观测值的比较
Fig. 5 Comparison of calculated and observed seasonal variation of crop dark respiration in 2002 rice-growing season

2.4 植物呼吸作用不同计算方法的比较

过去几十年来,大量模型用于估算陆地生态系统的 NPP 和 NEP,其中比较著名的有荷兰科学家开发的作物模拟模型(如:ORYZA、SIMRIW 模型)^[27]以及目前国际上盛行的陆地生态系统模型(TEM)^[28]。这些模型的共同特征是分别计算植物的总光合作用和呼吸作用,作物模拟模型采用方程(4)^[27]的形式模拟作物的维持性呼吸(RM),TEM 模型采用方程(5)^[28]的形式模拟植被的维持性呼吸:

$$RM = (R_{ml}W_l + R_{ms}W_s + R_{mk}W_k)F_T \tag{4}$$

$$RM = K_i C_i e^{\nu T} \tag{5}$$

式中, R_{ml} , R_m 和 R_{mg} 分别表示叶片、茎和谷粒的维持呼吸系数($\text{gC gC}^{-1} \text{d}^{-1}$); W_l , W_s 和 W_g 表示以上相应器官的干重(gC)。25℃时叶片、茎和谷粒维持呼吸系数的取值一般为 0.03、0.015 和 0.003^[29]。对于水稻等热带作物, 叶片取 0.02, 其它器官 0.01^[27]。 F_T 为温度函数, 通过温度系数 Q_{10} 模拟^[27]。式(5)中 K_0 为 0℃时每克生物量植物的呼吸速率; C_0 为植物含的碳量; T 为月平均温度; r_T 为呼吸瞬时的变化速率, 由 $\ln(Q_{10})/10$ 计算。温度函数 Q_{10} 为 2。

图 6 为分别用方程(3)、(4)、(5)计算的南京地区 2002 年水稻和 2002~2003 年冬小麦生长季作物呼吸的季节性变化。可以看出作物模拟模型的计算结果比本研究的结果偏低, 但两者的季节性变化模式非常一致。而 TEM 的计算结果却与本研究截然不同, 特别是在作物生长的中后期, TEM 计算的作物呼吸远高于本研究。将图 6 中逐日的呼吸量相加可以得到作物生长季累积呼吸总量(图 7)。结果表明: 与本研究相比, 作物模拟模型对水稻和小麦分别低估了 24% 和 28%, 而 TEM 模型则分别高估了 59% 和 31%。

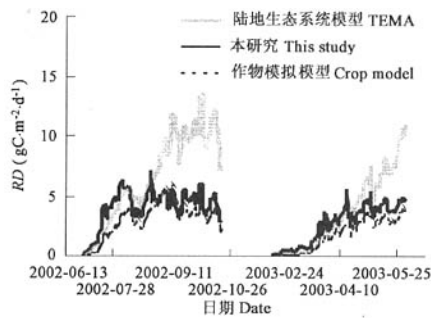


图 6 不同方法计算作物呼吸季节变化的比较

Fig. 6 Comparison of seasonal variation of crop dark respiration computed with different methods

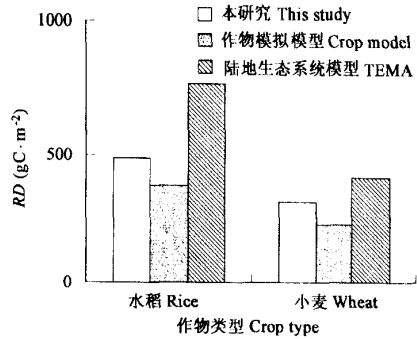


图 7 不同方法计算作物呼吸季节总量的比较

Fig. 7 Comparison of seasonal amount of crop dark respiration computed with different methods

作物模拟模型假定不同器官(叶片、茎和谷粒)的氮含量不同, 但在生长季内不变, 据此赋以不同的呼吸系数以模拟作物的维持性呼吸(方程(4)), 因而所模拟的季节性变化模式与本研究非常一致(图 6)。TEM 不考虑植物氮素对呼吸作用的影响, 仅将生物量和环境温度作为驱动变量模拟植物的维持性呼吸(方程(5))。随着作物的生长和温度的提高, TEM 模拟的维持性呼吸亦不断增加, 这也是该模型对作物生长中后期的模拟结果高于作物模拟模型及本研究结果(图 6)的主要原因。

本研究的模拟结果为作物暗呼吸, 包括维持呼吸和部分生长呼吸。生长呼吸是植物生长过程由葡萄糖和矿物元素合成新物质时的呼吸, 与植物的生长速率有关^[9]。在生长前期, 作物生长较快, 相应的生长呼吸占的比例较大; 而中后期, 特别是作物成熟衰老过程中, 暗呼吸则主要来自维持呼吸的贡献^[1]。目前关于作物生长呼吸占暗呼吸的比例尚未见相关报道, 本研究尚未能定量地从暗呼吸中分离出生长呼吸, 并不清楚本研究模拟的稻麦作物呼吸作用高于作物模拟模型的 24% 和 28% 是否来源于生长呼吸。然而, TEM 的模拟结果远高于本研究是明显的。

3 结论

采用逐步收割法获得的暗呼吸与国际上使用的“成熟组织法”得到的暗呼吸或维持呼吸具有可比性。稻麦作物植株氮含量显著影响其呼吸作用, 作物的呼吸系数(单位时间单位生物量作物的 CO_2 排放量)随植株氮含量线性增加, 用植株氮含量、生物量和环境温度模拟的稻麦作物暗呼吸与大田原位测定结果具有良好的一致性。作物模型模拟的稻麦作物呼吸作用的季节变化模式与本研究结果一致, 但季节总量分别低 24% 和 28%; 无论从季节变化模式还是从季节总量上看, TEM 对稻麦作物呼吸的模拟结果与本研究结果不具可比性, 生长中后期的估算较高, 季节总量分别高 59% 和 31%, 用 TEM 模拟农业植被的呼吸作用可能是不合适的。

References:

[1] Amthor J S. *Respiration and crop productivity*. New York: Springer-Verlag, 1989. 215.
[2] Ryan M G, Lavigne M B, Gower S T. Annual carbon cost of autotrophic respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate. *J. Geophys. Res.*, 1997, **102**: 28871~28883.
[3] Maier C A, Zarnoch S J, Dougherty P M. Effects of temperature and tissue nitrogen on dormant season stem and branch respiration in a young loblolly pine (*Pinus taeda*) plantation. *Tree Physiol.*, 1998, **18**: 11~20.
[4] Tjoelker M G, Oleksyn J, Reich P B. Modelling respiration of vegetation: evidence for a general temperature-dependent Q_{10} . *Global*

- Change Biolo.*, 2001, **7**(2): 223~230.
- [5] Thomas R B, Griffin K L. Direct and indirect effects of atmospheric carbon dioxide enrichment on leaf respiration of *Glycine max* (L.) Merr. *Plant Physiol.*, 1994, **104**(2): 355~361.
- [6] Tissue D T, Lewis J D, Wullschlegel S D, *et al.* Leaf respiration at different canopy positions in sweetgum (*Liquidambar styraciflua*) grown in ambient and elevated concentrations of carbon dioxide in the field. *Tree Physiol.*, 2002, **22**: 1157~1166.
- [7] Reich P B, Walters M B, Tjoelker M G, *et al.* Photosynthesis and respiration rates depend on leaf and root morphology and nitrogen concentration in nine boreal tree species differing in relative growth rate. *Funct. Ecol.*, 1998a, **12**: 395~405.
- [8] Mitchell K A, Bolstad P V, Vose J M. Interspecific and environmentally induced variation in foliar dark respiration among eighteen southeastern deciduous tree species. *Tree Physiol.*, 1999, **19**: 861~870.
- [9] Ryan M G. Effects of climate change on plant respiration. *Ecol. Appl.*, 1991, **1**(2): 157~167.
- [10] Reich P B, Oleksyn J, Tjoelker M G. Needle respiration and nitrogen concentration in Scots pine populations from a broad latitudinal range: a common garden test with field grown trees. *Funct. Ecol.*, 1996, **10**: 768~776.
- [11] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S, *et al.* Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia*, 1998b, **114**: 471~482.
- [12] Amthor J S. The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later. *Ann. Bot.*, 2000, **86**: 1~20.
- [13] Ryan M G. Foliar maintenance respiration of subalpine and boreal trees and shrubs in relation to nitrogen content. *Plant. Cell. Environ.*, 1995, **18**: 765~772.
- [14] Tjoelker M G, Reich P B, Oleksyn J. Changes in leaf nitrogen and carbohydrates underlie temperature and CO₂ acclimation of dark respiration in five boreal tree species. *Plant Cell Environ.*, 1999, **22**: 767~778.
- [15] Ryan M G, Lavigne M B, Gower S T. Annual carbon cost of autotrophic respiration in boreal forest ecosystems in relation to species and climate. *J. Geophys. Res.*, 1997, **102**: 28871~28883.
- [16] Izaurralde R C, McGill W B, Rosenberg N J. Carbon cost of applying nitrogen fertilizer. *Science*, 2000, **288**: 809.
- [17] Lawlor D W. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. Inorganic Nitrogen Assimilation Special Issue. *J. Exp. Bot.*, 2002, **53**: 773~787.
- [18] Wang Y S, Wang Y H. Quick measurement of CH₄, CO₂ and N₂O emissions from a short-plant ecosystem. *Adv. Atmos. Sci.*, 2003, **20**(5): 842~844.
- [19] Huang Y, Jiao Y, Zong L G, *et al.* N₂O emission from wheat cultivated soils as influenced by soil physico-chemical properties. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2002, **22**(5): 598~602.
- [20] Daniel L K, Burger J A, Edwards G S. Estimating root respiration, microbial respiration in the rhizosphere, and root-free soil respiration in forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 1998, **30**: 961~968.
- [21] Gifford R. *Plant respiration*. NEE workshop proceedings, 2001. 18~20.
- [22] Amthor J S. The role of maintenance respiration in plant growth. *Plant. Cell. Environ.*, 1984, **7**: 561~569.
- [23] Zou J W, Huang Y, Zheng X H. Static opaque chamber——based technique for determination of net exchange of CO₂ between terrestrial ecosystem and atmosphere. *Chinese Science Bulletin*, 2004, **49**(4): 381~388.
- [24] Lambers H, Day D A, Azcón-Bieto J. Cyanide-resistant respiration in roots and leaves. Measurements with intact tissues and isolated mitochondria. *Physiol. Plant*, 1983, **58**: 148~154.
- [25] Cao C L, Li S X, Miao F. The research situation about effects of nitrogen on certain physiological and biochemical process Plants. *Acta Univ. Agric. Boreali-occidentalis*, 1999, **27**(4): 96~101.
- [26] Huang Y. *Carbon and Nitrogen Exchange between Terrestrial and Atmosphere: Experiments towards Models*. Beijing: China Meteorological Press, 2003. 77~78.
- [27] Penning de Vries F W T, Jansen D M, ten Berge H F M, *et al.* *Simulation of Ecophysiological Processes of Growth in Several Annual Crops*. Wageningen: Wageningen and International Rice Research Institute Press, 1989. 271.
- [28] Melillo J M, McGuire A D, Kicklighter D W, *et al.* Global change and terrestrial net primary production. *Nature*, 1993, **363**: 234~240.
- [29] Spitters C J T, van Keulen H, van Kraalingen D W G. A simple and universal crop growth simulator: SUCROS87. In: Rabbinge R, *et al.* *Simulation and Systems Management in Crop Protection*. Wageningen, 1989. 147~181.

参考文献:

- [19] 黄耀, 焦燕, 宗良纲, 等. 土壤理化特性对麦田 N₂O 排放影响的研究. *环境科学学报*, 2002, **22**(5): 598~602.
- [25] 曹翠玲, 李生秀, 苗芳. 氮素对植物某些生理生化过程影响的研究进展. *西北农业大学学报*, 1999, **27**(4): 96~101.
- [26] 黄耀. 地气系统碳氮交换——从实验到模型. 北京: 气象出版社, 2003. 77~78.