

# 几种热带雨林与荒漠植物暗呼吸作用对高 CO<sub>2</sub> 浓度的响应

5948-158

蒋高明<sup>1</sup>, 林光辉<sup>2</sup>, Bruno D. V. Marino<sup>2</sup>

(1. 中国科学院植物研究所, 北京 100093; 2. Biosphere 2 Education and Research Center, Columbia University, PO Box 689, Oracle, Arizona 85623, USA)

**摘要:** 使用 LI-6400 便携式光合作用测定系统测定了美国生物圈二号内长期生长在高 CO<sub>2</sub> 浓度 (>1500 μmol/mol) 下 5 种热带雨林植物与 5 种荒漠植物暗呼吸强度的变化。结果表明: 在 350~400 μmol/mol 下 5 种雨林植物的平均暗呼吸强度为 (0.56 ± 0.19) μmol CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>·s; 荒漠植物平均为 (0.98 ± 0.72) μmol CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>·s。在 CO<sub>2</sub> 浓度升高时大部分 C<sub>3</sub> 植物暗呼吸作用升高, 并呈一定的线性关系。当 CO<sub>2</sub> 浓度加倍时, 雨林植物暗呼吸强度升高 61%; 荒漠 C<sub>3</sub> 植物升高 134%, 而 C<sub>4</sub> 植物变化不明显或略有下降。因而认为, 长期高 CO<sub>2</sub> 浓度可促进 C<sub>3</sub> 植物的暗呼吸作用。

**关键词:** 暗呼吸作用; CO<sub>2</sub> 浓度升高; 荒漠植物; 雨林植物; 生物圈二号

## The response on dark respiration of some tropical rain forest and coastal desert plant species to the elevation of CO<sub>2</sub> concentrations

JIANG Gao-Ming<sup>1</sup>, LIN Guang-Hui<sup>2</sup>, Bruno D. V. Marino<sup>2</sup> (1. Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing 100093, China; 2. Biosphere 2 Education and Research Center, Columbia University, PO Box 689, Oracle, Arizona 85623, USA)

**Abstract:** The dark respiration of five tropical rain forest and five coastal desert plant species experienced in very high CO<sub>2</sub> concentrations (>1500 μmol/mol) in Biosphere 2 for more than 4.5 years, was studied using a portable LI-6400 Photosynthesis system. The result showed that the average dark respiration of the rain forest species was (0.56 ± 0.19) μmol CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>·s under near ambient CO<sub>2</sub> concentration (350~400 μmol/mol), and that of the desert species was (0.98 ± 0.72) μmol CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>·s. The dark respiration of both the rain forest and the desert C<sub>3</sub> species showed increases of 61% and 134% respectively, when CO<sub>2</sub> concentration was doubled. But the C<sub>4</sub> desert species appeared little change or somehow decrease. This could be ascribed to the fact that more carbohydrate compounds that dark respiration required were produced because of the enhancement of photosynthesis, and more energy and material were needed as a result of the fast growth of the C<sub>3</sub> species under a high CO<sub>2</sub> environment. So the respiration such as the maintenance respiration may be increased in order to provide the energy and material needed.

**Key words:** dark respiration; CO<sub>2</sub> elevation; coastal desert species; tropical rain forest species; Biosphere 2

文章编号: 1000-0933(1999)04-0519-04 中图分类号: Q945.11 文献标识码: A

植物暗呼吸作用对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应, 从目前已进行的研究来看, 存在两种截然相反的观点: 一种认为暗呼吸作用将随着 CO<sub>2</sub> 浓度的升高而下降<sup>[1~4]</sup>; 另一种认为将随着 CO<sub>2</sub> 浓度的升高而得到促进<sup>[5~8]</sup>。这种矛盾结论的出现, 除与不同植物对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的反应不同外, 研究者们使用的测定方法、处理手段

**基金项目:** 本研究得到世界银行贷款资助, 部分经费来自哥伦比亚大学生物圈二号研究与教育中心

Heidi West, Jean Handly, Francesco Tubiello 博士协助实验, 谨表谢意。

收稿日期: 1997-02-06; 修订日期: 1997-08-13

和呼吸作用的表达基质(如叶面积、干物质、细胞或组织等)的不同也会影响预测结果的可比性<sup>[2]</sup>。因此,目前人们在植物暗呼吸作用对未来 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应方面尚不能达到象光合作用那样相对一致的结论<sup>[6,11]</sup>,需要进行更多的实验来验证。植物暗呼吸作用释放的能量是植物其它生命过程的能源,一些中间产物又是合成生物体内重要物质如蛋白质、脂类、色素等重要的原料。因而,研究暗呼吸作用对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应是全球变化生态学研究的一项非常重要的内容。

与光合作用不同的是,一般植物的暗呼吸强度相对很低,约为光合强度的2%~5%。对这样低的呼吸强度,一般仪器测定时,其本身的系统误差即可掩盖真正的呼吸值。因此,对于由 CO<sub>2</sub> 浓度升高引起的暗呼吸作用变化的研究,首先要使用更加精密的光合与呼吸作用测定仪器,从而保证测定数据稳定可靠。其次,以往各国学者所进行的有关研究多是在小规模的高 CO<sub>2</sub> 浓度控制环境下对一种或少数几种植物(以栽培植物居多)进行处理,难以寻找多数植物尤其是自然植被的反应,需要在群落状态下进行一系列的高 CO<sub>2</sub> 浓度试验并测定暗呼吸速率,进而寻找一般性规律。位于美国西部亚利桑那州的生物圈二号玻璃封闭空间达1.28hm<sup>2</sup>,内有热带雨林、荒漠、红树林、萨王那、农田等群落类型,近1000种植物生长在很高的 CO<sub>2</sub> 浓度下(约1500~4000μmol/mol)约4.5a,且大多从种子或幼苗开始生长。土壤体积达9800m<sup>3</sup>,植物的生长空间不受限制。本文报道其中的10种植物(8种 C<sub>3</sub> 植物,2种 C<sub>4</sub> 植物)暗呼吸速率对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应,旨在探讨生物圈二号特殊环境下生长的植物暗呼吸作用随 CO<sub>2</sub> 浓度升高的变化特点。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验设计

于1995-12~1996-04,用大面积塑料膜及“太空门”等设施将生物圈二号内的热带雨林与荒漠区各自隔开,与顶部玻璃壁接触处则以充气塑料袋密封。然后用大型空调充入新鲜空气,使内部 CO<sub>2</sub> 浓度逐步降低(实验开始前的 CO<sub>2</sub> 浓度>1500μmol/mol)。在 CO<sub>2</sub> 浓度降低的过程中进行暗呼吸作用的测定(夜间18:00~23:00进行)。实验控制阶段的 CO<sub>2</sub> 浓度变化于350~1200μmol/mol 之间。其余主要环境参数为:热带雨林大气温度26±3℃,相对湿度85%±10%;荒漠大气温度21±2℃,相对湿度35%±5%。白天生物圈二号内自然光照强度为1000~1200μmol/m<sup>2</sup>·s。

### 1.2 暗呼吸作用的测定

用美国拉哥公司制 LI-6400 便携式光合作用测定系统(Nebraska, USA)测定暗呼吸作用。测定前对仪器进行严格的标定,使用标准 CO<sub>2</sub> 钢瓶气体(高于环境 CO<sub>2</sub> 浓度)标定仪器中的 CO<sub>2</sub> 红外分析仪,用 LI-610 露点湿度发生器(Nebraska, USA)标定 H<sub>2</sub>O 红外分析仪。必须使红外 CO<sub>2</sub> 分析仪精度达到±0.1μmol/mol, H<sub>2</sub>O 分析仪达到±0.01mmol/mol 时方可进行测定。测定荒漠植物时,对<6cm<sup>2</sup>的叶片采集样品,用 LI-3000A(Nebraska, USA)测定出精确的叶面积后重新计算数据。每种植物进行3次平行样品的测定。呼吸强度的表示基质为叶面积。

### 1.3 测定植物

共选择5种热带雨林植物和5种荒漠植物进行测定。分别是热带雨林植物,蝶豆(*Clitoria racemosa*, 乔木)、胡椒(*Piper* sp., 乔木)、牵牛(*Ipomoea racemosa*, 攀缘植物)、花叶万年青(*Dieffenbachia* sp., 林下草本植物)、麒麟叶(*Epipremnum pinatum*, 林下草本植物);荒漠植物,粉蓝烟草(*Nicotiana glauca*, 乔木)、扁果菊(*Encelia ventorum*, 灌木)、*Trixis californica*(灌木)、滨藜(*Atriplex canescens*, C<sub>4</sub> 灌木)、大黍(*Panicum maximum*, C<sub>4</sub> 草本植物)。这些植物从幼苗起就生长在很高的 CO<sub>2</sub> 浓度下。热带雨林平均高度20m,郁闭度0.98;荒漠植被中灌木平均高度1.5m,覆盖度达85%,树木高度3.5m,零星分布。两种植被类型中的植物均生长繁茂。

## 2 结果与讨论

### 2.1 暗呼吸作用随 CO<sub>2</sub> 浓度的变化

在接近目前 CO<sub>2</sub> 浓度下(350~400μmol/mol),5种雨林植物暗呼吸强度变化于0.13~0.86μmol CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>·s 之间,以林下草本麒麟叶最低,乔木胡椒最高,平均为(0.56±0.19)μmol/m<sup>2</sup>·s,荒漠植物变化于0.58~2.88μmol CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>·s 之间,平均为(0.98±0.72)μmol CO<sub>2</sub>/m<sup>2</sup>·s。以 C<sub>3</sub> 草本植物大黍最低,而 C<sub>4</sub> 灌木滨藜

最高,其中3种C<sub>3</sub>植物 $<1\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 。

5种热带雨林植物暗呼吸作用均表现出随CO<sub>2</sub>浓度的升高而增加的趋势,并且这种趋势基本上呈线性关系(图1A)。其中胡椒和蝶豆当CO<sub>2</sub>浓度由350升至840 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 时,暗呼吸速率分别由0.47和0.58 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 增加至1.18和1.63 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\cdot\text{s}$ ,分别提高73%和181%。5种雨林植物的暗呼吸强度在700~750 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 下达到 $(0.91\pm 0.36)\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\cdot\text{s}$ ,在低CO<sub>2</sub>浓度时的基础上升高61%。

荒漠植物中,2种C<sub>4</sub>植物即滨藜和大黍的暗呼吸作用并未随CO<sub>2</sub>浓度的升高而上升,反略有下降,如滨藜下降12%左右,其余统计检验不显著。但3种C<sub>3</sub>植物即乔木粉蓝烟草、灌木扁果菊和 *Trixis californica* 表现出明显的增加趋势,尤以粉蓝烟草(图1B),从350 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 时的0.76 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 升高至880 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 时的1.78 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\cdot\text{s}$ ,增加134%。

在低CO<sub>2</sub>浓度(350~400 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ )下,3种荒漠C<sub>3</sub>植物平均暗呼吸速率为 $(0.80\pm 0.15)\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\cdot\text{s}$ ,而在高CO<sub>2</sub>浓度(800~850 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ )时达 $(1.80\pm 0.41)\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\cdot\text{s}$ ,升高125%。在两种CO<sub>2</sub>浓度下,荒漠C<sub>3</sub>植物的暗呼吸速率高于雨林C<sub>3</sub>植物46%(低浓度)和97%(高浓度),可能与该类植物的水分生理特点有关。旱生植物为保持体内水分,宁可损失已固定的碳水化合物而不损失水分,同时在有氧呼吸过程中产生水分。但具体原因,尚有待于进行深入的探讨。

## 2.2 暗呼吸强度随CO<sub>2</sub>浓度升高而加强的可能原因

从上面的结果中可基本得出,生物圈二号内大部分C<sub>3</sub>植物的暗呼吸速率随CO<sub>2</sub>浓度的上升而得到促进。以375 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 和750 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 两种状态下的CO<sub>2</sub>浓度进行比较,10种植物暗呼吸速率的变化程序见图2。从中看出,C<sub>3</sub>植物暗呼吸速率升高的程度变化于28%~181%,平均96%,而C<sub>4</sub>植物并不表现出明显的上升趋势,反略有下降。C<sub>3</sub>植物暗呼吸速率随CO<sub>2</sub>浓度升高表现出如此高的增加,显然不同于某些研究者关于暗呼吸作用随CO<sub>2</sub>浓度升高而下降的结论<sup>[2~4]</sup>,其升高的程度也大于某些报道,如Poorter等<sup>[9]</sup>分析前人的实验结果得出在目前CO<sub>2</sub>浓度加倍下,植物的暗呼吸若以叶面积计将提高16%左右。

这个原因试解释为:第一,生物圈二号生长在很高CO<sub>2</sub>浓度环境下的C<sub>3</sub>植物表现出异常高的光合作用,其中合成的物质多以非结构性碳水化合物的形式存在于叶肉中,这样植物呼吸作用的底物量明显增加,从而造成暗呼吸作用提高;其次,在高CO<sub>2</sub>下,植物的生长

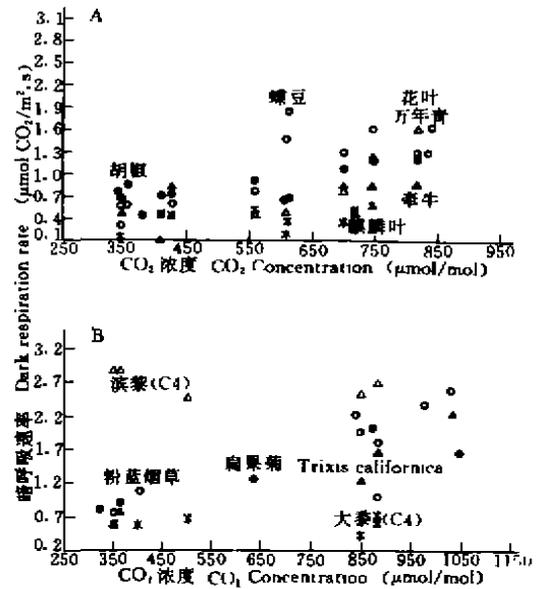


图1 生物圈二号内10种植物暗呼吸速率随CO<sub>2</sub>浓度升高而变化的趋势

Fig. 1 Changes of dark respiration of 10 plant species with the elevation of CO<sub>2</sub> concentration in Biosphere 2

A 热带雨林 Rain forest, B 荒漠 Desert

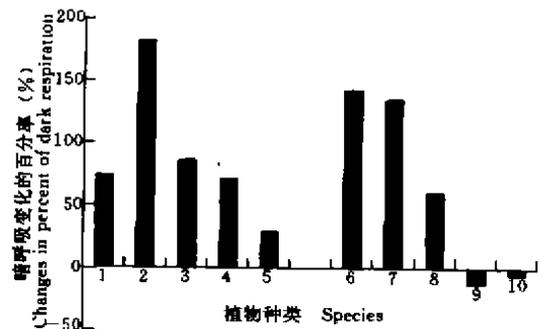


图2 10种植物暗呼吸速率由CO<sub>2</sub>浓度375 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 升高到750 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 发生变化的百分数

Fig. 2 Changes in percent of the dark respiration of the 10 plant species from CO<sub>2</sub> concentration of 375 to 750 $\mu\text{mol}/\text{mol}$

1~5 热带雨林植物 Rain forest species; 1 胡椒 *Piper* sp. 2 蝶豆 *Crotalaria racemosa* 3 牵牛 *Ipomoea muricata* 4 花叶万年青 *Dieffenbachia* sp. 5 麒麟叶 *Epipremnum pinnatum*. 6~10 荒漠植物 Desert species; 6 扁果菊 *Encelia ventorum* 7 粉蓝烟草 *Nicotiana glauca* 8 *Trixis californica* 9 滨藜 *Atriplex canescens* (C<sub>4</sub>) 10 大黍 *Panicum maximum* (C<sub>4</sub>).

加快,生长发育需要更多的碳骨架、ATP 和合成其他物质的中间产物,要求进行更高速率的呼吸作用来满足这些物质和能量,从而表现出暗呼吸作用尤其是维持呼吸作用(maintenance respiration)的加强(大部分光呼吸却在高 CO<sub>2</sub> 浓度下表现出受抑制)<sup>[6]</sup>。然而不同的植物的暗呼吸作用对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的反应是有区别的,与它们长期适应的 CO<sub>2</sub> 环境特点有关,如 C<sub>4</sub> 植物能够在较低的 CO<sub>2</sub> 环境下具较旺盛的光合作用和生长发育,高 CO<sub>2</sub> 浓度对此类植物的光合作用和暗呼吸作用的影响都不如 C<sub>3</sub> 植物明显。本文试验发现了在同种实验控制环境下的10种植物暗呼吸作用对一系列 CO<sub>2</sub> 浓度的不同反应,可为研究者进一步探讨暗呼吸作用与 CO<sub>2</sub> 浓度升高之间的关系,尤其在机制方面的探讨提供本底数据。

### 3 结论

生物圈二号内长期生长在很高 CO<sub>2</sub> 浓度下的10种群落状态下的植物,暗呼吸作用受到不同程度的影响。7种 C<sub>3</sub> 植物表现出明显的升高趋势,升高的范围为50%~200%;而 C<sub>4</sub> 灌木略有下降,C<sub>4</sub> 草本植物变化不明显;因而认为 CO<sub>2</sub> 浓度升高将会促进 C<sub>3</sub> 植物的暗呼吸作用,具体机制有待于阐明。

### 参考文献:

- [ 1 ] Idso S B, Kimball B A. Effects of atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment on photosynthesis, respiration, and growth of source orange trees. *Plant Physiology*, 1992, **99**: 341~343.
- [ 2 ] Imai K, Murata Y. Effect of carbon dioxide concentrations on growth and dry matter production of crop plants. II. After-effects of carbon dioxide-treatments on the apparent photosynthesis, dark respiration and dry matter production. *Japanese Journal of Crop Science*, 1978, **47**: 330~335.
- [ 3 ] Wullschlegel S D, Norby R J, Hendrix D L. Carbon exchange rates, chlorophyll content, and carbohydrate status of two forest tree species exposed to carbon dioxide enrichment. *Tree Physiology*, 1992, **10**: 21~31.
- [ 4 ] Ziska L H, Teramura A H. Intraspecific variation in the response of rice (*Oryza sativa*) to increased CO<sub>2</sub>-photosynthetic, biomass and reproductive characteristics. *Physiologia Plantarum*, 1992, **84**: 269~276.
- [ 5 ] Bunce J A. Short- and long-term inhibition of respiratory carbon dioxide efflux by elevated carbon dioxide. *Annals of Botany*, 1990, **65**: 637~642.
- [ 6 ] Ryle G J A, Powell C E, Teuson V. Effect of elevated CO<sub>2</sub> on photosynthesis, respiration and growth of perennial ryegrass. *Journal of Experimental Botany*, 1992, **43**: 811~818.
- [ 7 ] Oechel W C, Strain B R. Native species responses to increased atmospheric carbon dioxide concentration. In: Strain B R, Cure J D eds. *Direct Effect of Increasing Carbon Dioxide on Vegetation*. USDE, DOE, Washington, DC, 1985. 117~154.
- [ 8 ] Povin C, Strain B R. Effects of CO<sub>2</sub> enrichment and temperature on growth of two C<sub>4</sub> weeds, *Echinochloa crusgalli* and *Eleusine indica*. *Canadian Journal of Botany*, 1985, **63**: 1495~1499.
- [ 9 ] Poorter H, Gifford R M, Kriedemann P E, et al. A quantitative analysis of dark respiration and carbon content as factors in the growth response of plants to elevated CO<sub>2</sub>. *Australian Journal of Botany*, 1992, **40**: 501~513.
- [ 10 ] Amthor J S. Respiration in a future higher-CO<sub>2</sub> world. *Plant, Cell and environment*, 1991, **14**: 13~20.
- [ 11 ] Murray D R. Plant response to carbon dioxide. *American Journal of Botany*, 1995, **82**: 690~697.