

DOI: 10.20103/j.stxb.202302280354

陈小芳, 李雪琴, 覃宜慧, 程栋梁, 胡丹丹. 亚热带六种常见榕属植物日间呼吸特征. 生态学报, 2024, 44(4): 1613-1622.

Chen X F, Li X Q, Qin Y H, Cheng D L, Hu D D. Light respiration characteristics of six *Ficus* species in subtropics. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(4): 1613-1622.

## 亚热带六种常见榕属植物日间呼吸特征

陈小芳<sup>1,2</sup>, 李雪琴<sup>1,2</sup>, 覃宜慧<sup>1,2</sup>, 程栋梁<sup>1,2,3</sup>, 胡丹丹<sup>1,2,3,\*</sup>

1 福建师范大学福建省湿润亚热带生态-地理过程教育部重点实验室, 福州 350007

2 福建师范大学福建省植物生理生态重点实验室, 福州 350007

3 福建师范大学地理科学学院、碳中和未来技术学院, 福州 350007

**摘要:** 植物呼吸作用是生态系统碳循环的一个关键过程。陆地植被每年通过光合作用固定的碳有一半被呼吸作用释放, 而释放的这部分又有大约一半来自叶片呼吸。植物不仅在夜晚进行呼吸作用 ( $R_d$ , Dark respiration), 白天也在呼吸, 即日间呼吸 ( $R_L$ , Light respiration)。有研究表明光照条件下植物叶片呼吸低于黑暗环境下叶片呼吸速率, 通常受到的光照抑制程度为 30%—40%左右。但在实际研究中, 经常忽视植物叶片日间呼吸的光抑制, 进而大幅高估生态系统呼吸, 从而使得生态系统总初级生产力 (Gross primary productivity, GPP) 被高估, 因此有必要对植物的日间呼吸特性进行研究。以中国南方亚热带六种常见榕属植物(垂叶榕、高山榕、黄金榕、菩提树、细叶榕、小叶榕)为研究对象, 测量其叶片的日间呼吸速率 ( $R_L$ , Kok 方法)、暗呼吸速率 ( $R_d$ )、比叶重 (LMA)、叶片氮含量 (N)、磷含量 (P)、最大光合速率 (A)、1800 及  $80\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  光强下 Rubisco 酶氧化速率 ( $V_{o80}$ ,  $V_{o1800}$ ) 及 Rubisco 酶羧化速率 ( $V_{c80}$ ,  $V_{c1800}$ )。采用皮尔逊相关分析  $R_L$  与叶片其他性状间的关系, 并运用逐步回归分析建立  $R_L$  相关预测模型。研究结果表明: 六种榕属植物  $R_L$  均低于  $R_d$ , 存在光抑制现象, 光抑制率为 24.1%—61.2%, 平均为 38.4%, 其  $R_L$  及光抑制率均存在种间差异;  $R_L$  与  $R_d$ 、N、A、 $V_{o80}$ 、 $V_{c80}$  及  $V_{c1800}$  成显著正相关, 与 LMA 成显著负相关, 与 P 无统计学相关关系。 $R_L$  可以用逐步线性回归方程来解释,  $R_d$ 、N 和 Rubisco 酶羧化速率 ( $V_{c80}$ ) 的可以解释 96.5% 的  $R_L$  变异, 而  $V_{c80}$  与 N 可以共同解释 74.5% 的  $R_L/R_d$ 。叶片日间呼吸及其光抑制受到 N 和 Rubisco 酶羧化速率的影响, 这可能是由光合速率与呼吸速率的耦合引起的。本研究建立了亚热带榕属植物叶片日间呼吸相关预测模型, 为揭示日间呼吸光抑制机制提供依据, 对准确评估叶片碳循环及 GPP 具有重要作用。

**关键词:** 亚热带; 榕属植物; 日间呼吸; 呼吸的光抑制

## Light respiration characteristics of six *Ficus* species in subtropics

CHEN Xiaofang<sup>1,2</sup>, LI Xueqin<sup>1,2</sup>, QIN Yihui<sup>1,2</sup>, CHENG Dongliang<sup>1,2,3</sup>, HU Dandan<sup>1,2,3,\*</sup>

1 Key Laboratory of ecological and geographic processes in the humid subtropical zone, Ministry of Education, Fuzhou 350007, China

2 Fujian Provincial Key Laboratory of Plant Eco-physiology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

3 School of Geographical Sciences, School of Carbon Neutrality Future Technology, Fujian Normal University, Fuzhou 350007, China

**Abstract:** Plant respiration plays a vital role in the carbon cycle of ecosystems. Approximately, half of the carbon assimilated via photosynthesis in terrestrial vegetation annually is released through respiration, with leaf respiration contributing significantly. Leaf respiration occurs not only at night (Dark respiration,  $R_d$ ), but also during the day (Light respiration,  $R_L$ ). Studies reveal that under light condition, leaf respiration is lower compared to dark environments, indicating that light inhibition of approximately 30%—40%. Regrettably, recent research often neglects this light inhibition, leading to an overestimation of ecosystem respiration and gross primary productivity (GPP). Thus, a

基金项目:国家自然科学基金项目(32071555, 31971643, 32001094); 福建省科技厅产学研合作项目(2019N5009)

收稿日期:2023-02-28; 网络出版日期:2023-11-28

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hudanworld@126.com

comprehensive exploration of leaf day respiration becomes imperative. In this study, we conducted a study focusing on six prevalent *Ficus* species native to southern China's subtropical region (*Ficus benjamina* L., *Ficus altissima* B., *Ficus microcarpa* cv *Golden Leaves*, *Ficus religiosa* L., *Ficus microcarpa* L., *Ficus concinna* L.). We measured light respiration rate ( $R_L$ , Kok method) and dark respiration rate ( $R_d$ ), along with leaf traits such as leaf dry mass per unit area (LMA), leaf nitrogen content (N), leaf phosphorus content (P), Rubisco enzyme oxygenation ( $V_{o80}$ ) and carboxylation rate ( $V_{c80}$ ) at 80  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPF, and Rubisco enzyme oxygenation ( $V_{o1800}$ ) and carboxylation rate ( $V_{c1800}$ ) at 1800  $\mu\text{mol photons m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PPF. Employing Pearson correlation analysis, we examined the relationship between  $R_L$  and other leaf traits, subsequently utilizing stepwise regression analysis to establish an  $R_L$  correlation prediction model. The results indicated that  $R_L$  for the six *Ficus* species was lower than  $R_d$ , exhibiting an average inhibition of 38.4% and ranging from 24.1%—61.2%, and there was inter-specific variation in  $R_L$  and light inhibition of respiration rate.  $R_L$  exhibited significant positive correlations with  $R_d$ , A, N,  $V_{o80}$ ,  $V_{c80}$ ,  $V_{o1800}$  and  $V_{c1800}$ , and exhibited significant negative correlation with LMA and not statistical correlation with P. The Stepwise regression analysis showed a model incorporating  $R_d$ , N and  $V_{c80}$ , which explained 96.5% of  $R_L$  variation ( $R_L = 6.686 + 0.555R_d + 0.375N + 0.072V_{c80}$ ). Similarly,  $V_{c80}$  and N explained 74.5% of  $R_L$  variation ( $R_L/R_d = 0.13 + 0.06V_{c80} + 0.019N$ ).  $R_L$  and  $R_L/R_d$  are affected by leaf N and Rubisco enzyme carboxylation rate ( $V_c$ ), which may be caused by the intricate interplay between photosynthesis and respiration. This study culminated in the establishment of a prediction model for leaf respiration in subtropical *Ficus* species, providing a deeper understanding of the mechanisms behind light inhibition of respiration. The insights gained will contribute to a more accurate assessment of the leaf carbon cycle and GPP.

**Key Words:** subtropical; *Ficus* species; light respiration; light inhibition of respiration

植物呼吸作用是生态系统碳循环的一个关键过程<sup>[1]</sup>。陆地植被每年通过光合作用固定的碳有一半被呼吸作用释放,而释放的这部分又有大约一半来自叶片呼吸<sup>[2]</sup>。因此,对植物叶片呼吸的研究对了解生态系统碳循环过程至关重要。

有研究发现,随着光强降低,叶片净光合速率在光补偿点附件迅速降低,光响应曲线的斜率发生突变,即叶片呼吸在光照下受到抑制,日间呼吸速率( $R_L$ )小于其暗呼吸速率( $R_d$ )<sup>[3—7]</sup>,其抑制程度在0—100%不等,但通常为30%—40%左右<sup>[4—7]</sup>,这可能与细胞能量状态、对TCA循环中间体的需求和光呼吸速率等因素有关<sup>[4,8—10]</sup>。但在实际研究中,经常忽视植物叶片日间呼吸的光抑制,进而大幅高估生态系统呼吸,从而使得GPP被高估<sup>[10—11]</sup>,因此对叶片呼吸的光抑制现象的深入研究有助于准确估算陆地生态系统生产力。

目前相关内容多集中在环境变化如生长温度<sup>[5—6]</sup>、CO<sub>2</sub>浓度<sup>[5, 7]</sup>、干旱限制<sup>[5, 8]</sup>和有效N浓度<sup>[5—6]</sup>等要素对日间呼吸的影响,一些研究也在讨论日间呼吸与其它叶片性状的关系,试图能够找出日间呼吸的替代变量,其中 $R_d$ 、叶片氮含量(N)和Rubisco酶活性( $V_o$ ,  $V_c$ )都可以作为 $R_L$ 的替代变量<sup>[5—7, 12]</sup>,但是在不同的研究中这种关系存在变化。此外,已经有研究根据全球植物暗呼吸与其它叶片性状及环境因素的关系建立了全球暗呼吸预测模型<sup>[13]</sup>,而针对日间呼吸的相关研究还很少,因此需要找出可靠的替代变量,给日间呼吸预测模型建立提供依据。到目前为止,还很少有基于野外的研究确定是否可以使用上面描述的相关叶片特征来预测木本植物的 $R_L$ ,且相关研究的物种数较少。国外对于日间呼吸的研究多集中在草本植物和几种特有的木本植物上<sup>[6—7, 12, 14]</sup>,国内的研究多集中在农作物及北方乔木树种<sup>[15—17]</sup>,而对亚热带树种,特别是绿化树种的研究相对不足。

本研究选取亚热带六种常见榕属植物(垂叶榕 *Ficus benjamina* L.、高山榕 *Ficus altissima* B.、黄金榕 *Ficus microcarpa* cv *Golden Leaves*、菩提树 *Ficus religiosa* L.、细叶榕 *Ficus microcarpa* L.、小叶榕 *Ficus concinna* L.)为研究对象,其为常绿乔木,冠幅广展,生长速度快,喜阳光充足、温暖湿润气候,适合在酸性贫瘠土壤生长,广泛分布于我国的福建、广东、广西、海南等地,是典型的亚热带树种。通过测定其叶片暗呼吸速率、日间呼吸速率、

最大光合速率、不同光强下 Rubisco 酶的氧化速率羧化速率、比叶重及叶片氮磷含量,试图解释六种榕属植物日间呼吸与其它叶片性状的关系,并通过线性回归建立日间呼吸预测方程,为亚热带生态系统 GPP 准确评估提供依据。

## 1 研究区概况与方法

### 1.1 研究区概况

该研究在福建省福州市的福建师范大学旗山校区研究样地中进行( $119^{\circ}20'N, 26^{\circ}03'E$ ),气候为亚热带季风气候,平均海拔 258 m。年平均气温  $19.7^{\circ}C$ ,月平均气温最低值是  $10.6^{\circ}C$ ,最高是  $28.8^{\circ}C$ 。年平均降水量 1348.8 mm。土壤为亚热带砖红壤。植被为亚热带常绿阔叶林,主要由壳斗科、樟科、山茶科、木兰科等种类组成。

### 1.2 研究方法

选取福建师范大学校园内所有榕属植物:垂叶榕、细叶榕、高山榕、菩提树、小叶榕、黄金榕共 6 种,每一植物依据胸径树高冠幅,选 3 株标准木(表 1)。于生长季(夏季)在每株标准木树冠上冠层完全暴露于太阳光照的位置,随机选取中等大小、具有成熟叶片、没有明显叶面积损失的 3—5 个当年生末端小枝,并立即浸入水中剪去 10 cm,选择小枝顶部第三到第四片完全成熟且没有明显叶面积损失的叶子放入叶室,并对叶片进行光合呼吸测定,完成后采集叶片进行氮磷含量测定。

表 1 六种榕属植物名录及基本状况

Table 1 List of the six *Ficus* species

树种 Species	平均胸径 MBH/cm	平均冠幅 P/m	平均树高 H/m	树种 Species	平均胸径 MBH/cm	平均冠幅 P/m	平均树高 H/m
垂叶榕 <i>F. benjamina</i>	$18.33 \pm 0.26$ cd	$2.04 \pm 0.07$ d	$2.38 \pm 0.09$ d	菩提树 <i>F. religiosa</i>	$24.61 \pm 2.10$ bcd	$6.47 \pm 0.39$ c	$8.47 \pm 0.32$ b
高山榕 <i>F. altissima</i>	$32.82 \pm 3.90$ b	$11.17 \pm 0.60$ b	$12.00 \pm 1.32$ a	细叶榕 <i>F. microcarpa</i>	$85.26 \pm 7.89$ a	$16.50 \pm 2.25$ a	$8.30 \pm 0.35$ b
黄金榕 <i>F. microcarpa</i>	$13.74 \pm 0.55$ d*	$1.27 \pm 0.01$ d	$1.28 \pm 0.12$ d	小叶榕 <i>F. concinna</i>	$26.72 \pm 0.98$ bc	$3.87 \pm 0.45$ cd	$5.70 \pm 0.93$ c

不同小写字母表示叶片性状差异显著( $P < 0.05$ );\* 表示的是地径;MBH:平均胸径 Mean diameter at breast height;P:平均冠幅 Mean crown diameter;H:平均树高 Mean plant height

### 1.3 测定方法

于 9:00—12:00 之间用 Li-cor 6800 型光合仪测量  $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  光强下叶片的光合速率( $A$ )。光强设置为  $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,  $\text{CO}_2$  浓度设置为  $400 \mu\text{mol/mol}$ , 温度设定为  $25^{\circ}C$ , 相对湿度 (relative humidity, RH) 保持在 60%—70%, 流速为  $500 \mu\text{mol/s}$ , 使其在这个条件下适应 20 min, 待数值稳定即为基于面积最大光合速率。之后在同一叶片上,测量日间呼吸速率( $R_L$ , Kok 法),将气流设置为  $300 \mu\text{mol/s}$ ,让叶片在  $80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  光强下适应 30 min,光强梯度设置为  $80, 70, 60, 50, 40, 30, 25, 20, 15, 10, 5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  和  $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,测量时间设置为最快 120 s,最慢 180 s,其他条件与测量光合速率一致,得到相应的光响应曲线<sup>[3, 18]</sup>。日间呼吸测定完成后,将叶室光强调为  $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,并用遮光布对叶片进行遮光处理,让叶片在黑暗下适应 30 min 后,待数值稳定即为暗呼吸速率( $R_d$ )。叶片光合呼吸测量完成后,采下树叶,使用扫描仪(Epson V39, Epson, Japan)扫描叶片,并运用 Image J 图形处理软件(National Institute of Health, Bethesda, ML)计算叶面积(Leaf area, LA)。将叶片置于  $70^{\circ}C$  烘箱中烘干至衡重,使用天平测量其干物质量(dry mass, DM),比叶重(leaf mass per area, LMA)计算:LMA=DM/LA。之后用粉碎机将其打磨成粉末,使用元素分析仪(2400series II, Perkin-Elmer, Boston, MA, USA)测定其叶片氮含量。使用凯氏酸消化消煮,然后使用连续流动分析仪(San ++, Skalar, Netherlands)测定叶片 P 含量。

## 1.4 数据处理

基于面积的日间呼吸速率计算方法:利用Kok法计算测量得到的光响应曲线,并对其进行矫正;Rubisco酶的羧化速率( $V_c$ )和氧化速率( $V_o$ )计算方法<sup>[19]</sup>: $J = [4(A + R_L) \times (C_i + 2\Gamma^*)] / (C_i - \Gamma^*)$ ,  $V_c = \frac{1}{3}[(J/4) + 2(A + R_L)]$ ,  $V_o = \frac{2}{3}[(J/4) - (A + R_L)]$ ,其中, $C_i$ 是细胞间CO<sub>2</sub>浓度; $\Gamma^*$ 是没有R<sub>L</sub>时的二氧化碳补偿点,25℃时为36.9 mg/m<sup>3</sup>。 $V_c$ ,Rubisco酶羧化速率(Rubisco-catalysed carboxylation rate,  $V_c$ , μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>); $V_o$ ,Rubisco酶氧化速率(Rubisco-catalysed oxygenation rate,  $V_o$ , μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>);叶片呼吸光抑制程度的计算方法:光抑制率=(1-R<sub>L</sub>/R<sub>d</sub>)×100%。单位面积叶片参数使用LMA进行转换:单位质量参数(μmol kg<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>)=单位面积参数(μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) / LMA(kg/m<sup>2</sup>)。

## 1.5 统计分析

首先使用Excel 2020对原始数据进行算术平均等处理,然后根据需要将均值进行以10为底的对数转换使其呈正态分布减小误差;运用SPSS 26单因素方差分析方法分析(One-way ANOVA)不同物种间叶片相关参数的差异,使用SPSS 26逐步回归方法建立R<sub>L</sub>、R<sub>L</sub>/R<sub>d</sub>的预测方程;运用Pearson相关分析法分析功能性状间的相关性;作图使用Origin 2023软件完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 六种榕属植物叶片性状特征

6种亚热带常见榕属植物叶片结构、化学和生理特征差异显著( $P<0.05$ )(图1、表2)。其中,R<sub>L</sub>和R<sub>d</sub>均值分别为(8.94±1.14) mg/g、(13.42±2.95) mg/g(表2);六种榕属植物叶片R<sub>L</sub>均小于R<sub>d</sub>,平均叶片呼吸光抑制率为38.38%,其中高山榕叶片呼吸光抑制程度最高(61.16%),而菩提树叶片呼吸光抑制程度最低(24.16%)(图1)。

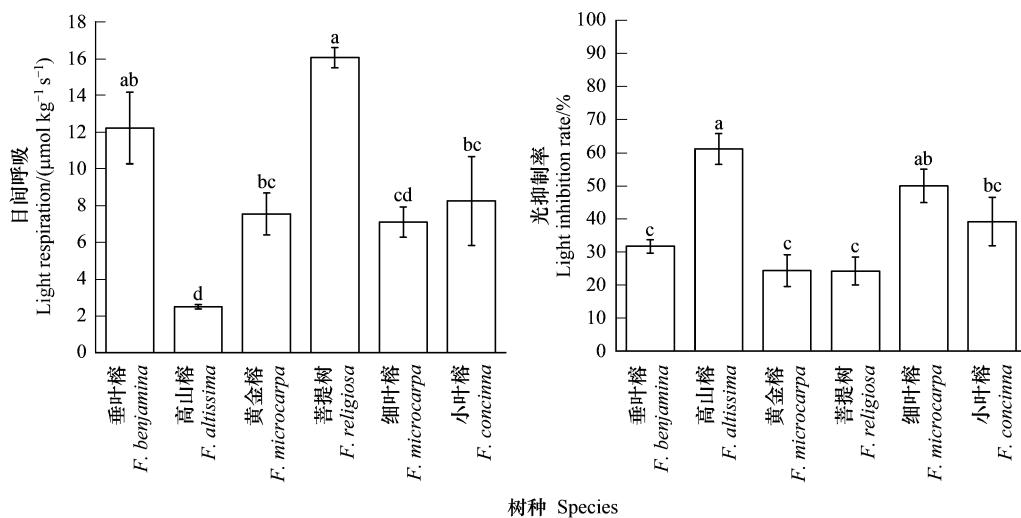


图1 榕属植物叶片的日间呼吸及其光抑制率  
Fig.1 Day respiration and its Light inhibition rate in *Ficus* plants  
不同的小写字母表示不同树种之间存在显著差异( $P<0.05$ )

### 2.2 榕属植物叶片呼吸速率与其他叶片功能性状间关联

6种亚热带常见榕属植物叶性状间具有一定相关性(图2,图3)。叶片呼吸速率(R<sub>L</sub>, R<sub>d</sub>)与N含量均显著正相关(R<sub>L</sub>:  $R^2 = 0.68$ ,  $P < 0.01$ ; R<sub>d</sub>:  $R^2 = 0.55$ ,  $P < 0.05$ ),但是叶片呼吸速率与P含量关系不显著(R<sub>L</sub>:  $R^2 = 0.43$ ,  $P > 0.05$ ; R<sub>d</sub>:  $R^2 = 0.31$ ,  $P > 0.05$ )。叶片呼吸速率与A显著正相关(R<sub>L</sub>:  $R^2 = 0.73$ ,  $P < 0.01$ ; R<sub>d</sub>:  $R^2 = 0.53$ ,  $P < 0.05$ ),而与LMA显著负相关(R<sub>L</sub>:  $R^2 = 0.77$ ,  $P < 0.01$ ; R<sub>d</sub>:  $R^2 = 0.73$ ,  $P < 0.01$ )(图2)。

表2 榕属植物叶片结构、化学及光合性状特征  
Table 2 Leaf structure, chemical and photosynthetic traits of *Ficus* species

性状 Traits	单位 Unit	垂叶榕 <i>F. benjamina</i>	高山榕 <i>F. aliissima</i>	黄金榕 <i>F. microcarpa</i>	菩提树 <i>F. religiosa</i>	细叶榕 <i>F. microcarpa</i>	小叶榕 <i>F. concina</i>	均值±标准误 Mean±SE
比叶重	LMA	58.99±2.01c	130.53±9.52a	92.92±6.62b	82.25±4.95b	102.62±3.85b	98.68±4.89b	94.50±5.57
叶片氮含量	N mg/g	15.89±0.85b	12.56±0.64d	15.41±0.70bc	22.46±1.06a	13.40±0.15cd	13.30±0.32cd	15.51±0.84
叶片磷含量	P mg/g	1.29±0.01cd	1.45±0.25c	1.95±0.01b	4.18±0.09a	1.05±0.01d	1.06±0.01cd	1.83±0.26
氮磷比	N:P		12.28±0.67a	9.16±1.46b	7.87±0.39b	5.36±0.16c	12.70±0.21a	12.44±0.31a
最大净光合速率	A μmol kg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup>	106.56±25.43ab	43.36±7.7c	122.16±13.29a	100.82±11.68ab	66.89±4.80bc	99.01±14.05ab	89.82±8.11
暗呼吸速率	R <sub>d</sub> μmol kg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup>	18.07±3.36ab	6.58±0.72d	9.98±1.33cd	21.31±1.44a	14.18±0.71bc	13.42±2.95bcd	13.42±2.95
日间呼吸速率	R <sub>i</sub> μmol kg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup>	12.22±1.96ab	2.50±0.12d	7.55±1.14bc	16.05±0.56a	7.10±0.82cd	8.25±2.42bc	8.94±1.14
最大氧化速率	V <sub>o1800</sub> μmol kg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup>	48.52±6.03ab	13.85±2.34d	56.26±5.33a	31.03±2.61c	26.38±0.16cd	38.27±4.44bc	35.72±3.67
最大羧化速率	V <sub>o1800</sub> μmol kg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup>	143.17±28.24a	52.78±8.50c	158.32±13.40a	132.39±13.14ab	87.19±4.35bc	126.41±17.83ab	116.71±10.31
80 μmol kg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> 光强下氧化速率	V <sub>o80</sub> μmol kg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup>	11.18±1.80ab	2.08±0.52e	11.43±0.27a	6.56±0.45cd	3.85±0.82de	8.21±0.37bc	7.22±0.90
80 μmol kg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup> 光强下羧化速率	V <sub>e80</sub> μmol kg <sup>-1</sup> s <sup>-1</sup>	42.86±10.65a	9.30±2.32c	43.04±5.32a	33.72±2.33ab	16.50±2.74bc	28.67±3.87ab	29.02±3.58
日间呼吸与暗呼吸比值	R <sub>i</sub> /R <sub>d</sub>	0.68±0.02a	0.39±0.05c	0.76±0.05a	0.76±0.04a	0.50±0.05bc	0.61±0.07ab	0.62±0.04

不同小写字母表示叶片性状差异显著( $P<0.05$ )；LMA:比叶重 Leaf mass per area; N:叶片氮含量 Leaf nitrogen content; P:叶片磷含量 Leaf phosphorus content; N:P:叶片氮磷比 The nitrogen-to-phosphorus content ratio in leaves; A:基于质量的最大净光合速率 Mass-based maximum net photosynthetic rate; R<sub>d</sub>:基于质量的暗呼吸速率 Mass-based dark respiration rate; R<sub>i</sub>:基于质量的日间呼吸速率 Mass-based light respiration rate; V<sub>o1800</sub>:基于质量的最大氧化速率 Mass-based maximum oxygenation rate; V<sub>e1800</sub>:基于质量的80 μmol kg<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>光强下羧化速率 Mass-based maximum carboxylation rate; V<sub>o80</sub>:基于质量的80 μmol kg<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>; V<sub>e80</sub>:基于质量的80 μmol kg<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>; R<sub>i</sub>/R<sub>d</sub>:日间呼吸与暗呼吸的比值 The ratio of light respiration to dark respiration; 均值±标准误 (Mean±SE)

$R_L$ 、 $R_L/R_d$ 均与 Rubisco 酶的羧化速率( $V_{c80}$ ,  $V_{c1800}$ )显著正相关,无论是在光强 80  $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$  ( $R^2=0.66$ ,  $P<0.01$ )还是 1800  $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$  处 ( $R^2=0.69$ ,  $P<0.01$ );同样, $R_L/R_d$ 与 Rubisco 酶的氧化速率(光呼吸) $V_{o80}$  ( $R^2=0.78$ ,  $P<0.01$ )及  $V_{o1800}$  显著正相关 ( $R^2=0.82$ ,  $P<0.01$ ) (图 2, 图 3)。对  $R_L$ 、 $R_L/R_d$  进行逐步线性回归,包含  $R_d$ 、N 和  $V_{c80}$  的  $R_L$  模型具有最大调整  $R^2$  和最小 AIC, 可作为最优模型 ( $R_L=-6.686+0.555R_d+0.375N+0.072V_{c80}$ );类似地, 包含 N 和  $V_{c80}$  的  $R_L/R_d$  模型可以作为最优模型 ( $R_L/R_d=0.13+0.06V_{c80}+0.019N$ ) (表 3)。这表明  $R_L$  可以由  $R_d$ 、N 和  $V_{c80}$  变量解释,该最佳模型解释了  $R_L$  变化的 96.5% (表 3, 图 3)。同样, $R_L/R_d$  可以由 N 和  $V_{c80}$  变量解释,该最佳模型解释了  $R_L/R_d$  变化的 74.5% (表 3)。

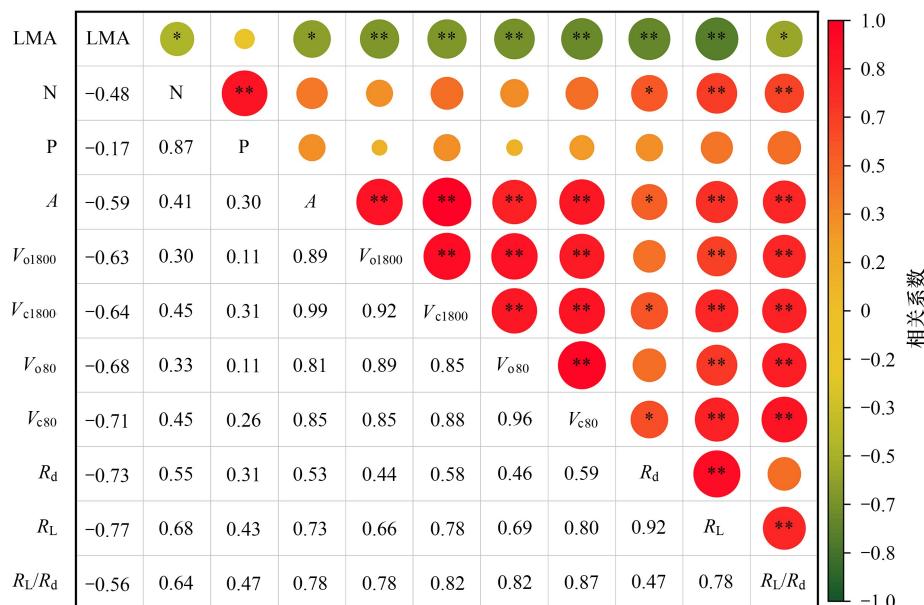


图 2 叶片主要功能性状间的相关系数图

Fig.2 Correlation coefficients among different functional traits of leaves

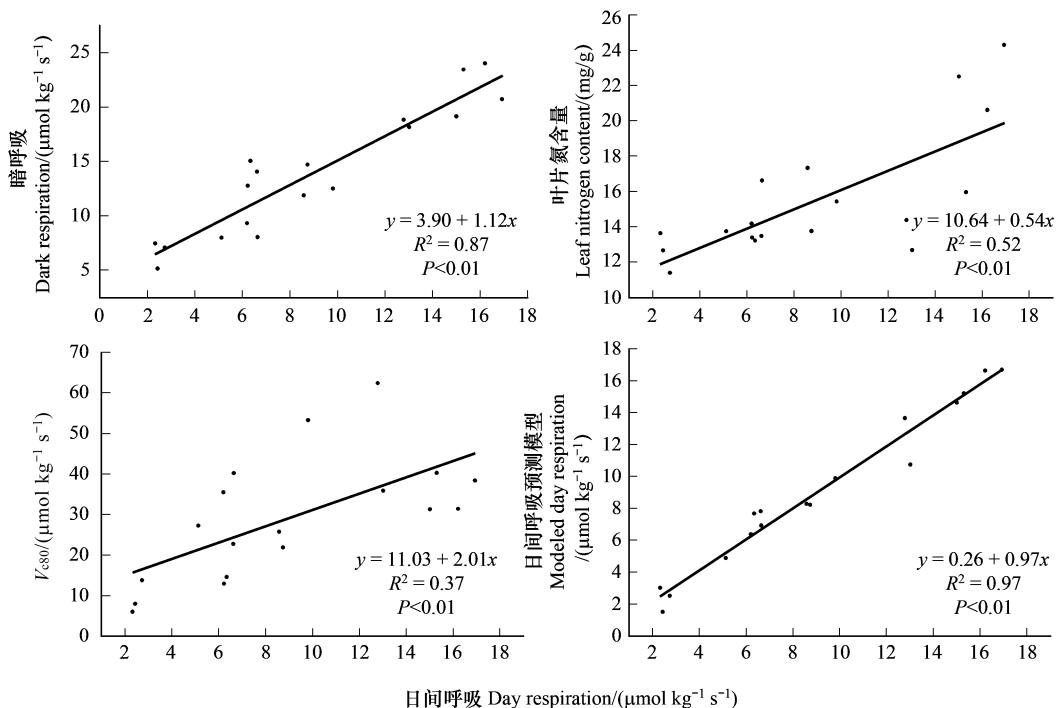
“\*\*”在 0.01 水平(双侧)上显著相关,“\*”在 0.05 水平(双侧)上显著相关;表格数据为 Log 后数据;LMA:比叶重 Leaf mass per area;N:叶片氮含量 Leaf nitrogen content;P:叶片磷含量 Leaf phosphorus content;N:P:叶片氮磷比 The nitrogen-to-phosphorus content ratio in leaves;A:基于质量的最大净光合速率 Mass-based maximum net photosynthetic rate; $R_d$ :基于质量的暗呼吸速率 Mass-based dark respiration rate; $R_L$ :基于质量的日间呼吸速率 Mass-based light respiration rate; $V_{o1800}$ :基于质量的最大氧化速率 Mass-based maximum oxygenation rate; $V_{c1800}$ :基于质量的最大羧化速率 Mass-based maximum carboxylation rate; $V_{o80}$ :基于质量的 80  $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$  光强下氧化速率 Mass-based oxygenation rate at 80  $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$ ;  $V_{c80}$ :基于质量的 80  $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$  光强下羧化速率 Mass-based carboxylation rate at 80  $\mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$

表 3 榕属植物叶片性状的逐步回归模型

Table 3 Stepwise regression model coefficients and significance of leaf traits of *Ficus* species

自变量 Dependent variable	因变量 Independent variables	模型 Model	r	调整后 $R^2$ Adjusted $R^2$	自由度 <i>df</i>	P	赤池信息准则 AIC
日间呼吸 $R_L$	Leaf traits: $R_d$	$R_L = -1.898 + 0.779R_d$	0.934	0.865	110.042	<0.001	38.583
	Leaf traits: $R_d, N$	$R_L = -6.166 + 0.635R_d + 0.404N$	0.965	0.923	102.642	<0.001	27.372
	Leaf traits: $R_d, N, V_{c80}$	$R_L = 6.686 + 0.555R_d + 0.375N + 0.072V_{c80}$	0.985	0.965	156.703	<0.001	11.957
日间呼吸与暗呼吸 比值 $R_L/R_d$	Leaf traits: $V_{c80}$	$R_L/R_d = 0.383 + 0.08V_{c80}$	0.779	0.582	24.657	<0.001	-62.568
	Leaf traits: $V_{c80}, N$	$R_L/R_d = 0.13 + 0.06V_{c80} + 0.019N$	0.88	0.745	25.864	<0.001	-72.586

*df*:自由度 Degree of freedom; AIC:赤池信息准则 Akaike information criterion

图 3 榕属植物叶片的日间呼吸( $R_L$ )与相关参数之间的关系图Fig.3 The relationship between leaf  $R$  in the light ( $R_L$ ) and related parameters in *Ficus* species

$V_{e80}$ : 基于质量的  $80 \mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$  光强下羧化速率 Mass-based carboxylation rate at  $80 \mu\text{mol kg}^{-1} \text{s}^{-1}$ ; 使用公式计算  $R_L$  的模型率: Modeled  $R_L = -6.686 + 0.555R_d + 0.375N + 0.072V_{e80}$

### 3 讨论

#### 3.1 亚热带六种榕属植物叶片日间呼吸与其他叶片性状的关系

六种榕属植物日间呼吸及其光抑制率存在种间差异,这可能与叶片性状参数差异有关,本研究中, $R_L$  与除叶片 P 外的叶片性状都存在显著相关关系,先前的研究表明,代谢过程(如光合作用(A)、韧皮部负荷、氮(N)同化和蛋白质周转)对呼吸产物(如 ATP、还原当量和/C 骨架)的需求差异是  $R_d$  的基因型差异的基础<sup>[20—23]</sup>, $R_d$  的种间变异通常随光合作用<sup>[24]</sup> 和叶 N 而扩大<sup>[25]</sup>,在  $R_L$  中可能同样存在这一现象。

$R_L$  与 A、 $V_{c1800}$  成显著正相关(图 2),这与之前的研究一致<sup>[14, 26]</sup>,反映了线粒体和叶绿体之间的代谢联系紧密<sup>[27]</sup>。呼吸作用为光合作用提供了所必须的能量 ATP<sup>[27—28]</sup>,提高其物质同化效率<sup>[21]</sup>,而反过来光合作用为呼吸作用提供必要的底物糖类以及减少呼吸限制<sup>[29—30]</sup>。

LMA 与  $R_L$  成显著负相关(图 2),LMA 较大通常表示叶片较厚,增加了二氧化碳的扩散阻力,导致呼吸作用速率降低<sup>[25]</sup>。同时,LMA 与 A 成显著负相关,LMA 越大叶片当中的氮被更多地分配到细胞壁,分配到光合器官较少,导致其光合作用能力较低<sup>[31—32]</sup>,而呼吸作用和光合作用显著正相关,间接导致呼吸作用速率降低,表明 LMA 对  $R_L$  具有一定调控作用。

$R_L$  与 N 显著正相关(图 2),这已经被多次证明<sup>[6—7]</sup>。氮是生理代谢中(呼吸、光合等)酶的主要成分,氮的缺乏会降低光合酶和呼吸酶的能力,导致叶片二氧化碳交换降低<sup>[33—34]</sup>;其次维持呼吸涉及的代谢过程大多与蛋白质相关,呼吸能量是 N 被同化为蛋白质所必需的<sup>[35]</sup>,因此氮含量与呼吸紧密耦合。

叶片 P 与呼吸速率( $R_L$ ,  $R_d$ )无统计学相关关系(图 2)。夏季是当地榕属植物的生长成熟时期,其代谢速率加强,叶片 N、P 需求较高,且对叶片 N 的需求高于叶片 P<sup>[36—38]</sup>,叶片氮磷比<14(图 2),表明此时榕属植物

生长主要受 N 元素限制<sup>[39]</sup>, 磷的供应对  $R_L$  的影响很小<sup>[6]</sup>。

总之,  $R_L$  与 P 外其他性状间的联系紧密, 且这种联系要强于  $R_d$ , 这可能是光下叶片细胞叶绿体线粒体高度协作导致的<sup>[27]</sup>, 而叶片磷含量对日间呼吸的影响程度可能受到季节的影响, 还需要进一步的研究。此外, 日间呼吸的种间差异可能与暗呼吸一样受到其他叶片性状差异的影响。

### 3.2 叶片呼吸光抑制及日间呼吸预测方程

六种榕属植物都存在叶片呼吸光抑制现象, 平均光抑制率为 38.38%。 $R_L/R_d$  与光合作用速率、Rubisco 羧化速率成显著正相关(图 2), 这与之前的研究一致<sup>[4,6-7]</sup>。叶片呼吸光抑制可能与细胞能量状态的变化有关, 由于光合作用的光反应产生过多的 ATP 或氧化还原当量, 与黑暗中的叶片相比, 减少了对呼吸能量的需求<sup>[40-41]</sup>。其次, 可能是叶绿体氧化磷酸戊糖途径(OPPP) 导致在光下释放二氧化碳减少<sup>[41]</sup>。

逐步回归分析表明,  $R_L$  的变化在很大程度上可以由  $R_d$ 、N 和  $V_{c80}$  来解释(表 3, 图 3)。由于 Rubisco 羧化速率相关二磷酸核酮糖羧化酶可以促进光合作用进行, 因此  $V_{c80}$  作为预测变量, 为光合和呼吸代谢的耦合提供了支持<sup>[23,27,29]</sup>。N 的包含反映了呼吸和 N 代谢的耦合<sup>[8]</sup> 和与蛋白质周转相关的能量需求<sup>[42]</sup>。此外, 由于二磷酸核酮糖羧化酶通常与叶片氮含量呈正相关<sup>[43-44]</sup>,  $V_{c80}$  与叶片 N 的相关性表明  $R_L$  的变化可能与 Rubisco 的丰度与活性有关, 在模型中包含  $V_{c80}$  可能掩盖了 N 本身的作用。同样,  $R_L/R_d$  的变化在很大程度上可以由  $V_{c80}$  和 N 的联合变化来解释, 且  $R_L/R_d$  与  $V_{c80}$ 、N 间呈显著正相关(表 3), 即叶片呼吸光抑制率应该随  $V_{c80}$ 、N 的升高而减小, 这与在许多研究中结论是一致的<sup>[7,27]</sup>。

光呼吸(Rubisco 氧化速率,  $V_o$ )指的植物叶片细胞在光照下同时吸收氧气释放二氧化碳的一个生化过程, 是光合作用的一个耗能副反应, 一些研究表明, 光呼吸是光抑制的程度较为可靠的预测因子, 二者之间可能存在功能联系<sup>[7,12,14]</sup>。与以往的大多研究不同的是 Rubisco 氧化速率( $V_o$ )没有出现在  $R_L$  及  $R_L/R_d$  预测的回归方程中<sup>[7,12,14]</sup>, 这表明 Rubisco 氧化速率是否能够成为  $R_L$  及  $R_L/R_d$  的有效预测变量还需要进一步研究。首先, 先前研究当中仅对少数作物及乔木植物进行研究<sup>[7,12,14]</sup>, 在榕属植物当中相关关系可能因为物种的特异性而发生变化。其次, 以往研究当中仅通过相关关系就断定 Rubisco 氧化速率是  $R_L$  及  $R_L/R_d$  的有效预测变量, 未对数据进行进一步的分析<sup>[7,12,14]</sup>。且大多数的研究结果分析是基于面积的分析, 对基于质量的分析未进行讨论<sup>[12,14,16]</sup>, 这也可能是相关关系发生变化的另一个原因。

## 4 结论与展望

研究结果发现亚热带六种常见榕属植物日间呼吸与磷含量外其它叶片性状间均存在显著相关关系。其次, 叶片日间呼吸受到光抑制, 且  $R_L$  可以用  $R_d$ 、N 和  $V_{c80}$  的组合来预测,  $R_L/R_d$  可以部分地用  $V_{c80}$  和 N 的联合变化来解释。即叶片日间呼吸的光抑制受到叶片氮含量和 Rubisco 酶羧化速率的影响, 而与 Rubisco 酶氧化速率无关, 这可能是由光合与呼吸的内在联系造成的。鉴于叶片呼吸在全球碳循环中的重要性, 这些发现对估算亚热带植物的碳通量具有重要意义, 但日后需要更多地研究日间呼吸光抑制的这些变化背后的机制, 以准确地模拟这些变化。

## 参考文献(References):

- [1] Way D A, Holly C, Bruhn D, Ball M C, Atkin O K. Diurnal and seasonal variation in light and dark respiration in field-grown Eucalyptus pauciflora. *Tree Physiology*, 2015, 35(8): 840-849.
- [2] Atkin O K, Scheurwater I, Pons T L. Respiration as a percentage of daily photosynthesis in whole plants is homeostatic at moderate, but not high, growth temperatures. *The New Phytologist*, 2007, 174(2): 367-380.
- [3] Kok B. A critical consideration of the quantum yield of Chlorella-photosynthesis. *Enzymologia*, 1948, 13: 1-56.
- [4] Hurry V, Igamberdiev A U, Keerberg O, Pärnik T, Atkin O K, Zaragoza-Castells J, Gardeström P. Respiration in photosynthetic cells: gas exchange components, interactions with photorespiration and the operation of mitochondria in the light. *Plant Respiration*. Berlin/Heidelberg: Springer-Verlag, 2005: 43-61.

- [ 5 ] Griffin K L, Heskel M. Breaking the cycle: how light, CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> affect plant respiration. *Plant, Cell & Environment*, 2013, 36(2) : 498-500.
- [ 6 ] Crous K Y, Wallin G, Atkin O K, Uddling J, Ekenstam A. Acclimation of light and dark respiration to experimental and seasonal warming are mediated by changes in leaf nitrogen in *Eucalyptus globulus*. *Tree Physiology*, 2017, 37(8) : 1069-1083.
- [ 7 ] Crous K Y, Zaragoza-Castells J, Ellsworth D S, Duursma R A, Löw M, Tissue D T, Atkin O K. Light inhibition of leaf respiration in field-grown *Eucalyptus saligna* in whole-tree chambers under elevated atmospheric CO<sub>2</sub> and summer drought. *Plant, Cell & Environment*, 2012, 35 (5) : 966-981.
- [ 8 ] Tcherkez G, Cornic G, Bligny R, Gout E, Ghashghaei J. In vivo respiratory metabolism of illuminated leaves. *Plant Physiology*, 2005, 138(3) : 1596-1606.
- [ 9 ] Tcherkez G, Bligny R, Gout E, Mahé A, Hodges M, Cornic G. Respiratory metabolism of illuminated leaves depends on CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(2) : 797-802.
- [ 10 ] Tcherkez G, Boex-Fontvieille E, Mahé A, Hodges M. Respiratory carbon fluxes in leaves. *Current Opinion in Plant Biology*, 2012, 15 (3) : 308-314.
- [ 11 ] Bruhn D, Mikkelsen T N, Herbst M, Kutsch W L, Ball M C, Pilegaard K. Estimating daytime ecosystem respiration from eddy-flux data. *Biosystems*, 2011, 103(2) : 309-313.
- [ 12 ] Ayub G, Smith R A, Tissue D T, Atkin O K. Impacts of drought on leaf respiration in darkness and light in *Eucalyptus saligna* exposed to industrial-age atmospheric CO<sub>2</sub> and growth temperature. *The New Phytologist*, 2011, 190(4) : 1003-1018.
- [ 13 ] Atkin O K, Bloomfield K J, Reich P B, Tjoelker M G, Asner G P, Bonal D, Bönisch G, Bradford M G, Cernusak L A, Cosio E G, Creek D, Crous K Y, Domingues T F, Dukes J S, Egerton J J G, Evans J R, Farquhar G D, Fyllas N M, Gauthier P P G, Gloor E, Gimeno T E, Griffin K L, Guerrieri R, Heskel M A, Huntingford C, Ishida F Y, Kattge J, Lambers H, Liddell M J, Lloyd J, Lusk C H, Martin R E, Maksimov A P, Maximov T C, Malhi Y, Medlyn B E, Meir P, Mercado L M, Mirochnick N, Ng D, Niinemets Ü, O'Sullivan O S, Phillips O L, Poorter L, Poot P, Prentice I C, Salinas N, Rowland L M, Ryan M G, Sitch S, Slot M, Smith N G, Turnbull M H, VanderWel M C, Valladares F, Veneklaas E J, Weerasinghe L K, Wirth C, Wythers K R, Xiang J, Xiang S, Zaragoza-Castells J. Global variability in leaf respiration in relation to climate, plant functional types and leaf traits. *The New Phytologist*, 2015, 206(2) : 614-636.
- [ 14 ] Ayub G, Zaragoza-Castells J, Griffin K L, Atkin O K. Leaf respiration in darkness and in the light under pre-industrial, current and elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations. *Plant Science*, 2014, 226: 120-130.
- [ 15 ] 孙金伟, 姚付启, 张振华. 红松和紫椴叶片暗呼吸及其光抑制性在幼、成树间的差异. *应用生态学报*, 2019, 30(5) : 1463-1468.
- [ 16 ] 李熙萌, 李征珍, 刘海鸥, 石莎, 冯金朝. 北美地区温带针阔叶混交林5个常绿树种叶片呼吸特性. *林业科学*, 2016, 52(4) : 1-10.
- [ 17 ] 康华靖, 李红, 权伟, 欧阳竹. 四种作物光下暗呼吸速率降低的原因. *植物生态学报*, 2014, 38(10) : 1110-1116.
- [ 18 ] Weerasinghe L K, Creek D, Crous K Y, Xiang S, Liddell M J, Turnbull M H, Atkin O K. Canopy position affects the relationships between leaf respiration and associated traits in a tropical rainforest in Far North Queensland. *Tree Physiology*, 2014, 34(6) : 564-584.
- [ 19 ] Farquhar G D, von Caemmerer S. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions. Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H. *Physiological Plant Ecology II*. Berlin, Heidelberg: Springer, 1982: 549-587.
- [ 20 ] Wright I J, Reich P B, Atkin O K, Lusk C H, Tjoelker M G, Westoby M. Irradiance, temperature and rainfall influence leaf dark respiration in woody plants: evidence from comparisons across 20 sites. *The New Phytologist*, 2006, 169(2) : 309-319.
- [ 21 ] Lambers H. Respiration in intact plants and tissues: its regulation and dependence on environmental factors, metabolism and invaded organisms. Springer Berlin Heidelberg, 1985: 418-473.
- [ 22 ] Bouma T J, De Visser R, Van Leeuwen P H, De Kock M J, Lambers H. The respiratory energy requirements involved in nocturnal carbohydrate export from starch-storing mature source leaves and their contribution to leaf dark respiration. *Journal of Experimental Botany*, 1995, 46(9) : 1185-1194.
- [ 23 ] Noguchi K, Yoshida K. Interaction between photosynthesis and respiration in illuminated leaves. *Mitochondrion*, 2008, 8(1) : 87-99.
- [ 24 ] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985) : 821-827.
- [ 25 ] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S, Vose J M, Volin J C, Gresham C, Bowman W D. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia*, 1998, 114(4) : 471-482.
- [ 26 ] Atkin O K, Turnbull M H, Zaragoza-Castells J, Fyllas N M, Lloyd J, Meir P, Griffin K L. 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*, 2013, 367(1) : 163-182.
- [ 27 ] Kromer S. Respiration during photosynthesis. *Annual review of plant biology*, 1995, 46(1) : 45-70.

- [28] Kromer S. Mitochondrial contribution to photosynthetic metabolism (a study with barley (*Hordeum vulgare L.*) leaf protoplasts at different light intensities and CO<sub>2</sub> concentrations). *Plant Physiology*, 1993, 102(3): 947-955.
- [29] De Vries F W T P. The cost of maintenance processes in plant cells. *Annals of Botany*, 1975, 39(1): 77-92.
- [30] Hoefnagel M H N, Atkin O K, Wiskich J T. Interdependence between chloroplasts and mitochondria in the light and the dark. *Biochimica et Biophysica Acta: BBA-Bioenergetics*, 1998, 1366(3): 235-255.
- [31] Warren C R, Adams M A. Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis. *Trends in Plant Science*, 2004, 9(6): 270-274.
- [32] Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T. Allocation of nitrogen to cell walls decreases photosynthetic nitrogen-use efficiency. *Functional Ecology*, 2004, 18(3): 419-425.
- [33] Evans J R, Terashima I. Photosynthetic characteristics of spinach leaves grown with different nitrogen treatments. *Plant and Cell Physiology*, 1988, 29(1): 157-165.
- [34] Noguchi K, Terashima I. Responses of spinach leaf mitochondria to low N availability. *Plant, Cell & Environment*, 2006, 29(4): 710-719.
- [35] Atkin O K, Macherel D. The crucial role of plant mitochondria in orchestrating drought tolerance. *Annals of Botany*, 2009, 103(4): 581-597.
- [36] 吴统贵, 吴明, 刘丽, 萧江华. 杭州湾滨海湿地 3 种草本植物叶片 N、P 化学计量学的季节变化. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 23-28.
- [37] 刘超, 王洋, 王楠, 王根轩. 陆地生态系统植被氮磷化学计量研究进展. *植物生态学报*, 2012, 36(11): 1205-1216.
- [38] 牛得草, 李茜, 江世高, 常佩静, 傅华. 阿拉善荒漠区 6 种主要灌木植物叶片 C:N:P 化学计量比的季节变化. *植物生态学报*, 2013, 37(4): 317-325.
- [39] Budde R J, Randall D D. Pea leaf mitochondrial pyruvate dehydrogenase complex is inactivated in vivo in a light-dependent manner. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1990, 87(2): 673-676.
- [40] Tcherkez G, Mahé A, Gauthier P, Mauve C, Gout E, Bligny R, Cornic G, Hodges M. In folio respiratory fluxomics revealed by <sup>13</sup>C isotopic labeling and H/D isotope effects highlight the noncyclic nature of the tricarboxylic acid "cycle" in illuminated leaves. *Plant Physiology*, 2009, 151(2): 620-630.
- [41] Buckley T N, Adams M A. An analytical model of non-photorespiratory CO<sub>2</sub> release in the light and dark in leaves of C3 species based on stoichiometric flux balance. *Plant, Cell & Environment*, 2011, 34(1): 89-112.
- [42] Zagdańska B. Respiratory energy demand for protein turnover and ion transport in wheat leaves upon water deficit. *Physiologia Plantarum*, 1995, 95(3): 428-436.
- [43] Meir P, Kruijt B, Broadmeadow M, Barbosa E, Kull O, Carswell F, Nobre A, Jarvis P G. Acclimation of photosynthetic capacity to irradiance in tree canopies in relation to leaf nitrogen concentration and leaf mass per unit area. *Plant, Cell & Environment*, 2002, 25(3): 343-357.
- [44] Kattge J, Díaz S, Lavorel S, Prentice I, Leadley P, Boenisch G, Wirth C. TRY-the global database of plant traits: potential and limitations. *Global change biology*, 2011, 17(9): 2905-2935.