

# 大豆叶片呼吸与植被指数和叶片性状的关系

王瑾<sup>1,2</sup>, 陈书涛<sup>1,2\*</sup>, 丁司丞<sup>1,2</sup>, 姚雪雯<sup>1,2</sup>, 张苗苗<sup>1,2</sup>, 胡正华<sup>2</sup>

1. 南京信息工程大学江苏省农业气象重点实验室, 江苏 南京 210044

2. 南京信息工程大学应用气象学院, 江苏 南京 210044

**摘要** 为研究大豆叶片呼吸与植被指数和叶片性状的关系, 设置田间试验, 观测不同生长阶段的大豆顶1叶、顶2叶、顶3叶叶片呼吸及呼吸系数, 并观测归一化植被指数(NDVI)、差值植被指数(DVI)、比值植被指数(RVI)、增强植被指数(EVI)、光化学植被指数(PRI)、红边叶绿素指数(RECI)6种高光谱植被指数以及叶绿素相对含量(SPAD)值、叶片鲜重、叶片干重、含水量、叶面积、比叶面积、氮含量。结果表明: 大豆单片叶片呼吸及呼吸系数存在明显的季节变化规律, 顶1叶、顶2叶、顶3叶单片叶片呼吸季节平均值分别为(0.157±0.019), (0.162±0.014)和(0.142±0.010) mg·d<sup>-1</sup>, 其呼吸系数季节平均值分别为(0.638±0.072), (0.678±0.082)和(0.642±0.076) mg·g<sup>-1</sup>·d<sup>-1</sup>, 顶1叶、顶2叶、顶3叶季节平均单片叶片呼吸及呼吸系数均无显著( $p>0.05$ )差异。不同植被指数的季节动态之间存在差异, RVI, EVI, PRI和RECI在生长季中期的数值相对更大, RVI, EVI, PRI和RECI表现为单峰曲线的变化规律。除大豆生长初期外, 随着叶片位置下降, SPAD值、鲜重、干重、叶面积均逐渐下降。叶片含水量随着叶片生长呈现出下降的规律。单片叶片呼吸与气温、PRI存在极显著( $p<0.01$ )相关关系, 与RECI、氮含量存在显著( $p<0.05$ )相关关系, 基于这4个因子的模型可模拟单片叶片呼吸60.4%的季节变异。呼吸系数与干重、比叶面积存在极显著( $p<0.01$ )相关关系, 与气温、SPAD值存在显著( $p<0.05$ )相关关系, 基于这4个因子的模型可模拟叶片呼吸系数72.4%的季节变异。本研究显示, 大豆叶片呼吸与高光谱植被指数和叶片性状存在内在联系, 采用高光谱植被指数可有效模拟不同位置叶片呼吸及呼吸系数的季节变异。

**关键词** 大豆; 叶片呼吸; 呼吸系数; 植被指数; 叶片性状

**中图分类号:** TP79 **文献标识码:** A **DOI:** 10.3964/j.issn.1000-0593(2022)05-1607-07

## 引言

温室气体排放导致的全球变暖是人们关注的重要环境问题。CO<sub>2</sub>是最主要的温室气体, 大气中CO<sub>2</sub>浓度升高与全球碳循环有关<sup>[1]</sup>。绿色植物叶片在通过光合作用固定CO<sub>2</sub>的同时还通过呼吸作用向大气中排放CO<sub>2</sub><sup>[2]</sup>。在生态系统中, 植物叶片的呼吸是重要的生理生态过程, 有一部分光合产物通过叶片呼吸而消耗, 从而为植物生命活动供给能量<sup>[3]</sup>。

不同植物的叶片呼吸存在差异, 且同一种植物在不同生长阶段的叶片呼吸也不同, 叶片呼吸与一系列叶片生长指标和叶片性状有关<sup>[4]</sup>。以往研究表明, 具有不同代谢活性的不同类型植物的叶片呼吸存在差异, 这种差异与叶片基因型、大小、形状、质量等因素有关<sup>[5-6]</sup>。同一种植物在不同生长环

境和生长阶段下的叶片呼吸与比叶面积有关, 不同植物类型的叶片呼吸系数均与比叶面积呈现出线性回归关系<sup>[7]</sup>。研究表明, 叶片呼吸还与叶片氮含量表现为线性回归关系<sup>[8]</sup>, 氮含量高低对叶片呼吸的影响可能体现了蛋白质周转过程和活性对生命维持活动的影响程度大小, 两者间的这种关系不仅体现在不同植物类型上, 而且体现在同一种植物不同位置的叶片上<sup>[9-10]</sup>。然而关于这方面的研究还相对较少, 与自然生态系统相比, 不同作物不同生长阶段叶片的呼吸也存在差异。利用高光谱技术测得的植被指数可反映作物的某些生理生长特征(如: 绿度、叶面积指数)<sup>[11-12]</sup>, 作为叶片生长状况指标的叶片呼吸与高光谱植被指数可能存在联系。然而关于作物叶片呼吸与植被指数关系的研究非常鲜见, 而基于植被指数和叶片性状的作物叶片呼吸的模拟模型则更加缺乏。

本研究观测大豆不同生长阶段的叶片呼吸及呼吸系数,

收稿日期: 2021-04-18, 修订日期: 2021-06-10

基金项目: 国家自然科学基金项目(41775151)资助

作者简介: 王瑾, 女, 1997年生, 南京信息工程大学应用气象学院硕士研究生 e-mail: 17863205133@163.com

\* 通讯作者 e-mail: chenstyf@aliyun.com

并观测高光谱植被指数和叶片叶绿素含量、叶重、叶面积、比叶面积、氮含量等叶片性状,分析叶片呼吸及呼吸系数与植被指数和叶片性状的关系,以期为更准确地估算作物呼吸提供基础数据和理论支撑。

## 1 实验部分

### 1.1 试验地点

在南京信息工程大学农业气象试验站(32.21°N, 118.70°E)进行田间试验。试验地多年平均降水量为 1 100 mm,多年平均气温为 15.6 °C,供试土壤为黄棕壤。0~20 cm 耕层土壤质地为壤质黏土,土壤田间持水量 25.6%,容重 1.54 g·cm<sup>-3</sup>,pH(H<sub>2</sub>O)为 6.30,有机碳含量 8.91,全氮含量 0.81 g·kg<sup>-1</sup>。

### 1.2 田间试验

于 2020 年 06 月至 2020 年 10 月进行田间试验,在 3 个面积分别为 2.5 m×2.5 m 的小区种植大豆(*Glycine max* L.),大豆品种为八月白。于 2020.06.09 施用基肥(复合肥 51.3 g·m<sup>-2</sup>),复合肥 N:P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>:K<sub>2</sub>O 之比分别为 15%:15%:15%。于 2020 年 06 月 09 日播种大豆,大豆三叶期、分枝期、开花期、结荚期分别为 2020 年 06 月 16 日,2020 年 06 月 23 日,2020 年 07 月 24 日和 2020 年 08 月 17 日。

### 1.3 数据采集及分析

于 2020 年 06 月 30 日,2020 年 07 月 10 日,2020 年 08 月 03 日,2020 年 08 月 20 日,2020 年 09 月 14 日和 2020 年 10 月 05 日期间采用红外 CO<sub>2</sub> 气体分析仪(SoilBox-FMS, Sable systems 公司, USA)测定每个小区中各 6 片顶 1 叶(植株最顶端叶片)、顶 2 叶(从顶端数第 2 片叶片)、顶 3 叶(从顶端数第 3 片叶片)的叶片呼吸,进而计算单片叶片呼吸值(6 片叶片的平均值)。在测定叶片呼吸的同时记录气温。分别测定 6 片大豆叶片鲜重、干重、叶片面积,以 6 片叶片平均值得到单片叶片鲜重、干重及叶片面积,进而计算叶片含水量、比叶面积。以单叶片呼吸与叶片干重的比值作为叶片呼吸系数。以便携式叶绿素仪(SPAD-502PLUS, Konica Minolta 公司, 日本)测定 6 片大豆顶 1 叶、顶 2 叶、顶 3 叶的叶绿素 SPAD 值,进而计算其单片叶片 SPAD 值。

在测定大豆叶片呼吸的当天中午(此时光照条件较好),采用便携式地物光谱仪(FieldSpec 4 Standard-Res, ASD 公司, 美国)采集田间大豆冠层反射率,波段范围为 350~2 500 nm,光谱采样间隔为 1.4~2nm,探头视场角为 25°。于 11:00—14:00 采集大豆冠层反射率,测量时保持光谱仪探头垂直向下,距作物冠层上方约 50 cm。每次数据采集前使用 40 cm×40 cm 高光谱标准白板进行校正,白板前后校准时间间隔不超过 5 min。在每个小区选择 2 个点进行测定,每个点测量获得 5 条光谱曲线,在每个小区共测得 10 条反射率曲线。采用 ViewSpecPro 光谱处理软件对原始光谱曲线进行预处理。根据测定得到的大豆冠层反射率计算归一化植被指数(NDVI)、差值植被指数(DVI)、比值植被指数(RVI)、增强植被指数(EVI)、光化学植被指数(PRI)、红边叶绿素指数(RECI)(表 1)。由于植被叶片冠层结构及海绵组

织对近红外光谱强烈反射而形成一个近红外高台,植被生长越旺盛,冠层密度越大,反射越强,由此构建的植被指数 NDVI, DVI, RVI 和 EVI 可较好地反映植物生长状况,而 PRI 可反映植物元素含量<sup>[13]</sup>。另外, RECI 也是植被光谱曲线的特征值,与植被生理特征关系密切,当植物生长旺盛,覆盖度大时, RECI 值相对较大<sup>[14]</sup>。由于作物呼吸作用与生长过程相关,故选择这些植被指数作为影响叶片呼吸的潜在变量。

将不同日期烘干后的大豆顶 1 叶、顶 2 叶、顶 3 叶磨碎,过 100 目筛,采用凯氏定氮法测定大豆叶片全氮含量<sup>[15]</sup>。

表 1 植被指数的计算公式

Table 1 Functions to compute vegetation indexes

公式	文献
$NDVI = (R_{800} - R_{670}) / (R_{800} + R_{670})$	[16]
$DVI = R_{800} - R_{670}$	[14, 17]
$RVI = R_{800} / R_{670}$	[14, 17]
$EVI = 2.5(R_{800} - R_{670}) / (1 + R_{800} + 6R_{670} - 7R_{479})$	[18]
$PRI = (R_{531} - R_{570}) / (R_{531} + R_{570})$	[14, 17]
$RECI = R_{750} / R_{710} - 1$	[14]

注:  $R_{800}$ ,  $R_{670}$ ,  $R_{479}$ ,  $R_{531}$ ,  $R_{570}$ ,  $R_{710}$ ,  $R_{750}$  分别为波长 800, 670, 479, 531, 570, 710 和 750 nm 处的作物冠层反射率

Note:  $R_{800}$ ,  $R_{670}$ ,  $R_{479}$ ,  $R_{531}$ ,  $R_{570}$ ,  $R_{710}$ , and  $R_{750}$  represent the crop canopy reflectance at the wavelengths of 800, 670, 479, 531, 570, 710 and 750 nm, respectively

### 1.4 数据分析

采用单因素方差分析判断顶 1 叶、顶 2 叶、顶 3 叶季节平均单叶片呼吸及呼吸系数的差异显著性。以 Pearson 相关分析判断单叶片呼吸及叶片呼吸系数与 NDVI、DVI、RVI、EVI、PRI、RECI、SPAD 值、鲜重、干重、含水量、叶面积、比叶面积、氮含量的关系。建立基于高光谱植被指数与叶片性状的单叶片呼吸和呼吸系数多元回归方程,以方差膨胀因子(VIF)来判断各潜在影响变量的共线性,当某因素 VIF<10 时,可作为多元非线性回归的自变量。以观测的单叶片呼吸及呼吸系数与模拟的单叶片呼吸及呼吸系数进行回归模拟,并结合均方根误差(RMSE)、模拟有效性(ME)、平均绝对误差(MAE)、赤池信息准则(AIC)、贝叶斯信息准则(BIC)<sup>[19]</sup>检验多元回归模型的模拟有效性。在评估针对某个因变量的模型时, RMSE, MAE, AIC 和 BIC 越小,模型模拟效果越好,而 ME 越大,模型模拟效果越好。

## 2 结果与讨论

### 2.1 单片叶片呼吸及呼吸系数

单片叶片呼吸存在明显的季节变化规律,最高的顶 1 叶单叶片呼吸出现在 2020 年 08 月 03 日,最低的顶 3 叶单叶片呼吸出现在 2020 年 10 月 05 日[图 1(a)]。叶片呼吸系数总体呈逐渐降低的季节变化规律,大豆生长后期的叶片呼吸系数低于生长前期,顶 1 叶、顶 2 叶最大呼吸系数均出现在 2020 年 06 月 30 日[图 1(b)]。就季节平均值而言,顶 1 叶、

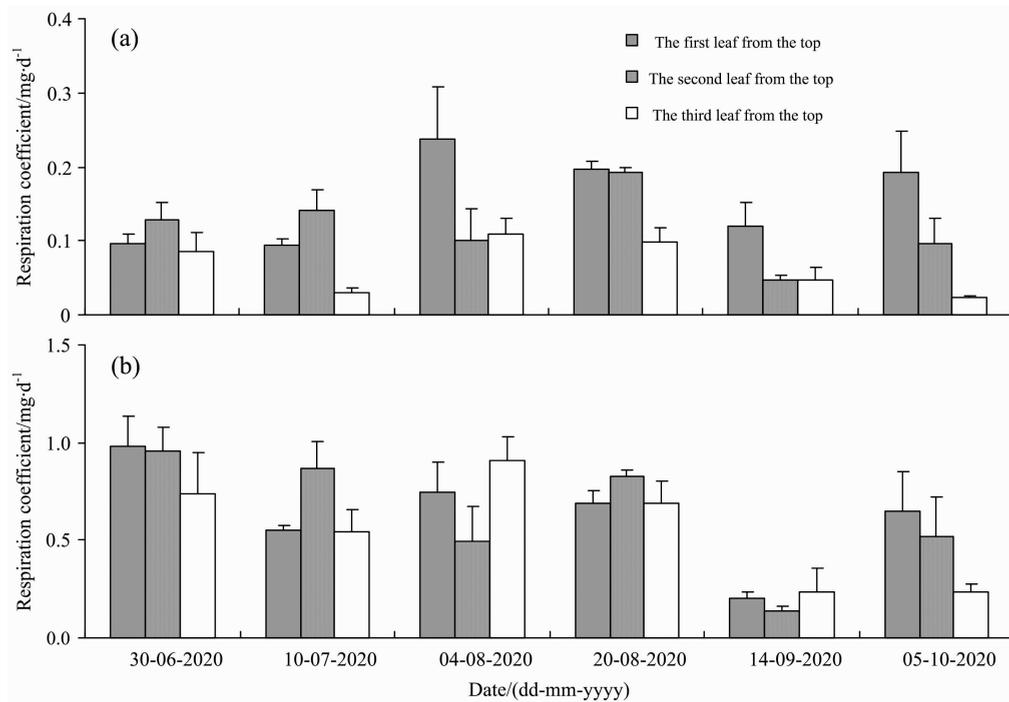


图 1 单片叶片呼吸及叶片呼吸系数的季节变化

(a): 单叶片呼吸; (b): 叶片呼吸系数

Fig. 1 Seasonal changes in the respiration of a single leaf and leaf respiration coefficient

(a): Reasonal of a single leaf; (b): Leaf respiration coefficient

顶 2 叶、顶 3 叶单叶片呼吸无显著差异 ( $p > 0.05$ ), 其呼吸系数也无显著差异 ( $p > 0.05$ )。

### 2.2 高光谱植被指数及叶片性状

由图 2(a—f) 可见, 不同高光谱植被指数的季节动态之间存在差异, NDVI 在不同时期的差异性相对其他植被指数而言更小一些, RVI, EVI, PRI 和 RECI 在生长季中期的数值相对更大, 而生长初期和生长末期的数值相对更小, 表现为单峰曲线的变化规律, 例如 EVI 和 PRI 的最大值分别出现在 2020 年 08 月 20 日和 2020 年 08 月 03 日。与呼吸系数

类似, 2020 年 10 月 05 日的 EVI, PRI 和 RECI 值高于 2020 年 09 月 14 日的值, 这说明作物生长后期不同叶片之间的性状仍存在较大差异。

### 2.3 叶片呼吸和呼吸系数与高光谱植被指数和叶片性状的关系

叶片 SPAD 值变异范围为  $(34.58 \pm 2.05) \sim (52.23 \pm 1.62)$ , 除 2020 年 06 月 30 日的生长初期外, 其余观测日顶 3 叶 SPAD 值总体上最低。单片叶片鲜重的变异范围为  $(0.19 \pm 0.05) \sim (1.41 \pm 0.17)$  g, 单片叶片干重的变异范围为  $(0.57 \pm 0.07) \sim (0.10 \pm 0.01)$  g, 除 2020 年 06 月 30 日的生长初期外, 单片叶片鲜重和干重均表现为随着叶片位置下降而逐渐降低。叶片含水量的变异范围为  $(0.41\% \pm 0.08\%) \sim (0.73\% \pm 0.01\%)$ , 2020 年 08 月 20 日和 2020 年 10 月 05 日的叶片含水量相对较低, 不足 50%。除 2020 年 06 月 30 日的生长初期外, 单片叶片面积总体表现为随着叶片位置下降而逐渐降低。叶片比叶面积总体随着生长季延长而降低。叶片氮含量无明显季节增减规律, 这可能与取样植株和叶片的具体生长情况有关。

Pearson 相关分析表明, 单叶片呼吸与气温存在极显著 ( $p = 0.009$ ) 相关关系, 单叶片呼吸与 PRI 存在极显著 ( $p = 0.009$ ) 相关关系, 与 RECI ( $p = 0.024$ ) 和氮含量存在显著 ( $p = 0.015$ ) 相关关系 (表 2)。呼吸系数与气温存在显著 ( $p = 0.017$ ) 相关关系, 呼吸系数与鲜重、干重、比叶面积存在极显著 ( $p < 0.001$ ) 相关关系, 呼吸系数与 SPAD 值存在显著 ( $p = 0.022$ ) 相关关系。有的高光谱植被指数之间存在极显著 ( $p$

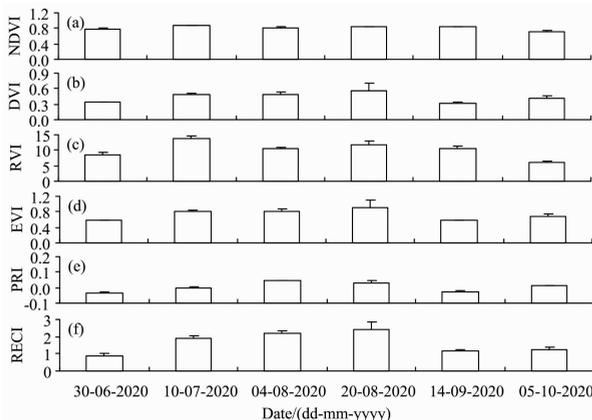


图 2 (a) NDVI, (b) DVI, (c) RVI, (d) EVI, (e) PRI, (f) RECI 的季节变化

Fig. 2 Seasonal changes in the NDVI (a), DVI (b), RVI (c), EVI (d), PRI (e) and RECI (f)

<0.001) 相关关系, 例如 NDVI 与 RVI, NDVI 与 RECI, DVI 与 EVI 等。有的叶片性状之间存在显著 ( $p < 0.05$ ) 或极显著 ( $p < 0.001$ ) 相关关系, 例如叶片面积与 SPAD 值之间存

在显著 ( $p = 0.032$ ) 相关关系, 与鲜重、干重之间存在极显著 ( $p < 0.001$ ) 相关关系。

表 2 叶片呼吸与气温、NDVI、DVI、RVI、EVI、PRI、RECI、SPAD 值、鲜重、干重、含水量、叶面积、比叶面积、氮含量的 Pearson 相关分析

Table 2 Pearson's correlation between the leaf respiration and air temperature, NDVI, DVI, RVI, EVI, PRI and RECI, SPAD value, fresh mass, dried mass, water content, area, specific leaf area and nitrogen content of leaf

	单片叶片呼吸	呼吸系数	气温	NDVI	DVI	RVI	EVI	PRI	RECI	SPAD 值	鲜重	干重	含水量	叶面积	比叶面积	
呼吸系数	<i>r</i>	0.671														
	<i>p</i>	0.002														
气温	<i>r</i>	0.595	0.554													
	<i>p</i>	0.009	0.017													
NDVI	<i>r</i>	0.016	0.196	0.669												
	<i>p</i>	0.950	0.436	0.002												
DVI	<i>r</i>	-0.076	0.014	0.078	0.003											
	<i>p</i>	0.763	0.956	0.759	0.991											
RVI	<i>r</i>	0.047	0.220	0.655	0.939	0.139										
	<i>p</i>	0.853	0.381	0.003	0.000	0.583										
EVI	<i>r</i>	-0.065	0.033	0.141	0.083	0.988	0.195									
	<i>p</i>	0.796	0.897	0.578	0.742	0.000	0.437									
PRI	<i>r</i>	0.597	0.275	0.624	0.234	0.163	0.390	0.169								
	<i>p</i>	0.009	0.270	0.006	0.350	0.518	0.110	0.503								
RECI	<i>r</i>	0.529	0.329	0.801	0.608	0.039	0.698	0.080	0.891							
	<i>p</i>	0.024	0.183	0.000	0.007	0.877	0.001	0.752	0.000							
SPAD 值	<i>r</i>	0.099	-0.537	-0.061	-0.271	-0.180	-0.305	-0.205	0.105	0.022						
	<i>p</i>	0.696	0.022	0.809	0.277	0.476	0.218	0.414	0.678	0.932						
鲜重	<i>r</i>	-0.337	-0.693	-0.214	0.149	-0.121	0.054	-0.093	-0.234	-0.109	0.417					
	<i>p</i>	0.171	0.001	0.393	0.555	0.631	0.830	0.714	0.350	0.667	0.085					
干重	<i>r</i>	-0.196	-0.757	-0.244	-0.100	-0.224	-0.206	-0.215	-0.144	-0.120	0.750	0.893				
	<i>p</i>	0.435	0.000	0.329	0.693	0.372	0.412	0.391	0.569	0.636	0.000	0.000				
含水量	<i>r</i>	-0.290	0.045	0.092	0.602	0.142	0.592	0.200	-0.186	0.068	-0.585	0.399	-0.050			
	<i>p</i>	0.243	0.861	0.716	0.008	0.575	0.010	0.437	0.461	0.788	0.011	0.101	0.843			
叶面积	<i>r</i>	0.161	-0.381	0.271	0.221	-0.084	0.157	-0.038	0.326	0.371	0.506	0.767	0.768	0.180		
	<i>p</i>	0.522	0.119	0.277	0.377	0.742	0.533	0.880	0.186	0.129	0.032	0.000	0.000	0.474		
比叶面积	<i>r</i>	0.224	0.736	0.459	0.427	0.229	0.494	0.263	0.248	0.335	-0.860	-0.509	-0.792	0.497	-0.298	
	<i>p</i>	0.371	0.000	0.055	0.077	0.361	0.037	0.291	0.322	0.174	0.000	0.031	0.000	0.036	0.230	
氮含量	<i>r</i>	0.564	0.191	0.435	0.002	-0.356	-0.148	-0.310	0.298	0.329	0.450	0.058	0.288	-0.372	0.502	-0.166
	<i>p</i>	0.015	0.448	0.071	0.994	0.147	0.557	0.211	0.229	0.183	0.061	0.820	0.246	0.128	0.034	0.511

多元回归分析表明, 基于气温(AT)、PRI、RECI、氮含量(N)的回归方程可模拟单叶片呼吸( $R$ )60.4%的变异[见式(1)], 基于气温(AT)、SPAD 值、叶片质量(DM)、比叶面积(SLA)的回归方程可模拟叶片呼吸系数( $R_c$ )72.4%的变异[见式(2)]. 对观测的单叶片呼吸和呼吸系数与模拟的单叶片呼吸和呼吸系数进行的回归分析表明, 观测值与模拟值之间具有极显著的回归关系, 其斜率分别为 0.996 9 和 1.196 1, 非常接近 1:1 的比例线[图 3(a,b)]. 描述单叶片呼吸和呼吸系数模型模拟效果的 RMSE, MAE, AIC 和 BIC 均较低, 而 ME 均较高。

$$R = 0.029e^{(0.045AT+10.304PRI-0.388RECI+0.019N)} \quad (R^2 = 0.604, p < 0.001) \quad (1)$$

$$R_c = 0.142e^{(0.047AT+0.010SPAD-4.131DM+0.001SLA)} \quad (R^2 = 0.724, p < 0.001) \quad (2)$$

## 2.4 叶片呼吸

作物叶片呼吸是重要的叶片生物学指标, 反映了叶片维持其自身生命活动的的能力, 叶片呼吸的底物来自于光合作用, 因而与光合作用有关的因素如叶片生长速率、生物量大小、氮含量、叶片性状均影响叶片呼吸<sup>[6]</sup>。植被指数通过冠层反射率计算得到, 而反射率反映了植物色素含量、元素含量、冠层密度、生物量等指标, 这些指标也是影响叶片呼吸的潜在变量。叶片呼吸与植被指数具有内在联系(表 2)。

本研究中, 测定大豆叶片呼吸速率的时间与光谱测定时间(中午)较为接近, 忽略大豆叶片呼吸速率日变化的原因一

方面是本研究中主要考虑中午光谱数据的准确性,另一方面是主要考虑大豆叶片呼吸在不同生育期及叶片位置的差异,且大豆叶片呼吸在不同生育期及叶片位置的差异与高光谱指数对应。以往研究表明顶 1 叶至顶 3 叶是监测作物物质含量的最佳叶位,其在各个生育期的代表性比下部叶片更好<sup>[20-21]</sup>,由于叶片呼吸作用与氮素含量有关<sup>[9]</sup>,本研究选择顶 1 叶、顶 2 叶、顶 3 叶作为测定呼吸作用的叶片。以往研究表明,热带雨林冠层顶部叶片呼吸高于下部叶片呼吸,且上部叶片干重大于下部叶片,而上部叶片比叶面积小于下部

叶片<sup>[22-23]</sup>。本研究中,就整个生长季平均而言,大豆顶 1 叶、顶 2 叶、顶 3 叶单叶片呼吸和呼吸系数无显著( $p > 0.05$ )差异,而生长中后期大豆顶 1 叶单叶片呼吸大于顶 2 叶和顶 3 叶。造成这种差异的原因可能与大豆不同冠层高度光照和热带雨林不同冠层高度光照的差异有关,本研究中大豆生长初期植株高度对光照的影响相对较小,这可能使得大豆不同高度植株得到的光照相差不大,而在大豆生长中后期随着植株高度对光所受到的影响增大,其单叶片呼吸也产生了差异。

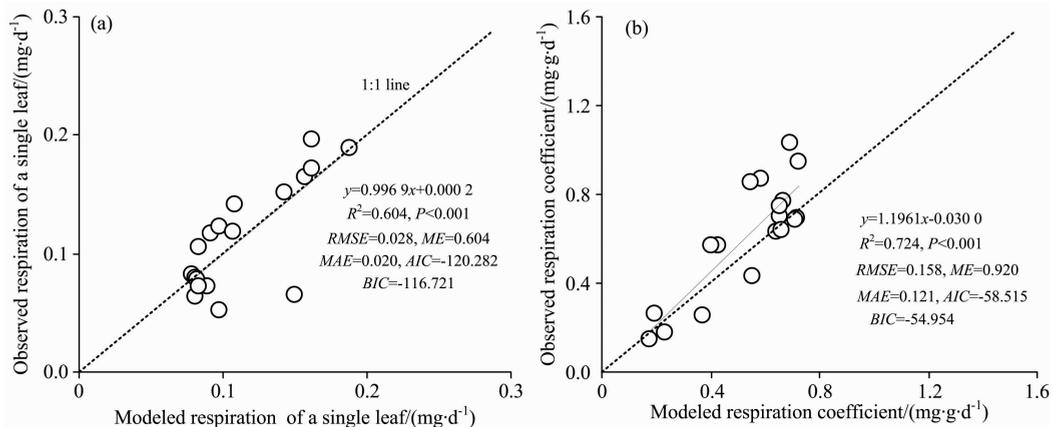


图 3 观测的单片叶片呼吸及呼吸系数与模拟的单片叶片呼吸与呼吸系数的关系

(a): 单叶片呼吸; (b): 叶片呼吸系数

Fig. 3 Relationships between the observed respiration of a single leaf and respiration coefficient and the modeled respiration of a single leaf and respiration coefficient

(a): Reasonal of a single leaf; (b): Leaf respiration coefficient

## 2.5 叶片呼吸的影响因素

研究显示了单叶片呼吸与高光谱植被指数的显著相关性。高光谱植被指数反映了作物生长状况,而叶片呼吸也与作物生长过程有关<sup>[24-25]</sup>。研究中 6 个植被指数在作物生长初期和生长末期均相对较低,而在作物生长中期(即旺盛生长阶段)均相对较高,特别是 PRI 和 RECI 的单峰曲线季节变化模式相对更为明显。植被指数是作物生长发育动态,如色素、结构性指标的综合性作用结果,其差异性体现了作物生长发育动态变化。在作物生长中期,叶片生长较快,为后期的作物结实储存营养物质;在作物生长末期,叶片活性减弱,色素含量发生变化,而植被指数可反映这些不同生长阶段的差异。单叶片呼吸与高光谱植被指数的联系表明叶片呼吸可通过高光谱植被指数模拟。尽管高光谱植被指数随作物生长阶段的不同而存在差异,但 PRI 和 RECI 均与单叶片呼吸存在显著( $p < 0.05$ )相关关系。以往研究表明, EVI 比 NDVI 可更好地反映作物冠层结构,包含 EVI 的模拟生态系统呼吸的模型比包含 NDVI 的模型可更好地解释生态系统呼吸的变异<sup>[26]</sup>。本研究表明,基于气温、PRI、RECI、氮含量的模型可较好地解释单叶片呼吸。研究中叶片呼吸系数与高光谱植被指数无显著相关性的原因主要在于高光谱植被指数反映的是作物冠层总体状况,而呼吸系数表征的是单位质量叶片的呼吸强度,其主要与作物叶片性状有关(表 2)。SPAD 值与光合作用有关,而光合作用为叶片呼吸供给碳源,

SPAD 值与呼吸系数的关系间接反映了叶绿素与光合作用的联系。Reich 等<sup>[27-28]</sup>的研究表明,植物叶片呼吸系数与其比叶面积和氮含量之间均存在极显著( $p < 0.01$ )线性回归关系。孙文娟等<sup>[29-30]</sup>的研究表明,冬小麦和水稻地上部分呼吸系数与氮含量呈极显著( $p < 0.01$ )线性回归关系,向土壤中添加氮元素可提高植株氮含量进而提高地上部分呼吸系数。氮是叶片蛋白质的重要组成元素,对维持蛋白质活性和转运起重要作用<sup>[31]</sup>,呼吸系数与氮含量的关系体现了作物叶片呼吸与蛋白质周转和代谢等生命活动有关<sup>[32]</sup>。表 2 表明,具有更大质量和比叶面积的大豆具有相对更高的呼吸活性(即呼吸系数更高),具有这些特征的叶片需要维持与碳固定有关的更高的代谢活性<sup>[33]</sup>,其呼吸系数也更高。比叶面积反映了叶片生长效率和维持生命活动的效率,也与呼吸系数有关<sup>[34]</sup>。大豆单叶片呼吸和呼吸效率与叶片性状之间的相关性体现了叶片不同性状和生理活性的内在关联性。

在模拟单叶片呼吸和呼吸系数时,需采用不同的高光谱植被指数和叶片性状指标。叶片呼吸与植被指数具有显著相关性(表 2),特别是单叶片呼吸与 PRI 的相关系数  $r$  达到 0.597( $p = 0.009$ ),在模拟叶片呼吸时,在温度和叶片性状指标基础上加入植被指数因子可较好地解释叶片呼吸的季节变化,分别如图 3(a, b)所示。本研究中基于地面观测的高光谱植被指数和微观尺度的叶片性状指标为基于高空和卫星遥感的作物叶片呼吸的反演提供了可能,进而可对更大范围的

叶片呼吸进行估算。今后需对更多种作物叶片呼吸与高光谱植被指数和叶片性状的关系进行研究,以期得到更具广泛性的结果。

### 3 结 论

(1)大豆单片叶片呼吸和呼吸系数均存在明显的季节变化规律,但顶 1 叶、顶 2 叶、顶 3 叶的单片叶片呼吸和呼吸

系数之间均无显著差异。

(2)不同高光谱植被指数的季节变化规律不同。除大豆生长初期外,随着叶片位置下降,SPAD 值、鲜重、干重、叶面积均逐渐下降。

(3)基于气温、PRI、RECI、氮含量的模型可模拟单片叶片呼吸 60.4%的季节性变异,而基于气温、SPAD 值、叶片干重、比叶面积的模型可模拟叶片呼吸系数 72.4%的季节性变异。

### References

- [ 1 ] Canadell J G, Le Quéré C, Raupach M R, et al. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 2007, 104(47): 18866.
- [ 2 ] Jung M, Reichstein M, Schwalm C R, et al. *Nature*, 2017, 541(7638): 516.
- [ 3 ] Melillo J M, McGuire A D, Kicklighter D W, et al. *Nature*, 1993, 363: 234.
- [ 4 ] Atkin O K, Bloomfield K J, Reich P B, et al. *New Phytologist*, 2015, 206(2): 614.
- [ 5 ] Bouma T J, de Visser R, van Leeuwen P H, et al. *Journal of Experimental Botany*, 1995, 46(9): 1185.
- [ 6 ] Tjoelker M G, Oleksyn J, Reich P B. *Global Change Biology*, 2001, 7(2): 223.
- [ 7 ] Clark D B, Mercado L M, Sitch S, et al. *Geoscientific Model Development*, 2011, 4(3): 701.
- [ 8 ] Mitchell K A, Bolstad P V, Vose J M. *Tree Physiology*, 1999, 19: 861.
- [ 9 ] Ryan M G. *Plant, Cell and Environment*, 1995, 18: 765.
- [ 10 ] Tjoelker M G, Reich P B, Oleksyn J. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22: 767.
- [ 11 ] Broge N H, Leblanc E. *Remote Sensing of Environment*, 2001, 76(2): 156.
- [ 12 ] Wu C Y, Niu Z, Tang Q, et al. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, 148(8-9): 1230.
- [ 13 ] Justice C, Belward A, Morisette J, et al. *International Journal of Remote Sensing*, 2000, 21(17): 3383.
- [ 14 ] Huang N, Niu Z, Zhan Y, et al. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2012, 160(4): 80.
- [ 15 ] BAO Shi-dan(鲍士旦). *Soil Agrochemical Analysis(土壤农化分析)*. 3rd edition(第 3 版). Beijing, Chinese Agricultural Press(北京: 中国农业出版社), 2019.
- [ 16 ] Gamon J A, Field C B, Goulden M L, et al. *Ecological Applications*, 1995, 5(1): 28.
- [ 17 ] Sims D A, Gamon J A. *Remote Sensing of Environment*, 2002, 81(2): 337.
- [ 18 ] Huete A, Didan K, Miura T, et al. *Remote Sensing of Environment*, 2002, 83(1-2): 195.
- [ 19 ] Posada D, Buckley T R. *Systematic Biology*, 2004, 53(5): 793.
- [ 20 ] Wu F, Wu L, Xu F. *Field Crops Research*, 1998, 56(3): 309.
- [ 21 ] WU Gai-hong, FENG Mei-chen, YANG Wu-de, et al(武改红, 冯美臣, 杨武德, 等). *Chinese Journal of Ecology(生态学杂志)*, 2018, 37(5): 1589.
- [ 22 ] Weerasinghe L K, Creek D, Crous K Y, et al. *Tree Physiology*, 2014, 34(6): 564.
- [ 23 ] Kosugi Y, Takanashi S, Yokoyama N, et al. *Journal of Plant Research*, 2012, 125: 1.
- [ 24 ] Jia M, Wang K, Zhou C, et al. *Computers and Electronics in Agriculture*, 2019, 165: 104942.
- [ 25 ] Zhu X, He H, Ma M, et al. *Sustainability*, 2020, 12: 2099.
- [ 26 ] Meng B, Gao J, Liang T, et al. *Remote Sensing*, 2018, 10(2): 320.
- [ 27 ] Reich P B, Walters M B, Tjoelker M G, et al. *Functional Ecology*, 1998, 12(3): 395.
- [ 28 ] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S, et al. *Oecologia*, 1998b, 114(4): 471.
- [ 29 ] SUN Wen-juan, HUANG Yao, CHEN Shu-tao, et al(孙文娟, 黄 耀, 陈书涛, 等). *Environmental Science(环境科学)*, 2004, 25(3): 1.
- [ 30 ] SUN Wen-juan, HUANG Yao, CHEN Shu-tao, et al(孙文娟, 黄 耀, 陈书涛, 等). *Acta Ecologica Sinica(生态学报)*, 2005, 5(5): 1152.
- [ 31 ] Ryan M G. *Ecological Applications*, 1991, 1(2): 157.
- [ 32 ] Sun W, Huang Y, Chen S, et al. *Advances in Atmospheric Sciences*, 2007, 24(1): 55.
- [ 33 ] Lambers H, Poorter H. *Advances in Ecological Research*, 1992, 23: 187.
- [ 34 ] Ali A M, Darvishzadeh R, Skidmore A K, et al. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 236: 162.

# Relationships Between the Leaf Respiration of Soybean and Vegetation Indexes and Leaf Characteristics

WANG Jin<sup>1,2</sup>, CHEN Shu-tao<sup>1,2\*</sup>, DING Si-cheng<sup>1,2</sup>, YAO Xue-wen<sup>1,2</sup>, ZHANG Miao-miao<sup>1,2</sup>, HU Zheng-hua<sup>2</sup>

1. Jiangsu Key Laboratory of Agricultural Meteorology, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China

2. School of Applied Meteorology, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China

**Abstract** A field experiment was performed to investigate the relationships between the leaf respiration of soybean and vegetation indexes and leaf characteristics. The respiration and respiration coefficient of the first, second and third leaves from the top at the different growth stages were measured. The normalized difference vegetation index (NDVI), difference vegetation index (DVI), ratio index (RVI), enhanced vegetation index (EVI), photochemical reflectance index (PRI) and red edge chlorophyll indexes (RECI) were obtained from the hyperspectral method as well as the leaf characteristics of chlorophyll SPAD value, fresh mass, dried mass, water content, leaf area, specific leaf area and nitrogen content were also determined. The results showed that the respiration of a single leaf and respiration coefficient had obvious seasonal patterns. The seasonal mean respiration of the single first, second or third leaf from the top was  $(0.157 \pm 0.019)$ ,  $(0.162 \pm 0.014)$  and  $(0.142 \pm 0.010)$   $\text{mg} \cdot \text{d}^{-1}$ , respectively. The seasonal mean respiration coefficient of the first, second or third leaf from the top was  $(0.638 \pm 0.072)$ ,  $(0.678 \pm 0.082)$ ,  $(0.642 \pm 0.076)$   $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ , respectively. There were no significant ( $p > 0.05$ ) differences in the seasonal mean leaf respiration and respiration coefficient between the first, second or third leaf from the top. There were significant ( $p < 0.05$ ) differences in the seasonal patterns between the different vegetation indexes. The relatively high RVI, EVI, PRI and RECI appeared mid-growth stages. The seasonal patterns of RVI, EVI, PRI and RECI showed a single unimodal curve. The SPAD value, fresh mass, dried mass and leaf area decreased with the decrease in leaf position except for at the beginning growth stages. The leaf water content decreased with the growth of leaf growth. The respiration of a single leaf was highly significantly ( $p < 0.01$ ) correlated with the RECI and nitrogen content. The respiration of a single leaf was significantly ( $p < 0.05$ ) correlated with the air temperature and PRI. A model based on these four factors explained 60.4% of the variation in the respiration of a single leaf. The respiration coefficient was highly significantly ( $p < 0.01$ ) correlated with the dried mass and specific leaf area. The respiration coefficient was significantly ( $p < 0.01$ ) correlated with the air temperature and SPAD. A model based on these four factors explained 72.4% of the variation in the respiration coefficient. The present study showed that the leaf respiration of soybean could be linked with the hyperspectral vegetation indexes and the leaf characteristics. The seasonal variations in the leaf respiration and leaf respiration coefficient in the different positions could be effectively modeled with the hyperspectral vegetation indexes.

**Keywords** Soybean; Leaf respiration; Respiration coefficient; Vegetation indexes; Leaf characteristics

(Received Apr. 18, 2021; accepted Jun. 10, 2021)

\* Corresponding author