

基于 Farquhar 改进模型的北亚热带森林常见树种 光合限速因子研究

孟金柳^{1,2}, 周本智^{1,2*}, 曹永慧^{1,2}, 羊鲁军³

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 杭州 311400; 2. 国家林业局钱江源森林生态系统定位观测研究站, 杭州 311400; 3. 杭州市富阳区农业和林业局森林和野生动植物保护总站, 杭州 311400)

摘要: 为探讨北亚热带地区植物的光合限速因子, 利用改进的 Farquhar 模型研究了 9 种常见树种的光合特性。结果表明, 与常绿树种相比, 落叶树种枫香(*Liquidambar formosana*)和乌桕(*Sapium sebiferum*)的最大净光合速率(P_{max})和表观羧化速率(CE)较大; 核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)活性是他们的光合限速因子。地带性树种青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)的 P_{max} 和 CE 在常绿木本植物中最大, 青冈较强的光合能力可能是来源于 V_{cmax} 和 TPU。耐阴灌木八角金盘(*Fatsia japonica*)和美人茶(*Camellia uraku*)的 P_{max} 较小, 其光合限速因子是叶肉细胞导度和呼吸速率。低光照下植物较低的光合能力是由于较小的叶肉导度(g_m)和 TPU 导致的; 有效光合辐射短时间的降低使得物种的 g_m 平均减少了 60.14%。因此, 不同树种在不同环境条件下的光合限速因子不尽相同, 应根据树种不同的光合生理特性来合理布局, 科学育林。

关键词: 北亚热带森林; 光合速率; 木本植物; Farquhar 模型

doi: 10.11926/j.issn.1005-3395.2016.04.001

Limiting States of Photosynthesis of Common Tree Species in the North-subtropical Forest Based on Improved Farquhar Model

MENG Jin-liu^{1,2}, ZHOU Ben-zhi^{1,2*}, CAO Yong-hui^{1,2}, YANG Lu-jun³

(1. Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, China; 2. Qianjiangyuan Forest Ecosystem Research Station, State Forestry Administration, Hangzhou 311400, China; 3. Station of Forest and Wildlife Protection, Bureau of Agricultural and Forestry of Fuyang District, Hangzhou 311400, China)

Abstract: In order to understand the limiting factors of photosynthesis of tree species in north-subtropical forest, China, the photosynthesis characteristics of nine common tree species was studied by using improved Farquhar model. The results showed that the maximum photosynthesis rate (P_{max}) and carboxylation efficiency (CE) of deciduous *Liquidambar formosana* and *Sapium sebiferum* were higher than those of other evergreen species; the activity of ribulose biphosphate carboxylase oxygenase (Rubisco) was limiting factor of photosynthesis rate in two species. The CE and P_{max} of *Cyclobalanopsis glauca* were the highest among seven evergreen species, and its strong photosynthesis capacity might derive from high maximum carboxylation rate (V_{cmax}) and triose phosphate utilization rate (TPU). The P_{max} of shade-tolerant shrub *Fatsia japonica* and *Camellia uraku* was low because of low g_m and high dark respiration rate (R_d). The low photosynthesis capacity under low light intensity ($200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) was due to low g_m and TPU. The reduction of effective photosynthetic radiation in short term caused g_m decrease by

收稿日期: 2015-10-10

接受日期: 2016-01-19

基金项目: 国家林业局 948 项目(2014-4-57); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项资金(RISF2013002)资助

This work was supported by the 948 Project from China State Administration of Forestry (Grant No. 2014-4-57), and the Special Fund for Scientific Research in the Central Public Interest Research Institutes (Grant No. RISF2013002).

作者简介: 孟金柳(1979~), 女, 博士, 从事生态学研究。E-mail: mengjinliu0542@sina.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: benzhi_zhou@126.com

60.14%。Therefore, the photosynthetic limiting factors of different tree species were different under different environment conditions. It was necessary for reasonable arrangement of tree species and scientific afforestation according to its photosynthetic characteristics.

Key words: North-subtropical forest; Photosynthesis rate; Woody plant; Farquhar model

光合作用是植物生长的基础,体现了物种本身的生物学特性,是决定植物在群落中地位的重要因素^[1]。 C_3 植物叶片的光合作用主要受3个因素限制:(1) 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶/氧化酶(Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco)活性;(2) 1,5-二磷酸核酮糖(Ribulose-1,5-bisphosphate, RuBP)的再生能力;(3) 光合产物(磷酸丙糖)转运出叶绿体的能力^[2-4]。目前的研究大多采用气体交换估测植物光合生理特征参数,如采用 Rubisco 最大羧化速率(V_{cmax})、RuBP 再生最大速率(J_{max})和磷酸丙糖利用率(TPU)的变化判断光合能力的变化^[5],而较少注意叶片另一个基本光合特性——叶肉导度(g_m)在光合作用中的作用^[6]。

CO_2 是植物光合作用的原料,而光合作用是在叶绿体中进行的。叶肉导度是指叶肉细胞内部的 CO_2 扩散能力,也就是 CO_2 浓度由细胞间隙到叶绿体基质间的减少。在早期的光合作用研究中,常常把叶肉细胞阻力作为零^[2,7],因此仅仅将胞间 CO_2 浓度(C_i)看作叶绿体内 CO_2 浓度(C_c),致使 V_{cmax} 被低估75%, J_{max} 被低估60%,而TPU被低估40%^[8],这对植物光合作用的理解是个很大的偏差。在对 g_m 影响因素的研究中也一直存在分歧,有的研究认为 g_m 会受温度、光照、 CO_2 浓度和养分等因素影响^[9-18],但也有研究认为叶肉导度是一个物理过程,其大小只受温度等影响 CO_2 分子运动的因素的影响^[8]。因为 CO_2 浓度(确切地说 C_c)会影响植物的光合速率,所以 g_m 对于物种来说是影响其光合能力的重要因素,而正确了解植物叶肉导度及其影响因素将是全面认知植物光合作用的一大突破。目前国内相关研究还较少,仅见一些农作物光合生产力与叶肉细胞导度间关系的初步探讨以及亚热带4种森林树种叶片叶肉细胞导度对适度高温响应的研究报道^[19-22]。

以前采用经典的叶片水平光合模型——Farquhar模型测定植物光合的 CO_2 响应曲线(A/ C_i 曲线),而Farquhar模型是change-point模型,存在一些缺陷,如一些关键参数之间的关系往往会导致计量上的固定化,同时也导致确定光合限速步骤的一些自相矛盾的结果^[23]。而Gu等改进后的模型^[8,23-24]克服了

上述缺点,根据包含足够测量数据的A/ C_i 曲线,不仅可得到较为准确的 CO_2 饱和点、Rubisco活性、RuBP更新和磷酸丙糖利用等限速步骤中的参数,还可以得到物种的叶肉细胞导度等利用经典模型得不到的光合参数。利用改进的光合模型,将A/ C_i 曲线数据上传<http://leafweb.ornl.gov/Pages/LeafWeb.aspx>进行自动分析,获取 g_m 值及其它表现植物光合能力的生理参数。由于光是影响植物生长发育和生存最重要的环境因子之一^[25],尤其是生活于林下多变光环境中的幼苗,光照条件尤为重要,因此对不同树种幼苗分饱和光照水平和低光照水平分别测定A/ C_i 曲线,以分析低光照强度下植物生长的光合限速因子。为造林树种选择和结构配置以及森林经营和管理奠定理论基础。

1 研究地概况

研究地位于浙江钱江源生态站的副站浙江省富阳市庙山坞自然保护区(119°56'~120°02' E, 30°03'~30°06' N),属浙西低山丘陵区天目山系余脉,山体主脉呈东西走向,由主脉延伸的多条南北向支脉为该主体,峡谷相间,谷向朝南,濒临富春江。气候属中亚热带季风气候,季风显著,四季分明,降水充沛,温暖湿润。区内气候温和,夏季炎热,冬少严寒;年均温16.1℃(极端最高气温40.2℃,极端最低-14.4℃),年均降水量1441.9 mm^[26]。

2 材料和方法

2.1 材料

选取9种亚热带地区常见森林木本植物,包括5种常绿植物:青冈栎(*Cyclobalanopsis glauca*)、木荷(*Schima superba*)、香樟(*Cinnamomum camphora*)、浙江楠(*Phoebe chekiangensis*)和毛竹(*Phyllostachys edulis*); 2种落叶植物:乌桕(*Sapium sebiferum*)和枫香(*Liquidambar formosana*); 以及2种耐阴植物:八角金盘(*Fatsia japonica*)和美人茶(*Camellia uraku*)。于2014年4月购买其2年生实生苗木,选用健康,大小均匀的幼苗,种植于统一规格花盆中,每种3~5

株。栽植土壤取自亚热带森林生态系统定位研究站固定样地, 将土壤混合均匀, 过孔径为 1 cm 的钢筛除去石块。定期浇水, 保证水分的充足供应。

2.2 传统 FvCB 模型

传统 FvCB 模型用下列公式描述植物的光合和其限速步骤:

假设 $C_c > (1+3\alpha)\Gamma^*$,

$$A = \min \{W_c, W_j, W_p\} \left(1 - \frac{\Gamma^*}{C_c}\right) - R_d \quad (1)$$

其中, C_c 表示叶绿体内 CO_2 分压; α 表示光呼吸中未返回的乙醇酸所含 C 占的比例; Γ^* 表示叶绿体内 CO_2 补偿点; A 表示 CO_2 净吸收率; W_c 表示 Rubisco 限制下的羧化速率; W_j 表示 RuBP 再生限制下的羧化速率; W_p 表示 TPU 限制下的羧化速率; R_d 表示暗呼吸速率。

$$W_c = \frac{V_{c\max} C_c}{C_c + K_{co}} \quad (2)$$

$$W_j = \frac{J C_c}{4C_c + 8\Gamma^*} \quad (3)$$

$$W_p = \frac{3TPUC_c}{C_c - (1+3\alpha)\Gamma^*} \quad (4)$$

$$C_c = C_i - \frac{A}{g_m} \quad (5)$$

$$K_{co} = K_c \left(1 + \frac{O}{k_o}\right) \quad (6)$$

其中, $V_{c\max}$ 为最大羧化速率; K_{co} 是合成参数, K_c 为 CO_2 米氏常数, K_o 为 O_2 米氏常数; J 为电子传递速率; TPU 为磷酸丙糖从叶绿体运出的速率; C_i 为胞间 CO_2 分压, g_m 为叶肉 CO_2 导度; O 为 O_2 分压。

在非饱和光强下测量植物 A/C_i 曲线时, 最大电子传递速率(J_{\max})可以通过下式拟合得到:

$$J = \frac{\sigma I + J_{\max} - \sqrt{(\sigma I + J_{\max})^2 - 4\theta\sigma I J_{\max}}}{2\theta} \quad (7)$$

其中, I 为入射光强度; σ 为计算被分配到光系统 I 和光系统 II 中可利用光谱的叶片吸收率的合成参数; θ 是曲率参数。

当 α 为 0 时, 可得 $A_p = 3TPU - R_d$ (8)

其中, A_p 表示假定 TPU 限制下的 CO_2 净吸收率。

2.3 方法

试验于 2014 年 10 月 5-20 日进行, 采用美国 Licor

公司 LI-6400 型便携式光合作用仪, 空气流速为 0.5 L min^{-1} , 温度为 $(20 \pm 1)^\circ\text{C}$, 相对湿度 70% 左右。于每日 8:30-12:00, 叶片在饱和光强下 ($1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 诱导 30 min, 光合作用达到稳态后利用 Li-6400-01 液化钢瓶控制参比叶室中的 CO_2 浓度, 依次在 CO_2 浓度为 400、300、200、100、50 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 下测定 P_n , 然后再调回 300 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, 待 P_n 稳定后再依次在 CO_2 浓度为 450、500、600、800、1000、1200、1500、1800、2000 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ 下测定 P_n 。同一植株同一叶片再在低光 ($200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 同样 CO_2 浓度梯度下测定 P_n 。每种植物选取 3 株, 每株测定 1 片同一位置成熟叶片。测量数据上传 <http://leafweb.ornl.gov/Pages/LeafWeb.aspx> 自动分析系统进行分析。光合生理参数的拟合参考 Gu^[23] 的方法。对生化模型无法计算的光合能力和 CO_2 饱和点, 利用光合- CO_2 的经验模型进行估计^[27-28]。

2.4 数据的统计分析

饱和光强下不同物种间的光合参数采用单因素方差分析 (One-Way ANOVA), 参数间的差异显著性用 Duncan 多重比较 (Duncan's multiple range test) 检验; 不同光照水平下光合参数的差异采用配对数据的 t 检验 (Paired sample test) 进行分析。

以上所有数据统计分析和绘图均在 SPSS 13.0 (SPSS Inc., 2005) 和 Microsoft Excel 中完成。

3 结果和分析

由表 1 可知, 不同物种的光合参数差异显著。9 种木本植物在 CO_2 饱和时的最大净光合速率 (P_{\max}) 的差异不显著, 但表观羧化速率 (CE) 的差异显著。由 A/C_i 曲线 (图 1) 分析的光合反应限制因子来看, 限制光合作用的 $V_{c\max}$ 、 J_{\max} 和 R_d 在不同物种间的差异显著 ($P < 0.05$), 而 TPU 和 g_m 的差异不显著。

在饱和光强下 ($1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), 枫香和乌桕 2 种落叶物种的 P_{\max} 和 CE 最大, 但 $V_{c\max}$ 最小。乌桕的 J_{\max} 和 TPU 最大, 枫香的 R_d 最小。八角金盘和美人茶 2 种耐阴灌木的 P_{\max} 和 CE 较小, 尤其美人茶显著小于其他 8 物种。但美人茶的 $V_{c\max}$ 、 J_{\max} 和 R_d 较大, g_m 最小; 八角金盘的 TPU 也较大 (表 3)。青冈和香樟是当地次生林的优势种, 青冈的 $V_{c\max}$ 和 TPU 最大, 而香樟的 g_m 最大。

短时间内降低叶室内光合有效辐射会显著影

响植物的光合效率。综合比较 9 种木本植物在高 (1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 和低 (200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 两种有效光合辐射下的 A/C_i 曲线可知(表 3), 低光时植物的

g_m 、TPU、CSP、 P_{max} 、CE 均显著小于高光照水平的植株, CCP 显著大于高光照水平植株; V_{cmax} 和 J_{max} 则无明显差异。

表 1 饱和光强下光合参数的单因素方差分析(One-Way ANOVA)

Table 1 Variation of photosynthetic parameters under 1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ irradiance by One-Way ANOVA

参数 Parameter	自由度 Freedom degree	均方 Mean square	F	P
最大羧化速率 Maximum carboxylation rate (V_{cmax})	8,11	1133.146	4.563	0.012
最大电子传递速率 Maximum electron transport rate (J_{max})	8,11	429.073	5.320	0.008
暗呼吸速率 Dark respiration rate (R_d)	8,11	4.336	5.741	0.005
叶肉导度 Mesophyll conductance (g_m)	8,11	1.910	2.060	0.132
磷酸丙糖利用率 Triose phosphate utilization rate (TPU)	8,11	2.377	2.909	0.052
CO ₂ 补偿点 Carbon dioxide compensation point (CCP)	8,11	345.927	2.658	0.068
CO ₂ 饱和点 Carbon dioxide saturation point (CSP)	8,11	98687.500	2.766	0.060
最大净光合速率 Maximum net photosynthesis rate (P_{max})	8,11	17.302	2.083	0.129
表观羧化速率 Carboxylation efficiency (CE)	8,11	0.000	21.645	0.000

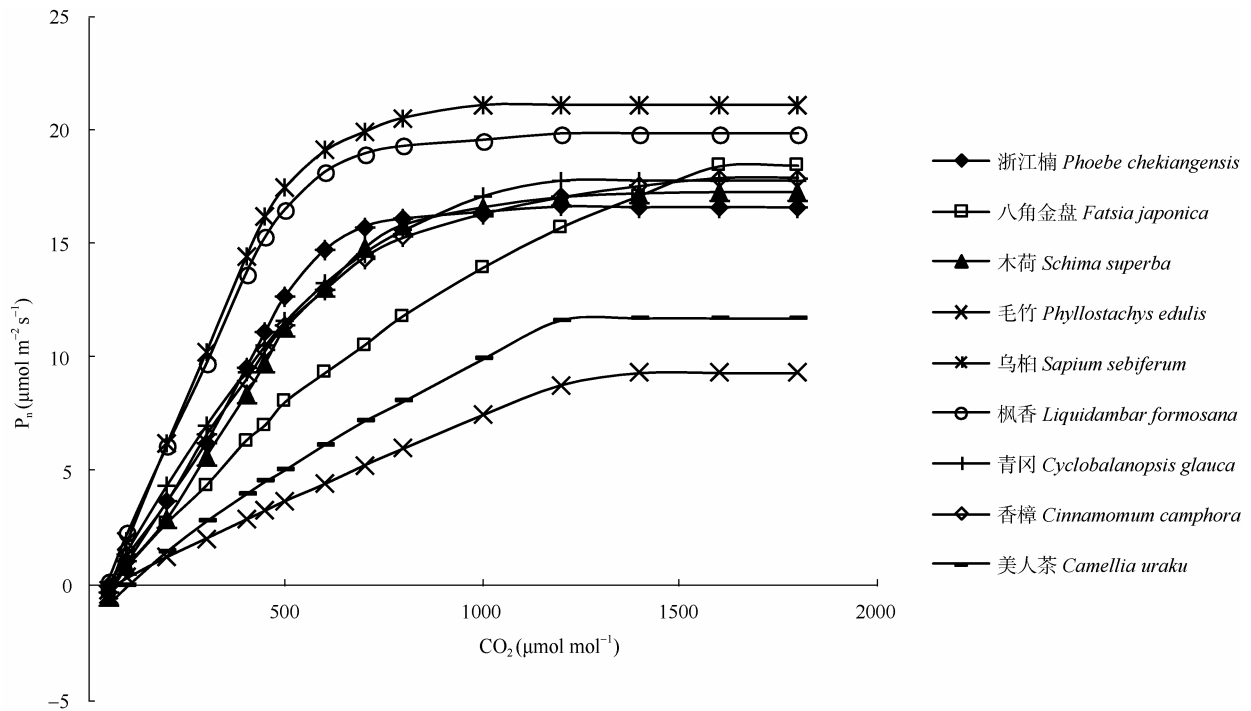


图 1 9 种植物饱和光强下的 CO₂ 响应曲线(A/C_i)

Fig. 1 CO₂-photosynthesis response curves of 9 species under 1200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ irradiance

4 讨论和结论

对于 A/C_i 曲线, 国内一般采用经验模型来拟合。我们利用生化模型 FvCB 模型进行参数的估计, 与经验模型相比, 它根据植物光合作用的过程和特点来拟合出光合参数, 所以也叫过程模型。但它的一些特性使得传统的拟合过程无效, 例如, FvCB 模型是一个变点模型; FvCB 模型 3 个限制阶段在

拟合 A/C_i 曲线时有超参数现象。不考虑 FvCB 模型的这些特性而采用传统的拟合过程会获得错误的参数和错误的参数关系。Gu 等改进的光合模型采用 EDO (Exhaustive dual optimization) 拟合法^[23], EDO 过程充分考虑了 FvCB 模型的这些特性, 是一种更适合 A/C_i 曲线拟合的方法, 不仅能获得更多的信息, 也能得到更准确的参数数据, 对森林的科学管理更具指导意义。

表 2 饱和光强下不同物种的光合参数

Table 2 Photosynthetic parameters of different species under saturation light intensity

	V_{cmax} ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	J_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	R_d ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	g_m ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	TPU ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	82.69±17.88BC	101.84±3.6AB	1±0.06C	2.4±0.85AB	5.85±0.07AB
乌桕 <i>Sapium sebiferum</i>	55.12±2.99C	106.98±1.76A	2.46±0.4BC	2.13±0.17AB	7.84±0.31A
青冈栎 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	105.72±3.56A	99.79±0.95AB	3.86±1.32AB	0.9±0.01B	7.88±0.43A
香樟 <i>Cinnamomum camphora</i>	57.64±6.04C	91.41±4.21AB	1.96±0.7BC	3.49±1.02A	6.92±0.18AB
浙江楠 <i>Phoebe chekiangensis</i>	65.22±1.60BC	104.73±1.47A	1.96±0.8BC	2.19±0.22AB	7.02±0.24AB
木荷 <i>Schima superba</i>	96.80±1.87AB	109.86±9.3A	2.99±0.17AB	1.1±0.11B	5.98±1.24AB
毛竹 <i>Phyllostachys edulis</i>	55.51±12.68C	70.66±8.24C	0.96±0.2C	1.08±0.49B	5.05±0.61B
八角金盘 <i>Fatsia japonica</i>	106.39±2.09A	106.57±6.37A	3.79±0.08AB	0.66±0.005B	7.2±0.47A
美人茶 <i>Camellia uraku</i>	99.68±3.51AB	112.19±5.96A	4.96±1.09A	0.8±0.03B	6.43±0.34AB
	CCP ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	CSP ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	P_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	CE ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	
枫香 <i>Liquidambar formosana</i>	30.53±10.53B	1094.8±99.17BC	20.98±0.72A	0.0342±0.003A	
乌桕 <i>Sapium sebiferum</i>	49.5±3.5AB	1150.13±48.22BC	21.06±1.4A	0.04±0.0005A	
青冈栎 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	36.5±15.5B	1147.36±224.68BC	19.72±0.54AB	0.0279±0.0014B	
香樟 <i>Cinnamomum camphora</i>	43.77±1.06B	1246.51±51.23AB	17±0.2AB	0.0238±0.0019BC	
浙江楠 <i>Phoebe chekiangensis</i>	46.95±3.29AB	993.56±91.75C	16.05±0.25AB	0.018±0.001CD	
木荷 <i>Schima superba</i>	53.17±9.73AB	1496.37±286.83AB	17.24±4.67AB	0.0171±0.0011CD	
毛竹 <i>Phyllostachys edulis</i>	34.67±5.93B	1075.2±47.87BC	14.33±1.79B	0.018±0.0022CD	
八角金盘 <i>Fatsia japonica</i>	72.3±5.7A	1644.74±52.66A	17.41±1.16AB	0.0202±0.0002C	
美人茶 <i>Camellia uraku</i>	52.27±1.61AB	1351.33±50.46AB	13.22±0.76B	0.0081±0.002E	

同列数据后不同字母表示差异显著($P<0.05$)。

Data followed different letters indicate significant difference at 0.05 level.

表 3 9 物种的 A/C_i 曲线光合参数的比较(Paired sample test)Table 3 Comparison of photosynthetic parameters in A/C_i curve of 9 species by Paired sample test

光合参数 Photosynthetic parameter	光强 Light intensity ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	Mean±SD	t	自由度 Freedom degree	P
V_{cmax} ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	1200	75.036±7.530	-0.379	8	0.715
	200	86.15±25.2461			
J_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	1200	98.704±4.589	-0.039	8	0.970
	200	99.634±22.203			
R_d ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	1200	2.284±0.594	-1.445	8	0.186
	200	4.492±1.287			
g_m ($\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	1200	1.681±0.568	2.573	8	0.039
	200	0.670±0.129			
TPU ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	1200	6.558±0.390	2.693	8	0.027
	200	4.862±0.608			
CCP ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	1200	47.364±3.500	-4.570	8	0.001
	200	62.589±5.364			
CSP ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	1200	1233.33±50.136	4.185	8	0.003
	200	951.220±64.550			
P_{max} ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	1200	17.121±1.402	6.397	8	0.000
	200	9.860±0.962			
CE ($\mu\text{mol mol}^{-1}$)	1200	0.024±0.004	3.318	8	0.009
	200	0.012±0.002			

最大羧化速率(V_{cmax})主要受 Rubisco 活性的影响。Rubisco 是植物叶片光合作用中催化 RuBP 固定 CO_2 的关键性酶, 约占叶片可溶性蛋白质含量的 50%^[29]; 最大电子传递速率(J_{max})决定了 RuBP 的再生能力; 磷酸丙糖(TP)是光合作用的最初产物, 也是光合作用产物从叶绿体运输到细胞质基质的主要形态。磷酸丙糖利用率(TPU)低, 则导致糖类积

累, 产生负反馈光合抑制现象, 从而使叶片光合速率下降。本研究结果表明(表 2), 两种落叶物种枫香和乌桕的 P_{max} 和 CE 最大, 说明在饱和 CO_2 浓度下, 他们比其他常绿物种的光合能力更强, 生长最旺盛, 且利用低浓度 CO_2 的能力也强。但这两物种的 V_{cmax} 最小, 说明 Rubisco 活性是他们的光合限速因素。乌桕的 J_{max} 和 TPU 最大, 枫香的 R_d 最小, 说

明乌柏是通过高的电子传递速率和磷酸丙糖利用速率来获得较强的净光合速率的,而枫香是通过较大的电子传递速率和磷酸丙糖利用速率和较小的呼吸消耗来弥补 Rubisco 的不足。

两种耐阴灌木八角金盘和美人茶的 P_{\max} 和 CE 较小,尤其是美人茶显著小于其他 8 物种;但他们的 V_{\max} 、 J_{\max} 和 R_d 较大, g_m 最小;另外八角金盘的 TPU 也较大,而美人茶的为中等水平,说明这两种耐阴物种较小的光合速率是由于较小的叶肉细胞导度和较大的呼吸消耗导致的。此外,八角金盘的 CO_2 补偿点和 CO_2 饱和点最高,说明其对于高浓度 CO_2 的短期耐受能力强,且不善于利用低浓度的 CO_2 ,可能会比较适应未来大气的高 CO_2 浓度。

青冈是当地的地带性树种,在适应性、生态价值、突出地方景观特色等方面具有独特的作用。青冈的 P_{\max} 和 CE 仅次于枫香和乌柏,是常绿物种中最大的,但其 J_{\max} 、 g_m 和 R_d 则较低,较强的生长能力可能是由于 V_{\max} 和 TPU 最大。香樟是当地次生林的优势种,香樟的 V_{\max} 最小, g_m 却最大(表 2),说明 Rubisco 活性是其主要的光合限速因子,如果有足够 Rubisco 的话,香樟固定 CO_2 的能力可能会明显提高。

光是影响木本植物幼苗生长的最重要的环境因子之一,尤其在次生林演替过程中,光环境直接影响植物种间的相互替代^[30]。本研究表明,在两种有效光合辐射下,植物的一些光合参数表现出显著的差异(表 4),高光强下植株的 P_{\max} 、CE、 g_m 、TPU、CSP 均显著大于低光照水平,低光照水平下植物较低的光合能力是由于较小的 g_m 和 TPU 导致的。近年的研究表明,短时间内(几分钟),光照强度的降低能够有效调控 g_m ^[14-15,17-18,31]。本研究结果也表明,光照强度从 $1200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 降低至 $200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,9 种木本植物的 g_m 总体降低了 60.14%。不过,对光照影响 g_m 的机理还存在争论^[29],有人认为可能是由于叶绿体的运动、膨胀或者缩小造成的^[16,32];也有人认为这种快速的响应是一种假象,是 g_m 的错误计算导致的^[33],因为在 g_m 的测定和计算过程中,一般没有考虑叶片光呼吸的影响。Tholen 等^[34]的研究表明,光呼吸能够显著影响 g_m 。低光下光呼吸的减小是造成表观 g_m 降低的根本原因,而不是 g_m 真正的降低^[33]。但也有研究表明,尽管光呼吸能够影响表观 g_m ,但是不能够影响 g_m 对光照的响应^[15]。低氧条件下,光照强度的改变同样能够影响桉树(*Eucalyptus*

sp.)叶片的 g_m ^[14-15]。因此,光照强度的改变影响 g_m 的真正原因还有待于进一步确认。

本研究结果表明,不同物种的光合参数存在显著差异,各物种具有不同的光合限速因子;耐阴物种较小的光合速率是由于较小的叶肉细胞导度和较大的呼吸消耗导致的,具有较大的 CO_2 饱和点和补偿点,可能更适应于高 CO_2 浓度环境;落叶树种比常绿树种更善于利用低浓度的 CO_2 ,且在饱和 CO_2 浓度下具有更大的净光合速率;综合 9 种木本植物来看,短时间内光强的降低使植物的 P_{\max} 显著减小, CO_2 饱和点降低而补偿点升高,植物较低的光合能力是由于较小的 g_m 和 TPU 导致的。因此,我们在造林设计、树种配置时可分析不同树种的光合特性,做到科学育林。

参考文献

- [1] CHANG J, GE Y, CHEN Z H, et al. Characteristics of the leaf net photosynthesis of the evergreen broad-leaved forest dominated by *Quercus glauca* and their significance in coenology [J]. *Acta Phytocool Sin*, 1999, 23(5): 393-400.
常杰,葛滢,陈增鸿,等.青冈常绿阔叶林主要植物种叶片的光合特性及其群落学意义[J].植物生态学报,1999,23(5):393-400.
- [2] FARQUHAR G D, von CAEMMERER S, BERRY J A. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species [J]. *Planta*, 1980, 149(1): 78-90. doi: 10.1007/BF00386231.
- [3] SAGE R F. A model describing the regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase, electron transport, and triose phosphate use in response to light intensity and CO_2 in C_3 plants [J]. *Plant Physiol*, 1990, 94(4): 1728-1734. doi: 10.1104/pp.94.4.1728.
- [4] MANTER D K, KERRIGAN J. A/C_i curve analysis across a range of woody plant species: Influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance [J]. *J Exp Bot*, 2004, 55(408): 2581-2588. doi: 10.1093/jxb/erh260.
- [5] SAGO R F. Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO_2 : The gas exchange perspective [J]. *Photosynth Res*, 1994, 39(3): 351-368. doi: 10.1007/BF00014591.
- [6] EVANS J R, LORETO F. Acquisition and diffusion of CO_2 in higher plant leaves [M]// LEEGOOD R C, SHARKEY T D, von CAEMMERER S. *Photosynthesis: Physiology and Metabolism*. Amsterdam: Academic Publishers, 2000: 321-351. doi: 10.1007/0-306-48137-5_14.
- [7] LAUER M J, BOYER J S. Internal CO_2 measured directly in leaves: Abscisic acid and low leaf water potential cause opposing effects [J]. *Plant Physiol*, 1992, 98(4): 1310-1316. doi: 10.1104/pp.98.4.1310.

- [8] SUN Y, GU L H, DICKINSON R E, et al. Asymmetrical effects of mesophyll conductance on fundamental photosynthetic parameters and their relationships estimated from leaf gas exchange measurements [J]. *Plant Cell Environ*, 2013, 37(4): 978–994. doi: 10.1111/pce.12213.
- [9] FLEXAS J, RIBAS-CARBÓ M, BOTA J, et al. Decreased rubisco activity during water stress is not induced by decreased relative water content but related to conditions of low stomatal conductance and chloroplast CO₂ concentration [J]. *New Phytol*, 2006, 172(1): 73–82. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01794.x.
- [10] MONTI A, BRUGNOLI E, SCARTAZZA A, et al. The effect of transient and continuous drought on yield, photosynthesis and carbon isotope discrimination in sugar beet (*Beta vulgaris* L.) [J]. *J Exp Bot*, 2006, 57(6): 1253–1262. doi: 10.1093/jxb/erj091.
- [11] BERNACCHI C J, MORGAN P B, ORT D R, et al. The growth of soybean under free air [CO₂] enrichment (FACE) stimulates photosynthesis while decreasing *in vivo* rubisco capacity [J]. *Planta*, 2005, 220(3): 434–446. doi: 10.1007/s00425-004-1320-8.
- [12] FLOWERS M D, FISCUS E L, BURKEY K O, et al. Photosynthesis, chlorophyll fluorescence, and yield of snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) genotypes differing in sensitivity to ozone [J]. *Environ Exp Bot*, 2007, 61(2): 190–198. doi: 10.1016/j.envexpbot.2007.05.009.
- [13] LORETO F, CENTRITTO M, CHARTZOULAKIS K. Photosynthetic limitations in olive cultivars with different sensitivity to salt stress [J]. *Plant Cell Environ*, 2003, 26(4): 595–601. doi: 10.1046/j.1365-3040.2003.00994.x.
- [14] DOUTHE C, DREYER E, BRENDEL O, et al. Is mesophyll conductance to CO₂ in leaves of three *Eucalyptus* species sensitive to short-term changes of irradiance under ambient as well as low O₂? [J]. *Funct Plant Biol*, 2012, 39(5): 435–448. doi: 10.1071/FP11190.
- [15] DOUTHE C, DREYER E, EPRON D, et al. Mesophyll conductance to CO₂, assessed from online TDL-AS records of ¹³CO₂ discrimination, displays small but significant short-term responses to CO₂ and irradiance in *Eucalyptus* seedlings [J]. *J Exp Bot*, 2011, 62(15): 5335–5346. doi: 10.1093/jxb/err141.
- [16] LORETO F, TSONEV T, CENTRITTO M. The impact of blue light on leaf mesophyll conductance [J]. *J Exp Bot*, 2009, 60(8): 2283–2290. doi: 10.1093/jxb/erp112.
- [17] XIONG D L, LIU X, LIU L M, et al. Rapid responses of mesophyll conductance to changes of CO₂ concentration, temperature and irradiance are affected by N supplements in rice [J]. *Plant Cell Environ*, 2015, 38(12): 2541–2550. doi: 10.1111/pce.12558.
- [18] FINI A, LORETO F, TATTINI M, et al. Mesophyll conductance plays a central role in leaf functioning of Oleaceae species exposed to contrasting sunlight irradiance [J/OL]. *Physiol Plant*, 2016. doi: 10.1111/ppl.12401.
- [19] YOU M G, GAI J Y, MA Y H, et al. Relationship of leaf photosynthetic rate with stomatal and mesophyll conductance in soybeans [J]. *Acta Agron Sin*, 1995, 21(2): 145–149. 游明安, 盖钧镒, 马育华, 等. 大豆叶片光合速率与气孔导度、叶肉导度的关系 [J]. *作物学报*, 1995, 21(2): 145–149.
- [20] XIAO K, GU J T, ZOU D H, et al. Studies on CO₂ conductance during flag leaf aging of hybrid wheat and their parents [J]. *Acta Agron Sin*, 1998, 24(7): 503–508. 肖凯, 谷俊涛, 邹定辉, 等. 杂种小麦及亲本旗叶老化过程中 CO₂ 导度的研究 [J]. *作物学报*, 1998, 24(7): 503–508.
- [21] ZHANG Y L, XIAO K, LI Y M. Effect of irrigation times on the photosynthetic characteristic of flag leaf and grain yield in wheat hybrid Ji'ai 1/C6-38 [J]. *Acta Agron Sin*, 2006, 32(3): 410–414. doi: 10.3321/j.issn:0496-3490.2006.03.016. 张永丽, 肖凯, 李雁鸣. 灌水次数对杂种小麦冀矮 1/C6-38 旗叶光合特性和产量的影响 [J]. *作物学报*, 2006, 32(3): 410–414. doi: 10.3321/j.issn:0496-3490.2006.03.016.
- [22] SUN G C, ZHAO P. Responses of mesophyll conductance in leaves of 4 dominant subtropical forest tree species to moderate high temperature [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2007, 18(6): 1187–1193. 孙谷畴, 赵平. 亚热带森林四种建群树种叶片叶肉导度对适度高温的响应 [J]. *应用生态学报*, 2007, 18(6): 1187–1193.
- [23] GU L H, PALLARDY S G, TU K, et al. Reliable estimation of biochemical parameters from C₃ leaf photosynthesis-intercellular carbon dioxide response curves [J]. *Plant Cell Environ*, 2010, 33(11): 1852–1874. doi: 10.1111/j.1365-3040.2010.02192.x.
- [24] GU L H, SUN Y. Artefactual responses of mesophyll conductance to CO₂ and irradiance estimated with the variable *J* and online isotope discrimination methods [J]. *Plant Cell Environ*, 2014, 37(5): 1231–1249. doi: 10.1111/pce.12232.
- [25] GUAN M, JIN Z X, WANG Q, et al. Response of photosynthesis traits of dominant plant species to different light regimes in the secondary forest in the area of Qiandao Lake, Zhejiang, China [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2014, 25(6): 1615–1622. 管铭, 金则新, 王强, 等. 千岛湖次生林优势种植物光合特性对不同光环境的响应 [J]. *应用生态学报*, 2014, 25(6): 1615–1622.
- [26] ZHOU B Z, FU M Y. Fine root production and turnover of *Phyllostachys pubescens* stands in Miaoshanwu Nature Reserve [J]. *Acta Agri Univ Jiangxi*, 2008, 30(2): 239–245. doi: 10.3969/j.issn.1000-2286.2008.02.012. 周本智, 傅懋毅. 庙山坞自然保护区毛竹林细根生产和周转研究

- [J]. 江西农业大学学报, 2008, 30(2): 239–245. doi: 10.3969/j.issn.1000-2286.2008.02.012.
- [27] LUO F Y, CHEN W Y, CHEN Z Y. Applicability of modified exponential model in photosynthetic-CO₂ response curve of barley [J]. Chin J Plant Ecol, 2013, 37(7): 650–655. doi: 10.3724/SP.J.1258.2013.00067.
罗辅燕, 陈卫英, 陈真勇. 指数改进模型在大麦光合-CO₂ 响应曲线中的适用性 [J]. 植物生态学报, 2013, 37(7): 650–655. doi: 10.3724/SP.J.1258.2013.00067.
- [28] DONG Z X, HAN Q F, JIA Z K, et al. Photosynthesis rate in response to light intensity and CO₂ concentration in different alfalfa varieties [J]. Acta Ecol Sin, 2007, 27(6): 2272–2278. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2007.06.016.
董志新, 韩清芳, 贾志宽, 等. 不同苜蓿(*Medicago sativa* L.)品种光合速率对光和 CO₂ 浓度的响应特征 [J]. 生态学报, 2007, 27(6): 2272–2278. doi: 10.3321/j.issn:1000-0933.2007.06.016.
- [29] LI Y, PENG S B, HUANG J L, et al. Components and magnitude of mesophyll conductance and its responses to environmental variations [J]. Plant Physiol J, 2013, 49(11): 1143–1154.
李勇, 彭少兵, 黄见良, 等. 叶肉导度的组成、大小及其对环境因素的响应 [J]. 植物生理学报, 2013, 49(11): 1143–1154.
- [30] BAZZAZ F A. The physiological ecology of plant succession [J]. Annu Rev Ecol Syst, 1979, 10(976): 351–371.
- [31] HASSIOTOU F, LUDWIG M, RENTON M, et al. Influence of leaf dry mass per area, CO₂, and irradiance on mesophyll conductance in sclerophylls [J]. J Exp Bot, 2009, 60(8): 2303–2314. doi: 10.1093/jxb/erp021.
- [32] THOLEN D, BOOM C, NOGUCHI K, et al. The chloroplast avoidance response decreases internal conductance to CO₂ diffusion in *Arabidopsis thaliana* leaves [J]. Plant Cell Environ, 2008, 31(11): 1688–1700. doi: 10.1111/j.1365-3040.2008.01875.x.
- [33] THOLEN D, ETHIER G, GENTY B, et al. Variable mesophyll conductance revisited: Theoretical background and experimental implications [J]. Plant Cell Environ, 2012, 35(12): 2087–2103. doi: 10.1111/j.1365-3040.2012.02538.x.
- [34] THOLEN D, ZHU X G. The mechanistic basis of internal conductance: A theoretical analysis of mesophyll cell photosynthesis and CO₂ diffusion [J]. Plant Physiol, 2011, 156(1): 90–105. doi: 10.1104/pp.111.172346.