



岩溶与非岩溶区典型植物最适光合模型和光合特征研究

倪隆康, 何文, 黄科朝, 顾大彤, 黄玉清

引用本文:

倪隆康, 何文, 黄科朝, 等. 岩溶与非岩溶区典型植物最适光合模型和光合特征研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2021, 29(2): 187–194.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4269>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

不同种植模式下重金属污染对牧草叶片光合特性和重金属含量的影响

Effects of Heavy Metal Pollution on Photosynthetic Characteristics and Heavy Metal Contents in Forage Leaves under Different Planting Patterns

热带亚热带植物学报. 2021, 29(1): 31–40 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4244>

竹柏2种颜色叶片的光合特性研究

Photosynthetic Characteristics of Two Color Leaves of *Podocarpus nagi*

热带亚热带植物学报. 2020, 28(2): 177–184 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4134>

不同原生境的6种棕榈科植物叶片水力性状的对比研究

Comparative Studies on Leaf Hydraulic Traits of Six Palm (Arecaceae) Species Originally Distributed in Different Habitats

热带亚热带植物学报. 2020, 28(5): 472–478 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4199>

李的孢粉学初步研究

Palynological Studies on the Nai Plum Germplasms

热带亚热带植物学报. 2016, 24(4): 429–436 <https://doi.org/10.11926/j.issn.1005-3395.2016.04.010>

金马河温江段河岸带不同生境植物物种多样性与土壤理化性质的动态变化

Dynamic Changes in Plant Diversity and Soil Physical and Chemical Properties in Different Habitats in Wenjiang Section of Jinma River

热带亚热带植物学报. 2021, 29(1): 1–8 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4237>

岩溶与非岩溶区典型植物最适光合模型和光合特征研究

倪隆康¹, 何文¹, 黄科朝¹, 顾大彤^{1*}, 黄玉清^{2*}

(1. 广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室, 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西 桂林 541006; 2. 北部湾环境演变与资源利用教育部重点实验室, 广西地表过程与智能模拟重点实验室, 南宁师范大学, 南宁 530001)

摘要: 为探讨不同生境典型植物光合特征对主要环境因子的响应, 选择 Ethier & Livingston、Ellsworth 和 Sharkey 等 3 种光合生化模型拟合我国西南岩溶与非岩溶区 8 种典型植物的 A-Ci 曲线。结果表明, 用 Ethier & Livingston 模型拟合的 A-Ci 曲线要优于 Ellsworth 模型和 Sharkey 模型, 拟合方程的决定系数(R^2)为 0.98~0.99 ($P<0.01$)。从 Ethier & Livingston 模型拟合的 V_{cmax} 和 J_{max} 来看, 岩溶区和非岩溶区乡土植物间的差异不显著, 但都显著低于外来速生植物尾巨桉(*Eucalyptus grandis* × *E. urophylla*)。岩溶区和非岩溶区乡土植物的光合特征参数($V_{cmax,25}$ 和 $J_{max,25}$)均与空气温度和土壤水分含量呈显著相关($P<0.05$)。除非岩溶区乡土植物的 $J_{max,25}$ 外, 所有植物的光合特征参数与土壤水分拟合方程的 R^2 均低于其与环境温度的, 表明环境温度对典型植物 $V_{cmax,25}$ 和 $J_{max,25}$ 的影响强于土壤含水量。

关键词: 岩溶; 光合生化模型; 光合特征; 环境因子

doi: 10.11926/jtsb.4269

Studies on Optimal Photosynthetic Biochemical Model and Photosynthetic Characteristics of Typical Plants in Karst and Non-karst Regions

NI Long-kang¹, HE Wen¹, HUANG Ke-chao¹, GU Da-xing^{1*}, HUANG Yu-qing^{2*}

(1. Guangxi Key Laboratory of Plant Conservation and Restoration Ecology in Karst Terrain, Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, Guangxi, China; 2. Key Laboratory of Environmental Evolution and Resource Utilization of the Beibu Gulf, Ministry of Education & Guangxi Key laboratory of Earth Surface Processes and Intelligent Simulation, Nanning Normal University, Nanning 530001, China)

Abstract: The aim was to screen the optimal model in fitting photosynthetic CO₂ response curve (A-Ci curve) of plants in different habitats, three biochemical models, including Ethier & Livingston, Ellsworth, and Sharkey model, were used to fit the A-Ci curves of 8 typical plants in karst and non-karst regions of southwest China. Then the photosynthetic parameters and their response to main environmental factors were analyzed. The results showed that Ethier & Livingston model was better than the other two models in fitting A-Ci curve of 8 typical plants, with determination coefficient (R^2) from 0.98 to 0.99 ($P<0.01$). The photosynthetic parameters (V_{cmax} and J_{max}) fitted by Ethier & Livingston model had no significant differences between karst and non-karst native plants

收稿日期: 2020-06-22 接受日期: 2020-08-18

基金项目: 广西创新驱动发展专项(AA-17204087-9); 广西自然科学基金项目(2018GXNSFAA294023, 2019GXNSFBA245036); 国家自然科学基金项目(41830648, 31870382, 32060243, 32060369); 广西植物研究所基本业务费(18005); 广西喀斯特植物保育与恢复生态学重点实验室自主研究课题(19-A-04-03, 18-A-02-01, 19-050-6); 广西科学院基本业务费(2019YJJ1009)资助

This work was supported by the Project for Innovation Driven Development in Guangxi (Grant No. AA-17204087-9), the Natural Science Foundation of Guangxi (Grant No. 2018GXNSFAA294023, 2019GXNSFBA245036), the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 41830648, 31870382, 32060243, 32060369), the Fundamental Research Fund of Guangxi Institute of Botany (Grant No. 18005), the Project for Independent Research of Guangxi Key Laboratory Karst Plant Conservation and Restoration Ecology (Grant No. 19-A-04-03, 18-A-02-01, 19-050-6), and the Fundamental Research Fund of Guangxi Academy of Sciences (Grant No. 2019YJJ1009).

作者简介: 倪隆康(1994~), 男, 硕士, 研究方向为植物生态学。E-mail: 806226856@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: gudaxing2008@163.com; hyqcoco@gxib.cn

($P > 0.05$), but both of them were significantly lower than that of *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla*. Moreover, $V_{cmax,25}$ and $J_{max,25}$ of karst and non-karst native plants were significantly correlated with air temperature and soil water content ($P < 0.05$). However, the determination coefficients (R^2) between air temperature and $V_{cmax,25}$ or $J_{max,25}$ were higher than that between soil water content and $V_{cmax,25}/J_{max,25}$ for all plants except of $J_{max,25}$ of non-karst native plants. Therefore, these indicated that the influence of air temperature on $V_{cmax,25}$ and $J_{max,25}$ of typical plants in this area was stronger than that of soil water content.

Key words: Karst; Photosynthetic biochemical model; Photosynthetic character; Environment factor

植物通过光合作用生产有机物并储存能量,进而驱动生态系统的物质循环和能量流动。植物光合作用的关键特征参数,如最大羧化速率(V_{cmax})、最大电子传递速率(J_{max}),是植被气体交换生理过程模型的重要驱动参数,其精度和环境响应特征对植被生产力估算及其气候变化响应格局模拟具有重要影响。因此植物光合特征参数是了解植被生态功能、预测植被在气候变化下群落演替的关键依据^[1]。不同植物间的资源利用能力、环境适应能力等的差异导致物种间光合能力及其环境响应差别较大^[2]。除种间因素外,光合特征拟合模型的选择对植物光合能力估算也有重要影响^[3]。

CO_2 作为光合作用的主要碳源,是光合作用的主要限制因子^[4]。通过拟合光合-二氧化碳响应曲线(A-Ci 曲线)可以估算植物的 P_{max} 、 V_{cmax} 、 J_{max} 等一系列表征植物碳同化能力的特征参数。常用的 A-Ci 曲线拟合模型有经验模型和生化模型。1980 年 Farquhar 等建立的 C_3 植物电子传递和酶动力学生化模型,极大地推动了植物光合系统对 CO_2 浓度变化响应机制和估算模型的研究^[5]。随后, Ethier 等在 Farquhar 模型的基础上增加了二氧化碳导度以提高 V_{cmax} 的估算精度^[6],该模型可拟合出如 R_p 、 R_d 、 CO_2 补偿点和饱和点等参数,又可直接算出 V_{cmax} 和 J_{max} 。Ellsworth 模型用于研究不同物种间 V_{cmax} 和 J_{max} 的差异及其对温度的依赖程度,但无法计算其他生理参数^[7]。Sharkey 模型作为广泛应用的生化模型,充分考虑 A-Ci 曲线 3 个阶段^[5]对拟合结果的影响,即核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)、1,5-二磷酸核酮糖(RuBP_regen)、三碳糖磷酸利用率(TPU)限制阶段^[8]。有研究表明 Rubisco 酶羧化能力、光合电子传递能力和 CO_2 的扩散过程均随温度的变化而改变^[9]。目前,国内对该领域的相关研究还相对较少,对各生化模型的拟合差异缺乏深入的研究和系统的认识。

岩溶区面积约占我国国土面积的三分之一,也

是我国主要的生态脆弱区域^[10]。岩溶强烈发育地区大量的出露裸岩和特殊的水土二元结构导致岩溶区与同区域的非岩溶区迥异的生境条件。生境的差异性可能对植物的碳同化过程产生重要影响。对岩溶和非岩溶区典型植物选择合适的拟合模型估算其光合生理参数并据此判断植物光合特征的环境响应特征,对理解植物的生境适应机制和植被气体交换过程模拟具有重要作用。目前对 A-Ci 曲线拟合模型的研究材料多集中在树木幼苗或离体测量,对成熟森林树木的原位研究数据则相对有限,植物幼苗期的生理指标推广到其它生育时期可能会导致较大误差^[11]。因此,本文以广西岩溶和非岩溶区典型植物为研究对象,利用 Li-6400 便携式光合仪野外原位测量成熟植株冠层叶片光合速率对 CO_2 的响应过程,筛选拟合典型植物光合特征的最适生化模型,并分析不同生境下典型植物光合特征及其对主要环境因子的响应,为岩溶和非岩溶区广泛分布的我国西南地区森林碳同化过程的模拟研究提供数据支撑。

1 材料和方法

1.1 材料

广西桂林是典型的西南岩溶和非岩溶地貌分布区,为开展复杂地貌条件下植被研究提供了条件。本研究依托会仙岩溶生态试验站(25°06'03" N, 110°13'46" E)和处于非岩溶区的桂林园林植物园生态定位研究站(25°01'46" N, 110°17'03" E)、黄冕桉树人工林生态站(24°29'02" N, 109°45'13" E)完成,3 个实验观测站的气候条件相同。选取典型亚热带岩溶植物九龙藤(*Bauhinia championii*)、雀梅藤(*Sageretia thea*)、柞木(*Xylosma racemosum*)、马甲子(*Paliurus ramosissimus*)和非岩溶植物尾巨桉(*Eucalyptus grandis* × *E. urophylla*, 我国南方主要外来人工造林树种)以及亚热带典型地带性植物黧蒴

锥(*Castanopsis fissa*)、锥栗(*Castanea henryi*)、荷木(*Schima superba*)为研究对象。

1.2 方法

环境因素测量 每个实验站点均建有观测塔作为冠层实验平台并安装有冠层气象观测系统。环境温度运用 Li-6400 (Li-COR Inc, Lincoln, USA) 便携式光合作用的温度传感器测量。土壤体积含水率利用经过校正的土壤水分传感器(SM150, Delta-T Devices Ltd, UK)在 30 cm 深度的土壤进行连续测量, 用数据采集仪(CR1000, Campbell Scientific Inc. USA)记录每 10 min 的平均值。

光响应曲线测量 利用 Li-6400 便携式光合作用的 Li-COR Inc, Lincoln, USA), 在晴朗无云的早晨 9:00-10:00 开始测量, 叶片经过自然光的充分诱导, 再利用 Li-6400 自带光源对被测叶片进行活化 15 min, 活化光强设置为 $1000 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 以确保植物完全活化。测量时采用仪器红蓝光源控制光合有效辐射强度, 光强梯度依次为 1 500、1 000、800、500、300、200、150、100、50、20、0 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 流速 $500 \mu\text{mol}/\text{s}$, CO_2 浓度为 $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$, 采用自动测量程序进行测量, 最小等待时间 120 s, 最长等待时间 200 s。光响应曲线只进行单次测量, 主要目的是利用光响应曲线拟合的饱和光强进行 A-Ci 曲线测量的参数设置。饱和光强等参数的拟合均用经验模型计算得出^[12]。非岩溶区植物尾巨桉、黧蒴锥、锥栗和荷木的饱和光强分别为 1 600~1 900、800~900、900~1 000 和 700~800 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 岩溶区植物九龙藤、雀梅藤、柞木和马甲子分别为 1 000~1 100、1 000~1 200、900~1 200 和 1 000~1 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

二氧化碳响应曲线测量 选取长势一致的冠层阳生叶片进行 A-Ci 曲线的测量, 每种植物重复 6 次。根据光响应曲线拟合得到的饱和光强设置相应植物的光合有效辐射, CO_2 浓度梯度依次为 50、100、150、200、300、400、600、800、1 000、1 200、1 600、2 000 $\mu\text{mol}/\text{mol}$ 。流速 $500 \mu\text{mol}/\text{s}$, 最小等待时间 60 s, 最长等待时间 300 s。 V_{cmax} 和 J_{max} 等指标均通过生化模型拟合软件计算得出^[6-8]。

1.3 数据分析

试验数据测量于 2019 年 1 月至 11 月, 逢单月选择晴朗无云的天气集中对成年植株冠层的成熟

健康叶片进行光合-光响应曲线的原位测量, 并计算饱和光强。随后选取 6 株长势一致的成年植株, 在饱和光强下分别进行 A-Ci 响应曲线的原位测量, 同时记录温度、湿度、光照等气象数据。采用 3 种生化模型分别拟合各植物的 $V_{\text{cmax},25}$ 和 $J_{\text{max},25}$, 并对不同模型的拟合精度(决定系数 R^2 、均方根误差 RMSE、 P 值)进行比较。随后利用筛选出的最优拟合模型对本研究植物的 A-Ci 曲线进行拟合。用单因素方差分析比较生长旺季不同植物的光合能力差异, 用线性回归分析不同环境条件下植物光合性状与环境因子之间的关系, 各光合特征参数的分析结果用 Excel 和 Sigmaplot 12.5 整理和作图, 用 SPSS 20.0 进行数据分析。

1.4 拟合模型

Farquhar 模型是光合生化模型的基础, 已被广泛应用于光合生化特征参数的拟合^[13-15]。本文选择基于 Farquhar 模型的 3 个改进模型用于岩溶和非岩溶地区典型植物的最适光合模型的筛选。

(1) Ethier & Livingston 模型^[6,16]

$$\Gamma^* = \frac{O_i}{V_{\text{cmax}} - R_d} \left(\frac{0.5V_{\text{cmax}}}{S_{\text{c/o}}} + \frac{K_c R_d}{K_0} \right) + \frac{K_c R_d}{V_{\text{cmax}} - R_d}$$

式中, Γ^* 为 CO_2 的补偿点, O_i 为叶内 O_2 浓度, R_d 是暗呼吸速率, K_c 是 Rubisco 有限羧化反应的 Michaelis-Menten 半饱和常数, K_0 是 Rubisco 限氧反应的 Michaelis-Menten 半饱和常数, V_{cmax} 为最大羧化速率, $S_{\text{c/o}}$ 为二磷酸核酮糖羧化酶特异性因子。

$$J = \frac{\Phi_j I_c + J_{\text{max}} - \sqrt{(\Phi_j I_c + J_{\text{max}})^2 - 4\Phi_j I_c J_{\text{max}} \theta_j}}{2\theta_j}$$

式中, Φ_j 是光响应曲线电子传递速率的初始斜率, I_c 为 PFD 吸收, θ_j 是光响应电子传递曲率因子, J 是电子传递速率, J_{max} 为最大电子传递速率。

(2) Ellsworth 模型^[7]

$$A_c = \frac{V_{\text{cmax}}(C_i - \Gamma^*)}{[C_i + K_c(1 + \frac{O_i}{K_0})]}, \quad A_j = \left(\frac{J}{4}\right)^* \frac{(C_i - \Gamma^*)}{(C_i + 2\Gamma^*)}$$

$$\theta J^2 - (\alpha Q + J_{\text{max}}) + \alpha Q J_{\text{max}} = 0$$

式中, C_i 和 O_i 分别是胞间 CO_2 和 O_2 的浓度, Γ^* 是 CO_2 补偿点, K_c 和 K_0 均为常数, θ 是光响应曲线的曲率(θ 取 0.90), α 是电子传递量子产率(固定值在 0.3 mol/mol, C_3 植物平均光合量子产量为 0.093, 叶片的吸收率为 0.8。这些参数值对 J_{max} 的估算只有

轻微的影响)^[7]。

(3) Sharkey 模型^[8]

$$A = V_{cmax} \left[\frac{C_c - \Gamma^*}{C_c + K_c(1 + O/K_0)} \right] - R_d,$$

$$A = J \frac{C_c - \Gamma^*}{4C_c + 8\Gamma^*} - R_d$$

式中, C_c 是二氧化碳分压的二磷酸核酮糖羧化酶, O 是二磷酸核酮糖处的分压, 饱和光强下的 J 为 J_{max} 。

2 结果和分析

2.1 不同模型的拟合结果比较

利用不同生化模型对 8 种岩溶与非岩溶典型植物拟合生长旺季(7 月份)的 A-Ci 曲线见图 1, 在 CO_2 浓度低于 $400 \mu\text{mol/mol}$ 时, Ethier & Livingston 模型和 Ellsworth 模型的拟合点与实测值基本一致, Sharkey 模型的拟合点则明显偏离实测曲线。 CO_2 浓度约为 $900 \mu\text{mol/mol}$ 时, 所有模型的拟合结果趋于一致, 并接近实测值。随着 CO_2 浓度升高, 3 个模型的拟合曲线逐渐与实测值偏离, 其中 Ethier & Livingston 模型要稍高于实测值, 而 Ellsworth 模型和 Sharkey 模型的拟合结果要稍低于实测值。初步推断, Ethier & Livingston 模型和 Ellsworth 模型对 A-Ci 曲线的拟合结果要优于 Sharkey 模型。再根据拟合决定系数(R^2)可知, Ethier & Livingston 模型的拟合结果精度最高, R^2 为 $0.98 \sim 0.99$, RMSE 为 $0.71 \sim 1.47$, 所有植物的拟合结果均为极显著相关($P < 0.01$)。Ellsworth 模型与 Sharkey 模型的拟合结果次之。因此, Ethier & Livingston 模型是本研究 8 种植物 A-Ci 曲线拟合的最优生化模型。

2.2 岩溶区与非岩溶区植物的 $V_{cmax,25}$ 和 $J_{max,25}$ 比较

为避免旱季水分亏缺的影响, 本研究选取水分充足的主要生长季(5-7 月)数据进行岩溶区和非岩溶区植物光合特征参数的比较。从图 2 可见, 尾巨桉作为我国南方引进的重要速生造林树种, 其 $V_{cmax,25}$ 和 $J_{max,25}$ 明显高于其他植物。荷木的光合能力最弱, $V_{cmax,25}$ 和 $J_{max,25}$ 分别为 $41.43 \mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $80.84 \mu\text{mol e}^-/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。岩溶区光合能力最强的植物为雀梅藤, $V_{cmax,25}$ 和 $J_{max,25}$ 分别为 $63.95 \mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $129.94 \mu\text{mol e}^-/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。九龙藤的 $V_{cmax,25}$ 和 $J_{max,25}$ 分别为 $46.21 \mu\text{mol CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 和 $101.63 \mu\text{mol e}^-/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 为岩溶区光合能力较弱的植物。马甲子是岩溶区落

叶乔木, $J_{max,25}$ 达到 $116.04 \mu\text{mol e}^-/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 与非岩溶区植物黛蒴锥的光合能力相当。而柞木和荷木虽然生境不同, 但 $V_{cmax,25}$ 相近。整体而言, 岩溶区植物的光合能力与非岩溶乡土植物的差异不显著($P > 0.05$), 但都显著低于尾巨桉($P < 0.05$)。

2.3 植物 $V_{cmax,25}$ 、 $J_{max,25}$ 与环境因子的关系

对岩溶与非岩溶区典型植物的 $V_{cmax,25}$ 和 $J_{max,25}$ 与环境因子进行相关分析, 结果表明(表 1), 尾巨桉的 $V_{cmax,25}$ 和 $J_{max,25}$ 与环境温度呈极显著相关($P < 0.01$), 决定系数(R^2)分别为 0.99 和 0.97 , 但与土壤含水量的相关性不显著($P > 0.05$)。非岩溶乡土植物的 $V_{cmax,25}$ 和 $J_{max,25}$ 与环境温度均呈极显著相关($P < 0.01$), R^2 分别为 0.67 和 0.56 , 说明环境温度对非岩溶乡土植物的光合能力有较强影响。土壤含水量与非岩溶植物的 $V_{cmax,25}$ 和 $J_{max,25}$ 呈极显著相关($P < 0.01$), R^2 分别为 0.21 和 0.6 , 说明了土壤含水量大小对非岩溶植物的光合能力亦有一定影响。与非岩溶植物类似, 岩溶区植物 $V_{cmax,25}$ 和 $J_{max,25}$ 与环境温度呈极显著相关($P < 0.01$), R^2 分别为 0.90 和 0.95 , 可看出环境温度和岩溶植物的关系十分密切。土壤含水量与岩溶植物的 $V_{cmax,25}$ 和 $J_{max,25}$ 均呈显著相关($P < 0.05$), R^2 分别为 0.29 和 0.35 。

3 结论和讨论

本试验采用 Ethier & Livingston、Ellsworth、Sharkey 等 3 个光合生化模型对 8 种岩溶和非岩溶典型植物的 A-Ci 曲线进行拟合, 结果表明, CO_2 浓度为 $0 \sim 400 \mu\text{mol/mol}$ 时, Sharkey 模型拟合的直线斜率高于其他模型, 明显偏离实测值; CO_2 浓度为 $400 \sim 600 \mu\text{mol/mol}$ 时, Ellsworth 模型对黛蒴锥、九龙藤和雀梅藤拟合的 A-Ci 曲线, 光合速率均比实测值低; 当曲线趋于稳定时, Sharkey 模型对部分植物的拟合结果比实测值低, 如马甲子、雀梅藤和柞木。朱中华等^[17]对干旱区葡萄(*Vitis vinifera*)叶的光合拟合研究也有相似结果, 这可能是因为模型将 A-Ci 曲线中 Rubisco 和 RuBP 限制阶段的转折点设置为定值, 难以得出最优结果。Ethier & Livingston 模型在本研究中对植物光合特征的拟合结果最优, 在我国西南典型岩溶和非岩溶区具有较强的适用性。Su 等对不同生化模型的拟合结果进行了比较, 也认为 Ethier & Livingston 模型具有较好的拟合效

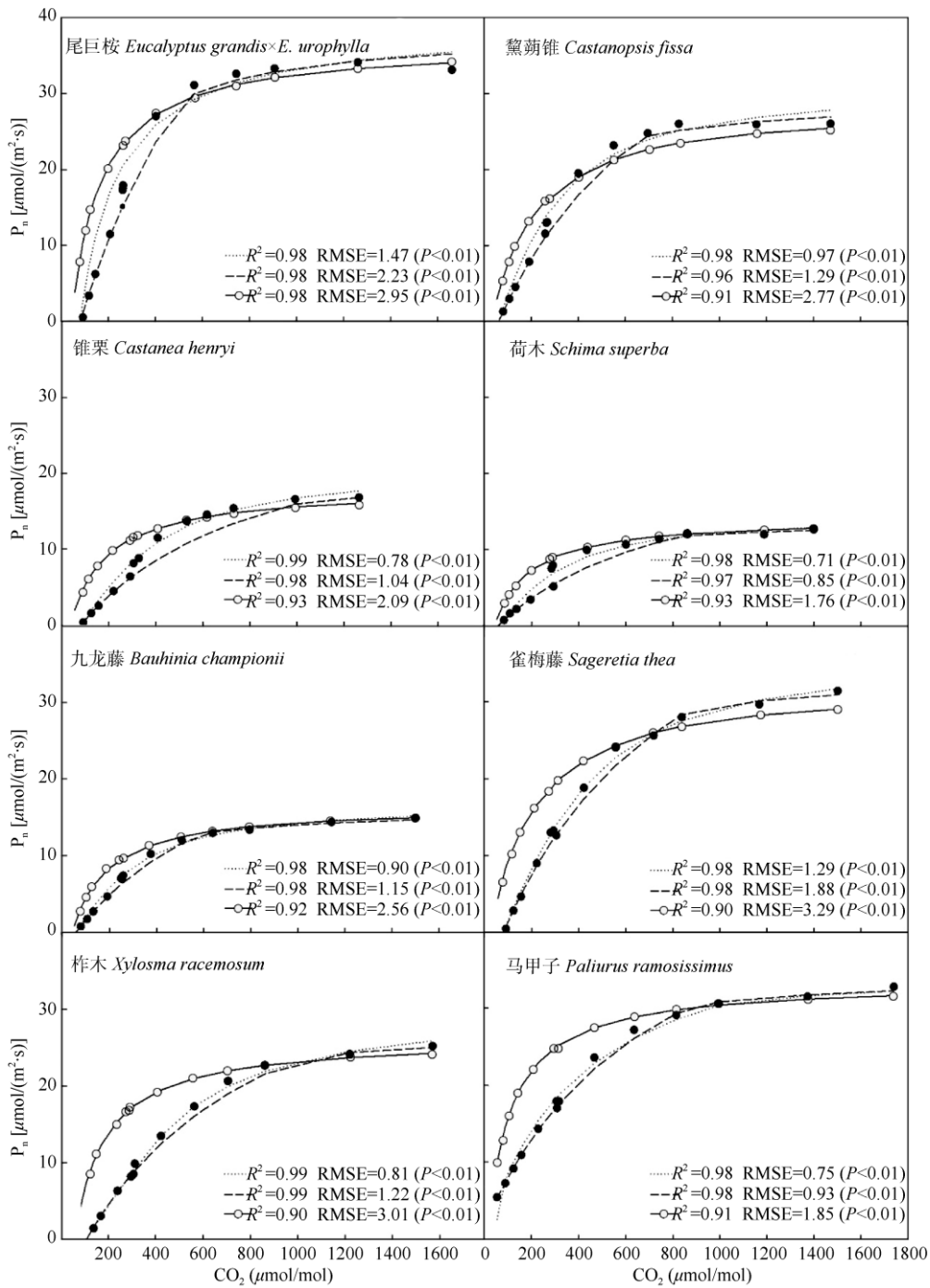


图 1 不同模型拟合的 8 种植物 A-Ci 响应曲线。P_n: 净光合速率; ●: 实际值;: Ethier & Livingston 模型; ---: Ellsworth 模型; ○: Sharkey 模型。

Fig. 1 A-Ci response curves of 8 plants by different fitting methods. P_n: Net photosynthetic rate; ●: Actual value;: Ethier & Livingston model; ---: Ellsworth model; ○: Sharkey model.

果^[18]。基于 Ethier & Livingston 模型的拟合结果, 表明尾巨桉的光合能力高于其他岩溶和非岩溶乡土植物(图 2)。Wullschlegel^[19]认为桉树具有较高的光合能力, V_{cmax,25} 和 J_{max,25} 分别为 44 μmol CO₂/(m²·s) 和 154 μmol e⁻/(m²·s), 本研究结果与其基本一致。有研究表明^[20], 在 1 800 μmol/(m²·s)光合有效辐射下,

荷木的 V_{cmax,25} 和 J_{max,25} 分别为 32 μmol CO₂/(m²·s) 和 71 μmol e⁻/(m²·s), 低于本研究结果, 这可能是由于荷木在强光下光合能力将受到抑制所致^[21]。通常认为岩溶植物生产潜力低于同区域的非岩溶植被^[22]。但本研究中岩溶植物在生长季光合能力要高于非岩溶植物。Kirschbaum 等的研究表明, 岩溶植物较高

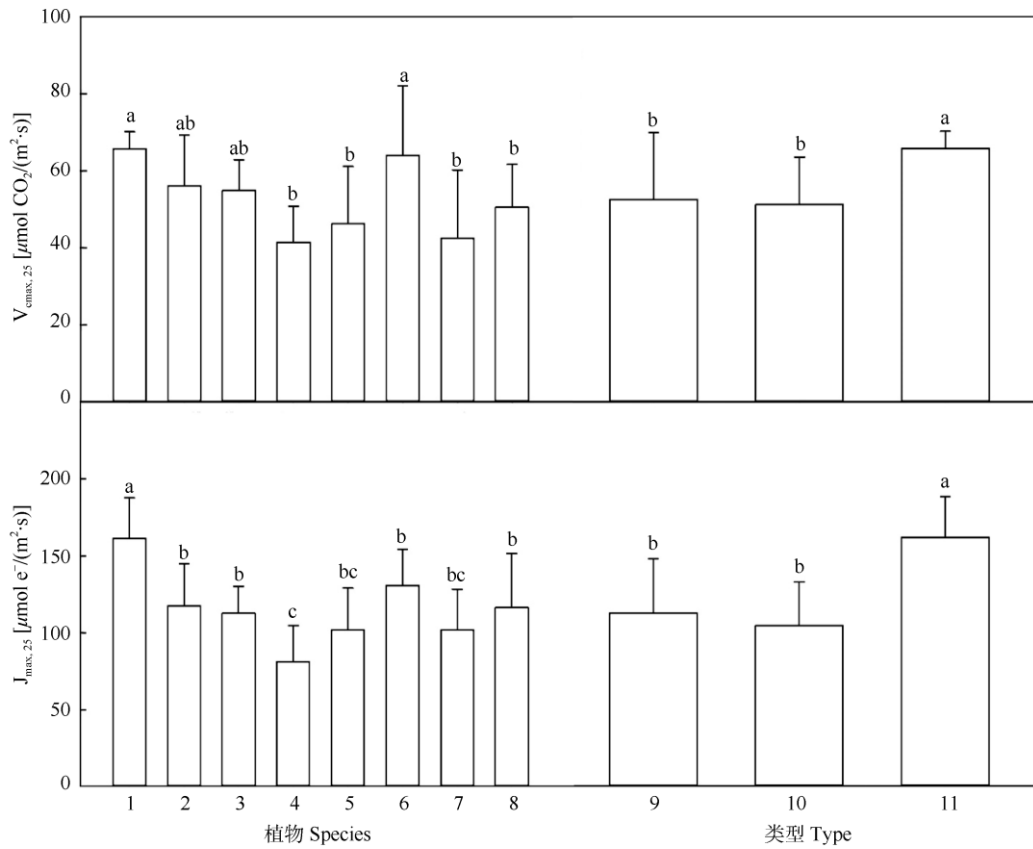


图 2 生长旺季植物的 V_{cmax,25} 和 J_{max,25}。1: 尾巨桉; 2: 鰲蒴锥; 3: 锥栗; 4: 荷木; 5: 九龙藤; 6: 雀梅藤; 7: 柞木; 8: 马甲子; 9: 岩溶植物; 10: 非岩溶乡土植物; 11: 非岩溶外来植物。柱上不同字母表示差异显著(P<0.05)。

Fig. 2 V_{cmax,25} and J_{max,25} of species in growing season. 1: *Eucalyptus grandis* × *E. urophylla*; 2: *Castanopsis fissa*; 3: *Castanea henryi*; 4: *Schima superba*; 5: *Bauhinia championii*; 6: *Sageretia thea*; 7: *Xylosma racemosum*; 8: *Paliurus ramosissimus*; 9: Karst plant; 10: Non karst native plant; 11: Non karst exotic plant. Different letters upon column indicate significant differences at 0.05 level.

表 1 不同地区植物 V_{cmax,25} 和 J_{max,25} 与温度和土壤含水量的相关关系

Table 1 Correlation between plant V_{cmax,25} and J_{max,25} and temperature and soil moisture content in Function relation

			回归方程 Regression equation	R ²	P
非岩溶外来植物 Non karst exotic plant	V _{cmax,25}	温度 Temperature	y=0.9483x+39.318	0.99	0.00
	V _{cmax,25}	土壤含水量 Soil moisture	y=-0.5046x+76.553	0.27	0.18
非岩溶乡土植物 Non karst native plant	J _{max,25}	温度 Temperature	y=4.5817x+21.585	0.97	0.00
	J _{max,25}	土壤含水量 Soil moisture	y=-1.8862x+187.57	0.16	0.25
	V _{cmax,25}	温度 Temperature	y=2.0674x+0.0547	0.67	0.00
	V _{cmax,25}	土壤含水量 Soil moisture	y=-4.2612x+201.07	0.21	0.00
岩溶植物 Karst plant	J _{max,25}	温度 Temperature	y=2.5842x+21.485	0.56	0.00
	J _{max,25}	土壤含水量 Soil moisture	y=-4.1870x+244.37	0.60	0.00
	V _{cmax,25}	温度 Temperature	y=1.2607x+9.3028	0.90	0.00
岩溶植物 Karst plant	V _{cmax,25}	土壤含水量 Soil moisture	y=-0.8481x+3.8899	0.29	0.03
	J _{max,25}	温度 Temperature	y=2.9221x+9.998	0.95	0.00
	J _{max,25}	土壤含水量 Soil moisture	y=-2.1042x-8.8123	0.35	0.02

的光合生产潜力与其长期在岩溶环境下的高温驯化有关^[23], 同时邓艳则指出岩溶区广泛存在的表层岩溶水可能是岩溶植物维持高生产潜力的水分来

源^[24]。因此, 我们认为岩溶植物在水、热、光等环境条件合适的情况下, 可以具有较高的生产潜力。

植物光合过程是多个酶参与的生化反应, 受环

境条件尤其是温度条件的深刻影响。 V_{cmax} 是植物核酮糖 1,5-二磷酸羧化酶含量和活性的最大值, 受温度影响较大。Krischbaum 等报道植物羧化速率随温度变化呈 S 型曲线^[23], 植物的 Rubisco 羧化反应随温度的升高而逐渐加速, 达到一定温度时羧化反应达到最大值然后又逐渐下降, 过高的温度会抑制羧化点 CO_2 的溶解度与 Rubisco 的活性^[25]。本研究中植物的光合能力与环境因子的相关性分析表明, 无论是岩溶植物还是非岩溶植物, $V_{\text{cmax},25}$ 和 $J_{\text{max},25}$ 与温度均呈极显著相关($P < 0.01$)。从表 2 可见, $V_{\text{cmax},25}$ 与温度的拟合方程中, 非岩溶乡土植物的斜率最大, 说明非岩溶乡土植物的 $V_{\text{cmax},25}$ 对环境温度的响应最为敏感。外来种尾巨桉的 $V_{\text{cmax},25}$ 与温度的拟合方程斜率最小, 截距最大, 表明尾巨桉的光合能力受温度影响较小, 在较大温度范围内保持在较高水平, 显示了尾巨桉对温度的较强适应能力, 也揭示了尾巨桉在我国热带亚热带地区被广泛种植的光合生理基础。董奇好对华南乡土树种光合能力的研究表明, 尾巨桉的光能转化率处于较高水平^[26], 这与本研究结果一致。岩溶植物的 $V_{\text{cmax},25}$ 对环境温度的敏感性高于尾巨桉, 但低于非岩溶乡土植物, 说明岩溶植物长期生长在高温的岩溶生境中, 已对干旱高温的岩溶环境产生较强的适应能力。土壤含水量与岩溶植物和非岩溶乡土植物的 $V_{\text{cmax},25}$ 和 $J_{\text{max},25}$ 的相关性也达显著水平($P < 0.05$), 但整体上土壤含水量对植物 $V_{\text{cmax},25}$ 和 $J_{\text{max},25}$ 的影响要明显小于环境温度, 即环境温度是影响该地区植物光合特征的主要因素。土壤含水量与光合参数间较弱的相关性, 可能是由本研究期间土壤水分相对充足, 对植物的光合能力构成的限制较少所致。有研究指出土壤水分显著影响了植物的光合速率、气孔导度和水分利用率^[27]。后续研究应加强对植物光合特征的长期监测, 以获取极端干旱时期的植物光合特征响应, 为极端气候变化下的植被动态研究提供依据。

本研究结果表明, Ethier & Livingston 模型对我国西南典型岩溶与非岩溶区典型植物光合特征的拟合效果较好, 适用于该区域植物光合特征的统一拟合估算。基于 Ethier & Livingston 模型的拟合结果, 岩溶植物的光合能力与非岩溶乡土植物的差异不显著。非岩溶植物的 $V_{\text{cmax},25}$ 和 $J_{\text{max},25}$ 与环境温度有显著的相关关系。相对于温度, 土壤水分变化对植物 $V_{\text{cmax},25}$ 和 $J_{\text{max},25}$ 的影响较小。

致谢 感谢中国地质调查局岩溶地质研究所会仙岩溶生态与水生态研究基地在野外试验过程中的支持。

参考文献

- [1] ZHANG X M, SHEN G, CHEN L, et al. Diurnal variation of photosynthesis and response to light intensity of *Koeleruteria bipinnata* [J]. Guangdong Agric Sci, 2015, 42(5): 109–114. doi: 10.3969/j.issn.1004-874X.2015.05.022.
张习敏, 申刚, 陈玲, 等. 复羽叶栲树光合作用日变化及光响应特征 [J]. 广东农业科学, 2015, 42(5): 109–114. doi: 10.3969/j.issn.1004-874X.2015.05.022.
- [2] NI L K, GU D X, HE W, et al. Research advances in plant ecological adaptability in karst area [J]. Chin J Ecol, 2019, 38(7): 2210–2217. doi: 10.13292/j.1000-4890.201907.033.
倪隆康, 顾大彤, 何文, 等. 岩溶区植物生态适应性研究进展 [J]. 生态学杂志, 2019, 38(7): 2210–2217. doi: 10.13292/j.1000-4890.201907.033.
- [3] CHEN W Y, CHEN Z Y, LUO F Y, et al. Comparison between modified exponential model and common models of light-response curve [J]. Chin J Plant Ecol, 2012, 36(12): 1277–1285. doi: 10.3724/SP.J.1258.2012.01277.
陈卫英, 陈真勇, 罗辅燕, 等. 光响应曲线的指数改进模型与常用模型比较 [J]. 植物生态学报, 2012, 36(12): 1277–1285. doi: 10.3724/SP.J.1258.2012.01277.
- [4] PENG C L, LIN Z F, SUN Z J, et al. Response of rice photosynthesis to CO_2 enrichment [J]. Acta Phytophysiol Sin, 1998, 24(3): 272–278.
彭长连, 林植芳, 孙梓健, 等. 水稻光合作用对加富 CO_2 的响应 [J]. 植物生理学报, 1998, 24(3): 272–278.
- [5] 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.
- [6] ETHIER G J, LIVINGSTON N J. On the need to incorporate sensitivity to CO_2 transfer conductance into the Farquhar-von Caemmerer-Berry leaf photosynthesis model [J]. Plant Cell Environ, 2004, 27(2): 137–153. doi: 10.1111/j.1365-3040.2004.01140.x.
- [7] MEDLYN B E, DREYER E, ELLSWORTH D, et al. Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis: II. A review of experimental data [J]. Plant Cell Environ, 2002, 25(9): 1167–1179. doi: 10.1046/j.1365-3040.2002.00891.x.
- [8] SHARKEY T D, BERNACCHI C J, FARQUHAR G D, et al. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C_3 leaves [J]. Plant Cell Environ, 2007, 30(9): 1035–1040. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01710.x.
- [9] TANG X L, CAO Y H, GU L H, et al. Advances in photo-physiological

- responses of leaves to environmental factors based on the FvCB model [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, 37(19): 6633–6645. doi: 10.5846/stxb201607161450.
- 唐星林, 曹永慧, 顾连宏, 等. 基于 FvCB 模型的叶片光合生理对环境因子的响应研究进展 [J]. *生态学报*, 2017, 37(19): 6633–6645. doi: 10.5846/stxb201607161450.
- [10] YUAN D X. Challenges and opportunities for karst research of our country under the new situation [J]. *Carsol Sin*, 2009, 28(4): 329–331. doi: 10.3969/j.issn.1001-4810.2009.04.001.
- 袁道先. 新形势下我国岩溶研究面临的机遇和挑战 [J]. *中国岩溶*, 2009, 28(4): 329–331. doi: 10.3969/j.issn.1001-4810.2009.04.001.
- [11] KOLB T E, MATYSSEK R. Limitations and perspectives about scaling ozone impacts in trees [J]. *Environ Pollut*, 2001, 115(3): 373–393. doi: 10.1016/S0269-7491(01)00228-7.
- [12] YE Z P, YU Q. A comparison of response curves of winter wheat photosynthesis to flag leaf intercellular and air CO₂ Concentrations [J]. *Chin J Ecol*, 2009, 28(11): 2233–2238.
- 叶子飘, 于强. 光合作用对胞间和大气 CO₂ 响应曲线的比较 [J]. *生态学杂志*, 2009, 28(11): 2233–2238.
- [13] DE PURY D G G, FARQUHAR G D. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models [J]. *Plant Cell Environ*, 1997, 20(5): 537–557. doi: 10.1111/j.1365-3040.1997.00094.x.
- [14] WALKER A P, BECKERMAN A P, GU L H, et al. The relationship of leaf photosynthetic traits- V_{cmax} and J_{max} -to leaf nitrogen, leaf phosphorus, and specific leaf area: A meta-analysis and modeling study [J]. *Ecol Evol*, 2014, 4(16): 3218–3235. doi: 10.1002/ece3.1173.
- [15] FAN Y Z, ZHONG Z M, ZHANG X Z. Determination of photosynthetic parameters V_{cmax} and J_{max} for a C₃ plant (spring hulless barley) at two altitudes on the Tibetan Plateau [J]. *Agric For Meteorol*, 2011, 151(12): 1481–1487. doi: 10.1016/j.agrformet.2011.06.004.
- [16] HIKOSAKA K, NIINEMETS Ü, ANTEN N P R. Canopy Photosynthesis: From Basics to Applications [M]. Dordrecht: Springer, 2016: 3–22.
- [17] ZHU Z H, HAN T, LIU J Q, et al. Biochemically-based model for photosynthetic parameter estimation using Bayesian method and its application in grapes in arid region [J]. *Chin J Eco-Agric*, 2017, 25(6): 876–883. doi: 10.13930/j.cnki.cjea.160967.
- 朱中华, 韩拓, 柳金权, 等. 基于贝叶斯方法的光合作用生化模型参数估计及其在干旱区葡萄上的应用 [J]. *中国生态农业学报*, 2017, 25(6): 876–883. doi: 10.13930/j.cnki.cjea.160967.
- [18] SU Y H, ZHU G F, MIAO Z W, et al. Estimation of parameters of a biochemically based model of photosynthesis using a genetic algorithm [J]. *Plant Cell Environ*, 2009, 32(12): 1710–1723. doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.02036.x.
- [19] WULLSCHLEGER S D. Biochemical limitations to carbon assimilation in C₃ plants: A retrospective analysis of the A/C_i curves from 109 species [J]. *J Exp Bot*, 1993, 44(5): 907–920. doi: 10.1093/jxb/44.5.907.
- [20] SUN G C, EHLERINGER J R. Gas exchange in *Schima superba*, a subtropical monsoonal forest tree [J]. *Photosynthetica*, 1986, 20: 158–163.
- [21] ZHANG J Z, LIN G Z, LIN Z F, et al. Response of photosynthesis to growth light intensity in some south subtropical woody plants [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2005, 13(5): 413–418. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2005.05.009.
- 张进忠, 林桂珠, 林植芳, 等. 几种南亚热带木本植物光合作用对生长光强的响应 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2005, 13(5): 413–418. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2005.05.009.
- [22] TANG R B, FU M C, WANG L, et al. Spatial differences and its environmental factors of vegetation primary productivity and soil respiration in karst and non-karst areas [J]. *Earth Environ*, 2020, 48(3): 307–317. doi: 10.14050/j.cnki.1672-9250.2020.48.038.
- 唐荣彬, 付梅臣, 王力, 等. 喀斯特岩溶、非岩溶区植被总初级生产力与土壤呼吸的空间差异及其环境因子分析 [J]. *地球与环境*, 2020, 48(3): 307–317. doi: 10.14050/j.cnki.1672-9250.2020.48.038.
- [23] KIRSCHBAUM M U F, FARQUHAR G D. Temperature dependence of whole-leaf photosynthesis in *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng [J]. *Aust J Plant Physiol*, 1984, 11(6): 519–538. doi: 10.1071/pp 9840519.
- [24] DENG Y. Coupling process between vegetation and epikarst water in karst critical zone, southwest typical peak-cluster depression area [D]. Wuhan: China University of Geosciences, 2018.
- 邓艳. 西南典型峰丛洼地岩溶关键带植被-表层岩溶水的耦合过程 [D]. 武汉: 中国地质大学, 2018.
- [25] WALCROFT A S, WHITEHEAD D, SILVESTER W B, et al. The response of photosynthetic model parameters to temperature and nitrogen concentration in *Pinus radiata* D. Don [J]. *Plant Cell Environ*, 1997, 20(11): 1338–1348. doi: 10.1046/j.1365-3040.1997.d01-31.x.
- [26] DONG Q Y. Effects of light utilization capacity on seedlings of *Eucalyptus urophylla* × *E. grandis* Mixed with native tree species [D]. Guangzhou: South China Agricultural University, 2016.
- 董奇好. 尾巨桉与乡土树种苗木混交对光能利用的效应 [D]. 广州: 华南农业大学, 2016.
- [27] CAI X A, SUN G C, ZHAO P, et al. The effects of soil water content on photosynthesis in leaves of *Kmeria septentrionalis* seedlings [J]. *J Trop Subtrop Bot*, 2004, 12(3): 207–212. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2004.03.003.
- 蔡锡安, 孙谷畴, 赵平, 等. 土壤水分对单性木兰幼苗光合特性的影响 [J]. *热带亚热带植物学报*, 2004, 12(3): 207–212. doi: 10.3969/j.issn.1005-3395.2004.03.003.