

基于 FvCB 模型的几种草本和木本植物 光合生理生化特性

唐星林^{1,2} 周本智^{1,2*} 周 燕³ 倪 霞^{1,2,4} 曹永慧^{1,2} 顾连宏⁵

(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新安江林场, 浙江建德 311600; ⁴南京林业大学生物与环境学院, 南京 210037; ⁵美国橡树岭国家实验室气候变化研究所, 美国田纳西州橡树岭 37831)

摘 要 为研究不同生活型植物的光合能力及其叶片光合机构,采用直角双曲线修正模型和 C3 植物 FvCB 模型对 7 种木本植物和 4 种草本植物的 CO₂ 响应曲线进行拟合,并对不同木本植物、不同草本植物和 2 种生活型植物的最大净光合速率($P_{n\max}$)、Rubisco 酶最大羧化速率($V_{c\max}$)、最大电子传递速率(J_{\max})、光合暗呼吸速率(R_d)和叶肉阻力(r_m)等参数进行比较.结果表明:7 种木本植物 $P_{n\max}$ 大小顺序为乌桕、苎麻>润楠、海桐>青冈、苦槠、娜塔栎;乌桕、苎麻、润楠和海桐的 $V_{c\max}$ 显著大于青冈和苦槠; J_{\max} 大小顺序为乌桕>苎麻、海桐>娜塔栎、苦槠和青冈;润楠和苦槠的 r_m 显著大于乌桕、海桐和苎麻.商陆的 $P_{n\max}$ 显著大于藿香蓟和土牛膝;4 种草本植物的 $V_{c\max}$ 无显著差异;商陆的 J_{\max} 显著大于藿香蓟;龙葵和土牛膝的 r_m 显著大于藿香蓟;商陆的 R_d 显著大于藿香蓟和土牛膝.木本植物的 $P_{n\max}$ 、 $V_{c\max}$ 、 J_{\max} 和 r_m 光合参数均显著大于草本植物,但二者的 R_d 无显著差异.不同物种之间以及 2 种生活型植物光合能力的差异主要是由叶片内部 Rubisco 酶羧化能力、电子传递能力和叶肉阻力等差异引起的.

关键词 FvCB 模型; 木本植物; 草本植物; 生理生化特性; 光合能力

Photo-physiological and photo-biochemical characteristics of several herbaceous and woody species based on FvCB model. TANG Xing-lin^{1,2}, ZHOU Ben-zhi^{1,2*}, ZHOU Yan³, NI Xia^{1,2,4}, CAO Yong-hui^{1,2}, GU Lian-hong⁵ (¹Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, China; ²Qianjiangyuan Forest Ecosystem Research Station, State Forestry Administration, Hangzhou 311400, China; ³Xin'anjiang Forest Center, Jiande 311600, Zhejiang, China; ⁴College of Biology and the Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China; ⁵Institute of Climate Change, Oak Ridge National Laboratory, Oak Ridge, TN 37831, USA).

Abstract: To explore the photosynthetic capacity and the leaf photosynthetic apparatus for plants with different life forms, CO₂ response curves of 7 woody species and 4 herbaceous species were fitted by the modified rectangular hyperbolic model and the FvCB model, and the photosynthetic parameters, including maximum net photosynthetic rate ($P_{n\max}$), maximal Rubisco carboxylation rate ($V_{c\max}$), maximal electron transport rate (J_{\max}), day respiration (R_d), and mesophyll resistance to CO₂ transport (r_m), were compared among different woody species, among different herbaceous species, and between woody and herbaceous life-forms, respectively. The results showed $P_{n\max}$ of seven woody species descended in the order of *Sapium sebiferum* and *Boehmeria nivea* > *Machilus pingii* and *Pittosporum tobira* > *Cyclobalanopsis glauca*, *Castanopsis sclerophylla*, and *Quercus nuttallii*. $V_{c\max}$ of *S. sebiferum*, *B. nivea*, *M. pingii*, and *P. tobira* was significantly higher than that of *C. glauca* and *C. sclerophylla*. J_{\max} of woody species was in descending order as *S. sebiferum* > *B.*

本文由国家重点研发计划项目(2016YFD0600202)、国家林业局 948 项目(2014-4-57)、浙江省自然科学基金项目(LY13C160002)、中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(RISF2013002)和中国林业科学研究院基本科研业务费专项资金项目(CAFYBB2011007)资助 This work was supported by the National Key Research and Development Program of China (2016YFD0600202), the 948 Program of State Forestry Administration (2014-4-57), the Natural Science Foundation of Zhejiang Province, China (LY13C160002), the Special Fund for Scientific Research in the Central Public-interest Research Institutes (RISF2013002), and the Basic Research Fund of Chinese Academy of Forestry (CAFYBB2011007).

2016-09-22 Received, 2017-02-22 Accepted.

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

nivea and *P. tobira* > *Q. nuttallii*, *C. sclerophylla*, and *C. glauca*. r_m of *M. pingii* and *C. sclerophylla* was higher than that of *S. sebiferum*, *P. tobira* and *B. nivea*. $P_{n\max}$ of *Phytolacca acinosa* was significantly higher than that of *Ageratum conyzoides* and *Achyranthes aspera*. There was no significant difference in $V_{c\max}$ among 4 herbaceous species. J_{\max} of *P. acinosa* was higher than that of *A. conyzoides*. r_m of *S. nigrum* and *A. aspera* was higher than that of *A. conyzoides*. R_d of *P. acinosa* was higher than that of *A. conyzoides* and *A. aspera*. The photosynthetic parameters ($P_{n\max}$, $V_{c\max}$, J_{\max} and r_m) of woody species were significantly higher than those of herbaceous species, but no significant difference was found in R_d between woody and herbaceous species. In conclusion, the difference in photosynthetic capacity among different species and between the two plant life-forms resulted from the difference in Rubisco carboxylation capacity, electron transport capacity, and mesophyll resistance among these species.

Key words: FvCB model; woody species; herbaceous species; physiological and biochemical characteristics; photosynthetic capacity.

随着大气 CO₂ 浓度升高和全球变暖进程的加快,森林生态系统固碳能力和碳汇潜力的研究已成为全球碳循环研究的一个重要课题^[1].木本植物与草本植物是森林植物主要的两种生活型,并构成森林生态系统的垂直结构^[2].木本植物和草本植物的光合能力直接影响到森林生态系统的固碳能力.因此,木本、草本生活型植物光合能力的相关研究有助于更好地理解森林生态系统的固碳功能.然而,植物的光合能力不仅受环境因子影响,还与植物本身的生理生化特性密切相关^[3-4].由于叶片内部的光合生理生化反应过程非常复杂,普通的光合经验模型虽然可以描述光合速率与环境因子间的数量关系^[5-6],但是不能反映叶片光合生理生化特性^[7].而 Farquhar 等^[8]提出的 C3 植物 FvCB 光合模型可以模拟植物叶片内部的光合生理生化反应过程,并用来分析净光合速率的 CO₂ 响应曲线 (A/C_i 曲线),获得 Rubisco 酶最大羧化速率 ($V_{c\max}$)、最大电子传递速率 (J_{\max})、磷酸丙糖的最大转运速率 (T_p)、叶肉阻力 (r_m) 和光合暗呼吸速率 (R_d) 等光合生化参数,进而预测植物叶片光合系统的内部变化状况^[8-10],反映影响叶片光合能力的光合生理生化特性.但目前国内相关研究较少,仅见一些研究综述以及温室茄子光合生化模型模拟分析^[7,11-12].

本文以亚热带地区常见的 7 种木本植物和 4 种草本植物为材料,采用最新的双重优化法 (exhaustive dual optimization, EDO) 对不同物种的 A/C_i 曲线进行 FvCB 模型模拟分析^[13],并利用 $V_{c\max}$ 、 J_{\max} 、 T_p 、 r_m 和 R_d 等光合参数探索影响不同物种和不同生活型植物光合能力的叶片内部光合生理生化特性,更好地理解森林不同层次植物的光合固碳能力及其内部机理,为亚热带地区造林物种的选择与配置提供参考,以建设碳汇能力较好的人工林.

1 材料与方法

1.1 植物材料

选取分布于亚热带地区的苦槠 (*Castanopsis sclerophylla*)、青冈 (*Cyclobalanopsis glauca*)、润楠 (*Machilus pingii*)、乌桕 (*Sapium sebiferum*)、娜塔栎 (*Quercus nuttallii*)、海桐 (*Pittosporum tobira*)、苕麻 (*Boehmeria nivea*) 7 种木本植物和藿香蓟 (*Ageratum conyzoides*)、龙葵 (*Solanum nigrum*)、商陆 (*Phytolacca acinosa*)、土牛膝 (*Achyranthes aspera*) 4 种草本植物作为材料.其中,苦槠、青冈、润楠和乌桕是亚热带常绿阔叶林的主要组成树种.藿香蓟、龙葵、商陆和土牛膝广泛分布于亚热带地区的山谷、山坡、林下或林缘.2015 年 5 月,购买 7 种木本植物的 2 年生实生苗木,移栽 4 种草本植物的 1 年生实生苗,每种植物选取大小一致的幼苗各 8 株,种植于相同规格的花盆中,并放置于浙江钱江源生态站的庙山坞自然保护区 (30°3′—30°6′ N, 119°56′—120°2′ E) 的实验地.以园土和草炭土 (3 : 1) 的混合土作为栽植土,定期浇水施肥,保证水分和养分的充足供应.

1.2 CO₂ 响应曲线测量

2015 年 10 月,选取 5 株长势一致的健壮植株,并选择每株植物顶部生长旺盛的叶片进行试验. A/C_i 曲线采用美国 LICOR 公司的便携式光合仪 (Li-6400XT) 进行测量.植物叶片先在净饱和光合有效辐射 (1200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、温度 (25±2) °C、空气相对湿度 60%~70% 等条件下诱导 30 min 以上,直到光合速率和气孔导度相对稳定.再利用 Li-6400-01 液化钢瓶控制参比室中的 CO₂ 浓度依次为 400、300、200、100、50、450、600、800、1000、1200 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,并测定净光合速率,每种植物重复测量 5 片叶.

1.3 C3 植物 FvCB 光合模型及其光合参数

C3 植物 FvCB 光合模型^[9]主要包括 Rubisco 酶活性限制、RuBP 再生速率限制和磷酸丙糖转运 (TPU) 速率限制阶段^[13]:

当 $C_c > \Gamma^*$ 时,
 $A = \min(A_c, A_j, A_p)$
当 $C_c \leq \Gamma^*$ 时,
 $A = \min(A_c, A_j)$ (1)

式中: C_c 为 Rubisco 酶羧化位点的 CO_2 浓度; Γ^* 为缺乏暗呼吸的叶绿体 CO_2 补偿点 (经验值为 3.743 Pa)^[14]; A 为净光合速率; A_c 为 Rubisco 酶活性限制阶段的净光合速率; A_j 为 RuBP 再生速率限制阶段的净光合速率; A_p 为 TPU 限制阶段的净光合速率。

当光合作用受 Rubisco 酶活性限制时, 净光合速率(A_c)为:

$$A_c = \frac{C_c - \Gamma^*}{C_c + K_c(1 + O/K_o)} V_{c \max} - R_d$$
 (2)

式中: $V_{c \max}$ 为 Rubisco 酶最大羧化速率; K_c 为 RuBP 酶羧化反应米氏常数 (经验值为 27.238 Pa); K_o 为 RuBP 酶氧化反应米氏常数 (经验值为 16582 Pa); O 为氧气浓度 (经验值为 21220 Pa)^[14]; R_d 为光下暗呼吸速率。

当光合作用受 RuBP 再生速率限制时, 净光合速率(A_j)为:

$$A_j = J \cdot \frac{C_c - \Gamma^*}{4C_c + 8\Gamma^*} - R_d$$
 (3)

式中: J 为 PS II 电子传递速率; J 与最大电子传递速率(J_{\max})的关系常用经验公式进行描述^[10]。

$$J = \frac{I_2 + J_{\max} - \sqrt{(I_2 + J_{\max})^2 - 4\theta I_2 J_{\max}}}{2\theta}$$
 (4)

式中: θ 为非直角双曲线函数曲率 (经验值为 1); I_2 为 PS II 吸收的有效光辐射^[10]。

$$I_2 = PAR \alpha_i f_{II} \Phi_{PSII \max}$$
 (5)

式中: PAR 为光合有效辐射; α_i 为叶片的光吸收系数 (经验值为 0.85); f_{II} 为光能在光系统 I (PSI) 和光系统 II (PS II) 中分配的比例 (经验值为 0.5); $\Phi_{PSII \max}$ 为最大 PS II 光化学效率 (经验值为 1)^[15]。

当光合作用受磷酸丙糖转运速率限制时, 净光合速率(A_p)为:

$$A_p = 3T_p - R_d$$
 (6)

式中: T_p 为磷酸丙糖的最大转运速率。

叶肉阻力(r_m)为:

$$r_m = \frac{(C_i - C_c)}{A}$$
 (7)

式中: C_i 为胞间 CO_2 浓度。

为进行 A/C_i 曲线的拟合, 需将 A_c 和 A_j 整理成 C_i 的函数^[16]。结合公式 (2) 和公式 (7) 得到 A_c 关于 C_i 的函数:

$$A_c^2 - A_c \left\{ \frac{\left[C_i + K_c \left(1 + \frac{O}{K_o} \right) \right]}{r_m} + V_{c \max} - R_d \right\} + \frac{\left\{ V_{c \max} (C_i - \Gamma^*) - R_d \left[C_i + K_c \left(1 + \frac{O}{K_o} \right) \right] \right\}}{r_m} = 0$$
 (8)

求解公式 (8) 并取正解得:

$$A_c = \frac{b - \sqrt{b^2 - 4c}}{2}$$

$$b = \frac{\left[C_i + K_c \left(1 + \frac{O}{K_o} \right) \right]}{r_m} + V_{c \max} - R_d$$

$$c = \frac{\left\{ V_{c \max} (C_i - \Gamma^*) - R_d \left[C_i + K_c \left(1 + \frac{O}{K_o} \right) \right] \right\}}{r_m}$$

结合公式 (3) 和公式 (7) 得到 A_j 关于 C_i 的函数:

$$A_j^2 - A_j \left[\frac{(C_i + 2\Gamma^*)}{r_m} + \frac{J}{4} - R_d \right] + \frac{\left\{ \frac{(C_i - \Gamma^*)J}{4} - R_d (C_i + 2\Gamma^*) \right\}}{r_m} = 0$$
 (9)

求解公式 (9) 并取正解得:

$$A_j = \frac{b - \sqrt{b^2 - 4c}}{2}$$

$$b = \frac{(C_i + 2\Gamma^*)}{r_m} + \frac{J}{4} - R_d$$

$$c = \frac{\left\{ \frac{(C_i - \Gamma^*)J}{4} - R_d (C_i + 2\Gamma^*) \right\}}{r_m}$$
 (10)

1.4 数据处理

采用直角双曲线修正模型^[12]拟合 A/C_i 曲线获得最大净光合速率 ($P_{n \max}$)。FvCB 光合模型拟合过程参考 Gu 等^[13]的研究, 其中, Rubisco 酶活性阶段可获得特异性参数 $V_{c \max}$ 和共同参数 r_m 、 R_d , RuBP 再生速率限制阶段可获得特异性参数 J_{\max} 和共同参数 r_m 、 R_d , TPU 再生限制阶段可获得特异性参数 T_p 。对获得的光合参数进行如下分析: 1) 对 7 种木本植物和 4 种草本植物的光合参数先采用 Dixon 法去除异常值, 进行 Kolmogorov-Smirnov 正态性检验, 再分别进行单因素方差分析 (one-way ANOVA), 参数间差

异的显著性采用 Duncan 多重比较检验 ($\alpha = 0.05$) ; 2) 把 4 种草本植物的光合参数组成草本生活型植物的光合参数数据, 把 7 种木本植物的光合参数组成木本生活型植物的光合参数数据; 再采用 Dixon 法去除异常值并进行 Kolmogrov-Smirnov 正态性检验, 对服从正态分布、不服从正态分布的数据分别采用独立样本 t 检验、Wilcoxon 秩和检验进行大小比较 ($\alpha = 0.05$). 利用 SPSS 13.0、R3.2.0 和 Excel 软件进行数据统计分析和作图. 表中数据为平均值 \pm 标准误.

2 结果与分析

2.1 A/C_i 曲线的 FvCB 模型模拟分析

在 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光合有效辐射 (PAR) 下, 11 种植物的 A 均随 C_i 的增大而逐渐增加, 最后趋于平缓, 达到饱和. 以海桐的 A/C_i 曲线为例 (图 1), A/C_i 曲线大致可以分为前后 2 个部分. 第一部分, 随 C_i 的增大, A 几乎呈线性增加 (空心点), 说明光合作用受 Rubisco 酶活性大小的限制. 第二部分, 随 C_i 的增大, A 的增加趋缓 (实心点), 说明光合作用受 RuBP 再生速率大小的限制. A/C_i 曲线的 FvCB 模型拟合结果见图 1, 2 条拟合线交点的 C_i 值为 Rubisco 酶限制阶段与 RuBP 限制阶段的临界胞间 CO_2 浓度 (C_{i_CJ}). 11 种植物的 A/C_i 曲线均未出现 TPU 转运速率限制. 采用决定系数 (R^2) 对 FvCB 模型的拟合效果进行分析, 4 种草本植物拟合的 R^2 为 $0.9871 \sim 0.9998$, 7 种木本植物 FvCB 模型拟合的 R^2 为 $0.9828 \sim 0.9998$, 这说明 FvCB 模型对 11 种植物 A/C_i 曲线的拟合效果均较好.

2.2 7 种木本植物光合参数比较

$V_{c \max}$ 、 J_{\max} 、 r_m 和 R_d 等光合参数分别反映植物叶片叶肉细胞 Rubisco 酶的羧化能力、光合电子传递能力、叶肉细胞对 CO_2 扩散的阻力和光下线粒体呼吸速率. 7 种木本植物叶片 $P_{n \max}$ 、 $V_{c \max}$ 、 J_{\max} 、 R_d 和 r_m

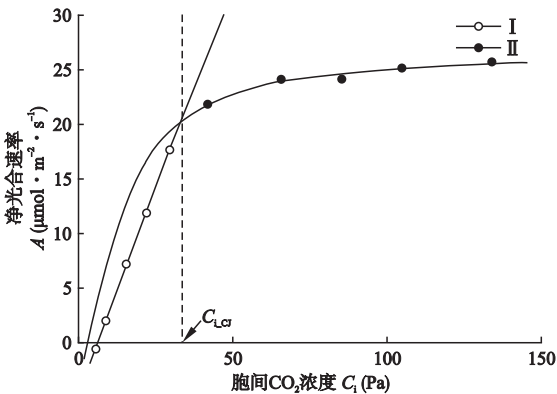


图 1 光合有效辐射 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 下海桐叶片的 CO_2 响应曲线

Fig.1 Photosynthesis CO_2 response curve (A/C_i) for *Pittosporum tobira* under photosynthetic active radiation of $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

I : Rubisco 酶活性限制阶段 Rubisco carboxylation-limited stage; II : RuBP 再生限制阶段 RuBP regeneration-limited stage. C_{i_CJ} : Rubisco 酶限制阶段与 RuBP 限制阶段临界点的胞间 CO_2 浓度 Intercellular CO_2 concentration of the transition point between Rubisco carboxylation-limited and RuBP regeneration-limited state.

等光合参数均存在显著差异, 其中, $P_{n \max}$ 、 $V_{c \max}$ 和 J_{\max} 分别为 $16.8 \sim 31.6$ 、 $41.6 \sim 92.6$ 和 $72.3 \sim 123.1 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (表 1). 叶片 $P_{n \max}$ 表现为乌桕和苎麻 > 润楠和海桐 > 青冈、苦槠和娜塔栎. 乌桕、苎麻、润楠和海桐叶片的 $V_{c \max}$ 显著大于青冈和苦槠. 叶片 J_{\max} 表现为乌桕 > 苎麻和海桐 > 娜塔栎、苦槠和青冈. 7 种木本植物的 r_m 、 R_d 和 C_{i_CJ} 分别为 $0.36 \sim 2.12 \text{ m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{mol}^{-1}$ 、 $0.61 \sim 1.64 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $36.3 \sim 49.5 \text{ Pa}$. 润楠和苦槠叶片的 r_m 显著大于乌桕、海桐和苎麻. 乌桕、娜塔栎和青冈叶片的 R_d 显著大于苦槠和润楠. 青冈和海桐叶片 C_{i_CJ} 显著大于润楠和苎麻. 这表明乌桕和苎麻叶片较强的光合能力主要是由于乌桕和苎麻叶片的 Rubisco 酶羧化能力和光合电子传递能力均较强, 并且叶肉阻力较小; 青冈、苦槠和娜塔栎叶片的 Rubisco 酶羧化能力和光合电子传递能力均较小, 而且叶肉阻力较大, 导致其叶片光合能力较弱.

表 1 7 种木本植物光合参数
Table 1 Photosynthetic parameters of seven woody species

物种 Species	$P_{n \max}$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$V_{c \max}$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	J_{\max} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	r_m ($\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{mol}^{-1}$)	R_d ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	C_{i_CJ} (Pa)
青冈 <i>Cyclobalanopsis glauca</i>	16.8±0.6a	41.6±4.5a	72.3±0.9a	1.44±0.16bc	1.39±0.10c	49.5±5.5b
苦槠 <i>Castanopsiss clerophylla</i>	17.1±0.5a	55.1±3.7a	79.4±3.1ab	1.66±0.08cd	0.80±0.11ab	45.2±2.4ab
娜塔栎 <i>Quercus nuttallii</i>	17.0±0.5a	63.5±8.8ab	94.6±5.0b	1.36±0.20bc	1.64±0.38c	40.4±3.9ab
海桐 <i>Pittosporum tobira</i>	20.1±0.7b	77.9±6.1bc	113.8±2.4cd	0.89±0.15ab	1.36±0.21bc	49.1±1.6b
润楠 <i>Machilus pingii</i>	19.7±0.7b	83.5±7.7bc	97.3±2.5bc	2.12±0.27d	0.61±0.07a	38.3±1.7a
乌桕 <i>Sapium sebiferum</i>	31.6±0.8c	87.8±7.4c	149.0±12.0e	0.36±0.13a	1.45±0.16c	41.4±1.1ab
苎麻 <i>Boehmeria nivea</i>	28.1±0.6c	92.6±11.6c	123.1±4.4d	0.99±0.17b	1.21±0.09bc	36.3±3.2a

同列不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters in the same column meant significant difference at 0.05 level. 下同 The same below.

表 2 4 种草本植物光合参数
Table 2 Photosynthetic parameters of four herbaceous species

物种 Species	$P_{n\max}$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$V_{c\max}$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	J_{\max} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	r_m ($\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{mol}^{-1}$)	R_d ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$C_{i\text{-CJ}}$ (Pa)
藿香蓟 <i>Ageratum conyzoides</i>	14.6±0.9a	40.0±1.6a	71.4±6.2a	0.29±0.13a	0.83±0.04ab	38.0±2.0a
商陆 <i>Phytolacca acinosa</i>	19.2±1.7b	41.0±4.5a	94.4±5.1b	0.34±0.09ab	1.40±0.11c	55.3±6.5b
龙葵 <i>Solanum nigrum</i>	16.5±0.7ab	43.3±2.5a	83.0±1.0ab	0.99±0.41b	1.13±0.12bc	41.1±2.8a
土牛膝 <i>Achyranthes aspera</i>	13.7±1.1a	58.7±7.8a	84.3±6.5ab	0.99±0.17b	0.74±0.11a	35.6±0.5a

表 3 木本植物和草本植物的光合参数
Table 3 Photosynthetic parameters of woody and herbaceous plants

类型 Type	$P_{n\max}$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	$V_{c\max}$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	J_{\max} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	R_d ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	r_m ($\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{mol}^{-1}$)	$C_{i\text{-CJ}}$ (Pa)
木本植物 Woody plant	14.3-15.8-17.3a *	45.2±1.3a	102.8±4.5a	1.16±0.08a	0.89-1.21-1.61a *	40.2±1.2a
草本植物 Herbaceous plant	17.0-19.5-27.1b *	68.2±1.4b	83.4±3.2b	1.03±0.08a	0.39-0.56-0.86b *	42.5±1.2a

* 四分位数 (第一四分位数-中位数-第三四分位数) Quartiles (first quartile-median value-third quartile).

2.3 4 种草本植物光合参数比较

4 种草本植物叶片 $P_{n\max}$ 、 J_{\max} 、 R_d 、 r_m 和 $C_{i\text{-CJ}}$ 光合参数存在显著差异,其中, $P_{n\max}$ 、 J_{\max} 、 r_m 、 R_d 和 $C_{i\text{-CJ}}$ 分别为 13.7 ~ 19.2 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、71.4 ~ 123.1 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、0.29~0.99 $\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{mol}^{-1}$ 、0.74~1.4 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 35.6~55.3 Pa(表 2)。藿香蓟、龙葵和土牛膝叶片的 $P_{n\max}$ 均无显著差异,但商陆叶片的 $P_{n\max}$ 显著大于藿香蓟和土牛膝。商陆、龙葵和土牛膝叶片的 J_{\max} 均无显著差异,但商陆叶片 J_{\max} 显著大于藿香蓟。商陆、龙葵和土牛膝叶片的 r_m 均无显著差异,而龙葵和土牛膝叶片的 r_m 均显著大于藿香蓟。商陆叶片的 R_d 显著大于藿香蓟和土牛膝。商陆叶片 $C_{i\text{-CJ}}$ 显著大于其他 3 种植物。但是,4 种草本植物叶片的 $V_{c\max}$ 差异不显著(表 2), $V_{c\max}$ 为 40 ~ 58.7 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。这表明商陆叶片较强的光合能力是由于其叶片具有较强的光合电子传递能力,而其他 3 种植物 Rubisco 酶羧化能力和光合电子传递能力相似,最终使得其光合能力无显著差异。

2.4 不同生活型植物光合参数比较

Kolmogrov-Smirnov 正态性检验结果显示,木本植物和草本植物叶片的 J_{\max} 和 R_d 参数均服从正态分布,而 $P_{n\max}$ 、 $V_{c\max}$ 、 r_m 和 $C_{i\text{-CJ}}$ 不服从正态分布,其中, $V_{c\max}$ 和 r_m 服从对数正态分布。因此,对木本植物和草本植物叶片的 J_{\max} 和 R_d 采用独立样本 t 检验进行大小比较,并采用算数均值和标准误进行描述性统计;对 $P_{n\max}$ 、 $V_{c\max}$ 、 r_m 和 $C_{i\text{-CJ}}$ 采用 Wilcoxon 秩和非参数检验进行大小比较,并采用几何均值和几何标准差(或 4 分位数)进行描述性统计。由表 3 可以看出,木本植物的 $P_{n\max}$ 、 $V_{c\max}$ 、 J_{\max} 和 r_m 光合参数均显著大于

草本植物。木本植物和草本植物的 R_d 和 $C_{i\text{-CJ}}$ 参数无显著差异。木本植物叶片叶肉导度对叶片光合能力的限制较大,但由于木本植物 Rubisco 酶羧化能力和光合电子传递能力均较强,使得木本植物光合能力大于草本植物。

3 讨 论

CO₂ 作为植物光合作用的基本原料,是光合作用和植物生长的限制因子, A/C_i 曲线是判定植物光合能力的重要方法,通过曲线可以获得与植物光合能力相关的生理生化参数。因此,许多学者提出不同的 A/C_i 曲线模型,从经验模型到机理模型。其中,以 Farquhar 等^[8] 建立的 FvCB 模型的应用最为广泛。本研究采用 FvCB 模型对 11 种植物的光合生理生化特性进行研究,结果表明,在 1200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强和低 CO₂ 浓度 ($C_i < C_{i\text{-CJ}}$) 下,11 种植物的光合作用受 Rubisco 酶活性限制,而在高 CO₂ 浓度 ($C_i > C_{i\text{-CJ}}$) 下,光合作用受 RuBP 再生速率限制,而没有出现 TPU 转运速率限制阶段。其原因可能是当 CO₂ 浓度较低时,光合底物 RuBP 的浓度过量,光合作用受 Rubisco 酶活性大小的限制,而随着 CO₂ 浓度升高,RuBP 的再生速率小于其消耗速率,导致 RuBP 浓度不足而限制光合作用。本研究采用的 CO₂ 浓度梯度可能还未导致植物受到较大的胁迫,没有出现光合速率随 CO₂ 浓度增加而下降的现象,这可能是光合作用没有受到 TPU 转运速率限制的原因。

FvCB 模型拟合 A/C_i 曲线可以计算出 $V_{c\max}$ 、 J_{\max} 、 r_m 和 R_d 等光合参数,为研究植物光合能力及其内部原因提供了依据。由表 1 可见,7 种木本植物的

光合能力之间均存在显著差异,这可能与不同植物叶片结构和成分的不同^[17]有关。有研究表明,叶片光合能力主要与叶肉细胞内光合系统的内在变化状态有关^[7]。本研究采用 FvCB 模型对其叶片内部原因进行研究,结果表明,7 种木本植物叶片光合能力的差异主要由 Rubisco 酶的羧化能力、光合电子传递能力和叶肉阻力等差异引起,这可能与不同植物叶片叶肉细胞内 Rubisco 酶含量及活性、光合电子传递组分含量^[18]、CO₂ 扩散路径长度^[19]和水通道蛋白含量^[20-21]等的差异有关,但具体的相关性还得结合生理指标的测量进行研究。由于叶片厚度可能增加 CO₂ 在叶肉细胞内的扩散路径^[22-23],润楠和苦槠叶片较大的叶肉阻力可能与其相对较厚的革质叶片有关。由表 2 可见,4 种草本植物的光合能力均存在显著差异,但 Rubisco 酶的羧化能力差异不显著,这表明草本植物叶片叶肉细胞内 Rubisco 酶含量及活性可能相差不大,而不同草本植物间光合能力的差异可能是由光合电子传递能力和叶肉阻力等其他因素引起的。

由表 3 可知,木本植物的光合能力均显著大于草本植物,这可能与木本植物较大的 Rubisco 酶羧化能力和光合电子传递能力有关。Wullschlegel^[24]发现,一年生草本植物的 $V_{c\max}$ 和 J_{\max} 均大于多年生木本植物,但本研究发现,木本植物的 $V_{c\max}$ 和 J_{\max} 均显著大于草本植物(表 3)。有研究表明, $V_{c\max}$ 和 J_{\max} 的大小主要与植物叶片内部光合系统中 Rubisco 酶组分和电子传递组分的含量有关^[25],同时植物叶片 PS II 反应中心复合体(cyt f)、ATP 合成酶、Rubisco 酶等受光照、温度、水分和 N 营养等环境条件的影响^[26-29]。由于本研究中所有植物处在相同的环境条件下,说明木本植物与草本植物 $V_{c\max}$ 和 J_{\max} 的差异可能与木本和草本 2 种生活型植物本身的光合特性有关。另外,本研究还发现,木本植物的叶肉阻力均显著大于草本植物(表 3),这可能与草本植物叶片厚度较薄有关。在近饱和光强下,几种木本植物的光合能力均大于草本植物,但由于森林中不同冠层和不同位置叶片的实际光强是变化的,要深入研究森林中不同植物的光合固碳能力,还需要结合生境特征进一步开展实际光强下不同植物光合生理生化特性的研究。

参考文献

[1] Nie H (聂 昊), Wang S-Q (王绍强), Zhou L (周蕾), *et al.* Carbon sequestration potential of forest vege-

- tation in Jiangxi and Zhejiang provinces based on national forest inventory. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **22**(10): 2581–2588 (in Chinese)
- [2] Zhu Y (祝 燕), Zhao G-F (赵谷凤), Zhang L-W (张俪文), *et al.* Community composition and structure of Gutianshan forest dynamic plot in a mid-subtropical evergreen broad-leaved forest east China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2008, **32**(2): 262–273 (in Chinese)
- [3] Sun J, Zhang J, Larue CT, *et al.* Decrease in leaf sucrose synthesis leads to increased leaf starch turnover and decreased RuBP regeneration-limited photosynthesis but not Rubisco-limited photosynthesis in *Arabidopsis* null mutants of SPSA1. *Plant, Cell and Environment*, 2011, **34**: 592–604
- [4] Price GD, Badger MR, Von CS. The prospect of using cyanobacterial bicarbonate transporters to improve leaf photosynthesis in C3 crop plants. *Plant Physiology*, 2010, **155**: 20–26
- [5] Wu T-G (吴统贵), Zhou H-F (周和锋), Wu M (吴明), *et al.* Dynamics of *Salix matsudana* photosynthesis and its relations to environmental factors. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2008, **27**(12): 2056–2061 (in Chinese)
- [6] Wang Z-H (王振华), Sun H-Y (孙宏勇), Zhang X-Y (张喜英), *et al.* Response of photosynthesis of different winter wheat cultivars to environmental factors. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica* (华北农学报), 2007, **22**(1): 9–12 (in Chinese)
- [7] Gao Z-K (高志奎), Gao R-F (高荣孚), He J-P (何俊萍), *et al.* Analysis of photosynthetic simulation by a biochemical model or mathematical model in greenhouse egg plant. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2007, **27**(6): 2265–2271 (in Chinese)
- [8] Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, 1980, **149**: 78–90
- [9] von Caemmerer S. Steady-state models of photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 2013, **36**: 1617–1630
- [10] Long SP, Bernacchi CJ. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany*, 2003, **54**: 2393–2401
- [11] Zhang Y-M (张彦敏), Zhou G-S (周广胜). Advances in leaf maximum carboxylation rate and its response to environmental factors. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2012, **32**(18): 5907–5917 (in Chinese)
- [12] Ye Z-P (叶子飘). A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO₂. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2010, **34**(6): 727–740 (in Chinese)
- [13] Gu L, Pallardy SG, Tu K, *et al.* Reliable estimation of biochemical parameters from C3 leaf photosynthesis-intercellular carbon dioxide response curves. *Plant, Cell and Environment*, 2010, **33**: 1852–1874
- [14] Sharkey TD, Bernacchi CJ, Farquhar GD, *et al.* Fitting

photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. *Plant, Cell and Environment*, 2007, **30**: 1035–1040

[15] von Caemmerer S. Biochemical Models of Leaf Photosynthesis. Collingwood: CSIRO Publishing, 2000

[16] Ethier GJ, Livingston NJ. On the need to incorporate sensitivity to CO₂ transfer conductance into the Farquhar – von Caemmerer-Berry leaf photosynthesis model. *Plant, Cell and Environment*, 2004, **27**: 137–153

[17] Muir CD, Hangerter RP, Moyle LC, *et al.* Morphological and anatomical determinants of mesophyll conductance in wild relatives of tomato (*Solanum* sect. *Lycopersicon*, sect. *Lycopersicoides*; Solanaceae). *Plant, Cell and Environment*, 2014, **37**: 1415–1426

[18] Harley PC, Thomas RB, Reynolds JF, *et al.* Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment*, 1992, **15**: 271–282

[19] Harley PC, Sharkey TD. An improved model of C3 photosynthesis at high CO₂: Reversed O₂ sensitivity explained by lack of glycerate reentry into the chloroplast. *Photosynthesis Research*, 1991, **27**: 169–178

[20] Flexas J, Ribas-Carbó M, Hanson DT, *et al.* Tobacco aquaporin NtAQP1 is involved in mesophyll conductance to CO₂ in vivo. *The Plant Journal*, 2006, **48**: 427–439

[21] Flexas J, Ribas-Carbó M, Diaz-Espejo A, *et al.* Mesophyll conductance to CO₂: Current knowledge and future prospects. *Plant, Cell and Environment*, 2008, **31**: 602–621

[22] Evans JR, Kaldenhoff R, Genty B, *et al.* Resistances along the CO₂ diffusion pathway inside leaves. *Journal of Experimental Botany*, 2009, **60**: 2235–2248

[23] Flexas J, Barbour MM, Brendel O, *et al.* Mesophyll diffusion conductance to CO₂: An unappreciated central player in photosynthesis. *Plant Science*, 2012, **193** – **194**: 70–84

[24] Wullschlegel SD. Biochemical limitations to carbon assimilation in C3 plants: A retrospective analysis of the A/C_i curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany*, 1993, **44**: 907–920

[25] Zhu XG, Portis AR Jr, Long SP. Would transformation of C3 crop plants with foreign rubisco increase productivity? A computational analysis extrapolating from kinetic properties to canopy photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 2004, **27**: 155–165

[26] Hanba YT, Kogami H, Terashima I. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. *Plant, Cell and Environment*, 2002, **25**: 1021–1030

[27] Yamori W, Evans JR, Von Caemmerer S. Effects of growth and measurement light intensities on temperature dependence of CO₂ assimilation rate in tobacco leaves. *Plant, Cell and Environment*, 2010, **33**: 332–343

[28] Hommel R, Siegwolf R, Saurer M, *et al.* Drought response of mesophyll conductance in forest understory species-impacts on water-use efficiency and interactions with leaf water movement. *Physiologia Plantarum*, 2014, **152**: 98–114

[29] Xiong D, Liu XI, Liu L, *et al.* Rapid responses of mesophyll conductance to changes of CO₂ concentration, temperature and irradiance are affected by N supplements in rice. *Plant, Cell and Environment*, 2015, **38**: 2541–2550

作者简介 唐星林, 男, 1988 年生, 博士研究生. 主要从事森林生态学研究. E-mail: txl_insist@163.com

责任编辑 孙 菊