

3 种典型亚热带阔叶树种叶片光合特性对短期 CO₂ 浓度变化的响应

李爱博¹, 刘朝晖², 唐星林³, 吕惠飞⁴, 周本智¹, 张勇^{5,①}

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所 国家林业和草原局浙江钱江源森林生态系统定位观测研究站, 浙江 杭州 311400;
2. 淳安县林业总场有限公司燕山分场, 浙江 杭州 311706; 3. 江西省林业科学研究院, 江西 南昌 330013;
4. 浙江省建德市林业总场, 浙江 杭州 311604; 5. 浙江省公益林和国有林场管理总站, 浙江 杭州 310020)

摘要: 为探讨 CO₂ 浓度升高对叶片光能转换效率和光合固碳能力的影响, 以亚热带地区阔叶林代表树种苦槠 [*Castanopsis sclerophylla* (Lindl.) Schottky]、青冈 (*Quercus glauca* Thunb.) 和乌桕 [*Triadica sebifera* (Linn.) Small] 为研究对象, 在生长季对 3 种树种进行 4 个 CO₂ 浓度短期处理, 同步测量叶片气体交换和叶绿素荧光参数, 并采用直角双曲线修正模型和 Farquhar-von Caemmerer-Berry (FvCB) 模型拟合光合生理参数。结果表明: 在不同 CO₂ 浓度下, 3 种树种叶片的净光合速率、气孔导度及 PS II 电子传递速率随着光合有效辐射的增加逐步升高, 且增幅逐渐变缓; 而胞间 CO₂ 浓度和 Rubisco 羧化位点 CO₂ 浓度则逐渐降低并趋于稳定。总体上看, CO₂ 浓度升高明显提高了 3 种树种叶片的净光合速率、胞间 CO₂ 浓度、初始量子效率、最大净光合速率、最大电子传递速率和 Rubisco 羧化位点 CO₂ 浓度, 明显降低了气孔导度、叶肉导度和暗呼吸速率。综上所述, 随着 CO₂ 浓度的升高, 3 种典型亚热带树种通过调节多个光合相关参数, 明显提高了光合效率和碳同化潜力, 展现出较强的适应潜力。

关键词: CO₂ 浓度; 叶绿素荧光; 光合作用; FvCB 模型; C₃ 植物

中图分类号: Q945.11; S792 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2025)05-0069-09

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2025.05.07

Response of leaf photosynthetic characteristics of three typical subtropical broad-leaved tree species to short-term CO₂ concentration changes LI Aibo¹, LIU Zhaohui², TANG Xinglin³, LYU Huiwei⁴, ZHOU Benzhi¹, ZHANG Yong^{5,①} (1. Zhejiang Qianjiangyuan Forest Ecosystem Research Station, National Forestry and Grassland Administration, Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Hangzhou 311400, China; 2. Yanshan Branch of Chun'an County Forestry General Farm Co., Ltd., Hangzhou 311706, China; 3. Jiangxi Academy of Forestry, Nanchang 330013, China; 4. Forestry General Farm of Jiande City, Hangzhou 311604, China; 5. Zhejiang Province Public Welfare Forests and State-owned Forest Farms Management General Station, Hangzhou 310020, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2025, 34(5): 69-77

Abstract: To explore the effects of elevated CO₂ concentration on leaf light energy conversion efficiency and photosynthetic carbon fixation capacity, three representative tree species of broad-leaved forest in subtropical area, namely *Castanopsis sclerophylla* (Lindl.) Schottky, *Quercus glauca* Thunb., and *Triadica sebifera* (Linn.) Small, were taken as research objects, three tree species were subjected to four short-term CO₂ concentration treatments during the growing season. Simultaneous measurements of gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters in leaves were conducted, and the photosynthetic physiological parameters were fitted by using the modified rectangular hyperbola model and Farquhar-von

收稿日期: 2024-11-30

基金项目: 国家重点研发计划项目(2023YFD2200404-02); 浙江省科学技术厅领雁计划项目(2023C02035)

作者简介: 李爱博(1995—), 男, 辽宁锦州人, 博士, 助理研究员, 主要从事森林生态学方面的研究。

①通信作者 E-mail: zhangyong8182@163.com

引用格式: 李爱博, 刘朝晖, 唐星林, 等. 3 种典型亚热带阔叶树种叶片光合特性对短期 CO₂ 浓度变化的响应[J]. 植物资源与环境学报, 2025, 34(5): 69-77.

Caemmerer-Berry (FvCB) model. The results show that under different CO₂ concentrations, the net photosynthetic rate, stomatal conductance, and PS II electron transport rate in leaves of three tree species gradually increase with the increase of photosynthetically active radiation, and the increments gradually slow down; intercellular CO₂ concentration and CO₂ concentration at Rubisco carboxylation site gradually decrease and tend to be stable. Overall, elevated CO₂ concentration evidently enhances the net photosynthetic rate, intercellular CO₂ concentration, initial quantum efficiency, maximum net photosynthetic rate, maximum electron transport rate, and CO₂ concentration at Rubisco carboxylation site in leaves of three tree species, but evidently reduces stomatal conductance, mesophyll conductance, and dark respiration rate. In conclusion, with the increase of CO₂ concentrations, three typical subtropical tree species obviously enhance photosynthetic efficiency and carbon assimilation potential by regulating multiple photosynthetically related parameters, exhibiting strong adaptive potential.

Key words: CO₂ concentration; chlorophyll fluorescence; photosynthesis; FvCB model; C₃ plant

自工业革命以来,森林资源的过度开发及化石燃料的大规模消耗加剧了气候变化问题,全球气候变暖和温室效应逐渐成为学术界的关注焦点^[1-2]。光合作用是植物生命活动的核心,CO₂作为光合作用的基本原料,是决定光合作用效率的主要因子之一^[3]。近年来,研究集中在短期CO₂浓度变化对植物光合生理生化特性的影响。已有研究表明:高CO₂浓度环境下,植物光合速率和碳同化率明显升高,这有助于促进植物的生长并优化光能的转化与利用^[4-5]。然而,长期暴露于高CO₂浓度环境可能改变叶片的结构和化学成分,进而限制其光合效率和CO₂扩散能力^[6-8]。因此,光合作用与CO₂浓度之间的动态相互作用已成为植物生理学和生态学研究的核心议题之一^{[2-3],[9]13-14}。

随着研究深入,叶绿素荧光技术逐渐成为探讨CO₂浓度对植物光合作用影响机制的关键工具,该技术不仅有助于反映叶片光能吸收、传递和分配的特征,也对光合作用和植物逆境适应的研究具有重要意义^[10-11]。近年来,气体交换与叶绿素荧光参数同步测量已成为研究热点,该技术有助于揭示植物光能利用效率、碳同化及光抑制效应之间的关系^[12]。康华靖等^[13]提出,通过同步测量气体交换和叶绿素荧光参数并应用直角双曲线修正模型,可以有效反映光系统II(PS II)动力学过程。

植物光合作用受多种环境因子(如土壤水分、光照、温度、大气CO₂浓度等)以及自身生理生化机制[如CO₂扩散效率、PS II电子传递速率和核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)羧化效率]调控^{[9]2,12-16,[14]}。国内研究主要采用光合数学模型定量描述光合速率与环境因子的关系^[15-16]。传统的经验性光合模型多侧重于光合速率与CO₂浓度的关

系,但未能深入揭示叶片内部的光合生理机制^[17]。相比之下,Farquhar-von Caemmerer-Berry(FvCB)模型结合光反应和碳反应2个生化过程,能全面分析CO₂浓度对光合作用的调控机制,提取关键光合参数,从而精确模拟和预测光合作用的动态变化^[14,18]。尽管FvCB模型的研究已取得一定进展^[19-21],但在深度模拟分析植物光合作用对环境变量响应方面仍存在局限性,亟待进一步探索和发展。

苦槠[*Castanopsis sclerophylla* (Lindl.) Schottky]、青冈(*Quercus glauca* Thunb.)和乌桕[*Triadica sebifera* (Linn.) Small]是亚热带地区典型的C₃阔叶树种,是不同生态位和生境条件的代表植物种类。这3种树种具有重要的生态和经济价值,特别是在碳固存和生态服务功能方面发挥关键作用。研究CO₂浓度对这3种树种光合效率与资源利用效率的影响,有助于评估气候变化对亚热带树种生产力和生态功能的潜在影响,为亚热带地区相关植物适应机制的研究提供科学依据。

鉴于此,以苦槠、青冈和乌桕为研究对象,结合气体交换和叶绿素荧光参数同步测量技术,并采用直角双曲线修正模型和FvCB模型,分析短期CO₂浓度变化对3种树种光合作用过程及关键光合参数的影响,评估其在不同CO₂浓度环境下的光能转换效率和碳同化能力,以期为亚热带地区造林策略优化和生态系统管理提供理论支持。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

实验在位于浙江省杭州市富阳区的国家林业和草原局浙江钱江源森林生态系统定位观测研究站的

黄公望森林公园(北纬 30°06'01"、东经 120°00'34")进行。富阳区地貌复杂,主要由低山和丘陵构成,地势自东南和西北向中部逐渐倾斜,平均海拔 137 m。该地区属于亚热带季风湿润气候,四季分明,夏季炎热潮湿,冬季寒冷干燥,降水丰富。根据资料,年均气温 18.1 °C,空气相对湿度 77%,年均降水量 1 415.7 mm,年均日照时数 1 816 h^[22]。

1.2 材料

以株龄 2 a 的苦槠、青冈和乌桕实生苗(购自浙江省开化县林场)为实验材料,每种树种选取生长状况一致的 8~10 株幼苗,于 2016 年 3 月栽培于高 18 cm、口径 25 cm 的花盆中,栽培基质为质量比 3:1 的园土和草炭土。实验期间,定期浇水施肥,确保植物获得充足的水分和养分。实验于次年 7 月(生长季)进行,选取生长旺盛且状况基本一致的苦槠[株高(65±2) cm,冠幅(54±4) cm]、青冈[株高(57±6) cm,冠幅(38±4) cm]和乌桕[株高(82±5) cm,冠幅(57±4) cm],每种树种 5 株。选取植株顶部生长良好的成熟叶片进行测量,确保被测量叶片具有代表性和功能活性。

1.3 方法

1.3.1 气体交换和叶绿素荧光参数测量 根据当前大气中 CO₂ 浓度以及未来可能的气候变化情景^[23],设置 300、500、700 和 900 μmol·mol⁻¹ CO₂ 4 个处理,每个处理持续 40 min 以上^[24-25]。实验于晴朗日 9:00—16:30 进行,为避免环境波动对气体交换参数测量的影响,所有植物均在环境控制室内进行参数测量^[25-26]。使用 LI-6400XT 便携式光合作用仪(美国 LI-COR 公司)和 LI-6400-40 荧光叶室(美国 LI-COR 公司)测量相关参数。

将叶片置于温度(25±1) °C、空气相对湿度(65±5)%、光合有效辐射 1 000 μmol·m⁻²·s⁻¹、CO₂ 浓度 300 μmol·mol⁻¹ 条件下 40 min 及以上,待净光合速率和气孔导度稳定后,将光合有效辐射调至 1 200、800、600、400、200、100、50、0 μmol·m⁻²·s⁻¹,蓝光占比 10%,每个光合有效辐射下维持约 3 min,记录净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和 PS II 电子传递速率数据^[27]。在其他环境条件保持不变的情况下,分别调整样本室内 CO₂ 浓度至 500、700 和 900 μmol·mol⁻¹,重复上述测量步骤。每个处理每种树种测量 5 株,每株测量 1 枚功能叶片,即为 5 个生物学重复。在多相脉冲实验中,设定最大脉冲强度

9 060 μmol·m⁻²·s⁻¹、缓变率 20%、调制频率 20 kHz、平均滤波频率 50 Hz。

1.3.2 光合生理参数计算 通过直角双曲线修正模型^[28]对苦槠、青冈和乌桕在 4 种 CO₂ 浓度下的光响应曲线进行拟合,得到初始量子效率和最大净光合速率。为进行荧光光响应曲线的拟合,先采用“变化 J 法”^[29]对叶肉导度进行估算,据此计算 Rubisco 羧化位点 CO₂ 浓度。随后将原始光响应数据整理为以 Rubisco 羧化位点 CO₂ 浓度为自变量、净光合速率为因变量的数据集,参考 Gu 等^[30]和 van Diepen 等^[31]的方法,运用 FvCB 模型对净光合速率-Rubisco 羧化位点 CO₂ 浓度数据进行拟合,获得最大电子传递速率和暗呼吸速率。

1.4 数据统计和分析

为确保数据质量,通过 Dixon 检验剔除异常值,并通过 Kolmogorov-Smirnov 检验评估数据的正态性^[32-33]。在满足正态分布和方差齐性的前提下,进行单因素方差分析(one-way ANOVA),参数间差异的显著性采用 Duncan's 多重比较法检验。所有统计分析和数据可视化工作在 SPSS 26.0、R 语言(3.2.0)及 Origin 2018 软件中进行。

2 结果和分析

2.1 不同 CO₂ 浓度下 3 种树种叶片气体交换和叶绿素荧光参数的光响应变化

不同 CO₂ 浓度下苦槠、青冈和乌桕叶片净光合速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度和 PS II 电子传递速率的光响应曲线分别见图 1、图 2、图 3 和图 4。

2.1.1 净光合速率的变化 结果(图 1)显示:在 4 种 CO₂ 浓度下,苦槠、青冈和乌桕叶片净光合速率均随着光合有效辐射增加先逐渐升高,最终趋于稳定。具体表现为,当光合有效辐射低于 200 μmol·m⁻²·s⁻¹ 时,3 种树种叶片净光合速率呈线性增加,且 CO₂ 浓度较高时,净光合速率的增幅更加明显。当光合有效辐射在 200~800 μmol·m⁻²·s⁻¹ 区间内,3 种树种叶片净光合速率的增幅随着光合有效辐射增加开始减缓;当光合有效辐射达到 800~1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹ 时,3 种树种叶片净光合速率随着光合有效辐射增加趋于稳定。此外,在相同光合有效辐射下,CO₂ 浓度的增加明显提高了苦槠、青冈和乌桕叶片的净光合速率。

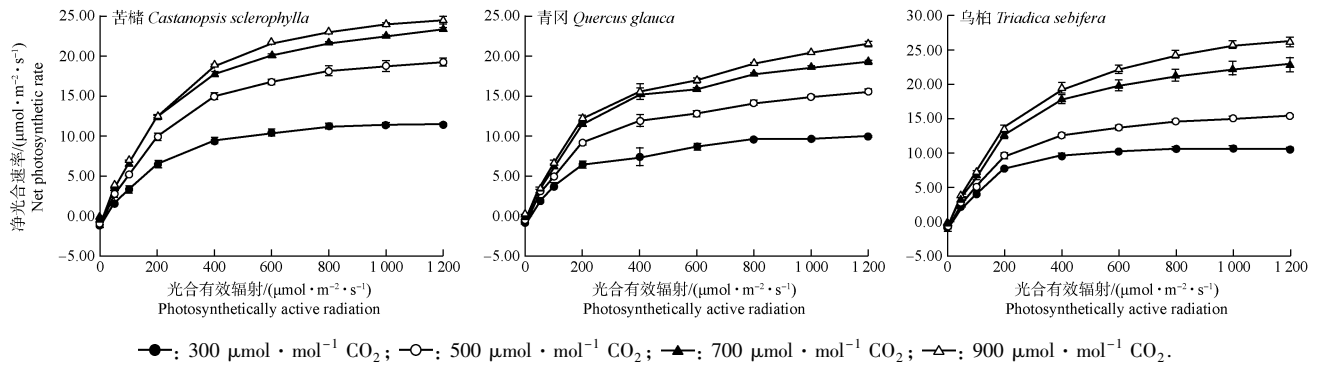


图1 不同CO₂浓度下3种典型亚热带阔叶树种叶片净光合速率的光响应曲线
Fig. 1 Light response curves of net photosynthetic rate in leaves of three typical subtropical broad-leaved tree species under different CO₂ concentrations

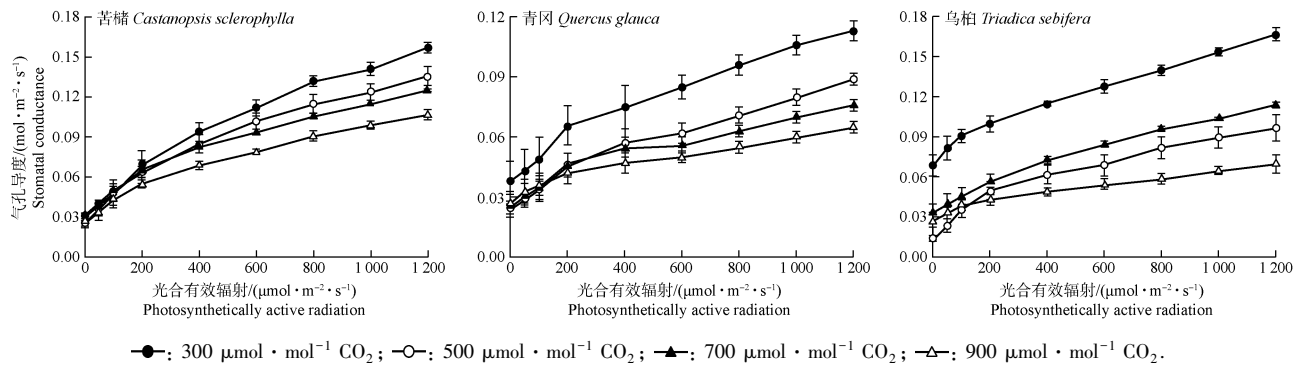


图2 不同CO₂浓度下3种典型亚热带阔叶树种叶片气孔导度的光响应曲线
Fig. 2 Light response curves of stomatal conductance in leaves of three typical subtropical broad-leaved tree species under different CO₂ concentrations

2.1.2 气孔导度的变化 结果(图2)显示:在4种CO₂浓度下,苦槠、青冈和乌桕叶片气孔导度均随着光合有效辐射增加逐渐升高。当光合有效辐射从0 μmol·m⁻²·s⁻¹增加至1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹,苦槠叶片气孔导度在300、500、700、900 μmol·mol⁻¹ CO₂处理下分别升高了503.8%、444.0%、290.6%、296.3%,青冈叶片气孔导度分别升高了197.4%、270.8%、192.3%、140.7%,乌桕叶片气孔导度分别升高了142.0%、592.9%、245.5%、150.0%。当光合有效辐射超过200 μmol·m⁻²·s⁻¹时,3种树种叶片气孔导度的增幅明显低于光合有效辐射低于200 μmol·m⁻²·s⁻¹时。此外,总体上看,在相同光合有效辐射下,CO₂浓度的增加明显降低了3种树种叶片的气孔导度。

2.1.3 胞间CO₂浓度的变化 结果(图3)显示:在4种CO₂浓度下,苦槠、青冈和乌桕叶片胞间CO₂浓度均随着光合有效辐射增加先逐渐降低后趋于稳定。当光合有效辐射在0~200 μmol·m⁻²·s⁻¹区间内,

3种树种叶片胞间CO₂浓度随着光合有效辐射的增加明显降低。当光合有效辐射为200 μmol·m⁻²·s⁻¹时,在300、500、700、900 μmol·mol⁻¹ CO₂处理下,苦槠叶片胞间CO₂浓度分别降低了41.8%、36.9%、30.6%、25.6%,青冈叶片胞间CO₂浓度分别降低了40.6%、46.3%、36.7%、34.4%,乌桕叶片胞间CO₂浓度分别降低了41.3%、30.6%、37.1%、36.7%。当光合有效辐射在200~1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹区间内,3种树种叶片胞间CO₂浓度随着光合有效辐射增加趋于平稳。此外,在相同光合有效辐射下,CO₂浓度的增加明显提高了3种树种叶片的胞间CO₂浓度。

2.1.4 PS II电子传递速率的变化 结果(图4)显示:在4种CO₂浓度下,苦槠、青冈和乌桕叶片PS II电子传递速率均随着光合有效辐射增加先逐渐升高,最终趋于稳定。具体表现为,当光合有效辐射从50 μmol·m⁻²·s⁻¹升高至1 200 μmol·m⁻²·s⁻¹,苦槠叶片PS II电子传递速率在300、500、700、900

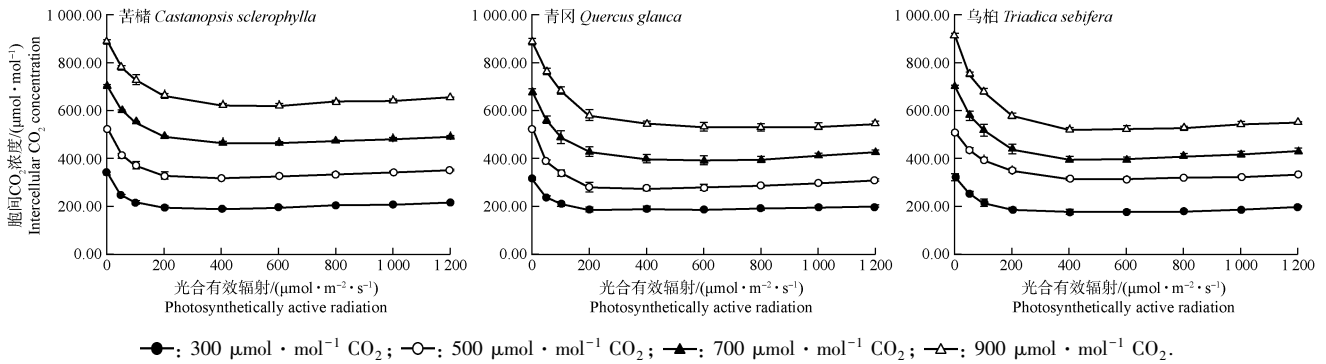


图 3 不同 CO₂ 浓度下 3 种典型亚热带阔叶树种叶片胞间 CO₂ 浓度的光响应曲线

Fig. 3 Light response curves of intercellular CO₂ concentration in leaves of three typical subtropical broad-leaved tree species under different CO₂ concentrations



图 4 不同 CO₂ 浓度下 3 种典型亚热带阔叶树种叶片 PS II 电子传递速率的光响应曲线

Fig. 4 Light response curves of PS II electron transport rate in leaves of three typical subtropical broad-leaved tree species under different CO₂ concentrations

$\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 浓度下分别升高了 561.6%、719.9%、778.2%、772.7%，青冈叶片 PS II 电子传递速率分别升高了 507.4%、649.4%、704.1%、718.5%，乌桕叶片 PS II 电子传递速率分别升高了 761.7%、980.2%、1 034.8%、1 099.3%。当光合有效辐射低于 200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时，不同 CO₂ 浓度下 3 种树种叶片的 PS II 电子传递速率无明显差异。总体上看，当光合有效辐射超过 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 后，CO₂ 浓度为 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时，3 种树种叶片的 PS II 电子传递速率明显低于其他 CO₂ 浓度。

2.2 不同 CO₂ 浓度对 3 种树种叶片光合生理参数的影响

不同 CO₂ 浓度下苦槠、青冈和乌桕叶片光合生理参数的变化分别见表 1 和图 5。

结果(表 1)显示:随着 CO₂ 浓度增加,3 种树种叶片初始量子效率、最大净光合速率和最大电子传递速率均显著($P < 0.05$) 升高,而叶肉导度和暗呼吸速

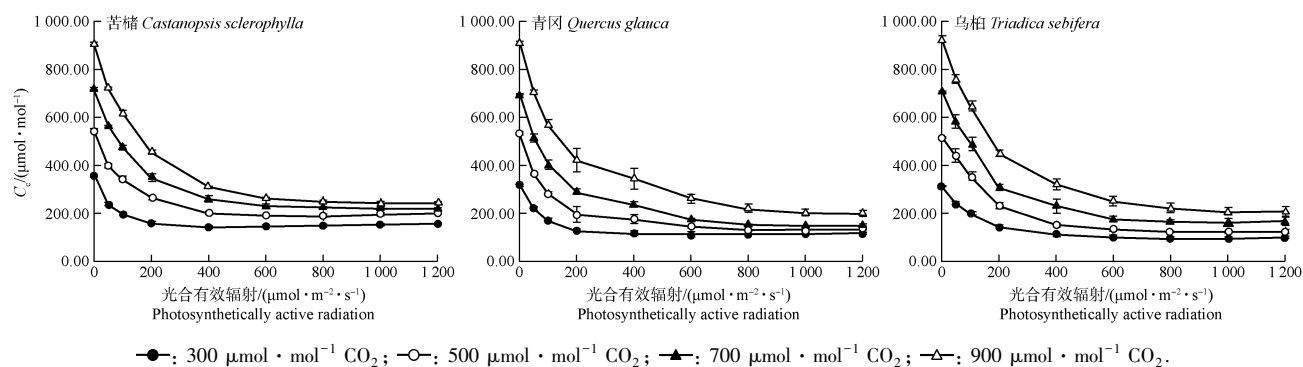
率均显著降低。具体而言,当 CO₂ 浓度从 300 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 增加至 900 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 时,苦槠、青冈和乌桕叶片的初始量子效率分别升高了 68.3%、55.7% 和 49.3%,最大净光合速率分别升高了 120.4%、116.3% 和 131.5%,最大电子传递速率分别升高了 66.7%、104.4% 和 92.3%,而叶肉导度分别降低了 62.4%、53.5% 和 61.4%,暗呼吸速率分别降低了 54.0%、60.6% 和 46.2%。

结果(图 5)显示:在 4 种 CO₂ 浓度下,3 种树种叶片 Rubisco 羧化位点 CO₂ 浓度均随着光合有效辐射增加先逐渐降低后趋于稳定。当光合有效辐射从 0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 增加至 400 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,苦槠叶片 Rubisco 羧化位点 CO₂ 浓度在 300、500、700、900 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ CO₂ 处理下分别降低了 59.5%、62.7%、63.7%、65.6%,青冈叶片 Rubisco 羧化位点 CO₂ 浓度分别降低了 63.4%、67.1%、66.1%、62.3%,乌桕叶片 Rubisco 羧化位点 CO₂ 浓度分别降低了 64.0%、

表1 不同CO₂浓度下3种典型亚热带阔叶树种叶片部分光合生理参数的变化($\bar{x} \pm SE$)¹⁾Table 1 Changes in some photosynthetic physiological parameters of leaves of three typical subtropical broad-leaved tree species under different CO₂ concentrations ($\bar{x} \pm SE$)¹⁾

CO ₂ 浓度/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) CO ₂ concentration	初始量子效率 Initial quantum efficiency	最大净光合速率/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Maximum net photosynthetic rate	叶肉导度/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{Pa}^{-1}$) Mesophyll conductance	最大电子传递速率/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Maximum electron transport rate	暗呼吸速率/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) Dark respiration rate
苦槠 <i>Castanopsis sclerophylla</i>					
300	0.060±0.004c	11.090±0.420d	1.559±0.168a	109.468±6.115b	1.406±0.075a
500	0.085±0.002b	18.790±0.470c	1.178±0.025b	171.534±7.726a	0.957±0.033b
700	0.102±0.005a	22.330±0.580b	0.803±0.058c	178.013±11.236a	1.117±0.082b
900	0.101±0.005a	24.440±0.220a	0.586±0.005d	182.430±3.473a	0.647±0.128c
青冈 <i>Quercus glauca</i>					
300	0.061±0.004c	9.978±0.134d	1.270±0.326a	87.521±8.980b	1.085±0.054a
500	0.082±0.003b	15.334±0.275c	0.810±0.023b	162.042±10.301a	0.796±0.038b
700	0.090±0.004ab	19.087±0.186b	0.667±0.032c	188.900±6.944a	0.562±0.051c
900	0.095±0.002a	21.584±0.436a	0.591±0.010d	178.872±7.029a	0.428±0.029c
乌桕 <i>Triadica sebifera</i>					
300	0.075±0.003c	11.510±0.730c	1.569±0.067a	126.613±9.182b	1.365±0.027a
500	0.092±0.006b	16.330±0.640b	1.281±0.153b	272.413±13.032a	1.211±0.047b
700	0.096±0.001b	25.240±0.420a	0.860±0.082c	265.088±10.436a	0.725±0.008c
900	0.112±0.001a	26.650±0.390a	0.605±0.039d	243.414±8.740a	0.734±0.036c

¹⁾ 同列中不同小写字母表示同一树种不同CO₂浓度间差异显著($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant differences ($P < 0.05$) between different CO₂ concentrations of the same tree species.

图5 不同CO₂浓度下3种典型亚热带阔叶树种叶片Rubisco羧化位点CO₂浓度(C_c)的光响应曲线Fig. 5 Light response curves of CO₂ concentration at the Rubisco carboxylation site (C_c) in leaves of three typical subtropical broad-leaved tree species under different CO₂ concentrations

70.6%、67.1%、65.0%。总体上看,在相同光合有效辐射下,CO₂浓度的增加明显提高了3种树种叶片的Rubisco羧化位点CO₂浓度,但其增幅随着光合有效辐射增加逐渐减小。

3 讨 论

3.1 叶片净光合速率对CO₂浓度和光合有效辐射的响应

苦槠、青冈和乌桕叶片的净光合速率随着光合有

效辐射的增加逐渐升高,最终趋于稳定,达到光饱和状态,这表明光合有效辐射直接影响了这3种树种叶片光合作用中光能可用性,与已有研究结果一致^[34]。随着光合有效辐射的增强,光合色素(如叶绿素)能够吸收更多光能,进而增强光合作用^[35]。已有研究表明:光合有效辐射的增强明显提高了C₃植物的光合速率,尤其在低光合有效辐射下^[36]。还有研究发现,在大气CO₂浓度倍增的条件下,C₃植物的净光合速率明显升高,这与CO₂促进Rubisco反应密切相关^[37]。

3.2 叶片气孔导度和胞间CO₂浓度对CO₂浓度和光合有效辐射的响应

随着光合有效辐射的增加,苦楮、青冈和乌桕叶片的气孔导度逐渐升高,而胞间CO₂浓度则呈现先逐渐降低后趋于稳定的趋势。这是由于植物在高光合有效辐射环境下为了优化光合作用能力而进行了一系列的生理调节。光合有效辐射的增加通过提高光合速率和提升气孔导度增加CO₂的吸收^[38-39]。然而,随着光合速率的提高,供试3种树种叶片胞间CO₂浓度逐渐降低,这表明高光合有效辐射条件下,植物通过增加气孔开放来提高CO₂吸收,同时消耗掉更多的CO₂,导致胞间CO₂浓度降低^[40]。在相同光合有效辐射下,随着CO₂浓度的增加,供试3种树种叶片气孔导度降低,这可能是气孔关闭减少了水分蒸发,这与Douthe等^[23]的研究结果一致。高CO₂浓度有助于提高光合速率,并可能通过减少水分蒸发来提高水分利用效率^[40-42]。这种调节机制表明,植物在高CO₂浓度条件下优先考虑水分的保存,以维持生理稳定^[43]。因此CO₂浓度升高有利于作物在生长期长时间适应适度干旱,这将是未来解决水资源不足的重要手段之一^[31]。此外,CO₂浓度的升高使得植物细胞内CO₂积累增加,这与Douthe等^[23]和Xiong等^[26]的研究结果类似。高CO₂浓度不仅可以提高光合速率,还能降低光呼吸,从而促使更多CO₂在细胞内积累^[4,18]。

3.3 叶片PS II电子传递速率对CO₂浓度和光合有效辐射的响应

研究结果显示:苦楮、青冈和乌桕叶片的PS II电子传递速率随着光合有效辐射增加而升高,并最终趋于稳定,这与王海珍等^[15]的研究结果类似。光合有效辐射的增加促进了光合色素对光能的吸收,提高了电子流动速率,进而增强了光合作用^[43]。总体上看,当光合有效辐射超过400 μmol·m⁻²·s⁻¹且CO₂浓度为300 μmol·mol⁻¹时,3种树种叶片的PS II电子传递速率明显低于500、700和900 μmol·mol⁻¹CO₂浓度下的PS II电子传递速率,且最大电子传递速率在300 μmol·mol⁻¹CO₂下显著($P<0.05$)低于其他3个CO₂浓度。这可能是由于低CO₂浓度条件下,光合作用受到“碳基不充分”的限制,尤其是在光反应阶段,导致PS II电子传递受抑制^[18]。尽管光照条件足够,但由于缺乏足够的CO₂,PS II的电子传递链反

应可能会受到抑制^[18,44]。

3.4 叶片光合生理参数对CO₂浓度的响应

随着CO₂浓度的增加,苦楮、青冈和乌桕叶片的初始量子效率和最大净光合速率显著($P<0.05$)升高,这主要归因于高CO₂浓度环境中Rubisco活性增强和光合作用效率提升^[45]。相关研究结果表明:较高CO₂浓度环境中植物的光合反应速率较低CO₂浓度环境更快,从而提高了植物初始量子效率^[7]。在饱和光照条件下,CO₂的充分供应减少了光抑制和光呼吸的影响,进而提高了光能转化效率^[46]。此外,苦楮、青冈和乌桕叶片叶肉导度随着CO₂浓度的增加而降低,这与Douthe等^[23]的研究结果一致。CO₂浓度增加促使植物通过关闭部分气孔减少水分损失,降低了气孔导度,进而导致叶肉导度的降低^[47-48]。与此同时,供试3种树种叶片暗呼吸速率在高CO₂浓度条件下显著降低,这可能是由于在高CO₂浓度环境中,这3种植物光合产物的增加减少了对呼吸作用的需求,从而引发暗呼吸速率的降低^[49]。随着光合有效辐射增加,苦楮、青冈和乌桕叶片的Rubisco羧化位点CO₂浓度先逐渐降低后趋于稳定。这主要是由于在高光合有效辐射条件下,植物对CO₂的需求增加,导致气孔张开得更大。然而,如果CO₂的供应量与增加的需求量不匹配,尽管光照充足,Rubisco羧化位点CO₂浓度仍会降低,因为光合作用快速消耗了可用的CO₂^[50]。但当外部CO₂浓度增加时,Rubisco羧化效率提高。这是因为高CO₂浓度下,叶片内CO₂浓度升高,Rubisco能够获得更高的CO₂浓度以进行羧化反应^[51]。

4 结 论

在CO₂浓度300~900 μmol·mol⁻¹下,随着CO₂浓度和光合有效辐射的增加,苦楮、青冈和乌桕3种典型亚热带阔叶树种通过调节胞间CO₂浓度、最大电子传递速率、气孔导度、叶肉导度和暗呼吸速率等生理参数,明显提高了光合效率和资源利用效率,表明这3种树种对高光环境和高CO₂浓度环境的良好适应潜力。此外,研究中应用的直角双曲线修正模型和FvCB模型有效揭示了光合作用关键参数的动态变化。本研究结果为亚热带地区森林树种的选择提供了科学依据,并为森林碳汇管理与生态系统优化提

供了数据支持,尤其在全球气候变化背景下具有参考价值。

参考文献:

- [1] HOUGHTON R A. Revised estimates of the annual net flux of carbon to the atmosphere from changes in land use and land management 1850–2000 [J]. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 2003, 55(2): 378–389.
- [2] 蒋跃林, 张庆国, 杨书运, 等. 28 种园林植物对大气 CO₂ 浓度增加的生理生态反应 [J]. *植物资源与环境学报*, 2006, 15(2): 1–6.
- [3] 陈德祥, 李意德, 骆士寿, 等. 短期 CO₂ 浓度升高对雨林树种盘壳栎光合特性的影响 [J]. *生态学报*, 2004, 24(8): 1622–1628.
- [4] DRAKE B G, GONZÁLEZ-MELER M A, LONG S P. More efficient plants: a consequence of rising atmospheric CO₂? [J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1997, 48(1): 609–639.
- [5] NORBY R J, ZAK D R. Ecological lessons from free-air CO₂ enrichment (FACE) experiments [J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2011, 42: 181–203.
- [6] HARLEY P C, THOMAS R B, REYNOLDS J F, et al. Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂ [J]. *Plant, Cell and Environment*, 1992, 15(3): 271–282.
- [7] AINSWORTH E A, LONG S P. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂ [J]. *New Phytologist*, 2005, 165(2): 351–371.
- [8] CURTIS P S. A meta-analysis of leaf gas exchange and nitrogen in trees grown under elevated carbon dioxide [J]. *Plant, Cell and Environment*, 1996, 19(2): 127–137.
- [9] 唐星林. 基于 FvCB 模型的植物光合生理生态特性研究 [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2017.
- [10] MAXWELL K, JOHNSON G N. Chlorophyll fluorescence: a practical guide [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(345): 659–668.
- [11] ROHÁČEK K. Chlorophyll fluorescence parameters: the definitions, photosynthetic meaning, and mutual relationships [J]. *Photosynthetica*, 2002, 40(1): 13–29.
- [12] RAMAZAN S, BHAT H A, ZARGAR M A, et al. Combined gas exchange characteristics, chlorophyll fluorescence and response curves as selection traits for temperature tolerance in maize genotypes [J]. *Photosynthesis Research*, 2021, 150: 213–225.
- [13] 康华靖, 陶月良, 王立新, 等. 对植物气体交换和荧光测量数据进行拟合的方法比较: 以大狼把草为例 [J]. *生物物理学报*, 2011, 27(10): 890–901.
- [14] VON CAEMMERER S. Steady-state models of photosynthesis [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2013, 36(9): 1617–1630.
- [15] 王海珍, 韩路, 徐雅丽, 等. 胡杨异形叶光合作用对光强与 CO₂ 浓度的响应 [J]. *植物生态学报*, 2014, 38(10): 1099–1109.
- [16] 王建林, 于贵瑞, 王伯伦, 等. 北方粳稻光合速率、气孔导度对光强和 CO₂ 浓度的响应 [J]. *植物生态学报*, 2005, 29(1): 16–25.
- [17] 叶子飘. 光合作用对光和 CO₂ 响应模型的研究进展 [J]. *植物生态学报*, 2010, 34(6): 727–740.
- [18] FARQUHAR G D, VON CAEMMERER S, BERRY J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species [J]. *Planta*, 1980, 149(1): 78–90.
- [19] YIN X Y, STRUIK P C. Theoretical reconsiderations when estimating the mesophyll conductance to CO₂ diffusion in leaves of C₃ plants by analysis of combined gas exchange and chlorophyll fluorescence measurements [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2009, 32(11): 1513–1524.
- [20] 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.
- [21] 梁星云, 刘世荣. 基于冠层塔吊原位测定长白山温带阔叶红松原始林群落主要树种的光合特征 [J]. *应用生态学报*, 2019, 30(5): 1494–1502.
- [22] 李爱博, 周本智, 李春友, 等. 树种配置和叶元素含量的空气负离子浓度效应 [J]. *林业科学*, 2022, 58(5): 65–74.
- [23] 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]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(15): 5335–5346.
- [24] WANG X M, MA W T, SUN Y R, et al. The response of mesophyll conductance to short-term CO₂ variation is related to stomatal conductance [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2024, 47(9): 3590–3604.
- [25] 唐星林, 曹永慧, 周本智, 等. 不同 CO₂ 浓度下苦槠 (*Castanopsis sclerophylla*) 叶片光合光响应模型模拟比较 [J]. *生态学杂志*, 2017, 36(7): 2060–2067.
- [26] 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 and Environment*, 2015, 38(12): 2541–2550.
- [27] 唐星林, 曹永慧, 周本智, 等. 不同光脉冲方案对光下最大荧光参数及其计算参数的影响 [J]. *应用生态学报*, 2017, 28(4): 1137–1144.
- [28] YE Z P, SUGGETT D J, ROBAKOWSKI P, et al. A mechanistic model for the photosynthesis-light response based on the photosynthetic electron transport of photosystem II in C₃ and C₄ species [J]. *New Phytologist*, 2013, 199(1): 110–120.
- [29] LORETO F, HARLEY P C, DI MARCO G, et al. Estimation of mesophyll conductance to CO₂ flux by three different methods [J]. *Plant Physiology*, 1992, 98(4): 1437–1443.
- [30] 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 and Environment*, 2010, 33(1): 1852–1874.
- [31] VAN DIEPEN K H H, GOUDRIAAN J, VILÀ-GUERAU DE ARELLANO J, et al. Comparison of C₃ photosynthetic responses to light and CO₂ predicted by the leaf photosynthesis models of Farquhar et al. (1980) and Goudriaan et al. (1985) [J]. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 2022, 14: e2021MS002976.
- [32] DEAN R B, DIXON W J. Simplified statistics for small numbers of observations[J]. *Analytical Chemistry*, 1951, 23(4): 636–638.
- [33] MASSEY F J, Jr. The Kolmogorov-Smirnov test for goodness of fit [J]. *Journal of the American Statistical Association*, 1951, 46(253): 68–78.
- [34] 陈晓英, 李 翠, 郭晓云, 等. 3种紫堇属植物叶片光合特性研究[J]. *植物资源与环境学报*, 2020, 29(1): 1–7.
- [35] SIMKIN A J, KAPOOR L, DOSS C G P, et al. The role of photosynthesis related pigments in light harvesting, photoprotection and enhancement of photosynthetic yield in planta [J]. *Photosynthesis Research*, 2022, 152: 23–42.
- [36] EVANS J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants[J]. *Oecologia*, 1989, 78: 9–19.
- [37] 王润佳, 高世铭, 张绪成. 高大气CO₂浓度下C₃植物叶片水分利用效率升高的研究进展[J]. *干旱地区农业研究*, 2010, 28(6): 190–195.
- [38] HAWORTH M, MARINO G, LORETO F, et al. Integrating stomatal physiology and morphology: evolution of stomatal control and development of future crops [J]. *Oecologia*, 2021, 197: 867–883.
- [39] LV Y P, GU L H, MAN R Z, et al. Response of stomatal conductance, transpiration and photosynthesis to light and CO₂ for rice leaves with different appearance days [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15: 1397948.
- [40] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33(1): 317–345.
- [41] 高春娟, 夏晓剑, 师 恺, 等. 植物气孔对全球环境变化的响应及其调控防御机制 [J]. *植物生理学报*, 2012, 48(1): 19–28.
- [42] XU Z Z, JIANG Y L, JIA B R, et al. Elevated-CO₂ response of stomata and its dependence on environmental factors [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 657.
- [43] EVANS J R. Improving photosynthesis [J]. *Plant Physiology*, 2013, 162(4): 1780–1793.
- [44] AINSWORTH E A, ROGERS A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions [J]. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30(3): 258–270.
- [45] CARMO-SILVA E, SHARWOOD R E. Rubisco and its regulation: major advances to improve carbon assimilation and productivity [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2023, 74(2): 507–509.
- [46] GOH C H, KO S M, KOH S, et al. Photosynthesis and environments: photoinhibition and repair mechanisms in plants [J]. *Journal of Plant Biology*, 2012, 55: 93–101.
- [47] FLEXAS J, NIINEMETS Ü, GALLÉ A, et al. Diffusional conductances to CO₂ as a target for increasing photosynthesis and photosynthetic water-use efficiency [J]. *Photosynthesis Research*, 2013, 117: 45–59.
- [48] WARREN C R. Stand aside stomata, another actor deserves centre stage: the forgotten role of the internal conductance to CO₂ transfer [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(7): 1475–1487.
- [49] BUNCE J A. Response of respiration of soybean leaves grown at ambient and elevated carbon dioxide concentrations to day-to-day variation in light and temperature under field conditions [J]. *Annals of Botany*, 2005, 95(6): 1059–1066.
- [50] ZHU L L, LI H C, THORPE M R, et al. Stomatal and mesophyll conductance are dominant limitations to photosynthesis in response to heat stress during severe drought in a temperate and a tropical tree species [J]. *Trees*, 2021, 35(5): 1613–1626.
- [51] HIKOSAKA K, ONODA Y, KINUGASA T, et al. Plant responses to elevated CO₂ concentration at different scales: leaf, whole plant, canopy, and population [J]. *Ecological Research*, 2005, 20(3): 243–253.

(责任编辑:张明霞)