ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica

第 32 卷 第 18 期 Vol.32 No.18 2012

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心 主办
科学出版社 出版

中国科学院科学出版基金资助出版

生 态 学 报

（SHENGTAI XUEBAO）

第 32 卷 第 18 期　　2012 年 9 月　（半月刊）

目　　次

亚热带典型树种对模拟酸雨胁迫的高光谱响应…… 时启龙，江　洪，陈　健，等（5621）
珠江三角洲地面风场的特征及其城市群风道的构建…… 孙　武，王义明，王越雷，等（5630）
粤北山地常绿阔叶林自然干扰后冠层结构与林下光照动态…… 区余端，苏志尧（5637）
四种猎物对南方小花蝽生长发育和繁殖的影响 …… 张昌容，郅军锐，莫利锋（5646）
普洱季风常绿阔叶林次生演替中木本植物幼苗更新特征…… 李帅锋，刘万德，苏建荣，等（5653）
喀斯特常绿落叶阔叶混交林物种多度与丰富度空间分布的尺度效应…… 张忠华，胡　刚，祝介东，等（5663）
格氏栲天然林土壤养分空间异质性…… 苏松锦，刘金福，何中声，等（5673）
种植香根草对铜尾矿废弃地基质化学和生物学性质的影响…… 徐德聪，詹　婧，陈　政，等（5683）
灌溉对三种荒漠植物蒸腾耗水特性的影响…… 单立山，李　毅，张希明，等（5692）
真盐生植物盐角草对不同氮形态的响应…… 聂玲玲，冯娟娟，吕素莲，等（5703）
庞泉沟自然保护区寒温性针叶林演替优势种格局动态分析…… 张钦弟，毕润成，张金屯，等（5713）
不同水肥条件下 AM 真菌对丹参幼苗生长和营养成分的影响…… 贺学礼，马　丽，孟静静，等（5721）
垄沟覆膜栽培冬小麦田的土壤呼吸…… 上官宇先，师日鹏，韩　坤，等（5729）
不同方式处理牛粪对大豆生长和品质的影响 …… 郭立月，刘雪梅，战丽杰，等（5738）
基于大气沉降与径流的乌鲁木齐河源区氮素收支模拟 …… 王圣杰，张明军，王飞腾，等（5747）
基于能值理论的循环复合农业生态系统发展评价——以福建省福清星源循环农业产业示范基地为例……
…… 钟珍梅，翁伯琦，黄勤楼，等（5755）
低温暴露和恢复对棘胸蛙雌性亚成体生存力及能量物质消耗的影响…… 凌　云，邵　晨，颉志刚，等（5763）
暗期干扰对棉铃虫两个不同地理种群滞育抑制作用的比较…… 陈元生，涂小云，陈　超，等（5770）
水土流失治理措施对小流域土壤有机碳和全氮的影响…… 张彦军，郭胜利，南雅芳，等（5777）
不同管理主体对泸沽湖流域生态系统影响的比较分析…… 董仁才，苟亚青，李思远，等（5786）
连江鱼类群落多样性及其与环境因子的关系…… 李　捷，李新辉，贾晓平，等（5795）
溶氧水平对鲫鱼代谢模式的影响 …… 张　伟，曹振东，付世建（5806）
象山港人工鱼礁区的网采浮游植物群落组成及其与环境因子的关系…… 江志兵，陈全震，寿　鹿，等（5813）
填海造地导致海湾生态系统服务损失的能值评估——以套子湾为例…… 李睿倩，孟范平（5825）
城市滨水景观的视觉环境质量评价——以合肥市为例…… 姚玉敏，朱晓东，徐迎碧，等（5836）

专论与综述

生态基因组学研究进展 …… 施永彬，李钧敏，金则新（5846）
海洋酸化生态学研究进展 …… 汪思茹，殷克东，蔡卫君，等（5859）
纺锤水蚤摄食生态学研究进展…… 胡思敏，刘　胜，李　涛，等（5870）
河口生态系统氨氧化菌生态学研究进展…… 张秋芳，徐继荣，苏建强，等（5878）
嗜中性微好氧铁氧化菌研究进展…… 林超峰，龚　骏（5889）
典型低纬度海区（南海、孟加拉湾）初级生产力比较 …… 刘华雪，宋星宇，黄洪辉，等（5900）
植物叶片最大羧化速率及其对环境因子响应的研究进展 …… 张彦敏，周广胜（5907）
中国大陆鸟类栖息地选择研究十年…… 蒋爱伍，周　放，覃　玥，等（5918）

研究简报

孵化温度对赤链蛇胚胎代谢和幼体行为的影响…… 孙文佳，俞　霄，曹梦洁，等（5924）
不同培肥茶园土壤微生物量碳氮及相关参数的变化与敏感性分析 …… 王利民，邱珊莲，林新坚，等（5930）
施肥对两种苋菜吸收积累镉的影响 …… 李凝玉，李志安，庄　萍，等（5937）

期刊基本参数：CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 322 * zh * P * ￥70.00 * 1510 * 36 * 2012-09

封面图说：冬天低空飞翔的丹顶鹤——丹顶鹤是鹤类中的一种，因头顶有“红肉冠”而得名。是东亚地区特有的鸟种，因体态优雅、颜色分明，在这一地区的文化中具有吉祥、忠贞、长寿的象征，是传说中的仙鹤，国家一级保护动物。丹顶鹤具备鹤类的特征，即三长——嘴长、颈长、腿长。成鸟除颈部和飞羽后端为黑色外，全身洁白，头顶皮肤裸露，呈鲜红色。丹顶鹤每年要在繁殖地和越冬地之间进行迁徙，只有在日本北海道等地是留鸟，不进行迁徙，这可能与冬季当地人有组织地投喂食物，食物来源充足有关。

彩图提供：陈建伟教授　北京林业大学　E-mail：cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201108091168
张彦敏, 周广胜. 植物叶片最大羧化速率及其对环境因子响应的研究进展. 生态学报, 2012, 32(18): 5907-5917.
Zhang Y M, Zhou G S. Advances in leaf maximum carboxylation rate and its response to environmental factors. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(18): 5907-5917.

植物叶片最大羧化速率及其对环境因子响应的研究进展

张彦敏[1,3], 周广胜[2,1,*]
(1. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093;
2. 中国气象科学研究院, 北京 100081; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 植物叶片最大羧化速率对环境因子的响应关系是陆地生态系统生产力与碳收支研究的重要方面。论文从测定方法、影响因子与模拟模型 3 方面综述了植物叶片最大羧化速率及其对环境因子响应研究的最新进展, 指出现有的植物叶片最大羧化速率对单个环境因子的响应研究严重制约着陆地生态系统生产力的准确评估。为弄清植物叶片最大羧化速率对环境因子的综合响应关系, 迫切需要加强以下研究: (1) 植物叶片最大羧化速率的生物与环境控制机制研究; (2) 生物与环境因子协同作用下的植物叶片最大羧化速率定量模拟及其尺度化研究; (3) 植物叶片最大羧化速率的环境因子阈值研究。

关键词: 最大羧化速率; 环境因子; 响应

Advances in leaf maximum carboxylation rate and its response to environmental factors

ZHANG Yanmin[1,3], ZHOU Guangsheng[2,1,*]
1 *State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100093, *China*
2 *Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing* 100081, *China*
3 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*

Abstract: Leaf maximum carboxylation rate represents plant photosynthetic capacity and is a key parameter of photosynthetic model, thus plays a key role in accurately evaluating terrestrial ecosystem productivity and carbon budget. This paper is intended to review the researches on the measurement methods, environmental controls and models of leaf maximum carboxylation rate. The present studies indicated that leaf maximum carboxylation rate depends on both abiotic and biotic factors. The stomatal conductance (g_s) of plant varies with light intensities, and light intensity can regulate the content of related enzymes, such as Rubisco, Rubisco activase, etc. Temperature controls the activity of carboxylation enzymes, therefore leaf maximum carboxylation rate increases with temperature. The change of water status would affect stomatal conductance, mesophyll conductance (g_m) and the synthesis of Rubisco, as a result, leaf maximum carboxylation rate would decline immediately once suffered water stress. Atmospheric CO_2 content directly limits the substrate concentration of carboxylation reaction, and it is crucial in determining leaf maximum carboxylation rate. Soil nutrient availability would influence leaf maximum carboxylation rate by altering leaf area, the synthesis of related enzymes, photosynthetic quantum efficiency, etc. Other environmental factors, such as UV-B, O_3 and human activities, can also

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(2010CB951303); 中国科学院战略性先导科技专项(XDA05050408); 国家自然科学基金(90711001, 40971123)资助
收稿日期: 2011-08-09; **修订日期**: 2012-03-26
* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gszhou@ibcas.ac.cn

influence leaf maximum carboxylation rate by regulating stomatal movement, leaf nitrogen distribution, or the root to shoot ratio. Furthermore, biotic factors including leaf age, leaf position, and internal structure of leaves, would also affect leaf maximum carboxylation rate. Usually, fully expanded leaves have the highest photosynthetic capacity, and then leaf maximum carboxylation rate declines with leaf age. The thicker and larger the leaf is, the higher the leaf maximum carboxylation rate is. Leaves grown at different position of a branch have different maximum carboxylation rate because of different leaf age, like green leaves have higher maximum carboxylation rate than red leaves. Based on present study, we conclude that the research on the relationship between plant maximum carboxylation rate and environmental factors still focused on the effect of single environmental factor, the relationship between leaf maximum carboxylation rate and single environmental factor is not enough to describe the variation of leaf maximum carboxylation rate with environmental change. Thus, in order to simulate terrestrial ecosystem productivity accurately, it is urgent to develop the relationship between leaf maximum carboxylation rate and interactive biological and mutiple environmental factors. To reveal the relationship between leaf maximum carboxylation rate and its controls, the following three tasks should be emphasized in the future: (1) Biological and environmental control mechanisms of leaf maximum carboxylation rate; (2) Quantifying the effects of interactive biological and environmental factors on plant maximum carboxylation rate and scaling up; (3) Study on environmental factor threshold of leaf maximum carboxylation rate.

Key Words: leaf maximum carboxylation rate; environmental factors; response

绿色植物通过光合作用固定 CO_2 是植物物质生产的基础,也是全球碳循环的重要环节[1]。植物的光合速率不仅受环境因子的影响,还与植物本身的生理生态特性密切相关,其中较为重要的是植物叶片最大羧化速率(V_{cmax}, maximum carboxylation rate)。叶片最大羧化速率是表征植物光合能力的重要参数,是光合作用过程中羧化反应这一重要限速反应的速率,对光合速率起着决定作用[2]。提高叶片最大羧化速率不仅是提高光能利用率的关键,也是提高陆地生态系统总初级生产力的关键[3]。正因为如此,迫切需要弄清叶片最大羧化速率及其影响因子。然而,长期以来关于植物生产力与生态系统碳收支的研究大多集中在植物的光合作用和呼吸作用方面[4-5],对影响植物光合作用与呼吸作用的叶片最大羧化速率及其影响因子研究甚少,制约着植物光合作用及陆地生态系统生产力与碳收支的准确模拟。

本研究试图综述近年来国内外关于植物叶片最大羧化速率的最新研究成果,分析植物叶片最大羧化速率的生理生态机理及其影响因子,探讨未来研究的重点,为准确评估陆地生态系统生产力及碳收支提供依据。

1 植物叶片最大羧化速率的测定

植物叶片最大羧化速率通常指植物单位时间内单位面积叶片能够固定的最大 CO_2 摩尔数(单位:$\mu mol\ m^{-2}s^{-1}$),它决定了植物的最大净光合速率(A_{max}, maximum net photosynthetic rate)、光下线粒体呼吸(R_d, mitochondrial respiration in light)、光呼吸(Photorespiration)等过程[6-7],随外界环境条件变化而变化。目前,通常采用观测与 CO_2 响应模型相结合的方法获取植物叶片最大羧化速率。

20 世纪 80 年代之前,国内外多采用红外 CO_2 气体分析仪测定植物光合参数。随着红外 CO_2 气体分析仪性能的不断完善及与其他测量技术的结合[8],测定植物光合参数的仪器取得了巨大改善,其中以美国 LI-COR 公司和英国 ADC 公司研制的便携式光合作用测定仪器最具有代表性,使用这些仪器可获得标准化的测量结果[8]。在此基础上,许多学者进一步对仪器进行了改进[9-10],使测定结果更具有针对性。目前使用的光合作用测定系统主要有 LI-6400、LCA-4、CI-301PS 和 CI-310[11]。

测量时,尽量选择晴朗无云的天气。如果测量前有阴雨天气,应在转晴后半天或一天再进行测量。测量时间应控制在 10:00—12:00 和 14:00—16:00 之间,以避开可能发生的“光合午休”[12]。刚刚完全展开的叶片光合能力最强,可选为待测叶片[13]。为避免环境因子的干扰,尽量将植物控制在光照、温度、水分等环境条

件不变的情况下,通过设定不同的 CO_2 浓度(C_i),测得叶片的净光合速率值(A),绘制 A-C_i 曲线;然后,将这些数据代入 CO_2 响应模型,估算出植物叶片最大羧化速率。在 A-C_i 曲线的初始部分,随着 CO_2 浓度的升高,植物叶片的净光合速率与 CO_2 浓度呈线性关系,该斜率称为羧化效率(CE, Carboxylation Efficiency),也称为表观羧化效率。羧化效率是光合速率与 CO_2 浓度的比值,反映了核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)的活性大小及含量多少,Rubisco 活性越大,含量越高,羧化效率就越高。

目前,应用最广泛的光合作用-CO_2 响应模型是由 Farquhar 和 von Caemmerer 提出的经典生化模型[6]:

$$A = V_c - 0.5V_o - R_d$$

式中,C_3 植物的羧化速率(V_c)是 3 个限制速率的最小值:在 A-C_i 曲线初始部分,光合速率受 Rubisco 活性限制($V_c = W_c$),曲线呈上升趋势;随着 CO_2 浓度上升,曲线不再上升,出现拐点($V_c = W_j$);此后,光合速率受无机磷(P_i)及 1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)再生能力的限制($V_c = W_p$)[14-15]。C_4 植物叶片的 $V_{cmax} = W_c$,而 C_3 植物 $V_c = \min\{W_c, W_j, W_p\}$,

$$\begin{cases} W_c = \dfrac{V_{c\max} \cdot P_c}{P_c + K_c(1 + P_o/K_o)} \\ W_j = \dfrac{J \cdot P_c}{4(P_c + P_o/\tau)} \\ W_p = 3U + \dfrac{0.5W_{\min}P_o}{\tau P_c} \end{cases}$$

于是,Farquhar 模型可进一步表示为:

$$A = \min\{W_c, W_j, W_p\}\left(1 - \frac{\tau}{Ci}\right) - R_d$$

研究表明,在当前大气 CO_2 分压下,羧化速率受 Rubisco 活性限制[7,16],即 $V_c = W_c$:

$$A = W_c\left(1 - \frac{\tau}{Ci}\right) - R_d$$

于是,C_3 植物的 V_{cmax} 可表示如下:

$$V_{c\max} = \frac{(A + R_d)[P_c + K_c(1 + P_o/K_o)]}{P_c - 0.5P_o/\tau}$$

式中,A 为净光合速率;V_{cmax} 为最大羧化速率;V_o 为氧化速率;W_c 为 Rubisco 活性限制的羧化速率;W_j 为 RuBP 再生能力限制的羧化速率;W_p 为磷酸丙糖利用能力限制的羧化速率;P_o 和 P_c 分别是胞间氧分压和胞间 CO_2 分压;J 为电子传递速率,单位为 μmol $m^{-2}s^{1}$;U 为磷酸丙糖利用效率,单位为 μmol $m^{-2}s^{-1}$;K_c 为 CO_2 米氏常数,K_o 为竞争氧化反应中 O_2 的米氏常数,单位为 μbar 或 μmol mol^{-1};R_d 为在光下的线粒体呼吸速率,单位为 μmol $m^{-2}s^{-1}$;τ 是 Rubisco 的特异性因子[6, 17-19]。

该经典模型已被广泛的验证,为模拟生态系统和景观尺度的碳吸收提供了基础。但是,该模型在计算植物光合作用时通常将最大羧化速率设定为常数或简单地考虑温度的胁迫效应,没有考虑其他环境因子的影响。尽管随后的研究进一步修正了植物最大羧化速率与温度的关系及与最大羧化速率密切相关的参数 K_c、K_o、τ 等与温度的关系[20-22],但仍然很少考虑其它环境因子对植物最大羧化速率的影响,制约着植物生产力模拟的准确性。

2　植物叶片最大羧化速率的影响因子

据 100 多个物种的数据统计资料表明[7],植物叶片最大羧化速率为 6 μmol $m^{-2}s^{-1}$(针叶树种)—194 μmol $m^{-2}s^{-1}$(农作物),不同物种之间差异很大。不仅不同植物物种的叶片最大羧化速率存在很大的差异,而且不同生长环境下的植物叶片最大羧化速率也不相同[7, 23]。影响植物叶片最大羧化速率的因素包括植物自身因素与外在环境因素。植物自身因素如叶片构造、叶龄、叶位等;外在环境因素包括光照、温度、水分、土壤养分等,均会影响最大羧化速率的大小[24-26]。

2.1 环境因素

2.1.1 光照

光照影响植物的生化组成、形态建成,是植物生长发育不可或缺的资源,也是植物进行羧化作用的必要条件[27]。植物光合作用碳同化过程中有多种光合酶的活性直接受光控制[5, 17, 26]。Sukenik 等对藻类的研究表明,高光强下的 Rubisco 数量比较低光强下高[28]。Sui 等发现高光强下 Rubisco 活性较强[27]。Portis 等发现光照对 Rubisco 活化酶(Rubisco activase)具有促进作用,从而可以增高 Rubisco 羧化活性和光合速率[29]。光照同时会影响气孔开度,低光强下气孔开度明显降低,气孔数目明显减少,从而间接影响植物叶片最大羧化速率[27]。光照也会影响其他环境因子,如温度、水分等[30-31],从而间接影响叶片最大羧化速率。但是,不同的土壤养分和水热条件下植物叶片最大羧化速率对光照强度的响应存在着显著的差异,在土壤水分、养分充足条件下,植物叶片最大羧化速率最适光强偏低[32-33],说明良好的土壤条件下植物对光照的需求有所下降。

2.1.2 温度

植物羧化过程由一系列酶促反应构成,因此植物叶片最大羧化速率受温度影响显著。研究表明,不同植物物种的最大羧化速率对温度的响应表现如下[17, 34-35]:当低于一定温度时,Rubisco 羧化反应缓慢;随着温度的上升反应逐渐加速,到达一定温度最大羧化速率达到最大值;而后逐渐下降。从光合作用的机理来看,适度增温有助于提高 Rubisco 活性,而当环境温度高于光合作用最适温度时,温度升高相对降低了羧化位点 CO_2 的溶解度和 Rubisco 对 CO_2 的亲和性,不利于羧化反应的进行[35]。Krischbuam 等发现,植物叶片最大羧化速率随温度变化呈 S 形曲线变化,在 0—50 ℃范围内存在最适温度、最高温度和最低温度三个温度基点,且最适温度为 25 ℃[36]。此外,不同的生长温度也将导致植物最大羧化速率的变化,Bunce 等在不同温度下培养 8 种不同欧洲树种,发现植物经过高温驯化,其叶片最大羧化速率增大[23]。最近研究表明,在较低温度下培养的植物参与光合作用的酶类增加,最大羧化速率升高[37];反之,若把较冷环境下生长的植物转移到较暖环境中培养,其叶片最大羧化速率反而下降[38]。

2.1.3 水分

水分也是影响植物羧化作用的重要环境因子之一。水分充足有助于土壤元素供应,提高叶片气孔导度,增加胞间 CO_2 浓度,提高叶片光合作用能力[39-41]。水分亏缺一方面会减小气孔开度和叶肉导度[42],限制 CO_2 进入细胞中,从而降低植物叶片最大羧化速率[43];另一方面,缺水会影响 Rubisco 的基因表达,使 Rubisco 合成大大减少,从而降低羧化反应速率。现有研究表明,水分胁迫下的 Rubisco 含量下降是导致植物光合能力下降的次要原因,植物叶片最大羧化速率下降主要是气孔导度和叶肉导度下降造成的[44]。此外,轻度和中度水分胁迫并不会影响植物的光合能力。林祥磊等对羊草的控制实验表明,羊草叶片最大羧化速率随土壤水分的增加呈抛物线变化,且一定范围的水分胁迫在复水后能提高羊草叶片的光合能力,促进光合作用[45]。Vaz 等认为植物叶片最大羧化速率对水分胁迫有明显的阈值响应,并可能存在一定的适应性和可塑性[46]。

2.1.4 CO_2 浓度

随着大气 CO_2 浓度的增高,必然增高细胞间和羧化部位的 CO_2 浓度,使[CO_2]/[O_2]比率增大,有利于 Rubisco 羧化作用的进行,提高羧化效率[47]。在一定 CO_2 浓度范围内(0—650 μmol/mol),植物叶片最大羧化速率随 CO_2 浓度上升而增加[15, 26, 48]。但是,Fan 等发现在高海拔地区较低 CO_2 分压下生长的植物有较高的光合能力,大气 CO_2 分压的升高可能会造成植物叶片最大羧化速率的降低[49]。多个物种叶片气体交换模拟实验表明,CO_2 浓度的倍增不仅会导致植物叶片最大羧化速率下降[50-52],还伴随着 Rubisco 含量的降低和活性的下降[53-56],这可能是因为:其一,模拟实验受到了其他环境因素如水分、养分、光照等的限制[57];其二,植物对高 CO_2 环境存在适应策略,植物光合能力超过植物转移与储藏碳水化合物的能力造成了反馈效应[53,55]。不同物种对 CO_2 倍增的响应也存在明显差异,尤其是 C_3 植物和 C_4 植物,其光合路径不同直接导致对 CO_2 浓度反映的差异。C_3 植物的 CO_2 饱和点高,CO_2 浓度升高对 C_3 植物的羧化过程有促进作用,C_4 植物的 CO_2 饱和点低,对 CO_2 浓度上升反应不明显或有负效应[58]。

2.1.5　土壤元素

氮素是参与植物光合作用和维持植物生命的重要元素,在其他环境条件良好条件下,缺氮将导致植物光合速率、光合量子效率和有关碳代谢的酶类活性降低[59-60]。土壤氮素水平决定了植物叶片氮素含量,叶片氮素含量与植物最大羧化速率呈显著正相关[61]。因此,土壤氮素水平的高低间接影响着植物叶片的最大羧化速率大小。王仁雷等对不同土壤氮素水平下生长的杂交稻研究发现,随着氮素水平的提高,叶面积增大,Rubisco 活性和羧化速率均有所增加[62]。当土壤氮素缺乏时,植物叶片最大羧化速率明显下降[63]。从光合作用机理来看,增施氮素可促进光合作用初始阶段产生的激发能向光反应方向分配,光反应的加速有助于光合作用暗反应的进行[64],这可能促进了羧化速率的提高。磷也是影响植物叶片最大羧化速率的重要元素[65]。Prior 等发现在萨瓦纳群落中,磷很大程度上决定着植物的光合能力[66]。Zhou 等研究表明磷亏缺会限制 ADP 转化为 ATP,影响 RuBP 的再生过程,从而导致 Rubisco 失活,降低植物叶片最大羧化速率[65]。钾主要控制保卫细胞渗透势及气孔开闭,从而影响羧化作用[2]。也有一些研究表明[67-68],缺硫、镁等元素可能会导致植物叶片叶绿体发育不全,Rubisco 含量下降,从而降低植物叶片最大羧化速率,而配施锌、锰、硼、铜等微量元素则有助于增加气孔导度,促进植物叶片发育,提高植物光合能力。

2.1.6　其他环境因子

植物叶片最大羧化速率除受以上因子影响外,还受紫外辐射、臭氧及人为干扰等的影响。大气等温层的臭氧层消减使得到达地面的紫外辐射(UV-B, 280—320 nm)增高[69]。杨志敏等认为 UV-B 很可能通过直接或间接的方式影响气孔运动,降低气孔开度,从而降低植物叶片最大羧化速率[70]。Dai 等认为 UV-B 抑制气孔的发育和形成并间接影响到植物的光合能力[71]。孙谷畴等对香蕉叶片补增 UV-B 辐射发现,UV-B 辐射增加降低了叶片氮素在光合循环组分的分配,导致植物叶片最大羧化速率下降[72]。地表臭氧浓度的增加也影响植物叶片最大羧化速率。Farage 等基于熏蒸法对欧洲栎林不同浓度臭氧处理研究发现,随着臭氧浓度升高,植物叶片最大羧化速率迅速下降[73],其原因可能是臭氧使得光合产物富集引起了库的反馈作用[74-77]。同时,人类活动,如刈割、放牧等,也通过改变根冠比的分配促进植物的固碳过程[78],进而提高植物叶片最大羧化速率。

2.2　植物生物因素

2.2.1　叶片形态结构

不同植物叶片具有不同的形态结构,如不同的大小、厚度、颜色等,这些特征均直接或间接地影响植物叶片最大羧化速率。研究表明,同种植物叶片的叶面积越大,厚度越厚,气孔数目和叶绿素、糖分等内含物就越多,光合能力也就越强[79-80]。从植物叶片解剖结构来看,不同结构的叶肉组织也会影响植物叶片最大羧化速率,栅栏组织的光合能力要显著强于海绵组织[81]。因此,叶肉栅栏组织发达的叶片往往具有较高的最大羧化速率。叶脉是叶片光合产物运输的重要通道,发达的维管系统便于光合产物输出,有助于提高植物叶片最大羧化速率。最新研究表明,不同颜色叶片的最大羧化速率也存在显著差异,红叶和绿叶虽然叶绿素含量差异不明显,但红叶花青素含量较高,限制了叶片对红光的吸收,使得绿叶的最大羧化速率远高于红叶[82]。

2.2.2　叶位

叶片着生位置,或称叶位,也是影响植物叶片最大羧化速率的重要因素。同一枝条中部叶片的光合能力要明显大于顶部和基部的叶片[83],这可能是因为枝顶的叶片仍处于发育期,光合机构和光合建成尚不完善;基部的叶片已处于衰老阶段,叶绿体等细胞结构已开始解体[84],从而使得光合能力较弱。而枝条中部的叶片处于生长盛期,Rubisco 的含量和活性已达到最大值,最大羧化速率明显高于顶部和基部的叶片。也有研究表明,枝条顶部的叶片光合能力要高于中部的叶片[80],可能是叶片的相互遮荫等造成不同叶位叶片的光照强度不同引起。

2.2.3　叶龄

植物的叶龄会影响叶片最大羧化速率[85]。一般而言,1 年中植物叶片生长盛期时最大羧化速率达到最

大值,通常在 8 月份,10 月份叶片老化并开始枯落,植物叶片最大羧化速率显著下降[86]。在植物叶片生长过程中,幼叶的光合结构尚处于发育阶段,光合能力呈逐渐增强的趋势。随着叶片的成熟,成熟叶绿体的数目逐渐增加,有助于植物叶片光合能力的提高[87]。因此,当叶片成熟并充分展开时,光合能力达到最大[84]。随着叶龄的增长,叶片开始逐渐老化,伴随着叶片内部构造的重排,叶片叶绿素含量、Rubisco 含量开始减少,叶片最大羧化速率随之下降。

尽管目前关于叶片最大羧化速率与环境因子的关系已有大量研究,但这些研究多停留在单因子水平,更没有考虑相互作用的生物因素与环境因素协同作用对植物叶片最大羧化速率的影响。同时,现有的相关研究多为温室条件下叶片尺度的单因子控制实验,尚缺乏野外自然环境下的观测数据,从而严重制约着植物叶片最大羧化速率及其与影响因子关系的评估。因此,结合控制实验与野外观测进行综合分析是定量描述植物叶片最大羧化速率对环境因子响应的有效途径。

3 植物叶片最大羧化速率与环境因子的关系模拟

随着环境控制(CE, Controlled Environment)实验技术的发展,国内外已经开展了大量的温度、水分和 CO_2 浓度控制实验[81-85],获取了大量的植物叶片最大羧化速率对环境因子响应的资料,但关于植物叶片最大羧化速率与环境因子关系的模拟研究相对较少。

植物叶片最大羧化速率对温度的响应关系一直是光合作用模型研究领域的热点。Krischbaum 等认为,植物叶片最大羧化速率随温度的升高而升高,至一定温度时达到最大值,随后随温度的升高呈下降趋势[34-36],并基于大量试验资料给出了植物叶片最大羧化速率与温度的回归关系[36]:

$$V_{c\max}(T) = 1 + 0.051(T - 25) - 2.48 \times 10^{-4}(T - 25)^2 - 8.09 \times 10^{-5}(T - 25)^3$$

式中, $V_{c\max}(T)$ 为考虑温度影响的植物叶片最大羧化速率,T 为温度(℃)。

尽管目前已出现大量关于植物叶片最大羧化速率对水分的响应研究[88-90],但有关植物叶片最大羧化速率与水分的定量关系研究较少。林祥磊等基于水分胁迫试验给出了植物叶片最大羧化速率与土壤水分的回归关系[45]:

$$V_{c\max}(W) = -0.1562W^2 + 4.8619W + 13.738$$

式中, $V_{c\max}(W)$ 为考虑水分影响的植物叶片最大羧化速率,W 为土壤含水量(%)。结合已有的研究成果,给出了水热协同作用下的植物叶片最大羧化速率模型[45]:

$$V_{c\max} = V_{c\max 25} \cdot V_{c\max}(T) \cdot V_{c\max}(W)$$

$$V_{c\max}(T) = 1 + 0.051(T - 25) - 2.48 \times 10^{-4}(T - 25)^2 - 8.09 \times 10^{-5}(T - 25)^3$$

$$V_{c\max}(W) = -0.1562W^2 + 4.8619W + 13.738$$

式中, $V_{c\max}$ 为植物叶片最大羧化速率, $V_{c\max 25}$ 为 25 ℃时植物叶片的最大羧化速率。

研究表明,植物叶片最大羧化速率受多个环境因子的影响[27-37],准确地模拟陆地生态系统生产力需要弄清植物叶片最大羧化速率对生物与环境因子的综合响应关系。正因为如此,多个环境因子交互作用的响应实验研究越来越受到重视[40, 52, 91-92]。但是,由于多因子交叉作用实验存在工作量大、耗时长等局限性,目前关于植物叶片最大羧化速率对多个环境因子的响应研究仍很少。建立数学模型模拟植物叶片最大羧化速率对环境因子的响应是定量评估植物叶片最大羧化速率的有效途径。植物光合模型是陆地生态系统碳收支模型的重要子模块,弄清植物叶片最大羧化速率对多因子协同作用的响应机理,建立综合反映多因子协同作用的响应模型,有助于准确模拟陆地生态系统的生产力与碳收支。

4 研究展望

准确地评估与预测陆地生态系统生产力始终是全球变化研究的重要议题。特别是,近 20 余年来伴随着全球气候变暖发生的温度和降水格局变化已经对生态系统的生理生态特性及其生产力产生了重要的影响。因此,迫切需要弄清植物叶片最大羧化速率及其影响因子,以准确评估与预测陆地生态系统生产力,制定陆地生态系统适应气候变化的科学对策。

尽管国内外科学家已经开展了大量的植物叶片最大羧化速率及其影响因子的观测实验,但是现有研究主要还是以植物叶片最大羧化速率对单个因子的响应为主,关于植物叶片最大羧化速率与多个环境因子之间相互作用机制及其过程的研究还甚少,严重地制约着植物净第一性生产力的准确评估。为此,未来拟加强以下方面的研究:

(1)植物叶片最大羧化速率的生物与环境控制机制

由于目前关于植物叶片最大羧化速率影响因子的实验研究多停留在单因子水平,因此有必要开展植物叶片最大羧化速率对生物与环境因子协同作用的响应研究。生物与环境因素交互作用产生的影响是植物生长过程中不可忽略的方面。目前虽然已分别有研究探讨生物或者环境因素对植物叶片最大羧化速率的影响,但仍未出现二者协同作用的影响研究,这将是未来研究应关注的重要问题。

(2)生物与环境因子协同作用下的植物叶片最大羧化速率定量模拟及其尺度化

研究表明,不同实验方法模拟的结果应用到某些生态系统时通常不存在明显差异[93],但模拟实验环境中生长条件相对单一,控制时间短且植物生长容易受限,幼苗对环境因子的响应能否推广到更大尺度研究还存在很大争议[94-95]。因此,未来研究要关注控制环境实验和野外实验条件下植物最大羧化速率对环境因子响应的比较研究。同时,陆地生态系统生产力的准确模拟需要冠层(生态系统)、甚至景观层次的光合参数,如何将叶片最大羧化速率拓展到冠层、甚至景观层次也是未来拟加强的研究方面。

(3) 植物叶片最大羧化速率的环境因子阈值研究

不同环境条件下植物叶片最大羧化速率有不同的最大值、最小值和最适值,了解某一环境因子下植物叶片最大羧化速率的最适区间(如最适温度、最适土壤含水量等),选择最适合植物的生长条件可以提高生态系统生产力,对提高植物生产量具有积极的现实意义,并可为积极应对极端天气气候事件及制定相关决策提供技术依据。

References:

[1] Tuittila E S, Vasander H, Laine J. Sensitivity of C sequestration in reintroduced *Sphagnum* to water-level variation in a cutaway peatland. Restoration Ecology, 2004, 12(4): 483-493.

[2] Wang J Y, Zhu S G, Xu C F. Biochemistry. Beijing: Higher Education Press, 2002: 450-468.

[3] Gao Z, Zhang R X, Fang M. Advances on mechanisms of senescence of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and photosynthetic electron transport chain in plant. Journal of Nanjing Agricultural University, 1995, 18(2): 26-33.

[4] Cannell M G R, Dewar R C. Carbon allocation in trees: a review of concepts for modelling. Advances in Ecological Research, 1994, 25: 59-104.

[5] Grechi I, Vivin P, Hilbert G, Milin S, Robert T, Gaudillère J P. Effect of light and nitrogen supply on internal C:N balance and control of root-to-shoot biomass allocation in grapevine. Environmental and Experimental Botany, 2007, 59(2): 139-149.

[6] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. Planta, 1980, 149(1): 78-90.

[7] Wullschleger S D. Biochemical limitations to carbon assimilation in C_3 plants-A retrospective analysis of the A/C_i curves from 109 species. Journal of Experimental Botany, 1993, 44(5): 907-920.

[8] Zhang S R, Fan D Y, Strasser R J. A review of progress in studies of plant ecophysiology: controlled experiments and instrumentation. Journal of Plant Ecology, 2007, 31(5): 982-987.

[9] Valladares F, Pearcy R W. Interactions between water stress, sun-shade acclimation, heat tolerance and photoinhibition in the sclerophyll *Heteromeles arbutifolia*. Plant, Cell and Environment, 1997, 20(1): 25-36.

[10] Alder N N, Pockman W T, Sperry J S, Nuismer S. Use of centrifugal force in the study of xylem cavitation. Journal of Experimental Botany, 1997, 48(3): 665-674.

[11] Huang B X, Shi S J, Zhang L. Study on the instrumental error of the portable photosynthesis system. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2003, 11(4): 7-9.

[12] Xu D Q. Some noteworthy problems in measurement and investigation of photosynthesis. Plant Physiology Communications, 2006, 42(6): 1163-1167.

[13] Kitajima K, Mulkey S S, Samaniego M, Wright S J. Decline of photosynthetic capacity with leaf age and position in two tropical pioneer tree

species. American Journal of Botany, 2002, 89(12): 1925-1932.

[14] von Caemmerer S, Farquhar G D. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. Planta, 1981, 153(4): 376-387.

[15] Harley P C, Sharkey T D. An improved model of C_3 photosynthesis at high CO_2: reversed O_2 sensitivity explained by lack of glycerate reentry into the chloroplast. Photosynthesis Research, 1991, 27(3): 169-178.

[16] Bernacchi C J, Singsaas E L, Pimentel C, Portis A R Jr, Long S P. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. Plant, Cell and Environment, 2001, 24(2): 253-259.

[17] Brooks A, Farquhar G D. Effect of temperature on the CO_2/O_2 specificity of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. Planta, 1985, 165(3): 397-406.

[18] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C_3 plants. Plant, Cell and Environment, 1995, 18(4): 339-355.

[19] Long S P, Bernacchi C J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Journal of Experimental Botany, 2003, 54(392): 2393-2401.

[20] Leuning R. Temperature dependence of two parameters in a photosynthesis model. Plant, Cell and Environment, 2002, 25(9): 1205-1210.

[21] Bernacchi C J, Pimentel C, Long S P. *In vivo* temperature response functions of parameters required to model RuBP-limited photosynthesis. Plant, Cell and Environment, 2003, 26(9): 1419-1430.

[22] Sharkey T D, Bernacchi C J, Farquhar G D, Singsaas E L. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C_3 leaves. Plant, Cell and Environment, 2007, 30(9): 1035-1040.

[23] Bunce J A. Acclimation of photosynthesis to temperature in eight cool and warm climate herbaceous C_3 species: temperature dependence of parameters of a biochemical photosynthesis model. Photosynthesis Research, 2000, 63(1): 59-67.

[24] Tobita H, Uemura A, Kitao M, Kitaoka S, Maruyama Y, Utsugi H. Effects of elevated atmospheric carbon dioxide, soil nutrients and water conditions on photosynthetic and growth responses of *Alnus hirsuta*. Functional Plant Biology, 2011, 38(9): 702-710.

[25] Cai Y F, Zhang S B, Hu H, Li S Y. Photosynthetic performance and acclimation of *Incarvillea delavayi* to water stress. Biologia Plantarum, 2010, 54(1): 89-96.

[26] Sims D A, Seemann J R, Luo Y. The significance of differences in the mechanisms of photosynthetic acclimation to light, nitrogen and CO_2 for return on investment in leaves. Functional Ecology, 1998, 12(2): 185-194.

[27] Sui X L, Sun J L, Wang S H, Li W, Hu L P, Meng F Z, Fan Y Y, Zhang Z X. Photosynthetic induction in leaves of two cucumber genotypes differing in sensitivity to low-light stress. African Journal of Biotechnology, 2011, 10(12): 2238-2247.

[28] Sukenik A, Bennett J, Falkowski P. Light-saturated photosynthesis limitation by electron transport or carbon fixation? Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Bioenergetics, 1987, 891(3): 205-215.

[29] Portis A R Jr. Regulation of ribulose 1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activity. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1992, 43(1): 415-437.

[30] Sims D A, Pearcy R W. Photosynthetic characteristics of a tropical forest understory herb, *Alocasia macrorrhiza*, and a related crop species, *Colocasia esculenta* grown in contrasting light environments. Oecologia, 1989, 79(1): 53-59.

[31] Wang K, Zhu J J, Yu L Z, Sun Y R, Zhang J X. Effects of light environment on *Juglans mandshurica* seedlings growth and photosynthesis. Chinese Journal of Applied Ecology, 2010, 21(4): 821-826.

[32] Grassi G, Bagnaresi U. Foliar morphological and physiological plasticity in *Picea abies* and *Abies alba* saplings along a natural light gradient. Tree Physiology, 2001, 21(12/13): 959-967.

[33] Wang J L, Yu G R, Wang B L, Qi H, Xu Z J. Response of photosynthetic rate and stomatal conductance of rice to light intensity and CO_2 concentration in northern China. Journal of Plant Ecology, 2005, 29(1): 16-25.

[34] Kubien D S, Sage R F. The temperature response of photosynthesis in tobacco with reduced amounts of Rubisco. Plant, Cell and Environment, 2008, 31(4): 407-418.

[35] Walcroft A S, Whitehead D, Silvester W B, Kelliher F M. The response of photosynthetic model parameters to temperature and nitrogen concentration in *Pinus radiata* D. Don. Plant, Cell and Environment, 1997, 20(11): 1338-1348.

[36] Krischbaum M U F, Farquhar G D. Temperature dependence of whole-leaf photosynthesis in *Eucalyptus pauciflora* Sieb. Ex Spreng. Australian Journal of Plant Physiology, 1984, 11(6): 519-538.

[37] Silim S N, Ryan N, Kubien D S. Temperature responses of photosynthesis and respiration in *Populus balsamifera* L.: acclimation versus adaptation. Photosynthetic Research, 2010, 104(1): 19-30.

[38] Possell M, Hewitt C N. Gas exchange and photosynthetic performance of the tropical tree *Acacia nigrescens* when grown in different CO_2 concentrations. Planta, 2009, 229(4): 837-846.

[39] Gao S H, Guo J P, Zhou G S. The response to CO_2 concentration and soil drought stress in *Leymus chinensis* leaves. Acta Agrestia Sinica, 2001, 9(3): 203-211.

[40] Xu Z Z, Zhou G S. Combined effects of water stress and high temperature on photosynthesis, nitrogen metabolism and lipid peroxidation of a perennial grass *Leymus chinensis*. Planta, 2006, 224(5): 1080-1090.

[41] Wang Y L, Xu Z Z, Zhou G S. Changes in biomass allocation and gas exchange characteristics of *Leymus chinensis* in response to soil water stress. Acta Phytoecologica Sinica, 2004, 28(6): 803-809.

[42] Flexas J, Bota J, Galmés J, Medrano H, Ribas-Carbó M. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. Physiologia Plantarum, 2006, 127(3): 343-352.

[43] Chaves M M, Flexas J, Pinheiro C. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. Annals of Botany, 2009, 103(4): 551-560.

[44] Galmés J, Ribas-Carbó M, Medrano H, Flexas J. Rubisco activity in Mediterranean species is regulated by the chloroplastic CO_2 concentration under water stress. Journal of Experimental Botany, 2011, 62(2): 653-665.

[45] Lin X L, Xu Z Z, Wang Y H, Zhou G S. Modeling the responses of leaf photosynthetic parameters of *Leymus chinensis* to drought and rewatering. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(10): 4718-4724.

[46] Vaz M, Pereira J S, Gazarini L C, David T S, David J S, Rodrigues A, Maroco J, Chaves M M. Drought-induced photosynthetic inhibition and autumn recovery in two Mediterranean oak species (*Quercus ilex* and *Quercus suber*). Tree Physiology, 2010, 30(8): 946-956.

[47] Sun G C, Zhao P, Zeng X P, Peng S L. Influence of elevated atmospheric CO_2 concentration on photosynthesis and leaf nitrogen partition in process of photosynthetic carbon cycle in *Musa paradisiaca*. Chinese Journal of Applied Ecology, 2001, 12(3): 429-434.

[48] Harley P C, Thomas R B, Reynolds J F, Strain B R. Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO_2. Plant, Cell and Environment, 1992, 15(3): 271-282.

[49] Fan Y Z, Zhong Z M, Zhang X Z. Determination of photosynthetic parameters Vc_{max} and J_{max} for a C_3 plant (spring hulless barley) at two altitudes on the Tibetan Plateau. Agricultural and Forest Meteorology, 2011, 151(12): 1481-1487.

[50] Ellsworth D S, Reich P B, Naumburg E S, Kochs G W, Kubiske M E, Smith S D. Photosynthesis, carboxylation and leaf nitrogen responses of 16 species to elevated pCO_2 across four free-air CO_2 enrichment experiments in forest, grassland and desert. Global Change Biology, 2004, 10(12): 2121-2138.

[51] Zhang D Y, Chen G Y, Chen J, Yong Z H, Zhu J G, Xu D Q. Photosynthetic acclimation to CO_2 enrichment related to ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylation limitation in wheat. Photosynthetica, 2009, 47(1): 152-154.

[52] Osada N, Onoda Y, Hikosaka K. Effects of atmospheric CO_2 concentration, irradiance, and soil nitrogen availability on leaf photosynthetic traits of *Polygonum sachalinense* around natural CO_2 springs in northern Japan. Oecologia, 2010, 164(1): 41-52.

[53] Besford R T, Hand D W. The effects of CO_2 enrichment and nitrogen oxides on some calvin cycle enzymes and nitrite reductase in glasshouse lettuce. Journal of Experimental Botany, 1989, 40(3): 329-336.

[54] Sage R F, Sharkey T D, Seemann J R. Acclimation of photosynthesis to elevated CO_2 in five C_3 species. Plant Physiology, 1989, 89(2): 590-596.

[55] McKee I F, Woodward F I. The effect of growth at elevated CO_2 concentrations on photosynthesis in wheat. Plant, Cell and Environment, 1994, 17(7): 853-859.

[56] Ainsworth E A, Rogers A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO_2]: mechanisms and environmental interactions. Plant, Cell and Environment, 2007, 30(3): 258-270.

[57] Jiang G M, Qu C M. Photosynthetic response of six woody species to elevated CO_2 in *Quercus Liaotungensis* forest in the Beijing mountainous areas. Acta Phytoecologica Sinica, 2000, 24(2): 204-208.

[58] Long S P, Anisworth E A, Rogers A, Ort D R. Rising atmospheric carbon dioxide: plants FACE the future. Annual Review of Plant Biology, 2004, 55(1): 591-628.

[59] Evans H J, Nason A. Pyridine nucleotide-nitrate reductase from extracts of higher plants. Plant Physiology, 1953, 28(2): 233-254.

[60] Warren C R, Adams M A, Chen Z L. Is photosynthesis related to concentrations of nitrogen and Rubisco in leaves of Australian native plants? Australian Journal of Plant Physiology, 2000, 27(5): 407-416.

[61] Evans J R. Developmental constraints on photosynthesis: effects of light and nutrition // Baker N R, ed. Photosynthesis and the Environment. Dordrecht: Kluwer, 1996: 281-304.

[62] Wang R L, Li X, Chen G X, Hua C, Wei J C. Effect of N-fertilizer levels on photosynthetic rate and RuBP carboxylase activity in flag leaves of hybrid rice Shanyou 63. Acta Agronomica Sinica, 2001, 27(6): 930-934.

[63] Maroco J P, Breia E, Faria T, Pereira J S, Chaves M M. Effects of long-term exposure to elevated CO_2 and N fertilization on the development of

photosynthetic capacity and biomass accumulation in *Quercus suber* L. Plant, Cell and Environment, 2002, 25(1): 105-113.

[64] Zhang X C, Yu X F, Gao S M. Effects of nitrogen application rates on photosynthetic energy utilization in wheat leaves under elevated atmospheric CO_2 concentration. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(10): 1196-1203.

[65] Zhou Y H, Wu J X, Zhu L J, Shi K, Yu J Q. Effects of phosphorus and chilling under low irradiance on photosynthesis and growth of tomato plants. Biologia Plantarum, 2009, 53(2): 378-382.

[66] Prior L D, Eamus D, Bowman D M J S. Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in Northern Australia. Functional Ecology, 2003, 17(4): 504-515.

[67] Chen P Z, Wang L. Effects of sulfur deficiency on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of *Citrus sinensis* Osbeck leaves. Chinese Journal of Ecology, 2006, 25(5): 503-506.

[68] Li J, Dong X C, Meng Q W, Zhao S J. Effect of trace element nutrients on photosynthesis and growth in juvenal *Ginkgo bilobal*. Journal of Shandong Agricultural University, 1999, 30(3): 256-260.

[69] Blumthaler M, Ambach W. Indication of increasing solar ultraviolet-B radiation flux in alpine regions. Science, 1990, 248(4952): 206-208.

[70] Yang Z M, Yan J Y, Zheng Y F. Effects of elevated ultraviolet radiation on the growth and photosynthesis of soy bean. Acta Ecologica Sinica, 1996, 16(2): 154-159.

[71] Dai Z Y, Edwards G E, Ku M S B. Control of photosynthesis and stomatal conductance in *Ricinus communis* L. (Castor Bean) by leaf to air vapor pressure deficit. Plant Physiology, 1992, 99(4): 1426-1434.

[72] Sun G C, Zhao P, Zeng X P, Peng S L. Effects of supplementary UV-B radiation on photosynthesis and partition of leaf nitrogen in components of photosynthetic carbon cycle in leaves of *Musa paradisiaca*. Chinese Bulletin of Botany, 2000, 17(5): 450-456.

[73] Farage P K. The effect of ozone fumigation over one season on photosynthetic processes of *Quercus robur* seedlings. New Phytologist, 1996, 134(2): 279-285.

[74] Mckee I F, Long S P. Plant growth regulators control ozone damage to wheat yield. New Phytologist, 2001, 152(1): 41-51.

[75] Tingey D T, Rodecap K D, Lee E H, Hogsett W E, Gregg J W. Pod development increases the ozone sensitivity of *Phaseolus vulgaris*. Water, Air and Soil Pollution, 2002, 139(1/4): 325-341.

[76] Matyssek R, Thiec D L, Löw M, Dizengremel P, Nunn A J, Häberle K H. Interactions between drought and O_3 stress in forest trees. Plant Biology, 2006, 8(1): 11-17.

[77] Erice G, Irigoyen J J, Pérez P, Martínez-Carrasco R, Sánchez-Díaz M. Effect of elevated CO_2, temperature and drought on photosynthesis of nodulated alfalfa during a cutting regrowth cycle. Physiologia Plantarum, 2006, 126(2): 458-468.

[78] Woodward F I, Thompson G B, Mckee I F. The effects of elevated concentrations of carbon dioxide on individual plants, populations, communities and ecosystems. Annals of Botany, 1991, 67(Supplement 1): 23-38.

[79] Teng W L, Han Y P, Li W B. Marginal effect index on the yield characters of soybean cultivars with different leaf shape. Soybean Science, 2008, 27(3): 420-427.

[80] Gao Z Q, Feng S Z, Li T H, Zhang X C. Comparisons of anatomical structure, component and photosynthetic capacity of leaves at different apple canopy positions. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2010, 18(6): 1245-1250.

[81] Ren Y P, Gu S, Jiang S, Zheng S X, Zhao N. Anatomical characters of vegetative organs and ecological adaptability of new alien species *Flaveria bidentis*. Chinese Journal of Ecology, 2009, 28(7): 1239-1244.

[82] Zhang K M, Wang X M, Cui J X, Ogweno J O, Shi K, Zhou Y H, Yu J Q. Characteristics of gas exchange and chlorophyll fluorescence in red and green leaves of *Begonia semperflorens*. Biologia Plantarum, 2011, 55(2): 361-364.

[83] Li W, Sui X L, Wang S H, Guan Q Z, Hu L P, Zhou M, Meng F Z, Zhang Z X. Effects of low light on photosynthetic characteristics of different position leaves of cucumber seedlings. Scientia Agricultura Sinica, 2008, 41(11): 3698-3707.

[84] Peri P L, Arena M, Pastur G M, Lencinas M V. Photosynthetic response to different light intensities, water status and leaf age of two *Berberis* species (Berberidaceae) of Patagonian steppe, Argentina. Journal of Arid Environments, 2011, 75(11): 1218-1222.

[85] Limousin J M, Misson L, Lavoir A V, Martin N K, Rambal S. Do photosynthetic limitations of evergreen *Quercus ilex* leaves change with long-term increased drought severity? Plant, Cell and Environment, 2010, 33(5): 863-875.

[86] Onoda Y, Hikosaka K, Hirose T. The balance between RuBP carboxylation and RuBP regeneration: a mechanism underlying the interspecific variation in acclimation of photosynthesis to seasonal change in temperature. Functional Plant Biology, 2005, 32(10): 903-910.

[87] Leech R M, Baker N R. The development of photosynthetic capacity in leaves // Dale J E, Milthorpe F L, eds. The Growth and Functioning of Leaves. Cambridge: Cambridge University Press, 1983: 271-307.

[88] Wullschleger S D, Tschaplinski T J, Norby R J. Plant water relations at elevated CO_2-implications for water-limited environments. Plant, Cell and Environment, 2002, 25(2): 319-331.

[89] Lawlor D W, Cornic G. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. Plant, Cell and Environment, 2002, 25(2): 275-294.

[90] Robredo A, Pérez-López U, Lacuesta M, Mena-Petite A, Muñoz-Rueda A. Influence of water stress on photosynthetic characteristics in barley plants under ambient and elevated CO_2 concentrations. Biologia Plantarum, 2010, 54(2): 285-293.

[91] Miglietta F, Giuntoli A, Bindi M. The effect of free air carbon dioxide enrichment (FACE) and soil nitrogen availability on the photosynthetic capacity of wheat. Photosynthesis Research, 1996, 47(3): 281-290.

[92] Wertin T M, Mcguire M A, Teskey R O. The influence of elevated temperature, elevated atmospheric CO_2 concentration and water stress on net photosynthesis of loblolly pine (*Pinus taeda* L.) at northern, central and southern sites in its native range. Global Change Biology, 2010, 16(7): 2089-2103.

[93] Long S P, Ainsworth E A, Leakey A D B, Nösberger J, Ort D R. Food for thought: Lower-Than-Expected crop yield stimulation with rising CO_2 concentrations. Science, 2006, 312(5782): 1918-1921.

[94] Ceulemans R, Mousseau M. Effects of elevated atmospheric CO_2 on woody plants. New Phytologist, 1994, 127(3): 425-446.

[95] Kolb T E, Matyssek R. Limitations and perspectives about scaling ozone impacts in trees. Environmental Pollution, 2001, 115(3): 373-393.

参考文献:

[2] 王镜岩, 朱圣庚, 徐长法. 生物化学. 北京: 高等教育出版社, 2002: 450-468.

[3] 高忠, 张荣铣, 方敏. 植物叶片中 RuBp 羧化酶/加氧酶及光反应机构衰老机理的研究进展. 南京农业大学学报, 1995, 18(2): 26-33.

[8] 张守仁, 樊大勇, Strasser R J. 植物生理生态学研究中的控制实验和测定仪器新进展. 植物生态学报, 2007, 31(5): 982-987.

[11] 黄彬香, 施生锦, 张理. 便携式光合作用测定系统仪器误差探析. 中国生态农业学报, 2003, 11(4): 7-9.

[12] 许大全. 光合作用测定及研究中一些值得注意的问题. 植物生理学通讯, 2006, 42(6): 1162-1167.

[31] 王凯, 朱教君, 于立忠, 孙一荣, 张金鑫. 光环境对胡桃楸幼苗生长与光合作用的影响. 应用生态学报, 2010, 21(4): 821-826.

[33] 王建林, 于贵瑞, 王伯伦, 齐华, 徐正进. 北方粳稻光合速率、气孔导度对光强和 CO_2 浓度的响应. 植物生态学报, 2005, 29(1): 16-25.

[39] 高素华, 郭建平, 周广胜. 羊草叶片对高 CO_2 浓度和干旱胁迫的响应. 草地学报, 2001, 9(3): 203-211.

[41] 王云龙, 许振柱, 周广胜. 水分胁迫对羊草光合产物分配及其气体交换特征的影响. 植物生态学报, 2004, 28(6): 803-809.

[45] 林祥磊, 许振柱, 王玉辉, 周广胜. 羊草 (*Leymus chinensis*) 叶片光合参数对干旱与复水的响应机理与模拟. 生态学报, 2008, 28(10): 4718-4724.

[47] 孙谷畴, 赵平, 曾小平, 彭少麟. 大气 CO_2 浓度升高对香蕉光合作用及光合碳循环过程中叶氮分配的影响. 应用生态学报, 2001, 12(3): 429-434.

[57] 蒋高明, 渠春梅. 北京山区辽东栎林中几种木本植物光合作用对 CO_2 浓度升高的响应. 植物生态学报, 2000, 24(2): 204-208.

[62] 王仁雷, 李霞, 陈国祥, 华春, 魏锦城. 氮肥水平对杂交稻汕优 63 剑叶光合速率和 RuBp 羧化酶活性的影响. 作物学报, 2001, 27(6): 930-934.

[64] 张绪成, 于显枫, 高世铭. 高大气 CO_2 浓度下氮素对小麦叶片光能利用的影响. 植物生态学报, 2010, 34(10): 1196-1203.

[67] 陈屏昭, 王磊. 缺硫对脐橙叶片光合特性和叶绿素荧光参数的影响. 生态学杂志, 2006, 25(5): 503-506.

[68] 李健, 董新纯, 孟庆伟, 赵世杰. 微量元素营养对幼龄银杏光合与生长特性的影响. 山东农业大学学报: 自然科学版, 1999, 30(3): 256-260.

[70] 杨志敏, 颜景义, 郑有飞. 紫外线辐射增加对大豆光合作用和生长的影响. 生态学报, 1996, 16(2): 154-159.

[72] 孙谷畴, 赵平, 曾小平, 彭少麟. 补增 UV-B 辐射对香蕉叶片光合作用和叶氮在光合碳循环组分中分配的影响. 植物学通报, 2000, 17(5): 450-456.

[79] 滕卫丽, 韩英鹏, 李文滨. 不同叶形大豆品种产量性状边际效应指数分析. 大豆科学, 2008, 27(3): 420-427.

[80] 高照全, 冯社章, 李天红, 张显川. 苹果树冠不同部位叶片结构、内含物和模拟光合能力的比较. 中国生态农业学报, 2010, 18(6): 1245-1250.

[81] 任艳萍, 古松, 江莎, 郑书馨, 赵娜. 外来植物黄顶菊营养器官解剖特征及其生态适应性. 生态学杂志, 2009, 28(7): 1239-1244.

[83] 李伟, 眭晓蕾, 王绍辉, 关秋竹, 胡丽萍, 周明, 孟凡珍, 张振贤. 黄瓜幼苗不同叶位叶片光合特性对弱光的响应. 中国农业科学, 2008, 41(11): 3698-3707.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 32, No. 18 September, 2012 (Semimonthly)

CONTENTS

Hyperspectral characteristics of typical subtopical trees at different levels of simulated acid rain ····· SHI Qilong, JIANG Hong, CHEN Jian, et al (5621)
Wind fields and the development of wind corridors in the urban metropolis of the Pearl River Delta ····· SUN Wu, WANG Yiming, WANG Yuelei, et al (5630)
Dynamics of canopy structure and understory light in montane evergreen broadleaved forest following a natural disturbance in North Guangdong ····· OU Yuduan, SU Zhiyao (5637)
The influence of 4 species of preys on the development and fecundity of *Orius similis* Zheng ····· ZHANG Changrong, ZHI Junrui, MO Lifeng (5646)
Woody seedling regeneration in secondary succession of monsoon broad-leaved evergreen forest in Puer, Yunnan, Southwest China ····· LI Shuaifeng, LIU Wande, SU Jianrong, et al (5653)
Scale-dependent spatial variation of species abundance and richness in two mixed evergreen-deciduous broad-leaved karst forests, Southwest China ····· ZHANG Zhonghua, HU Gang, ZHU Jiedong, et al (5663)
The spatial heterogeneity of soil nutrients in a mid-subtropical *Castanopsis kawakamii* natural forest ····· SU Songjin, LIU Jinfu, HE Zhongsheng, et al (5673)
Effects of *Vetiveria zizanioides* L. growth on chemical and biological properties of copper mine tailing wastelands ····· XU Decong, ZHAN Jing, CHEN Zheng, et al (5683)
Effects of different irrigation regimes on characteristics of transpiring water-consumption of three desert species ····· SHAN Lishan, LI Yi, ZHANG Ximing, et al (5692)
The response of euhalophyte *Salicornia europaea* L. to different nitrogen forms ····· NIE Lingling, FENG Juanjuan, LÜ Sulian, et al (5703)
Dynamic analysis on spatial pattern of dominant tree species of cold-temperate coniferous forest in the succession process in the Pangquangou Nature Reserve ····· ZHANG Qindi, BI Runcheng, ZHANG Jintun, et al (5713)
Effects of AM fungi on the growth and nutrients of *Salvia miltiorrhiza* Bge. under different soil water and fertilizer conditions ····· HE Xueli, MA Li, MENG Jingjing, et al (5721)
The dynamics of soil respiration in a winter wheat field with plastic mulched-ridges and unmulched furrows ····· SHANGGUAN Yuxian, SHI Ripeng, HAN Kun, et al (5729)
Cattle dung composted by different methods had different effects on the growth and quality of soybean ····· GUO Liyue, LIU XueMei, ZHAN Lijie, et al (5738)
Nitrogen budget modelling at the headwaters of Urumqi River Based on the atmospheric deposition and runoff ····· WANG Shengjie, ZHANG Mingjun, WANG Feiteng, et al (5747)
Evaluating the ecosystem sustainability of circular agriculture based on the emergy theory: a case study of the Xingyuan circular agriculture demonstration site in Fuqing City, Fujian ····· ZHONG Zhenmei, WENG Boqi, HUANG Qinlou, et al (5755)
Effects of cold exposure and recovery on viability and energy consumption in the sub-adult female giant spiny frogs (*Paa spinosa*) ····· LING Yun, SHAO Chen, XIE Zhigang, et al (5763)
A comparison of night-interruption on diapause-averting among two populations of the cotton bollworm, *Helicoverpa armigera* ····· CHEN Yuansheng, TU Xiaoyun, CHEN Chao, et al (5770)
Effects of soil erosion control measures on soil organic carbon and total nitrogen in a small watershed ····· ZHANG Yanjun, GUO Shengli, NAN Yafang, et al (5777)
Comparative analysis of Lugu Lake watershed ecosystem function under different management authorities ····· DONG Rencai, GOU Yaqing, LI Siyuan, et al (5786)
Relationship between fish community diversity and environmental factors in the Lianjiang River, Guangdong, China ····· LI Jie, LI Xinhui, JIA Xiaoping, et al (5795)
Effect of dissolved oxygen level on metabolic mode in juvenile crucian carp ····· ZHANG Wei, CAO Zhendong, FU Shijian (5806)
Community composition of net-phytoplankton and its relationship with the environmental factors at artificial reef area in Xiangshan Bay ····· JIANG Zhibing, CHEN Quanzhen, SHOU Lu, et al (5813)
Emergy appraisal on the loss of ecosystem service caused by marine reclamation: a case study in the Taozi Bay ····· LI Ruiqian, MENG Fanping (5825)
Assessing the visual quality of urban waterfront landscapes: the case of Hefei, China ····· YAO Yumin, ZHU Xiaodong, XU Yingbi, et al (5836)

Review and Monograph

Advances in ecological genomics ····· SHI Yongbin, LI Junmin, JIN Zexin (5846)
Advances in studies of ecological effects of ocean acidification ····· WANG Siru, YIN Kedong, CAI Weijun, et al (5859)
Advances in feeding ecology of *Acartia* ····· HU Simin, LIU Sheng, LI Tao, et al (5870)
Research progress on ammonia-oxidizing microorganisms in estuarine ecosystem ····· ZHANG Qiufang, XU Jirong, SU Jianqiang, et al (5878)
Recent progress in research on neutrophilic, microaerophilic iron(Ⅱ)-oxidizing bacteria ····· LIN Chaofeng, GONG Jun (5889)
A comparison study on primary production in typical low-latitude seas (South China Sea and Bay of Bengal) ····· LIU Huaxue, SONG Xingyu, HUANG Honghui, et al (5900)
Advances in leaf maximum carboxylation rate and its response to environmental factors ····· ZHANG Yanmin, ZHOU Guangsheng (5907)
10-years of bird habitat selection studies in mainland China: a review ····· JIANG Aiwu, ZHOU Fang, QIN Yue, et al (5918)

Scientific Note

The effects of incubation temperature on embryonic metabolism and hatchling behavior in the Red-banded Snake, *Dinodon rufozonatum* ····· SUN Wenjia, YU Xiao, CAO Mengjie, et al (5924)
Sensitivity analysis and dynamics of soil microbial biomass carbon, nitrogen and related parameters in red-yellow soil of tea garden with different fertilization practices ····· WANG Limin, QIU Shanlian, LIN Xinjian, et al (5930)
Effect of fertilizers on cd uptake of two edible amaranthus herbs ····· LI Ningyu, LI Zhian, ZHUANG Ping, et al (5937)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的生态学专业性高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933　　CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号　**电　话**:(010)62941099;62843362

E-mail:shengtaixuebao@rcees.ac.cn　**网　址**:www.ecologica.cn

编辑部主任　孔红梅　　**执行编辑**　刘天星　段　靖

生　态　学　报
(SHENGTAI　XUEBAO)
(半月刊　1981 年 3 月创刊)
第 32 卷　第 18 期　(2012 年 9 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 32　No. 18 (September, 2012)

编　辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	**Edited** by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主　编	冯宗炜	**Editor-in-chief**	FENG Zong-Wei
主　管	中国科学技术协会	**Supervised** by	China Association for Science and Technology
主　办	中国生态学学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	**Sponsored** by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出　版	科学出版社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:1R00717	**Published** by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing　100717, China
印　刷	北京北林印刷厂	**Printed** by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发　行	科学出版社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	**Distributed** by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订　购	全国各地邮局	**Domestic**	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	**Foreign**	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营许可证	京海工商广字第 8013 号		

ISSN 1000-0933

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q　　**国内外公开发行**　　**国内邮发代号** 82-7　　**国外发行代号** M670　　**定价** 70.00 元