

## 植物补偿性光合作用的发生模式及生理机制分析

赵威\*, 李亚鸽, 王艳杰

河南科技大学农学院(牡丹学院), 河南洛阳471023

**摘要:** 自然界中绿色植物的光合作用过程常受到光照强度、环境温度、水分状况、叶龄、叶绿素含量等多种因素的影响, 这些因素决定着光合作用的速率、强度以及变化规律。其中有一种特殊的光合作用现象常发生于植物枝叶受损等一定外界干扰之后, 称之为补偿性光合作用。本文总结分析了诱导植物产生补偿性光合作用现象的几种干扰模式, 不同处理模式下植物产生的光合作用过程变化, 以及不同生活型植物的补偿性光合作用差异。综合多项研究可知, 植物补偿性光合作用现象的发生与否、发生时间、发生程度、持续时间与外界干扰的强弱、干扰模式、物种差异以及测定方法等存在显著关联, 同时植物进行光合作用补偿的生理机制也存在较大差异, 具体表现为叶片氮含量丰富、可溶性蛋白含量与叶绿素含量增加、气孔导度升高、物质分配方式改变以及营养吸收增强等。全面综述此项研究成果, 可为进一步深入探究补偿性光合作用现象的产生条件、生理与分子机理奠定一定理论基础。

**关键词:** 补偿性光合作用; 枝叶去除干扰模式; 模拟牧食; 补偿生长; 生态适应性

暴露于可见光照射下的绿色植物, 利用叶绿素等光合色素, 经过一系列光反应和暗反应过程, 把 $\text{CO}_2$ 和 $\text{H}_2\text{O}$ 转化为有机物并释放 $\text{O}_2$ 的过程, 我们称之为光合作用(photosynthesis)。这一过程最终能够为生态系统消费者提供必要的食物、代谢物质与能量以及呼吸必需的氧气(Xu 2001)。基于绿色植物光合作用在自然生态系统中的重要性, 光合作用的发生机理与调节机制探讨始终是植物生理学的重要研究领域之一。

自然界中, 植物生长发育过程往往受到多种外界因子的影响, 从而导致其光合作用过程变化多样。调控植物光合作用的环境因子主要包括内部因子和外部因子两个方面, 其中内部因子包括植物叶片比表面积、叶绿素含量、叶龄、叶片含水量、气孔数量、叶片结构等(张秋英等2005; 魏雅芬等2011; 李勇等2013)以及光合作用相关酶活性、可溶性蛋白质含量、细胞分裂素等激素含量; 而外部因子则包括光照强度、光质、大气与土壤温度、大气 $\text{CO}_2$ 浓度、水分条件、土壤养分状况等(吕晋慧等2012; 柯学等2011; 王振兴等2014; 金则新和柯世省2002)。这些环境因子的变化直接导致植物光合作用过程发生正向或逆向响应。在逆境条件下, 植物光合作用能力的变化最终可归结于植物的生态适应性上, 其中在遭受干扰胁迫后植物通过自身调节机制产生补偿性生长现象是体现其生态适应性的重要方面。多位学者均认为补偿性生长是植物适应自然环境、维持生命的一种重要调节机制(赵威和王征宏2008; 马红彬和谢应

忠2008a, b)。具体而言, 与非胁迫状态下的对照植物相比, 遭受一定程度胁迫后, 植物的叶片叶绿素含量、光合作用速率、水分利用效率、光合酶活性等会呈现出相对增加趋势。其中逆境植物的补偿性生长过程, 相对光合速率大于相对呼吸速率、光合作用强度高于对照的现象称为补偿性光合作用(compensatory photosynthesis) (Nowak和Caldwell 1984; Doescher和Jaindl 1997)。

早在1984年, Nowak和Caldwell (1984)首次提出了“补偿性光合作用”的概念, 将其定义为: 与相同生长期叶片无损伤的植物相比, 遭受一定程度枝叶去除(defoliation)胁迫的植物, 其叶片的光合速率则相对增加。之后, 许多学者选取不同的植物作为试验材料, 对补偿性光合作用的发生过程、变化规律和产生机制进行了深入研究(Doescher和Jaindl 1997; Ozaki等2004; 韦朝领等2007; Wallace 1981; Senock等1991)。另有许多研究表明, 并非只有刈割、放牧等枝叶去除胁迫才会导致植物补偿性光合作用现象的发生, 其他一些可能诱导补偿性光合作用的原因包括昆虫取食、水分胁迫、土壤养分状况或者多种因素的交互作用(韦朝领等2007; Chen等2001; Zhao等2008)。还有一些学者设计出不同的去叶模式, 对比研究植物净光合速率的变化情况(Meyer 1998a; Li等2012; Atkinson 1986)。

收稿 2016-09-29 修定 2016-11-21

资助 NSFC-河南人才培养联合基金(U1304306)和中国科学院战略性先导科技专项子课题(XDA05050400)。

\* 通讯作者(E-mail: zhwbcas@163.com)。

此外,部分研究表明,试验植物的生活型差异(草本植物和木本植物)和试验控制措施(室内外控制试验、野外控制试验)等,也可导致试验结果产生较大差异(Nowak和Caldwell 1984)。

补偿性光合作用的产生条件、发生过程、内部机制是植物生理学、形态学和生态学研究的一个新的热点问题,对这一问题的研究可以帮助生态学家深入了解环境胁迫过程中植物的适应特点与规律,为进一步探讨植物的生命活动提供理论支撑。相比而言,国内较少有详尽论述植物补偿性光合作用的相关报道(韦朝领等2007;王平等2014),所以为了更好的全面了解植物补偿性光合作用现象,本文从补偿性光合作用的发生对象、产生条件、变化程度以及内部机制等角度阐述补偿性光合作用的研究进展,以期为今后植物补偿性光合作用现象的深入研究提供理论参考。

### 1 不同去叶模式下植物补偿性光合作用的发生

从植物形态学变化来看,补偿性光合作用的发生首先是遭受枝叶去除胁迫,这里的胁迫是由非植物正常衰老引起的,而不是落叶。多项研究中的去叶处理模式包括:分散去叶、集中去叶、牲畜牧食、昆虫啃食等(Chen等2001)。不同研究中处理方法也有差异,例如:去除叶片的一半、叶片穿孔、去除叶片的尖端、去除植株叶片的位置不同(顶端、中部和底部)、去除植物叶片的叶龄不同(幼叶、成熟叶和老叶)等(Meyer 1998a; Atkinson 1986; Morrison和Reekie 1995; Fortini等2003)。因此,基于研究的试验设计方法不同,其结果也不尽相同。

Meyer (1998a)、Li等(2012)、Morrison和Reekie (1995)对北美一枝黄花(*Solidago altissima*)、五爪金龙(*Ipomoea cairica*)、月见草(*Oenothera biennis*)进行了分散去叶模式和集中去叶模式的刈割处理。分散去叶模式可以快速地应对去叶干扰,与集中去叶模式相比植物具有更高的相对生长率,但是两者再生叶片的光合速率都明显增强,尤其是在处理后的第16天和第26天(Meyer 1998a)。与Meyer的设计处理相似, Li等(2012)设置了梯度差较小的4个处理,分析发现与对照植物相比,去叶强度为25%时,植株的光合速率增强,其光合速率取值范围是+17%~72%,光合速率显著提高。Mor-

rison和Reekie (1995)在前两者的基础上,更为新颖地增加了穿孔模式与顶端模式。其中穿孔模式干扰下,植物的光合速率并没有显著变化。这几项试验结果表明,去叶模式影响残余组织的光合能力以及再生叶片的光合速率,强度适中的去叶能够诱导植物产生补偿性光合作用,但是重度的去叶不会引起补偿性光合现象,甚至导致光合速率低于对照。

目前,部分研究侧重于不同处理下去叶模式对植物补偿性光合作用的影响,但值得提及的是已经有学者将草地放牧历史与植物补偿性光合作用现象联系起来。Li等(2015)的研究表明,在长期的放牧胁迫下,草地中根茎类牧草的比叶面积增加,体内可溶性糖、抗氧化物质等发生改变,从而提高植株的光合能力。爱达荷羊茅(*Festuca idahoensis*)在北美是一种常见牧草,对其进行刈割处理模拟家畜牧食的试验发现,其光合速率增加的范围为+10%~50%,表明此种牧草具有强烈的补偿性光合作用能力,且呈现出持续波动变化(Doescher和Jaindl 1997)。上述试验证明,在放牧草地中,补偿性光合作用很有可能是一种牧草应对长期放牧的再生生理适应机制。

在高山草原生境中生长的草本植物,自然条件较为恶劣,一些学者对这些特殊生境中生长的植物进行了研究(Atkinson 1986; 王平等2014)。王平等(2014)刈割驼绒藜(*Krascheninnikovia ceratoides*)并观察光合和水分生理状况对其的响应,试验处理的留茬高度为10 cm,其结果显示,刈割后驼绒藜的净光合速率是对照的1.16倍,二者之间差异显著。另一项研究选取高山草原植物中常见的4种共生物种,并采用尖端去叶模式进行处理,结果发现爱达荷羊茅具有更大的单位叶面积光合速率,而且残余叶片净光合速率也显著高于对照组植物(Atkinson 1986)。相对于其他众多研究中的去叶模式,这两项研究去除的光合面积分别是两个极端,但是最终得到的结果均差异显著。因此,相比于去叶强度,补偿性光合作用的出现可能与枝叶去除的诱导刺激作用关系更为密切,而且这两项研究中的植物均适应恶劣环境,枝叶去除后的光合变化可能也受到了遗传进化或生活习性方面的影响。

当植物出现补偿性光合作用后, 去叶强度影响补偿性光合作用发生的程度, 可能也影响其持续时间。在多项研究中发现, 并不是枝叶去除后植物立即产生补偿性光合作用, 在不同的物种中, 出现的时间不同, 例如3、7和22 d等, 而且持续的时间和发生的强度也不相同(Ozaki等2004; Detling等1979)。此外, 补偿性光合作用并不是发生后始终存在, 而是呈现波动性变化, 即持续一段时间后光合速率恢复正常状态(Lyu等2014)。

## 2 枝叶去除后木本植物的光合作用过程变化

依据试验植物生活型的不同, 可以将试验植物分为草本植物和木本植物, 木本植物相比草本植物是具有大量木质部的多年生植物, 由于木质部的存在, 其遭受刈割后光合速率会有不同的变化规律。

Ozaki等(2004)研究了木本植物卵果鱼鳞云杉(*Picea jezoensis*)去除一定量幼芽后的光合响应变化。当去芽水平是75%时, 第22天的平均光合速率比对照高10%, 第57天比对照高出多达21%。显然, 补偿性光合作用现象被去芽处理所激发。木本植物通常具有一定的高度, 其不同位置或高度的叶片接收到的光辐射有差异, 位于较下层的叶片受上部叶片的遮挡光辐射度小。一种野牡丹科木本植物*Leandra lacunosa*分别被去除顶部和底部的叶片, 随着时间的推移, 在去除底部叶片后, 残余的底部叶片净光合速率没有明显变化, 但是其顶部的叶片却显现了补偿性光合作用(Damascos和Ronquim 2005)。一些学者试图利用“库源”理论解释补偿性光合作用的机理(韦朝领等2007), 然而上述研究证实根叶比增加或新叶再生能力提高才是木本植物光合能力增强的原因, 而不是“库源”关系的改变。

## 3 牧食模式以及多种因素交互作用对补偿性光合作用的影响

无论是牛(*Bos taurus*)、马(*Equus caballus*)、羊(*Caprinae*)等大型植食性动物, 还是茶尺蠖(*Ectropis oblique hypulina* Wehrli)、叶甲(*Chrysomelidea*)等小型植食性动物, 只要摄取了植物的组织器官, 引起植物叶片或芽形态上的损伤, 都均称之为牧食。当牧食或多种因素交互作用于植物时, 植物的光合速率变化是呈多样性的。Anten和Ackerly

(2001)认为去叶后最大光合速率增加与以下因素有关系: 水分的可利用性、养分状况、根系产生的细胞激素类物质、源库关系改变、光照强度以及去叶模式、叶龄等(Nowak和Caldwell 1984; Senock等1991)。

在研究植物的光合速率变化中, 常常会采取模拟牧食的刈割处理方式, 而韦朝领等(2007)、汪诗平和王艳芬(2001)、Meyer (1998b)选择了植食性动物摄取植物组织器官的试验处理。在不同放牧率下糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)的光合能力会受到影响, 其影响的大小取决于刺激或抑制光合能力的净效应。当放牧率较低时, 每丛植株地上净光合效率均高于无牧时植株, 表现出较高的超补偿性生长; 但随着放牧率的增大, 植株的补偿性生长逐渐减弱(汪诗平和王艳芬2001)。该研究证明牧食激发了糙隐子草补偿性光合作用的发生。对其他植物的研究也支持此项观点。例如遭受茶尺蠖啃食的茶树, 其损伤叶片和同株上完好叶片的净光合速率分别比对照提高了17.7%和13.0%, 达到了显著水平(韦朝领等2007)。Meyer (1998b)关于北美一枝黄花遭受叶甲虫取食的试验中, 在受损的残余叶片中观察到了单位面积光合速率增强。在他们的试验中设置了不同的摄食程度, 认为牧食强度可以影响补偿性光合作用的发生程度, 而中等程度牧食影响效果较明显(Meyer 1998b)。

自然环境中植物不仅仅遭受植食性动物的牧食干扰, 往往还受到水分胁迫、养分匮乏等多种环境因子的制约。因此, 需要将更多的可能性因素及其交互作用综合考虑在内。Fortini等(2003)研究了干旱胁迫后灌溉处理对野牡丹科植物红椿(*Miconia ciliata*)的叶片气体交换影响, 观察到试验植物被激发出补偿性再生光合响应, 其光合能力得以快速恢复。但该植物相对的耐旱性才是保障其生存能力的根本原因。3种非洲禾草在施肥、灌溉和刈割3种因素交互作用下的补偿性光合响应研究表明, 受损植株均比对照组有更高的光合速率, 但是三者光合速率的增加程度存在差异, 这可能与植物本身的生理特性有关, 但确实均产生了补偿性光合作用来调节自身生长, 适应外界胁迫干扰(Wallace 1981)。Zhao等(2008)在研究羊草(*Leymus chinensis*)时进行了相似的处理, 20%刈割

水平下羊草的净光合速率显著大于对照,但是水分缺乏时羊草的净光合速率始终低于未刈割对照。在刈割处理条件下,无论是添加低氮还是高氮,美国红栎(*Quercus rubra*)都发生了光合速率升高现象。但是添加高氮时,美国红栎可以维持较长时间的高光合速率,表明在刈割处理时高氮有利于补偿性光合作用的发生和持续(Lovett和Tobiessen 1993)。由此可推断,补偿性光合作用的发生与持续时间与植物的营养状况密切相关。遭受频繁刈割的羊草有更高的光合速率,但与对照相比,整体上水分胁迫降低了光合作用速率,而复水后刚刈割过的羊草有最大的光合速率(Zhao等2008)。由此得出,枝叶去除刺激羊草产生补偿性光合作用,可以一定程度上缓解水分胁迫对其产生的不利影响(Paez和Gonzalez 1995)。

因此,适度的刈割可以促进植物的光合速率增加,激发植物发生补偿性光合作用。养分状况、水分条件与刈割处理可能发生了交互作用,均影响到植物补偿性光合作用程度,而且这种影响可能是有利的或不利的,我们不能将影响效果完全地分离开,因此需要进一步的设置更多的分组及对照来完善试验。综上所述,在研究多个环境因素影响时,首选的是养分和水分条件,而且验证了Anten和Ackerly (2001)的假设,说明研究补偿性光合作用已不能简单地只局限于单一的枝叶去除因素。

#### 4 宿主植物在幼虫寄生干扰下的补偿性光合作用变化

一种生物体依靠另一生物供给营养、提供保护或进行繁衍而得以生存,这种生存方式称为寄生。昆虫幼虫寄生在植物组织器官上,通常可能导致宿主生理性或病理性损伤。Iqbal等(2012)观察了寄生在密花相思(*Acacia pycnantha*)上的金小蜂(*Trichilogaster signiventris*)幼虫对宿主光合活动的影响,受损密花相思的光合速率随着时间的推移均高于对照( $P=0.006$ ),而且差异达到极显著水平。不仅是金小蜂会对宿主产生这样的影响,蚜虫类、甲虫类、沫蝉类等昆虫寄生在北美一枝黄花上,也会持续影响宿主的光合速率(Meyer 1992)。而且不同的寄生幼虫对宿主光合速率的影响程度存在差异,这可能与幼虫遗留在宿主体表的物质如排泄物、唾液以及幼虫口器类型等有关。

#### 5 试验控制措施影响植物的补偿性光合作用

研究控制措施影响植物光合速率变化程度与补偿性光合作用的试验,主要分为室内控制试验、室外控制试验以及野外控制试验。Nowak和Caldwell (1984)进行了沙生冰草(*Agropyron desertorum*)和西伯利亚冰草(*Agropyron sibiricum*) 50%刈割处理后的野外补偿性光合作用试验,其结果显示,2种植物再生分蘖上叶片的净光合速率均受到刈割处理的显著影响,表明在野外控制措施下2种植物发生了补偿性光合作用。由于自然条件的随机变化,植物也进行了适应性调整以应对变化,这种调整引起的变化是比较复杂的,而且与其他研究相比,在野外控制条件下植物补偿性光合作用的程度要小于室内控制条件下,这可能是由于植物具有最佳的生长条件和试验处理控制,而且一些学者夸大了在室内控制试验中补偿性光合作用的显著程度。此外,还有很多的研究是有局限的,例如仅在短期内或某一时间点测定光合速率变化(Wallace 1981)。但Senock等(1991)在野外进行的模拟牧食试验中,持续测定了植物早、中、晚共6 h的光合速率变化,其变化规律表明,选择的测量时间不恰当可能会观察不到补偿性光合速率的变化,因为植物的光合速率呈现双峰变化并存在“午休”现象(许大全1997; 彭晚霞等2008),其变化具有瞬时性和动态性。

#### 6 植物物种间补偿性光合作用的差异

在众多物种中发现了补偿性光合作用现象的存在,由此可证明补偿性光合作用是一种植物遭遇胁迫后产生的及时应对不良环境的重要调节性生理机制(Ozaki等2004)。这些物种包括:冰草、爱达荷羊茅、北美一枝黄花、五爪金龙、茶树、月见草、羊草、驼绒藜、卵果鱼鳞云杉、美国红栎、糙隐子草、密花相思等,各个研究中对试验材料进行的处理不同,试验对象光合速率增强的发生时间、变化程度、持续周期也各具差异(Nowak和Caldwell 1984; Doescher和Jaindl 1997; Ozaki等2004; 韦朝领等2007; Meyer 1998a, 1998b; Li等2012; 王平等2014; Morrison和Reekie 1995; 汪诗平和王艳芬 2001; Lovett和Tobiessen 1993; Iqbal等2012; Meyer和Whitlow 1992)。然而,即使在许多物种中补偿性光合作用现象已经被发现,也不能

认为所有的物种都存在此类现象(Ryle和Powell 1975), 因为每个物种的生境、进化历程等都具有独特性, 个体之间也存在差异。例如, 在叙利亚马利筋(*Asclepias syriaca*)、陆地棉(*Gossypium hirsutum*)、比利牛斯栎(*Quercus pyrenaica*)、光头黍(*Panicum coloratum*)等这些物种中没有发现补偿性光合作用现象(Delaney等2008; Wallace 1981)。在叙利亚马利筋受到昆虫取食和机械损伤后, 幼虫取食叶片邻近未损伤叶的补偿性光合速率增加约10%, 但是整个植株的光合速率仍表现为降低程度大于补偿程度, 说明受损伤植物的光合作用可能被抑制了(Delaney等2008; Wallace 1981)。自然条件下比利牛斯栎经常遭受咀嚼式天幕毛虫(*Malacosoma neustria*)的取食, 但是与对照相比其光合速率始终没有显著变化(Nowak和Caldwell 1984)。

#### 7 植物补偿性光合作用的生理机制分析

基于光合作用过程的影响因子众多, 关于植物补偿性光合作用发生机理也有不同的认识与研究, 目前尚不统一。有证据表明, 试验植物的成熟叶补偿性光合作用发生明显, 而且该现象与延缓叶片衰老有关, 同时伴随着可溶性蛋白含量增加, 但是其水分利用效率不会得到改善(Nowak和Caldwell 1984; Senock等1991)。一些研究测定了大量光合参数, 包括光合与蒸腾速率、气孔导度、叶片水势、水分利用率等, 其结果表明, 植物叶片的瞬时净光合速率增加而气孔导度没有变化; 水分胁迫与刈割交互作用下蒸腾速率不受刈割高度和频次的影响, 但是叶片水势下降, 这是由于此研究中水分条件是主要影响因子(Damascos和Ronquim 2005; Paez和Gonzalez 1995; Fernando等2009)。然而, Kolb等(1999)有不同的观点, 认为植物补偿性光合作用的出现与气孔导度密切相关, 较高的气孔导度可以增加胞间CO<sub>2</sub>的流动性, 有利于光合速率提高。还有研究显示, 在不同的干扰模式中, 分散式与集中式去叶处理可以改变植物体内“源库”之间的光合产物流, 去叶处理后植物发生补偿性光合作用促进植物生长, 并且生物量分配倾向于地上部分, 因此“源库”变化也影响补偿性光合作用发生的可能性(Iqbal等2012; Fernando等2009; Retuerto等2006)。在氮供给较低的环境中, 刈割处理的植物会表现出补偿性光合作用响应, 其叶片氮积累

增加。换言之, 净光合速率的变化与叶片氮含量具有正相关关系, 这是因为光合酶主要利用叶片氮来进行合成(Fernando等2009; Kolb等1999; 许申平等2016)。

目前已有的研究普遍认为, 在去叶或刈割处理的植物中发现剩余叶片的光合速率增加, 生长速率加快, 物质分配方式改变, 营养吸收增强。叶片表现补偿性光合作用时, 通常伴随着叶绿素含量、氮含量和可溶性蛋白含量增加等(Briske等1994)。究其原因, 这些物质变化均与基因的表达密切相关, 其表达至少有两方面的显著变化, 包括miRNA调控、信号转导、改变细胞壁、代谢与激素的合成、分子转运等(Chen等2009)。另一项研究进一步发现, 枝叶去除后羊草叶鞘中*LcSUT1*基因表达增加(Su等2013)。

#### 8 总结与展望

大量有关补偿性光合作用的研究表明, 补偿性光合作用并不是在试验处理后立即发生, 通常经过一段时间才被激发, 这段时间的长短与植物的种类和遭受损伤程度密切关联。同时, 植物补偿性光合作用发生所受到的内外两种因素影响, 与光合作用的影响因子基本相同。

以往学者研究中对于补偿性光合作用的定义过于模糊和简化, 可大致表述为“相比于对照, 去叶后受损植株光合速率增加”, 其原因主要有以下三点: (1)去叶不是补偿性光合作用发生的必要条件, 例如, 幼虫寄生、水分胁迫、土壤养分等单因素或多因素交互作用也会引起光合速率的变化。因此, 补偿性光合作用发生的条件可能是去叶或多种因素的结合; (2)许多学者在研究补偿性光合作用时, 测量光合速率的对象不同, 分别有植物去叶后的残余叶片、去叶植物的再生叶片、嫩叶、成熟叶片、单一叶片、整株植物等, 但是都将其光合速率的增加认定为植物出现了补偿性光合作用。那么究竟是植物局部光合速率增加产生了补偿性光合作用, 还是整株植物整体上发生了补偿性光合作用? (3)对于受损植物光合速率增加的幅度如何界定, 试验处理后的植物是只要出现光合速率增加就认为激发了补偿性光合作用, 还是当光合速率增加到一定值后, 认为植物引起了补偿性光合作用。

总的来说, 先前的定义和研究都是相对的, 是仅限于研究本身的, 多个研究和报道之间是没有可比性的, 仅仅是参考。我们需要在先前研究的基础上, 进一步理解补偿性光合作用, 希望可以发现其产生过程和生理机制, 并对其表述有一个更加完善的定义。也期望在更多的、具有代表性的物种上进行探索试验, 并利用发育生物学与分子生物学手段, 更深入的探究植物补偿性光合作用现象的发生模式与生理机制。

### 参考文献

- Anten NPR, Ackerly DD (2001). Canopy-level photosynthetic compensation after defoliation in a tropical understorey palm. *Funct Ecol*, 15 (2): 252–262
- Atkinson CJ (1986). The effect of clipping on net photosynthesis and dark respiration rates of plants from an upland grassland, with reference to carbon partitioning in *Festuca ovina*. *Ann Bot-London*, 58 (1): 61–72
- Briske DD, Richards JH, Vavra M, Laycock WA, Pieper RD (1994). Physiological responses of individual plants to grazing: current status and ecological significance. In: Vavra M, Laycock WA, Pieper RD (eds). *Ecological Implications of Herbivory in the West*. York Street Denver, CO: Society for Range Management, 147–176
- Chen SY, Li XQ, Zhao AG, Wang LJ, Li XF, Shi QY, Chen M, Guo J, Zhang JC, Qi DM, et al (2009). Genes and pathways induced in early response to defoliation in rice seedlings. *Curr Issues Mol Biol*, 11 (2): 81–100
- Chen Z, Kolb TE, Clancy KM (2001). Mechanisms of douglas-fir resistance to western spruce budworm defoliation: bud burst phenology, photosynthetic compensation and growth rate. *Tree Physiol*, 21 (16): 1159–1169
- Damascos MA, Ronquim CC, Prado CHBA (2005). Gas exchange and plant growth after defoliation on *Leandra lacunosa*, a cerrado woody species with continuous leaf production. *Braz Arch Biol Technol*, 48 (6): 967–974
- Delaney KJ, Haile FJ, Peterson RKD, Higley LG (2008). Impairment of leaf photosynthesis after insect herbivory or mechanical injury on common milkweed, *Asclepias syriaca*. *Environ Entomol*, 37 (5): 1332–1343
- Detling JK, Dyer MI, Winn DT (1979). Net photosynthesis, root respiration, and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. *Oecologia*, 41 (2): 127–134
- Doescher PS, Svejcar TJ, Jandl RG (1997). Gas exchange of *Idaho fescue* in response to defoliation and grazing history. *J Range Manage*, 50 (3): 285–289
- Fernando S, Marina F, Sonia M, Alfonso E (2009). Effects of simulated herbivory on photosynthesis and N resorption efficiency in *Quercus pyrenaica* Willd. saplings. *Trees*, 22 (6): 785–793
- Fortini LB, Mulkey SS, Zarin DJ, Vasconcelos SS, Carvalho CJRD (2003). Drought constraints on leaf gas exchange by *Miconia ciliata* (Melastomataceae) in the understory of an eastern Amazonian regrowth forest stand. *Am J Bot*, 90 (7): 1064–1070
- Iqbal N, Masood A, Khan NA (2012). Analyzing the significance of defoliation in growth, photosynthetic compensation and source-sink relations. *Photosynthetica*, 50 (2): 161–170
- Jin ZX, Ke SS (2002). The photosynthetic characteristics of the main species of the *Heptacodium miconioides* community in Tiantai Mountain of Zhejiang Province, China. *Acta Ecol Sin*, 22 (10): 1645–1652 (in Chinese with English abstract) [金则新, 柯世省 (2002). 浙江天台山七子花群落主要植物种类的光合特性. *生态学报*, 22 (10): 1645–1652]
- Ke X, Li JY, Li XY, Wu CF, Xu CH, Jin Y, Gong M (2011). Effects of different light quality on growth and photosynthesis of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) leaves. *Plant Biol J*, 47 (5): 512–520 (in Chinese with English abstract) [柯学, 李军营, 李向阳, 郭春芳, 徐超华, 晋艳, 龚明 (2011). 不同光质对烟草叶片生长及光合作用的影响. *植物生理学报*, 47 (5): 512–520]
- Kolb TE, Dodds KA, Clancy KM (1999). Effect of western spruce budworm defoliation on the physiology and growth of potted douglas-fir seedlings. *Forest Sci*, 45 (2): 280–291
- Li WH, Tian XS, Luo JN, Dai YH, Peng CL (2012). Effects of simulated defoliation on growth and photosynthetic characteristics of an invasive liana, *Ipomoea cairica* (Convolvulaceae). *Invas Plant Sci Mana*, 5 (2): 282–289
- Li XL, Wu ZN, Liu ZY, Hou XY, Badgery W, Guo HQ, Zhao QS, Hu NN, Duan JJ, Ren WB (2015). Contrasting effects of long-term grazing and clipping on plant morphological plasticity: evidence from a rhizomatous grass. *PLoS One*, 10 (10): 1–19
- Li Y, Peng SB, Huang JL, Xiong DL, Liu X (2013). Components and magnitude of mesophyll conductance and its responses to environmental variations. *Plant Biol J*, 49 (11): 1143–1154 (in Chinese with English abstract) [李勇, 彭少兵, 黄见良, 熊栋梁, 刘茜 (2013). 叶肉导度的组成、大小及其对环境因素的响应. *植物生理学报*, 49 (11): 1143–1154]
- Lin WH (1998). Response of photosynthesis to elevated atmospheric CO<sub>2</sub>. *Acta Ecol Sin*, 18 (05): 83–92 (in Chinese with English abstract) [林伟宏 (1998). 植物光合作用对大气CO<sub>2</sub>浓度升高的反应. *生态学报*, 18 (05): 83–92]
- Lovett GM, Tobiessen P (1993). Carbon and nitrogen assimilation in red oaks (*Quercus rubra* L.) subject to defoliation and nitrogen stress. *Tree Physiol*, 12 (3): 259–269
- Lv JH, Wang X, Feng YM, Li YF, Zhao HX, Wang Y (2012). Effects of shading on the photosynthetic characteristics and anatomical structure of *Trollius chinensis* Bunge. *Acta Ecol Sin*, 32 (19): 6033–6043 (in Chinese with English abstract) [吕晋慧, 王玄, 冯雁梦, 赵红霞, 王媛 (2012). 遮荫对金莲花光合特性和叶片解剖特征的影响. *生态学报*, 32 (19): 6033–6043]
- Lyu CB, Yang WJ, Li KT (2014). Partial defoliation and runner removal affect runnering, fruiting, leaf photosynthesis and root growth in ‘Toyonoka’ strawberries for subtropical winter production. *Hortic Environ Biotechnol*, 55 (5): 372–379
- Ma HB, Xie YZ (2008a). Study on plant compensatory growth under different grazing ways in desert steppe. *Acta Agric Boreal-Occident Sin*, 17 (01): 211–215 (in Chinese with English abstract) [马

- 红彬, 谢应忠(2008a). 不同放牧方式下荒漠草原植物补偿性生长研究. 西北农业学报, 17 (01): 211–215]
- Ma HB, Xie YZ (2008b). Plant compensatory growth under different grazing intensities in desert steppe. *Sci Agric Sin*, 41 (11): 3645–3650 (in Chinese with English abstract) [马红彬, 谢应忠(2008b). 不同放牧强度下荒漠草原植物的补偿性生长. 中国农业科学, 41 (11): 3645–3650]
- Meyer GA (1998a). Pattern of defoliation and its effect on photosynthesis and growth of Goldenrod. *Funct Ecol*, 12 (2): 270–279
- Meyer GA (1998b). Mechanisms promoting recovery from defoliation in goldenrod (*Solidago altissima*). *Can J Bot*, 76 (3): 450–459
- Meyer GA, Whitlow TH (1992). Effects of leaf and sap feeding insects on photosynthetic rates of goldenrod. *Oecologia*, 92 (92): 480–489
- Morrison KD, Reekie EG (1995). Pattern of defoliation and its effect on photosynthetic capacity in *Oenothera biennis*. *J Ecol*, 83 (5): 759–767
- Nowak RS, Caldwell MM (1984). A test of compensatory photosynthesis in the field: Implications for herbivory tolerance. *Oecologia*, 61 (3): 311–318
- Ozaki K, Saito H, Yamamuro K (2004). Compensatory photosynthesis as a response to partial debudding in ezo spruce, *Picea jezoensis* seedlings. *Ecol Res*, 19 (2): 225–231
- Paez A, Gonzalez MEO (1995). Water stress and clipping management effects on guineagrass: II. photosynthesis and water relations. *Agron J*, 87 (4): 706–711
- Peng WX, Wang KL, Song TQ, Zeng FP, Wang JR, Xiao KC (2008). Effects of fertilization applications on tea (*Camellia sinensis* (L.) Kuntze) photosynthesis and the diurnal variation of the eco-physiological factors. *Acta Ecol Sin*, 28 (1): 84–91 (in Chinese with English abstract) [彭晚霞, 王克林, 宋同清, 曾馥平, 王久荣, 肖孔操(2008). 施肥结构对茶树(*Camellia sinensis* (L.) Kuntze)光合作用及其生态生理因子日变化的影响. 生态学报, 28 (1): 84–91]
- Retuerto R, Fernandezlema B, Obeso JR (2006). Changes in photochemical efficiency in response to herbivory and experimental defoliation in the dioecious tree *Ilex aquifolium*. *Int J Plant Sci*, 167 (2): 279–289
- Ryle GJA, Powell CE (1975). Defoliation and regrowth in the graminaceous plant: the role of current assimilate. *Ann Bot-London*, 39 (2): 297–310
- Senock RS, Sisson WB, Donart GB (1991). Compensatory photosynthesis of *Sporobolus flexuosus* (Thurb.) Rydb. following simulated herbivory in the Northern Chihuahuan Desert. *Bot Gaz*, 152 (3): 275–281
- Sun GL, Xu M, Li J, Mei C (2013). Study on characteristics of net photosynthetic rate of two kinds of tree shape and impact factors in Korla fragrant pear. *Acta Ecol Sin*, 33 (18): 5565–5573 (in Chinese with English abstract) [孙桂丽, 徐敏, 李疆, 梅闯(2013). 香梨两种树形净光合速率特征及影响因素. 生态学报, 33 (18): 5565–5573]
- Su M, Li XX, Li XF, Cheng LQ, Qi DM, Chen SY, Liu GS (2013). Molecular characterization and defoliation-induced expression of a sucrose transporter *LcSUT1* gene in sheep grass (*Leymus chinensis*). *Plant Mol Biol*, 31 (5): 1184–1191
- Wallace LL (1981). Growth, morphology and gas exchange of mycorrhizal and nonmycorrhizal *Panicum coloratum* L., a C<sub>4</sub> grass species, under different clipping and fertilization regimes. *Oecologia*, 49 (2): 272–278
- Wang PP, Yang L, Chen YQ, Song BY, Dan MC (2014). The impacts of mowing on photosynthesis and water physiological conditions of *Ceratoides lateens*. *Chin J Grassland*, 36 (04): 85–91 (in Chinese with English abstract) [王平平, 杨劫, 陈宇琪, 宋炳煜, 淡沐春(2014). 刈割对驼绒藜光合及水分生理状况的影响. 中国草地学报, 36 (04): 85–91]
- Wang SP, Wang YF (2001). Study on over-compensation growth of *Cleistogenes squarrosa* population in Inner Mongolia Steppe. *Bull Bot*, 43 (4): 413–418 (in Chinese with English abstract) [汪诗平, 王艳芬(2001). 不同放牧率下糙隐子草种群补偿性生长的研究. 植物学报, 43 (04): 413–418]
- Wang ZX, Chen L, Ai J, Liu YX, He W, Xu PL, Qin HY, Zhao Y (2014). Effects of different drought stress on photosynthesis and activity of photosystem II in leaves of amur grape (*Vitis amurensis*). *Plant Physiol J*, 50 (8): 1171–1176 (in Chinese with English abstract) [王振兴, 陈丽, 艾军, 刘迎雪, 何伟, 徐培磊, 秦红艳, 赵颖(2014). 不同干旱胁迫对山葡萄的光合作用和光系统II活性的影响. 植物生理学报, 50 (8): 1171–1176]
- Wei CL, Tong X, Gao XF, Jiang CJ (2007). Compensatory photosynthesis physiology of tea plant for herbivory by *Ectropis oblique*. *J Anhui Agric Univ*, 34 (03): 355–359 (in Chinese with English abstract) [韦朝领, 童鑫, 高香凤, 江昌俊(2007). 茶树对茶尺蠖取食危害的补偿光合生理反应研究. 安徽农业大学学报, 34 (03): 355–359]
- Wei YF, Fang J, Zhao XY, Li SG (2011). Eco-physiological traits of different-age needles of *Pinus sylvestris* var. *mongolica* plantation in Horqin sandy land of China. *J Plant Ecol*, 35 (12): 1271–1280 (in Chinese with English abstract) [魏雅芬, 方杰, 赵学勇, 李胜功(2011). 科尔沁沙地樟子松人工林不同年龄针叶生理生态性状. 植物生态学报, 35 (12): 1271–1280]
- Xing Q, Shuang Q, Jin Y, Song M (2004). Studies on matter dynamics and plant compensatory growth under different grazing systems meadow steppe. *Chin J Grassland*, 26 (5): 274–277 (in Chinese with English abstract) [邢旗, 双全, 金玉, 松梅(2004). 草甸草原不同放牧制度群落物质动态及植物补偿性生长研究. 中国草地学报, 26 (5): 274–277]
- Xu DQ (1997). The “nap” phenomenon of photosynthesis. *Plant Physiol Commun*, (6): 466–467 (in Chinese) [许大全(1997). 光合作用的“午睡”现象. 植物生理学通讯, (6): 466–467]
- Xu DQ (2001). Progress in photosynthesis research: from molecular mechanism to green revolution. *Acta Phytophysiol Sin*, 27 (2): 97–108
- Xu SP, Wang F, Ye QS (2016). Interactive effects of elevated CO<sub>2</sub> and two nitrogen levels supply on photosynthetic physiology and plant growth in *Gerbera jamesonii*. *Plant Physiol J*, 52 (4): 533–542 (in Chinese with English abstract) [许申平, 王芳, 叶庆生(2016). CO<sub>2</sub>加富与两种供N水平对非洲菊光合生理及生长发育的影响. 植物生理学报, 52 (4): 533–542]
- Zhang QY, Li FD, Liu MY (2005). Changing laws of chlorophyll

- content and photosynthetic rate in winter wheat leaves. Chin J Eco-Agric, 13 (03): 95–98 (in Chinese with English abstract) [张秋英, 李发东, 刘孟雨(2005). 冬小麦叶片叶绿素含量及光合速率变化规律的研究. 中国生态农业学报, 13 (03): 95–98]
- Zhao W, Chen SP, Lin GH (2008). Compensatory growth responses to clipping defoliation in *Leymus chinensis* (Poaceae) under nutrient addition and water deficiency conditions. Plant Ecol, 196 (1): 85–99
- Zhao W, Wang ZH (2008). Compensatory growth of plants. Bull Biol, 43 (03): 12–13 (in Chinese) [赵威, 王征宏(2008). 植物的补偿性生长. 生物学通报, 43 (03): 12–13]

## The occurrence patterns and physiological mechanism analysis of plant compensatory photosynthesis

ZHAO Wei\*, LI Ya-Ge, WANG Yan-Jie

College of Agriculture (College of Peony), Henan University of Science and Technology, Luoyang, Henan 471023, China

**Abstract:** The photosynthetic process of green plants in nature is often influenced by various ecological factors such as light intensity, environmental temperature, water status, leaf age and chlorophyll content, which can determine the plant's photosynthetic rate, intensity and variation tendency. A special phenomenon of photosynthetic fluctuation often occurs when plants were subjected to some external disturbances such as grazing and defoliation, which is defined as compensatory photosynthesis. This paper summarized several disturbance patterns that induced the occurrence of plant compensatory photosynthesis, changes of photosynthetic process under different treatment patterns, and the difference of compensatory photosynthesis in various plants life-forms. The important conclusion that previous studies have proved is that the occurrence or not and occurrence time, degree, duration of plant compensatory photosynthesis have a significant relationship with external disturbance levels, disturbance patterns, species variation and measured methods. Equally important, the physiological mechanisms of photosynthetic compensation have a great difference in different plant species and the richness of leaf nitrogen content, enlargement of soluble protein and chlorophyll content, increase of stomatal conductance, change of material distribution mode and enhancement of nutrient absorption were demonstrated in many related studies. A comprehensive review about this study can help us to establish a theoretical foundation for further investigating the occurrence conditions and finding out the physiological or molecular mechanisms of compensatory photosynthesis in plants.

**Key words:** compensatory photosynthesis; disturbance pattern of defoliation; simulated grazing; compensatory growth; ecological adaptability

Received 2016-09-29 Accepted 2016-11-21

This work was supported by NSFC-Henan United Fund for Talents Cultivation (Grant No. U1304306) and CAS Strategic Priority Research Program (Grant No. XDA05050400).

\*Corresponding author (E-mail: zhwibcas@163.com).