

香樟幼龄林不同叶龄叶片的光合特征 和单萜释放规律*

商天其 孙志鸿**

浙江农林大学林业与生物技术学院 杭州 311300

摘要 通过调查亚热带地区重要树种香樟 (*Cinnamomum camphora*) 叶片生长发育中幼龄、成熟和老龄3个阶段的光合生理与植物挥发性有机化合物 (Plant biogenic volatile organic compounds, BVOCs) 单萜释放规律, 研究光合光电子运输、CO₂固定对单萜释放的影响和调控规律。光合生理特征参数调查采用非直角双曲线模型和Farquhar模型, 单萜释放特征参数调查采用Guenther BVOCs排放模型。结果显示: (1) 香樟叶片释放的单萜以萹烯和罗勒烯为主。在本研究的基础状态下 (温度25 °C, 光照强度800 μmol m⁻² s⁻¹ 和CO₂浓度400 × 10⁻⁶), 净光合速率 (P_n)、气孔导度 (G_s)、蒸腾速率 (T_r) 和胞间CO₂浓度 (C_i) 大小规律为成熟叶>幼龄叶>衰老叶, 总单萜释放速率 (E) 为幼龄叶>衰老叶>成熟叶。(2) 叶片3个叶龄阶段的单萜-光响应曲线变化趋势与光合的光响应曲线类似, 但受CO₂浓度的影响不明显。成熟叶具有最高的初始量子效率 (α)、最大净光合速率 (P_{nmax})、Rubiscom酶最大羧化速率 (V_{cmax})、光下呼吸速率 (R_p) 和光饱和点 (LSP), 但是幼龄叶的光补偿点 (LCP)、暗呼吸速率 (R_d) 和响应曲线的曲角系数 (θ) 最大。衰老叶具有最高的最大电子传递速率 (J_{max}) 和最低 V_{cmax} , 因此其 J_{max}/V_{cmax} 比率为3个阶段最高, 意味着衰老叶光能利用率最低, 强光下光能过剩, 这很可能也是常绿植物冬天利用过剩光能保持一定温度越冬的一个调控机制。(3) 幼龄叶的最大单萜排放速率 (E_{max}) 最大, 其次为衰老叶, 成熟叶最小。在3个阶段中, 成熟叶的表观量子效率 (β) 和真实量子效率 (β_r) 均是最大, 幼龄叶的 β 最小, 但 β_r 却仅次于成熟叶。综上所述, 香樟叶片单萜的释放受叶片叶龄不同影响显著, 具有显著的光依赖特性, 对CO₂浓度的响应不明显; 香樟叶片单萜释放水平很可能受自身生长过程中能量和碳源供应的调控, 也受不同生长季节环境因子变化的影响, 结果可为区域性BVOCs释放模型提供有益的参数借鉴。(图6表3参55附表1)

关键词 非直角双曲线模型; Farquhar模型; 光合电子传递; CO₂羧化速率; 植物挥发性有机化合物 (BVOCs); 园林植物 CLC Q945.11

Photosynthetic characteristics and monoterpenes emission are related to foliage ontogeny in *Cinnamomum camphora**

SHANG Tianqi & SUN Zhihong**

Institute of Forestry and Biotechnology, Zhejiang Agriculture and Forestry University, Hangzhou 311300, China

Abstract Plant biogenic volatile organic compounds (BVOCs) emission is driven by environmental factors and ontogeny stages. *Cinnamomum camphora*, an evergreen tree species widely distributed and used for urban greening in south of China, emits multiple BVOCs, including monoterpenes. However, the regulation of how photosynthetic physiology affects monoterpenes emission is poorly understood. In this study, we investigated the photosynthetic characteristics and monoterpenes emission of *C. camphora* under three foliar ontogeny stages—young, mature, and old—to gain insight into whether a direct regulatory relationship exists between monoterpenes emission and photosynthetic CO₂ assimilation. The photosynthetic characteristics were estimated by a light/CO₂ response curve using the non-rectangular hyperbola and Farquhar photosynthesis model. All monoterpenes emission parameters were estimated by using the Guenther BVOCs emission model. The main monoterpenes emitted from *C. camphora* were carene and ocimene. The parameters of net photosynthesis rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), and intercellular CO₂ concentration (C_i) were significantly different in the three foliar ontogeny stages, when measured under standard conditions, and the highest and lowest values of these parameters were found in the mature and old foliage, respectively. However, the highest total monoterpenes emission rate (E) was found in the young foliage and the lowest emission rate in the mature foliage. The response tendency of total monoterpenes emission with light intensity was similar to photosynthesis-light intensity response curves under all three foliar ontogeny stages, while the response to CO₂ concentration were no significant impacts on total monoterpenes emission. The mature foliage had the

收稿日期 Received: 2018-04-20 接受日期 Accepted: 2018-05-29

*浙江农林大学科研发展基金项目 (2014FR087) 和浙江省科技计划项目 (2016C32018) 资助 Supported by the Project of the Development of Scientific Foundation of Zhejiang Agriculture and Forestry University (2014FR087) and the Science and Technology Program of Zhejiang Province (2016C32018)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: sunzh656@163.com)

highest initial quantum efficiency (α), maximum net photosynthetic rate (P_{nmax}), maximum carboxylase activity of Rubisco (V_{cmax}), respiration rate under light (R_p), and light saturation point (LSP). However, the highest values of the light compensation point (LCP) and dark respiration rate (R_d) were found in the young foliage. The highest value of the capacity of photosynthetic electron transport (J_{max}) and the lowest value of the capacity of V_{cmax} were found in old foliage. This meant that old foliage had the lowest light energy utilization and there was excess light energy under strong light, which was probably also a regulatory mechanism for the evergreen plants to use excess light energy to maintain a certain temperature to overwinter. The highest maximum monoterpenes emission rate (E_{max}) and the lowest apparent quantum efficiency (β) for total monoterpenes emission were found in young foliage; however, the lowest E_{max} and the highest apparent quantum efficiency (β) and true quantum yield (β_T) and for total monoterpenes emission were found in mature foliage. We conclude that monoterpenes emission from *C. camphora* is mainly dependent on foliage ontogeny; however, the emission rate was significantly affected by light response, but not by CO_2 concentration, indicating that the total monoterpene emission could be regulated by energy and carbon source supply during the growth process and also influenced by the changes of environmental factors in different seasons. This study will be useful in precisely determining the emission parameters for a regional model in BVOCs emission estimation.

Keywords non-rectangular hyperbola model; Farquhar model; photosynthetic electron transport; carbon dioxide carboxylation efficiency; plant biogenic volatile organic compounds (BVOCs); landscape plant

光合作用作为植物重要的生理活动, 其特性变化可有效揭示植物内在生理状态以及对其生境的生态适应调控, 而光合有效辐射和大气二氧化碳 (CO_2) 浓度作为植物光合作用的两个基本要素, 即光合驱动能量和底物的来源, 对植物光合效率具有直接的影响. 因此, 通过光响应和 CO_2 响应曲线以及其响应特征参数, 是了解植物光合固碳能力、内在生理状态和外生生态适应性的重要方式之一.

自第一个光合作用光响应模型提出^[1]以来, 众多学者提出了不同的光合作用光响应模型, 最主要的模型有直角双曲线模型 (Right angle hyperbolic model)^[2]、非直角双曲线模型 (Non-rectangular hyperbola model)^[3]、指数模型 (Index model)^[4]和直角双曲线修正模型 (Right hyperbola correction model)^[5]等. 这些光响应模型拟合可估算植物叶片的初始量子效率 (Initial quantum efficiency, α)、最大净光合速率 (Maximum net photosynthetic rate, P_{nmax})、暗呼吸速率 (Dark respiration rate, R_d) 等生理参数, 而这些指标是研究植物光合特性对外界环境响应的重要参考指标. 但由于各模型的推导机理不同, 各模型存在一定的优缺点, 而非直角双曲线模型因引入体现光合曲线弯曲程度的参数, 能拟合更宽泛的光合数据, 使拟合结果更加符合生理意义^[6], 从而被国内外大多数学者广泛采用^[7-9].

光合作用 CO_2 的响应模型中, Farquhar 等提出的生化机理模型^[15]应用最为广泛, 该模型可根据光反应的同化力形成和碳同化两个光合生化过程进行定量描述, 获得 Rubisco 酶最大羧化速率 (Maximum carboxylase activity of Rubisco, V_{cmax})、最大电子传递速率 (Capacity for photosynthetic electron transport, J_{max})、光下呼吸速率 (Respiration rate under light, R_p) 等光合生理生化参数, 指示植物内部光合生理生化特征. 除此之外, Michaelis-Menten 模型 (Michaelis-Menten equation model)^[16]和直角双曲线等经验模型, 虽然也能获得光合特性相关参数, 但相比于 Farquhar 的生化机理模型, 它们仅能反映植物对 CO_2 的利用效率^[17-18], 其并不能反映植物内部的光合生理生化过程. 因此, Farquhar 模型被广泛应用于植物叶片光合指标对光照、温度、水分、 CO_2 浓度等环

境因子变化的响应机制等方面的研究^[19-20].

与光合固碳相反, 植物在长期的历史进化中, 形成通过消耗光同化产物、能量, 再以生物挥发性有机化合物 (Biogenic volatile organic compounds, BVOCs) 的形式反馈回大气, 以此适应或者抵御不良和多变的生态环境^[16]. 而植物源的 BVOCs 主要是以烯萜类和异戊二烯 (Isoprene) 为主, 分别占 BVOCs 总量的 50% 和 20% 左右^[17], 其中占比最大的烯萜类 BVOCs 由于含有 C=C 共轭化学键而具有很强的还原性, 所以植物源的 BVOCs 对大气光化学反应和空气成分含量具有重要影响. 研究表明, 植物中烯萜类 BVOCs 是在叶绿体中经由甲基赤藓醇磷酸途径 (2-C-Methyl-D-Erythritol-4-Phosphate, MEP 途径) 形成异戊二烯焦磷酸 (Isopentenyl diphosphate, IDP) 及其同分异构体二甲基丙烯焦磷酸 (Dimethylallyl diphosphate, DMADP), 再通过异戊二烯基转移酶 (Prenyl transferase, IPT) 将一分子 IDP 和一分子 DMADP 合成香叶基焦磷酸 (Geranyl diphosphate, GPP), 最后在单萜合酶 (Monoterpene synthase, mono-TPS) 的催化下形成多种烯萜类 BVOCs^[18]. 而烯萜类 BVOCs 合成所需的能量腺嘌呤核苷三磷酸 (Adenosine triphosphate, ATP) 和还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸 (Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, NADPH) 直接来源于光合电子传递^[19], 而其合成最初的底物丙酮酸 (Pyruvate, Pyr) 和 3-磷酸甘油醛 (Glyceraldehyde 3-phosphate, GAP) 来自光合作用最新固定的 CO_2 ^[19-20]. 因此, MEP 途径代谢与光合作用密切相关.

植物释放的烯萜类 BVOCs 中的单萜及其同系种类非常多, 达数百甚至上千种, 相对应的 mono-TPS 也是很大的一个家族^[18]. 根据物种不同, 有的单萜释放是叶片发育过程中自然形成, 称之为构成性释放, 作为构成性的单萜性质类似异戊二烯, 具有光保护特性^[21-23], 其在合成之后便很快会被释放到大气中, 但有的构成性单萜合成后会被储存在特殊的腺体中, 当植物受到高温或其他外界刺激时会被释放, 如生物和非生物逆境胁迫^[21]. 也有的单萜是在植物受到外界刺激诱导合成的, 比如机械损伤、病虫害侵袭等^[16], 还有的单萜

是在植物生长发育的特殊阶段以及特定器官合成的,比如某些单萜是植物花香的重要组成成分^[16,18]。所以与戊二烯的释放相比,植物单萜释放受内外因素的影响是比较复杂的。因此,异戊二烯作为最简单、也是MEP途径第一个下游产物,正常条件下其释放规律跟光合作用的关系已存在较多研究,但单萜由于本身种类多,而且不同植物和不同的器官其释放种类也不同,其释放规律与光合作用(包括光合有效辐射以及CO₂浓度)关系开展的研究较少,这也限制了对单萜释放参数和释放量的精准预测。

释放单萜的植物种类很多,主要以松柏科的裸子植物和常绿阔叶树种为主^[24],而香樟(*Cinnamomum camphora*)作为北亚热带常绿阔叶林中的代表植物,具有很强的BVOCs释放特性,可释放大量的单萜、单萜的氧化同系物、倍半萜、芳樟醇等,释放成分也比较复杂^[25],对地域大气光化学反应和空气成分含量具有重要影响,同时香樟又是我国南方地区主要绿化树种和造林树种^[26],具有十分重要的生态地位。目前,众多学者也已对香樟开展了多方面的研究,但主要集中在苗木培育技术^[27]、病虫害防治^[28]及不同胁迫下的生理响应特征研究^[29-30],关于香樟单萜释放的成分和释放规律的研究当前还比较少。鉴于此,本研究以香樟成熟植株为试验材料,研究香樟叶片在幼龄、成熟和衰老3个阶段光合作用和单萜释放的光响应和CO₂响应规律,探寻不同叶龄叶片光合作用和单萜释放的规律,以及香樟光合生产能力与单萜释放的调控关系,为单萜释放模型区域性BVOCs释放模型提供有益的参数参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料选取与处理

选取浙江农林大学东湖校区植物园内香樟幼龄树(树龄约10年)植株作为试验材料,分别于2016年7月19日至7月25日(成熟叶)、2016年12月10日至12月16日(衰老叶)和2017年4月20日至4月24日(幼龄叶:叶片展开后叶面积刚刚达到最大,但内部结构发育不完全成熟)的晴朗天气,采用离体枝条测定法测定香樟3个叶龄叶片的光响应曲线、CO₂响应曲线,同时,监测单萜的排放随光强、CO₂浓度改变的变化规律,试验设置7个重复。

叶龄的界定方法:香樟作为常绿阔叶植物,在同一季节,同一植株上会存在不同叶龄的叶片。为保障不同季节采集的叶片为对应叶龄水平,试验前期我们对校内香樟植株的生长周期进行了观测(观测期自2015年9月至2016年6月),发现香樟新叶长出主要在春季,最先从枝梢长出,逐渐成熟,直至下一轮新叶长出后,再向树冠内侧更替,因此枝梢的叶片必为最新一轮的叶片。据观察4-5月是香樟植株以幼龄叶为主的时期,7-8月是幼龄叶发育成成熟叶,香樟植株以成熟叶为主的时期,12月至次年1月是成熟叶逐渐衰老,香樟植株以衰落叶为主的时期。遵循香樟新老叶更替从树冠外侧向内侧更替的规律,我们在不同时期采取香樟树冠最外侧枝条作为试验对象,且测定枝条顶端的4-5片叶片,可确保测定的叶片为对应叶龄。

采样步骤与处理:首先,随机选取校园内7株树龄相近、

叶片健康、远离生活区的香樟植株作为采样本体。其次,依次对7株香樟植株的向阳侧、位于树冠最外侧的健康枝条进行离体操作,每根枝条截取70-80 cm;剪切枝条时需保证切口平整且离体后迅速将切口浸入清水中,然后立马在水中迅速剪去10-15 cm末端枝条,以避免离体枝条内部气栓的形成,保证离体枝条具备正常生理状态。最后,保持香樟离体枝条切口始终浸在清水中,并将其带回实验室,选取离体枝条顶端的4-5片叶片中健康、完整叶片进行相关指标测定(为保证离体枝条正常生理状态,每个重复分批采样,且在采样后3 h内完成该重复的所有参数测定,测定过程离体枝条末端始终保持浸在清水中)。

1.2 光响应测定与曲线拟合

采用GFS-3000光合仪(WALZ公司,德国)对香樟离体枝条的光响应曲线进行测定。首先,当仪器预热稳定后,建立叶片基础状态,设置仪器CO₂浓度400 × 10⁻⁶,叶室温度28 °C,相对湿度60%,测量前让待测叶片在光强800 μmol m⁻² s⁻¹下进行诱导约30-60 min,待叶片净光合速率(Net photosynthetic rate, P_n)和气孔导度(Stomatal conductance, G_s)稳定后,测定其基础状态的光合气体交换参数,再依次分别设置光合有效辐射为1 500、1 000、800、400、200、120、60、30、15、0 μmol m⁻² s⁻¹,当气孔、光合速率和单萜的释放均达到稳定时,记录相关气体交换参数。

光合光响应曲线采用非直角双曲线模型对结果进行拟合,公式如下^[31]:

$$P_n = \frac{\alpha I + P_{nmax} - \sqrt{(\alpha I + P_{nmax})^2 - 4\theta\alpha I P_{nmax}}}{2\theta} - R_d$$

式中, P_n 为净光合速率, I 为光照强度, α 为光响应曲线在光照强度为0时的斜率,即初始量子效率(Initial quantum efficiency, α), θ 是反映光响应曲线弯曲程度的曲角系数,取值0 < θ ≤ 1, P_{nmax} 为最大净光合速率, R_d 为暗呼吸速率。不同生长阶段香樟叶片的光补偿点(Light compensation poin, LCP)和光饱和点(Light saturation point, LSP)由Photosyn Assistant软件计算得到^[31]。

1.3 CO₂响应测定与曲线拟合

光合CO₂响应曲线的测定,基础状态跟光合光响应的基础状态保持一致,光合有效辐射800 μmol m⁻² s⁻¹,叶室温度28 °C,相对湿度60%,CO₂浓度400 × 10⁻⁶,待叶片 P_n 和 G_s 稳定后,先测定其基础状态的光合气体交换参数,再依次测定叶片在CO₂浓度为200 × 10⁻⁶、150 × 10⁻⁶、100 × 10⁻⁶、50 × 10⁻⁶、20 × 10⁻⁶、0下的光合特征参数,然后将CO₂浓度调回400 × 10⁻⁶下的基础状态,待其 P_n 和 G_s 再次稳定后,再依次测定叶片在CO₂浓度分别为800 × 10⁻⁶、1 000 × 10⁻⁶、1 500 × 10⁻⁶、2 000 × 10⁻⁶下的光合气体交换参数。

光合CO₂响应曲线采用Farquhar等建立的生化模型^[10]对结果进行拟合,模型公式如下:

$$P_n = \min \{A_c, A_j\} (1 - \frac{I^*}{C_i}) - R_p$$

式中, P_n 为净光合速率, A_c 、 A_j 分别为由Rubisco活力和1,5-二磷酸核酮糖(Ribulose-1,5-disphosphate, RuBP)再生限制下CO₂同化速率, I^* 为不含暗呼吸的CO₂补偿点, C_i 为胞间CO₂浓度, R_p 为光下呼吸速率。 A_c 、 A_j 的数学表达式分别为:

$$A_c = \frac{V_{\max} C_i}{C_i + K_c (1 + O/K_o)}$$

$$A_j = \frac{J C_i}{4.5 C_i + 10.5 I^*}$$

式中, $V_{\max}$ 为最大Rubisco羧化速率, K_c 和 K_o 分别为羧化反应和加氧反应的Michaelis-Menten常数^[10]. O 为气孔内 O_2 分压. J 为光饱和时用于RuBP再生的电子传递速率^[32].

1.4 单萜类化合物测定与响应曲线拟合

单萜(质核比137)测定采用在线质子传递反应质谱仪(Proton-Transfer-Reaction Mass Spectrometry, PTR-MS, Ionicon Analytik公司, 奥地利)进行, 单萜成分的测定分析是将香樟叶片释放气体采样后通过热脱附/气相色谱/质谱联用仪(Thermal-desorption cold trap/Gas Chromatography/Mass Spectrum, TD/GC/MS, Agilent公司, 美国). 我们采用特氟龙材质的四通管连入在光合仪 GFS-3000光合仪输出气路中, 一侧链接PTR-MS进行在线的单萜监测, 另一侧连接气体采样管, 填料为Tenax TA/Carbograph 1TD/Carboxen 1003 (Markes公司, 英国), 以120 mL/min的流速采集20min, 然后进行TD-GC-MS上机定性分析.

PTR-MS分析仪参数设置: $e/n = 130$ Td (e : 电场; n : 漂移管分子的密度数目; Td = 1 Townsend = 10^{-17} cm² V molecule⁻¹), P -drift = 2.3 mbar, $T = 28$ °C, $V = 400$, O_2^+ and $NO^+ < 2\%$ of H_3O^+ ^[33]. 开始试验之前, 用Ionicon Analytik公司提供的标气对PTR-MS分析仪进行校准. 单萜类化合物定性分析操作如下, 热脱附(TD-100, Markes公司, 英国)工作条件, 初始温度-5 °C, 预吹时间3 min, 初级解析5 min, 二级解析冷阱温度以40 °C升温至280 °C, 保持3 min, 分流比为20:1, 其他参数默认. GC(7890B型, Agilent公司, 美国)工作条件: 色谱柱为30 m × 0.25 mm的HP-5ms柱, 内径为0.25 μm (Agilent公司, 美国); 程序升温: 40 °C (保持5 min) → 4 °C/min → 150 °C (保持3 min) → 10 °C/min → 220 °C. MS(5977B型, Agilent公司, 美国)工作条件: EI源, 离子能70 eV, 离子源温度为230 °C, 四极杆温度150 °C; 质量范围35-260 m/z ; 接口温度280 °C. 结构式的确定: 使用MassHunter定性软件(Agilent公司, 美国)在NIST.14谱库(Agilent公司, 美国)中进行检索, 从而确定单萜类化合物具体成份及结构式^[34].

实验过程中发现, 香樟叶片的单萜释放受光照强度变化影响, 几乎不受 CO_2 浓度变化影响, 因此只进行了单萜-光合有效辐射响应模拟. 采用Guenther等的排放模型^[35-36]进行模拟, 模型公式如下:

$$E = \frac{E_{\max} \beta I}{1 + \beta^2 I^2}$$

式中, E 为总单萜排放速率, I 为光照强度, $E_{\max}$ 为最大单萜排放速率, β 为单萜类化合物的表观量子产率^[40], 即响应曲线在光照强度为0时的斜率, 即真实量子效率应为 $\beta E_{\max}$.

1.5 数据的统计分析

本研究采用Microsoft Excel完成数据的初步整理. 以光照强度为横坐标, P_n 为纵坐标绘制光响应曲线, 并利用SPSS22.0统计分析软件中的非线性回归功能对光响应曲线进行非直角双曲线模型拟合, 得到 α 、 $P_{n\max}$ 、 R_d 等光合指标; 以 C_i 为横坐标, P_n 为纵坐标绘制 CO_2 响应曲线, 并利用 R 语

言plantecophys程序包对 CO_2 响应光合指标进行Farquhar模型拟合^[37], 得到 $V_{\max}$ 、 $J_{\max}$ 、 R_p 等光合生理生化参数; 以 I 为横坐标, E 为纵坐标绘制单萜光响应曲线, 并利用SPSS22.0统计分析软件中的非线性回归功能对单萜的光响应曲线进行Guenther排放模型拟合, 得到 $E_{\max}$ 、 β 和 $\beta E_{\max}$. 然后采用单因素方差(One-way ANOVA)分析不同叶龄叶片模型得到的光合指标、光合生理生化参数、单萜排放参数以及基础状态的光合指标和 E 值的差异, 采用LSD多重比较检验不同发育阶段之间的差异显著性(差异显著水平为 $\alpha = 0.05$). 进行方差分析前, 对所有数据进行方差齐性检验. 最后, 采用SigmaPlot绘图软件完成结果出图.

2 结果与分析

2.1 香樟叶在不同发育阶段的基础状态指标

对香樟幼龄叶(4月份)、成熟叶(7月份)、衰老叶(12月份)基础状态下 P_n 、 G_s 、蒸腾速率(Transpiration rate, T_r)、胞间 CO_2 浓度(Intercellular CO_2 concentration, C_i)和排放的单萜进行收集、监测, 发现 P_n 、 G_s 、 T_r 、 C_i 都具有相同的表现规律(图1), 即成熟叶>幼龄叶>衰老叶, 且3个发育阶段之间均存在显著差异($P < 0.05$), 这与通过非直角双曲线模型对香樟叶片进行拟合得到的光合参数规律相似. 而不同叶龄的香樟叶片总单萜排放速率(Total monoterpenes emission rate, E)大小规律与光合指标存在差异(表4): 幼龄叶单萜排放水平显著高于成熟叶和衰老叶($P < 0.05$), 成熟叶单萜排放平均水平要低于衰老叶, 但无显著差异($P > 0.05$). 为进一步确定香樟叶片排放单萜的主要成份, 采用TD-GC-MS分析法对香樟叶片排放的单萜进行结构式分析, 发现香樟叶片释放的单萜以萹烯和罗勒烯为主(图2).

2.2 光合-光响应曲线模拟结果

不同叶龄的香樟叶片光响应曲线以及拟合结果见图3, 其光合特征参数见表1. 3个叶龄的香樟叶片的 α (CO_2 /photons)在0.043 0-0.051 1 $\mu mol \mu mol^{-1}$ 范围(在0-0.125理论范围值之内), 其大小规律表现为成熟叶>衰老叶>幼龄叶, 但3个发育阶段之间不存在显著差异($P > 0.05$); $P_{n\max}$ 大小表现规律为成熟叶>幼龄叶>衰老叶, 且幼龄叶和成熟叶显著高于衰老叶($P < 0.05$); 成熟叶的LSP显著高于幼龄叶和衰老叶($P < 0.05$), 但幼龄叶和衰老叶之间不显著($P > 0.05$); 幼龄叶的LCP显著高于成熟叶和衰老叶($P < 0.05$), 但成熟叶和衰老叶之间不显著($P > 0.05$); 香樟叶片的 R_d 值大小规律表现为幼龄叶>衰老叶>成熟叶, 且幼龄叶显著高于其他($P < 0.05$). 而反映光合曲线弯曲程度的曲角系数 θ 值在3个叶龄叶片之间差异不显著($P > 0.05$).

2.3 光合- CO_2 响应曲线模拟结果

如图4所示, 在800 $\mu mol m^{-2} s^{-1}$ 光合有效辐射下, 3个叶龄的香樟叶片 P_n 值均随 C_i 的增大而逐渐增加, 最后趋于平缓, 达到饱和. 以幼龄叶 P_n/C_i 曲线为例, P_n/C_i 曲线大致可分为两个部分, 第一部分光合作用受Rubisco酶活性大小限制, 随 C_i 的增大, P_n 几乎呈线性增加. 第二部分受RuBP再生速率大小限制, 随 C_i 的增大, P_n 的增加趋缓. 采用决定系数 R^2 对Farquhar模型的拟合效果进行分析, 决定系数依次为0.991、

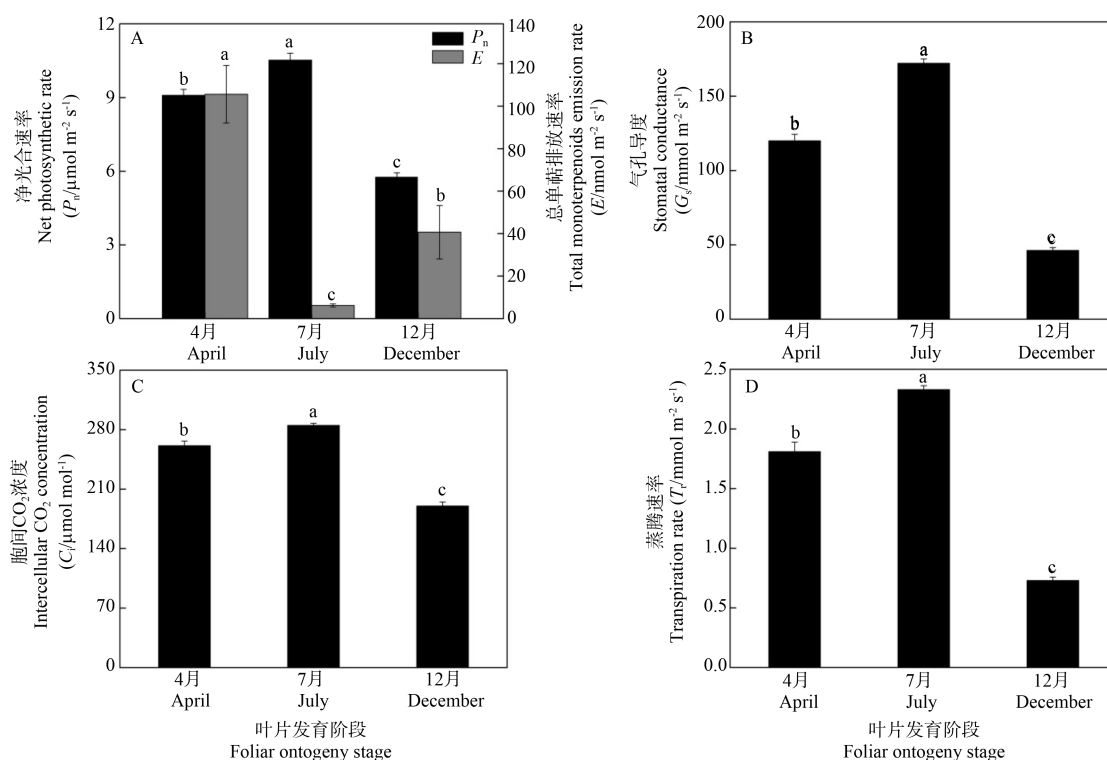


图1 香樟叶片在3个发育阶段基础状态的指标。根据最小显著差法，同一指标不同字母表示在0.05水平上差异显著。环境条件：光强 $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ， CO_2 浓度 400×10^{-6} 。4月：幼龄叶；7月：成熟叶；12月：衰老叶。

Fig. 1 Indices of *Cinnamomum camphora* leaves in basal state at three foliar ontogeny stages. According to the method of least significant difference, the different letters of the same indicator indicate significant differences at 0.05 level. Environmental conditions: Light intensity of $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; CO_2 concentration of 400×10^{-6} . April: Young foliage; July: Mature foliage; December: Old foliage.

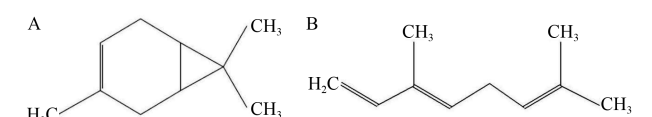


图2 香樟排放的单萜类化合物中主要物质的结构式。A：萜烯；B：罗勒烯
Fig. 2 The structural formula of the main substance in the monoterpenes compounds released by *Cinnamomum camphora*. A: Carene; B: Ocimene.

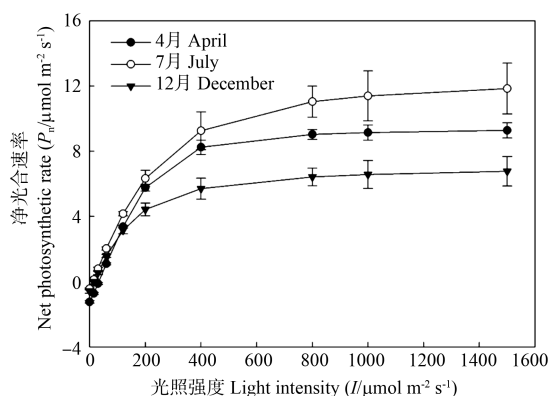


图3 非直角双曲线模型对香樟叶片在3个发育阶段的光响应拟合曲线。4月：幼龄叶；7月：成熟叶；12月：衰老叶。

Fig. 3 Non-rectangular hyperbola model fitting curve of light response of *Cinnamomum camphora* leaves at three foliar ontogeny stages. April: Young foliage; July: Mature foliage; December: Old foliage.

0.981和0.996，表明拟合结果精度均较高。

由表2可知，香樟叶片在3个叶龄的 V_{cmax} 规律表现为成熟

叶>幼龄叶>衰老叶，但三者之间无显著差异($P > 0.05$)；香樟成熟叶和衰老叶的 J_{max} 显著高于幼龄叶($P < 0.05$)，但成熟叶和衰老叶之间差异不显著($P > 0.05$)；成熟叶 R_p 显著高于幼龄叶和衰老叶($P < 0.05$)，其中幼龄叶高于衰老叶，但不显著($P > 0.05$)；幼龄叶 J_{max}/V_{cmax} 值最低，衰老叶的 J_{max}/V_{cmax} 值显著大于幼龄叶和成熟叶($P < 0.05$)。

2.4 单萜类化合物的光/ CO_2 响应变化

实验过程中发现，不同叶龄香樟叶片 E 值随 CO_2 浓度变化都无明显变化规律(图5)，说明香樟叶片单萜的排放对 CO_2 浓度不敏感，因此，本文也未再对香樟叶片进行单萜 CO_2 响应曲线拟合，仅就光响应变化结果进行了模型拟合分析(图6)。

由3个叶龄香樟叶片的 $E-I$ 响应曲线(图6)可知，在弱光强($0-60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)范围内，3个叶龄的香樟叶片排放单萜的水平几乎一致，且不随光强的增加而变化，但随光强进一步增加，3个叶龄香樟叶片排放单萜水平则表现出不同的光响应规律：幼龄片单萜排放水平在非弱光强范围内随光强增加，光饱和之后趋于稳定，当光强高于 $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时，排放速率实测值出现下降趋势，但不显著($P > 0.05$)；而成熟片单萜排放水平几乎不随光强的增加而变化，这与单萜随 CO_2 浓度变化的规律相似，模型拟合效果最差；衰老叶单萜排放水平的表现规律与幼龄叶相似，但响应曲线拐点早于幼龄叶，当光强高于 $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 后，并未出现单萜排放下降的现象。

表1 香樟叶片在3个发育阶段光响应曲线的光合特征参数
Table 1 Photosynthetic parameters of light response curves of *Cinnamomum camphora* at three foliar ontogeny stages

叶龄 Age foliage	初始量子效率 Initial quantum efficiency (CO ₂ /photons, α/μmolμmol ⁻¹)	最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate (P _{nm} /μmol m ⁻² s ⁻¹)	光补偿点 Light compensation point (LCP/μmol m ⁻² s ⁻¹)	光饱和点 Light saturation point (LSP/μmol m ⁻² s ⁻¹)	暗呼吸速率 Dark respiration rate (R _d /μmol m ⁻² s ⁻¹)	曲角系数 Curvature (θ)	R ²
幼龄叶 Young foliage	0.043 ± 0.001a	10.85 ± 0.46a	27.58 ± 1.12a	618.2 ± 18.1b	1.35 ± 0.07a	0.89 ± 0.02a	0.996
成熟叶 Maturity foliage	0.051 ± 0.006a	13.34 ± 1.58a	9.99 ± 1.00b	1042.0 ± 135.0a	0.60 ± 0.05b	0.53 ± 0.27a	0.988
衰老叶 Old foliage	0.044 ± 0.003a	7.83 ± 1.08b	10.99 ± 3.60b	489.5 ± 24.6b	0.65 ± 0.15b	0.58 ± 0.15a	0.999

根据最小显著差异法, 同一列不同字母表示在0.05水平上差异显著。
According to the method of least significant difference, the different letters in the same column indicate significant differences at 0.05 level.

表2 香樟叶片在3个发育阶段CO₂响应曲线的光合特征参数
Table 2 Photosynthetic parameters of CO₂ response curves of *Cinnamomum camphora* at three foliar ontogeny stages

叶龄 Age foliage	Rubisco酶最大羧化速率 Maximum carboxylase activity of Rubisco (V _{cmax} /μmol m ⁻² s ⁻¹)	最大电子传递速率 Capacity for photosynthetic electron transport (J _{max} /μmol m ⁻² s ⁻¹)	光下呼吸速率 Respiration rate under light (R _p /μmol m ⁻² s ⁻¹)	J _{max} /V _{cmax} (electrons/CO ₂ , R/μmol μmol ⁻¹)	R ²
幼龄叶 Young foliage	62.30 ± 4.94a	80.84 ± 9.62b	0.14 ± 0.14b	1.30 ± 0.12b	0.991
成熟叶 Mature foliage	64.84 ± 3.68a	95.24 ± 4.01a	1.47 ± 0.16a	1.48 ± 0.09b	0.981
衰老叶 Old foliage	50.53 ± 4.97a	113.22 ± 9.68a	0.05 ± 0.13b	2.25 ± 0.04a	0.996

根据最小显著差异法, 同一列不同字母表示在0.05水平上差异显著。
According to the method of least significant difference, the different letters of the same column indicate significant differences at 0.05 level.

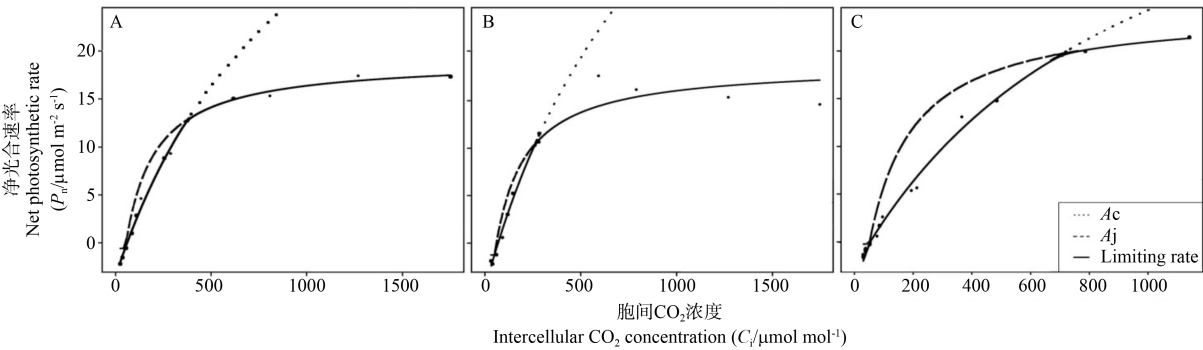


图4 光合有效辐射800 μmol m⁻² s⁻¹下香樟叶片在3个发育阶段的CO₂响应曲线. Ac: Rubisco 酶活性限制阶段; Aj: RuBP再生速率限制阶段; 实线: 真实模拟曲线. A: 幼龄叶; B: 成熟叶; C: 衰老叶.
Fig. 4 CO₂ response curves of *Cinnamomum camphora* at photosynthetically active radiation of 800 μmol m⁻² s⁻¹ at three foliar ontogeny stages. Ac: Rubisco carboxylation-limited stage; Aj: RuBP regeneration-limited stage; Solid line: Real simulation curve. A: Young foliage; B: Mature foliage; C: Old foliage.

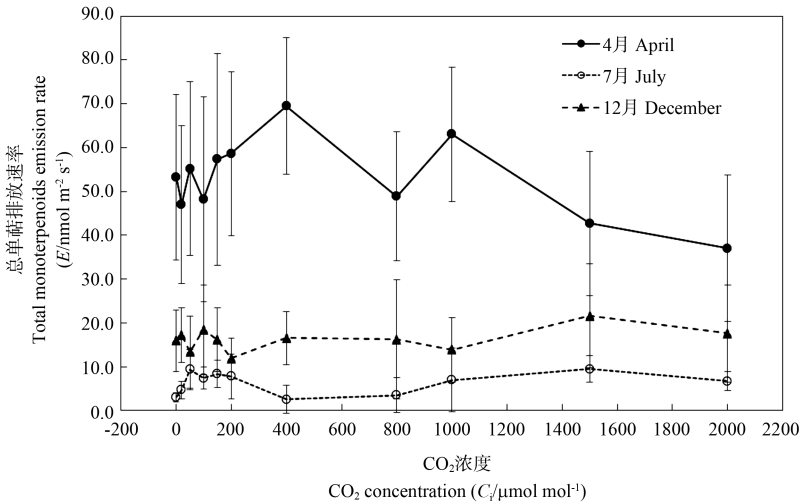


图5 香樟叶片在3个发育阶段单萜排放速率的CO₂响应值. 4月: 幼龄叶; 7月: 成熟叶; 12月: 衰老叶。
Fig. 5 CO₂ response values of monoterpenes emission rate of *Cinnamomum camphora* at three foliar ontogeny stages. April: Young foliage; July: Mature foliage; December: Old foliage.

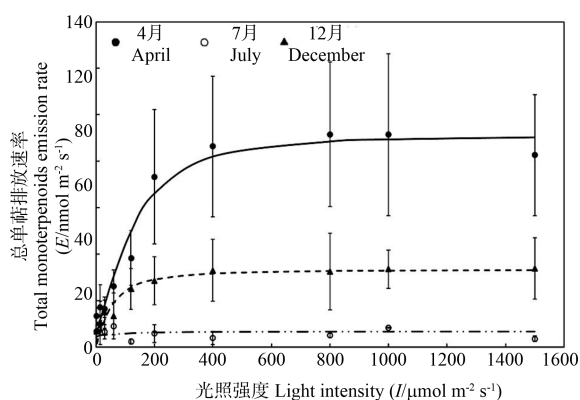


图6 香樟叶片在3个发育阶段单萜排放速率的光响应曲线. 4月: 幼龄叶; 7月: 成熟叶; 12月: 衰老叶.

Fig. 6 Light response curves of monoterpenes emission rate of *Cinnamomum camphora* at three foliar ontogeny stages. April: Young foliage; July: Mature foliage; December: Old foliage.

通过光响应模型拟合得到相关单萜排放参数(表3), 香樟幼龄叶具有最大单萜排放速率(Maximum monoterpenes emission rate, $E_{\max}$), 且显著高于成熟叶和衰老叶($P < 0.05$), 而成熟叶要低于衰老叶, 但不显著($P > 0.05$); 香樟叶片排放单萜的表观量子效率(Apparent quantum efficiency, β)规律为成熟叶>衰老叶>幼龄叶, 但仅成熟叶显著高于幼龄叶($P < 0.05$); 3个叶龄香樟叶片排放单萜的真实量子效率(True quantum yield, β_T)无显著差异($P > 0.05$).

3 讨论

植物叶片光合作用随叶龄和生境中温度、水分、光照等条件的不同呈动态变化, 因此在对香樟不同叶龄叶片的光合作用规律进行探索时需将这些具体因素结合其中. 研究表明, 植物不同叶龄叶片的光合作用存在差异, 对于常绿植物而言, 在早春盛夏季植物新陈代谢旺盛, 具有较高的光合速率, 以促进碳积累^[38], 而在冬季低温下则可能遭受光抑制和光氧化损伤, 导致光合速率维持在较低水平^[39], 香樟作为常绿植物也具有相同规律. 结果表明, 香樟幼龄叶呼吸作用强, 光合效率较高, 且拥有最大LCP和较小LSP. 这是因为幼龄叶处于代谢旺盛期, 相比于其他两个阶段, 需消耗更多的光合产物用于自身新陈代谢^[40], 但由于幼龄叶尚未发育完全, 尤其是叶绿素含量偏低^[41], 从而导致叶片对弱光、高光的利用能力弱, 电子传递效率偏低, 光呼吸速率低, 即 CO_2 同化能力低的情况. 因此, 香樟幼龄叶虽具最高的新陈代谢水平, 但可能因为内部其他机制的发育滞后, 限制了其光合速

率. 郑云普等人对玉米叶片进行增温实验发现, $J_{\max}/V_{\max}$ 比值可表示植物光合内部电子传递和Rubisco羧化两个光合系统对光合作用的限制差异^[42], 结合本研究结果, 幼龄叶 $J_{\max}/V_{\max}$ 的值显著低于其他两个阶段, 说明叶片发育滞后导致电子传递效率低可能是影响香樟叶片光合作用的主要内在限制因子. 香樟成熟叶已具备成熟的叶片结构, 相比于其他两个阶段, 该阶段拥有最大的 $P_{\max}$. 这可能是因为成熟叶对光能的利用范围高, 呼吸作用较低, 电子传递速率和Rubisco酶羧化速率较高, CO_2 同化能力强, 受两个光合进程的限制较小, 叶片生理活动表现最为活跃. 香樟衰老叶光合能力最差, 该阶段叶片的 G_s 、 T_r 、 C_i 、 $V_{\max}$ 指标相比其他两个阶段均为最低, 阻碍了光合原料的供应与反应链的反应效率, 最小的光能利用范围说明叶片光合作用可利用光照范围最小. 从内部生理反应过程来看, 香樟衰老叶具有最高的 $J_{\max}$ 和最低的 $V_{\max}$ 值, 从而导致 $J_{\max}/V_{\max}$ 比值在3个阶段中为最高, 说明该阶段香樟叶片光合作用主要受Rubisco羧化过程限制. Rubisco酶作为一种双功能酶, 在催化RuBP的羧化反应的同时又可催化RuBP的加氧反应, 处于光合作用和光呼吸两个方向相反但又相互连锁的循环反应的交叉点上^[43], 很大程度上会影响光合作用的相对速率, 生理过程主要表现为高电子传递效率促使叶片内部大量合成ATP和NADPH, 但由于Rubisco羧化过程受限, ATP和NADPH未能进入卡尔文循环进一步合成碳水化合物, 而是ATP被水解形成腺苷二磷酸(Adenosine diphosphate, ADP), NADPH被消耗形成烟酰胺腺嘌呤二核苷磷酸(Nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, NADP^+), 释放出大量能量, 整个生理过程恰好为面临低温环境的衰老叶提供了大量的热量, 是叶片在低温环境下越冬机制的体现, 具有十分重要的生态适应价值.

在对不同叶龄的香樟叶片进行光合生理过程探讨时, 无法避免植物生境中各种环境因素变化对植物自身造成的影响, 因此除从植物内部生理指标角度分析外, 还需结合3个叶龄阶段外界环境的差异进行讨论分析. 在浙江一带春季(幼龄叶)的温度、光照、湿度适宜, 为香樟提供了较为温和的生境条件, 利于香樟叶片发育, 但由于细胞功能发育滞后, 限制了其光合速率. 而香樟大部分叶片成熟时正处夏季, 高温对光合反应中的酶活性、电子传递速率起到一定抑制作用^[44-45], 但该阶段香樟叶片成熟的结构与完备的功能保障了其仍具有最大的光合能力. 香樟衰老叶处于冬季, 外界低温环境会影响植物光合生理过程中的各种酶活性, 大大降低植物进行光能转换、电子传递和 CO_2 固定的效率, 正如前文所述, 香樟叶在该时期通过ATP和NADPH再分解, 为叶片安全越冬提供了必要的热量. 但相比于幼龄叶和成熟叶, 衰老

表3 香樟叶片在3个发育阶段单萜随光响应的排放参数

Table 3 The emission parameters of monoterpenes with light response at three foliar ontogeny stages of *Cinnamomum camphora*

叶龄 Age foliage	最大单萜排放速率 Maximum monoterpenes emission rate ($E_{\max}/\text{nmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	表观量子效率 Apparent quantum efficiency ($\text{CO}_2/\text{photons}, \beta/\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$)	真实量子效率 True quantum yield ($\text{CO}_2/\text{photons}, \beta_T/\mu\text{mol } \mu\text{mol}^{-1}$)	R^2
幼龄叶 Young foliage	114.23±31.99a	0.005±0.000b	0.578±0.157a	0.928
成熟叶 Mature foliage	6.62±1.49b	0.085±0.040a	0.633±0.338a	0.009
衰老叶 Old foliage	33.26±10.99b	0.012±0.005ab	0.427±0.186a	0.808

根据最小显著差异法, 同一列不同字母表示在0.05水平上差异显著.

According to the method of least significant difference, the different letters of the same column indicate significant differences at 0.05 level.

叶内部各项机能衰退,其生理状态为3个生长阶段中最差。

单萜类化合物作为植物代谢产物中的大类,具有十分重要的生理和生态功能^[46]。光合作用为单萜的合成不但提供了最基本的C₅结构,还提供能量ATP、还原剂NADPH,因此单萜的合成受光合过程中电子传递和CO₂同化的调控^[19]。据已有研究,单萜的种类非常之多,本文中GC-MS分析结果表明香樟的单萜释放以萹烯和罗勒烯为主。而罗勒烯作为一种无环单萜类,其合成过程与光合作用密切相关,是一种植物防御外界胁迫机制启动的重要信号分子,它不仅能增加植物对外界胁迫的抗性,还能充当植物间的交流介质,帮助受害植物周围植物及时建立防御机制,免遭伤害^[47-48]。而萹烯是构成植物花、果香气的主要成分,能够驱避昆虫或聚集信息素的活性成分,避免植物体受外界伤害和加快体内信息交流反馈的快速建立^[49]。因此,这两种物质在有效帮助香樟叶在对抗外界胁迫、建立防御响应上具有关键性作用,也是自身防御机制的体现。为进一步探讨香樟叶在不同叶龄阶段的单萜排放水平,我们对香樟不同叶龄叶片在基础状态时单萜的释放水平进行比较。香樟叶片排放单萜的水平依次是成熟叶最低、衰老叶次之,幼龄叶最大。在前人在对杨树释放异戊二烯的研究中发现,当叶片全部展开接近最大面积时其异戊二烯的释放率也达到最大^[50],这是因为叶片未展开时叶片MEP途径的生物合成主要用于合成组成光合机构的成分,比如叶绿素的残基、植醇、类胡萝卜素等^[51],但随着叶龄增加和叶片功能衰老,其释放速率逐渐下降^[52]。在本研究中香樟单萜释放与杨树异戊二烯释放规律相似,香樟幼龄叶的叶片面积达到最大时其单萜的释放速率也是最大,该阶段的香樟叶片通过光合作用合成组成光合机构的成分,也伴随着单萜类化合物通过MEP途径被大量合成释放。不难发现,该阶段是香樟新叶生长的关键时期,其通过加强排放单萜类化合物的能力,也是自身防御机制的体现。另外,有趣的是我们发现,冬季衰老叶单萜的释放速率却显著高于夏季的成熟叶片,这也是完全出乎实验预料(图1)。释放异戊二烯的植物多为阔叶落叶乔木,春秋为主要生长季,秋季末期入冬前就已经落叶,而香樟是常绿乔木,在冬季环境温度低的情况下,很可能利用大量过剩光能和电子传递流入MEP途径并产生单萜,来减轻能量过剩造成的大量活性氧自由基。而香樟成熟叶的单萜排放速率最低,结合光合指标,我们认为该阶段的香樟叶片在自身生长和建立外界防御机制上更倾向于自身物质的积累生长,同时该阶段的香樟叶片自身组织结构完整,内部反馈机制成熟,在面临外界胁迫时通过单萜类化合物进行自我防御可能只是防御体系里的很小一部分,至于香樟成熟叶更为全面的防御体系值得进一步开展实验进行深入挖掘。

对不同光照和CO₂浓度下的单萜排放水平进行模型拟合是我们研究单萜对调节植物生理过程的重要手段。结果表明,在叶片的3个叶龄阶段,除成熟叶单萜释放随光强无明显变化外,其他两个阶段的单萜光响应曲线与光合光响应曲线相似,但在CO₂响应曲线中3个叶龄叶片释放单萜的速率基本保持不变,这一方面说明单萜生物合成受光合过程中的电子传递和CO₂同化的直接影响,另一方面表明单萜受光合生理过程调控的机制与异戊二烯的释放调控不同。关于异戊二烯释放的光响应和CO₂响应的研究较多,过去的研究发现,异

戊二烯的释放速率与 $J_{\max}/V_{\max}$ 比值密切相关^[53],有假说认为是光合电子传递过程中,尤其是当CO₂羧化速率受限时,过量的电子和还原力会流入MEP途径,增加异戊二烯的释放,这也被认为是异戊二烯具有光保护功能的重要机制^[19,54]。在本研究中,无论哪个叶龄阶段的香樟叶片,当CO₂过低时,都没发现因为CO₂供应不足,产生相对较多的过剩电子导致单萜的释放增加的现象,也没有发现当CO₂增加,光合电子流进入CO₂固定和羧化反应而致使单萜释放降低的现象(图5),这说明单萜释放受CO₂的调控不同于异戊二烯。如前文所述,香樟释放的单萜以萹烯和罗勒烯为主,它们虽然属于构成性(Instructively)BVOCs,但往往是被存储在叶片的腺体或者特殊结构中,因此香樟叶的单萜释放受CO₂的调控不明显。从单萜光响应拟合曲线分析,香樟幼龄叶随光强排放单萜的规律与其光合光响应规律相似,说明幼龄叶的单萜释放受光合过程的电子传递和CO₂同化过程影响,但当光强高于1 000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时,处于幼龄期的叶片因叶片结构还未发育成熟,光呼吸作用开始显现,合成单萜的代谢前体优先进入三羧酸循环用于产生腺嘌呤核苷三磷酸(Adenosine triphosphate, ATP)以满足正常生理需要,因此呈现出单萜类化合物排放速率下降现象,而这与幼龄期具有较低LSP结果相符合。香樟成熟叶排放单萜的速率随光强变化始终稳定在一个较低的释放水平,致使单萜-光响应曲线拟合结果并不理想。该阶段较高的 $J_{\max}$ 和 $V_{\max}$ 表明叶片电子传递过程和Rubisco羧化过程的效率较高,前者产生的物质大部分都能进入卡尔文循环被合成C5化合物,可用于单萜合成的前体物质匮乏,释放水平低。同时该阶段的叶片具有最大的光能利用范围,受光照影响小,可用于单萜合成的前体物质依旧维持在一个稳定的水平,从而表现出香樟成熟叶片排放单萜的速率对光强不敏感。虽然香樟衰老叶各项光合指标开始衰退,但可能是因为叶片结构功能仍具有完整性,且冬天叶片受到光抑制现象较少,所以该阶段单萜释放速率的光响应过程与幼龄叶具有相似的规律。

Rasulov发现,异戊二烯的合成具有显著的光依赖性,在暗处异戊二烯是不释放或释放非常微量^[55],但对于香樟而言,不管是白天还是夜晚,都能监测到大量单萜释放(数据未显示),正如前面所论述,香樟单萜的合成很可能有部分是受光合生理调控,如碳源供应和ATP与NADPH,也有部分是受其他非光合生理调控,比如线粒体呼吸等。同时由于香樟释放的BVOCs成分复杂,除了单萜还有单萜的氧化同系物如芳樟醇等,其合成释放规律相比异戊二烯的释放要复杂得多。因此就Guenther释放模型,对某些单萜释放而言,如本研究中香樟单萜的释放,其响应系数不但与物种有关,很可能针对某一种特定的BVOC具有对应特定的响应参数。综上所述,我们推断香樟单萜合成的调控有其自身特性,很可能是因为光下和暗处其代谢合成的底物和能量来源不同导致的,至于释放的单萜种类以及各自不同的比例,这种复杂性还需要后期进一步研究和验证。

4 结论

本研究表明,香樟幼龄叶与成熟叶表现出来的光合特征相似,但内在限制机制存在差异:香樟幼龄叶由于自身发育

需求, 其 P_n 、 G_s 、 T_r 、 R_d 处于较高水平, 受外界影响小, 叶片功能发育滞后是影响其光合作用的主要因素; 香樟成熟叶内部机制发育成熟, 光合作用主要受外界环境(强光、高温)影响。而不同叶龄阶段, 香樟叶片的 V_{cmax} 并没有发生显著变化, 表明Rubisco酶羧化过程不是导致香樟叶片在不同叶龄阶段光合作用产生差异的原因。然而, 在不同叶龄阶段香樟叶片的 J_{max} 却发生变化, 表明电子传递速率的变化很可能是导致香樟叶片在不同叶龄阶段光合作用产生差异根本原因之一。从实验结果来看, 香樟单萜的排放具有显著的光依赖特性, 但对 CO_2 浓度的响应不明显。因此, 我们推测香樟单萜释放速率很可能受自身生长过程中能量和碳源供应的调控, 也受到不同叶龄阶段的季节环境因子变化影响, 这可为区域性BVOCs释放模型提供有益的参数借鉴。

参考文献 [References]

- Blackman FF. Optima and limiting factors [J]. *Ann Bot*, 1905, **19** (74): 281-295
- Baly ECC. The kinetics of photosynthesis [J]. *Nature*, 1935, **134** (3398): 933-933
- Thornley JHM. Mathematical Models in Plant Physiology [M]. London: Academic Press, 1976
- Duursma RA. Plantecophys-an R package for analysing and modelling leaf gas exchange data [J]. *PLoS ONE*, 2015, **10** (11): e0143346
- Bassman JH, Zwier JC. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* $\times$ *P. deltoides* clones [J]. *Tree Physiol*, 1991, **8** (2): 145
- 叶子飘, 于强. 光合作用光响应模型的比较[J]. 植物生态学报, 2008, **32** (6): 1356-1361 [Ye ZP, Yu Q. Comparison of new and several classical models of photosynthesis in response to irradiance [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2008, **32** (6): 1356-1361]
- 陆佩玲, 于强, 罗毅, 刘建栋. 冬小麦光合作用的光响应曲线的拟合[J]. 中国农业气象, 2001, **22** (2): 12-14 [Lu PL, Yu Q, Luo Y, Liu JD. Fitting light response curves of photosynthesis of winter wheat [J]. *Chin J Agrometeorol*, 2001, **22** (2): 12-14]
- 张弥, 吴家兵, 关德新, 施婷婷, 陈鹏狮, 纪瑞鹏. 长白山阔叶红松林主要树种光合作用的光响应曲线[J]. 应用生态学报, 2006, **17** (9): 1575-1578 [Zhang M, Wu JB, Guan DX, Shi TT, Chen PS, Ji RP. Light response curve of dominant tree species photosynthesis in broadleaved Korean pine forest of Chang-bai Mountain [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2006, **17** (9): 1575-1578]
- Springer CJ, Thomas RB. Photosynthetic responses of forest understory tree species to long-term exposure to elevated carbon dioxide concentration at the Duke Forest FACE experiment [J]. *Tree Physiol*, 2007, **27** (1): 25-32
- 曹雪丹, 李文华, 鲁周民, 张忠良, 吴万兴. 北缘地区枇杷春季光合特性研究[J]. 西北林学院学报, 2008, **23** (6): 33-37 [Cao XD, Li WH, Lu ZM, Zhang ZL, Wu WX. The photosynthetic characteristics of *Eriobotrya japonica* in northern marginal cultivation area in spring [J]. *J NW For Univ*, 2008, **23** (6): 33-37]
- Farquhar GD, Von CS, Berry JA. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species [J]. *Planta*, 1980, **149** (1): 78-90
- Harley PC, Thomas RB, Reynolds JF, Strain BR. Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO_2 [J]. *Plant Cell Env*, 2010, **15** (3): 271-282
- 刘强, 李凤日, 谢龙飞. 人工长白落叶松冠层光合作用-光响应曲线最优模型[J]. 应用生态学报, 2016, **27** (8): 2420-2428 [Liu Q, Li FR, Xie LF. Optimal model of photosynthesis-light response curve in canopy of planted *Larix olgensis* tree [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2016, **27** (8): 2420-2428]
- 吕扬, 刘廷玺, 闫雪, 段利民, 张圣微, 韩春雪. 科尔沁沙丘-草甸相间地区黄柳和小叶锦鸡儿光合速率对光照强度和 CO_2 浓度的响应[J]. 生态学杂志, 2016, **35** (12): 3157-3164 [Lu Y, Liu TX, Yan X, Duan LM, Zhang SW, Han CX. Response of photosynthetic rate of *Salix gordejewii* and *Caragana microphylla* to light intensity and CO_2 concentration in the dune-meadow transitional area of Horqin sandy land [J]. *Chin J Ecol*, 2016, **35** (12): 3157-3164]
- Gu L, Pallardy SG, Tu K, Law BE, Wullschlegel SD. Reliable estimation of biochemical parameters from C_3 leaf photosynthesis-intercellular carbon dioxide response curves [J]. *Plant Cell Environ*, 2010, **33** (11): 1852-1874
- Perez-Martin A, Diaz-Espejo A. Regulation of photosynthesis and stomatal and mesophyll conductance under water stress and recovery in olive trees: correlation with gene expression of carbonic anhydrase and aquaporins [J]. *J Exp Bot*, 2014, **65** (12): 3143-3156
- Sharkey TD, Yeh S. Isoprene emission from plants [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2001, **52**: 407-436
- Guenther A, Karl T, Harley P, Wiedinmyer C, Palmer PI, Geron C. Estimates of global terrestrial isoprene emissions using MEGAN (Model of Emissions of Gases and Aerosols from Nature) [J]. *Atmos Chem Phys*, 2006, **6** (11): 3181-3210
- Bohlmann J. The family of terpene synthases in plants: a mid-size family of genes for specialized metabolism that is highly diversified throughout the kingdom [J]. *Plant J*, 2011, **66** (1): 212-229
- Sharkey TD, Wiberley AE, Donohue A R. Isoprene emission from plants: why and how [J]. *Ann Bot*, 2008, **101** (1): 5-18
- Niinemetts Ü, Tenhunen JD, Harley PC, Steinbrecher R. A model of isoprene emission based on energetic requirements for isoprene synthesis and leaf photosynthetic properties for *Liquidambar* and *Quercus* [J]. *Plant Cell Environ*, 1999, **22** (11): 1319-1335
- Dudareva N, Negre F, Dinesh A, Nagegowda, Orlova I. Plant volatiles: Recent advances and future perspectives [J]. *Crit Rev Plant Sci*, 2006, **25** (5): 417-440
- Peñuelas J, Munnébosch S. Isoprenoids: an evolutionary pool for photoprotection [J]. *Trends Plant Sci*, 2005, **10** (4): 166-169
- Kroll JH, Ng NL, Murphy SM, Flagan RC, Seinfeld JH. Secondary organic aerosol formation from isoprene photooxidation under high-nox conditions [J]. *Geophys Res Lett*, 2005, **32** (18): 109-127
- Durand N, Rodrigues, JC, Mateus E, Boavida C, Boavida C, Branco M. Susceptibility variation in *Eucalyptus* spp. in relation to *Leptocybe invasa* and *Ophelimus maskelli* (Hymenoptera: Eulophidae), two invasive gall wasps occurring in Portugal [C]. Medinsect Symposium, 2011, **19**: 19-31
- 周帅. 非生物胁迫对香樟挥发物及荧光特性的影响[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2012 [Zhou S. The effects of abiotic stresses on volatile organic compounds and chlorophyll fluorescence in *Cinnamomum camphora* [D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2012]

- 27 田大伦, 罗勇, 项文化, 闫文德. 樟树幼树光合特性及其对CO₂浓度和温度升高的响应[J]. 林业科学, 2004, **40** (5): 88-92 [Tian DL, Luo Y, Xiang WH, Yan WD. Photosynthetic characteristics of *Cinnamomum camphora* and its response to elevation of CO₂ and temperature [J]. *Sci Silv Sin*, 2004, **40** (5): 88-92]
- 28 Gindaba J, Rozanov A, Negash L. Response of seedlings of two Eucalyptus and three deciduous tree species from Ethiopia to severe water stress [J]. *For Ecol Manage*, 2004, **201** (1): 119-129
- 29 吴时英. 上海浦东地区香樟主要虫害发生与综合防治技术研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2005 [Wu SY. Study on the main pests on *Cinnamomum* and their control measuremenisin Shanghai Pudong area [D]. Nanjing: Nanjing Agriculture University, 2005]
- 30 胡义, 胡庭兴, 胡红玲, 陈洪, 王彬, 李晗. 干旱胁迫对香樟幼树生长及光合特性的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2014, **20** (4): 675-682 [Hu Y, Hu TX, Hu HL, Chen H, Wang B, Li H. Effects of drought stress on growth and photosynthetic characteristics of *Cinnamomum camphora* saplings [J]. *Chin J Appl Env Biol*, 2014, **20** (4): 675-682]
- 31 谢晓金, 郝日明, 张纪林. 常绿阔叶树种的耐低温特性及其生态学评价[J]. 生态学报, 2004, **24** (11): 2671-2677 [Xie XJ, Hao RM, Zhang JL. Low-temperature tolerance characteristic and ecological evaluation of broadleaved evergreen tree species [J]. *Acta Ecol Sin*, 2004, **24** (11): 2671-2677]
- 32 管铭, 金则新, 李月灵, 王强. 千岛湖次生林优势种植物光合生理生态特性[J]. 生态学报, 2015, **35** (7): 2057-2066 [Guan M, Jin ZX, Li YL, Wang Q. Photo-ecological characteristics of the dominant plant species in the secondary forest surrounding Qiandao Lake, Zhejiang, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2015, **35** (7): 2057-2066]
- 33 Sharkey TD. O₂-insensitive photosynthesis in C₃ plants: its occurrence and a possible explanation [J]. *Plant Physiol*, 1985, **78** (1): 71
- 34 Ghirardo A, Koch K, Taipale R, Zimmer I, Schnitzler JP, Rinne J. Determination of de novo, and pool emissions of terpenes from four common boreal/alpine trees by ¹³CO₂, labelling and PTR-MS analysis [J]. *Plant Cell Environ*, 2010, **33** (5): 781-792
- 35 左照江, 张汝民, 王勇, 侯平, 温国胜, 高岩. 冷蒿挥发性有机化合物主要成分分析及其地上部分结构研究. 植物生态学报, 2010, **34** (4): 462-468 [Zuo ZJ, Zhang RM, Wang Y, Hou P, Wen GS, Gao Y. Analysis of main volatile organic compounds and study of aboveground structures in *Artemisia frigida* [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, **34** (4): 462-468]
- 36 Guenther AB, Zimmerman PR, Harley PC, Monson RK, Fall R. Isoprene and monoterpene emission rate variability: model evaluations and sensitivity analyses [J]. *J Geophys Res*, 1993, **98** (D7): 12609-12617
- 37 Duursma RA. Plantecophys-an R package for analysing and modelling leaf gas exchange data [J]. *PLoS ONE*, 2015, **10** (11): e0143346
- 38 Duursma R. Modelling and Analysis of Leaf Gas Exchange Data [R package plantecophys version 1. 1-8] [J]. 2016
- 39 Aerts R. The advantages of being evergreen [J]. *Trends Ecol Evol*, 1995, **10** (10): 402
- 40 Chapin FS. The mineral nutrition of wild plants [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 1980, **11** (1): 233-260
- 41 许大全. 光合作用效率[J]. 植物生理学报, 1988 (5): 3-9 [Xu DQ. Photosynthesis efficiency [J]. *J Plant Physiol*, 1988 (5): 3-9]
- 42 张国君, 李云, 何存成, 孙宇涵, 贺佳玉. 四倍体刺槐不同叶龄叶片的营养及叶形变化[J]. 林业科学, 2009, **45** (3): 61-67 [Zhang GJ, Li Y, He CC, Sun YH, He JY. Nutrition and growth of leaf at different leaf age in tetraploid *Robinia pseudoacacia* [J]. *Sci Silv Sin*, 2009, **45** (3): 61-67]
- 43 郑云普, 党承华, 郝立华, 程东娟, 徐明. 华北平原玉米叶片光合及呼吸过程对实验增温的适应性[J]. 生态学报, 2016, **36** (16): 5236-5246 [Zheng YP, Dang CH, He LH, Cheng DJ, Xu M. Photosynthetic and respiratory acclimation of maize leaves to experimental warming in the North China Plain [J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, **36** (16): 5236-5246]
- 44 李霞. 萜类化合物对植物的化感作用[J]. 通化师范学院学报, 2006, **27** (2): 80-81 [Li X. The allelopathic of terpenoids effects on plants [J]. *J Tonghua Norm Univ*, 2006, **27** (2): 80-81]
- 45 王艳琳. 2种彩叶植物光合生理特性研究[D]. 成都: 四川农业大学, 2010 [Wang YL. Study on the photosynthetic characteristics of the two colorful ornamental plants [D]. Chengdu: Sichuan Agriculture University, 2010]
- 46 谭伟, 孟庆伟, 杨兴洪. Ca²⁺提高烟草叶片光合作用对高温的耐热性[R]. 开封: 中国植物生理学会, 2011 [Tan W, Meng QW, Yang XH. Ca²⁺ enhances *Tobacco* leaf photosynthesis to high temperature heat resistance [R]. Kaifeng: Chinese Society of Plant Physiology, 2011]
- 47 王凌健, 方欣, 杨长青, 李建戎, 陈晓亚. 植物萜类次生代谢及其调控[J]. 中国科学: 生命科学, 2013, **43** (12): 1030-1046 [Wang LJ, Fang X, Yang CQ. Biosynthesis and regulation of secondary terpenoid metabolism in plants [J]. *Sci China Life Sci*, 2013, **43** (12): 1030-1046]
- 48 Dicke M, Gols R, Ludeking D, Posthumus MA. Jasmonic acid and herbivory differentially induce carnivore-attracting plant volatiles in lima bean plants [J]. *J Chem Ecol*, 1999, **25** (8): 1907-1922
- 49 Arimura G, Ozawa R, Nishioka T, Boland W, Koch T, Kuhnemann F, Takabayashi J. Herbivore-induced volatiles induce the emission of ethylene in neighboring lima bean plants [J]. *Plant J*, 2002, **29** (1): 87-98
- 50 何丽芝, 王婧, 赵振东, 陈玉湘, 古研. 3-萜烯资源及其生物活性应用研究进展[J]. 林产化学与工业, 2011, **31** (3): 122-126 [He LZ, Wang J, Zhao ZD, Chen YX, Gu Y. Research progress on resources and bio activity application of 3-Carene [J]. *Chem Ind For Prod*, 2011, **31** (3): 122-126]
- 51 Rasulov B, Bichele I, Laisk A, Niinemets Ü. Competition between isoprene emission and pigment synthesis during leaf development in aspen [J]. *Plant Cell Environ*, 2014, **37** (3): 724-741
- 52 Ghirardo A, Wright LP, Bi Z, Rosenkranz M, Pulido P, Rodríguez-Concepción M, Schnitzler JP. Metabolic flux analysis of plastidic isoprenoid biosynthesis in poplar leaves emitting and nonemitting isoprene [J]. *Plant Physiol*, 2014, **165** (1): 37-51
- 53 Niinemets A, Sun ZH, Talts E. Controls of the quantum yield and saturation light of isoprene emission in different-aged aspen leaves [J]. *Plant Cell Environ*, 2015, **38** (12): 2707-2720
- 54 Sun ZH, Ülo Niinemets, Hüve K, Noe SM, Rasulov B, Copolovici L, Vislap V. Enhanced isoprene emission capacity and altered light responsiveness in aspen grown under elevated atmospheric CO₂ concentration [J]. *Global Change Biol*, 2012, **18** (11): 3423-3440
- 55 Morfopoulos C, Sperlich D, Peñuelas J, Filella I, Llusià J, Medlyn BE, Prentice IC. A model of plant isoprene emission based on available reducing power captures responses to atmospheric CO₂ [J]. *New Phytol*, 2014, **203** (1): 125-139
- 56 Rasulov B, Copolovici L, Laisk A, Niinemets Ü. Postillumination isoprene emission: *in vivo* measurements of dimethylallyldiphosphate pool size and isoprene synthase kinetics in aspen leaves [J]. *Plant Physiol*, 2009, **149** (3): 1609-1618

附表1 相关指标介绍
Table S1 Explanation of related parameters

指标名称 Name	英文全名 English name	英文缩写 Abbreviation	含义 Explanation
净光合速率	Net photosynthetic rate	P_n	叶片利用光能的能力
气孔导度	Stomatal conductance	G_s	反映叶片气孔的开放程度
胞间CO ₂ 浓度	Intercellular CO ₂ concentration	C_i	反映叶片细胞间的CO ₂ 浓度, 即可参与光合作用的CO ₂ 的量
蒸腾速率	Transpiration rate	T_r	指示叶片在一定时间内单位叶面积蒸腾的水量
总单萜排放速率	Total monoterpenoids emission rate	E	叶片单位时间内释放单萜的量的能力
初始量子效率	Initial quantum efficiency	α	反映叶片对低光的利用效率
最大净光合速率	Maximum net photosynthetic rate	P_{nmax}	叶片利用光能的最大能力
光补偿点	Light compensation poin	LCP	反映叶片利用光的范围
光饱和点	Light saturation point	LSP	
暗呼吸速率	Dark respiration rate	R_d	反映叶片的呼吸效率
曲角系数	Curvature	θ	反映光响应曲线的弯曲程度
Rubisco酶最大羧化速率	Maximum carboxylase activity of Rubisco	V_{cmax}	反映光合反应过程中卡尔文循环的物质转化效率
最大电子传递速率	Capacity for photosynthetic electron transport	J_{max}	反映光合反应过程中光合电子的转化效率
光下呼吸速率	Respiration rate under light	R_p	反映叶片光合作用过程中进行光呼吸消耗能量的程度
J_{max}/V_{cmax}	J_{max}/V_{cmax}	J_{max}/V_{cmax}	叶片光合内部电子传递和Rubisco羧化两个光合系统对光合作用的限制差异
最大单萜排放速率	Maximum monoterpenes emission rate	E_{max}	叶片单位时间内释放最大单萜的量的能力
表观量子效率	Apparent quantum efficiency	β	反映叶片在低光下的单萜释放能力
真实量子效率	True quantum yield	β_T	反映叶片在低光下的真实的单萜释放能力