

## 全球变暖对植物光合作用的影响及适应机制

Suyang Liu<sup>1\*</sup>, Shutong Yao<sup>2</sup>, Lvxuan Li<sup>3</sup>, Linxiang Wang<sup>4</sup>

<sup>1</sup> 中国海洋大学海洋生命学院 山东青岛

<sup>2</sup> 福州大学梅努斯国际工程学院 福建福州

<sup>3</sup> 西北农林科技大学生命学院 陕西咸阳

<sup>4</sup> 北京化工大学材料科学与工程学院 北京

**【摘要】**近年来，气候变暖对人类生活的影响越来越明显，同时气候变暖也从一个学科问题上升为一个全球性问题，并对作为地球主要生产力的植物光合作用产生了影响，因此研究气候变暖对植物光合作用的影响以及植物适应气候变化的机制十分必要。自气候变暖问题提出以来，大量学者对其影响和机制进行了大量的研究，但目前还缺乏这方面的综合性研究报道。本文对气候变暖对植物光合作用的影响进行了系统的综述，将影响因素简单分为温度、CO<sub>2</sub> 浓度、盐分和干旱，最后提出了该领域未来的研究重点和目标。

**【关键词】** 气候变暖；光合作用；新陈代谢；盐胁迫；干旱

**【收稿日期】** 2025 年 5 月 3 日

**【出刊日期】** 2025 年 6 月 10 日

**【DOI】** 10.12208/j.ocs.20250004

### Effects of global warming on plant photosynthesis and mechanisms of adaptation

Suyang Liu<sup>1\*</sup>, Shutong Yao<sup>2</sup>, Lvxuan Li<sup>3</sup>, Linxiang Wang<sup>4</sup>

<sup>1</sup> College of Marine Life Science, Ocean University of China, Qingdao, Shandong

<sup>2</sup> Maynooth International college of Engineering, Fuzhou university of China, Fuzhou, Fujian

<sup>3</sup> College of life sciences, Northwest A&F University Xianyang, Shaanxi

<sup>4</sup> College of Materials Science and Engineering, Beijing University of Chemical Technology, Beijing

**【Abstract】** The impact of climate warming on human life has become more and more obvious in recent year. At the same time, climate warming has moved from a disciplinary issue to a global one. It also influences the plant photosynthesis which was the primary productivity of the Earth. So it's necessary to research on the effects of climate warming on plant photosynthesis and the mechanisms of plant adaptation to climate change. Since the issue of climate warming was raised, a large number of scholars have done a lot of research on its effects and mechanisms while there is still a lack of generalized reports on research in this area. This paper provides a systematic review of the effects of climate warming on plant photosynthesis. We simply divided the impact factors into temperature, CO<sub>2</sub> concentration, salt and drought. Finally, future research priorities as well as goals in this area are proposed.

**【Keywords】** Climate warming; Photosynthesis; Metabolism; Salt stress; Drought

#### 1 气候变暖原因概述

本文将重点探讨地外因素。气候变暖的原因有很多：人口爆炸、环境污染、火山活动等等。但 CO<sub>2</sub> 浓度的快速上升是主流公认的气候变暖原因之一。化石燃料的燃烧增加了空气中二氧化碳等温室气体的含量。温室气体强烈吸收地面发射的长波辐射，像“被子”一样将地球系统的能量保留下来，这种“隔

热”效应被称为“温室效应”。以 CO<sub>2</sub> 为代表的温室气体浓度的不断增加，使得地球系统越来越“隔热”，向外释放的长波辐射减少，但太阳辐射却在一百多年里几乎没有变化。这导致地球平均温度不断升高。

#### 2 气候变暖的影响

其直接影响是地球整体温度升高，Diggle 提出一个数据，最近 20 年是过去 100 年中最热的。气候

变暖的证据除了大气温度外，还有海洋温度、钻孔温度、山地冰川等。据 Levitus 统计，1998 年全球海洋上层 300m 的温度比 20 世纪 50 年代上升了 0.15°C 到 0.45°C。在过去的 20-30 年间，热带冰川迅速消退，热带雪线上升了约 100m，这相当于温度上升了 0.5°C~0.6°C。全球变暖还导致水循环加速，从而增加了洪水和干旱的频率。降水的不均匀性还造成许多地区土壤盐分浓度增加，对当地植被造成严重影响。

### 3 植物光合作用和碳代谢对气候变化的重要性

事实上，植物不仅受到气候变暖的影响，也是区域和全球气候调节的关键参与者。研究表明，植物在光合作用中每吸收 44 克二氧化碳，就会释放 32 克氧气。虽然树木也会排放二氧化碳，但据估计，植物白天吸收的二氧化碳是夜间排放的 20 倍。陆地植物的光合作用每年从大气中吸收 1230 亿吨碳 (Amthor, Baldocchi, 2001; Beer 等人, 2010; Ciais 等人, 2013)。因此，植被有助于决定大气 CO<sub>2</sub> 浓度，并通过这种影响影响全球气候。陆地生态系统目前吸收了约 30% 的人为 CO<sub>2</sub> 排放量，通过阻止大气 CO<sub>2</sub> 浓度加速上升来缓解气候变化。

### 4 温度对光合作用的影响

数据概括后发现，在 25°C 下，A<sub>net</sub> 25 热带地区净光合作用的下降幅度比寒冷地区更大，且随着气温升高，热带地区净光合作用的下降幅度更大。光合作用最适温度 (ToptA) 平均每升高 1°C，净光合作用最适温度 (ToptA) 就会升高 0.34°C。(Kristine Y. Crous、Johan Uddling 和 Martin G. De Kauwe, 2021)。光合生物化学的温度响应取决于核酮糖-1,5-二磷酸 (RuBP) 羧化最大速率 (V<sub>cmax</sub>) 和 RuBP 的再生 (即电子传递的最大速率，J<sub>max</sub>) 以及线粒体呼吸作用的变化 (Farquhar 等人, 1980)。R<sub>d</sub> 和 J<sub>max</sub> 的温度响应 V<sub>cmax</sub> 都有一个最适温度值，的最适温度 J<sub>max</sub> 一般低于 V<sub>cmax</sub>，但 J<sub>max</sub> 比更敏感 V<sub>cmax</sub>。因为它依赖于类囊体膜的稳定性才能有效发挥作用 (Sage, Kubien, 2007)。

此外，气孔导度作为机械 温度被广泛认为是影响光合作用最重要的因素。温度升高导致气孔导度降低，进而影响电子传递效率。因此 CO<sub>2</sub> 高温下 A<sub>net</sub> 的下降通常是由于 Rubisco 酶活性受限，而非电子传递受限造成的 (Busch, Sage, 2017; Dusenge et

al, 2021)。此外，高温 (>35°C) 下光合作用的降低可能是由于 J<sub>max</sub> PSII 电子流减少，而 PSI 循环电子流增加，导致光合作用速率降低所致 (Havaux, 1996; Pastenes, Horton, 1996; Sharkey, 2005)。

然而，一些研究表明，随着温度升高，气孔导度降低会通过提高叶片中的水蒸气压来增加叶片的蒸腾作用。通过增加叶片中的水蒸气压来增加蒸腾作用，气孔导度的影响也会在一定程度上降低 (Hikosaka、Ishikawa、Borjigidai、Muller, Onoda, 2006)。

许多研究已将 Rubisco activate 鉴定为高温 (非气孔限制) 下光合作用的关键蛋白。由于 Rubisco 蛋白具有较高的耐热性，该酶在高温下会更迅速地失活 (脱羧，可逆效应)，必须通过 Rubisco activated (赖氨酸残基的羧基化) 重新激活。我们发现，在中等热胁迫下，Rubisco activated 可逆失活，但在更严重的胁迫 (更高温度和/或更长暴露时间) 下，该蛋白不可逆失活。(Dusenge, Duarte, Way, 2019)，不溶解并最终降解。温度始终是抑制反应的一个重要因素，因为它会影响反应关键酶的活性。

一般来说，温度升高对植物光合作用的抑制主要从光合系统和光合产物运输两个方面进行。具体来说，一方面，高温可能破坏叶绿体和细胞质的结构，降低叶片叶绿素含量，使叶绿体中的酶活性钝化，破坏光合系统 PSII (Feller, 2016)，最终影响作物的光合速率。另一方面，高温可能抑制光合产物的积累和转运，导致光合产物无法利用，降低光合速率。温度对光合作用的影响因物种而异，且许多研究对此进行了褒贬不一的评价。目前尚缺乏能够量化温度对光合作用各因子影响的综合性研究，无法得出相对全面的评估。(牛, 李, 夏, 韩, 吴, Wan, 2008)。

### 5 浓度对光合作用的影响 CO<sub>2</sub>

自工业革命开始以来，化石燃料被大量燃烧，CO<sub>2</sub> 浓度持续上升。CO<sub>2</sub> 1960-1992 年间，年均增长率为 7.0 × 10<sup>-7</sup> mg/L，而到 2001-2011 年，年均增长率 CO<sub>2</sub> 已达 2.0 × 10<sup>-6</sup> mg/L。根据莫纳罗亚大气基线观测站的数据，大气中二氧化碳浓度在 2022 年 5 月达到峰值 420.99 ppm，这是自 2001 年以来的最高水平。CO<sub>2</sub> 浓度达到历史最高水平，比工业化前浓度 280ppm 高出 50% (拥抱, 瓦林, 2012)。

二氧化碳浓度的升高在短期内可以促进光合作用的反应速率，但长期高浓度的二氧化碳对光合作用有严重的影响。首先，高  $\text{CO}_2$  浓度对植物光合作用的促进作用随着时间的推移逐渐减弱，直至消失，并产生光合适应。其次，负反馈机制抑制光合作用。长期浓度升高导致的光合速率下降， $\text{CO}_2$  也可能是由于初期  $\text{CO}_2$  浓度升高加速了光合速率，积累了大量的淀粉和蔗糖。而植物在生长过程中无法代谢掉所有的有机物，因此植物体内存在负反馈机制，抑制光合作用，从而使光合速率降低。也有研究表明， $\text{CO}_2$  浓度升高对植物光合作用的促进作用  $\text{C}_3$  比对  $\text{C}_4$  植物本身的促进作用更强。因此，可以合理地推测，由于地球大部分氧气的释放都来自于海洋浮游植物。而且许多藻类属于  $\text{C}_3$  植物，因此浓度的上升  $\text{CO}_2$  也可能导致氧气含量的上升（克劳斯，拥抱，DeKauwe, 2022）。

$\text{CO}_2$  浓度和温度也会共同影响光合作用。Rubisco 在高温下限制碳的吸收，而在较低温度和较高  $\text{CO}_2$  浓度下则受磷酸三糖利用的限制( Florian A. Busch, Rowan F. Sage, 2016)。  $\text{CO}_2$  在较低温度和较高浓度下，A（净同化）受到 TPU（磷酸丙糖利用率）的限制  $\text{CO}_2$ 。在光合最适温度和  $\text{CO}_2$  浓度从 380 到 1000 以上时，RuBP 再生能力是 A 的有效限制因素  $\mu\text{L/mol}$ 。

光合作用对浓度的适应性  $\text{CO}_2$  表现为最适温度随  $\text{CO}_2$  浓度升高而升高 (Berry, Bjorkman, 1980)。我们探讨的两个因素与最适温度的变化有关。其一是限制步骤的偏移。正如后面所讨论的，在许多物种中，最适温度  $P_r$ （RuBP 未饱和时高  $\text{CO}_2$  浓度下的光合速率，光合速率受 RuBP 再生限制）高于  $P_c$ （低浓度下的光合速率  $\text{CO}_2$ ，RuBP 饱和时其羧化作为光合作用的限制步骤）(Hikosaka et al., 1999)。

总体而言，由于气体测量技术的限制，植物与外界的气体交换以及植物内部的气体运输存在诸多空白。例如，我们主要测量了叶片和茎秆中的气体交换，而对果实、种子等也参与植物光合作用产物交换的植物部位的研究还不够深入。

## 6 盐胁迫对光合作用的影响

气候变暖导致大片地区土壤盐分浓度升高，进而引起植物盐胁迫，同时也影响了光合作用。盐沼盐度升高是持续气候变化事件的预期后果之一，这

种气候变化要么是由于热浪持续时间和频率的增加，要么是由于海平面上升导致盐入侵加剧。以下简要概述了盐胁迫下植物的变化。首先是叶片色素含量的变化。光合作用的能量来源于光能，而光合片层中的光合色素在能量传递过程中起着关键作用。能量正是通过这些色素进行传递，将光能逐步转化为化学能。研究表明，在盐胁迫下，叶绿素 a 和叶绿素 b 的含量均显著降低，而叶绿素 b 的降低程度更高。或许正是因为叶绿素 a 在光合作用中起着更重要的作用，植物才得以适应盐胁迫。（布希，Sage, 2017 年）。

我们发现叶片元素含量也同时发生了变化。所有受胁迫的植物光合组织中钠离子浓度较高，而钾离子浓度较低 (Duarte et al. 2013)。一些研究表明，盐胁迫还会降低某些植物器官的气体交换速率。这可能导致光合作用速率有所下降，但其机制仍有待进一步探究。

## 7 干旱对光合作用的影响

气候变暖导致全球干旱频发，严重影响植物的生长繁殖。光合作用不仅直接受到水分的影响，水分还会通过植物体内各种生理生化过程，包括结构形态等影响光合作用。我们知道，叶片是光合作用的主要场所。

叶片总面积由叶片伸展和衰老决定，而单位叶面积的净光合作用主要受气孔开放度、叶肉导度、光合器官活性（光吸收和电子传递、卡尔文循环活性）以及  $\text{CO}_2$  脱羧反应释放（光呼吸、暗呼吸）的影响（植物科学研究所和厄施格气候变化研究中心）。因此，水分状况、叶片温度和气孔开放度是光合作用的三个关键因素，且相互作用密切。光合有效叶面积是单个植物的重要参数，取决于有效叶片的数量和大小。叶片的出现和伸展会增加有效叶面积，而衰老会减少有效叶面积 (Esmailzade-Moridani) (参见, 2015; Marquez-Garcia 等, 2015)。叶片形态的改变以及由此产生的水分对光合作用的影响涉及两个因素。首先，干旱胁迫后，水分流失导致叶片收缩，从而导致光合有效叶面积减少。其次，我们都知道，植物可以通过调整茎秆（包括叶片）的角度来获取更多光照，从而改善光照效率。水分流失几乎消除了植物的这种调节能力，从而在物理层面上降低了光

合速率。虽然收缩造成的轻微叶面积损失通常在成熟叶片通过降雨或复水改善水分状况后恢复到完全饱满状态时可逆，但叶片扩张受到负面影响而导致的成熟叶片面积减少在叶片扩张后（次生细胞壁合成后）无法逆转。（植物科学研究所和厄施格气候变化研究中心）。

## 8 讨论

植物光合作用作为地球上最重要的能量物质来源、氧气的基本来源和碳循环的基础，我们应更加关注其变化规律和机制，从而为气候调控做出进一步贡献。结合文献综述，我们认为下一步研究应重点关注以下几点：

（1）气候变暖背景下植物间相互关系的研究。在生态系统中，个体、物种和群落之间复杂的关系是生态系统健康稳定的前提。只有维护生态系统的稳定性，才能稳定当前气候的基础，也才能探讨改善气候的方法。

（2）大区域植物探索及实验数据整合。我们发现，尽管关于气候变暖的研究很多，但该问题涉及全球尺度的影响，许多研究并未得出具有普适性的结果。我们需要的是生物统计学的普适性，能够对不同区域的不同植物类型、不同的影响因子进行聚类赋值，并结合其他操作，从而得出关于气候变暖对全球范围内植物光合作用或碳循环影响的结论。

必须设想遗传学家、生理学家和农学家等之间的密切合作，以便全面解决抗逆性问题，包括压力和恢复期，并从一开始就考虑改进带来的问题性副作用。

## 参考文献

[1] Busch, F. A., & Sage, R. F. (2017). The sensitivity of photosynthesis to O<sub>2</sub> and CO<sub>2</sub> concentration identifies strong Rubisco control above the thermal

optimum. *New Phytologist*, 213(3), 1036-1051.

- [2] Crous, K. Y., Uddling, J., & De Kauwe, M. G. (2022). Temperature responses of photosynthesis and respiration in evergreen trees from boreal to tropical latitudes. *New Phytologist*, 234(2), 353-374.
- [3] Dusenge, M. E., Duarte, A. G., & Way, D. A. (2019). Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO<sub>2</sub> and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration. *New Phytologist*, 221(1), 32-49.
- [4] Feller, U. (2016). Drought stress and carbon assimilation in a warming climate: Reversible and irreversible impacts. *Journal of Plant Physiology*, 203, 84-94.
- [5] Hikosaka, K., Ishikawa, K., Borjigidai, A., Muller, O., & Onoda, Y. (2006). Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. *Journal of experimental botany*, 57(2), 291-302.
- [6] Niu, S., Li, Z., Xia, J., Han, Y., Wu, M., & Wan, S. (2008). Climatic warming changes plant photosynthesis and its temperature dependence in a temperate steppe of northern China. *Environmental and Experimental Botany*, 63(1-3), 91-101.
- [7] Uddling, J., & Wallin, G. (2012). Interacting effects of elevated CO<sub>2</sub> and weather variability on photosynthesis of mature boreal Norway spruce agree with biochemical model predictions. *Tree Physiology*, 32(12), 1509-1521.

版权声明：©2025 作者与开放获取期刊研究中心（OAJRC）所有。本文章按照知识共享署名许可条款发表。

<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



OPEN ACCESS