

光响应模型在超级杂交稻组合 - 优明 86 中的应用^{*}

叶子飘^{**}

(井冈山学院数理学院, 江西吉安 343009)

摘 要 应用新的光响应曲线模型重新拟合了超级杂交稻新组合 - 优明 86 的测量数据。结果表明, 光合速率与光强有非线性关系, 即使光强在光补偿点以下这种非线性关系也存在。利用光合作用的测量数据, 新模型不仅可以计算出超级杂交稻新组合 - 优明 86 的饱和光强、最大光合速率、暗呼吸速率, 还可以准确地计算出内禀量子效率、光补偿点处的量子效率和表观量子效率。重新拟合超级杂交稻新组合 - 优明 86 的饱和光强为 $1\,314.13\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 最大光合速率为 $25.49\ \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 这些数据与实验测量符合较好。其内禀量子效率为 0.103, 表观量子效率为 0.078, 在光补偿点处的量子效率为 0.090。

关键词 光响应曲线模型; 饱和光强; 最大光合速率; 内禀量子效率; 表观量子效率; 光补偿点处的量子效率

中图分类号 Q945.11 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2007)08-1323-04

Application of light-response model in estimating the photosynthesis of super-hybrid rice combination - Youming 86 YE Zi-piao (College of Sciences, Jinggangshan University, Ji'an 343009, Jiangxi, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(8): 1323-1326

Abstract: A new light-response model was applied to fit the measured data on the photosynthesis of super-hybrid rice combination - Youming 86. The results showed that there was a nonlinear relationship between photosynthesis rate and light intensity, even if the light intensity was in the vicinity of light compensation point. By using the measured data, not only the saturation light intensity, maximum photosynthesis rate, and dark respiration rate could be calculated, but also the intrinsic quantum yield, quantum yield at light compensation point, and apparent quantum yield could be accurately figured out. The fitted optimal light intensity and maximum photosynthesis rate were $1\,314.13\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and $25.49\ \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively, being accorded well with the measured ones. The intrinsic quantum yield, apparent quantum yield and quantum yield at light compensation point was 0.103, 0.078 and 0.090, respectively.

Key words: light-response curve model of photosynthesis; saturation light intensity; maximum photosynthesis rate; intrinsic quantum yield; apparent quantum yield; quantum yield at light compensation point

1 引 言

光合作用是植物将太阳能转换为化学能的过程, 是植物内最重要的化学反应 (沈允钢和施教耐, 1998)。而光合速率是光合生物重要的生态生理参数之一。要研究植物光合作用的光合速率, 就必须

要知道光响应曲线。所以, 确定光响应曲线的具体表达式是研究植物光合特性所必须考虑的问题。

对光合作用中光响应曲线的数学处理因需要用到直角双曲线模型 (Thomley, 1998; Kyei-boahen *et al*, 2003)、非直角双曲线模型 (Prioul & Chartier, 1977; Leverenz & Jarvis, 1979; Farquhar *et al*, 1980; Marshall & Biscoe, 1980; Ögren, 1993; 孙谷畴等, 2003)、指数曲线 (Steele, 1962; Webb *et al*, 1974)、正切函数曲线 (Jassby & Platt, 1976), 或直接用二项式回归

^{*}江西省科技厅农业攻关资助项目 (2006)。

^{**}通讯作者 E-mail: yezp@jgsu.edu.cn

收稿日期: 2006-09-18 接受日期: 2007-04-30

的方法(付为国等, 2006; 黄鹂等, 2006)对数据进行拟合。其中以非线性双曲线模型应用最为广泛(Prioul & Chartier, 1977; Leverenz & Jarvis, 1979; Farquhar *et al*, 1980; Marshall & Biscoe, 1980; Ögren, 1993; 孙谷畴等, 2003)。虽然这些模型或数学方法在处理低光强、高光强和饱和光强时是可行的, 但直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数曲线和正切函数曲线却无法处理光抑制条件下的光响应问题。在研究光抑制时的光响应, 仅依靠二项式回归得到的系数没有确切的生物学意义。在测量光响应数据时, 光强是由低到高逐渐增加或由高到低逐渐减少的, 光饱和与光抑制是光响应过程中一个部分, 不能把光饱和或光抑制分开来研究。所以, 构建的光响应曲线的表达式应该只有一个, 它对任意光强都是适合才符合客观事实。

本文的主要目的就是讨论新构建的光响应模型的一些基本特性。通过实验数据的拟合, 此模型不仅可以得到植物叶片的饱和光强、最大光合速率和暗呼吸速率, 而且还可以得到植物叶片的内禀量子效率、光补偿点处的量子效率和表观量子效率。另外, 此模型还可以处理植物叶片在低光强和光抑制条件下的光响应问题。最后, 用此模型对刘宇锋等(2005)的超级杂交稻组合- 优明 86 光合作用的测量数据重新进行了拟合, 并与非直角双曲线模型、直角双曲线模型、二项式回归方法的拟合结果和实验测量结果进行了比较。拟合结果与实验测量结果对比表明, 新模型的拟合结果与实验测量值最为接近。因此, 这个新的光响应模型为研究植物在光抑制条件下和低光强条件下的光合特性提供了一个新的研究方法。

2 新的光响应曲线模型的理论计算

新构建的在任意光强下的光响应曲线的数学表达式为:

$$P_n(I) = \frac{1 - I}{1 + I} (I - I_c) \quad (1)$$

式中: α 、 β 、 γ 为 3 个与光强无关的系数; I_c 为植物的光补偿点。

由式 (1) 可知, 当 $I = 0$ 时, 有:

$$P_n(0) = R_d = -I_c \quad (2)$$

式 (2) 就是植物的暗呼吸速率。

对式 (1) 求导, 可得到任意光强的量子效率, 即有:

$$P_n(I) = \frac{1 - 2I - I^2 + (\alpha + \beta)I}{(1 + I)^2} \quad (3)$$

由式 (3) 可知, 植物的量子效率随光强的增加而非线性减少。

从式 (3) 可知, 当 $I = 0$ 时有:

$$P_n(I = 0) = [1 + (\alpha + \beta)I_c] \quad (4)$$

式 (4) 就是植物在暗呼吸处的量子效率, 此即为植物的内禀量子效率。它表示植物所具有的利用光能的最大潜能, 该值越大说明植物利用光能的能力也越大。

从式 (3) 还可以知道, 当 $I = I_c$ 时, 有:

$$P_n(I_c) = \frac{1 + (\alpha - \beta)I_c - I_c^2}{(1 + I_c)^2} \quad (5)$$

式 (5) 就是植物在光补偿点处的量子效率, 它表示植物把光能转化为净能量的能力。如果在光补偿点附近忽略光响应的非线性关系, 则它就是植物的表观量子效率。此外, 由式 (4) 和式 (5) 可知, 当光补偿点等于零时这种极端情况出现时, 2 式将等于同样的数值。

$I = 0$ 和 $I = I_c$ 两点连线的斜率, 定义为 $P_n(I_0)$, 即有:

$$P_n(I_0) = [P_n(0) / I_c] = \quad (6)$$

如果忽略 Kok 效应 (Kok, 1938), 则 $P_n(I_0)$ 在数值上等于表观量子效率。由于在光补偿点附近存在 Kok 效应。所以, 它的值比表观量子效率要大。

此外, 由式 (1) 可求出植物的饱和光强为:

$$I_m = \frac{\sqrt{(\alpha + \beta)(1 + I_c)} - 1}{\alpha + \beta} \quad (7)$$

与饱和光强对应的最大光合速率为:

$$P_n(I_m) = \frac{1 - I_m}{1 + I_m} (I_m - I_c) \quad (8)$$

3 新的光响应曲线模型的应用

3.1 光合速率对光强的响应

本文是利用 DPS 分析软件 (唐启义和冯明光, 2006) 拟合了刘宇锋等 (2005) 的超级杂交稻组合- 优明 86 的光响应测量数据。通过拟合, 可以求出有关系数 (表 1)。然后用这些系数并结合式 (7)、式 (8)、式 (2)、式 (4)、式 (5) 和式 (6) 可以分别求出这它的饱和光强、最大光合速率、暗呼吸速率、内禀量子效率、光补偿点处的量子效率和表观量子效率。计算结果见表 1。

图 1 为实验测量的光响应曲线与由式 (1) 拟合的光响应曲线。对比 2 条光响应曲线, 可知理论与实验测量的符合的很好。在饱和光强之前, 光合速

表 1 超级杂交稻组合 - 优明 86光响应曲线的有关参数

Tab 1 Parameters of light-response curve of photosynthesis of super hybrid rice combination- Youm ing 86

饱和光强 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	最大光合速率 ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	内禀量子效率	光补偿点处的 量子效率	暗呼光补偿点 之间的直线斜率
1314.12	25.49	- 7.44	0.103	0.078	0.090

表 2 4种光响应模型拟合方法所得结果的比较

Tab 2 Comparison of results of four photosynthesis light-response curve

光合参数	非直角双曲线模型	直角双曲线模型	二项式回归	新模型	实验测量值
最大净光合速率 ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	35.06	40.06	24.78	25.49	25.9
表观量子效率或光补偿点处的 量子效率	0.090	0.094	0.043	0.078	-
光补偿点	89.03	72.86	108.64	83.11	99
光饱和点	543.18	743.32	1198.00	1314.13	1200
暗呼吸速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	- 7.15	- 8.81	- 3.54	- 7.44	- 9.27
光响应凸度	0.727	-	-	-	-
内禀量子效率	0.090	0.155	0.047	0.103	-
光补偿点与暗呼吸处连线的斜率	0.090	0.155	0.033	0.090	-

* 部分数据来自文献刘宇锋等 (2005)。

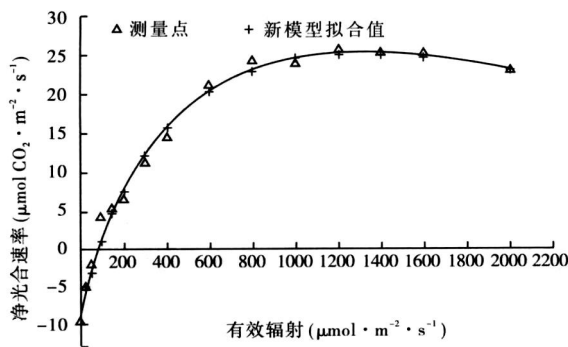


图 1 超级杂交稻组合 - 优明 86的光响应曲线

Fig 1 Light response curve of photosynthesis of super hybrid rice combination- Youm ing 86

率随光强的增加而非线性增加,而在饱和光强之后,光合速率随光强的增加而非线性减少。

3.2 3种拟合方法所得结果的比较

用非直角双曲线模型、直角双曲线模型、二项式回归方法和新模型对超级杂交稻组合 - 优明 86光响应数据进行了拟合,并与实验测量值进行了比较(表 2)。由表 2可知,用非直角双曲线模型拟合所得到的超级杂交稻组合 - 优明 86的最大净光合速率为 $35.06 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,大于实验测量的 $25.9 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,饱和光强低于实验测量的 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,且 $P_n(I=0)$ 和 $P_n(I_0)$ 2个值相等;用直角双曲线模型拟合所得到的超级杂交稻组合 - 优明 86最大净光合速率为 $40.06 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,与实验测量的 $25.9 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 相比拟合的值偏大,并且 $P_n(I=0)$

和 $P_n(I_0)$ 2个值相等,且都大于理论最大值 0.125 ,这显然是不合理的;用二项式回归方法拟合所到的超级杂交稻组合 - 优明 86的暗呼吸速率比实际测量值要小得多,且表观量子效率为 0.043 ,明显偏小。而新模型拟合所得到的最大净光合速率与实验测量的 $25.9 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的值接近,得到的其它光合参数也与实验测量值接近。4种光响应模型拟合超级杂交稻组合 - 优明 86所得光合参数见表 2。

4 结 论

利用植物叶片光合作用的光响应数据,由新构建的光响应曲线可以得到植物的饱和光强、最大光合速率和暗呼吸速率,且与超级杂交稻组合 - 优明 86光合速率的测量值符合得很好。新模型适用于不同光强下植物叶片光合速率的计算,它不仅可以处理低光强,也适用于高光强、饱和光强和光抑制条件的光响应问题,与现在通用的直角双曲线模型、非直角双曲线模型和二项式回归方法相比,应用范围更广。

由新的光响应模型可知,光合速率随光强的增加而非线性增加,即使在低光强处也是如此。在饱和光强处光合速率为最大,随后光合速率随光强的增加而非线性减少,出现所谓的光抑制。

由表 2可知,新模型可以给出超级杂交稻组合 - 优明 86的内禀量子效率、表观量子效率和 $P_n(I_0)$ 这 3个值不相等,这表明超级杂交稻组

合 - 优明 86 的叶片光合速率在低光强时对光强的响应是非线性的。

超级杂交水稻 - 优明 86 的内禀量子效率为 0.103, 这个数值是非常高的, 表明其利用高能效率高, 这也可能是超级杂交水稻高产特性的一种体现。

参考文献

- 付为国, 李萍萍, 卞新民, 等. 2006. 镇江北固山湿地芦苇光合日变化的研究. 西北植物学报, **26** (3): 496-501.
- 黄 鹄, 夏汉平, 蔡锡安. 2006. 遮光处理对三种钝叶草的生长习性与光合特性的影响. 生态学杂志, **25** (7): 759-764.
- 刘宇锋, 萧浪涛, 童建华, 等. 2005. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用. 中国农学通报, **121** (8): 76-79.
- 沈允钢, 施教耐. 1998. 动态光合作用. 北京: 科学出版社: 154-174.
- 孙谷畴, 赵 平, 曾小平, 等. 2003. 倍增 CO_2 分压对水稻和叽子草冠层光合潜力的影响. 生态学杂志, **22** (4): 1-4.
- 唐启义, 冯明光. 2006. DPS 数据处理系统 实验设计、统计分析 & 数据挖掘. 北京: 科学技术出版社.
- Farquhar GD, Caemmerers S, Berry JA. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta*, **149**: 78-90.
- Jassby AD, Platt T. 1976. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, **21**: 540-547.
- Kok B. 1938. A critical consideration of the quantum yield of *Chlorella*: Photosynthesis. *Enzymologia*, **13**: 1-56.
- Kyei-Boahen S, Lada R, Astatkie T, et al. 2003. Photosynthetic response of carrots to varying irradiances. *Photosynthetica*, **41**: 1-5.
- Leverenz JW, Jarvis PG. 1979. Photosynthesis in Sitka spruce. The effects of light flux density and direction on the rate of net photosynthesis and the stomatal conductance of needles. *Journal of Applied Ecology*, **16**: 919-932.
- Marshall B, Biscoe PV. 1980. A model for C_3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. *Journal of Experimental Botany*, **120**: 29-39.
- Ögren E. 1993. Convexity of the photosynthetic light-response curve in relation to intensity and direction of light during growth. *Plant Physiology*, **101**: 1013-1019.
- Prioul JL, Chartier P. 1977. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO_2 fixation: A critical analysis of the methods used. *Annals of Botany*, **41**: 789-800.
- Steele JH. 1962. Environmental control of photosynthesis in the sea. *Limnology and Oceanography*, **7**: 137-150.
- Thomley JHM. 1998. Dynamic model of leaf photosynthesis with acclimation to light and nitrogen. *Annals of Botany*, **81**: 431-430.
- Webb WL, Newton M, Starr D. 1974. Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: A mathematical model. *Oecologia*, **17**: 281-291.

作者简介 叶子飘, 男, 1964 年生, 副教授. 主要从事植物光合作用光响应模型和捕光色素分子吸收光子等研究.
E-mail: yezp@jgsu.edu.cn
责任编辑 李凤芹