

一个光合作用光响应新模型与传统模型比较

叶子飘¹, 于 强²

(1.井冈山大学 数理学院, 江西 吉安 343009; 2.中国科学院 地理科学与自然资源研究所, 北京 100101)

摘要: 为了解决传统光合作用光响应模型(如直角双曲线和非直角双曲线模型)中光合速率虽沿着渐进曲线响应光照强度的增加, 但拟合植物叶片的最大光合速率却远大于实测值, 且无法给出光饱和点等问题。在对传统的光合作用光响应模型进行认真分析, 发现其关键在于未考虑光呼吸的基础上, 提出了一个新的光合作用光响应模型, 详细讨论了该模型的主要特性, 并与传统直角双曲线和非直角双曲线模型进行比较分析。用这 3 个模型拟合了不同试验条件下冬小麦光合作用光响应, 结果表明: 新模型较传统的模型更好地模拟不同温度及 CO₂ 浓度条件下冬小麦光合作用光响应, 包括低光强条件下和光抑制条件下的光响应问题, 且可求得最大光合速率、饱和光照强度、光补偿点和暗呼吸速率等。此外, 新模型可以合理地描述植物叶片的光抑制, 因此新模型具有普遍性。

关键词: 非直角双曲线模型; 直角双曲线模型; 光合作用光响应新模型; 内禀量子效率; 最大光合速率; 饱和光照强度

中图分类号: Q945.11

文献标识码: A

文章编号: 1000- 1700(2007) 06- 0771- 05

Comparison of A New Model of Light Response of Photosynthesis with Traditional Models

YE Zi-piao¹, YU Qiang²

(1.College of Sciences, Jinggangshan University, Ji'an Jiangxi 343009, China; 2.Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China)

Abstract: Photosynthetic rates increase gradually with light intensity in the traditional models of light response curve of photosynthesis, i.e. rectangular hyperbolic model and nonrectangular hyperbolic model. So the maximum net photosynthetic rates calculated by nonrectangular hyperbolic model and rectangular hyperbolic model were far more than the measured data, and the saturation light point was not obtained. A new model of light-response of leaf net photosynthesis was proposed in this paper. Some properties of the new model of light-response of leaf net photosynthesis were discussed in detail. Results showed that the data of light-response of leaf photosynthesis of winter wheat under different environmental conditions were modeled by three models. The results fitted by nonrectangular hyperbolic model, rectangular hyperbolic model and the new model were compared. In addition, the measured data of light response of photosynthesis under different temperatures and CO₂ concentrations could be dealt with, and the main parameters of photosynthesis, i.e. the maximum photosynthetic rates, saturation light point, light compensation point and the rate of dark expiration could be calculated without any hypotheses. The response data of leaf photosynthetic rate to irradiance under low irradiance and photo inhibition could be fitted by the new model. The measured data of light response of photosynthesis under different temperatures, CO₂ concentrations and light intensity, including at low photon fluxes and photo inhibition could be dealt with. The fitted results were tallied with very well the measured data. So the new model has generality.

Key words: nonrectangular hyperbolic model; rectangular hyperbolic model; new model of light response of photosynthesis; intrinsic quantum yield; maximum photosynthetic rate; saturation light intensity

光合作用是植物生长发育的基础, 同时又是一个复杂的生物物理化学过程, 受到诸多因素的影响。光合速率是植物重要的生态生理参数之一。测定植物叶片在弱光下的光合作用可计算它的表观量子效率, 有助于确定光合作用机构是否运转正常; 测定光合作用饱和和光合强度可知道植物饱和光下的光合作用能力^[1]。所以, 确定植物光合作用的光响应曲线对于研究植物尤其作物光合生产能力具有重要意义。

目前, 植物光合作用光响应模型主要有直角双曲线模型^[2,3]、非直角双曲线模型^[4-8]和直接用二项式回归的方法^[9,10], 其中以非直角双曲线模型和直角双曲线模型应用最为广泛^[2-8]。然而直角双曲线模型和非直角双曲线模型在实际应用过程中, 会出现饱和光照强度远低于实际测量值^[11-14], 而最大光合速率远大于实际测量值^[11-14], 并且无法处理光抑制条件下的光响应数据^[11-14], 只有二项式回归方法可以处理光抑制条件下的测量数据。但二项式

收稿日期: 2007- 08- 26

基金项目: 中国高技术发展计划项目(O6F60080AH); 江西省科技厅农业攻关项目(吉市科技字[2006]21 号)

作者简介: 叶子飘(1964-), 男, 井冈山大学教授, 博士, 从事光合作用对光响应模型的研究。

回归方法在拟合光合作用对光照强度的响应数据时会出现暗呼吸速率远低于实验测量值^[13], 或暗呼吸速率为正^[14]或出现植物没有光补偿点^[14]。因此, 二项式回归方法也不是处理植物光合作用对光的响应数据的最好方法。因此, 现在还没有有一个光合作用光响应模型能解决上面所提到的各种问题, 特别是光抑制条件下光合作用的光响应和低光照强度条件下的光响应问题。

有鉴于此, 本研究为解决上述问题, 试图推导出一个植物光合作用光响应新模型, 从而达到利用该模型更好地模拟不同环境条件下植物光合作用的光响应, 并可求得植物在一定试验条件下最大光合速率、饱和光照强度、暗呼吸速率、光补偿点和内禀量子效率等光合参数。

1 材料与方法

1.1 新模型拟合试验材料与方法

2003 年 4 月 23 日至 5 月 6 日, 试验在中国科学院禹城综合试验站进行。新模型拟合试验材料选用冬小麦品种为科禹 13 号。用 LI-6400 便携式光合测定仪(美国 Li-cor 公司生产)测定小麦旗叶。测定环境为冬小麦抽穗期, 叶面积指数为 4.1, 日平均气温 10~22℃, 相对湿度 57%~90%。叶室温度分别设置为 20, 25, 30, 38℃, 叶室的 CO₂ 浓度分别设置为 360, 370, 560 μmol·mol⁻¹。采用 Li-6400-02B 人工光源提供 0~2000 μmol·m⁻²·s⁻¹ 的不同光照强度, 每个光照强度下适应 3~5min 后测定, 3 次重复。

1.2 新模型设计思路与方法

首先, 探讨植物光合作用光响应新模型的构建; 其次, 讨论该新模型的一些特征, 并与经典模型进行比较; 第三, 用光合作用光响应新模型拟合在不同温度和不同 CO₂ 浓度条件下冬小麦的试验数据; 第四, 用光响应新模型拟合气室温度为 25℃、气室 CO₂ 浓度为 360 μmol·mol⁻¹ 时所测冬小麦光响应数据的结果, 并与用非直角双曲线模型、直角双曲线模型的拟合结果进行比较。

2 结果与分析

2.1 新模型的推导

传统模型中直角双曲线模型和非直角双曲线模型在描写植物光合作用光响应曲线时, 均为一条渐近线, 这显然与实际测量曲线不符合。因为, 在一定试验条件下, 植物光合作用光响应曲线是一条曲线, 当光照强度超过饱和光照强度时, 光合速率将随光照强度的增加而降低, 产生光抑制。为了描述植物光合作用对光响应的真实情况, 包括光抑制, 本研究在直角双曲线模型中减去一个因子 $\frac{\alpha\beta I}{1+\gamma I}$, 即有:

$$P_n(I) = \frac{\alpha I}{1+\gamma I} - R_d - \frac{\alpha\beta I}{1+\gamma I} I \quad (1)$$

式中: α, β, γ 是 3 个系数; I 为光合有效辐射; R_d 为植物的暗呼吸速率。如果式 (1) 的系数 $\beta=0$, 则式 (1) 右边第 1 项与第 2 项就是直角双曲线模型的表达式, 所以 β 就称为修正系数。因为假如 $\gamma=\alpha/P_{\max}$ (P_{\max} 为植物的最大光合速率, α 是光响应曲线的初始斜率, 表示植物在光合作用对光的利用效率), 则式 (1) 右边的第 1 项和第 2 项就变为:

$$P_n(I) = \frac{\alpha I P_{\max}}{P_{\max} + \alpha I} - R_d \quad (2)$$

所以, 把式 (1) 第 1 项和第 3 项合并, 就可以得到:

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

式 (3) 就是光合作用光响应新模型。其中 β 就称为修正系数, α 是光响应曲线的初始斜率, 即在点 $I=0$ 时的斜率, 系数 γ 等于光响应曲线的初始斜率与植物最大光合速率之比, 即 $\gamma=\alpha/P_{\max}$ 。

对式 (3) 两边求导数, 就可以得到植物的量子效率, 即有:

$$P(I) = \alpha \frac{1-2\beta I - \beta\gamma I^2}{(1+\gamma I)^2} \quad (4)$$

由式 (4) 可知, 植物的量子效率随光照强度的增加而减少, 且在光饱和点处植物的量子效率等于零。在植物光饱和点以后, 光合速率随光照强度的增加而降低, 出现光抑制现象。由此可知, 光合作用光响应新模型可以

处理植物在光抑制条件下的光响应问题。

从式(4)可知, 当 $I=0$ 时有: $P_n(I=0)=\alpha$ (5)

式(4)就是植物光响应曲线在 $I=0$ 这一点的斜率。为了与表观量子效率有所区别, 在这里定义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, 用 φ_0 表示。

由式(4)还可以知道, 当 $I=I_c$ (I_c 为植物的光补偿点) 时, 有:

$$P_n(I_c)=\alpha \frac{1+(\gamma-\beta)I_c-\beta\gamma I_c^2}{(1+\gamma I_c)^2} \quad (6)$$

式(6)就是植物在光补偿点处的量子效率, 用 φ_c 表示。

如果把光合作用光响应曲线上 $I=0$ 与 $I=I_c$ 两点连线斜率的绝对值定义为 φ_{∞} , 则:

$$\varphi_{\infty}=|R_d/I_c| \quad (7)$$

此外, 由数学知识可知, 当式(4)等于 0 时, 可求出植物的饱和光照强度为:

$$I_m=\frac{\sqrt{(\beta+\gamma)\beta}-1}{\gamma} \quad (8)$$

与植物饱和光照强度对应的最大光合速率, 用 P_{\max} 表示, 有:

$$P_{\max}=\alpha \frac{1-\beta I_m}{1+\gamma I_m} I_m \quad (9)$$

由于当 $I=0$ 时, 有 $P_n(I=0)=0$, 所以, 对式(3)作变换就可以得到:

$$P_n(I)=a \frac{1-bI}{1+cI} (I-I_c) \quad (10)$$

式中: a, b, c 是 3 个系数; I_c 为植物的光补偿点。式(10)就是叶子飘^[15, 16]所给出的植物光合作用光响应新模型的表达式。所以, 可以用式(3)或式(10)拟合植物光合作用对光响应的试验数据。本研究是用式(3)拟合华北平原冬小麦科禹 13 号的光响应数据。

2.2 3 种模型的比较

在表 1 中, 非直角双曲线模型中系数 θ 是凸度, 表示光响应曲线的弯曲程度, 且有 $0 < \theta < 1$ 。

表 1 3 种模型的数学表达式及各参数
Table 1 Mathematic expression of three models and their parameters

| 项目 Item | 非直角双曲线模型 Nonrectangular hyperbolic model | 直角双曲线模型 Rectangular hyperbolic model | 新模型 New model |
|---|--|--|---|
| 数学表达式 Mathematic expression | $P_n(I)=\frac{\alpha I+P_{\max}\sqrt{(\alpha I+P_{\max})^2-4\theta\alpha I P_{\max}}}{2\theta}-R_d$ | $P_n(I)=\frac{\alpha I P_{\max}}{\alpha I+P_{\max}}-R_d$ | $P_n(I)=\alpha \frac{1-\beta I}{1-\gamma I} I-R_d$ |
| 最大光合速率(P_{\max}) Maximum photosynthetic rate | P_{\max} | P_{\max} | $\alpha \frac{1-\beta I_m}{1-\gamma I_m} I_m-R_d$ |
| 饱和光照强度(I_m) Saturation light intensity | — | — | $\frac{\sqrt{(\beta+\gamma)\beta}-1}{\gamma}$ |
| φ_0 | α | α | α |
| φ_c | $\frac{\alpha}{2\theta} \left[1 - \frac{(\alpha I_c + P_{\max}) - 2\theta P_{\max}}{\sqrt{(\alpha I_c + P_{\max})^2 - 4\theta\alpha I_c P_{\max}}} \right]$ | $\frac{\alpha P_{\max}^2}{(\alpha I_c + P_{\max})^2}$ | $\alpha \frac{1+(\gamma-\beta)I_c-\beta\gamma I_c^2}{(1+\gamma I_c)^2}$ |
| φ_{∞} | $ R_d/I_c $ | $ R_d/I_c $ | $ R_d/I_c $ |

由数学知识可知, 对于直角双曲线模型和非直角双曲线模型, 它们的一阶导数分别为式(11)和式(12):

$$P_n(I)=\frac{\alpha P_{\max}^2}{(\alpha I+P_{\max})^2} \quad (11)$$

$$P_n(I)=\frac{\alpha}{2\theta} \left[1 - \frac{(\alpha I+P_{\max})-2\theta P_{\max}}{\sqrt{(\alpha I+P_{\max})^2-4\theta\alpha I P_{\max}}} \right] \quad (12)$$

对于任意光照强度, 式(11)和式(12)的值恒大于 0, 所以由数学知识可知, 直角双曲线模型和非直角双曲线模型不存在极值, 因此, 无法由非直角双曲线模型和直角双曲线模型求解植物的饱和光照强度, 也无法用这 2 个模型计算植物的最大光合速率, 而必须通过拟合的方式给出。

表 2 给出了用非直角双曲线模型、直角双曲线模型和新模型拟合冬小麦在温度为 25、 CO_2 浓度为

360 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 实测数据所得的结果与实测数据进行比较。对比这 3 种模型的拟合结果表明, 模型拟合的结果与实测数据最为接近, 而用非直角双曲线和直角双曲线模型所得到的最大光合速率远大于试验测量值, 并且无法由这两个模型直接给出冬小麦的饱和光照强度。

表 2 3 个光响应模型拟合冬小麦光响应数据所得结果与实验测量数据的比较
Table 2 Comparison of the measured data of winter wheat with the results fitted by three models

| 光合作用参数 Photosynthetic parameter | 非直角双曲线模型 Nonrectangular hyperbolic model | 直角双曲线模型 Rectangular hyperbolic model | 新模型 New model | 测量值 Measured data |
|---|---|---|------------------|----------------------|
| 最大净光合速率/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ Maximum photosynthetic rate(P_{max}) | 43.050 | 32.500 | 22.800 | 23.00 |
| 表观量子效率 Apparent quantum yield(AQY) | 0.068 | 0.065 | - | - |
| 在光补偿点处的量子效率 Quantum yield at light compensation point(φ_c) | 0.064 | 0.058 | 0.046 | - |
| 光补偿点/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ Light compensation point(I_c) | 16.030 | 31.380 | 28.770 | 30.00 |
| 饱和光照强度/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ Saturation light intensity | - | - | 1687.870 | 1700.00 |
| 暗呼吸速率/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ Rate of dark respiration(R_d) | -1.090 | -2.040 | -1.380 | -1.37 |
| 内禀量子效率 Intrinsic quantum yield(φ_0) | 0.068 | 0.065 | 0.049 | - |
| 凸度 Convexity(θ) | 0.786 | - | - | - |
| 光补偿点与暗呼吸处连线的斜率 φ_{ω} Slope between I_c and (φ_{ω}) | 0.068 | 0.065 | 0.048 | - |
| r^2 | - | 0.9935 | 0.9987 | - |

图 1a, b, c, d 为冬小麦在不同温度、不同 CO_2 浓度条件下的光响应实测数据点^[17]与光合作用光响应新模型拟合的光响应曲线。 T_a 表示气室温度, C_a 表示气室中的 CO_2 浓度, r^2 表示确定系数, 其他参数的生物学意义如前面所定义。图 1 表明, 对比实测点与由新模型拟合点可知, 拟合与实测点符合得非常好, 这几个拟合的光响应曲线的确定系数 $r^2 > 0.99$ 。这表明新模型是可以处理冬小麦的光响应曲线问题。此外, 由图 1 中 a, b 图可以看出, 在光饱和点以后, 光合速率随光照强度的增加而降低, 出现了植物光合作用的光抑制现象。

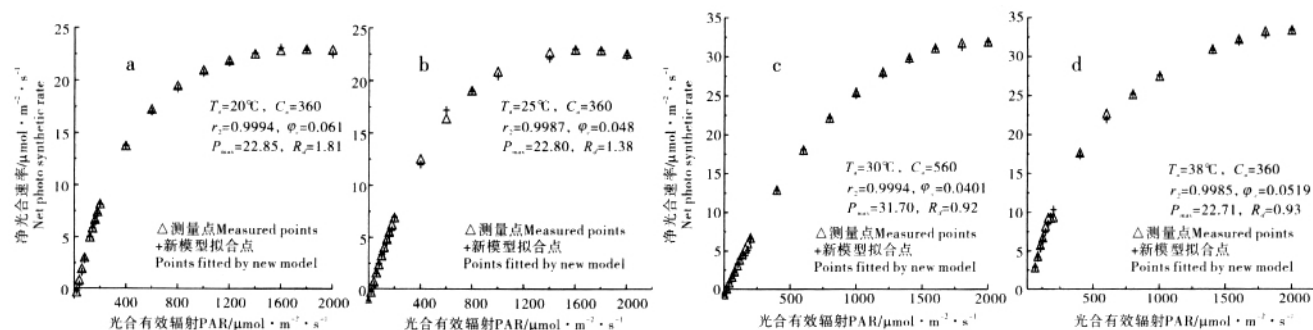


图 1 不同温度和 CO_2 浓度条件下冬小麦的光响应曲线
Figure 1 Light response curve of winter wheat under temperature and CO_2 concentration

3 讨论

3 种模型比较结果表明, 由非直角双曲线模型拟合冬小麦在温度为 25 $^{\circ}\text{C}$ 、 CO_2 浓度为 360 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 实测数据所得到的冬小麦最大光合速率为 43.05 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 远大于实测值 23 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 超过实测值的 87.2%, 且无法用这些数据给出该实测条件下冬小麦的饱和光照强度; 而光补偿点为 16.03 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 远小于实测值 30 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$; 由非直角双曲线模型拟合所得到的 $\varphi_0=\varphi_{\omega}=\text{AQE}=0.068$, 这表明在光补偿点以下, 光合速率对光照强度的响应是线性。由直角双曲线模型拟合同样的实测数据所得的冬小麦最大光合速率为 32.5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 也大于实测值 23 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 超过实测值 41.3%, 且也无法由这些数据给出该实测条件下冬小麦的饱和光照强度; 所得的暗呼吸速率为 -2.04 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 小于实测值的 -1.37 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。由直角双曲线模型拟合所得

的 $\varphi_0 = \varphi_{\infty} = AQE = 0.065$, 这表明在光补偿点以下, 光合速率对光照强度的响应也是线性的。所以, 无法用非直角双曲线模型和直角双曲线模型研究冬小麦在光补偿点以下时光合作用对光照强度的响应问题。

由新模型拟合得到冬小麦最大光合速率为 $22.8 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 与实测值 $23 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 非常接近, 且可以求出对应的饱和光照强度为 $1687.87 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 与实测值 $1700 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 非常接近。此外, 由光合作用光响应新模型所给出的 $\varphi_0 = \varphi_{\infty}$ 和 φ_c 这 3 个值不相等, 分别为 0.049, 0.048 和 0.046, 这表明新模型可以处理在低光照强度条件下的光响应问题。由光合作用光响应新模型拟合得到冬小麦的各个光合作用参数与实际测量符合得很好, 且确定系数 r^2 最大, 表明可以用植物光合作用光响应新模型来处理冬小麦在不同温度和不同 CO_2 浓度条件下的光响应数据。此外, 新模型克服了直角双曲线和非直角双曲线模型拟合冬小麦光响应数据时最大光合速率远大于试验测量值的缺点^[11-14], 以及无法用直角双曲线和非直角双曲线模型计算冬小麦的饱和光照强度^[17,18]的缺憾。此外, 由图 1a,b 可以看出, 当光强超过饱和光照强度后, 光合速率随光照强度的增加而降低, 出现光抑制, 即新模型还可以处理冬小麦在光抑制条件下的光响应问题, 也可以处理其他植物在光抑制条件下的光响应问题^[15,16]。所以, 新模型为研究植物在不同条件下光合作用光响应提供了一个新的理论工具。

参考文献:

- [1] 曾小美, 袁琳, 沈允钢. 拟南芥连体和离体叶片光合作用的光响应[J]. 植物生理学通讯, 2002, 38: 25-26.
- [2] MIKO U F K, GRAHAM D F. Investigation of the CO_2 dependence of quantum yield and respiration in eucalyptus pauciflora[J]. Plant Physiology, 1987, 83(4): 1032-1036.
- [3] BALY E C. The kinetics of photosynthesis[J]. Proceedings of the Royal Society SerB(Biological Sciences), 1935, 117: 218-239.
- [4] THORNLEY J H M. Dynamic model of leaf photosynthesis with acclimation to light and nitrogen[J]. Annals of Botany, 1998, 81: 431-430.
- [5] FARQUHAR G D, CAEMMERERS S, BERRY J A. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species[J]. Planta, 1980, 149: 78-90.
- [6] PRIOUL J L, CHARTIER P. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO_2 fixation: a critical analysis of the methods used[J]. Annals of Botany, 1977, 41: 789-800.
- [7] LEVERENZ J W, JARVUS P G. Photosynthesis in Sitka spruce V. The effects of light flux density and direction on the rate of net photosynthesis and the stomata conductance of needles[J]. Journal of Applied Ecology, 1979, 16: 919-932.
- [8] MARSHALL B, BISCOE P V. A model for C_3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance[J]. Journal of Experiment Botany, 1980, 120: 29-39.
- [9] 郭志达, 张宏达, 李志安, 等. 鹅掌楸苗期光合特性的研究[J]. 生态学报, 1999, 19(2): 164-169.
- [10] 王克勤, 王斌瑞. 土壤水分对金矮生苹果光合速率的影响[J]. 生态学报, 2002, 22(2): 206-214.
- [11] 陈根云, 俞冠路, 陈悦, 等. 光合作用对光和二氧化碳响应的观测方法讨论[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2006, 32(6): 691-696.
- [12] 付为国, 李萍萍, 卞新民, 等. 镇江北固山湿地芦苇光合日变化的研究[J]. 西北植物学报, 2006, 26(3): 496-501.
- [13] 刘宇锋, 萧浪涛, 童建华, 等. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用[J]. 中国农学通报, 2005, 121(8): 76-79.
- [14] 高峻, 孟平, 吴斌, 等. 杏—丹参林药复合系统中丹参光合和蒸腾特性的研究[J]. 北京林业大学学报, 2006, 28(2): 64-67.
- [15] 叶子飘. 光响应模型在超级杂交稻组合—II 优明 86 中的应用[J]. 生态学杂志, 2007, 26(8): 1323-1326.
- [16] YE Z P. A new model for relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*[J]. Photosynthetica, 2007, 45: 637-640.
- [17] YU Q, ZHANG Y Q, LIU Y F, et al. Simulation of the stomatal conductance of winter wheat in response to light, temperature and CO_2 changes[J]. Ann Botany, 2004, 93: 435-441.
- [18] KYEI-BOAHEN S, LADA R, ASTATKIE T, et al. Photosynthetic response of carrots to varying irradiance[J]. Photosynthetica, 2003, 41(2): 1-5.

[责任编辑 于洪飞]