

# C<sub>4</sub>作物电子传递速率对CO<sub>2</sub>响应模型的构建及应用

叶子飘<sup>1</sup> 段世华<sup>2</sup> 安 婷<sup>1</sup> 康华靖<sup>3\*</sup>

<sup>1</sup>井冈山大学数理学院, 江西吉安 343009; <sup>2</sup>井冈山大学生命科学学院, 江西吉安 343009; <sup>3</sup>温州市农业科学研究院, 浙江温州 325006

**摘 要** 准确估算光合电子流对CO<sub>2</sub>响应的变化趋势对深入了解光合过程具有重要意义。该研究在植物光合作用对CO<sub>2</sub>响应新模型(模型I)的基础上构建了电子传递速率(*J*)对CO<sub>2</sub>的响应模型(模型II), 并对用LI-6400-40便携式光合仪测量的玉米(*Zea mays*)和千穗谷(*Amaranthus hypochondriacus*)的数据进行了拟合。结果表明, 模型II可以很好地拟合玉米和千穗谷叶片*J*对CO<sub>2</sub>浓度的响应曲线(*J*-C<sub>a</sub>曲线), 得到玉米和千穗谷的最大电子传递速率分别为262.41和393.07 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 与估算值相符合。在此基础上, 对光合电子流分配到其他途径进行了探讨。结果显示, 380 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub>浓度下玉米和千穗谷碳同化所需的电子流为247.92和285.16 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 分配到其他途径的光合电子流为14.49和107.91 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup> (考虑植物CO<sub>2</sub>的回收利用)。比较两种植物的其他途径光合电子流分配值发现, 两者相差6倍之多。分析认为这与千穗谷和玉米的催化脱羧反应酶种类以及脱羧反应发生的部位不同密切相关。该发现为人们研究C<sub>4</sub>植物中烟酰胺腺嘌呤二核苷酸苹果酸酶型和烟酰胺腺嘌呤二核苷酸苹果酸酶型两种亚型之间的差异提供了一个新的视角。此外, 构建的电子传递速率对CO<sub>2</sub>的响应模型为人们研究C<sub>4</sub>植物的光合电子流的变化规律提供了一个可供选择的数学工具。

**关键词** C<sub>4</sub>作物; 电子传递速率; CO<sub>2</sub>响应; 电子流分配; 模型构建

叶子飘, 段世华, 安婷, 康华靖 (2018). C<sub>4</sub>作物电子传递速率对CO<sub>2</sub>响应模型的构建及应用. 植物生态学报, 42, 1000–1008. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0129

## Construction of CO<sub>2</sub>-response model of electron transport rate in C<sub>4</sub> crop and its application

YE Zi-Piao<sup>1</sup>, DUAN Shi-Hua<sup>2</sup>, AN Ting<sup>1</sup>, and KANG Hua-Jing<sup>3\*</sup>

<sup>1</sup>College of Math and Physics, Jinggangshan University, Ji'an, Jiangxi 343009, China; <sup>2</sup>School of Life Sciences, Jinggangshan University, Ji'an, Jiangxi 343009, China; and <sup>3</sup>Wenzhou Academy of Agricultural Sciences, Wenzhou, Zhejiang 325006, China

### Abstract

**Aims** Accurate estimation of variation tendency of photosynthetic electron flow response to CO<sub>2</sub> is of great significance to understand the photosynthetic processes.

**Methods** A model of electron transport rate (*J*) response to CO<sub>2</sub> (model II) was developed based on a new model of photosynthesis response to CO<sub>2</sub> (model I). The data of maize (*Zea mays*) and grain amaranth (*Amaranthus hypochondriacus*) that were measured by LI-6400-40 portable photosynthetic apparatus were fitted by the two models, respectively.

**Important findings** The results indicated that the model II could well characterize and fit the CO<sub>2</sub>-response curves of electron transport rate (*J*-C<sub>a</sub> curve) for maize and grain amaranth, and the maximum electron transport rates of maize and grain amaranth were 262.41 and 393.07 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, which were in very close agreement with the estimated values (*p* > 0.05), respectively. Based on these results, the allocation to other pathways of photosynthetic electronic flow were discussed. At 380 μmol·mol<sup>-1</sup> CO<sub>2</sub>, the photosynthetic electron flows for carbon assimilation of maize and grain amaranth carbon were 247.92 and 285.16 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, respectively, when the CO<sub>2</sub> for recovery of mitochondrial respiration was considered, and the photosynthetic electron flows for other pathways were 14.49 and 107.91 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, respectively. The photosynthetic electron flows for other pathways in grain amaranth were more six times than that in maize. The analysis shows that this difference is closely related to the types of catalytic decarboxylase and the locations of decarboxylation reactions. This finding provides a new perspective for investigating the differences between the two subtypes of nicotinamide adenine dinucleotide phosphate malic acid enzyme type and nicotinamide adenine dinucleotide malic acid enzyme type in C<sub>4</sub> species. In addition, the CO<sub>2</sub>-response model of electron transport rate offers us an alternative mathematical tool

收稿日期Received: 2018-05-29 接受日期Accepted: 2018-09-08

基金项目: 国家自然科学基金(31560069). Supported by the National Natural Science Foundation of China (31560069).

\* 通信作者Corresponding author (kanghuajing@126.com)

for investigating the photosynthetic electron flow of C<sub>4</sub> crop.

**Key words** C<sub>4</sub> crop; electron transport rate; CO<sub>2</sub> response; electron flow allocation; model development

Ye ZP, Duan SH, An T, Kang HJ (2018). Construction of CO<sub>2</sub>-response model of electron transport rate in C<sub>4</sub> crop and its application. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 1000–1008. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0129

光合作用是植物(包括光合细菌)利用光能, 将 CO<sub>2</sub>或H<sub>2</sub>S合成有机物并释放O<sub>2</sub>的过程。当光照射植物叶片时, 光能被捕光色素分子吸收后由基态跃迁到激发态, 处于激发态上的激子有3条退激发途径(Baker, 2008), 其中大部分激子是经共振方式传递到光系统II (PSII), 由此产生电荷分离, 形成光合电子流。这些光合电子流传给叶绿体中的电子受体脱镁叶绿素a分子(Phe<sup>-</sup>), 然后依次经过细胞色素b6f蛋白复合体(Cytb<sub>6</sub>f)和光系统I (PSI), 最后传递给烟酰胺腺嘌呤二核苷磷酸(NADP)形成NADPH。同时, 在电子的传递过程中产生的跨膜质子梯度驱动三磷酸腺苷(ATP)合酶, 形成ATP (薛娴等, 2017)。由此可知, 定量分析电子传递速率(*J*)对光和对CO<sub>2</sub>的响应是研究植物的光合能力大小和光合特性的基础。

当用饱和光照射植物时, 人们主要关注光合作用对CO<sub>2</sub>浓度的响应(*A<sub>c</sub>*-*C*曲线)问题, 且已经有了较为成熟的模型用于描述这些过程, 其中最为成熟的模型是由Farquhar、von Caemmerer和Berry提出的生化模型(以下简称FvCB生化模型)。该模型经过30多年的发展, 已经成为被广泛应用的模型(Farquhar & Busch, 2017; 梁星云和刘世荣, 2017; Silva-Pérez *et al.*, 2017; 唐星林等, 2017a, 2017b; Walker *et al.*, 2017)。用该模型拟合植物的*A<sub>c</sub>*-*C*曲线可以获得描述植物光合作用的几个重要生化参数, 如最大羧化速率(*V<sub>max</sub>*)、最大电子传递速率(*J<sub>max</sub>*)、磷酸丙糖利用速率(*V<sub>TPU</sub>*)等。然而, 该模型主要针对C<sub>3</sub>植物构建。C<sub>4</sub>植物是从C<sub>3</sub>植物进化来的一种高光效种类。与C<sub>3</sub>植物相比, C<sub>4</sub>植物能通过C<sub>4</sub>途径的酶系统(如磷酸烯醇式丙酮酸酶、NADP-苹果酸脱氢酶、NADP-苹果酸酶和丙酮酸磷酸二激酶等)保持较高的光合效率, 如C<sub>4</sub>植物叶肉细胞叶绿体含有磷酸烯醇式丙酮酸酶, 磷酸烯醇式丙酮酸的再生和草酰乙酸的还原均发生在叶肉细胞内; 而维管束鞘细胞含有脱羧酶和Rubisco, 苹果酸的脱羧和CO<sub>2</sub>通过Calvin循环的再固定则在鞘细胞中进行。利用空间上分隔的叶肉细胞和维管束鞘细胞(构成Kranz结构)可有效地同化外界的CO<sub>2</sub> (Hatch, 1987; Ku *et al.*, 1999)。由此可见, C<sub>4</sub>植物的光合过程与C<sub>3</sub>植物有较大差异。所以,

FvCB生化模型不适合C<sub>4</sub>植物光合过程的描述和拟合。针对C<sub>4</sub>植物与C<sub>3</sub>植物光合过程存在较大的差异, 1978年Berry和Farquhar首次构建了C<sub>4</sub>植物的光合作用模型(Berry & Farquhar, 1978), 而后由Collatz等(1992)、von Caemmerer和Furbank (1999)进行了修改和补充。此后, von Caemmerer (2013)进一步完善了C<sub>4</sub>模型。该模型主要以NADPH和ATP的产生和消耗作为研究对象, 并不涉及植物的*J*对CO<sub>2</sub>的响应问题。

目前, C<sub>4</sub>植物叶片的*J*对CO<sub>2</sub>浓度的响应遵循怎样的变化规律尚未见报道。而该问题的阐明对定量研究C<sub>4</sub>植物光合电子流的分配具有重要的意义。此外, 已有的研究表明, 在测量植物的*A<sub>c</sub>*-*C*曲线时, 当环境CO<sub>2</sub>浓度设置为0 μmol·mol<sup>-1</sup>时, 其*J*因植物种类的不同而有差异(康华靖等, 2014; 叶子飘等, 2017), 且不等于0 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。然而, 在这种条件下C<sub>4</sub>植物的光合电子流的作用和分配尚不清楚, 还有待于进一步的研究。为此, 本文首先在植物光合作用对CO<sub>2</sub>响应新模型(叶子飘, 2010)的基础上构建*J*对CO<sub>2</sub>的响应模型; 其次以玉米(*Zea mays*)和千穗谷(*Amaranthus hypochondriacus*)两种C<sub>4</sub>植物为研究对象, 利用便携式光合作用-荧光测量系统获取这2种植物的*J*对CO<sub>2</sub>浓度的响应曲线(*J*-*C<sub>a</sub>*, *C<sub>a</sub>*为环境CO<sub>2</sub>浓度; *J*-*C<sub>i</sub>*曲线, *C<sub>i</sub>*为胞间CO<sub>2</sub>浓度); 再次, 用所构建的*J*对CO<sub>2</sub>的响应模型分别拟合测量曲线, 得到*J<sub>max</sub>*和对应的饱和CO<sub>2</sub>浓度, 并与观测值进行比较从而确定所构建的模型是否合理; 最后定量分析当环境CO<sub>2</sub>浓度等于0 μmol·mol<sup>-1</sup>时玉米和千穗谷的光合电子流的大小及其分配。

## 1 材料和方法

### 1.1 模型构建

#### 1.1.1 光合作用对CO<sub>2</sub>的响应模型

本文拟构建的*J*对CO<sub>2</sub>的响应模型, 是建立在光合作用对CO<sub>2</sub>响应的新模型(叶子飘, 2010)(简称模型I)基础之上。模型I的具体表达式为:

$$A_c = \alpha_c \frac{1 - \beta_c C}{1 + \gamma_c C} C - R_l \quad (1)$$

式中,  $A_c$ 为净光合速率,  $\alpha_c$ 为光合作用对 $\text{CO}_2$ 响应曲线的初始斜率,  $\beta_c$ 和 $\gamma_c$ 为两个与 $\text{CO}_2$ 浓度无关的系数,  $C$ 可以表示为大气 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_a$ )或胞间 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_i$ ),  $R_l$ 为光下呼吸速率, 它与光强存在非线性响应关系(叶子飘等, 2017), 不同植物光下呼吸速率的差异性影响着系数 $\beta_c$ 和 $\gamma_c$ 的值。为了简化, 本文假设 $R_l$ 近似为常数。利用模型I可得到植物叶片的饱和 $\text{CO}_2$ 浓度( $C_{\text{sat}}$ , 既可以表示为大气饱和 $\text{CO}_2$ 浓度, 用 $C_{a\text{-sat}}$ 表示; 也可以表示为饱和胞间 $\text{CO}_2$ 浓度, 用 $C_{i\text{-sat}}$ 表示)和最大净光合速率( $A_{c\text{-max}}$ ): 它们分别由  $C_{\text{sat}} = \frac{\sqrt{(\beta_c + \gamma_c)/\beta_c} - 1}{\gamma_c}$  和  $A_{c\text{-max}} = \alpha_c \left( \frac{\sqrt{\beta_c + \gamma_c} - \sqrt{\beta_c}}{\gamma_c} \right)^2 - R_l$  计算获得(叶子

飘, 2010)。

1.1.2 电子传递速率对 $\text{CO}_2$ 的响应模型

由于植物的光合电子流与碳同化密切相关, 由此可推测 $J$ 对 $\text{CO}_2$ 的响应模型应该与模型I相似, 但也存在较大的差异。其原因是: 在测量植物光合作用和 $J$ 对 $\text{CO}_2$ 响应的数据时, 因一直有测量光强的存在, 所以即使光合仪叶室中的 $\text{CO}_2$ 浓度为 $0 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ , 此时仍然存在假电子循环等其他消耗光合电子流的路径(Eichelmann *et al.*, 2011; Heber, 2002; Miyake *et al.*, 2002, 2010; Peltier *et al.*, 2010), 其光合电子流不等于 $0 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。基于以上的分析, 构建的植物叶片 $J$ 对 $\text{CO}_2$ 响应模型(简称模型II)的具体表达式为:

$$J = \alpha_{ce} \frac{1 - \beta_{ce} C}{1 + \gamma_{ce} C} C + J_0 \quad (2)$$

式中,  $J$ 为植物叶片的总 $J$ ,  $\alpha_{ce}$ 为 $J$ 对 $\text{CO}_2$ 响应曲线的初始斜率,  $\beta_{ce}$ 和 $\gamma_{ce}$ 为两个与 $\text{CO}_2$ 浓度无关的系数。同样, 模型II中 $C$ 可以表示为 $C_a$ 或 $C_i$ 。 $J_0$ 为叶室 $\text{CO}_2$ 浓度等于 $0 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$  (由于光呼吸和暗呼吸的正常进行,  $C_i$ 不可能为0)时的 $J$ , 简称为零点 $J$ 。类似地, 假设 $J_0$ 为常数, 则利用模型II可得到植物叶片的饱和 $\text{CO}_2$

浓度( $C_{c\text{-sat}}$ )和 $J_{\text{max}}$ 分别为  $C_{c\text{-sat}} = \frac{\sqrt{(\beta_{ce} + \gamma_{ce})/\beta_{ce}} - 1}{\gamma_{ce}}$  和

$$J_{\text{max}} = \alpha_{ce} \left( \frac{\sqrt{\beta_{ce} + \gamma_{ce}} - \sqrt{\beta_{ce}}}{\gamma_{ce}} \right)^2 + J_0。$$

## 1.2 材料培养及叶片选择

以玉米和千穗谷为供试材料。玉米和千穗谷分别于2012年6月上旬和6月中旬播种, 大田常规管

理。数据测量于2012年7月25和7月29日的晴天进行。玉米和千穗谷分别处于喇叭口期和营养生长期。随机选取长势较为一致的健壮植株。玉米以其果穗叶为测量对象, 千穗谷则以自上而下第6片完全展开叶为测量对象。此时所选叶片已完全展开, 叶色深绿, 叶形饱满。每株植物选取1片叶子。每种植物测量5–7片叶子。

## 1.3 光合数据测量

利用便携式光合仪(LI-6400-40, LI-COR, Lincoln, USA)于晴天的9:00–12:00进行数据测量。数据测量前进行开机检查及预热。数据测量时, 在自然光下诱导1.5–2.0 h后, 采用开放式气路, 设定叶室温度( $T_{\text{block}}$ )为 $35^\circ\text{C}$ , 流速为 $400 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ , 空气相对湿度控制在50%–75%, 使用 $\text{CO}_2$ 注入系统提供不同的外界 $\text{CO}_2$ 梯度( $C_a$ ): 1 400、1 200、1 000、800、600、400、380、200、150、100、80、50和 $0 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。 $\text{CO}_2$ 浓度控制则是通过使用北京力高泰科技有限公司提供的 $\text{CO}_2$ 小钢瓶提供 $\text{CO}_2$ 来源, 利用LI-6400注入系统, 经过仪器校对后进行控制。由前期预实验的结果可知, 玉米和千穗谷的饱和光强约为 $2 000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 因此本试验用LI-6400-40荧光探头提供 $2 000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的光合有效辐射( $PAR$ )(红蓝光源, 红光比例为90%, 蓝光比例为10%)。采用自动测量程序(Flr  $A-C_i$  curve)同时记录叶片的气体交换和叶绿素荧光等参数。利用这种方法测量饱和光强下玉米和千穗谷叶片的 $A_c$ , 即为光合作用对 $\text{CO}_2$ 的响应曲线( $A_c-C_a$ ); 同时也获得了玉米和千穗谷叶片的 $J$ , 即为 $J$ 对 $\text{CO}_2$ 的响应曲线( $J-C_a$ 曲线)。另外, 为了探讨暗呼吸 $\text{CO}_2$ 的回收利用部分( $R_c$ ), 试验也测量了 $\text{CO}_2$ 浓度分别为380和 $0 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时玉米和千穗谷叶片的暗呼吸速率( $R_n$ )。

每个 $\text{CO}_2$ 浓度记录最小等待时间为2 min, 最大等待时间为3 min, 数据记录之前仪器均自动进行参比室和样品室之间的匹配。

## 1.4 数据处理

$C_3$ 植物参与碳还原的光合电子流( $J_c$ )(Valentini *et al.*, 1995)公式为:

$$J_c = 4(A_c + R_d + R_p) \quad (3)$$

式中,  $R_p$ 为光呼吸速率,  $R_d$ 为光下暗呼吸速率。由于 $C_4$ 植物的光呼吸过程可以忽略不计, 因此,  $C_4$ 植物 $J_c$ 的公式为:

$$J_c = 4(A_c + R_d) \quad (4)$$

饱和和光强下, 其他途径的电子传递流( $J_a$ )计算如下:

$$J_a = J_{\max} - J_c \tag{5}$$

饱和和光强下, 暗呼吸CO<sub>2</sub>的回收利用部分( $R_e$ )计算如下:

$$R_e = R_n - R_d \tag{6}$$

利用模型I拟合光合作用对CO<sub>2</sub>的响应曲线( $A_c$ - $C_a$ 曲线)得到最大净光合速率( $A_{c-\max}$ ), 对应的饱和CO<sub>2</sub>浓度, CO<sub>2</sub>补偿点等参数。同时用模型II拟合这些 $J_c$ - $C_a$ 曲线获得 $J_{\max}$ 、对应的饱和CO<sub>2</sub>浓度( $C_{a-\text{sat}}$ )和零点 $J(J_0)$ 等参数。用确定系数( $R^2$ )表示模型拟合与观测点的符合程度。以上拟合采用“光合计算软件”(http://photosynthetic.sinaapp.com/calc.html, 井冈山大学数理学院)对实验数据进行分析; 采用DPS 7.5软件对玉米和千穗谷的相关参数进行方差分析(ANOVA分析)。作图用Origin 8.5软件完成, 然后用Adobe Illustrator CS5进行图形处理。结果取5次测量

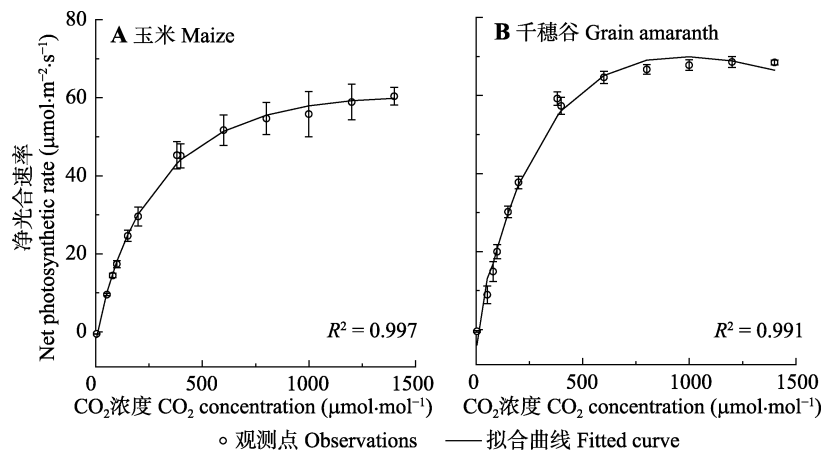
的平均值。

## 2 结果

### 2.1 光合作用对CO<sub>2</sub>的响应

图1为2种植物的光合作用对大气CO<sub>2</sub>的响应曲线( $A_c$ - $C_a$ 曲线)。由图1可知, 在较低的CO<sub>2</sub>浓度(< 400  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )下玉米和千穗谷的响应曲线上升较快, 在设定的最高CO<sub>2</sub>浓度(1 400  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )下均达到了饱和。此外, 由图1还可知, 用模型I可以很好地拟合2种C<sub>4</sub>植物的 $A_c$ - $C_a$ 曲线,  $R^2$ 均高于0.99。

由表1的数据可知, 千穗谷的初始斜率( $\alpha_c$ )、最大净光合速率( $A_{c-\max}$ )显著高于玉米( $p < 0.05$ ); 而玉米的饱和CO<sub>2</sub>浓度(约1 400  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )则显著高于千穗谷(约1 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )( $p < 0.05$ )。玉米和千穗谷的CO<sub>2</sub>补偿点均较低, 分别约为4.25和13.41  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。这与C<sub>4</sub>植物对CO<sub>2</sub>利用率较高的光合生理特性相一致。另外, 从表1的数据还可知, 除光下



**图1** 玉米和千穗谷光合作用对CO<sub>2</sub>的响应曲线(平均值±标准误差,  $n = 5$ )。  
**Fig. 1** CO<sub>2</sub>-response curves of photosynthesis in maize and grain amaranth (mean ± SE,  $n = 5$ ).

**表1** 由模型I拟合玉米和千穗谷的光合作用对CO<sub>2</sub>的响应曲线( $A_c$ - $C_a$ )得到光合参数以及相应的估算值(平均值±标准误差,  $n = 5$ )  
**Table 1** Estimated values and results fitted by model I for CO<sub>2</sub>-response curves of photosynthesis ( $A_c$ - $C_a$ ) in maize and grain amaranth (mean ± SE,  $n = 5$ )

光合参数 Photosynthetic parameter	玉米 Maize		千穗谷 Grain amaranth	
	拟合值 Fitted value	估算值 Estimated value	拟合值 Fitted value	估算值 Estimated value
$\alpha_c$	0.247 ± 0.033 <sup>b</sup>	—	0.334 ± 0.022 <sup>a</sup>	—
$A_{c-\max}$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	59.12 ± 0.67 <sup>b</sup>	≈ 60.39	69.97 ± 0.71 <sup>a</sup>	≈ 70.49
$C_{a-\text{sat}}$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )	1 335.74 ± 196.52 <sup>a</sup>	≈ 1 400	976.25 ± 12.06 <sup>b</sup>	≈ 1 000
$\Gamma$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )	4.35 ± 2.08 <sup>b</sup>	≈ 4.25 <sup>b</sup>	12.77 ± 0.53 <sup>a</sup>	≈ 13.41
$R_l$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	1.13 ± 0.64 <sup>b</sup>	≈ 0.24	2.44 ± 0.15 <sup>a</sup>	≈ 0.28
$R^2$	0.997	—	0.991	—

$\alpha_c$ , 初始斜率;  $A_{c-\max}$ , 最大净光合速率;  $C_{a-\text{sat}}$ , 饱和CO<sub>2</sub>浓度;  $\Gamma$ , CO<sub>2</sub>补偿点;  $R_l$ , 光下呼吸速率;  $R^2$ , 确定系数。数值右上角的不同小写字母表示拟合值与估算值之间差异显著( $p < 0.05$ )。  
 $\alpha_c$ , initial slope;  $A_{c-\max}$ , maximum net photosynthetic rate;  $C_{a-\text{sat}}$ , saturated CO<sub>2</sub> concentration,  $\Gamma$ , CO<sub>2</sub> compensation point,  $R_l$ , respiratory in the light,  $R^2$ , determination coefficient; the different superscript letters followed by the values are significantly different between fitted values and estimated values ( $p < 0.05$ ).

呼吸速率参数外, 模型I拟合玉米和千穗谷的 $A_c$ - $C_a$ 曲线得到的其他光合参数与观测值高度一致。而模型I给出的光下呼吸速率与观测值存在显著差异( $p < 0.05$ ), 分析其可能的原因是模型I没有考虑到 $CO_2$ 浓度对光下呼吸速率的影响。研究表明,  $CO_2$ 浓度对光呼吸、暗呼吸以及光下暗呼吸速率均有显著影响(康华靖等, 2014)。

2.2 光合电子传递速率对 $CO_2$ 的响应

图2给出了玉米和千穗谷2种植物 $J$ 对 $CO_2$ 的响应曲线( $J$ - $C_a$ 曲线)。由图2可知, 玉米的 $J$ 随 $CO_2$ 浓度的增加而先快速增加, 然后趋于稳定; 千穗谷在 $J$ 到达最大值后, 随 $CO_2$ 浓度的增加而略有下降趋势。此外, 由图2还可知, 用模型II可较好地拟合2种植物的 $J_c$ - $C_a$ 曲线,  $R^2$ 达到了0.978以上。

由表2的数据可知, 玉米和千穗谷的初始斜率( $\alpha_{ce}$ )相近且数值较高(分别为1.215和1.208  $mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ), 表明这两种植物的光能转换为光合电

子流的能力较强;  $J$ 对应的饱和 $CO_2$ 浓度也比较相近( $p > 0.05$ )。而千穗谷的 $J_{max}$ (约为397  $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ )则显著高于玉米(约为265  $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ) ( $p < 0.05$ )。此外, 从表2的数据还可知, 用模型II拟合玉米和千穗谷的 $J$ - $C_a$ 曲线得到的光合参数与观测值基本一致。

3 讨论和结论

在植物光合作用的原初反应过程中, 由捕光色素分子收集的光能共振激发传递到PSII和PSI后产生电荷分离, 形成光合电子流。这些电子被电子受体接受后依次传递, 最终电子被传递到高能化合物NADPH和ATP中, 完成了光能到化学能的转换并为碳同化和光呼吸提供能量(薛炯等, 2017)。准确估算光合电子流对 $CO_2$ 响应的变化趋势、 $A_{c-max}$ 、 $J_{max}$ 以及它们对应的饱和 $CO_2$ 浓度对深入了解光合内部过程具有重要意义。

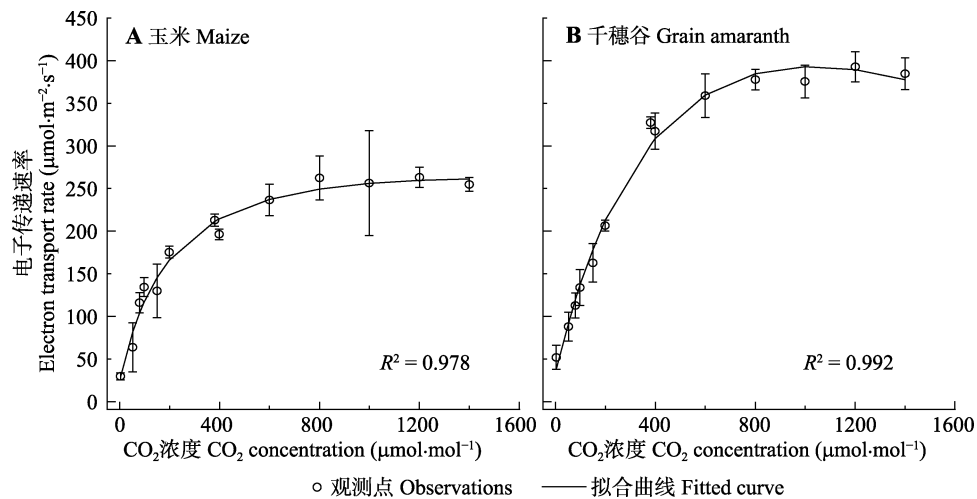


图2 玉米和千穗谷的光合电子传递速率对 $CO_2$ 的响应曲线(平均值 $\pm$ 标准误差,  $n = 5$ )。  
Fig. 2  $CO_2$ -response curves of photosynthetic electron transport rate ( $J$ - $C_a$ ) in maize and grain amaranth (mean  $\pm$  SE,  $n = 5$ ).

表2 由模型II拟合玉米和千穗谷的光合电子传递速率对 $CO_2$ 的响应曲线( $J$ - $C_a$ )得到 $J_{max}$ 和 $C_{a-sat}$ 等参数以及相应的估算值(平均值 $\pm$ 标准误差,  $n = 5$ )  
Table 2 Estimated values and results fitted by model II for  $CO_2$ -response curves of photosynthetic electron transport rate ( $J$ - $C_a$ ) in maize and grain amaranth (mean  $\pm$  SE,  $n = 5$ )

光合参数 Photosynthetic parameter	玉米 Maize			千穗谷 Grain amaranth		
	拟合值 Fitted value	估算值 Estimated value		拟合值 Fitted value	估算值 Estimated value	
$\alpha_{ce}$ ( $mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ )	1.215 $\pm$ 0.543 <sup>a</sup>	—		1.208 $\pm$ 0.357 <sup>a</sup>	—	
$J_{max}$ ( $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ )	262.41 $\pm$ 1.64 <sup>b</sup>	$\approx$ 265.66		393.07 $\pm$ 37.84 <sup>a</sup>	$\approx$ 397.82	
$C_{a-sat}$ ( $\mu mol \cdot mol^{-1}$ )	1 198.58 $\pm$ 342.78 <sup>a</sup>	$\approx$ 1 200		1 229.10 $\pm$ 59.14 <sup>a</sup>	$\approx$ 1 200	
$J_0$ ( $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ )	22.22 $\pm$ 8.35 <sup>a</sup>	$\approx$ 27.69		27.43 $\pm$ 4.97 <sup>a</sup>	$\approx$ 29.26	
$R^2$	0.978	—		0.992	—	

$\alpha_{ce}$ , 初始斜率;  $J_{max}$ , 最大电子传递速率;  $C_{a-sat}$ , 饱和 $CO_2$ 浓度;  $J_0$ , 零点电子传递速率;  $R^2$ , 确定系数。数值右上角的不同小写字母表示拟合值与估算值之间差异显著。  
 $\alpha_{ce}$ , initial slope;  $J_{max}$ , maximum electron transport rate;  $C_{a-sat}$ , saturated  $CO_2$  concentration;  $J_0$ , electron transport rate at  $C_a = 0$ ;  $R^2$ , determination coefficient; the values followed by the different superscript letters are significantly different between fitted values and measured values.

### 3.1 光合作用和光合电子传递速率对CO<sub>2</sub>的响应

从本研究来看, 基于模型I构建的 $J$ 对CO<sub>2</sub>响应模型(模型II)也可很好地拟合玉米和千穗谷的 $J$ -C<sub>a</sub>响应曲线( $R^2 > 0.978$ ), 给出的 $J_{\max}$ 等光合参数整体上与测量值高度吻合。因此, 模型II可以定量研究玉米和千穗谷这2种植物的 $J$ -C<sub>a</sub>响应曲线的变化趋势。对比图1和图2还可以发现, 模型II拟合玉米和千穗谷的 $J$ -C<sub>a</sub>响应曲线, 其趋势与其相应的 $A_c$ -C<sub>a</sub>响应曲线基本一致。由表2可知, 千穗谷的 $J_{\max}$  (393.07  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )则远高于玉米(262.41  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )。这表明千穗谷比玉米产生ATP和NADPH的能力更强, 因而碳同化能力也更强。表1数据显示, 千穗谷的最大净光合速率(69.97  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )也显著高于玉米(59.12  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )( $p < 0.05$ )。然而, 从饱和CO<sub>2</sub>浓度来看, 虽然玉米和千穗谷之间的C<sub>a-sat</sub> ( $J$ 所对应的饱和CO<sub>2</sub>浓度)没有差异( $p > 0.05$ ), 分别为1 198.58和1 229.10  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ , 但玉米和千穗谷之间的C<sub>sat</sub> (光合速率所对应的饱和CO<sub>2</sub>浓度)则存在显著差异( $p < 0.05$ ), 分别为1 335.74和976.25  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。这表明千穗谷的光合速率比玉米更容易达到CO<sub>2</sub>饱和。千穗谷的 $J$ 显著高于玉米, 而光合作用反而更容易达到饱和。

### 3.2 暗呼吸CO<sub>2</sub>回收利用对光合电子流分配的影响

植物的光合作用是光合能量和底物相互偶联的氧化还原反应(林植芳等, 2000)。因此, 可根据碳同化速率计算其 $J$ 。由于C<sub>4</sub>植物的光呼吸过程可以忽略不计, 那么从光合生理过程来看, 在常规大气条件下, C<sub>4</sub>植物光合作用正常进行时的碳代谢只有光合碳同化和暗呼吸。在有光条件下且当外界CO<sub>2</sub>浓度为0  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, C<sub>4</sub>植物光合碳同化过程被抑制, 而暗呼吸活动则正常进行。因此, 此时的表观光合速率测量值应为光下暗呼吸速率( $R_d$ )(康华靖等, 2014)。由表1的数据可知, 玉米和千穗谷的光下暗呼吸速率分别为0.24和0.28  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。玉米和千穗谷的暗呼吸速率( $R_n$ )测量值见表3, 分别为3.27和3.17  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。比较数据可知, 玉米和千穗谷的 $R_d$ 远小于其对应的 $R_n$ 。部分研究者认为这是由于暗呼吸速率受光强抑制(Foyer & Noctor, 2000; Yin *et al.*, 2011)。然而, 也有研究认为光呼吸和暗呼吸产生的CO<sub>2</sub>释放点靠近叶绿体内侧, 且没有边界层、气孔以及细胞壁的限制。因此, 其CO<sub>2</sub>极易被光合作用

重新利用(Loreto *et al.*, 1999)。<sup>13</sup>C同位素的研究已证实玉米叶片暗呼吸的CO<sub>2</sub>释放均可被光合作用重新利用(Loreto *et al.*, 2001)。康华靖等(2014)利用气体交换法的研究结果也表明, 植物 $R_d$ 的降低不是由于光强的抑制, 而是由于光下暗呼吸放出的CO<sub>2</sub>又重新回收利用所引起; 其回收利用效率随着光强的增加而增大。基于该观点来看, 更有利于理解当外界CO<sub>2</sub>浓度为0  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, 植物叶片的 $J$ 仍保持一定的数值。根据公式(6)计算出玉米和千穗谷的暗呼吸被重新回收利用部分( $R_e$ )见表3, 分别为3.02和2.89  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

从光合碳同化电子流分配来看, 当CO<sub>2</sub>浓度为0  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, 根据公式(3)可知, 如不考虑暗呼吸CO<sub>2</sub>回收利用, 玉米和千穗谷分配到C同化的电子流分别为0.96和1.12  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (表3); 如考虑暗呼吸CO<sub>2</sub>的回收利用, 玉米和千穗谷分配到C同化的电子流则分别为13.08和12.68  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (表3)。由此可见, CO<sub>2</sub>浓度为0  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时如不考虑暗呼吸CO<sub>2</sub>回收利用将严重低估光合碳同化电子流

表3 2 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强下玉米和千穗谷光合作用相关参数及电子流分配比较

Table 3 Comparison of photosynthetic parameters and allocation of electron flow in maize and grain amaranth at 2 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  light intensity

光合作用参数 Photosynthetic parameter ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	[CO <sub>2</sub> ] = 380 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$		[CO <sub>2</sub> ] = 0 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	
	玉米 Maize	千穗谷 Grain amaranth	玉米 Maize	千穗谷 Grain amaranth
$A_{c-\max}$	59.12	69.97	—	—
$R_n$	2.86	1.32	3.27	3.17
$R_d$	1.43	0.66	0.24	0.28
$R_e$	1.43	0.66	3.02	2.89
$J_{\max}$	262.41	393.07	—	—
$J_0$	—	—	22.22	27.43
$J_c$	242.20	282.52	0.96	1.12
$J_a$	20.21	110.55	21.26	26.31
$J_c$	247.92	285.16	13.08	12.68
$J_a$	14.49	107.91	9.14	14.75

$A_{c-\max}$ , 最大净光合速率(见表1);  $R_n$ , 暗呼吸速率(测量值);  $R_e$ , 暗呼吸CO<sub>2</sub>被重新回收利用部分(由公式(6)计算而来);  $J_{\max}$ , 最大电子传递速率(见表2);  $J_0$ , 零点电子传递速率(见表2);  $J_c$ , 碳同化电子流(根据公式(4)计算出);  $J_a$ , 其他途径电子流(根据公式(5)计算出);  $J'_c$ , 考虑暗呼吸CO<sub>2</sub>被重新回收利用而计算出的碳同化电子流;  $J'_a$ , 考虑暗呼吸CO<sub>2</sub>被重新回收利用而计算出的其他途径电子流。

$A_{c-\max}$ , maximum net photosynthetic rate (see Table 1);  $R_n$ , mitochondrial respiration rate (measured values);  $R_e$ , CO<sub>2</sub> recovery of mitochondrial respiration (calculated by the formula (6));  $J_{\max}$ , maximum electron transport rate (see Table 2);  $J_0$ , electron transport rate at zero CO<sub>2</sub> concentration;  $J_c$ , CO<sub>2</sub> assimilation electron flow (calculated by the formula (4));  $J_a$ , other ways of electron flow (calculated by the formula (5));  $J'_c$ , CO<sub>2</sub> assimilation electron flow considering mitochondrial respiration CO<sub>2</sub> reused;  $J'_a$ , other ways of electron flow considering mitochondrial respiration CO<sub>2</sub> reused.

分配。此外, 由于 $\text{CO}_2$ 浓度为 $380 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时的光下暗呼吸速率值难以直接测量。传统计算认为 $R_d$ 是 $R_n$ 的一半(Fila *et al.*, 2006)。由此根据公式(3)计算出 $\text{CO}_2$ 浓度为 $380 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, 如不考虑 $\text{CO}_2$ 的回收利用, 玉米和千穗谷碳同化所分配的电子流分别为 $242.20$ 和 $282.52 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (表3); 如考虑 $\text{CO}_2$ 的回收利用, 玉米和千穗谷碳同化所分配的电子流则分别为 $247.92$ 和 $285.16 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (表3)。由此可见,  $\text{CO}_2$ 浓度为 $380 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, 是否考虑暗呼吸 $\text{CO}_2$ 的回收利用对其光合碳同化电子流分配的影响较小。

而从光合电子流分配到其他途径来看, 当 $\text{CO}_2$ 浓度为 $0 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, 如不考虑暗呼吸 $\text{CO}_2$ 的回收利用, 玉米和千穗谷的其他途径所分配电子流分别为 $21.26$ 和 $26.31 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ; 如考虑暗呼吸 $\text{CO}_2$ 的回收利用, 玉米和千穗谷的其他途径所分配电子流分别为 $9.14$ 和 $14.75 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (表3)。由此可见,  $\text{CO}_2$ 浓度为 $0 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时如不考虑暗呼吸 $\text{CO}_2$ 的回收利用, 将严重高估其他途径的电子流分配。同样,  $\text{CO}_2$ 浓度为 $380 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, 如不考虑暗呼吸 $\text{CO}_2$ 的回收利用, 玉米和千穗谷的其他途径所分配电子流分别为 $20.21$ 和 $110.55 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ; 如考虑暗呼吸 $\text{CO}_2$ 的回收利用, 玉米和千穗谷的其他途径所分配电子流分别为 $14.49$ 和 $107.91 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  (表3)。由此可见,  $\text{CO}_2$ 浓度为 $380 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, 是否考虑暗呼吸 $\text{CO}_2$ 的回收利用对其他途径电子流分配的影响也相对较小, 尤其在千穗谷上表现得更为不明显。

### 3.3 玉米和千穗谷的光合电子流分配到非碳同化路径差异显著的原因及可能的解释

当 $\text{CO}_2$ 浓度为 $380 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, 根据考虑暗呼吸 $\text{CO}_2$ 的回收利用而计算出的玉米其他途径所分配电子流( $14.49 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )仅占其相应 $J_{\max}$  ( $262.41 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )的 $5.52\%$ 。由此可见, 在玉米中除光合碳同化外的其他路径, 如围绕PSII的电子循环(Miyake *et al.*, 2002)、围绕PSI的电子循环(Heber, 2002)、米勒反应等所消耗的电子流均占极小比例。这与目前在计算碳同化和光呼吸所分配的光合电子流时, 往往将其他途径分配的电子流视为常数或者忽略(Epron *et al.*, 1995; Valentini *et al.*, 1995)的做法相一致。比较其他途径电子传递速率值来看, 以 $\text{CO}_2$ 浓度为 $380 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时的数据为例(考虑暗呼吸

$\text{CO}_2$ 的回收利用), 玉米仅为 $14.49 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 而千穗谷高达 $107.91 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 两者相差6倍多。分析其可能的原因是与千穗谷和玉米的催化脱羧反应酶种类以及脱羧反应发生的部位不同有直接的关联(Taylor *et al.*, 2010; 冯瑞云等, 2011; 贺飞燕等, 2017; 李小博等, 2017)。玉米是NADP苹果酸酶(NADP-ME)型; 而千穗谷是NAD苹果酸酶(NAD-ME)型。玉米脱羧后形成的丙酮酸返回到叶肉细胞中, 由丙酮酸磷酸双激酶催化, 形成磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)然后重新接受 $\text{CO}_2$  (Taylor *et al.*, 2010; 冯瑞云等, 2011; 贺飞燕等, 2017); 而在千穗谷中形成的丙氨酸先在叶肉细胞质中转变为丙酮酸, 再生成PEP。由此可知, 在生成PEP方面, 千穗谷比玉米要多一步才能完成。这可能是导致千穗谷比玉米需要消耗更多的光合电子流和更容易达到 $\text{CO}_2$ 饱和的主要原因。

总之, 本文构建的 $J$ 对 $\text{CO}_2$ 响应模型可以很好地拟合玉米和千穗谷的 $J$ - $C_a$ 响应曲线, 给出的 $J_{\max}$ 、 $C_{a\text{-sat}}$ 和 $J_0$ 等相关参数与观测值高度相符。如果能综合利用模型I和模型II, 则可以为研究植物的光合特性、光合电子流对 $\text{CO}_2$ 的响应趋势、零点光合电子流和植物对逆境的响应提供有效的数学工具。同时, 也为人们从光合作用和光合电子流对 $\text{CO}_2$ 响应的角度研究 $C_4$ 植物中NADP-ME和NAD-ME两种亚型之间的差异提供一个新的视角。

**致谢** 温州市重点科技创新团队项目(C20150008)资助。

### 参考文献

- Baker NR (2008). Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis *in vivo*. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 89–113.
- Berry JA, Farquhar GD (1978). The  $\text{CO}_2$  concentrating function of  $C_4$  photosynthesis: A biochemical model. In: Hall D, Coombs J, Goodwin T eds. *The Proceedings of the Fourth International Congress on Photosynthesis*. Biochemical Society of London, London. 119–131.
- Collatz GJ, Ribas-Carbo M, Berry JA (1992). Coupled photosynthesis stomatal model for leaves of  $C_4$  plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 19, 519–538.
- Eichelmann H, Oja V, Peterson RB, Laisk A (2011). The rate of nitrite reduction in leaves as indicated by  $\text{O}_2$  and  $\text{CO}_2$  exchange during photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 62, 2205–2215.
- Epron D, Godard D, Cornic G, Genty B (1995). Limitation of

- net CO<sub>2</sub> assimilation rate by internal resistances to CO<sub>2</sub> transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill.). *Plant, Cell & Environment*, 18, 43–51.
- Farquhar GD, Busch FA (2017). Changes in the chloroplastic CO<sub>2</sub> concentration explain much of the observed Kok effect: A model. *New Phytologist*, 214, 570–584.
- Feng RY, Bai YF, Li P, Zhang WF, Wang YY, Yang WD (2011). Molecular cloning and expression analysis of C<sub>4</sub> phosphoenolpyruvate carboxylase gene from *A. hypochondriacus* L. *Acta Agronomica Sinica*, 37, 1801–1808. [冯瑞云, 白云凤, 李平, 张维锋, 王媛媛, 杨武德 (2011). 籽粒苋C<sub>4</sub>型磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶基因的克隆和表达. 作物学报, 37, 1801–1808.]
- Fila G, Badeck FW, Meyer S, Cerovic Z, Ghashghaie J (2006). Relationships between leaf conductance to CO<sub>2</sub> diffusion and photosynthesis in micropropagated grapevine plants, before and after *ex vitro* acclimatization. *Journal of Experimental Botany*, 57, 2687–2695.
- Foyer CH, Noctor G (2000). Oxygen processing in photosynthesis: Regulation and signaling. *New Phytologist*, 146, 359–388.
- Hatch MD (1987). C<sub>4</sub> photosynthesis: a unique blend of modified biochemistry, anatomy and ultrastructure. *Biochimica et Biophysica Acta*, 895, 81–106.
- He FY, Yan JJ, Bai YF, Feng RY, Zhang WF (2017). Prokaryotic expression and enzyme activity determination of C<sub>4</sub> key enzyme pyruvate phosphate dikinase gene in *Amaranth hypochondriacus*. *Acta Agriculturae Boreli-Sinica*, 32, 61–65. [贺飞燕, 闫建俊, 白云凤, 冯瑞云, 张维锋 (2017). 籽粒苋C<sub>4</sub>关键酶丙酮酸磷酸双激酶基因的原核表达及酶活性测定. 华北农学报, 32, 61–65.]
- Heber U (2002). Irrungen, Wirrungen? The Mehler reaction in relation to cyclic electron transport in C<sub>3</sub> plants. *Photosynthesis Research*, 73, 223–231.
- Kang HJ, Li H, Quan W, Ouyang Z (2014). Causes of decreasing mitochondrial respiration under light in four crops. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1110–1116. [康华靖, 李红, 权伟, 欧阳竹 (2014). 四种作物光下暗呼吸速率降低的原因. 植物生态学报, 38, 1110–1116.]
- Ku MSB, Agarie S, Nomura M, Fukayama H, Tsuchida H, Ono K, Hirose S, Toki S, Miyao M, Matsuoka M (1999). High-level expression of maize phosphoenolpyruvate carboxylase in transgenic rice plants. *Nature Biotechnology*, 17, 76–80.
- Li XB, Xu WG, Lei MY, Zhang QC, Wang HW, Li Y, Hua X, Gao C (2017). The response of photosynthetic characteristics of maize C<sub>4</sub>-type *pepc*, *ppdk* and *nadp-me* transgenic *Arabidopsis thaliana* to high light stress. *Molecular Plant Breeding*, 15, 911–919. [李小博, 许为钢, 雷明月, 张庆琛, 王会伟, 李艳, 华夏, 高崇 (2017). 转玉米C<sub>4</sub>光合途径*pepc*、*ppdk*、*nadp-me*基因拟南芥光合特性对强光胁迫的反应. 分子植物育种, 15, 911–919.]
- Liang XY, Liu SR (2017). A review on the FvCB biochemical model of photosynthesis and the measurement of A-C<sub>i</sub> curves. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 693–706. [梁星云, 刘世荣 (2017). FvCB生物化学光合模型及A-C<sub>i</sub>曲线测定. 植物生态学报, 41, 693–706.]
- Lin ZF, Peng CL, Sun ZJ, Lin GZ (2000). The influence of light intensity on photosynthetic electron transport partitioning in photorespiration for four subtropical forest species. *Science China (Ser C)*, 30, 72–77. [林植芳, 彭长连, 孙梓健, 林桂珠 (2000). 光强对4种亚热带森林植物光合电子传递向光呼吸分配的影响. 中国科学(C辑), 30, 72–77.]
- Loreto F, Delfine S, Di-marco G (1999). Estimation of photorespiratory carbon dioxide recycling during photosynthesis. *Australian Journal of Plant Physiology*, 26, 733–736.
- Loreto F, Velikova VB, Marco GDA (2001). Respiration in the light measured by <sup>12</sup>CO<sub>2</sub> emission in <sup>13</sup>CO<sub>2</sub> atmosphere in maize leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 28, 1103–1108.
- Miyake C (2010). Alternative electron flows (water-water cycle and cyclic electron flow around PSI) in photosynthesis: Molecular mechanisms and physiological functions. *Plant and Cell Physiology*, 51, 1951–1963.
- Miyake C, Yonekura K, Kobayashi Y, Yokota A (2002). Cyclic electron flow within PSII functions in intact chloroplasts from spinach leaves. *Plant and Cell Physiology*, 43, 951–957.
- Peltier G, Tolleter D, Billon E, Cournac L (2010). Auxiliary electron transport pathways in chloroplasts of micro algae. *Photosynthesis Research*, 106, 19–31.
- Silva-Pérez V, Furbank RT, Condon AG, Evans J (2017). Biochemical model of C<sub>3</sub> photosynthesis applied to wheat at different temperatures. *Plant, Cell and Environment*, 40, 1552–1564.
- Tang XL, Cao YH, Gu LH, Zhou BZ (2017a). Advances in photo-physiological responses of leaves to environmental factors based on the FvCB model. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 6633–6645. [唐星林, 曹永慧, 顾连宏, 周本智 (2017a). 基于FvCB模型的叶片光合生理对环境因子的响应研究进展. 生态学报, 37, 6633–6645.]
- Tang XL, Zhou BZ, Zhou Y, Ni X, Cao YH, Gu LH (2017b). Photo-physiological and photo-biochemical characteristics of several herbaceous and woody species based on FvCB model. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 1482–1488. [唐星林, 周本智, 周燕, 倪霞, 曹永慧, 顾连宏 (2017b). 基于FvCB模型的几种植本和木本植物光合生理生化特性. 应用生态学报, 28, 1482–1488.]
- Taylor L, Nunes-Nesi A, Parsley K, Leiss A, Leach G, Coates S, Wingler A, Fernie AR, Hibberd JM (2010). Cytosolic pyruvate, orthophosphate dikinase functions in nitrogen remobilization during leaf senescence and limits individual



- seed growth and nitrogen content. *Plant Journal*, 62, 641–652.
- Valentini R, Epron D, de Angelis P, Matteucci G, Dreyer E (1995). *In situ* estimation of net CO<sub>2</sub> assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in Tukey oak (*Q. cerris* L.) leaves: Diurnal cycles under different levels of water supply. *Plant, Cell and Environment*, 18, 631–640.
- von Caemmerer S (2013). Steady-state models of photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 36, 1617–1630.
- von Caemmerer S, Furbank RT (1999). Modeling of C<sub>4</sub> photosynthesis. In: Sage RF, Monson R eds. *C<sub>4</sub> Plant Biology*. Academic Press, San Diego, USA. 169–207.
- Xue X, Xu HM, Wu HY, Shen YB, Xiao JW, Wan YL (2017). Research progress of cyclic electron transport in plant photosynthesis. *Plant Physiology Journal*, 53, 145–158. [薛娴, 许会敏, 吴鸿洋, 沈应柏, 肖建伟, 万迎朗 (2017). 植物光合作用循环电子传递的研究进展. 植物生理学报, 53, 145–158.]
- Ye ZP (2010). A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO<sub>2</sub>. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 727–740. [叶子飘 (2010). 光合作用对光和CO<sub>2</sub>响应模型的研究进展. 植物生态学报, 34, 727–740.]
- Ye ZP, Wang YJ, Wang LL, Kang HJ (2017). Response of photorespiration of *Glycine max* leaves to light intensity and CO<sub>2</sub> concentration. *Chinese Journal of Ecology*, 36, 2535–2541. [叶子飘, 王怡娟, 王伶俐, 康华靖 (2017). 大豆叶片光呼吸对光强和CO<sub>2</sub>浓度的响应. 生态学杂志, 36, 2535–2541.]
- Yin XY, Sun ZP, Struik PC, Gu JF (2011). Evaluating a new method to estimate the rate of leaf respiration in the light by analysis of combined gas exchange and chlorophyll fluorescence measurements. *Journal of Experimental Botany*, 62, 3489–3499.

责任编辑: 杜 盛 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈  
听语音, 看问答