光系统II实际光化学量子效率对光的响应模型的比较

叶子飘^{1*} 胡文海² 闫小红^{2,3}

¹井冈山大学数理学院, 江西吉安 343009; ²井冈山大学生命科学学院, 江西吉安 343009; ³南京林业大学森林资源与环境学院, 南京 210037

摘要 为了比较光系统II实际光化学量子效率(Φ_{PSII})对光的响应机理模型(简称机理模型)、负指数模型和指数模型的优缺点, 用LI-6400-40B光合作用测定仪控制CO₂浓度和温度, 测量了剑叶金鸡菊(*Coreopsis lanceolata*)、黄荆(*Vitex negundo*)和大狼把草(*Bidens frondosa*)的电子传递速率(ETR)对光的响应曲线(ETR-I)和 Φ_{PSII} 对光的响应曲线($\Phi_{\text{PSII}}-I$), 然后用这3个模型分别拟合了这些数据。拟合结果表明: 3个模型都可以较好地拟合这3种植物的ETR-I的响应数据和 $\Phi_{\text{PSII}}-I$ 的响应数据, 但由指数模型拟合ETR-I和 $\Phi_{\text{PSII}}-I$ 的响应数据得到相应的饱和光强(PAR_{sat})和光系统II最大光能利用效率(F_v/F_m)之间存在显著差异, 且估算的饱和光强远低于实测值。由机理模型可知, Φ_{PSII} 不仅与光强的函数有关, 还与植物的内禀特性有关, 即与天线色素分子的本征光能吸收截面、激子的传递效率、能级的简并度、光化学反应常数、热耗散常数和处于最低激发态的平均寿命等参数有关。此外, 由机理模型还可知, Φ_{PSII} 随光强的增加而下降的原因是捕光色素分子的有效光能吸收截面随光强增加而降低。

关键词 光系统II; 实际光化学量子效率; 电子传递速率; 机理模型; 天线色素分子

引用格式: 叶子飘, 胡文海, 闫小红 (2016). 光系统II实际光化学量子效率对光的响应模型的比较. 植物生态学报, 40, 1208–1217. doi: 10.17521/cjpe.2015.0470

Comparison on light-response models of actual photochemical efficiency in photosystem II

YE Zi-Piao^{1*}, HU Wen-Hai², and YAN Xiao-Hong^{2,3}

¹Maths & Physics College, Jinggangshan University, Ji'an, Jiangxi 343009, China; ²School of Life Sciences, Jinggangshan University, Ji'an, Jiangxi 343009, China; and ³College of Forest Resources and Environment, Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, China

Abstract

Aims The objective of this study was to compare the merits and demerits of three models (i.e., a mechanistic model, a negative exponential model and an exponential model) to simulate the light-response curves of actual photochemical efficiency ($\Phi_{\text{PSII}}-I$). Moreover, it was to reveal the mechanism that Φ_{PSII} decreased with light intensity increasing.

Methods The electron transport rate (ETR) and the Φ_{PSII} of *Coreopsis lanceolata*, *Vitex negundo* and *Bidens frondosa* were measured by LI-6400-40B under controlled CO₂ concentrations and temperatures, then light-response curves of ETR-I and $\Phi_{\text{PSII}}-I$ were simulated by a mechanistic model, a negative exponential model and an exponential model, respectively.

Important findings The fitted results showed that ETR-I and $\Phi_{\text{PSII}}-I$ data of the three plants fit well to the three models. However, the saturation light intensity (PAR_{sat}) and maximum efficiency of photosystem II (F_v/F_m) estimated by exponential model for ETR-I and $\Phi_{\text{PSII}}-I$ were greatly different from the measured data. Moreover, the mechanistic model revealed that the Φ_{PSII} for the three species decreased with increasing I as the effective light energy absorption cross-section of light-harvesting pigments decreased. At the same time, it showed that Φ_{PSII} depended not only on I , but also on eigen-absorption cross-section of light-harvesting pigment, efficiency of exciton, photochemical constant, heat dissipation constant and average lifetime of light-harvesting pigment-protein complex in the lowest state.

Key words photosystem II; actual photochemical efficiency; electron transport rate; a mechanistic model; light-harvesting pigment-protein complex

Citation: Ye ZP, Hu WH, Yan XH (2016). Comparison on light-response models of actual photochemical efficiency in photosystem II. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1208–1217. doi: 10.17521/cjpe.2015.0470

光系统II (PSII)的实际光化学量子效率(Φ_{PSII})为PSII反应中心部分关闭时的实际原初光能捕获效率,表征作用光下PSII吸收光能用于原初醌电子受体 Q_A 还原的实际运行效率,是一个被广泛应用的荧光参数。由于它与通过PSII反应中心的线性电子传递(LET)有直接的联系,可快速地确定光强变化时或其他环境条件下PSII反应中心的作用效率(Baker, 2008),所以,它又被称为PSII的运行效率(PSII operating efficiency)。因此,研究它的变化规律具有重要的理论价值和实际意义(Ritchie & Bunthawin, 2010; Takahashi & Badger, 2011; Silsbe & Kromkamp, 2012; Niyogi & Truong, 2013; 安东升等, 2015)。

按照Genty等(1989)关于电子传递速率(ETR)或光合电子流(J)的理论, ETR的大小可以由公式 $\text{ETR} = \alpha' \times \beta' \times \Phi_{\text{PSII}} \times I$ 得到, 式中的 Φ_{PSII} 就是PSII的实际光化学量子效率, α' 、 β' 、 I 分别为光能在PSII和PSI的分配系数(无量纲)、叶片的光吸收系数(无量纲)和光强。而 $\Phi_{\text{PSII}} = (F'_\text{m} - F_\text{s})/F'_\text{m}$ (Genty *et al.*, 1989; Krall & Edward, 1992), 其中 F'_m 为光下的最大荧光, F_s 为光下稳态荧光。实验结果表明: Φ_{PSII} 是一个依赖光强的函数, 它随光强的增加而下降(Genty *et al.*, 1989; Krall & Edward, 1992; Ritchie, 2008; Ritchie & Bunthawin, 2010; Silsbe & Kromkamp, 2012; 冯汉青等, 2014; 安东升等, 2015; 林绿等, 2015; Ware *et al.*, 2015)。同时, Φ_{PSII} 也可以由几个经验模型直接拟合(Laws *et al.*, 2002; Smyth *et al.*, 2004; Ritchie, 2008; Ritchie & Bunthawin, 2010; Silsbe & Kromkamp, 2012), 但这些经验模型主要应用于藻类和浮游植物(Laws *et al.*, 2002; Smyth *et al.*, 2004; Silsbe & Kromkamp, 2012)和少数几种陆生植物(Ritchie, 2008; Ritchie & Bunthawin, 2010), 其他陆生植物应用较少。已有的研究表明: 由指数模型分别拟合ETR对光的响应曲线(ETR-I)和 Φ_{PSII} 对光的响应曲线(Φ_{PSII} -I)的响应数据得到相应的饱和光强(PAR_{sat})和植物经过暗适应的PSII最大光能利用效率 F_v/F_m (F_v 为可变荧光, F_m 为最大荧光产量)差异较大, 且所估算的饱和光强与实际测量值差异较大(Laws *et al.*, 2002; Smyth *et al.*, 2004; Silsbe & Kromkamp, 2012); 负指数模型拟合ETR-I和 Φ_{PSII} -I的响应数据得到的饱和光强与实测值符合, 但由此模型得到光强为0时的最大光化学量子效率(Φ_{PSIImax})之间存在较大的差异(Ritchie, 2008)。由此可知, 由负指数和指数模

型拟合ETR-I和 Φ_{PSII} -I的响应曲线分别得到的 Φ_{PSIImax} 之间和 F_v/F_m 之间存在明显差异, 但尚不清楚产生这种现象的原因。此外, 这两个模型也不能解释为什么植物的 Φ_{PSII} 会随光强的增加而下降。正是由于存在这两个问题, 所以限制了这些模型的应用。

而由 $\Phi_{\text{PSII}} = (F'_\text{m} - F_\text{s})/F'_\text{m}$ 的定义可知, Φ_{PSII} 与光合作用原初反应中的PSII的开闭和天线色素分子发射的荧光过程紧密相连。首先, 天线色素分子吸收光能后将由基态跃迁到高能态, 然后这些激发能将分配到光化学反应、热耗散和发射叶绿素荧光这3条主要途径且它们彼此竞争(Oxborough, 2004; Baker, 2008), 这种分配过程直接影响到随后的光合电子传递与同化力的形成。而原初反应是一个纯粹的物理过程, 涉及天线色素分子的光能吸收、量子态的改变、激子的共振传递和退激发等, 这些过程又是由天线色素分子的内禀特性所决定的(Govindjee, 2002; Baker, 2008; Richter *et al.*, 2008; Panitchayangkoon *et al.*, 2010; Sarovar *et al.*, 2010)。此外, 光合作用也与光合能力的形成(如ATP和NADPH的形成)(Govindjee, 2002; Nelson & Yocum, 2006; Ye *et al.*, 2013a, 2013b)和与碳同化相连的酶动力过程有关(Lin *et al.*, 2015)。由此推测: (1) Φ_{PSII} 的大小应该与植物的天线色素分子、PSII的内禀特性和酶动力学过程密切相关; (2) Φ_{PSII} 随光强的增加而下降可能与捕光色素分子的有效光能有关; (3)由负指数和指数模型拟合ETR-I和 Φ_{PSII} -I的响应曲线分别得到的 Φ_{PSIImax} 之间和 F_v/F_m 之间明显存在差异可能是由于LI-6400-40B荧光仪设定的叶片光能吸收系数为0.84和光能在PSII和PSI之间的分配比例为0.5并非适合所有的植物。

针对以上的3个推测, 在本研究中, 首先, 我们基于光合电子流对光的响应机理模型(Ye *et al.*, 2013a, 2013b)推导出 Φ_{PSII} 对光的响应模型, 确定其变化规律与PSII天线色素分子的内禀特性之间的关系; 其次, 利用 Φ_{PSII} 对光响应的机理模型、负指数模型和指数模型分别拟合剑叶金鸡菊(*Coreopsis lanceolata*)、黄荆(*Vitex negundo*)和大狼把草(*Bidens frondosa*)在正常条件下 Φ_{PSII} 对光的响应曲线, 判断所推导的 Φ_{PSII} 对光的响应模型是否合理和有效, 并与负指数模型和指数模型的拟合结果进行比较, 以确定这些模型的优缺点; 再次, 用所测量的ETR对

光的响应数据验证我们的推测,即植物的 Φ_{PSII} 随光强的增加而下降可能与其天线色素分子的有效光能吸收截面特性密切相关;最后,利用所拟合的结果确定LI-6400-40B荧光仪设定的叶片光能吸收系数为0.84和光能在PSII和PSI的分配比例为0.5是否适合剑叶金鸡菊、黄荆和大狼把草。因此,这些问题的探讨将为研究植物的 Φ_{PSII} 对光的响应以及 Φ_{PSII} 随光强的增加而下降的机理提供理论基础,同时也为研究植物的 ETR - I 和 Φ_{PSII} - I 提供数学工具。

1 材料和方法

1.1 材料

供试材料为自然生长在江西省吉安市井冈山大学校园内的剑叶金鸡菊、黄荆和大狼把草。

1.2 测定及计算方法

在2013年6月连续的几个晴天内,在9:00–11:30和14:30–16:30,随机选5株长势较为一致的健壮植株用LI-6400-40B (LI-COR, Lincoln, USA)测定其 ETR 对光的响应曲线和其他参数。在测定过程中,气室 CO_2 浓度控制为 $(390 \pm 2) \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,气室温度设置为 $(35 \pm 1) ^\circ\text{C}$,气室的空气相对湿度设置为50%–70%。光合有效辐射(PAR)设置为2 000、1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、200、100、50和 $0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 共13个水平,并分别于各光强下测定剑叶金鸡菊、黄荆和大狼把草的光合电子流(J)或 ETR 和其他参数,每个测定点的响应时间在120 s以上。然后分别用植物光合电子流对光响应的机理模型、负指数模型和指数模型拟合这3种植物的光合电子流对光的响应曲线,得到其光响应曲线的初始斜率(α)或光强为0时的最大光化学量子效率(Φ_{PSIImax})或植物经过暗适应的PSII最大光化学量子产量(F_v/F_m)、饱和光强(PAR_{sat})、最大光合电子流(J_{max})或最大电子传递速率(ETR_{max}),并用相关的参数估算天线色素分子的有效光能吸收截面对光的响应曲线等。

1.3 机理模型的推导

植物叶片的天线色素分子吸收的光能将在光化学反应、热耗散和荧光发射等3条途径上竞争分配(Oxborough, 2004; Baker, 2008), Ye等(2013a, 2013b)在此基础上构建了一个 ETR 对光的响应机理模型。其数学表达式为:

$$ETR = \frac{\alpha' \beta' N_0 \sigma_{ik} \varphi}{S} \times \frac{1 - \frac{(1 - g_i/g_k) \sigma_{ik} \tau}{\xi_3 + (\xi_1 k_p + \xi_2 k_D) \tau}}{1 + \frac{(1 + g_i/g_k) \sigma_{ik} \tau}{\xi_3 + (\xi_1 k_p + \xi_2 k_D) \tau}} I \quad (1)$$

式中的符号如 φ 、 N_0 、 S 、 g_i 、 g_k 、 k_p 、 k_D 、 ξ_1 、 ξ_2 、 ξ_3 、 σ_{ik} 和 τ 等皆为描述天线色素分子物理特性的参数,详见相关文献(Ye *et al.*, 2013a, 2013b; 叶子飘等, 2014), α' 为叶片的光吸收系数, β' 为光能在PSII和PSI两个光系统中的分配比例。其中 α' 一般取值为0.84 (Ehleringer & Pearcy, 1983; Krall & Edwards, 1992), β' 一般取值为0.5 (Ehleringer & Pearcy, 1983; Krall & Edwards, 1992; Major & Dunton, 2002)。

由于在一定的环境下植物叶片天线色素分子的物理参数是确定的,可以假设: $\alpha = \alpha' \beta' N_0 \varphi \sigma_{ik} / S$ ($\mu\text{mol electrons} \cdot (\mu\text{mol photons})^{-1}$), $\beta = ((1 - g_i/g_k) \sigma_{ik} \tau) / (\xi_3 + (\xi_1 k_p + \xi_2 k_D) \tau)$ ($\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot (\mu\text{mol photons})^{-1}$), $\gamma = ((1 + g_i/g_k) \sigma_{ik} \tau) / (\xi_3 + (\xi_1 k_p + \xi_2 k_D) \tau)$ ($\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot (\mu\text{mol photons})^{-1}$), 那么公式(1)可以简化为:

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

由公式(2)可以得到植物叶片的饱和光强(PAR_{sat})和最大电子传递速率(ETR_{max})分别为:

$$PAR_{\text{sat}} = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)/\beta} - 1}{\gamma} \quad \text{和} \quad ETR_{\text{max}} = \alpha \left(\frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2$$

此外,按照Krall和Edward (1992)给出的光合电子流对光的响应公式:

$$ETR = \alpha' \beta' \Phi_{\text{PSII}} I \quad (3)$$

对比公式(1)和公式(3),可以得到 Φ_{PSII} 与光强之间的关系式为:

$$\Phi_{\text{PSII}} = \frac{N_0 \sigma_{ik} \varphi}{S} \times \frac{1 - \frac{(1 - g_i/g_k) \sigma_{ik} \tau}{\xi_3 + (\xi_1 k_p + \xi_2 k_D) \tau}}{1 + \frac{(1 + g_i/g_k) \sigma_{ik} \tau}{\xi_3 + (\xi_1 k_p + \xi_2 k_D) \tau}} I \quad (4)$$

由公式(4)可知, Φ_{PSII} 不仅与光强存在非线性关系,还与天线色素分子的本征光能吸收截面(σ_{ik})、天线色素分子数(N_0)、激子的传递效率(φ)、激子处于最低激发态的平均寿命(τ)、光化学反应速率(k_p)和热耗散速率(k_D)、天线色素分子处于基态 i 的简并度(g_i)和激发态 k 的简并度(g_k)等参数存在密切的关系。

假设 $\omega = N_0 \varphi \sigma_{ik} / S$ ($\mu\text{mol electrons} \cdot (\mu\text{mol photons})^{-1}$), 那么公式(4)可以简化为:

$$\Phi_{\text{PSII}} = \omega \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} \quad (5)$$

这里的 ω 是 $\Phi_{\text{PSII}}-I$ 曲线的初始斜率。由公式(5)可知, Φ_{PSII} 随光强的增加而非线性下降。对比公式(2)和公式(5)可知, $\alpha/\omega = \alpha'\beta'$,由此也可以确定Dual-PAM-100所推荐的 α' 和 β' 的值分别为0.84和0.5是否合理。

由公式(1)我们还可以得到天线色素分子有效光能吸收截面(σ'_{ik})与光强之间的关系(Ye *et al.*, 2013a, 2013b)为:

$$\sigma'_{ik} = \frac{\sigma_{ik}}{1 + \frac{(1 + g_i/g_k)\sigma_{ik}\tau I}{\xi_3 + (\xi_1 k_p + \xi_2 k_D)\tau}} \left[1 - \frac{(1 - g_i/g_k)\sigma_{ik}\tau I}{\xi_3 + (\xi_1 k_p + \xi_2 k_D)\tau} \right] \quad (6)$$

由公式(6)可知, σ'_{ik} 随光强的增加呈非线性下降。对比公式(6)和公式(4)可知,对于一定植物在一定环境条件下, Φ_{PSII} 与 σ'_{ik} 成正比,即:

$$\Phi_{\text{PSII}} = N_0 \phi \sigma'_{ik} / S \quad (7)$$

1.4 经验模型的介绍

现有拟合 $\Phi_{\text{PSII}}-I$ 曲线的经验模型有负指数模型(Ritchie, 2008; Ritchie *et al.*, 2010)、指数模型(Webb *et al.*, 1974; Smyth *et al.*, 2004; Silsbe & Kromkamp, 2012)和正切函数模型(Webb *et al.*, 1974; Smyth *et al.*, 2004),其中以负指数模型和指数模型应用最为广泛。负指数模型(Ritchie, 2008; Ritchie *et al.*, 2010)的数学表达式是:

$$\Phi_{\text{PSII}} = \Phi_{\text{PSIImax}} e^{-k_w I} \quad (8)$$

式中的 Φ_{PSIImax} 是光强为0时的最大光化学量子效率, k_w 是一个常数, I 为光强。与公式(8)相对应的 ETR 对光的响应模型的数学表达式为:

$$ETR = \alpha' \beta' I \Phi_{\text{PSIImax}} e^{-k_w I} \quad (9)$$

由公式(9)可以得到植物叶片的饱和光强和最大电子传递速率分别为: $PAR_{\text{sat}} = 1/k_w$ 和 $ETR_{\text{max}} = \alpha' \beta' PAR_{\text{sat}} \Phi_{\text{PSIImax}} e^{-1}$ 。

指数模型(Webb *et al.*, 1974; Smyth *et al.*, 2004; Silsbe & Kromkamp, 2012)的数学表达式是:

$$\Phi_{\text{PSII}} = \frac{F_v}{F_m} \times \frac{PAR_{\text{sat}}}{I} [1 - \exp(-I/PAR_{\text{sat}})] \quad (10)$$

式中的 PAR_{sat} 、 F_v/F_m 和 I 与以上的定义相同。由公式(10)可以直接估算出植物叶片的饱和光强(PAR_{sat})。与公式(10)相对应的光合电子流对光的响应模型的数学表达式为:

$$ETR = \alpha' \beta' (F_v/F_m) PAR_{\text{sat}} [1 - \exp(-I/PAR_{\text{sat}})] \quad (11)$$

此外,由公式(11)也可以直接估算植物叶片的 PAR_{sat} ,最大电子传递速率则为: $ETR_{\text{max}} = \alpha' \beta' (F_v/F_m) PAR_{\text{sat}} [1 - \exp(-1)]$ 。

1.5 数据处理

$ETR-I$ 曲线和 $\Phi_{\text{PSII}}-I$ 曲线的实验数据处理用SPSS 12.5;用Origin 7.0作图,然后用Adobe Illustrator CS5进行图形处理,采用SPSS 12.5作方差差异显著性分析、ANOVA检验和配对样本 t 检验,用DPS 7.05软件作模型分析。本文将用AIC信息准则并结合确定系数(R^2)对3个模型的拟合结果进行比较,并判断3个模型的优缺点。其中AIC的计算参考Akaike (1973)的方法, R^2 则是直接由SPSS 12.5在拟合数据后给出。AIC值越小,说明拟合的模型既精度高又简洁; R^2 是衡量所建立模型效果好坏的指标之一,其值越大表明模型拟合得越好。此外,为了比较 α/ω 与0.42 ($\alpha'\beta' = 0.42$)之间是否存在显著性差异,本文对此进行了配对样本 t 检验,显著性水平设定为 $\alpha = 0.05$ 。文中的图和表中的部分数据均用平均值 $\pm$ 标准误差表示。

1.6 叶绿素含量的测定

取测定完光合电子流和净光合速率对光的响应曲线的成熟叶片,在不同叶片上取直径0.7 cm的叶圆片30片,分3组,分别浸入10 mL 80%丙酮的提取液中,盖紧样品瓶盖并密封,避光低温放置48 h至叶圆片无色。然后参照Arnon (1949)的方法测量叶绿素的含量,重复5次取平均值。

2 实验结果和分析

2.1 3种植物叶片的电子传递速率对光的响应曲线($ETR-I$ 响应曲线)

植物的光合电子流对光的响应曲线一般可以分为3个阶段(Ralph & Gademann, 2005):第一阶段是光合电子流随光强的增加而几乎线性增加;第二阶段是光合电子流随光强的增加缓慢增加到一个平台;第三阶段是光合电子流随光强的增加而下降,出现光PSII的动力学下调(每个光强点的测量时间小于60 s)或光抑制现象(每个光强点的测量时间大于180 s)。由图1可知,剑叶金鸡菊和大狼把草的光合电子流随光强的增加而下降,而黄荆的光合电子流随光强的增加一直在增加,尚未出现下降。

由图1和表1可知,由公式(2)和(9)得到剑叶金

图1 剑叶金鸡菊(A)、黄荆(B)和大狼把草(C)的电子传递速率对光的响应曲线($ETR-I$) (平均值 $\pm$ 标准误差)。公式(2)为 $ETR = \alpha (1 - \beta I) / (1 + \gamma I)$, 其中 α 为 $ETR-I$ 的初始斜率, β 为光抑制项, γ 为光饱和项, I 为光强; 公式(9)为 $ETR = \alpha' \beta' I \Phi_{PSII\max} e^{-k_w I}$, 其中 α' 为叶片光能吸收系数, β' 为光能在2个光系统的分配比例, $\Phi_{PSII\max}$ 为光强为0时的最大光化学量子效率, k_w 是一个常数; 公式(11)为 $ETR = \alpha' \beta' (F_v/F_m) PAR_{\text{sat}} [1 - \exp(-I/PAR_{\text{sat}})]$, 其中 F_v/F_m 为光系统II的最大光量子效率, PAR_{sat} 为饱和光强。

Fig. 1 Light-response curves of electron transport rate ($ETR-I$) for *Coreopsis lanceolata* (A), *Vitex negundo* (B) and *Bidens frondosa* (C) (mean $\pm$ SE). Equation (2) is $ETR = \alpha (1 - \beta I) / (1 + \gamma I)$. Here α is the initial slope of $ETR-I$, β is the photoinhibition term, γ is the saturation term, I is light intensity; Equation (9) is $ETR = \alpha' \beta' I \Phi_{PSII\max} e^{-k_w I}$. Here α' is the light absorption coefficient of leaf, β' is the light energy distribution coefficient between photosystem II and photosystem I, $\Phi_{PSII\max}$ is the maximum photochemical quantum efficiency while $I = 0$, k_w is a constant; Equation (11) is $ETR = \alpha' \beta' (F_v/F_m) PAR_{\text{sat}} [1 - \exp(-I/PAR_{\text{sat}})]$. Here F_v/F_m is the maximum quantum of photosystem II, PAR_{sat} is the saturation irradiance.

鸡菊、黄荆和大狼把草的最大光合电子流和饱和光强与实测值高度符合, 而由公式(11)得到的 $ETR_{\max}$ 分别为156.5、155.99和86.67 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 测量值则分别约为230.4、228.8和135.8 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 估算值分别约为实测值的67.8%、68.2%和63.8%; 由公式(11)得到的 PAR_{sat} 分别为617.83、633.1和395.2 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 测量值分别约为1 600、1 750和1 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 估算值尚未达到实测值的一半(表1)。此外, 由表1的数据可知, 公式(2)、(9)和(11)拟合3种植物的光合电子流对光的响应曲线的 R^2 都在0.994以上。如果用确定系数的大小表示模型的拟合与实际测量曲线的符合度, 那么(2)式的拟合效果最好, (11)式的拟合效果最差。如果以AIC值的大小作为衡量标准, 则以公式(9)的拟合效果最好, 公式(11)的拟合效果最差(表1)。

2.2 三种植物叶片的PSII实际光化学量子效率对光的响应曲线($\Phi_{PSII}-I$)

由图2可知, 3种植物的 Φ_{PSII} 随光强的增加而非线性下降, 且剑叶金鸡菊和黄荆的下降速度略有差异, 但大狼把草的 Φ_{PSII} 随光强的增加而下降的速度最快。由图2还可知, 3个模型都能较好地拟合剑叶金鸡菊、黄荆和大狼把草的 $\Phi_{PSII}-I$ 曲线, R^2 超过0.984。此外, 由表2的数据可知, 如果仅从 R^2 值的大小衡量3个模型的优劣, 那么以机理模型的拟合效果最好, 指数模型最差; 如果以AIC值的大小衡量, 那么以负指数模型的拟合效果最好, 拟合效果最差的是指数模型。

除了可用公式(9)和(11)拟合 $ETR-I$ 曲线分别得到这3种植物的 $\Phi_{PSII\max}$ 和 F_v/F_m 的值外, 也可以由公式(8)和(10)拟合 $\Phi_{PSII}-I$ 曲线得到这3种植物的 $\Phi_{PSII\max}$ 和 F_v/F_m 的值(表2)。此外, 由公式(11)和(10)分别拟合 $ETR-I$ 曲线和 $\Phi_{PSII}-I$ 曲线得到的 PAR_{sat} 有较大的差异。比如, 由公式(11)拟合剑叶金鸡菊的 $ETR-I$ 曲线得到的 PAR_{sat} 为617.83 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 而由公式(10)拟合剑叶金鸡菊的 $\Phi_{PSII}-I$ 曲线得到的 PAR_{sat} 为824.95 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 后者是前者的1.33倍。

2.3 3个模型拟合3种植物的 $\Phi_{PSII\max}$ 、 F_v/F_m 和 a/ω 的结果比较

由(8)和(9)式可以估算植物的 $\Phi_{PSII\max}$, 由(10)和(11)式可以估算植物的 F_v/F_m , 但对比表1和表2中的数据可知, 由(8)和(9)式估算同种植物的 $\Phi_{PSII\max}$ 得到的值并不相同, 由(10)和(11)式估算同种植物的

图2 剑叶金鸡菊(A)、黄荆(B)和大狼把草(C)的实际光量子效率对光的响应曲线($\Phi_{\text{PSII}}-I$) (平均值 $\pm$ 标准误差)。公式(5)为 $\Phi_{\text{PSII}} = \omega(1-\beta I) / (1 + \gamma I)$, 其中 ω 为 $\Phi_{\text{PSII}}-I$ 的初始斜率; 公式(8)为 $\Phi_{\text{PSII}} = \Phi_{\text{PSIImax}} e^{-k_w I}$, 公式(10)为 $\Phi_{\text{PSII}} = (F_v/F_m) PAR_{\text{sat}} / I (1 - \exp(-I/PAR_{\text{sat}}))$ 。 β 、 γ 、 F_v/F_m 、 Φ_{PSIImax} 、 k_w 和 PAR_{sat} 的定义同图1。

Fig. 2 Light-response curves of Φ_{PSII} for *Coreopsis lanceolata* (A), *Vitex negundo* (B) and *Bideas frondosa* (C) (mean $\pm$ SE). Equation (5) is $\Phi_{\text{PSII}} = \omega(1-\beta I) / (1 + \gamma I)$. Here ω is the initial slope of $\Phi_{\text{PSII}}-I$; Equation (8) is $\Phi_{\text{PSII}} = \Phi_{\text{PSIImax}} e^{-k_w I}$; Equation (10) is $\Phi_{\text{PSII}} = (F_v/F_m) PAR_{\text{sat}} / I (1 - \exp(-I/PAR_{\text{sat}}))$. The definition of β , γ , F_v/F_m , Φ_{PSIImax} , k_w and PAR_{sat} see Fig. 1.

F_v/F_m 得到的值也不相同。例如, 用(9)式得到剑叶金鸡菊的 Φ_{PSIImax} 为0.859, 而由(8)式得到剑叶金鸡菊的 Φ_{PSIImax} 为0.771, 前者是后者的1.114倍。为了确定这些模型估算的 Φ_{PSIImax} 之间和 F_v/F_m 之间是否存在差异, 对拟合结果进行了ANOVA检验, 发现用(8)和(9)式分别得到的剑叶金鸡菊和黄荆的 Φ_{PSIImax} 值之间存在显著差异(表3); 同时也对由(10)和(11)式估算的植物 F_v/F_m 的值进行了ANOVA检验, 发现用(10)和(11)式分别得到的剑叶金鸡菊(和黄荆)的 F_v/F_m 值之间也存在显著差异(表3)。此外, 由配对样本 t 检验得知: 由(2)式和(9)式或(5)式和(8)式得到3种植物的 PAR_{sat} 与实测值之间不存在显著差异, 而与(10)或(11)式得到3种植物的 PAR_{sat} 与实测值之间则存在显著差异(数据没有给出)。

此外, 对 α/ω 和0.42 ($\alpha'\beta' = 0.42$)之间进行了配对样本 t 检验, 发现剑叶金鸡菊和黄荆的 α/ω 和0.42存在显著差异(表3)。由此可知剑叶金鸡菊、黄荆和大狼把草的 α/ω 值分别为0.455、0.468和0.474, 这3个值都比LI-6400-40B给出 $\alpha'\beta'$ 的推荐值0.42大。

2.4 三种植物天线色素分子的有效光能吸收截面对光的响应曲线($\sigma'_{\text{ik}}-I$)

天线色素分子的有效光能吸收截面(σ'_{ik})表示其不同光强下天线色素分子捕获光子能力的大小。由图3可知, 剑叶金鸡菊、黄荆和大狼把草的天线色素分子有效光能吸收截面随光强的增加而下降, 表明这3种植物随光强的增加其捕获光子的能力都在逐渐变小。由图3和表1的数据可知, 剑叶金鸡菊和黄荆天线色素分子在高光强($2000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)时, 它们的有效光能吸收截面几乎相同, 约为 $1.85 \times 10^{-21} \text{ m}^2$, 表明这两种植物在高光强时依然可以吸收较多的光能。而大狼把草天线色素分子的有效光能吸收截面在高光强($2000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)时约为 $1.02 \times 10^{-21} \text{ m}^2$, 表明在高光强时, 它吸收的光能比剑叶金鸡菊和黄荆少81%左右。

此外, 对比图3和图2可知, 剑叶金鸡菊、黄荆和大狼把草的 $\Phi_{\text{PSII}}-I$ 曲线与它们的 $\sigma'_{\text{ik}}-I$ 曲线非常相似。

3 讨论和结论

首先, 基于光合电子流对光响应的机理模型构建了一个 Φ_{PSII} 对光的响应模型。由 $\Phi_{\text{PSII}}-I$ 模型可知, Φ_{PSII} 不仅与光强有关, 而且还与植物天线色素的内禀特性存在非线性的关系, 即 Φ_{PSII} 的大小除了与叶

表1 三种模型对三种植物光合电子流对光曲线的拟合参数

Table 1 The measured data and fitted values for *Coreopsis lanceolata*, *Vitex negundo* and *Bidens frondosa* using three models

光合参数 Photosynthetic parameter	剑叶金鸡菊 <i>C. lanceolata</i>				黄荆 <i>V. negundo</i>				大狼把草 <i>B. frondosa</i>			
	公式(2) Equation (2)	公式(9) Equation (9)	公式(11) Equation (11)	测量值 Measured value	公式(2) Equation (2)	公式(9) Equation (9)	公式(11) Equation (11)	测量值 Measured value	公式(2) Equation (2)	公式(9) Equation (9)	公式(11) Equation (11)	测量值 Measured value
ETR-I的初始斜率 Initial slope of ETR-I ($\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$)	0.347	$\Phi_{\text{PSII}\text{max}}$ (0.859)	F_v/F_m (0.954)	—	0.352	$\Phi_{\text{PSII}\text{max}}$ (0.834)	F_v/F_m (0.928)	—	0.315	$\Phi_{\text{PSII}\text{max}}$ (0.675)	F_v/F_m (0.820)	—
最大电子传递速率 Maximu electron transport rate ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	232.3	231.3	156.5	230.4	230.2	229.8	155.99	≈228.8	136.7	137.28	86.67	≈135.8
饱和光强 Saturation irradiance ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	1 641.7	1 742.2	617.83	≈1 600	1 740.9	1 782.5	633.1	≈1 750	1 394.5	1 326.3	395.2	≈1 400
叶绿素含量 Chlorophyll content ($\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$)	253.68				268.18				286.33			
本征截面 Eign-absorption cross section (10^{-21} m^2)	5.41	—	—	—	5.19	—	—	—	4.35	—	—	—
决定系数 Determined coefficient	1.000	0.998	0.995	—	0.999	0.999	0.997	—	0.998	0.997	0.995	—
AIC信息准则 Akaike's information criterion	7.40	7.34	9.22	—	8.34	7.48	8.78	—	7.74	7.27	8.46	—

公式(2)、(9)、(11)同图1。

Equation (2), Equation (9), Equation (11) see Fig. 1.

表2 三种模型对三种植物叶片的 $\Phi_{\text{PSII}}-I$ 曲线的拟合参数

Table 2 The measured data and fitted values for *Coreopsis lanceolata*, *Vitex negundo* and *Bidens frondosa* using three models

光合参数 Photosynthetic parameter	剑叶金鸡菊 <i>C. lanceolata</i>				黄荆 <i>V. negundo</i>				大狼把草 <i>B. frondosa</i>			
	公式(5) Equation (5)	公式(8) Equation (8)	公式(10) Equation (10)	测量值 Measured value	公式(5) Equation (5)	公式(8) Equation (8)	公式(10) Equation (10)	测量值 Measured value	公式(5) Equation (5)	公式(8) Equation (8)	公式(10) Equation (10)	测量值 Measured value
$\Phi_{\text{PSII}}-I$ 的初始斜率 Initial slope of $\Phi_{\text{PSII}}-I$ ($\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$)	0.763	$\Phi_{\text{PSII}\text{max}}$ (0.771)	F_v/F_m (0.779)	—	0.752	$\Phi_{\text{PSII}\text{max}}$ (0.759)	F_v/F_m (0.767)	—	0.665	$\Phi_{\text{PSII}\text{max}}$ (0.678)	F_v/F_m (0.674)	—
饱和光强 Saturation irradiance ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	1 642.9	1 744.9	824.95	≈1 600	1 712.7	1 763.3	830.33	≈1 750	1 406.7	1 331.2	448.50	≈1 400
决定系数 Determined coefficient	0.995	0.992	0.984	—	0.996	0.994	0.986	—	0.996	0.995	0.991	—
AIC信息准则 Akaike's information criterion	-2.49	-2.75	-2.03	—	-2.79	-3.04	-2.20	—	-2.51	-3.06	-2.46	—

公式(5)、(8)、(10)同图2。

Equation (5), Equation (8), Equation (10) see Fig. 2.

表3 三种模型对三种植物叶片的 $\Phi_{\text{PSII}}-I$ 曲线的拟合参数(平均值±标准误差)

Table 3 The fitted values of $\Phi_{\text{PSII}}-I$ curves for *Coreopsis lanceolata*, *Vitex negundo* and *Bidens frondosa* using three models (mean ± SE)

	剑叶金鸡菊 <i>C. lanceolata</i>		黄荆 <i>V. negundo</i>		大狼把草 <i>B. frondosa</i>	
	$\Phi_{\text{PSII}\text{max}}$	F_v/F_m	$\Phi_{\text{PSII}\text{max}}$	F_v/F_m	$\Phi_{\text{PSII}\text{max}}$	F_v/F_m
公式(8) Equation (8)	0.859 ± 0.011^a	—	0.834 ± 0.005^a	—	0.678 ± 0.059^a	—
公式(9) Equation (9)	0.771 ± 0.004^b	—	0.759 ± 0.006^b	—	0.675 ± 0.051^a	—
公式(10) Equation (10)	—	0.954 ± 0.019^a	—	0.928 ± 0.005^a	—	0.820 ± 0.079^a
公式(11) Equation (11)	—	0.779 ± 0.004^b	—	0.767 ± 0.006^b	—	0.674 ± 0.029^a
α/ω	$0.455 \pm 0.007^*$		$0.468 \pm 0.008^*$		$0.474 \pm 0.023^{\text{ns}}$	

公式(8)、(9)、(10)、(11)同图1和图2。不同小写字母(a和b)表示同一参数在相同模型间存在显著性差异($p < 0.05$)。*, α/ω 和0.42 ($\alpha/\beta^* = 0.42$)之间存在显著性差异($p < 0.05$)。

Equation (8), Equation (9), Equation (10), Equation (11) see Fig. 1 and Fig. 2. Different letters (a and b) indicate statistical significance at $p < 0.05$ between the same model. *, significant difference ($p < 0.05$) between α/ω and 0.42 ($\alpha/\beta^* = 0.42$).

图3 剑叶金鸡菊(A)、黄荆(B)和大狼把草(C)的有效光能吸收截面对光的响应曲线($\sigma'_{ik}-I$)(平均值 $\pm$ 标准误差)。

Fig. 3 Light-response curves of effective light energy absorption cross-section ($\sigma'_{ik}-I$) for *Coreopsis lanceolata* (A), *Vitex negundo* (B) and *Bidens frondosa* (C)(mean $\pm$ SE).

绿素的含量有关外, 还与天线色素分子的本征光能吸收截面和激子的传递效率等有关。

其次, 指数模型和负指数模型主要用于藻类(Laws *et al.*, 2002; Ritchie, 2008)、浮游植物(Smyth *et al.*, 2004; Silsbe & Kromkamp, 2012)和少数几种陆生植物(Ritchie, 2008; Ritchie & Bunthawin, 2010), 用于陆地高等植物较少。本研究中, 我们分别用所构建的 Φ_{PSII} 对光响应的机理模型, 同时用负指数模

型和指数模型分别拟合了剑叶金鸡菊、黄荆和大狼把草的 $\Phi_{PSII}-I$ 响应曲线, 发现这3个模型都可以较好地拟合这3种植物的 $\Phi_{PSII}-I$ 响应曲线, R^2 最低为0.984, 但由指数模型拟合得到这3种植物的 PAR_{sat} 与实测值相差较大, 约为实测值的一半甚至更少(表2)。由配对样本 t 检验也可以得知: 由公式(10)或(11)得到3种植物的 PAR_{sat} 与实测值之间存在显著差异, 而由公式(3)和(5)或公式(8)和(9)得到3种植物的 PAR_{sat} 与实测值之间不存在显著差异(数据并没有给出), 这表明由机理模型和指数模型拟合得到的 PAR_{sat} 与实测值相符。此外, 我们用这3个 $\Phi_{PSII}-I$ 响应模型所对应的 $ETR-I$ 响应模型分别拟合了剑叶金鸡菊、黄荆和大狼把草的 $ETR-I$ 响应曲线。如果仅用 R^2 来判断3个模型拟合的优劣, 那么以 $ETR-I$ 和 $\Phi_{PSII}-I$ 机理模型为最佳, 指数模型最差; 如果以AIC作为判断标准, 则以负指数模型为最佳, 指数模型为最差。而由图1、图2、表1和表2的拟合结果可知, 只有 $ETR-I$ 的机理模型和负指数 $ETR-I$ 的响应模型拟合得到的 ETR_{max} 和 PAR_{sat} 与实测值高度符合, 而由指数 $ETR-I$ 的响应模型得到的 ETR_{max} 和 PAR_{sat} 远低于实测值。这些研究结果与前人的结果相似(Laws *et al.*, 2002; Smyth *et al.*, 2004; Silsbe & Kromkamp, 2012)。由此可知, 与机理模型和负指数模型的拟合结果相比, 指数模型不适用于研究藻类、浮游植物和陆地植物的 $\Phi_{PSII}-I$ 响应和 $ETR-I$ 响应问题。

再次, 大量的实验数据表明: Φ_{PSII} 随光强的增加而下降是一个普遍现象(Ritchie, 2008; Ritchie & Bunthawin, 2010; Silsbe & Kromkamp, 2012; 冯汉青等, 2014; 安东升等, 2015; 林绿等, 2015; 师生波等, 2015; Ware *et al.*, 2015)。本研究中剑叶金鸡菊、黄荆和大狼把草的 Φ_{PSII} 也随光强的增加而下降(图2), 与前人的结果相似。此外, 由图1和图2可知, 负指数模型和指数模型可以拟合三种植物的 $ETR-I$ 和 $\Phi_{PSII}-I$ 响应曲线, 却不能解释 Φ_{PSII} 随光强的增加而下降的原因, 对应的电子传递速率对光的响应模型即公式(9)和(11)也不能解释在 $ETR-I$ 响应曲线中出现的光系统II的动力学下调(White & Critchley, 1999; Ralph & Gademann, 2008)或光抑制(Vijayan & Browse, 2002; Goh *et al.*, 2012; Rochaix, 2014; Murchie *et al.*, 2015)的原因。然而由公式(7) Φ_{PSII} 与 σ_{ik}' 之间的关系可知, 剑叶金鸡菊、黄荆和大狼把草的 Φ_{PSII} 随光强的增加而非线性下降的原因来自它们

的天线色素分子的有效光能吸收截面随光强的增加而下降(图3), 即天线色素分子吸收光子的能力随光强的增加而减少, 由此3种植物用于光合作用的光能就减少了, 从而导致PSII的实际光化学量子效率降低。

最后, 用公式(8)和(9)分别得到的剑叶金鸡菊和黄荆的 Φ_{PSIImax} 值之间存在显著差异(表3); 用公式(10)和(11)估算得到剑叶金鸡菊和黄荆的 F_v/F_m 值之间也存在显著差异(表3)。此外, 剑叶金鸡菊、黄荆和大狼把草的 α/ω 值分别为0.455、0.468和0.474, 其中剑叶金鸡菊和黄荆 α/ω 的值与0.42 ($\alpha'\beta' = 0.42$)存在显著差异(表3), 也即这3个值都比LI-6400-40B给出 $\alpha'\beta'$ 的推荐值0.42要大。其原因可能是剑叶金鸡菊、黄荆和大狼把草叶片的光能吸收系数(β')要大于0.84或光能分配到PSII的系数要大于0.5, 也即由LI-6400-40B给出 α' 和 β' 的推荐值不适合这3种植物。如果能用球面积分仪测量植物叶片的光吸收系数(β'), 就可以由公式(2)和(5)或由公式(8)和(9)计算叶片吸收的光能是否平均地分配到光系统II和光系统I, 即可以确定 α' 是否恒等于0.5。这为研究植物光能是否平均分配到光系统II和光系统I提供了一个有效工具。

总之, 本文所构建的 $\Phi_{\text{PSII}}-I$ 模型可以很好地拟合3种植物PSII的实际光化学量子效率对光的响应曲线, 并可以很好地说明 Φ_{PSII} 随光强的增加而非线性下降的原因是捕光色素分子的有效光能吸收截面随光强的增加而下降。同时, 其对应的 $ETR-I$ 响应模型可以拟合不同植物的电子传递速率对光的响应曲线, 并可以合理地解释植物的PSII动力学下调或光抑制等生理现象。此外, 当 $\Phi_{\text{PSII}}-I$ 模型和 $ETR-I$ 机理模型相结合, 并结合球面积分仪测量植物叶片的光吸收系数时, 就可以研究植物叶片吸收的光能是否平均地分配到PSII和PSI。

基金项目 国家自然科学基金(31560069)和江西省自然科学基金(20142BAB20402)。

参考文献

- Akaike H (1973). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions Automatic Control*, 19, 716–723.
- An DS, Cao J, Huang XH, Zhou J, Dou MA (2015). Application of Lake-model based indices from chlorophyll fluorescence on sugarcane seedling drought resistance study. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 398–406. (in Chinese with English abstract) [安东升, 曹娟, 黄小华, 周娟, 窦美安 (2015). 基于Lake模型的叶绿素荧光参数在甘蔗苗期抗旱性研究中的应用. 植物生态学报, 39, 398–406.]
- Arnon DJ (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, 24, 1–15.
- Baker NR (2008). Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis *in vivo*. *Annual of Review Plant Biology*, 59, 89–113.
- Ehleringer J, Pearcy RW (1983). Variation in quantum yield for CO_2 uptake among C_3 and C_4 plants. *Plant Physiology*, 73, 555–559.
- Feng HQ, Jiao QS, Tian WY, Sun K, Jia LY (2014). Effects of extracellular ATP on the characteristics of photochemical reaction in bean (*Phaseolus vulgaris*) leaves under different light intensities. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1117–1123. (in Chinese with English abstract) [冯汉青, 焦青松, 田武英, 孙坤, 贾凌云 (2014). 不同光强下细胞外三磷酸腺苷对菜豆叶片光化学反应特性的影响. 植物生态学报, 38, 1117–1123.]
- Genty B, Briantais JM, Baker NR (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta*, 990, 87–92.
- Goh CH, Ko SM, Koh S, Kim YJ, Bae HJ (2012). Photosynthesis and environments: Photoinhibition and repair mechanisms in plants. *Journal of Plant Biology*, 55, 93–101.
- Govindjee (2002). A role for a light-harvesting antenna complex of photosystem II in photoprotection. *The Plant Cell*, 14, 1663–1668.
- Krall JP, Edwards GE (1992). Relationship between photosystem II activity and CO_2 fixation in leaves. *Physiologia Plantarum*, 86, 180–187.
- Laws E, Sakshaug E, Babin M, Dandonneau Y, Falkowski P, Geider R, Legendre L, Morel A, Sondergaard M, Takahashi M, Williams PJ (2002). Photosynthesis and primary productivity in marine ecosystems: Practical aspects and application of techniques. *Joint Global Ocean Flux Study*, 36, 1–77.
- Lin L, Tang Y, Zhang JT, Yan WL, Xiao JH, Ding C, Dong C, Ji ZS (2015). Effects of different water potentials on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters of cucumber during post-flowering growth stage. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 26, 2030–2040. (in Chinese with English abstract) [林琨, 汤昀, 张纪涛, 闫万丽, 肖建红, 丁超, 董川, 籍增顺 (2015). 不同水势对黄瓜花后叶片气体交换及叶绿素荧光参数的影响. 应用生态学报, 26, 2030–2040.]
- Lin MZ, Wang ZW, He LC, Xu K, Cheng DL, Wang GX (2015). Plant photosynthesis-irradiance curve response to

- pollution show non-competitive inhibited Michaelis kinetics. *PLOS ONE*, 10, e0142712. doi: 10.1371/journal.pone.0142712.
- Major KM, Dunton KH (2002). Variations in light-harvesting characteristics of the seagrass, *Thalassia testudinum*: Evidence for photoacclimation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 275, 173–189.
- Murchie EH, Ali A, Herman T (2015). Photoprotection as a trait for rice yield improvement: Status and prospects. *Rice*, 8, 31–40.
- Nelson N, Yocum CF (2006). Structure of function of photosystems I and II. *Annual Review of Plant Biology*, 57, 521–565.
- Niyogi KK, Truong TB (2013). Evolution of flexible non-photochemical quenching mechanisms that regulate light harvesting in oxygenic photosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology*, 16, 307–314.
- Oxborough K (2004). Imaging of chlorophyll a fluorescence: Theoretical and practical aspects of an emerging technique for the monitoring of photosynthetic performance. *Journal of Experimental Botany*, 55, 1195–1205.
- Panitchayangkoon G, Hayes D, Fransted KA, Caram JR, Harel E, Wen J, Blankenship RE, Engel GS (2010). Long-lived quantum coherence in photosynthetic complexes at physiological temperature. *Proceedings of the National Academy Sciences of the United States of America*, 107, 12766–12770.
- Ralph PJ, Gademann R (2005). Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquatic Botany*, 82, 222–237.
- Richter M, Renger T, Knorr A (2008). A Block equation approach to intensity dependent optical spectra of light harvesting complex II. Excitation dependence of light harvesting complex II pump-probe spectra. *Photosynthesis Research*, 95, 119–127.
- Ritchie RJ (2008). Fitting light saturation curves measured using modulated fluorometry. *Photosynthesis Research*, 96, 201–215.
- Ritchie RJ, Bunthawin S (2010). The use of pulse amplitude modulation (PAM) fluorometry to measure photosynthesis in a cam orchid, *Dendrobium* spp. (D. cv. Viravuth Pink). *International Journal of Plant Sciences*, 171, 575–585.
- Rochaix JD (2014). Regulation and dynamics of the light-harvesting system. *Annual Review of Plant Biology*, 65, 287–309.
- Sarovar M, Ishizaki A, Fleming G, Whaley B (2010). Quantum entanglement in photosynthetic light-harvesting complexes. *Nature Physics*, 6, 462–467.
- Shi SB, Li TC, Li M, Liu SZ, Li AD, Ma JP (2015). Interaction effect analysis of soil drought and strong light on PSII nonphotochemical quenching in *Kobresia pygmaea* leaves. *Plant Physiology Journal*, 51, 1678–1686. (in Chinese with English abstract) [师生波, 李天才, 李妙, 刘世增, 李爱德, 马剑平 (2015). 土壤干旱和强光对高山嵩草叶片PSII反应中心非光化学猝灭的交互影响分析. 植物生理学报, 51, 1678–1686.]
- Silber GM, Kromkamp JC (2012). Modeling the irradiance dependency of the quantum efficiency of photosynthesis. *Limnology and Oceanography: Methods*, 10, 645–652.
- Smyth TJ, Pemberton KL, Aiken J, Geider RJ (2004). A methodology to determine primary production and phytoplankton photosynthetic parameters from fast repetition rate fluorometry. *Journal of Plankton Research*, 26, 1337–1350.
- Takahashi S, Badger MR (2011). Photoprotection in plants: A new light on photosystem II damage. *Trends in Plant Sciences*, 16, 53–59.
- Vijayan P, Browse J (2002). Photoinhibition in mutants of arabidopsis deficient in thylakoid unsaturation. *Plant Physiology*, 129, 876–885.
- Ware MA, Belgio E, Ruban AV (2015). Photoprotective capacity of non-photochemical quenching in plants acclimated to different light intensities. *Photosynthesis Research*, 126, 261–274.
- Webb WL, Newton M, Starr D (1974). Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: A mathematical model. *Oecologia*, 17, 281–291.
- White AJ, Critchley C (1999). Rapid light curves: A new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. *Photosynthesis Research*, 59, 63–72.
- Ye ZP, Hu WH, Xiao YA, Fan DY, Yin JH, Duan SH, Yan XH, He L, Zhang SS (2014). A mechanistic model of light-response of photosynthetic electron flow and its application. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1241–1249. (in Chinese with English abstract) [叶子飘, 胡文海, 肖宜安, 樊大勇, 尹建华, 段世华, 闫小红, 贺俐, 张斯斯 (2014). 光合电子流对光响应的机理模型及其应用. 植物生态学报, 38, 1241–1249.]
- Ye ZP, Robakowski P, Suggett DJ (2013a). A mechanistic model for the light response of photosynthetic electron transport rate based on light harvesting properties of photosynthetic pigment molecules. *Planta*, 237, 837–847.
- Ye ZP, Suggett DJ, Robakowski P, Kang HJ (2013b). A mechanistic model for the photosynthesis-light response based on the photosynthetic electron transport of PSII in C₃ and C₄ species. *New Phytologist*, 199, 110–120.

责任编辑: 王根轩 责任编辑: 李 敏

植物生态学报官网

微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布

微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览