

黄河小浪底栓皮栎、刺槐叶片电子传递速率-光响应的模拟

李理渊¹ 李俊² 同小娟^{1*} 孟平³ 张劲松³ 张静茹¹

¹北京林业大学林学院, 北京 100083; ²中国科学院地理科学与资源研究所陆地水循环及地表过程重点实验室, 北京 100101; ³中国林业科学研究院林业研究所国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091

摘要 为了比较直角双曲线模型、非直角双曲线模型与叶子飘模型的优缺点, 研究阴生叶和阳生叶电子传递速率的差异, 探讨环境/生物因素对电子传递速率等参数的影响, 该文采用LI-6400XT荧光测定系统对黄河小浪底栓皮栎(*Quercus variabilis*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)叶片电子传递速率-光响应($J-I$)曲线进行了测定, 利用直角双曲线模型、非直角双曲线模型和叶子飘模型对 $J-I$ 曲线进行了拟合。结果表明, 3种模型对叶片 $J-I$ 曲线拟合的决定系数(R^2)在0.96以上, 叶子飘模型的 R^2 最高(>0.99)。直角双曲线模型和非直角双曲线模型无法模拟植物叶片光系统II动力学下调现象, 且不能得出饱和光强(I_{sat}); 直角双曲线模型对最大电子传递速率(J_{max})的模拟明显大于实测值; 叶子飘模型能很好地模拟光系统II动力学下调现象, 得出的 J_{max} 和 I_{sat} 均最接近实测值。对阴生叶和阳生叶 $J-I$ 曲线研究发现, 栓皮栎、刺槐阴生叶的 J_{max} 分别低于阳生叶25.0%和18.0%, 阳生叶的 I_{sat} 分别高于阴生叶26.0%和10.1%。栓皮栎和刺槐 J_{max} 与气温显著正相关; 刺槐 I_{sat} 与气温、土壤水分含量和净光合速率具有显著的正相关关系; 栓皮栎和刺槐 $J-I$ 曲线初始斜率 α 均与净光合速率呈显著负相关关系。

关键词 栓皮栎; 刺槐; 叶子飘模型; 阴生叶; 阳生叶; 电子传递速率

李理渊, 李俊, 同小娟, 孟平, 张劲松, 张静茹 (2018). 黄河小浪底栓皮栎、刺槐叶片电子传递速率-光响应的模拟. 植物生态学报, 42, 1009–1021. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0063

Simulation on the light-response curves of electron transport rate of *Quercus variabilis* and *Robinia pseudoacacia* leaves in the Xiaolangdi area, China

LI Li-Yuan¹, LI Jun², TONG Xiao-Juan^{1*}, MENG Ping³, ZHANG Jin-Song³, and ZHANG Jing-Ru¹

¹College of Forestry, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; ²Key Laboratory of Water Cycle and Related Land Surface Processes, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; and ³Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation of State Forestry Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract

Aims The objectives are to compare the merits and demerits of rectangular hyperbola, nonrectangular hyperbola and the electron transport rate light-response Ye model, to investigate the difference of electron transport rate between the shaded and sunlit leaves, and to discuss the influence of bioenvironmental factors on the characteristic parameters of electron transport rate.

Methods The light-response ($J-I$) curves of electron transport rate were measured by the LI-6400XT fluorescence measurement system in *Quercus variabilis* and *Robinia pseudoacacia* plantations in north China. The rectangular hyperbola, nonrectangular hyperbola and the Ye model were used to simulate electron transport rate of the light-response curves.

Important findings The results showed that the determination coefficient of the $J-I$ curves fitted by three models were more than 0.96. Compared with the rectangular hyperbola and nonrectangular hyperbola, the determination coefficient of the Ye model was the highest (>0.99). The dynamic downregulation of photosystem II and the saturated light intensity (I_{sat}) cannot be simulated and obtained by the rectangular hyperbola model and the nonrectangular hyperbola model. The maximum electron transport rate (J_{max}) obtained by the rectangular hyperbola model was obviously higher than the measured one. The dynamic downregulation of photosystem II was well simulated by the Ye model. The J_{max} and I_{sat} values obtained by the Ye model were close to the measured ones.

收稿日期Received: 2018-03-27 接受日期Accepted: 2018-08-24

基金项目: 国家自然科学基金(31570617和31100322)和中央高校基本科研业务费专项资金(YX2011-19)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31570617 and 31100322), and the Fundamental Research Funds for the Central Universities (YX2011-19).

* 通信作者Corresponding author (tongxj@bjfu.edu.cn)

The J_{\max} values of the shaded leaves of *Quercus variabilis* and *Robinia pseudoacacia* were 25.0% and 18.0% lower than the sunlit leaves, respectively. The I_{sat} values of the sunlit leaves of *Q. variabilis* and *R. pseudoacacia* were 26.0% and 10.1% higher than those of the shaded leaves. J_{\max} of *Q. variabilis* and *R. pseudoacacia* was correlated with temperature. I_{sat} of *R. pseudoacacia* was correlated with temperature, soil water content and net photosynthetic rate. The initial slope (α) values of the J - I curves for *Q. variabilis* and *R. pseudoacacia* had significant negative relationships with net photosynthetic rate.

Key words *Quercus variabilis*; *Robinia pseudoacacia*; Ye model; shaded leaf; sunlit leaf; electron transport rate

Li LY, Li J, Tong XJ, Meng P, Zhang JS, Zhang JR (2018). Simulation on the light-response curves of electron transport rate of *Quercus variabilis* and *Robinia pseudoacacia* leaves in the Xiaolangdi area, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 1009–1021. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0063

光合作用作为地球上最重要的一个生理生化过程(许大全, 2013), 为植物的生长和发育提供了大部分物质和能量。植物的光合特性常用光合生理指标来衡量, 如光合参数: 净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、光补偿点(I_c)、羧化效率(η)等(Lawlor & Cornic, 2002; 张永征等, 2013; 丁俊祥等, 2015), 荧光参数: 潜在光化学量子效率(F_v/F_m)、非光化学淬灭系数(NPQ)和光系统II (PSII)的实际光化学量子效率(Φ_{PSII})等, 用光合电子流或电子传递速率(J)表示光合生理特征的较少。前人对以上参数的大小、变化趋势进行了比较研究, 主要用以探讨环境因素对植物光合特性的影响(曾志峰等, 2014)、不同品种间(姚春艳等, 2011)或同种群植物(简在友等, 2010)的光合特性差异, 或用来分析不同植物的光合特性差异(张利刚等, 2012; 罗维成等, 2013)。光合作用的原初反应是将叶绿素吸收的光能转变成活跃的的化学能储存在腺苷三磷酸、还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸中(Govindjee, 2002; Nelson & Yocum, 2006)。光合电子流是植物光合能力形成的基础和碳同化的能量源泉。因此, 开展电子传递速率-光响应的研究对完善植物光合作用机理、提高光合效率具有重要的意义(Pavlovič *et al.*, 2011; Martins *et al.*, 2013; Ördög *et al.*, 2013; 钱前等, 2013)。植物发射出的叶绿素荧光信号中含有丰富的光合信息(康华靖等, 2015)。通过叶绿素荧光测量仪器获取数据, 利用相关模型可估算出表示植物光合特性的相关参数, 如初始斜率(α)、饱和光强(I_{sat})、最大电子传递速率(J_{\max})等(Fila *et al.*, 2006; Ferrier-Pagès *et al.*, 2009; Flexas *et al.*, 2009; Eichelmann *et al.*, 2011)。 α 表示光能转化为电子流的最大能力; I_{sat} 的计算有利于了解植物发生PSII动力学下调或者光抑制的光照强度临界点, 可以为生产实践提供理论依据; 准确估算植物叶片的 J_{\max} 对研究植物叶片光呼吸过程在光保护中的作用

是非常必要的。若高估 J_{\max} , 将高估光合电子流分配到光呼吸的量, 从而高估光呼吸对植物的光保护作用(康华靖等, 2015; 郭巍等, 2016)。植物叶片电子传递速率-光响应模型主要有: 双指数函数模型(Platt *et al.*, 1980)、单指数函数模型(Harrison & Platt, 1986)、直角双曲线模型(Baly, 1935)和非直角双曲线模型(Thornley, 1976)。这些经验模型大都使用测量的数据, 利用数学方法建模。不同的经验模型适应不同的植物: 双指数函数模型主要用于藻类电子传递速率-光响应曲线的拟合(Ralph & Gademann, 2005; Brading *et al.*, 2011); 单指数函数模型主要用于藻类和高等植物(Rascher *et al.*, 2000; Robakowski, 2005; Reynolds *et al.*, 2012); 非直角双曲线模型主要用于高等植物(Caemmerer, 2000; Long & Bernacchi, 2003)。经验模型的数学表达式较为简单, 使用方便。然而, 此类模型不涉及植物光合作用的原初反应, 也不涉及叶绿素分子的光能吸收、激发、电子传递和转化等过程。因此, 经验模型不能反映植物叶片电子传递对光响应的机理, 也不能直接计算光饱和点(闫小红等, 2013)。此外, 经验模型不能拟合发生光抑制部分的光响应曲线, 同时这类模型无法解释植物的PSII动力学下调、光适应和光保护等现象(叶子飘等, 2014)。Ye等(2013a, 2013b)提出了叶子飘模型, 该模型涉及叶绿素分子对光能的吸收、激发、退激发及电子传递等过程, 可拟合光抑制部分, 为更加准确分析植物的光合能力提供了可靠的检测方法。植物的光合作用除受自身生理特性的影响之外, 还受水分、光照、温度、湿度、 CO_2 浓度等外界环境的影响(Bernacchi *et al.*, 2005; Osborne *et al.*, 2008; 刘娟娟等, 2015)。

目前, 叶子飘模型主要用于植物光合作用-光响应模拟, 对电子传递速率-光响应曲线模拟的研究则较少。栓皮栎(*Quercus variabilis*)和刺槐

(*Robinia pseudoacacia*)是我国华北地区主要的造林树种,两者在防风护林、保护水土等方面均具有重要作用。本文以栓皮栎和刺槐为研究对象,分别用直角双曲线模型、非直角双曲线模型和叶子飘模型对栓皮栎、刺槐叶片的电子传递速率-光响应曲线进行拟合,对比这3种模型的拟合效果,筛选适于拟合栓皮栎和刺槐阴生叶、阳生叶电子传递速率-光响应曲线的模型,以准确地估算阴生叶、阳生叶的 J_{\max} 值,分析不同叶位叶片电子传递速率的差异;探讨环境/生物因子对电子传递速率等参数的影响。研究结果为全球陆面过程模型提供更为准确的参数,并为阐明太行山南麓栓皮栎和刺槐人工林对环境变化的生理生态适应性机理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究在太行山南麓、黄河流域中游地段的国家林业局黄河小浪底森林生态系统定位研究站(35.02° N、112.47° E, 海拔410 m)开展。该地属暖温带亚湿润季风气候,年平均气温12.4–14.3 °C,生长季盛行东北风。全年日照时间为2 367.7 h,年日照率为54%,平均年积温为5 282 °C·d, ≥10 °C的平均年积温达4 847 °C·d。年降水量641.7 mm,且季节分配不均,6–9月降水量占全年的68.3%。研究站点主要树种为栓皮栎、刺槐、侧柏(*Platycladus orientalis*)等,林龄分别为44、40和42年,平均株高分别为11.6、10.5和9.2 m。研究区土壤主要为棕壤和石灰岩风化母质淋溶性褐土。该土壤结构不良,土层浅薄(平均40 cm)且贫瘠。土壤中石砾含量大,保水保肥能力较差,在夏季有暴雨时易受侵蚀。

1.2 电子传递速率-光响应曲线的测定

本研究于2017年6–9月晴天上午进行。选取栓皮栎、刺槐各3株,每株树阴、阳面各取3片树叶,用便携式LI-6400XT光合作用测定仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定电子传递速率-光响应曲线和其他参数,如:气温(T_a)、空气湿度(RH)、光合有效辐射(PAR)、 P_n 等。电子传递速率-光响应曲线的测定采用荧光叶室,测定时保持叶片在植株的原方位上。测定过程中用CO₂钢瓶控制CO₂浓度为400 μmol·mol⁻¹。在光合有效辐射为2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、800、500、200、150、100、50、0 μmol·m⁻²·s⁻¹下测定叶片的电子传递速率-光响应曲线。每个光强下

测定时间设为120–180 s,由测量程序自动运行。

1.3 电子传递速率-光响应模拟

本文利用直角双曲线模型、非直角双曲线模型和叶子飘模型对栓皮栎、刺槐叶片电子传递速率-光响应曲线进行模拟。

1.3.1 直角双曲线模型

直角双曲线模型的表达式(Baly, 1935)为:

$$J = \frac{\alpha J_{\max}}{\alpha I + J_{\max}} I \quad (1)$$

式中, J 为电子传递速率(μmol·m⁻²·s⁻¹), α 为 J - I 曲线的初始斜率, I 为光合有效辐射(μmol·m⁻²·s⁻¹), J_{\max} 为最大电子传递速率(μmol·m⁻²·s⁻¹)。

1.3.2 非直角双曲线模型

非直角双曲线模型的表达式(Thornley, 1976)为:

$$J = \frac{\alpha I + J_{\max} - \sqrt{(\alpha I + J_{\max})^2 - 4\theta\alpha I J_{\max}}}{2\theta} \quad (2)$$

式中, θ 是非直角双曲线的曲率。

1.3.3 叶子飘模型

植物叶片的光合色素分子对光能吸收、传递和电荷分离等过程与光合作用有密切关系,其数量、光能吸收能力和光能退激发速率等将决定植物的光合特性(Baker, 2008)。Ye等(2013a, 2013b)在此基础上构建了一个电子传递速率对光响应的机理模型。其数学表达式为:

$$J = \alpha' \beta' n_0 d \sigma_{ik} \varphi \times \frac{1 - \frac{(1 - g_i/g_k) \sigma_{ik}}{\xi_1 k_P + \xi_2 k_D + \xi_3 k_F} I}{1 + \frac{(1 + g_i/g_k) \sigma_{ik}}{\xi_1 k_P + \xi_2 k_D + \xi_3 k_F} I} I \quad (3)$$

式中, α' 为光能在PSII和光系统I(PSI)的分配系数(无量纲); β' 为叶片的光吸收系数(无量纲); d 为叶片厚度(m); φ 为激子的利用效率(无量纲); σ_{ik} 为捕光色素分子的本征光能吸收截面(m²); n_0 为单位体积捕光色素的分子数(no·m⁻³); k_P 是光反应常数(s⁻¹), k_D 是热耗散常数(s⁻¹), k_F 是荧光常数(s⁻¹); g_i 和 g_k 分别为捕光色素分子处于基态 i 和激发态 k 的简并度(无量纲); ξ_1 、 ξ_2 和 ξ_3 分别为激子传递到光反应、热耗散和荧光的统计权重(无量纲)。

因 $N_0 = n_0 S d$, $\tau = 1/k_F$, 所以公式(3)可变为:

$$J = \frac{\alpha' \beta' N_0 \sigma_{ik} \varphi}{S} \times \frac{1 - \frac{(1 - g_i/g_k) \sigma_{ik} \tau}{\xi_3 + (\xi_1 k_P + \xi_2 k_D) \tau} I}{1 + \frac{(1 + g_i/g_k) \sigma_{ik} \tau}{\xi_3 + (\xi_1 k_P + \xi_2 k_D) \tau} I} I \quad (4)$$

式中, N_0 为捕光色素分子数, S 为叶片的测量面积, τ 为捕光色素分子处于最低激发态的平均寿命。

在一定的环境条件下, 植物天线色素分子的参数是确定的, 令:

$$\alpha = \frac{\alpha' \beta' N_0 \sigma_{ik} \varphi}{S}$$

$$\beta = \frac{(1 - g_i/g_k) \sigma_{ik} \tau}{\xi_3 + (\xi_1 k_P + \xi_2 k_D) \tau}$$

$$\gamma = \frac{(1 + g_i/g_k) \sigma_{ik} \tau}{\xi_3 + (\xi_1 k_P + \xi_2 k_D) \tau}$$

则(4)式可以简化为:

$$J = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I \quad (5)$$

式中, β 和 γ 为系数。

由公式(5)可以得到植物叶片的饱和光强(I_{sat})为:

$$I_{sat} = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)/\beta} - 1}{\gamma} \quad (6)$$

最大电子传递速率(J_{max})为:

$$J_{max} = \alpha \left(\frac{\sqrt{(\beta + \gamma)} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 \quad (7)$$

1.4 叶绿素含量、土壤含水量的测定

在测定电子传递速率-光响应的每株树木上随机各选5片生长状况良好的叶片。栓皮栎每片叶片打10孔, 刺槐每片叶片打3孔, 打孔器直径为1.5 cm, 用20 mL 95%的乙醇避光浸泡48 h后, 采用UV-2800紫外可见光光度计(Unico, Wisconsin, USA)测定叶绿素含量, 测量波长为663 nm和645 nm, 设置3个重复。叶绿素含量的单位为 $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$ 。同时, 在每株树木周围随机各选取3个点, 用直径5 cm的土钻分别在0–5、5–10、10–15 cm处取土, 用烘干法测定土壤含水量(%)。

2 结果和分析

2.1 不同模型拟合的叶片电子传递速率-光响应曲线比较

图1是直角双曲线模型、非直角双曲线模型以及叶子飘模型拟合的不同月份栓皮栎、刺槐叶片的电子传递速率-光响应曲线。栓皮栎和刺槐叶片6–9月的电子传递速率-光响应曲线有相似的变化趋势: 随光合有效辐射的增加, 电子传递速率不断升高; 当光合有效辐射在800–1 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 电子

传递速率增加缓慢, 到饱和光强时达到最大; 当光合有效辐射超过1 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 随光合有效辐射的增加电子传递速率逐渐下降(图1), 即出现PSII的动力学下调现象(White & Critchley, 1999)。

三个模型拟合曲线的决定系数(R^2)都达到0.96以上(表1)。直角双曲线模型和非直角双曲线模型的拟合曲线趋势大致相同: 随着光合有效辐射的增加, 曲线呈上升状态; 光强较高时, 曲线趋于平稳。直角双曲线模型和非直角双曲线模型拟合出的曲线没有极值的渐近线, 无法用此拟合植物存在PSII动力学下调的快速光曲线。叶子飘模型拟合的电子传递

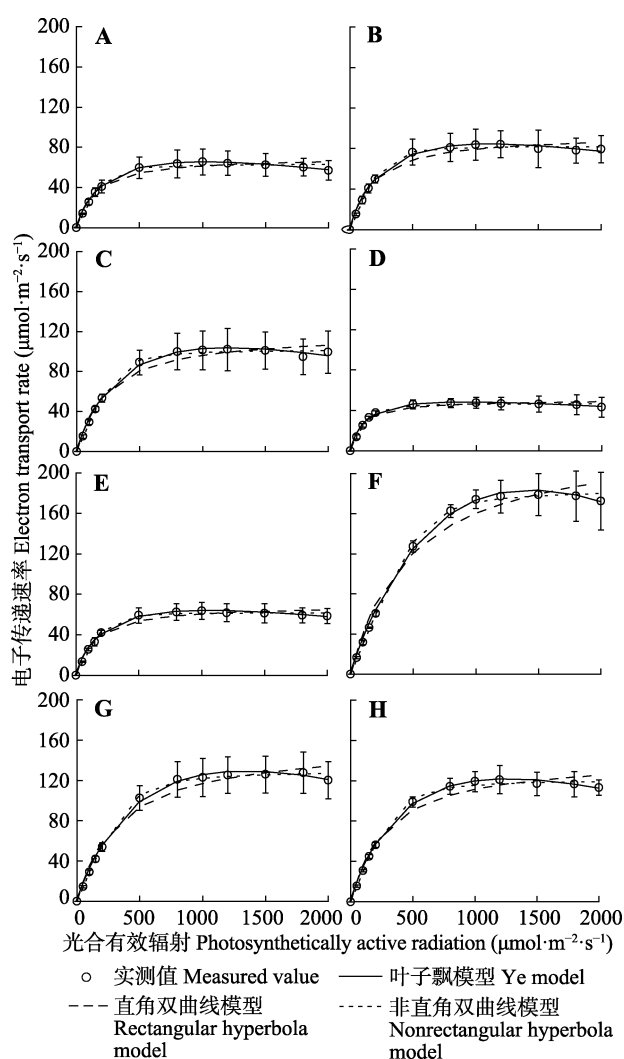


图1 不同模型拟合的栓皮栎、刺槐叶片电子传递速率-光响应曲线(平均值±标准误差, $n = 3$)。A–D, 栓皮栎6、7、8和9月。E–H, 刺槐6、7、8和9月。

Fig. 1 Electron transport rate light-response curves fitted by different models (rectangular hyperbola, nonrectangular hyperbola and Ye model) for *Q. variabilis* and *R. pseudoacacia* (mean ± SE, $n = 3$). A–D, *Q. variabilis* in June, July, August and September. E–H, *R. pseudoacacia* in June, July, August and September.

表1 栓皮栎、刺槐叶片电子传递速率的特征参数(平均值±标准误差, $n = 3$)
Table 1 Characteristic parameters of electron transport rate of *Quercus variabilis* and *Robinia pseudoacacia* leaves (mean ± SE, $n = 3$)

树种 Species	月份 Month	模型 Model	α	I_{sat} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	J_{max} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	R^2
栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i>	6月 June	实测 Measured	—	1 000	65.51	—
		直角双曲线模型 Rectangular hyperbola model	0.46 ± 0.06	—	69.94 ± 5.85	0.963
		非直角双曲线模型 Nonrectangular hyperbola model	0.27 ± 0.03	—	64.41 ± 4.61	0.985
		叶子飘模型 Ye model	0.35 ± 0.03	$1\,042.28 \pm 96.81$	65.23 ± 6.45	0.999
	7月 July	实测 Measured	—	1200	84.11	—
		直角双曲线模型 Rectangular hyperbola model	0.54 ± 0.05	—	89.48 ± 2.60	0.971
		非直角双曲线模型 Nonrectangular hyperbola model	0.29 ± 0.04	—	79.41 ± 1.48	0.994
		叶子飘模型 Ye model	0.41 ± 0.04	$1\,072.50 \pm 46.54$	82.04 ± 2.18	0.996
	8月 August	实测 Measured	—	1 200	101.98	—
		直角双曲线模型 Rectangular hyperbola model	0.50 ± 0.02	—	117.96 ± 7.03	0.973
		非直角双曲线模型 Nonrectangular hyperbola model	0.34 ± 0.08	—	105.33 ± 2.62	0.995
		叶子飘模型 Ye model	0.38 ± 0.02	$1\,184.70 \pm 38.30$	103.60 ± 5.17	0.996
	9月 Septem-ber	实测 Measured	—	1 000	47.55	—
		直角双曲线模型 Rectangular hyperbola model	0.57 ± 0.06	—	49.94 ± 2.81	0.968
		非直角双曲线模型 Nonrectangular hyperbola model	0.28 ± 0.02	—	47.02 ± 2.60	0.992
		叶子飘模型 Ye model	0.44 ± 0.03	990.56 ± 231.06	48.20 ± 1.19	0.994
刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	6月 June	实测 Measured	—	1 000	63.57	—
		直角双曲线模型 Rectangular hyperbola model	0.47 ± 0.03	—	68.74 ± 5.31	0.970
		非直角双曲线模型 Nonrectangular hyperbola model	0.25 ± 0.01	—	62.43 ± 4.79	0.987
		叶子飘模型 Ye model	0.36 ± 0.02	$1\,043.59 \pm 60.56$	63.67 ± 4.14	0.997
	7月 July	实测 Measured	—	1500	178.89	—
		直角双曲线模型 Rectangular hyperbola model	0.50 ± 0.01	—	234.74 ± 2.78	0.978
		非直角双曲线模型 Nonrectangular hyperbola model	0.30 ± 0.01	—	183.35 ± 1.76	0.998
		叶子飘模型 Ye model	0.37 ± 0.01	$1\,437.14 \pm 24.26$	182.83 ± 1.21	0.998
	8月 August	实测 Measured	—	1 300	127.78	—
		直角双曲线模型 Rectangular hyperbola model	0.46 ± 0.02	—	156.02 ± 8.13	0.976
		非直角双曲线模型 Nonrectangular hyperbola model	0.28 ± 0.02	—	129.45 ± 6.91	0.997
		叶子飘模型 Ye model	0.36 ± 0.02	$1\,349.56 \pm 28.31$	128.97 ± 6.53	0.997
	9月 Septem-ber	实测 Measured	—	1 200	121.21	—
		直角双曲线模型 Rectangular hyperbola model	0.50 ± 0.02	—	142.64 ± 5.45	0.975
		非直角双曲线模型 Nonrectangular hyperbola model	0.30 ± 0.01	—	118.55 ± 5.08	0.995
		叶子飘模型 Ye model	0.38 ± 0.01	$1\,275.05 \pm 24.58$	121.47 ± 4.87	0.998

α , 初始斜率; I_{sat} , 饱和光强; J_{max} , 最大电子传递速率; R^2 , 决定系数。表中的实测值是由实测曲线得到。
 α , initial slope; I_{sat} , saturated irradiance; J_{max} , maximum electron transport rate; R^2 , the determined coefficient. The measured values in the table were obtained from the measured curves.

速率-光响应曲线更接近实测曲线($R^2 > 0.99$), 即光合有效辐射增长到一定值时, 曲线达到峰值, 随后下降。叶子飘模型很好地拟合出了栓皮栎和刺槐叶片PSII的动力学下调现象, 使用该模型可以计算得到饱和光强 I_{sat} , 拟合得出的最大电子传递速率 J_{max} 也更接近真实值(图1; 表1)。

栓皮栎和刺槐叶片的电子传递速率分别在8月和7月达到最大(图1)。栓皮栎叶片8月的电子传递速率为其他月份电子传递速率的1.3–2.0倍(图1A–1D); 刺槐叶片7月的电子传递速率为其他月份电子传递速率的1.5–3.0倍(图1E–1H)。除6月外, 同一光合有

效辐射下, 刺槐叶片的电子传递速率均显著高于栓皮栎叶片(图1)。

最大电子传递速率是植物叶片的最大光合电子流。直角双曲线模型拟合所得的栓皮栎和刺槐叶片 J_{max} 分别比实测值高5.0%–15.7%和8.1%–31.2%。这主要是直角双曲线模型没有考虑PSII的动力学下调现象(图1), 于是造成较大的误差。刺槐叶片PSII的动力学下调现象比栓皮栎明显, 这使得刺槐叶片的误差大于栓皮栎。非直角双曲线模型和叶子飘模型拟合出的 J_{max} 与实测值较接近(表1)。6–9月, 这两个模型拟合栓皮栎叶片 J_{max} 的平均绝对误差值分别为

2.42和1.13, 在估算刺槐叶片 J_{\max} 时的平均绝对误差值分别为2.48和1.37。叶子飘模型拟合 J_{\max} 与实测值之间的绝对误差更小, 这表明叶子飘模型对 J_{\max} 的拟合效果最好。由此可见, 在 J_{\max} 的模拟上叶子飘模型较其他两种模型更有优势(表1)。生长季内, 8月栓皮栎叶片 J_{\max} 实测值最大, 为 $101.98 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 分别是6、7、9月的1.56、1.21和2.14倍。刺槐实测的叶片 J_{\max} 在7月最大, 为 $178.89 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 分别为6、8、9月的2.81、1.40和1.48倍(表1)。

由表1可知, 直角双曲线模型和非直角双曲线模型不能直接得出 I_{sat} 。叶子飘模型考虑了PSII的动力学下调现象可以得到 I_{sat} 。叶子飘模型拟合得到的 I_{sat} 与实测值较为符合: 6–9月, 由模型拟合得到的栓皮栎、刺槐叶片 I_{sat} 分别为实测值的0.98–1.02倍、1.00–1.02倍(表1)。

2.2 阴生叶、阳生叶电子传递速率-光响应曲线比较

根据上述模型不同的拟合效果及所得参数与测量值的符合程度, 选择叶子飘模型来拟合栓皮栎和刺槐阴生叶、阳生叶电子传递速率-光响应曲线。当光合有效辐射(I)较强时, 栓皮栎和刺槐阴生叶的电子传递速率低于阳生叶(图2)。6–9月, 栓皮栎阴生叶 J_{\max} 比阳生叶低18.0%–28.8%, 刺槐阴生叶 J_{\max} 比阳生叶低14.0%–23.1% (表2), 这可能与阳生叶对光照环境的适应有关。阳生叶往往会接收到太阳的直射光, 而阴生叶白天接受的直射光较少。刺槐生长在阴坡, 其阳生叶接受的光合有效辐射比栓皮栎阳生叶少, 于是造成刺槐阴生叶与阳生叶 J_{\max} 的差异小于栓皮栎阴生叶和阳生叶。两个树种阴生叶和阳生叶 J_{\max} 差异均在8月最大(表2), 这可能与8月栓皮栎和刺槐光合能力较强有关。

当 $I < 200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 两个树种阴生叶和阳生叶 $J-I$ 曲线基本重合(图2)。除8月的刺槐外, 用叶子飘模型拟合出的两个树种阴生叶 $J-I$ 曲线的初始斜率 α 均略高于阳生叶的 α , 这种现象在栓皮栎叶片上更明显。栓皮栎、刺槐阴生叶的初始斜率 α 分别比阳生叶平均高出12.2%和3.4% (表2)。说明栓皮栎、刺槐阴生叶叶片将光能转化为电子流的最大能力高于阳生叶。

栓皮栎、刺槐阳生叶的 I_{sat} 分别高于阴生叶5.5%–55.0%和0.2%–30.7% (表2)。这表明阴生叶比阳生叶更容易达到光饱和, 更易发生PSII的动力学

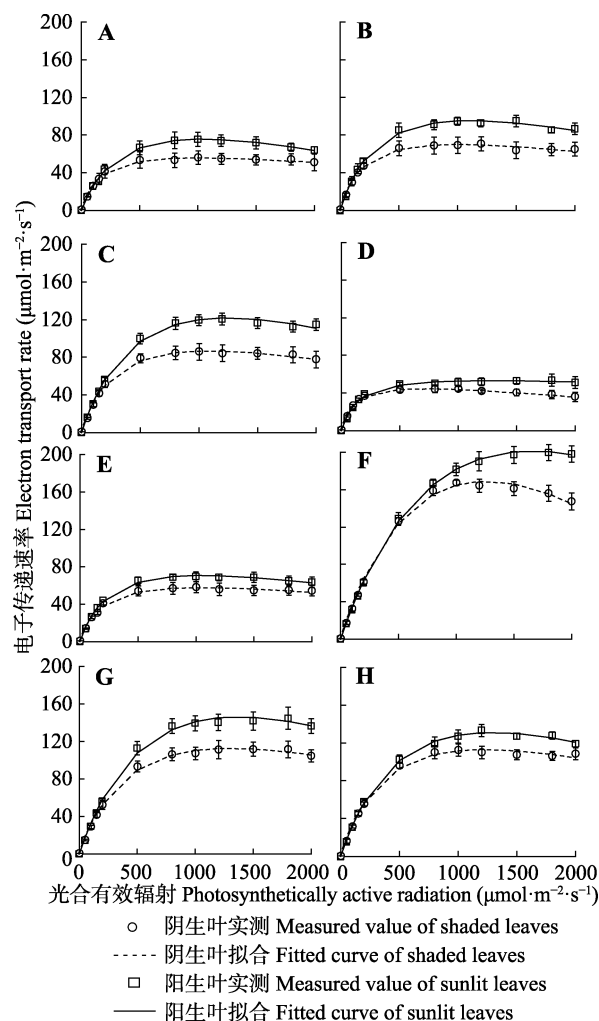


图2 阴生叶、阳生叶电子传递速率-光响应曲线比较(叶子飘模型拟合)(平均值±标准误差, $n = 9$)。A–D, 栓皮栎6、7、8和9月, E–H, 刺槐6、7、8和9月。

Fig. 2 Electron transport rate light-response curves of shaded and sunlit leaves (fitted by Ye model)(mean \pm SE, $n = 9$). A–D, *Q. variabilis* in June, July, August and September. E–H, *R. pseudoacacia* in June, July, August and September.

下调现象。这在9月的栓皮栎叶片与7月的刺槐叶片上表现更为明显(图2D–2F; 表2)。

2.3 环境/生物因子对电子传递速率特征参数的影响

栓皮栎和刺槐叶片电子传递速率-光响应曲线的 α 与 P_n 具有显著负相关关系($p < 0.05$)(表3), 说明两个树种叶片 P_n 越大, 将光能转化为电子流的最大能力越小。栓皮栎叶片 J_{\max} 与 T_a 呈极显著的正相关关系($p < 0.01$), 与土壤含水量(SWC)、 P_n 、叶绿素含量具有显著的正相关关系($p < 0.05$)。刺槐叶片 J_{\max} 对应的饱和光强 I_{sat} 与 T_a 、 SWC 、 P_n 具有显著的正相关关系($p < 0.05$)。刺槐叶片 J_{\max} 与 T_a 显著正相关($p < 0.05$)(表3)。

表2 阴生叶、阳生叶电子传递速率的特征参数(叶子飘模型拟合)(平均值±标准误差, $n = 9$)
Table 2 Characteristic parameters of electron transport rate of shaded and sunlit leaves (fitted by Ye model) (mean ± SE, $n = 9$)

树种 Species	月份 Month	叶位 Leaf position	拟合/实测 Fitted/measured	α	I_{sat} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	J_{max} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	R^2
栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i>	6月 June	阴生叶 Shaded leaf	拟合 Fitted	0.39 ± 0.07	$1\ 019.31 \pm 55.64$	55.17 ± 7.31	0.993
			实测 Measured	—	1 000	55.49	—
		阳生叶 Sunlit leaf	拟合 Fitted	0.32 ± 0.01	$1\ 075.41 \pm 139.41$	75.66 ± 7.80	0.997
			实测 Measured	—	1 000	75.53	—
	7月 July	阴生叶 Shaded leaf	拟合 Fitted	0.44 ± 0.03	981.87 ± 179.95	69.97 ± 7.69	0.994
			实测 Measured	—	1 000	68.65	—
		阳生叶 Sunlit leaf	拟合 Fitted	0.41 ± 0.07	$1\ 172.54 \pm 172.76$	95.22 ± 4.41	0.996
			实测 Measured	—	1 500	94.99	—
	8月 August	阴生叶 Shaded leaf	拟合 Fitted	0.40 ± 0.04	$1\ 092.35 \pm 97.59$	86.36 ± 7.47	0.996
			实测 Measured	—	1 000	85.40	—
		阳生叶 Sunlit leaf	拟合 Fitted	0.38 ± 0.02	$1\ 246.39 \pm 9.25$	121.32 ± 5.96	0.997
			实测 Measured	—	1 200	120.60	—
刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	6月 June	阴生叶 Shaded leaf	拟合 Fitted	0.37 ± 0.02	$1\ 045.23 \pm 74.27$	57.01 ± 6.10	0.993
			实测 Measured	—	1 000	57.47	—
		阳生叶 Sunlit leaf	拟合 Fitted	0.37 ± 0.02	$1\ 047.57 \pm 76.42$	70.38 ± 4.50	0.997
			实测 Measured	—	1 000	69.67	—
	7月 July	阴生叶 Shaded leaf	拟合 Fitted	0.38 ± 0.01	$1\ 265.91 \pm 33.74$	168.49 ± 5.99	0.997
			实测 Measured	—	1 000	166.75	—
		阳生叶 Sunlit leaf	拟合 Fitted	0.36 ± 0.02	$1\ 654.66 \pm 48.58$	200.67 ± 8.92	0.999
			实测 Measured	—	1 800	199.69	—
	8月 August	阴生叶 Shaded leaf	拟合 Fitted	0.36 ± 0.02	$1\ 316.81 \pm 39.36$	112.22 ± 7.87	0.997
			实测 Measured	—	1 200	111.20	—
		阳生叶 Sunlit leaf	拟合 Fitted	0.37 ± 0.02	$1\ 372.99 \pm 25.97$	145.84 ± 9.12	0.996
			实测 Measured	—	1 800	144.59	—
	9月 September	阴生叶 Shaded leaf	拟合 Fitted	0.40 ± 0.01	$1\ 240.05 \pm 50.69$	112.46 ± 5.47	0.995
			实测 Measured	—	1 000	111.86	—
		阳生叶 Sunlit leaf	拟合 Fitted	0.37 ± 0.01	$1\ 303.29 \pm 46.66$	130.79 ± 5.67	0.998
			实测 Measured	—	1 200	133.03	—

α , 初始斜率; I_{sat} , 饱和光强; J_{max} , 最大电子传递速率; R^2 , 决定系数。表中的实测值是由实测曲线得到。
 α , initial slope; I_{sat} , saturated irradiance; J_{max} , maximum electron transport rate; R^2 , the determined coefficient. The measured values in the table were obtained from the measured curves.

表3 栓皮栎、刺槐叶片电子传递速率特征参数与环境/生物因子的相关关系

Table 3 Correlations of characteristic parameters of electron transport rate and bioenvironmental factors in *Quercus variabilis* and *Robinia pseudoacacia*

	栓皮栎 <i>Quercus variabilis</i>			刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>		
	α	I_{sat}	J_{max}	α	I_{sat}	J_{max}
T_{a}	−0.571	0.480	0.902**	−0.477	0.801*	0.806*
SWC	−0.364	0.856	0.953*	−0.344	0.965*	0.912
P_{n}	−0.800*	0.542	0.745*	−0.719*	0.764*	0.661
Chl	−0.293	0.873	0.961*	−0.435	0.933	0.871

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。 α , I_{sat} , J_{max} 同表2。 T_{a} , 气温; SWC , 土壤含水量; P_{n} , 净光合速率; Chl , 叶绿素含量。
*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. α , I_{sat} , J_{max} see Table 2. T_{a} , air temperature; SWC , soil water content; P_{n} , net photosynthetic rate; Chl , chlorophyll content.

3 讨论

3.1 电子传递速率对光强的响应

光合作用是植物生长和发育的基础。叶绿素荧光与叶片光合作用中的各个反应密切相关, 环境因子对植物光合作用的影响常常可以用叶绿素荧光动力学来反映(徐澜等, 2016)。植物叶片对光的吸收和利用能力是其适应环境的一个重要手段(Chazdon *et al.*, 1996)。通过测定和计算出的一些光合参数, 可以反映植物对光的捕获和利用能力。植物的 J_{max} 与

1, 5-二磷酸核酮糖(RuBP)的再生能力有关。 J_{\max} 较低时, 光合磷酸化减弱, 还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸的再生能力降低, 植物的最大羧化效率受到限制(Harley *et al.*, 1992), 从而使光合能力下降。电子传递速率随光合有效辐射的增加而逐渐增加, 当达到饱和光强后, 随光合有效辐射的增加逐渐下降(叶子飘等, 2011, 2016a; 闫小红等, 2016)。栓皮栎、刺槐叶片电子传递速率随光强的增加而增加, 并出现PSII动力学下调现象(图1), 这与叶子飘等(2016b)对井冈山大学校园内的葎草(*Humulus scandens*)、白花泡桐(*Paulownia fortunei*)和龙葵(*Solanum nigrum*)的电子传递速率-光响应曲线研究结果类似。

3.2 直角双曲线模型、非直角双曲线模型、叶子飘模型的适用度比较

由于直角双曲线模型、非直角双曲线模型是没有极值的方程(White & Critchley, 1999), 所以只能拟合植物不存在或未达到PSII动力学下调时的电子传递速率-光响应曲线。叶子飘模型则是一个存在极值的方程, 可以用来拟合栓皮栎、刺槐存在PSII动力学下调现象时的 J - I 曲线, 且拟合曲线与实测曲线符合程度较高($R^2 > 0.99$)(图1; 表1)。本文利用直角双曲线模型得出的栓皮栎、刺槐 J_{\max} 分别比实测值平均高9.4%和19.8% (表1)。叶子飘等(2011)对全缘叶栎树(*Koeleria bipinnata* var. *integrifoliola*)快速光响应曲线研究指出, 直角双曲线模型高估了 J_{\max} 。这与直角双曲线模型没有极值、曲线趋于平缓有关(图1; 表1)。非直角双曲线模型、叶子飘模型拟合得到的 J_{\max} 则与实测值较为符合。由表1可知, 直角双曲线模型、非直角双曲线模型无法计算出栓皮栎、刺槐叶片的饱和光强, 只有叶子飘模型可以直接给出 J_{\max} 对应的饱和光强, 且得到的 I_{sat} 与实测值相符。对比直角双曲线模型、非直角双曲线模型和叶子飘模型的拟合结果(图1; 表1)可知, 只有叶子飘模型可以很好地拟合栓皮栎和刺槐叶片存在PSII动力学下调时的 J - I 曲线(图1), 并可以根据公式(3)合理地解释植物发生PSII动力学下调或光抑制等生理现象的原因(叶子飘等, 2016b)。

3.3 阴生叶、阳生叶电子传递速率特征参数的比较

植物叶片的光合作用受其形态和生理特征影响(Xu *et al.*, 2014)。光是促进植物组织和器官分化的因子之一(邱尔发等, 2006)。当同一植株的叶片接收

到的光强不同时, 就会有不同的形态以及生物化学性状等(Larcher, 1995)。邱尔发等(2006)对福建省麻竹(*Dendrocalamus latiflorus*)的研究结果表明, 阳生叶的净光合速率、暗呼吸速率、光饱和点均高于阴生叶, 光呼吸则低于阴生叶。Sofo等(2009)对不同水分和光照条件下两个橄榄(*Canarium album*)品种的光合性能及光响应研究发现, 阳生叶的光抑制现象比阴生叶强, 并且认为光抑制现象是由PSII效率下降和 P_n 降低导致的。任博等(2017)对栓皮栎和刺槐阴生叶、阳生叶光合作用-光响应曲线研究得出, 阳生叶的最大净光合速率大于阴生叶, 阴生叶的初始光能利用效率、暗呼吸速率均高于阳生叶。本研究表明, 栓皮栎、刺槐阳生叶的 J 、 I_{sat} 高于阴生叶, 这有利于阳生叶提高羧化效率, 增强光合能力。与阴生叶相比, 栓皮栎、刺槐阳生叶的 α 较低(图2; 表2)。胡文海等(2017)对越冬期荷花玉兰(*Magnolia grandiflora*)阳生叶和阴生叶PSII功能及捕光色素分子内禀特性比较发现, 阳生叶的 J 比阴生叶更强。这是因为阴生叶的碳同化能力相对较弱, 捕光色素分子对光能的实际吸收能力低于阳生叶。

3.4 环境/生物因子对 J 特征参数的影响

植物 J 表示植物吸收的光能沿光合电子传递链被传递利用了多少(Ambrosio *et al.*, 2006), 可以反映植物的光合能力(Joao & Rui, 2004)。研究表明, 高温或低温会导致植物光合作用的能力下降(云建英等, 2006; 汤文仲等, 2009; 颜建明等, 2011)。栓皮栎、刺槐叶片 J_{\max} 以及刺槐叶片 I_{sat} 均与 T_a 具有显著的正相关关系(表3)。这与钟传飞等(2008)对北京地区冬青卫矛(*Euonymus japonicus*)的研究结果类似。温度升高, 光合酶活性增加, 气孔导度大, 光合能力强, 于是造成 J_{\max} 增加。汤文仲等(2009)分析了不同光强和温度对江苏如东海区长石莼(*Ulva linza*)光合作用和叶绿素荧光参数的影响, 结果表明长石莼 J_{\max} 随着温度的增加而逐渐上升, 30 °C时最高为52.21 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。长石莼的 J_{\max} 和 α 在35 °C和5 °C条件下低于25 °C时的值, 即温度过高或过低会引起 J_{\max} 和 α 的下降(汤文仲等, 2009)。栓皮栎、刺槐叶片 α 与温度之间无相关性(表3)。这可能与研究期间6–9月份温度范围小(26.6–33.8 °C)有关。

本研究中, 刺槐叶片 I_{sat} 、栓皮栎叶片 J_{\max} 均与SWC具有显著正相关关系(表3)。闫丽霞等(2017)对小麦(*Triticum aestivum*)进行不同的水分处理后测定

了其 J , 研究表明适宜的土壤水分环境下的 J 显著高于水分过多或过少环境下的值。李永秀等(2012)对冬小麦生育后期叶片气体交换及叶绿素荧光参数的研究表明, 控制土壤供水系数为0.6时, 冬小麦 J_{\max} 和 P_n 对应的 I_{sat} 均显著高于土壤供水系数为0.2、0.4、0.8和对照条件下的植株。张国盛等(2017)对内蒙古林木良种繁育中心的乌柳(*Salix cheilophila*)、黄柳(*Salix gordejvii*)、沙枣(*Elaeagnus angustifolia*)、乌头叶蛇葡萄(*Ampelopsis aconitifolia*)、紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)和沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)叶绿素荧光动力学参数对土壤水分变化响应的研究表明, 6种树叶片的 J 随土壤体积含水量的降低而降低。

栓皮栎 J_{\max} 与 P_n 呈显著正相关, 刺槐叶片 J_{\max} 与 P_n 之间相关性则不显著(表3)。这可能是与植物的净光合速率与电子流的利用效率有关(叶子飘等, 2016b)。刺槐叶片的 J 大, 并不能保证 P_n 就大, 只有当电子流的利用效率较高时, 叶片的 P_n 才能增大, 两者之间才可能具有正相关关系(叶子飘等, 2016b)。为研究植物迁地保育的引种适应机制, 姚军朋等(2010)以丁香属(*Syringa*) 4种代表种质为试验材料, 研究了丁香属种间叶片光合气体交换、叶绿素荧光的热响应特征, 结果表明: J 与 P_n 变化一致。

叶绿素和类胡萝卜素是植物吸收光能的基础(许大全, 2013)。栓皮栎叶片 J_{\max} 与叶绿素含量呈显著正相关关系, 而刺槐 J_{\max} 与叶绿素含量之间相关关系不显著(表3)。Chen和Xu(2006)对大豆(*Glycine max*)、水稻(*Oryza sativa*)、小麦和南瓜(*Cucurbita moschata*)的研究结果表明, 叶片叶绿素含量的多少与其光合能力并不存在正相关关系。由叶子飘模型(公式3)可知, J 与捕光色素分子的内禀特性, 如: 捕光色素分子的本征光能吸收截面、光反应常数和热耗散常数等有关(Ye *et al.*, 2013a, 2013b; 叶子飘等, 2014)。当叶绿素含量一定时, 植物可以通过增、减捕光色素分子的本征光能吸收截面, 来增加和减少对光能的吸收, 维持光能吸收和转化为化学能之间的平衡。叶子飘等(2016b)对葎草、白花泡桐和龙葵这3种植物的光合特性进行对比发现, 白花泡桐的叶绿素含量最高, 但由于其捕光色素分子的本征光能吸收截面最小, 导致其 J 与龙葵之间并无显著差异。栓皮栎、刺槐叶片的叶绿素含量与 J - I 曲线参数

的相关性还需开展进一步的研究。叶绿素含量影响植物的光合能力(叶子飘等, 2016b)。栓皮栎、刺槐叶片的 I_{sat} 与叶绿素含量均无相关关系(表3)。这与叶子飘和赵则海(2009)及叶子飘等(2015)对鬼针草(*Bidens pilosa*)、高产水稻的研究类似。然而, 张斯(2014)对加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)和大狼把草(*Bidens frondosa*)的研究表明, 在增温条件下这两种植物叶绿素含量较高, 其饱和光强更高。

4 结论

本文利用直角双曲线模型、非直角双曲线模型和叶子飘模型对太行山南麓栓皮栎、刺槐叶片 J - I 曲线进行拟合, 得出以下结论:

(1) 3个模型对栓皮栎、刺槐叶片 J - I 曲线的拟合适用性排序为: 叶子飘模型>非直角双曲线模型>直角双曲线模型。叶子飘模型能很好地模拟PSII动力学下调现象。

(2) 阴生叶的 J_{\max} 和 I_{sat} 低于阳生叶; 阴生叶将光能转化为电子流的最大能力 α 则高于阳生叶。栓皮栎阴生叶和阳生叶在以上电子传递速率参数上的差异比刺槐更明显。

(3) 栓皮栎、刺槐叶片 J - I 曲线拟合所得 J_{\max} 与 T_a 显著正相关, α 均与 P_n 呈显著负相关关系; 刺槐叶片 I_{sat} 与 T_a 、 SWC 、 P_n 呈显著正相关关系。

致谢 感谢北京林业大学任博、徐映晖在野外测量工作中给予的帮助。

参考文献

- Ambrosio ND, Arena C, Santo AV (2006). Temperature response of photosynthesis, excitation energy dissipation and alternative electron sinks to carbon assimilation in *Beta vulgaris* L. *Environmental and Experimental Botany*, 55, 248–257.
- Baker NR (2008). Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis *in vivo*. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 89–113.
- Baly EC (1935). The kinetics of photosynthesis. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences*, 117, 218–239.
- Bernacchi CJ, Morgan PB, Ort DR, Long SP (2005). The growth of soybean under free air [CO₂] enrichment (FACE) stimulates photosynthesis while decreasing *in vivo* Rubisco capacity. *Planta*, 220, 434–446.
- Brading P, Warner ME, Davey P, Smith DJ, Achterberg EP,

- Suggett DJ (2011). Differential effects of ocean acidification on growth and photosynthesis among phylotypes of *Symbiodinium* (Dinophyceae). *Limnology and Oceanography*, 56, 927–938.
- Caemmerer SV (2000). *Biochemical Models of Leaf Photosynthesis*. CSIRO Publishing, Victoria, Australia.
- Chazdon RL, Pearcy RW, Lee DW, Fetcher N, Mulkey SS (1996). Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey SS, Chazdon RL, Smith AP eds. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman and Hall, New York. 5–55.
- Chen Y, Xu DQ (2006). Two patterns of leaf photosynthetic responses to irradiance transition from saturating to limiting one in some plant species. *New Phytologist*, 169, 789–798.
- Ding JX, Zou J, Tang LS, Liu WG (2015). Photosynthetic characteristics of three different life-form plants in the desert-oasis ecotone of Keriya River Basin. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 733–741. [丁俊祥, 邹杰, 唐立松, 刘卫国 (2015). 克里雅河流域荒漠-绿洲交错带3种不同生活型植物的光合特性. 生态学报, 35, 733–741.]
- Eichmann H, Oja V, Peterson RB, Laisk A (2011). The rate of nitrite reduction in leaves as indicated by O_2 and CO_2 exchange during photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 62, 2205–2215.
- Ferrier-Pagès C, Tambutti E, Zamoum T, Segonds N, Merle PL, Bensoussan N, Allemand D, Garrabou J, Tambutti S (2009). Physiological response of the symbiotic gorgonian *Eunicella singularis* to a longterm temperature increase. *Journal of Experimental Biology*, 212, 3007–3015.
- Fila G, Badeck FW, Meyer S, Cerovic Z, Ghashghaie J (2006). Relationships between leaf conductance to CO_2 diffusion and photosynthesis in micropropagated grapevine plants, before and after *ex vitro* acclimatization. *Journal of Experimental Botany*, 57, 2687–2695.
- Flexas J, Barón M, Bota J, Ducruet JM, Gallé A, Galmés J, Jiménez M, Pou A, Ribas-Carbó M, Sajani C, Tomás M, Medrano H (2009). Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. berlandieri* var. *rupestris*). *Journal of Experimental Botany*, 60, 2361–2377.
- Govindjee (2002). A role for a light-harvesting antenna complex of photosystem II in photoprotection. *Plant Cell*, 14, 1663–1668.
- Guo W, Zhan SY, Yin H, Li XY, Lü X, Yang L, Wang Y (2016). Effect of enhanced UV-B radiation on photosynthetic electron transport and light response characteristics of japonica. *Journal of Nanjing Agricultural University*, 39, 603–610. [郭巍, 战莘晔, 殷红, 李雪莹, 吕晓, 杨璐, 王一 (2016). UV-B辐射增强对粳稻光合电子传递与光响应特性的影响. 南京农业大学学报, 39, 603–610.]
- Harley PC, Thomas RB, Reynolds JF, Strainet BR (1992). Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO_2 . *Plant, Cell & Environment*, 15, 271–282.
- Harrison WG, Platt T (1986). Photosynthesis-irradiance relationships in polar and temperate phytoplankton populations. *Polar Biology*, 5, 153–164.
- Hu WH, Ye ZP, Yan XH, Yang XS (2017). PSII function and intrinsic characteristics of light-harvesting pigment molecules for sun- and shading-leaf in *Magnolia grandiflora* during overwintering. *Bulletin of Botanical Research*, 37, 281–287. [胡文海, 叶子飘, 闫小红, 杨旭升 (2017). 越冬期广玉兰阳生叶和阴生叶PSII功能及捕光色素分子内禀特性的比较研究. 植物研究, 37, 281–287.]
- Jian ZY, Wang WQ, Meng L, Xu GF, Wang QL, Li WD, Yu JB (2010). Comparison of photosynthetic and fluorescence characteristics among taxa in *Paonia* sect. *Paonia*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1463–1471. [简在友, 王文全, 孟丽, 许桂芳, 王秋玲, 李卫东, 俞敬波 (2010). 芍药组内不同类群间光合特性及叶绿素荧光特性比较. 植物生态学报, 34, 1463–1471.]
- Joao S, Rui S (2004). Can chlorophyll fluorescence be used to estimate photosynthetic production in the seagrass *Zostera noltii*. *Marine Biology & Ecology*, 307, 207–216.
- Kang HJ, Li H, Tao YL, Zhang HL, Quan W, Ouyang Z (2015). Discussion on simultaneous measurements of leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence for estimating photosynthetic electron allocation. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 1217–1224. [康华靖, 李红, 陶月良, 张海利, 权伟, 欧阳竹 (2015). 气体交换与荧光同步测量估算植物光合电子流的分配. 生态学报, 35, 1217–1224.]
- Larcher W (1995). *Physiological Plant Ecology*. Springer-Verlag Press, Berlin, Heidelberg.
- Lawlor DW, Cornic G (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell & Environment*, 25, 275–294.
- Li YX, Shen SH, Li L, Wang XM, Zhang FC, Han XM (2012). Effects of soil moisture on leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters of winter wheat during its late growth stage. *Chinese Journal of Ecology*, 31, 74–80. [李永秀, 申双和, 李丽, 汪秀敏, 张富存, 韩小梅 (2012). 土壤水分对冬小麦生育后期叶片气体交换及叶绿素荧光参数的影响. 生态学杂志, 31, 74–80.]
- Liu JJ, Li JY, Zhang JG (2015). Influences of drought stress on photosynthetic characteristics and water use efficiency of 4 tree species under elevated CO_2 concentration. *Forest Research*, 28, 339–345. [刘娟娟, 李吉跃, 张建国 (2015). 高 CO_2 浓度和干旱胁迫对4种树苗光合特性的影响. 林业科学研究, 28, 339–345.]
- Long SP, Bernacchi CJ (2003). Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany*, 54, 2393–2401.

- Luo WC, Zeng FJ, Liu B, Zhang LG, Liu Z, Song C, Peng SL, Peng HQ (2013). Photosynthetic and physiological characteristics of introduced plants at the desert-oasis ecotone. *Acta Prataculturae Sinica*, 22, 273–280. [罗维成, 曾凡江, 刘波, 张利刚, 刘镇, 宋聪, 彭守兰, 彭慧清 (2013). 绿洲-沙漠过渡带引种植物光合生理特征研究. 草业学报, 22, 273–280.]
- Martins SCV, Galmés J, Molins A, Damatta FM (2013). Improving the estimation of mesophyll conductance to CO₂: On the role of electron transport rate correction and respiration. *Journal of Experimental Botany*, 64, 3285–3298.
- Nelson N, Yocum CF (2006). Structure and function of photosystems I and II. *Annual Review of Plant Biology*, 57, 521–565.
- Ördög A, Wodala B, Rózsavögyi T, Tari I, Horváth F (2013). Regulation of guard cell photosynthetic electron transport by nitric oxide. *Journal of Experimental Botany*, 64, 1357–1366.
- Osborne CP, Wythe EJ, Ibrahim DG, Gilbert ME, Ripley BS (2008). Low temperature effects on leaf physiology and survivorship in the C₃ and C₄ subspecies of *Alloterospis semialata*. *Journal of Experimental Botany*, 59, 1743–1754.
- Pavlovič A, Slovákova L, Pandolfi C, Mancuso S (2011). On the mechanism underlying photosynthetic limitation upon trigger hair irritation in the carnivorous plant venus flytrap (*Dionaea muscipula* Ellis). *Journal of Experimental Botany*, 62, 1991–2000.
- Platt T, Gallegos CL, Harrison WG (1980). Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine Research*, 38, 687–701.
- Qian Q, Qu LJ, Yuan M, Wang XJ, Yang WC, Wang T, Kong HZ, Jiang GM, Chong K (2013). Research advances on plant science in China in 2012. *Chinese Bulletin of Botany*, 48, 231–287. [钱前, 瞿礼嘉, 袁明, 王小菁, 杨维才, 王台, 孔宏智, 蒋高明, 种康 (2013). 2012年中国植物科学若干领域重要研究进展. 植物学报, 48, 231–287.]
- Qiu EF, Chen ZM, Hong W, Zheng YS, Huang BL, Yang ZQ (2006). Comparison on ecophysiological characteristics between sun and shade leaves in different age *Dendrocalamus latiflorus*. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 3297–3301. [邱尔发, 陈卓梅, 洪伟, 郑郁善, 黄宝龙, 杨主泉 (2006). 不同年龄麻竹阴阳叶生态生理特性. 生态学报, 26, 3297–3301.]
- Ralph PJ, Gademann R (2005). Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquatic Botany*, 82, 222–237.
- Rascher U, Liebig M, Lüttge U (2000). Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on-site in the field. *Plant, Cell & Environment*, 23, 1397–1405.
- Ren B, Li J, Tong XJ, Mu YM, Zhang JS, Meng P (2017). Simulation on photosynthetic light-response of *Quercus variabilis* and *Robinia pseudoacacia* in the southern foot of the Taihang Mountain. *Chinese Journal of Ecology*, 36, 2206–2216. [任博, 李俊, 同小娟, 母艳梅, 张劲松, 孟平 (2017). 太行山南麓栓皮栎和刺槐叶片光合光响应模拟. 生态学杂志, 36, 2206–2216.]
- Reynolds M, Foulkes J, Furbank R, Griffiths S, King J, Murchie E, Parry M, Slafer G (2012). Achieving yield gains in wheat. *Plant, Cell & Environment*, 35, 1799–1823.
- Robakowski P (2005). Susceptibility to low-temperature photoinhibition in three conifers differing in successional status. *Tree Physiology*, 25, 1151–1160.
- Sofa A, Dichi B, Montanaro G, Xiloyannis C (2009). Photosynthetic performance and light response of two olive cultivars under different water and light regimes. *Photosynthetica*, 47, 602–608.
- Tang WZ, Li XS, Huang HY, Cai CE, Huo YZ, He PM (2009). Effects of different light intensity and temperature treatment on photosynthesis and chlorophyll fluorescence in *Ulva linza*. *Journal of Fisheries of China*, 33, 752–769. [汤文仲, 李信书, 黄海燕, 蔡春尔, 霍元子, 何培民 (2009). 不同光强和温度对长石莼(缘管浒苔)光合作用和叶绿素荧光参数的影响. 水产学报, 33, 752–769.]
- Thornley JHM (1976). *Mathematical Models in Plant Physiology*. Academic Press, London.
- 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.
- Xie JM, Yu JH, Huang GB, Feng Z (2011). Correlations between changes of absorption and transformation of light energy by PSII in pepper leaves and the variety tolerance under low temperature & weak light. *Scientia Agricultura Sinica*, 44, 1855–1862. [颉建明, 郁继华, 黄高宝, 冯致 (2011). 低温弱光下辣椒叶片PSII光能吸收和转换变化及与品种耐性的关系. 中国农业科学, 44, 1855–1862.]
- Xu DQ (2013). *Photosynthesis*. Science Press, Beijing. [许大全 (2013). 光合作用学. 科学出版社, 北京.]
- Xu JZ, Yu YM, Pen SZ, Yang SH, Liao LX (2014). A modified nonrectangular hyperbola equation for photosynthetic light-response curves of leaves with different nitrogen status. *Photosynthetica*, 52, 117–123.
- Xu L, Gao ZQ, An W, Li YL, Jiao XF, Wang CY (2016). Flag leaf photosynthetic characteristics, change in chlorophyll fluorescence parameters, and their relationship with yield of winter wheat sowed in spring. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 27, 133–142. [徐澜, 高志强, 安伟, 李彦良, 焦雄飞, 王创云 (2016). 冬麦春播条件下旗叶光合特性、叶绿素荧光参数变化及其与产量的关系. 应用生态学报, 27, 133–142.]
- Yan LX, Yu ZW, Shi Y, Zhao JY, Zhang YL (2017). Effects of supplemental irrigation based on soil moisture measurement on flag leaf chlorophyll fluorescence and senescence

- characteristics in two wheat cultivars. *Scientia Agricultura Sinica*, 50, 1416–1429. [闫丽霞, 于振文, 石玉, 赵俊晔, 张永丽 (2017). 测墒补灌对2个小麦品种旗叶叶绿素荧光及衰老特性的影响. *中国农业科学*, 50, 1416–1429.]
- Yan XH, Yin JH, Duan SH, Zouh B, Hu WH, Liu S (2013). Photosynthesis light response curves of four rice varieties and model fitting. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 604–610. [闫小红, 尹建华, 段世华, 周兵, 胡文海, 刘帅 (2013). 四种水稻品种的光合光响应曲线及其模型拟合. *生态学杂志*, 32, 604–610.]
- Yan XH, Zhou B, Wang N, Ye ZP, Yin ZF (2016). Differences of photosynthetic characteristics based on a mechanistic model of light-response for three herbaceous plants. *Journal of Nanjing Forestry University (Natural Sciences Edition)*, 40, 63–69. [闫小红, 周兵, 王宁, 叶子飘, 尹增芳 (2016). 基于光响应机理模型的3种草本植物光合特性差异解析. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 40, 63–69.]
- Yao CY, Lu XS, Xu DW, Wu J (2011). Study on the relations of six forage's photo-response characteristics and above-ground biomass under orchard. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 27, 69–73. [姚春艳, 卢欣石, 徐大伟, 吴健 (2011). 果林下6种牧草的光响应特性与地上生物量关系的研究. *中国农学通报*, 27, 69–73.]
- Yao JP, Chen L, Cui HX, Yao T (2010). Responses of photosynthesis and heat-tolerance in seedling of four lilacs to high-temperature. *Grassland & Turf*, (5), 50–55, 58. [姚军朋, 陈莉, 崔洪霞, 姚拓 (2010). 丁香属植物光合机构的热响应特征研究. *草原与草坪*, (5), 50–55, 58.]
- 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. [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, Hu WH, Yan XH (2016a). Comparison on light-response models of actual photochemical efficiency in photosystem II. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1208–1217. [叶子飘, 胡文海, 闫小红 (2016a). 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.]
- Ye ZP, Hu WH, Yan XH, Duan SH (2016b). Photosynthetic characteristics of different plant species based on a mechanistic model of light-response of photosynthesis. *Chinese Journal of Ecology*, 35, 2544–2552. [叶子飘, 胡文海, 闫小红, 段世华 (2016b). 基于光响应机理模型的不同植物光合特性. *生态学杂志*, 35, 2544–2552.]
- Ye ZP, Kang HJ, Tao YL, Wang LX (2011). Comparative analysis on the fitting effect of different models of *Koeleria bipinnata* var. *integrifoliola* rapid light curves. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 1662–1667. [叶子飘, 康华靖, 陶月良, 王立新 (2011). 不同模型对黄山栎树快速光曲线拟合效果的比较. *生态学杂志*, 30, 1662–1667.]
- 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 JD, Robakowski P, Kang HJ (2013b). A mechanistic model for the photosynthesis-light response based on the photosynthetic electron transport of photosystem II in C₃ and C₄ species. *New Phytologist*, 199, 110–120.
- Ye ZP, Yan XH, Duan SH (2015). Investigation on the relationship between saturation irradiance and chlorophyll contents of flag leaves and intrinsic characteristics of light-harvesting pigment molecules in high-yielding rice. *Journal of Jinggangshan University (Natural Science)*, 36, 25–32. [叶子飘, 闫小红, 段世华 (2015). 高产水稻剑叶的叶绿素含量、捕光色素分子的内禀特性与饱和光强关系的研究. *井冈山大学学报(自然科学版)*, 36, 25–32.]
- Ye ZP, Zhao ZH (2009). Effects of shading on the photosynthesis and chlorophyll content of *Bidens pilosa*. *Chinese Journal of Ecology*, 28, 19–22. [叶子飘, 赵则海 (2009). 遮光对三叶鬼针草光合作用和叶绿素含量的影响. *生态学杂志*, 28, 19–22.]
- Yun JY, Yang JD, Zhao HL (2006). Research progress in the mechanism for drought and high temperature to affect plant photosynthesis. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 26, 641–648. [云建英, 杨甲定, 赵哈林 (2006). 干旱和高温对植物光合作用的影响机制研究进展. *西北植物学报*, 26, 641–648.]
- Zeng ZF, Yan XH, Hu WH (2014). Effects of NaCl stress on plant growth and photosynthetic characteristics in the cucumber seedling. *Journal of Jinggangshan University (Natural Science)*, 35, 39–42. [曾志峰, 严小红, 胡文海 (2014). NaCl胁迫对黄瓜幼苗生长及光合作用特征的影响. *井冈山大学学报(自然科学版)*, 35, 39–42.]
- Zhang GS, Hao L, Yan ZJ, Zhao X, Wang Y, Bai YR, Li XL (2017). The responses of chlorophyll fluorescence kinetics parameters of six tree species to soil moisture changes. *Chinese Journal of Ecology*, 36, 3079–3085. [张国盛, 郝蕾, 闫子娟, 赵鑫, 王颖, 白玉荣, 李小龙 (2017). 6种树种叶片叶绿素荧光动力学参数对土壤水分变化的响应. *生态学杂志*, 36, 3079–3085.]
- Zhang LG, Zeng FJ, Liu B, Liu Z, An GX, Li HF, Yuan N (2012). Study of the photosynthesis characteristics and physical signs of four plants at the desert-oasis ecotone. *Acta Prataculturae Sinica*, 21, 103–111. [张利刚, 曾凡江, 刘波, 刘镇, 安桂香, 李海峰, 袁娜 (2012). 绿洲-荒漠过渡带四种植物光合及生理特征的研究. *草业学报*, 21, 103–111.]
- Zhang SS (2014). *Effect of Simulated Warming on Photosynthetic*

Adaptability and Reproductive Ecology of Invasive Solidago Canadensis, Bidens frondosa and Native Pterocyp-sela laciniata. Master degree dissertation, Southwest University, Chongqing. [张斯斯 (2014). 模拟增温对菊科2种入侵植物繁殖生态学及光合特性的影响. 硕士学位论文, 西南大学, 重庆.]

Zhang YZ, Li HD, Li X, Xiao J, Xu K (2013). Effects of light intensity and water stress on leaf photosynthetic characteristics of ginger. *Acta Horticulturae Sinica*, 40, 2255–2262. [张永征, 李海东, 李秀, 肖静, 徐坤 (2013). 光强和水分胁迫对姜叶片光合特性的影响. 园艺学报, 40,

2255–2262.]

Zhong CF, Wu XY, Yao HJ, Shi Z, Gao RF (2008). Characteristics of chlorophyll a fluorescence kinetics of *Euonymus japonicus* during early spring in Beijing region. *Journal of Beijing Forestry University*, 30, 9–15. [钟传飞, 武晓颖, 姚洪军, 施征, 高荣孚 (2008). 北京地区大叶黄杨春初返青过程的叶绿素荧光动力学研究. 北京林业大学学报, 30, 9–15.]

责任编辑: 岳 明 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答