

FvCB生物化学光合模型及A-C_i曲线测定

梁星云 刘世荣*

中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 国家林业局森林生态环境重点实验室, 北京 100091

摘要 由Farquhar、von Caemmerer和Berry提出的生物化学光合模型(以下简称FvCB模型)是一个基于光合碳反应过程的CO₂响应模型。此模型认为C₃植物叶片光合速率(*A*)由3个生物化学过程速率中的最低者——核酮糖-1,5-双磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)所能支持的羧化速率、电子传递所能支持的核酮糖-1,5-双磷酸(RuBP)再生速率和磷酸丙糖(TP)利用速率决定。利用改进的FvCB模型对光合速率-胞间CO₂浓度(*A*-C_i)曲线进行拟合, 能有效地估计最大羧化速率、最大电子传递速率、TP利用速率、明呼吸速率、叶肉细胞导度等生化参数, 促进我们对植物光合生理及其响应环境变化的理解和预测。该文首先详细地描述了FvCB模型, 并分析了此模型分段性和过参数化的特点。然后介绍利用FvCB模型对*A*-C_i曲线进行拟合, 从而估计叶片光合生化参数的研究进展。光合生化参数估计经历了主观分段、分段拟合到客观分段、整体拟合几个阶段, 目标函数的最小化方法也从传统的最小二乘法为主转向基于现代计算机技术的迭代算法(如遗传算法、模拟退火算法)。然而, 如要进一步提高参数估计的可靠性和精确性, 还需加强Rubisco动力学属性和温度依赖性方面的研究。最后, 为了获取能更有效地进行参数估计的光合数据, 根据目前对FvCB模型拟合的认知, 整合并改进了*A*-C_i曲线的测定方法。

关键词 FvCB模型; 生化参数估计; 叶肉导度; Rubisco; 温度依赖性; *A*-C_i曲线

引用格式: 梁星云, 刘世荣 (2017). FvCB生物化学光合模型及*A*-C_i曲线测定. 植物生态学报, 41, 693–706. doi: 10.17521/cjpe.2016.0283

A review on the FvCB biochemical model of photosynthesis and the measurement of *A*-C_i curves

LIANG Xing-Yun and LIU Shi-Rong*

Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, China's State Forestry Administration, Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China

Abstract

The biochemical model of photosynthesis proposed by Farquhar, von Caemmerer and Berry is a CO₂ response model based on photosynthetic processes. It hypothesizes that leaf CO₂ assimilation rate (*A*) of C₃ plants is decided by the minimum of three biochemical processes: the carboxylation rate supported by ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco), the ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP) regeneration rate supported by electron transport and the triose-phosphate (TP) use rate. Fitting leaf CO₂ assimilation rate versus intercellular CO₂ concentration (*A*-C_i) curves with the modified FvCB model could provide several important biochemical parameters, including maximum Rubisco carboxylation rate, maximum rate of electron transport, TP use rate, day respiration rate and mesophyll conductance. The FvCB model has greatly improved our understanding and prediction of plant photosynthetic physiology and its response to environmental changes. In this review, we firstly described the FvCB model, and analysed the characteristics of this model: segmentation and overparameterization. We reviewed the estimation of biochemical parameters which by fitting *A*-C_i curves with the FvCB model. The biochemical parameters were estimated previously by segmenting subjectively and fitting each limitation state separately, whereas now by segmenting objectively and fitting all limitation simultaneously. In comparison to the previously conventional ordinary least squares (OLS), iterative algorithms (eg. Genetic Algorithm, Simulated Annealing Algorithm) based on the modern computer technology are now in common use. However, to further improve the reliability and the precision of the parameters estimation, more studies about Rubisco kinetics parameters and their temperature dependence are needed. In the end, to obtain efficient photosynthetic data for biochemical parameters estimation, we integrated and modified methods concerning the measurement of *A*-C_i curves according to current knowledge about FvCB model fitting. We expect this review would advance our understanding and application of the FvCB model and *A*-C_i curves.

收稿日期Received: 2016-09-09 接受日期Accepted: 2017-04-05

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: liusr@caf.ac.cn)

Key words the FvCB model; biochemical parameters estimation; mesophyll conductance; Rubisco; temperature dependence; $A-C_i$ curve

Citation: Liang XY, Liu SR (2017). A review on the FvCB biochemical model of photosynthesis and the measurement of $A-C_i$ curves. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 693–706. doi: 10.17521/cjpe.2016.0283

光合作用是植物利用光能固定大气中的 CO_2 合成有机物的过程。 C_3 植物碳反应过程包括三个阶段, 第一阶段是在核酮糖-1,5-双磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)的催化下, 核酮糖-1,5-双磷酸(RuBP)与 CO_2 发生羧化作用, 生成3-磷酸甘油酸(PGA)。第二阶段是在腺苷三磷酸(ATP)和还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(NADPH)的作用下, PGA被还原成磷酸丙糖(TP)。每6个TP中有1个输出到细胞液中, 用于蔗糖或者淀粉的合成。在第三阶段, 剩下的5个TP在ATP的作用下再生为3个RuBP。一部分再生的RuBP在Rubisco的催化下被氧化成PGA和2-磷酸乙醇酸, 2-磷酸乙醇酸在ATP的作用下形成PGA, 并且释放 CO_2 (光呼吸)(Hikosaka *et al.*, 2016)。

Farquhar-von Caemmerer-Berry生物化学光合模型(以下简称FvCB模型), 是一种基于上述碳反应过程的光合- CO_2 响应模型(Farquhar *et al.*, 1980) (缩写参见附录I)。该模型包含最大羧化速率(V_{cmax})、最大电子传递速率(J_{max})、TP利用速率(V_p)、明呼吸速率(R_d)、叶肉细胞导度(g_m)等重要的生物化学参数, 这些参数可以通过拟合光合速率-胞间 CO_2 浓度($A-C_i$)曲线来进行估计(Farquhar *et al.*, 1980; Long & Bernacchi, 2003; Sharkey *et al.*, 2007; Gu *et al.*, 2010; Ye, 2010; Sun *et al.*, 2014a; Niinemets *et al.*, 2015)。FvCB模型成功地模拟了不同环境条件下的光合- CO_2 响应情况, 促进了我们对植物光合生理机制的理解(Sharkey, 1985; von Caemmerer, 2000; Sharkey *et al.*, 2007)。此外, FvCB模型的关键参数(如 V_{cmax} 和 J_{max})被广泛应用于农业、生态和地球系统科学的研究中, 包括LUNA (Ali *et al.*, 2016)、BETHY (Ziehn *et al.*, 2011)和CLM (Bonan *et al.*, 2012)等模型, 提高了我们对植物响应环境变化的预测能力(Rogers, 2014)。

FvCB模型提出已超过35年, 用此模型拟合 $A-C_i$ 曲线、估计生化参数的研究取得了长足进展。同时, 随着气体交换测定技术的发展, $A-C_i$ 曲线的测定也变得轻而易举。然而, 对于如何正确地利用FvCB模型对 $A-C_i$ 曲线进行拟合, 从而获得可靠的参数估计结果, 以及如何更有效地测定 $A-C_i$ 曲线, 还需要更

多的了解。本文先对FvCB模型进行比较详细的描述; 然后介绍利用FvCB模型拟合 $A-C_i$ 曲线, 并以此估计光合生物化学参数的研究进展; 最后根据目前对FvCB模型拟合的认知提出更有效率地测定 $A-C_i$ 曲线的方法, 以期促进我们对FvCB模型和 $A-C_i$ 曲线的理解和应用。

1 FvCB模型

1.1 模型描述

在光照下, C_3 植物净光合速率(A)取决于3个同时存在的速率: RuBP羧化速率(V_c)、RuBP氧化速率(或光呼吸速率, V_o)和线粒体在光照下的呼吸速率(或明呼吸速率, R_d ; 此名为了与暗呼吸速率对应和区分)。RuBP氧化过程中每结合1 mol O_2 就会释放0.5 mol CO_2 (Farquhar *et al.*, 1980)。因此, 净光合速率 A (Farquhar *et al.*, 1980)为:

$$A = V_c - 0.5V_o - R_d \quad (1)$$

线粒体 R_d 不同于暗呼吸速率(R_n)。 R_n 是叶片在黑暗中的线粒体呼吸速率, 随着光照的增加, 线粒体呼吸速率下降(Brooks & Farquhar, 1985; Tcherkez *et al.*, 2012)。因此 $R_d < R_n$ 。在黑暗条件下测定的叶片 CO_2 交换速率即 R_n , 但是 R_d 的测定比较困难, 因为光照条件下 R_d 与 V_c 、 V_o 同时存在。Hikosaka等(2016)总结了四种测定 R_d 的方法。

公式(1)又可以表达为:

$$A = V_c (1 - 0.5\alpha) - R_d \quad (2)$$

α 是氧化速率与羧化速率的比例 V_o/V_c , 由Rubisco动力学常数决定(Farquhar *et al.*, 1980):

$$\alpha = \frac{V_o}{V_c} = \frac{O}{C_c} \times \frac{V_{omax} / K_o}{V_{cmax} / K_c} = \frac{O}{C_c} \times \frac{1}{S_{c/o}} \quad (3)$$

C_c 和 O 分别为叶绿体部位 CO_2 和 O_2 浓度。 C_c 和 O 通常以气体摩尔分数($\mu mol \cdot mol^{-1}$)或分压(Pa)表示, 但光合过程是在叶绿体的液相基质中发生的, 用分压表示更加恰当(Hikosaka *et al.*, 2016)。利用分压定律实现 $\mu mol \cdot mol^{-1}$ 和Pa之间的单位转换, 需要注意各地区的大气压是不同的, 且通常低于标准大气压(101.325 kPa)。 K_c (K_o)为Rubisco羧化(氧化)的米氏常数, 代表了羧化(氧化)速率达到最大羧化(氧化)速

率一半时的CO₂ (O₂)浓度。 $S_{c/o}$ 是Rubisco特异性因子,表示Rubisco对CO₂和O₂的偏好程度(Brooks & Farquhar, 1985)。

当 $A = -R_d$, 即RuBP羧化的CO₂吸收速率刚好等于RuBP氧化的CO₂释放速率($V_c = 2V_o$)时, $\alpha = 0.5$ 。此时叶绿体的CO₂浓度就是叶绿体CO₂光合补偿点, 标记为 Γ^* (von Caemmerer & Farquhar, 1981; Brooks & Farquhar, 1985):

$$\Gamma^* = 0.5O / S_{c/o} \quad (4)$$

由公式(3)和(4)可得:

$$\alpha = 2\Gamma^* / C_c \quad (5)$$

代入公式(2)得:

$$A = V_c(1 - \Gamma^* / C_c) - R_d \quad (6)$$

在 C_c 浓度低的时候, RuBP供应充足(图1, Rubisco阶段), V_c 等于Rubisco所能支持的羧化速率 w_c (Farquhar *et al.*, 1980):

$$w_c = \frac{V_{\max} C_c}{C_c + K_c(1 + O / K_o)} \quad (7)$$

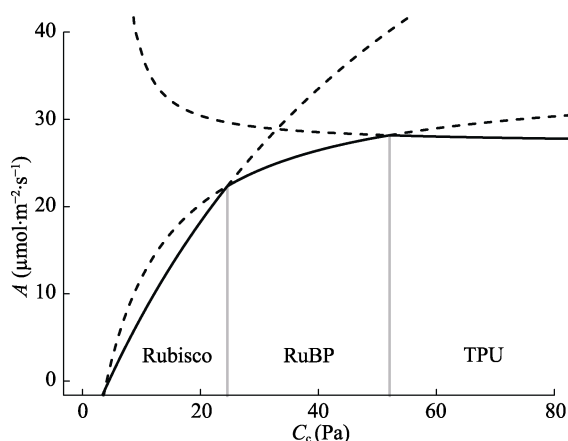


图1 图示用FvCB模型模拟光合速率(A)随叶绿体CO₂分压(C_c)变化的情况。随着 C_c 增加, A 分别受核酮糖-1, 5-双磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)、核酮糖-1, 5-双磷酸(RuBP)和磷酸丙糖利用(TPU)限制。Rubisco动力学参数来自Sharkey等(2007)中的表1: $K_c = 27.24$ Pa, $K_o = 16.58$ kPa, $O = 21$ kPa, $\Gamma^* = 3.74$ Pa。其他参数为: $R_d = 1.0$ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $V_{\max} = 97.0$ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $J = 144.0$ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $V_p = 9.4$ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $\alpha_g = 0.15$ 。参数缩写参见附录I。

Fig. 1 A diagram of photosynthetic assimilation (A) as a function of chloroplastic partial pressure of CO₂ (C_c) according to the FvCB model. With increasing C_c , A is limited by ribulose-1, 5-bisphosphate (RuBP) carboxylase/oxygenase (Rubisco), RuBP or triose-phosphate utilization (TPU), respectively. Rubisco kinetics parameters were using values of Table 1 in Sharkey *et al.*, (2007): $K_c = 27.24$ Pa, $K_o = 16.58$ kPa, $O = 21$ kPa, $\Gamma^* = 3.74$ Pa. Other parameters: $R_d = 1.0$ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $V_{\max} = 97.0$ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $J = 144.0$ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $V_p = 9.4$ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $\alpha_g = 0.15$. Abbreviations for parameters are defined in Appendix I.

公式(7)由米氏方程发展而来, 用一条渐近线为 V_{\max} (纵坐标)和 $-K_c(1 + O/K_o)$ (横坐标)的直角双曲线来描述RuBP羧化过程中酶(Rubisco)及其底物(CO₂)的动力学关系, 详细的推导过程也可以参考Ethier和Livingston (2004)。

随着 C_c 升高, Rubisco支持的羧化速率超过了RuBP供应速率, V_c 受RuBP再生速率的限制(图1, RuBP阶段)。此时 V_c 由RuBP再生速率决定, 后者又由电子传递速率(J)决定(Farquhar *et al.*, 1980):

$$w_j = \frac{JC_c}{4C_c + 8\Gamma^*} \quad (8)$$

w_j 是电子传递所能支持的羧化速率。与 w_c 类似, w_j 也是用直角双曲线模型进行描述。 C_c 和 Γ^* 前的系数根据RuBP再生受限于NADPH还是ATP而定, 但不具有不确定性(von Caemmerer & Farquhar, 1981; Dubois *et al.*, 2007; Sharkey *et al.*, 2007)。假设RuBP再生主要受NADPH的限制, C_c 和 Γ^* 前的系数取值分别为4和8 (Dubois *et al.*, 2007; Sharkey *et al.*, 2007; Ellsworth *et al.*, 2015)。假如RuBP再生还部分受ATP限制, 则 C_c 和 Γ^* 前的系数取值分别为4.5和10.5 (von Caemmerer & Farquhar, 1981; Long & Bernacchi, 2003; Bernacchi *et al.*, 2013)。

电子传递速率 J 取决于入射光的强度 I 。最常见的 J 与光强及 J_{\max} 的关系是非直角双曲线经验模型, J 是一元二次方程 $\theta_j J^2 - (J_{\max} + \phi I)J + J_{\max} \phi I = 0$ 的根(Farquhar & Wong, 1984):

$$J = \frac{J_{\max} + \phi I - \sqrt{(J_{\max} + \phi I)^2 - 4\theta_j J_{\max} \phi I}}{2\theta_j} \quad (9)$$

ϕ 是光合色素所吸收的光与入射光的比例, θ_j 是无量纲的非直角双曲线曲率系数($\theta_j \leq 1$)。

当 C_c 浓度很高, 光合磷酸化超过了淀粉和蔗糖的合成速率的时候, V_c 受TP利用速率(V_p)的限制(图1, TPU阶段)。当 $C_c > (1 + 3\alpha_g)\Gamma^*$ 时(Sage & Sharkey, 1987; Harley & Sharkey, 1991):

$$w_p = \frac{3V_p C_c}{C_c - (1 + 3\alpha_g)\Gamma^*} \quad (10)$$

α_g 取值为[0, 1], α_g 乘以3表示氧化过程中消耗的 P_i 的计量关系(von Caemmerer, 2000; Flüge *et al.*, 2003)。根据乙醇酸在光呼吸循环中的去向, 如果乙醇酸全部用于氨基酸的合成而不返回到叶绿体中, 则 $\alpha_g = 1$ 。如果乙醇酸部分返回到叶绿体中, 则 $0 <$

$\alpha_g < 1$ (Ellsworth *et al.*, 2015)。当 $\alpha_g > 0$ 时, TPU限制阶段 A 随 C_c 增加而减小(图1)。如果乙醇酸全部返回到叶绿体中(形成闭合的光呼吸循环), 则 $\alpha_g = 0$, 此时, A 不随 C_c 增加而变化(图2A)。一般情况下, α_g 可取值为0 (Gu *et al.*, 2010), 公式(10)就可以简化(Sharkey, 1985)为:

$$w_p = \frac{3V_p C_c}{C_c - \Gamma_*} \quad (11)$$

最终, C_3 植物叶片的光合速率 A 由 w_c 、 w_j 和 w_p 中的最小者决定(图1, 实线部分), 当 $C_c > \Gamma_*$ 时:

$$A = \min\{w_c, w_j, w_p\}(1 - \Gamma_* / C_c) - R_d \quad (12)$$

1.2 与 $A-C_i$ 曲线结合的FvCB模型

对于典型的 $A-C_i$ 曲线(图2), 根据FvCB模型, C_i 浓度较低的时候, A 由 C_i 决定并与 V_{cmax} 正相关, 这一阶段 A 随 C_i 增加而快速增加, 即Rubisco限制阶段。随

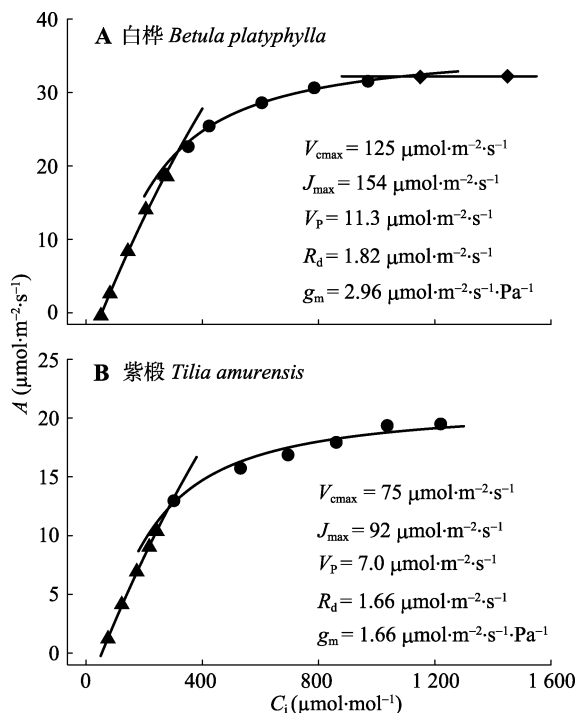


图2 长白山先锋种白桦(A)和耐阴种紫椴(B)小树的光合速率-胞间 CO_2 浓度($A-C_i$)曲线。三角形、圆形和方形分别为Rubisco、RuBP和TPU限制阶段的数据点, 根据表1方法II利用FvCB模型拟合此 $A-C_i$ 曲线(Sharkey *et al.*, 2007)。参数缩写参见附录I。

Fig. 2 The leaf CO_2 uptake (A) versus intercellular CO_2 concentration (C_i) curves of saplings of (A) the pioneer species white birch and (B) the shade-tolerant species Amur linden in a temperate forest of Changbai mountain, northeastern China. The triangles, circles and squares represent data points limited by Rubisco, RuBP and TPU, respectively, and the $A-C_i$ curves were fitted with the FvCB model using method II in Table 1 (Sharkey *et al.*, 2007). Abbreviations for parameters are defined in Appendix I.

www.plant-ecology.com

着 C_i 继续增加, A 的增加速率开始变缓, 逐渐进入RuBP限制阶段, 光合速率在此阶段受到RuBP再生的限制。RuBP再生取决于电子传递能力, 但此阶段 A 仍随 CO_2 增加而缓慢增加, 因为 CO_2 的增加使得更多的RuBP被羧化(而不是被氧化)。当 A 不再随 CO_2 增加而增加时, 光合限制进入TPU限制阶段(图2A)。

1.2.1 不考虑叶肉阻力

一些研究将FvCB模型应用于 $A-C_i$ 曲线时, 并没有考虑叶肉对 CO_2 扩散的阻力, 即假设 $C_i = C_c$ (Ethier & Livingston, 2004; Sun *et al.*, 2014b)。在Rubisco限制阶段, 由公式(12)和公式(7)可得:

$$A_c = V_{cmax} \frac{C_i - \Gamma_*}{C_i + K_c(1 + O/K_o)} - R_d \quad (13)$$

在RuBP限制阶段, 由式(12)和(8)得:

$$A_j = J \frac{C_i - \Gamma_*}{4C_i + 8\Gamma_*} - R_d \quad (14)$$

在TPU限制阶段, 由公式(12)和公式(11)得:

$$A_p = 3V_p - R_d \quad (15)$$

然而, 如果不考虑叶肉阻力, 会低估叶片的生物化学能力, 叶肉阻力越大低估越严重(Ethier & Livingston, 2004)。Sun等(2014b)的研究表明, 忽略叶肉阻力对 V_{cmax} 、 J_{max} 和 V_p 的最大低估程度分别可达75%、60%和40%。在全球C循环模型中, 不考虑内部 CO_2 扩散阻力会低估光合能力对大气 CO_2 浓度变化的响应性(Sun *et al.*, 2014a)。

1.2.2 考虑叶肉阻力

实际上, CO_2 要跨越重重阻碍才能到达叶绿体内部的羧化部位。 CO_2 以气态形式从气孔下腔通过胞间空隙扩散到叶肉细胞的细胞壁表面。 CO_2 进一步溶解在水里, 并穿过细胞壁→细胞膜→细胞液→叶绿体被膜→叶绿体基质, 最终到达羧化部位(Flexas *et al.*, 2008)。因此, 羧化部位 CO_2 浓度比细胞间隙的 CO_2 浓度要低, 即实际上 $C_c < C_i$ (Evans *et al.*, 1986; Evans & von Caemmerer, 1996)。

根据菲克第一定律, C_c 与叶肉导度 g_m 相关:

$$C_c = C_i - A / g_m \quad (16)$$

叶肉细胞导度(g_m)是 CO_2 从叶片气孔下腔扩散到叶绿体内部的扩散导度(Ethier & Livingston, 2004; Flexas *et al.*, 2008; Niinemets *et al.*, 2009b)。用公式(16)的 C_c 代替公式(13)和(14)的 C_i , 得到关于 A 的一元二次方程, 对 A 求解(Ethier & Livingston, 2004; Sharkey *et al.*, 2007; Niinemets *et al.*, 2009a)得:

在Rubisco限制阶段:

$$A_c = \frac{-b - \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a} \quad (17a)$$

$$a = 1/g_m$$

$$b = (R_d - V_{cmax}) / g_m - C_i - K_c(1 + O / K_o)$$

$$c = V_{cmax}(C_i - \Gamma^*) - R_d[C_i + K_c(1 + O / K_o)] \quad (17b)$$

在RuBP限制阶段:

$$A_j = \frac{-b - \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a} \quad (18a)$$

$$a = 4/g_m$$

$$b = (4R_d - J) / g_m - 4C_i - 8\Gamma^*$$

$$c = J(C_i - \Gamma^*) - 4R_d(C_i + 2\Gamma^*) \quad (18b)$$

在TPU限制阶段, 若 $\alpha_g = 0$, 则方程与公式(15)无异。

若 $\alpha_g \neq 0$ (Gu *et al.*, 2010):

$$A_p = \frac{-b \pm \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a} \quad (19a)$$

$$a = 1/g_m$$

$$b = (1 + 3\alpha_g)\Gamma^* - C_i - (3T_p - R_d) / g_m$$

$$c = 3T_p(C_i - \Gamma^*) - [C_i - (1 + 3\alpha_g)\Gamma^*]R_d \quad (19b)$$

当 $C_i \geq (1 + 3\alpha_g)\Gamma^* + (3T_p - R_d) / g_m + 6\sqrt{T_p\alpha_g\Gamma^* / g_m}$ 时, 公式(19a)中 \pm 取负; 当 $C_i \leq (1 + 3\alpha_g)\Gamma^* + (3T_p - R_d) / g_m - 6\sqrt{T_p\alpha_g\Gamma^* / g_m}$ 时, 公式(19a)中 \pm 取正。

陆地植物 g_m 的变化范围为0–0.6 mol·m⁻²·s⁻¹, 与气孔导度(g_s)的变化范围相差不大(Flexas *et al.*, 2012; 李勇等, 2013)。细胞壁较薄的植物(如禾本科植物) g_m 一般略大于 g_s , 而细胞壁较厚的植物 g_m 一般略小于 g_s (李勇等, 2013)。类似于 g_s , g_m 也因物种、叶龄和环境条件而异(Flexas *et al.*, 2008; Evans & von Caemmerer, 2013; Tosens *et al.*, 2016)。

目前已有多种方法可对 g_m 进行估计(Gu *et al.*, 2010; 史作民等, 2010; Singh & Reddy, 2016), 如J变量法(Harley *et al.*, 1992)、荧光变量法(Terashima & Ono, 2002)、稳定同位素判别法(Evans *et al.*, 1986)、本文第二节介绍的气体交换法(Pons *et al.*, 2009)等。然而不同方法的 g_m 估计值之间差异比较大, 对这些估计方法的可靠性尚难进行评价(Gu & Sun, 2014; Singh & Reddy, 2016)。

1.3 FvCB模型的特点

了解FvCB模型的特点, 不但有利于对A-C_i曲线的拟合, 以获得更可靠、更精确的参数估计值, 而且对于指导我们设计一条信息量充足但不冗余的A-C_i

曲线具有重要意义, 能确保我们在获得有效的A-C_i曲线的时候, 最大限度地节省我们在气体交换测定上所花的时间。

1.3.1 分段性

FvCB模型由3个子模型构成, 分别对应Rubisco限制、RuBP限制和TPU限制3种情形(图1)。FvCB模型的分段性使得其参数估计不能跟普通的非线性模型一样, 因为这会使得其目标函数拥有多个最小值, 从而很难获得整体最优解(Gu *et al.*, 2010)。FvCB模型又不同于普通的分段模型, 因为它的分模型既有独特的参数(如 V_{cmax} 、 J 、 V_p), 也有共同的参数(R_d 、 g_m 和 Γ^*)。其次, 对于一条A-C_i曲线而言, 它实际上的分段数可能比FvCB子模型的数量要少。即一条A-C_i曲线可能: (1)只受Rubisco限制, (2)只受RuBP再生限制, (3)只受TPU限制, (4)先后受Rubisco和RuBP限制, (5)先后受Rubisco和TPU限制, (6)先后受RuBP和TPU限制, (7)先后受Rubisco、RuBP和TPU限制(Gu *et al.*, 2010)。

1.3.2 过参数化

如果一个模型所包含的参数超过能从给定的数据中求解的参数, 那么相对于给定的数据, 这个模型就是过参数化的模型(Gu *et al.*, 2010)。对于给定的一条A-C_i曲线, FvCB模型从结构上来说就是过参数化的模型(Gu *et al.*, 2010)。FvCB模型包括以下9个光合生物化学参数: V_{cmax} 、 J 、 V_p 、 R_d 、 Γ^* 、 K_c 、 K_o 、 g_m 、 α_g 。结构性的过参数化意味着, 无论一条A-C_i曲线的数据点有多密集和精确, 也没有办法通过模型拟合来对所有参数进行有效估计。这一点很重要, 因为这解释了为什么几乎在所有的模型拟合研究中, 都根据经验研究将其中的某些参数进行预设(Bernacchi *et al.*, 2001, 2003; von Caemmerer, 2013) (表1)。

2 光合生物化学参数估计

2.1 A-C_i曲线拟合

利用FvCB模型对A-C_i曲线进行拟合, 实现光合生化参数的可靠估计。光合参数估计的意义在于: (1)对预测性的模型(如生态系统模型)进行参数化; (2)对于光合参数自身而言, 为了探索和理解某些因素对光合的影响。模型拟合要达到观测数据与模拟数据之间差异最小的效果, 通常用一种目标函数来衡量这种差异程度。目标函数一般是误差平方和

(SSE)或均方根误差(RMSE):

$$SSE = \sum_{i=1}^n (A_i - A_{mi})^2 \tag{20}$$

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (A_i - A_{mi})^2} \tag{21}$$

A_i 为观测值, A_{mi} 为拟合值。

有效的和精确的生物化学参数估计依赖于(1)数据分段判断的准确性和(2)模型拟合的可靠性。数据分段对参数估计产生极大的影响, 只有准确地判断出数据所处的限制阶段才有可能有效地进行参数估计(Gu *et al.*, 2010)。根据每个限制阶段的数据, 利用可靠的算法才能对模型进行最优化拟合, 从而提高参数估计的精度。自FvCB模型发表以来, 研究者们围绕这两个方向进行了大量的研究, 提出了许多数据分布判断方法和模型拟合算法(表1)。

2.1.1 数据分段方法

FvCB模型是一种非线性分段模型。 $A-C_i$ 曲线上的点可能处于以下几种状态: Rubisco限制、RuBP限

制、TPU限制、Rubisco-RuBP共同限制、RuBP-TPU共同限制。对数据限制阶段分布的判断方法可分为3种: 主观法、客观法和列举法。

主观分段法是通过经验对限制阶段进行判断。这种方法在FvCB模型提出的早期被普遍使用。von Caemmerer 和 Farquhar (1981)的研究表明, 菜豆(*Phaseolus vulgaris*)的 C_{i_CJ} 一般出现在 $C_i = 200\text{--}250 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 的区域。后来这个区域被一些研究直接将用作其他植物 C_{i_CJ} 的判断标准, 如在109种 C_3 植物的生物化学限制性的研究中(Wullschleger, 1993)。但许多植物的 C_{i_CJ} 都超出了这个范围, 比如水稻(*Oryza sativa*)的 C_{i_CJ} 能达到 $400 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (Makino *et al.*, 1994), 而美国西北太平洋地区19种木本植物的 C_{i_CJ} 为 $200\text{--}1\,520 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (Manter & Kerrigan, 2004)。

因此, 主观分段法虽然具有一定的参考意义, 但是在操作过程中也不可避免产生一些误差, 不能保证结果的可靠性(Dubois *et al.*, 2007; Gu *et al.*,

表1 利用FvCB模型拟合光合速率-胞间CO₂浓度(A-C_i)曲线来估计生物化学参数的方法总结

Table 1 A summary of methods used for estimation of biochemical parameters by fitting leaf CO₂ assimilation rate versus intercellular CO₂ concentration (A-C_i) curves with the FvCB model

分段方法+拟合方法 Segment method + Fit method	拟合步骤 Fitting step	目标函数最小化算法 Minimization algorithms of the objective function	软件 Software	参考文献 Reference
I: 主观分段+分段拟合 Segment subjectively + Fit separately	(1) 固定 Γ^* , K_c , K_o , 估计 V_{cmax} , R_d ; (2) 固定 R_d , 估计 J , V_p (1) Fixed Γ^* , K_c , K_o , estimate V_{cmax} , R_d ; (2) Fixed R_d , estimate J , V_p	最小二乘法 Ordinary least squares		Harley <i>et al.</i> , 1992; Wullschleger, 1993
		最大似然法 Maximum likelihood	SPSS 1) Photosyn Assistant	Long & Bernacchi, 2003 Dundee Scientific
	(1) 固定 Γ^* , K_c , K_o , 估计 V_{cmax} , R_d , g_m ; (2) 固定 R_d , 估计 J , V_p (1) Fixed Γ^* , K_c , K_o , estimate V_{cmax} , R_d , g_m ; (2) Fixed R_d , estimate J , V_p	最小二乘法 Ordinary least squares		Manter & Kerrigan, 2004; Ethier & Livingston, 2004
II: 客观分段+整体拟合 Segment objectively + Fit simultaneously	固定 Γ^* , K_c , K_o , 同时估计 V_{cmax} , J , V_p , R_d , g_m Fixed Γ^* , K_c , K_o , estimate V_{cmax} , J , V_p , R_d , g_m simultaneously	最小二乘法 Ordinary least squares	2) Excel 3) Excel 4) SAS	Sharkey <i>et al.</i> , 2007; Sharkey, 2016 Bellasio <i>et al.</i> , 2015 Dubois <i>et al.</i> , 2007
		遗传算法 Genetic Algorithm	5) Matlab	Su <i>et al.</i> , 2009
	同时估计 Γ^* , K_c , K_o , V_{cmax} , J , V_p , R_d , g_m Estimate Γ^* , K_c , K_o , V_{cmax} , J , V_p , R_d , g_m simultaneously	分层贝叶斯法 Hierarchical Bayesian approach	WinBUGS	Patrick <i>et al.</i> , 2009; Feng & Dietze, 2013
III: 列举分段+整体拟合 Segment enumerately + Fit simultaneously	同时估计 Γ^* , K_{co} , V_{cmax} , J , V_p , R_d , g_m , α_g Estimate Γ^* , K_{co} , V_{cmax} , J , V_p , R_d , g_m simultaneously	梯度法+非梯度法 A hybrid of gradient and non-gradient approaches	6) LeafWeb	Gu <i>et al.</i> , 2010

缩写同附录I。

Abbreviations see Appendix I.

1) Photosyn Assistant (Dundee Scientific): <http://www.ddsci.com/>;

2) Excel Version 1.0 (Sharkey *et al.*, 2007): <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-3040.2007.01710.x/full>, Version 2.0 (Sharkey, 2016): <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/pce.12641/full>;

3) Excel (Bellasio *et al.*, 2015): <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/pce.12560/full>;

4) SAS (Dubois *et al.*, 2007): <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-8137.2007.02182.x/full>;

5) Matlab (Su *et al.*, 2009): <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-3040.2009.02036.x/full>;

6) LeafWeb (Gu *et al.*, 2010): <http://www.leafweb.org/>.

2010)。客观分段法可以避免人为的误差,以客观的标准来衡量分段的可靠性。这个客观的标准就是目标函数(公式(20)或(21))的最小化(Dubois *et al.*, 2007)。由表1可见,客观分段法与整体拟合是互不可分的,需要通过一定的编程来实现。

列举分段法区别于上述两种方法,它针对每条A-C_i曲线,列举所有可能的限制阶段分布情况(Gu *et al.*, 2010)。这种方法的好处在于,如果后续的拟合算法使用得当,就能从中选出真实的限制阶段分布情况。而客观分段法有时虽然能使数据的拟合达到非常好的效果(如 $R^2 = 0.999$),但有时不能识别TPU限制阶段的存在(Gu *et al.*, 2010)。

2.1.2 模型拟合方法

FvCB模型拟合方法主要有两种:一是分段拟合,二是整体拟合(表1)。分段拟合与主观分段方法结合使用,在FvCB模型应用的前期较为常见(表1,方法I)。分段拟合通常根据已有的研究,固定一些酶动力学参数(如 Γ^* 、 K_c 、 K_o)(Long & Bernacchi, 2003),先对Rubisco限制阶段的数据进行拟合,估算出 V_{cmax} 和 R_d (和 g_m)。然后利用估算出来的 R_d ,再对RuBP(或TPU)限制阶段的数据进行拟合,进而估计 J (或 V_p)。分段拟合法的函数为:

$$RMSE_c = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^{n_c} (A_{ci} - A_{cmi})^2}, \text{ for } C_i < C_{i_CI} \quad (22a)$$

$$RMSE_j = \sqrt{\frac{1}{n_j} \sum_{i=1}^{n_j} (A_{ji} - A_{jmi})^2}, \text{ for } C_i \geq C_{i_CI} \quad (22b)$$

也就是说,分段拟合法先最小化 $RMSE_c$,再利用估算出来的 R_d 最小化 $RMSE_j$ 。它能保证每个分模型的拟合是最佳的,但是不能保证整个模型的拟合是最佳的(Dubois *et al.*, 2007)。

整体拟合法有可能实现整个模型拟合结果的最优化(表1,方法II、III)。整体拟合固定 Γ^* 、 K_c 和 K_o ,通过最小化目标函数(公式(20)或(21))来寻求最优解。整体拟合法同时拟合FvCB模型的各个阶段,利用全部数据一次性进行参数估计。FvCB模型的整体拟合可以用统计软件实现,只要这个软件能实现非线性回归并且识别条件语句(Dubois *et al.*, 2007)。

2.1.3 目标函数最小化方法

常用的目标函数最小化的方法可以归为两类:最小二乘法和迭代算法。最小二乘法适用于解决连

续性的、可微的(光滑的)最优化回归问题,但是不适用于FvCB模型这种不同于一般的、不可微的分段模型(Su *et al.*, 2009; Gu *et al.*, 2010)。因此,迭代算法可能更适用于FvCB模型的目标函数最小化(Wang *et al.*, 2014)。在迭代过程中,目标函数的值和参数估计值逐步返回,直至目标函数收敛于最小值,这时的参数估计值就是被接受的值。

然而,不同的迭代算法之间可能也会使结果产生差异。比如, Miao等(2009)对比研究了6种目标函数最小化方法,发现各参数值均因不同算法而产生显著的差异,这说明至少有部分目标函数最小化方法产生了较大的误差。而许多拟合方法对初始值的设置非常敏感,说明结果只是局部最优而不是全局最优(Miao *et al.*, 2009)。Gu等(2010)提出了一种梯度法和非梯度法相结合的目标函数最小化算法,他们从模拟数据和实测数据两方面来对比不同的方法,表明这种方法可以真实地还原各个模拟的参数。此外,更多的迭代算法,包括SCE (Shuffled Complex Evolution)、粒子群优化算法PSO (Particle Swarm Optimization)、模拟退火算法SA (Simulated Annealing)、遗传算法GA (Genetic Algorithm),也许适用于FvCB模型目标函数的总体最小化(Wang *et al.*, 2014)。然而,目前这些算法之间的比较研究还比较少,需要更多的研究来证明哪种算法更可靠。

2.2 Rubisco动力学属性

Rubisco既能催化RuBP与CO₂结合(羧化),又能催化RuBP与O₂结合(氧化),对应的酶动力学参数分别为米氏常数 K_c 和 K_o 。早期的Rubisco动力学参数是通过提取和纯化菠菜(*Spinacia oleracea*)叶片的Rubisco进行离体测定所获得的(Farquhar *et al.*, 1980; Jordan & Ogren, 1984)。然而离体环境与活体环境(比如羧化部位的pH和CO₂扩散性)是不同的,所以离体测定的Rubisco米氏常数是有偏差的(von Caemmerer *et al.*, 1994)。但是利用普通植物测定活体的Rubisco米氏常数是困难的,因为Rubisco限制阶段通常发生在CO₂浓度较低的情况下。转基因(*antirbcS*, 反义抑制Rubisco小亚基)烟草(*Nicotiana tabacum*)的Rubisco含量非常低,这使得它在CO₂浓度很高的时候叶片的光合能力仍然是受到Rubisco活性限制的(Hudson *et al.*, 1992)。von Caemmerer等(1994)、Bernacchi等(2001, 2002)利用*antirbcS*烟草活体测定了Rubisco的米氏常数及其温度响应。

早期绝大多数研究都采用Jordan和Ogren (1984)测定的菠菜离体Rubisco参数(Harley *et al.*, 1992; Niinemets & Tenhunen, 1997; Niinemets *et al.*, 2015), 自从Bernacchi等(2001, 2002)测定了antirbcS烟草的活体Rubisco参数后, 烟草Rubisco参数的应用则更为广泛(Ethier & Livingston, 2004; Sharkey *et al.*, 2007; Niinemets *et al.*, 2009c; von Caemmerer, 2013)。在FvCB模型拟合过程中, 先将菠菜或antirbcS烟草的 Γ^* 、 K_c 和 K_o 经验值当作常数, 再拟合FvCB模型的其他参数(表1)。然而, ntirbcS烟草的Rubisco参数(Bernacchi *et al.*, 2001)与菠菜的Rubisco参数(Jordan & Ogren, 1984)存在显著差异。Walcroft等(2002)和Niinemets等(2015)的研究表明, 利用烟草参数计算的 V_{cmax} 大约是利用菠菜参数计算的 V_{cmax} 的1.5倍。这强调了只有选择正确的Rubisco参数, 才能更准确地估计 V_{cmax} 。此外, 由于前期的研究可能采用不同的Rubisco参数, 在对比研究不同文献的数据时, 要注意方法学的统一性。

除菠菜外, 目前大约还有100种植物的Rubisco属性得到了离体测定, 包括24种地中海 C_3 植物(Galmés *et al.*, 2005), 7种禾本科植物(Ishikawa *et al.*, 2009), 包含苔藓、蕨类、裸子植物和被子植物在内的28种陆生植物(Galmés *et al.*, 2014), 11种硅藻植物(Young *et al.*, 2016), 等等。这些测定结果进一步说明了植物种间Rubisco属性相差甚远(Carmo-Silva *et al.*, 2015)。除了离体Rubisco测定获得的进展外, 第二种antirbcS植物(拟南芥, *Arabidopsis thaliana*)也被发现拥有很低的Rubisco含量, 可以活体测定其Rubisco属性。Walker等(2013)的研究表明, 虽然活体测定的antirbcS拟南芥与antirbcS烟草的Rubisco米氏常数差异不大, 但是这些参数组合起来可以使拟合的光合速率差异显著。基于上述原因, 仅用菠菜或antirbcS烟草的Rubisco属性来估计所有植物的生化参数, 显然是不符合实际情况的。而测定所有植物的Rubisco属性也是不符合实际情况的, 因为自然界的植物种类太多而且活体测定十分难以实现。本文归纳的几种FvCB模型拟合方法中(表1), Patrick等(2009)和Gu等(2010)提出的方法将 Γ^* 、 K_c 和 K_o 作为待估参数, 提供了一种不需要测定Rubisco动力学参数的可能性。

2.3 温度依赖性

光合作用是一种生物化学过程, 因此具有温度

依赖性。研究者曾经用过多种形式的方程来描述FvCB模型参数对温度的响应, 比如温度敏感性(Q_{10})(Farquhar *et al.*, 1980; Niinemets *et al.*, 2015)、多项式(Kirschbaum & Farquhar, 1984; McMurtrie & Wang, 1993)、指数函数(Harley *et al.*, 1992; Bernacchi *et al.*, 2001, 2003, 2013; Medlyn *et al.*, 2002; Hikosaka *et al.*, 2006), 或正态分布函数(June *et al.*, 2004)。基于阿伦尼乌斯方程(Arrhenius function), FvCB模型参数的温度依赖性可以表示为(Bernacchi *et al.*, 2003):

$$f(T_{leaf}) = f(25) \exp[c - \Delta H_a / (RT_{leaf})] \quad (24)$$

$f(25)$ 是25 °C时参数的绝对值(Bernacchi *et al.*, 2001, 2003), c 为比例常数(无量纲), ΔH_a 为活化能($\text{kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$)。R为摩尔气体常数($8.314 \text{ J} \cdot \text{K}^{-1} \cdot \text{mol}^{-1}$), T_{leaf} 为叶片绝对温度(K)。公式(24)适用的前提是, 观测的温度范围内不存在生物学意义上的最佳温度, 即这些参数与温度呈指数增长关系。在超过特定温度的时候Rubisco活性可能会下降, 这时就需要在公式中引入去活化能 ΔH_d ($\text{kJ} \cdot \text{mol}^{-1}$)和熵 ΔS ($\text{kJ} \cdot \text{K}^{-1} \cdot \text{mol}^{-1}$) (Bernacchi *et al.*, 2003):

$$f(T_{leaf}) = f(25) \frac{\exp[c - \Delta H_a / (RT_{leaf})]}{1 + \exp[(\Delta S T_{leaf} - \Delta H_d) / (RT_{leaf})]} \quad (25)$$

Rubisco、 g_m 或其他参数皆可能因物种而异(Diaz-Espejo, 2013), 即不同物种所计算出来的 c 、 ΔH_a 和 ΔH_d 都是有差异的(Galmés *et al.*, 2015)。然而这种种间的变异性在FvCB模型的拟合中还缺乏考虑, 在未来的研究中应该考虑种间差异(Diaz-Espejo, 2013; Walker *et al.*, 2013)。

3 有效率地测定A-C_i曲线

目前很多红外气体分析仪器(IRGA)都可以测定A-C_i曲线, 包括便携式开放气体交换分析系统LI-6400/6800 (LI-COR, Lincoln, USA)、CIRAS-2/3 (PP Systems, Hitchin, UK)和LCA4 (ADC-Biosciences, Hoddesdon, UK)。对于测量过程中需要注意的事项, 包括对天气和测量材料的要求、可能出现的问题(如漏气)的诊断及解决方法可以参考Long和Bernacchi (2003)、Chen等(2006)、许大全(2006)和Wang等(2012)。

如何设计一条A-C_i曲线要看研究的目的。最常见的目的是为了获得Rubisco活性(V_{cmax})和最大电子传递效率(J_{max})(Long & Bernacchi, 2003)。 V_{cmax} 和 J_{max}

代表了植物潜在的光合能力,也是不同尺度生态模型的重要参数。此外,利用FvCB模型拟合A-C_i曲线所获得的R_d和g_m也是理解植物光合生理与环境因子关系的重要参数。因此,我们主要考虑包含Rubisco限制阶段和RuBP限制阶段的A-C_i曲线测定。当然,由于TPU限制阶段出现在C_i很高的区域,较大幅度地增加CO₂浓度即可。

我们认为有效率地测定一条A-C_i曲线要遵循三个原则。首先,要在测定过程中保持叶片生理学的稳定性,也就是保持Rubisco处于完全激活的状态,因为这是FvCB模型的前提假设。Rubisco在C_i浓度很低的时候(如C_i < 100 μmol·mol⁻¹)会部分失活(Ethier & Livingston, 2004; Sharkey *et al.*, 2007),因此建议设定的最低叶室CO₂浓度(即C_a)不低于100 μmol·mol⁻¹。假如给定了一条A-C_i曲线,在FvCB模型拟合过程中如果数据充足,将C_i很低值筛选出去也有助于分析的准确性(Sharkey *et al.*, 2007)。

其次,保证在每一个限制阶段都有充足的数据点。在Rubisco限制阶段,要尽量提高C_i > 100 μmol·mol⁻¹区域的测量分辨率(Ethier & Livingston, 2004)。除了要保持Rubisco的活性外,还因为Rubisco限制阶段C_i水平高的点所能提供的信息量更大(von Caemmerer *et al.*, 1994; Gu *et al.*, 2010)。因为在C_i水平较高的情况下,对应的C_e水平值与K_{co}值在同一数量级上,(C_c - Γ*)V_{cmax}/(C_c + K_{co})不能近似简化成(C_c - Γ*)(V_{cmax}/K_{co}),此时V_{cmax}和K_{co}都是可解的。但是,如果C_c比K_{co}低太多,(C_c - Γ*)V_{cmax}/(C_c + K_{co})就可以近似简化成(C_c - Γ*)(V_{cmax}/K_{co}),只有V_{cmax}/K_{co}是可解的

(Gu *et al.*, 2010)。在Rubisco限制阶段最好有5个数据点以上(Long & Bernacchi, 2003)。而RuBP限制阶段是唯一一个不属于结构性过参数化的阶段(Gu *et al.*, 2010)。由于它是用4个参数来进行描述的(公式19),因此理想情况是在RuBP限制阶段至少有5个数据点(Long & Bernacchi, 2003; Gu *et al.*, 2010)。

再次,增加A-C_i曲线弯曲区域的数据点(如图3和图4阴影部分)。因为RuBP限制出现在这个区域内,同时也是Rubisco限制阶段C_i较高的区域(Gu *et al.*, 2010)。可以根据已有的同种植物的A-C_i曲线来帮助判断弯曲区域的范围。在C_iC_j值没有文献参考的情况下,最好能先做预实验来进行初步判断。

综上所述,一条理想的A-C_i曲线是这样的:在Rubisco限制阶段,有至少5个C_a > 100 μmol·mol⁻¹的数据点;在RuBP限制阶段,也有至少5个数据点。作为参考,我们给出下面一共包含12个数据点的气体交换测量顺序(图3)。A-C_i曲线测定主要参考Long和Bernacchi (2003)提出的步骤,我们仅对C_a梯度做了相应的改进。具体步骤为:(1)在饱和光强和C_a为400 μmol·mol⁻¹(或环境CO₂浓度)条件下将光合速率A诱导至稳定状态。稳定状态是指A在5 min内不发生持续性的增加或降低(±2%),以确保Rubisco得到完全激活。(2)记录数据后将C_a降低至350 μmol·mol⁻¹。当C_a稳定后(CV < 0.7%,不必须是恒稳状态),记录数据。(3)将C_a依次降低至300、250、200和100 μmol·mol⁻¹,分别待C_a稳定后记录数据。(4)C_a为100 μmol·mol⁻¹测定完成后,将C_a重新设置为初始值400 μmol·mol⁻¹。直至A值恢复到跟初始值差异不大的时候,记录数

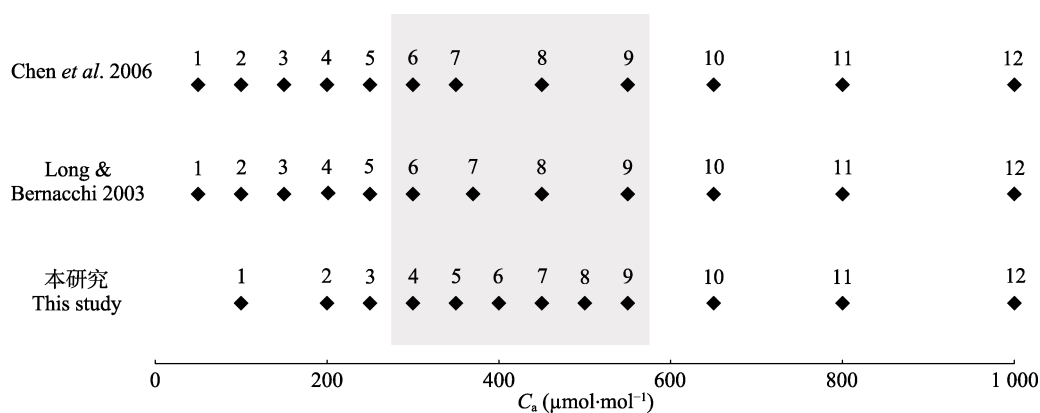


图3 本研究与前人提出的光合速率-胞间CO₂浓度(A-C_i)曲线测定方法的对比,阴影突出的是大气CO₂浓度(C_a)为300–550 μmol·mol⁻¹的区域。

Fig. 3 A comparison of methods for measuring the leaf CO₂ assimilation rate versus intercellular CO₂ concentration (A-C_i) curve between this study and previous studies, the shadow highlights the region where ambient CO₂ concentration (C_a) is 300–550 μmol·mol⁻¹.

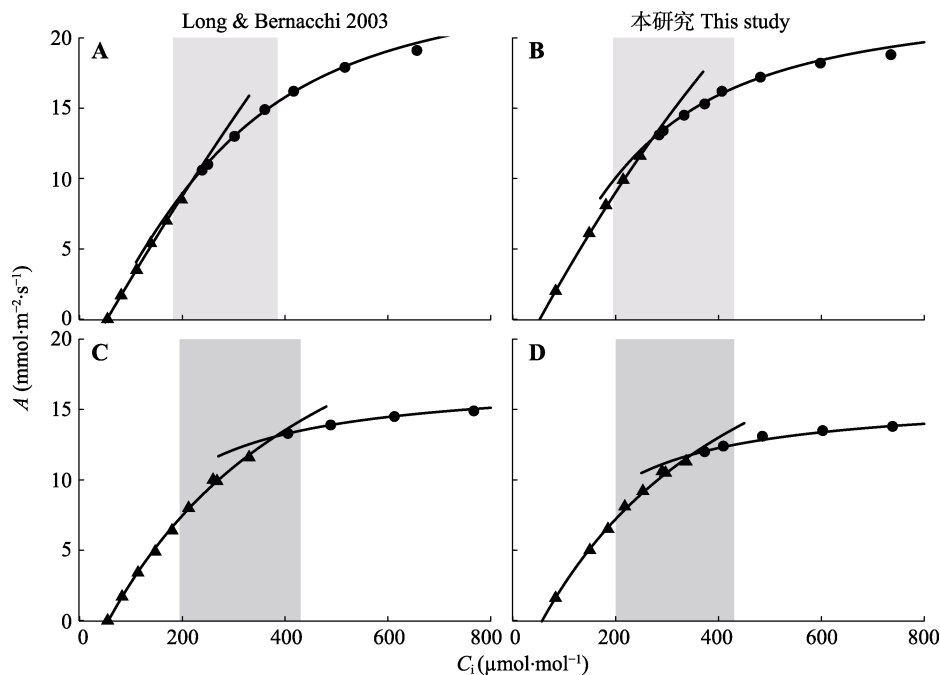


图4 盆栽栓皮栎幼苗的光合速率-胞间 CO_2 浓度($A-C_i$)曲线。A、C, 用Long和Bernacchi (2003)的方法测定, B、D用我们改进后的方法测定。根据表1方法II利用FvCB模型拟合此 $A-C_i$ 曲线, 具体参数见附件。三角形和圆形分别为Rubisco和RuBP限制阶段的数据点, 阴影突出的是大气 CO_2 浓度(C_a)为300–550 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 的区域。

Fig. 4 Four leaf CO_2 assimilation rate versus intercellular CO_2 concentration ($A-C_i$) curves of potted *Quercus variabilis* seedlings. A, C, Measured using method proposed by Long & Bernacchi (2003). B, D, Measured using method modified by us. All $A-C_i$ curves were fitted with the FvCB model using method II in Table 1, specific parameters see the supplementary files. The triangles and circles represent data points limited by Rubisco and RuBP, respectively, and the shadows highlight the regions where ambient CO_2 concentration (C_a) is 300–550 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$.

据。(5)将 C_a 逐步增加至450、500、550、650、800和1 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 分别记录数据。

由图3可以看出, 本研究提出的 $A-C_i$ 曲线在前人的基础上做出的改进, 首先在于减少了 $C_a < 200 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 的数据点; 不测定 $C_a = 50 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 的值, 这是为了避免Rubisco的失活。其次, 增加了 $C_a = 300\text{--}550 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 区间(图3阴影部分)的数据点密度, 因为这个区间最可能属于 $A-C_i$ 曲线的弯曲区域。

图4展示了用不同方法测定的 $A-C_i$ 曲线, 可以看出改进后的方法在弯曲区域有更密集的点, 更有利于数据分段的精确判定。此外, 改进方法测定的 $A-C_i$ 曲线在Rubisco和RuBP限制阶段都有5个或以上的点, 有利于拟合精度的提高。然而, 由于不同植物和生境之间存在特异性, 这种 $A-C_i$ 曲线测定方法并非适用于所有物种和生境。研究者需理解FvCB模型及其与 $A-C_i$ 曲线拟合的关系, 根据特定的科学问题和研究材料来测定有效的 $A-C_i$ 曲线。

基金项目 国家自然科学基金(31290223)。

致谢 感谢森林与土壤生态国家重点实验室开放基金(ZFSE2014-01)资助。

参考文献

- Ali A, Xu C, Rogers A, Fisher R, Wullschlegel S, Massoud E, Vrugt J, Muss J, McDowell N, Fisher J (2016). A global scale mechanistic model of photosynthetic capacity (LUNA V1.0). *Geoscientific Model Development*, 9, 587–606.
- Bellasio C, Beerling DJ, Griffiths H (2015). An Excel tool for deriving key photosynthetic parameters from combined gas exchange and chlorophyll fluorescence: Theory and practice. *Plant, Cell & Environment*, 39, 1180–1197.
- Bernacchi C, Pimentel C, Long S (2003). *In vivo* temperature response functions of parameters required to model RuBP-limited photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 26, 1419–1430.
- Bernacchi C, Singaas E, Pimentel C, Portis Jr A, Long S (2001). Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 24, 253–259.
- Bernacchi CJ, Bagley JE, Serbin SP, Ruiz-Vera UM, Rosenthal DM, VanLoocke A (2013). Modelling C_3 photosynthesis from the chloroplast to the ecosystem. *Plant, Cell & Environment*, 36, 1008–1020.

- Environment*, 36, 1641–1657.
- Bernacchi CJ, Portis AR, Nakano H, von Caemmerer S, Long SP (2002). Temperature response of mesophyll conductance. Implications for the determination of Rubisco enzyme kinetics and for limitations to photosynthesis *in vivo*. *Plant Physiology*, 130, 1992–1998.
- Bonan GB, Oleson KW, Fisher RA, Lasslop G, Reichstein M (2012). Reconciling leaf physiological traits and canopy flux data: Use of the TRY and FLUXNET databases in the Community Land Model version 4. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 117, G02026. doi: 10.1029/2011JG001913.
- Brooks A, Farquhar G (1985). Effect of temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. *Planta*, 165, 397–406.
- Carmo-Silva E, Scales JC, Madgwick PJ, Parry MA (2015). Optimizing Rubisco and its regulation for greater resource use efficiency. *Plant, Cell & Environment*, 38, 1817–1832.
- Chen GY, Yu GL, Chen Y, Xu DQ (2006). Exploring the observation methods of photosynthetic responses to light and carbon dioxide. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 32, 691–696.
- Diaz-Espejo A (2013). New challenges in modelling photosynthesis: Temperature dependencies of Rubisco kinetics. *Plant, Cell & Environment*, 36, 2104–2107.
- Dubois JJB, Fiscus EL, Booker FL, Flowers MD, Reid CD (2007). Optimizing the statistical estimation of the parameters of the Farquhar-von Caemmerer-Berry model of photosynthesis. *New Phytologist*, 176, 402–414.
- Ellsworth DS, Crous KY, Lambers H, Cooke J (2015). Phosphorus recycling in photorespiration maintains high photosynthetic capacity in woody species. *Plant, Cell & Environment*, 38, 1142–1156.
- Ethier G, Livingston N (2004). On the need to incorporate sensitivity to CO₂ transfer conductance into the Farquhar-von Caemmerer-Berry leaf photosynthesis model. *Plant, Cell & Environment*, 27, 137–153.
- Evans J, Sharkey T, Berry J, Farquhar G (1986). Carbon isotope discrimination measured concurrently with gas exchange to investigate CO₂ diffusion in leaves of higher plants. *Functional Plant Biology*, 13, 281–292.
- Evans JR, von Caemmerer S (1996). Carbon dioxide diffusion inside leaves. *Plant Physiology*, 110, 339–346.
- Evans JR, von Caemmerer S (2013). Temperature response of carbon isotope discrimination and mesophyll conductance in tobacco. *Plant, Cell & Environment*, 36, 745–756.
- Farquhar G, von Caemmerer S, Berry J (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149, 78–90.
- Farquhar G, Wong S (1984). An empirical model of stomatal conductance. *Functional Plant Biology*, 11, 191–210.
- Feng X, Dietze M (2013). Scale dependence in the effects of leaf ecophysiological traits on photosynthesis: Bayesian parameterization of photosynthesis models. *New Phytologist*, 200, 1132–1144.
- Flügge UI, Häusler RE, Ludewig F, Fischer K (2003). Functional genomics of phosphate antiport systems of plastids. *Physiologia Plantarum*, 118, 475–482.
- Flexas J, Barbour MM, Brendel O, Cabrera HM, Carriqui M, Díaz-Espejo A, Douthe C, Dreyer E, Ferrio JP, Gago J (2012). Mesophyll diffusion conductance to CO₂: An unappreciated central player in photosynthesis. *Plant Science*, 193, 70–84.
- Flexas J, Ribas-Carbo M, Diaz-Espejo A, Galmés J, Medrano H (2008). Mesophyll conductance to CO₂: Current knowledge and future prospects. *Plant, Cell & Environment*, 31, 602–621.
- Galmés J, Flexas J, Keys AJ, Cifre J, Mitchell RA, Madgwick PJ, Haslam RP, Medrano H, Parry MA (2005). Rubisco specificity factor tends to be larger in plant species from drier habitats and in species with persistent leaves. *Plant, Cell & Environment*, 28, 571–579.
- Galmés J, Kapralov M, Copolovici L, Hermida-Carrera C, Niinemets Ü (2015). Temperature responses of the Rubisco maximum carboxylase activity across domains of life: Phylogenetic signals, trade-offs, and importance for carbon gain. *Photosynthesis Research*, 123, 183–201.
- Galmés J, Kapralov MV, Andralojc P, Conesa MA, Keys AJ, Parry MA, Flexas J (2014). Expanding knowledge of the Rubisco kinetics variability in plant species: Environmental and evolutionary trends. *Plant, Cell & Environment*, 37, 1989–2001.
- Gu L, Pallardy SG, Tu K, Law BE, Wullschlegel SD (2010). Reliable estimation of biochemical parameters from C₃ leaf photosynthesis-intercellular carbon dioxide response curves. *Plant, Cell & Environment*, 33, 1852–1874.
- Gu L, Sun Y (2014). Artefactual responses of mesophyll conductance to CO₂ and irradiance estimated with the variable *J* and online isotope discrimination methods. *Plant, Cell & Environment*, 37, 1231–1249.
- Harley P, Thomas R, Reynolds JF, Strain B (1992). Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant, Cell & Environment*, 15, 271–282.
- Harley PC, Sharkey TD (1991). An improved model of C₃ photosynthesis at high CO₂: Reversed O₂ sensitivity explained by lack of glycerate reentry into the chloroplast. *Photosynthesis Research*, 27, 169–178.
- Hikosaka K, Ishikawa K, Borjigidai A, Muller O, Onoda Y (2006). Temperature acclimation of photosynthesis: Mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. *Journal of Experimental Botany*, 57, 291–302.
- Hikosaka K, Niinemets Ü, Anten NP (2016). *Canopy*

doi: 10.17521/cjpe.2016.0283

- Photosynthesis: From Basics to Applications*. Springer, Dordrecht, the Netherlands.
- Hudson GS, Evans JR, von Caemmerer S, Arvidsson YB, Andrews TJ (1992). Reduction of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase content by antisense RNA reduces photosynthesis in transgenic tobacco plants. *Plant Physiology*, 98, 294–302.
- Ishikawa C, Hatanaka T, Misoo S, Fukayama H (2009). Screening of high k_{cat} Rubisco among Poaceae for improvement of photosynthetic CO_2 assimilation in rice. *Plant Production Science*, 12, 345–350.
- Jordan DB, Ogren WL (1984). The CO_2/O_2 specificity of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. Dependence on ribulose bisphosphate concentration, pH and temperature. *Planta*, 161, 308–313.
- June T, Evans JR, Farquhar GD (2004). A simple new equation for the reversible temperature dependence of photosynthetic electron transport: A study on soybean leaf. *Functional Plant Biology*, 31, 275–283.
- Kirschbaum M, Farquhar G (1984). Temperature dependence of whole-leaf photosynthesis in *Eucalyptus pauciflora* Sieb. ex Spreng. *Functional Plant Biology*, 11, 519–538.
- Li Y, Peng SB, Huang JL, Xiong DL, Liu Q (2013). Components and magnitude of mesophyll conductance and its responses to environmental variations. *Plant Physiology Journal*, 49, 1143–1154. (in Chinese with English abstract) [李勇, 彭少兵, 黄见良, 熊栋梁, 刘茜 (2013). 叶肉导度的组成, 大小及其对环境因素的响应. 植物生理学报, 49, 1143–1154.]
- Long S, Bernacchi C (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.
- Makino A, Nakano H, Mae T (1994). Effects of growth temperature on the responses of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase, electron transport components, and sucrose synthesis enzymes to leaf nitrogen in rice, and their relationships to photosynthesis. *Plant Physiology*, 105, 1231–1238.
- Manter DK, Kerrigan J (2004). A/C_i curve analysis across a range of woody plant species: Influence of regression analysis parameters and mesophyll conductance. *Journal of Experimental Botany*, 55, 2581–2588.
- McMurtrie R, Wang YP (1993). Mathematical models of the photosynthetic response of tree stands to rising CO_2 concentrations and temperatures. *Plant, Cell & Environment*, 16, 1–13.
- Medlyn B, Loustau D, Delzon S (2002). Temperature response of parameters of a biochemically based model of photosynthesis. I. Seasonal changes in mature maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.). *Plant, Cell & Environment*, 25, 1155–1165.
- Miao Z, Xu M, Lathrop RG, Wang Y (2009). Comparison of the $A-C_e$ curve fitting methods in determining maximum ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase carboxylation rate, potential light saturated electron transport rate and leaf dark respiration. *Plant, Cell & Environment*, 32, 109–122.
- Niinemets Ü, Diaz-Espejo A, Flexas J, Galmés J, Warren CR (2009a). Importance of mesophyll diffusion conductance in estimation of plant photosynthesis in the field. *Journal of Experimental Botany*, 60, 2271–2282.
- Niinemets Ü, Diaz-Espejo A, Flexas J, Galmés J, Warren CR (2009b). Role of mesophyll diffusion conductance in constraining potential photosynthetic productivity in the field. *Journal of Experimental Botany*, 60, 2249–2270.
- Niinemets Ü, Keenan TF, Hallik L (2015). A worldwide analysis of within-canopy variations in leaf structural, chemical and physiological traits across plant functional types. *New Phytologist*, 205, 973–993.
- Niinemets Ü, Tenhunen J (1997). A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerant species *Acer saccharum*. *Plant, Cell & Environment*, 20, 845–866.
- Niinemets Ü, Wright IJ, Evans JR (2009c). Leaf mesophyll diffusion conductance in 35 Australian sclerophylls covering a broad range of foliage structural and physiological variation. *Journal of Experimental Botany*, 60, 2433–2449.
- Patrick LD, Ogle K, Tissue DT (2009). A hierarchical Bayesian approach for estimation of photosynthetic parameters of C_3 plants. *Plant, Cell & Environment*, 32, 1695–1709.
- Pons TL, Flexas J, von Caemmerer S, Evans JR, Genty B, Ribas-Carbo M, Brugnoli E (2009). Estimating mesophyll conductance to CO_2 : Methodology, potential errors, and recommendations. *Journal of Experimental Botany*, 60, 2217–2234.
- Rogers A (2014). The use and misuse of $V_{c,max}$ in Earth System Models. *Photosynthesis Research*, 119, 15–29.
- Sage RF, Sharkey TD (1987). The effect of temperature on the occurrence of O_2 and CO_2 insensitive photosynthesis in field grown plants. *Plant Physiology*, 84, 658–664.
- Sharkey TD (1985). Photosynthesis in intact leaves of C_3 plants: Physics, physiology and rate limitations. *The Botanical Review*, 51, 53–105.
- Sharkey TD (2016). What gas exchange data can tell us about photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 39, 1161–1163.
- Sharkey TD, Bernacchi CJ, Farquhar GD, Singsaas EL (2007). Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C_3 leaves. *Plant, Cell & Environment*, 30, 1035–1040.
- Shi ZM, Feng QH, Cheng RM, Liu SR (2010). The research progress of mesophyll conductance. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 4792–4803. (in Chinese with English abstract) [史作民, 冯秋红, 程瑞梅, 刘世荣 (2010). 叶肉细胞导

- 度研究进展. 生态学报, 30, 4792–4803.]
- Singh SK, Reddy VR (2016). Methods of mesophyll conductance estimation: Its impact on key biochemical parameters and photosynthetic limitations in phosphorus-stressed soybean across CO₂. *Physiologia Plantarum*, 157, 234–254.
- Su Y, Zhu G, Miao Z, Feng Q, Chang Z (2009). Estimation of parameters of a biochemically based model of photosynthesis using a genetic algorithm. *Plant, Cell & Environment*, 32, 1710–1723.
- Sun Y, Gu L, Dickinson RE, Norby RJ, Pallardy SG, Hoffman FM (2014a). Impact of mesophyll diffusion on estimated global land CO₂ fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 15774–15779.
- Sun Y, Gu L, Dickinson RE, Pallardy SG, Baker J, Cao Y, DaMatta FM, Dong X, Ellsworth D, van Goethem D (2014b). Asymmetrical effects of mesophyll conductance on fundamental photosynthetic parameters and their relationships estimated from leaf gas exchange measurements. *Plant, Cell & Environment*, 37, 978–994.
- Tcherkez G, Boex-Fontvieille E, Mahé A, Hodges M (2012). Respiratory carbon fluxes in leaves. *Current Opinion in Plant Biology*, 15, 308–314.
- Terashima I, Ono K (2002). Effects of HgCl₂ on CO₂ dependence of leaf photosynthesis: Evidence indicating involvement of aquaporins in CO₂ diffusion across the plasma membrane. *Plant and Cell Physiology*, 43, 70–78.
- Tosens T, Nishida K, Gago J, Coopman RE, Cabrera HM, Carriqui M, Laanisto L, Morales L, Nadal M, Rojas R (2016). The photosynthetic capacity in 35 ferns and fern allies: Mesophyll CO₂ diffusion as a key trait. *New Phytologist*, 209, 1576–1590.
- von Caemmerer S (2000). *Biochemical Models of Leaf Photosynthesis*. Csiro Publishing, Victoria, Australia.
- von Caemmerer S (2013). Steady-state models of photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 36, 1617–1630.
- von Caemmerer S, Evans JR, Hudson GS, Andrews TJ (1994). The kinetics of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase *in vivo* inferred from measurements of photosynthesis in leaves of transgenic tobacco. *Planta*, 195, 88–97.
- von Caemmerer S, Farquhar G (1981). Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 153, 376–387.
- Walcroft A, Le Roux X, Diaz-Espejo A, Dones N, Sinoquet H (2002). Effects of crown development on leaf irradiance, leaf morphology and photosynthetic capacity in a peach tree. *Tree Physiology*, 22, 929–938.
- Walker B, Ariza LS, Kaines S, Badger MR, Cousins AB (2013). Temperature response of *in vivo* Rubisco kinetics and mesophyll conductance in *Arabidopsis thaliana*: Comparisons to *Nicotiana tabacum*. *Plant, Cell & Environment*, 36, 2108–2119.
- Wang H, Ma M, Xie Y, Wang X, Wang J (2014). Parameter inversion estimation in photosynthetic models: Impact of different simulation methods. *Photosynthetica*, 52, 233–246.
- Wang Q, Fleisher D, Timlin D, Reddy V, Chun J (2012). Quantifying the measurement errors in a portable open gas-exchange system and their effects on the parameterization of Farquhar *et al.* model for C₃ leaves. *Photosynthetica*, 50, 223–238.
- Wullschlegel SD (1993). Biochemical limitations to carbon assimilation in C₃ plants—A retrospective analysis of the A/C_i curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany*, 44, 907–920.
- Xu DQ (2006). Some noteworthy problems in measurement and investigation of photosynthesis. *Plant Physiology Communications*, 42, 1163–1167. (in Chinese with English abstract) [许大全 (2006). 光合作用测定及研究中一些值得注意的问题. 植物生理学通讯, 42, 1163–1167.]
- Ye ZP (2010). A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO₂. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 727–740. (in Chinese with English abstract) [叶子飘 (2010). 光合作用对光和CO₂响应模型的研究进展. 植物生态学报, 34, 727–740.]
- Young JN, Heureux AM, Sharwood RE, Rickaby RE, Morel FM, Whitney SM (2016). Large variation in the Rubisco kinetics of diatoms reveals diversity among their carbon-concentrating mechanisms. *Journal of Experimental Botany*, 67, 3445–3456.
- Ziehn T, Kattge J, Knorr W, Scholze M (2011). Improving the predictability of global CO₂ assimilation rates under climate change. *Geophysical Research Letters*, 38, L10404. doi: 10.1029/2011GL047182.

责任编辑: 常杰 责任编辑: 李敏

附录I FvCB模型主要符号的定义
Appendix I The definitions of key symbols of FvCB model

缩写 Abbreviation	定义 Definition	单位 Units
A	光合速率 Assimilation rate	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
A_c	Rubisco限制下的光合速率 Rubisco carboxylation-limited assimilation rate	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
A_j	RuBP限制下的光合速率 RuBP regeneration-limited assimilation rate	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
A_p	TUP限制下的光合速率 TPU-limited assimilation rate	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
C_a	环境CO ₂ 浓度(或分压) Ambient CO ₂ concentration (or partial pressure)	$\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (or Pa)
C_c	叶绿体CO ₂ 浓度(或分压) Chloroplastic CO ₂ concentration (or partial pressure)	$\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (or Pa)
C_i	胞间CO ₂ 浓度(或分压) Intercellular CO ₂ concentration (or partial pressure)	$\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (or Pa)
C_{i_CJ}	Rubisco和RuBP限制的C _i 转换点 C _i transition between Rubisco and RuBP limitations	$\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (or Pa)
g_m	叶肉导度 Mesophyll conductance	$\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (or $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{Pa}^{-1}$)
g_s	气孔导度 Stomatal conductance	$\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
$J(J_{\max})$	(最大)电子传递效率 (Maximum) rate of electron transport	$\mu\text{mol}\cdot\text{e}^{-}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
K_c	Rubisco的CO ₂ 米氏常数 Michaelis-Menten constant of Rubisco for CO ₂	$\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (or Pa)
K_o	Rubisco的O ₂ 米氏常数 Michaelis-Menten constant of Rubisco for O ₂	$\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (or Pa)
$K_{c/o}$	$K_{c/o} = K_c(1 + O/K_o)$	$\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (or Pa)
O	O ₂ 浓度(或分压) O ₂ concentration (or partial pressure)	$\text{mmol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (or Pa)
R_d	明呼吸速率 Day respiration rate	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
$S_{c/o}$	Rubisco特异性因子 Rubisco specificity factor	无量纲 Dimensionless
$V_c(V_{\max})$	Rubisco(最大)羧化速率 (Maximum) Rubisco carboxylation rate	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
$V_o(V_{\max})$	Rubisco(最大)氧化速率 (Maximum) Rubisco oxidation rate	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
V_p	TPU速率 TPU rate	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
w_c	Rubisco能支持的羧化速率 Carboxylation rate supported by Rubisco	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
w_j	电子传递能支持的羧化速率 Carboxylation rate supported by electron transport	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
w_p	TPU能支持的羧化速率 Carboxylation rate supported by TPU	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
α	V_o/V_c 比例 V_o/V_c ratio	无量纲 Dimensionless
α_g	乙醇酸不返回叶绿体的比例 Nonreturned fraction of glycolate	$\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
Γ^*	光合补偿点 Photosynthetic compensation point	$\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (or Pa)



扫码向作者提问