

最大电子传递速率的确定及其对电子流分配的影响

叶子飘¹ 段世华² 安 婷¹ 康华靖^{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温州市农业科学研究院, 浙江温州 325006

摘 要 非直角双曲线模型(简称模型I)是Farquhar、von Caemmerer和Berry提出的生物化学光合模型(简称FvCB生化模型)的主要子模型。在植物光合作用对光响应曲线的拟合中, 模型I得到广泛的应用和验证。同时, 模型I也可用于估算植物叶片的最大电子传递速率(J_{\max})。然而, 由模型I估算植物叶片的 J_{\max} 是否与实测值相符, 尚未得到严格的验证。该文应用LI-6400-40光合测定仪测定了遮阴和全日照条件下大豆(*Glycine max*)叶片的光合速率和电子传递速率对光的响应曲线, 然后分别用模型I和电子传递速率对光响应机理模型(简称模型II)进行了拟合。结果表明, 由模型I估算遮阴和全日照条件下大豆叶片的 J_{\max} 与观测值之间存在显著差异; 由模型II计算得到的 J_{\max} 与实测值之间不存在显著差异。此外, 用模型I估算的 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。因此, 在估算植物叶片 J_{\max} 和准确评估光呼吸对植物光保护作用方面, 模型II更合理。

关键词 大豆; 非直角双曲线模型; 光响应机理模型; FvCB生化模型; 电子传递速率

叶子飘, 段世华, 安婷, 康华靖 (2018). 最大电子传递速率的确定及其对电子流分配的影响. 植物生态学报, 42, 498–507. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0320

Determination of maximum electron transport rate and its impact on allocation of electron flow

YE Zi-Piao¹, DUAN Shi-Hua², AN Ting¹, and KANG Hua-Jing^{3*}

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

Abstract

Aims The non-rectangular hyperbolic model (termed as model I) is the main submodel of the FvCB biochemical model, which is used to estimate the maximum electron transport rate (J_{\max}) of plant leaves. The submodel is widely applied to fit the light-response curves of electron transport rate ($J-I$ curves), and obtain J_{\max} . However, it has not been strictly verified whether J_{\max} calculated by model I is consistent with the measured values.

Methods Light-response curves of electron transport rate and of photosynthesis rate of soybean (*Glycine max*) (under shading and full sunlight) were simultaneously measured by LI-6400-40, then these data were simulated by model I and the mechanistic model of light-response of electron transport rate (termed as model II).

Important findings The results showed that there was the significant differences between J_{\max} estimated by model I and the observation data irrespective of shading and full sunny leaves of soybean. However, there was no significant difference between J_{\max} calculated by model II and the measured value. Because J_{\max} was overestimated by model I, it must lead to overestimate the amount of photosynthetic electron flow to allocate to photorespiration pathway, and magnify the photoprotection of photorespiration on plants. On the contrary, the J_{\max} and saturation light intensity (PAR_{sat}) obtained by the model II were in very close agreement with the observations. It can be concluded that the model II was superior to the model I in estimates of J_{\max} and PAR_{sat} . Therefore, we recommend model II to be used as an operational model for fitting $J-I$ curves and accurately assess the role of photorespiration on plant photo-protection.

Key words *Glycine max*; non-rectangular hyperbolic model; mechanistic model; FvCB biochemical model; electron transport rate

收稿日期Received: 2017-12-13 接受日期Accepted: 2018-03-15

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

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

Ye ZP, Duan SH, An T, Kang HJ (2018). Determination of maximum electron transport rate and its impact on allocation of electron flow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 498–507. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0320

植物的光合作用受光强、 CO_2 浓度和温度等环境因子的影响。Farquhar等(1980)以及其他学者(von Caemmerer & Farquhar, 1981; Harley & Sharkey, 1991; von Caemmerer, 2000, 2013)根据核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)酶动力学反应和核酮糖-1,5-二磷酸(RuBP)再生反应化学计量学, 提出 C_3 植物光合生化模型(简称FvCB模型)。现在, FvCB模型因能描述稳态的碳同化过程且具有明确的生物学意义而被广泛应用于光合作用研究(Dubois *et al.*, 2007; Farquhar & Busch, 2017)。

生化模型由描述Rubisco酶活性限制、RuBP再生限制和磷酸丙糖利用率(TPU)限制等3个过程的子模型构成。其中非直角双曲线模型(简称模型I)是生化模型的主要子模型(Long & Bernacchi, 2003; Dubois *et al.*, 2007; Farquhar & Busch, 2017; 梁星云和刘世荣, 2017; 唐星林等, 2017a, 2017b)。在植物光合作用对光响应曲线(A_n -I曲线, I 为光合有效辐射)的拟合中, 模型I得到广泛的应用和验证, 但由此模型拟合光响应曲线得到的最大净光合速率($A_{n\max}$)显著高于实测值(Calama *et al.*, 2013; 王荣荣等, 2013; 冷寒冰等, 2014; Ježilová *et al.*, 2015; Mayoral *et al.*, 2015; Park *et al.*, 2016; Bellucco *et al.*, 2017; Quiroz *et al.*, 2017), 这将高估植物的光合能力; 并且该模型不能拟合植物发生光抑制时的光响应曲线(Ye, 2007; dos Santos *et al.*, 2013; 王海珍等, 2017)。因此该模型的应用范围受到较大的限制。另外, 模型I也可拟合电子传递速率对光的响应曲线(J -I曲线, J 为电子传递速率)从而估算植物叶片的 J_{\max} 。假设植物光合电子流只用于碳同化和光呼吸, 就可利用该模型拟合得到的 J_{\max} 估算植物分配到碳同化的光合电子流(J_C)和分配到光呼吸的光合电子流(J_O) (Cheng *et al.*, 2001; Long & Bernacchi, 2003; 康华靖等, 2015; 郭巍等, 2016)。然而, 由模型I估算植物叶片的 J_{\max} 是否与实测值相符尚未得到严格的验证。这将直接影响植物叶片 J_O 的准确估算, 进而有可能高估或低估光呼吸在植物光保护中的作用。

2013年, Ye等(2013a, 2013b)从植物光合作用的原初反应入手, 充分考虑捕光色素分子的光能吸收、能级跃迁和退激发、激子共振传递到光反应中心、光系统II (PSII)发生电荷分离(Baker, 2008; Ta-

kahashi & Badger, 2011)等过程后构建了一个光合电子流对光响应的机理模型(简称模型II)。由于该机理模型引入有关捕光色素分子的物理参数, 如本征光能吸收截面、有效光能吸收截面、激发态的平均寿命和简并度等概念, 因而可以利用该机理模型研究植物光合电子流对光的响应和植物的光合生理生态特性等(Serôdio *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2015, 2018; Sun *et al.*, 2015; Gao *et al.*, 2017a, 2017b; Shimada *et al.*, 2017)。

本文以世界上最重要的蛋白植物——大豆(*Glycine max*)为研究对象, 利用便携式光合作用-荧光测量系统同时获取遮阴和全日照条件下的 A_n -I和 J -I曲线数据。在此基础上, 应用模型I和模型II分别拟合 A_n -I和 J -I曲线数据获得相应的 J_{\max} 等参数, 并与实测值进行对比。具体研究目标为: (1)进一步验证模型I和模型II拟合大豆 A_n -I曲线得到的 $A_{n\max}$ 与实测值之间的差异; (2)比较模型I和模型II拟合 J -I曲线得到的 J_{\max} 与实测值之间的差异; (3)在以上基础上判断哪个模型能更真实反映植物叶片的光合能力和特性以及模型的普适性; (4)定量研究高估或低估 J_{\max} 对 J_O 的影响; (5)定性研究高估或低估 J_{\max} 对植物叶片从Rubisco活性限制阶段过渡到RuBP再生速率限制阶段的胞间 CO_2 浓度($C_{i,i}$)的影响。

1 材料和方法

1.1 材料培养

大豆种子采用温州市场购买的‘浙鲜豆8号’品种。种子于2017年5月1日播种催芽, 5月9日定植于口径为32 cm, 深度为25 cm的塑料花盆中。基质采用草炭和珍珠岩以体积比5:1混合, 基施少量复合肥, 拌匀后装盆。每盆进行编号后, 分别随机置于露天及旁边的蓝莓(*Vaccinium darrowi* × *V. corymbosum*)植株下, 前者无遮阴视为全光处理, 后者有蓝莓树冠遮阴, 视为遮阴处理。经早、中、晚对光强的测量, 其遮阴在30%–40%之间。每组5盆, 共3组。常规管理。

1.2 光合数据测量

试验于2017年7月1日至7月5日的晴天进行。此时植株处于结荚期, 长势良好, 植株高度约70 cm。从3组中随机选5–7株长势较为一致的健壮植株。每

株苗挑选自上而下第3复叶的顶叶进行挂牌标记。

利用便携式光合仪(LI-6400-40, LI-COR, Lincoln, USA)于晴天的9:00–16:00进行数据测量。数据测量前进行开机检查及预热。自然光下诱导1.5–2.0 h后,采用开放式气路,流速为500 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ 。根据预测量仪器中叶室温度(T_{block})的动态变化,设定叶室温度为37 $^{\circ}\text{C}$ (大气温度为35 $^{\circ}\text{C}$ 左右),空气相对湿度控制在55%–80%, CO_2 浓度设置为400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,由内置 CO_2 小钢瓶提供,经校对后使用。在光合有效辐射设置为2 000、1 800、1 600、1 400、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、50和0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 下测定大豆叶片的 A_n - I 曲线和 J - I 曲线。应用自动测量程序进行数据测量。每次程序记录最小等待时间为2 min,最大等待时间为3 min,数据记录前仪器均自动进行参比室和样品室之间的匹配。

1.3 模型简介

1.3.1 光合电子传递速率对光的响应模型

模型II (Ye *et al.*, 2013b)的具体表达式为:

$$J = \alpha_e \frac{1 - \beta_e I}{1 + \gamma_e I} I \quad (1)$$

式中, J 为光合电子传递速率, α_e 为电子传递速率对光响应曲线的初始斜率, β_e 为光系统II (PSII)动力学下调系数, γ_e 为饱和系数。利用公式(1),可得到植物叶片 J_{max} 和与 J_{max} 相对应的饱和光强(PAR_{sat})。

它们分别由 $PAR_{\text{sat}} = \frac{\sqrt{(\beta_e + \gamma_e)/\beta_e} - 1}{\gamma_e}$ 和 $J_{\text{max}} = \alpha_e \left(\frac{\sqrt{\beta_e + \gamma_e} - \sqrt{\beta_e}}{\gamma_e} \right)^2$ 计算获得。

在Farquhar等(1980)的生化模型中,模型I是其中的一个子模型,其具体表达式(von Cammerer, 2000)为:

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

式中, θ 为快速光曲线的曲率,其他参数与公式(1)相同。

此外,在FvCB生化模型中,还有另一个描述电子传递速率对光的响应的模型(Smith, 1937),其具体表达形式为:

$$J = \frac{\alpha I}{\sqrt{1 + \left(\frac{\alpha I}{J_{\text{e-max}}} \right)^2}} \quad (3)$$

在本研究中,由公式(3)拟合电子传递速率对光的响应曲线得到的 J_{max} 与由公式(2)得到的 J_{max} 之间不存在显著差异。因此,本文只考虑用公式(2)得到的结果与公式(1)得到的结果进行比较。

1.3.2 光合作用对光的响应模型

在植物叶片光合作用对光响应机理模型中有关光合作用对光的响应模型(简称模型II)(Ye *et al.*, 2013b)为:

$$A_n = \alpha_p \frac{1 - \beta_p I}{1 + \gamma_p I} I - R_d \quad (4)$$

式中, A_n 为净光合速率, α_p 为光合作用对光响应曲线的初始斜率, β_p 为光抑制系数, γ_p 为饱和系数, R_d 为暗呼吸速率。利用公式(4),可得到植物叶片最大净光合速率(A_{nmax})与 A_{nmax} 相对应的饱和光强(I_{sat})。

它们分别由 $I_{\text{sat}} = \frac{\sqrt{(\beta_p + \gamma_p)/\beta_p} - 1}{\gamma_p}$ 和 $A_{\text{nmax}} =$

$\alpha_p \left(\frac{\sqrt{\beta_p + \gamma_p} - \sqrt{\beta_p}}{\gamma_p} \right)^2 - R_d$ 计算获得。

模型I (Thornley, 1976)的表达式为:

$$A_n = \frac{\alpha I + A_{\text{nmax}} - \sqrt{(\alpha I + A_{\text{nmax}})^2 - 4\theta\alpha I A_{\text{nmax}}}}{2\theta} - R_d \quad (5)$$

式中参数与公式(2)相同。由公式(5)拟合光响应数据可以得到 A_{nmax} 和其他光合参数。

1.3.3 光合电子流的分配

理论上,参与碳还原的光合电子流(Valentini *et al.*, 1995),用 J_C 表示为:

$$J_C = 4(A_n + R_L + R_I) \quad (6)$$

式中, R_I 为光呼吸速率, R_L 为光下暗呼吸速率。由于出现光的部分抑制,一般认为 R_L 是 R_d 的一半(Fila *et al.*, 2006)。

参与光呼吸的电子流(Epron *et al.*, 1995),用 J_O 表示为:

$$J_O = 8R_I \quad (7)$$

当其他消耗光合电子流的途径可以忽略或为常数时,那么参与碳同化的光合电子流(Epron *et al.*, 1995; Valentini *et al.*, 1995)为:

$$J_C = \frac{1}{3} [J + 8(A_n + R_L)] \quad (8)$$

由公式(8)可知,如果 J_{max} 的估算偏大,则将高估 J_C 的值。

参与光呼吸的光合电子流(Epron *et al.*, 1995;

Valentini *et al.*, 1995)为:

$$J_0 = \frac{2}{3} [J - 4(A_n + R_L)] \quad (9)$$

由公式(9)可知, 如果 J_{\max} 的估算偏大, 也将高估 J_0 的值。

1.4 数据处理

总电子传递速率用公式 $J = \Phi_{\text{PSII}} \times I \times 0.5 \times 0.84$ 确定, 其中 I 是光合有效辐射, Φ_{PSII} 是PSII的电子传递效率。然后分别用模型I和模型II拟合大豆叶片的 $J-I$ 和 A_n-I 曲线。拟合 A_n-I 曲线得到大豆叶片的 $A_{n\max}$ 、饱和光强(I_{sat})和其他光合参数; 拟合 $J-I$ 曲线得出大豆叶片的 J_{\max} 和饱和光强(PAR_{sat})(PAR_{sat} 是与最大电子传递速率相对应的饱和光强; I_{sat} 是与最大净光合速率相对应的饱和光强。 PAR_{sat} 和 I_{sat} 分别是拟合 $J-I$ 和 A_n-I 响应曲线得到的。为了更好地区分, 我们采用了 PAR_{sat} 和 I_{sat} 这两个缩写)。在此基础上对这两个模型拟合得到的参数进行比较。采用“光合计算软件”(http://photosynthetic.sinaapp.com/calc.html, 井冈山大学数理学院)对测量数据进行分析。每个处理选取5个重复, 取其平均值。采用DPS 7.5软件对数据进行统计学分析, 并利用配对 t 检验对由模型I和模型II拟合得到的 J_{\max} 之间和 $A_{n\max}$ 之间进行显著性分析。作图由Origin 8.5软件完成, 然后用Adobe Illustrator CS 5进行图形处理。

2 结果和分析

2.1 光合电子传递速率对光的响应

模型I和模型II分别拟合遮阴和全光照条件下大豆叶片的 $J-I$ 曲线, 其拟合效果见图1。由图1可知, 两种光照条件下大豆叶片的电子传递速率先随光强的增加而逐渐增加到一个平台, 然后达到光饱和处。在设置的最大光照条件($2000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)下, 大豆叶片的电子传递速率未出现下降趋势, 即未发生PSII的动力学下调现象(White & Critchley, 1999)。此外, 从图1可知, 模型I和模型II拟合大豆叶片的电子传递速率对光的响应曲线所得到的决定系数都非常高($R^2 = 0.999$)(图1; 表1), 拟合曲线与观测点之间高度一致(图1)。由此可知, 模型I和模型II均可很好地拟合两种光照条件下大豆叶片的 $J-I$ 曲线(图1)。

然而由拟合的相关参数数据(表1)可知, 模型I拟合两种光照条件下大豆叶片的 $J-I$ 曲线得到的 J_{\max} 分别为269.13和354.26 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 而观测点的

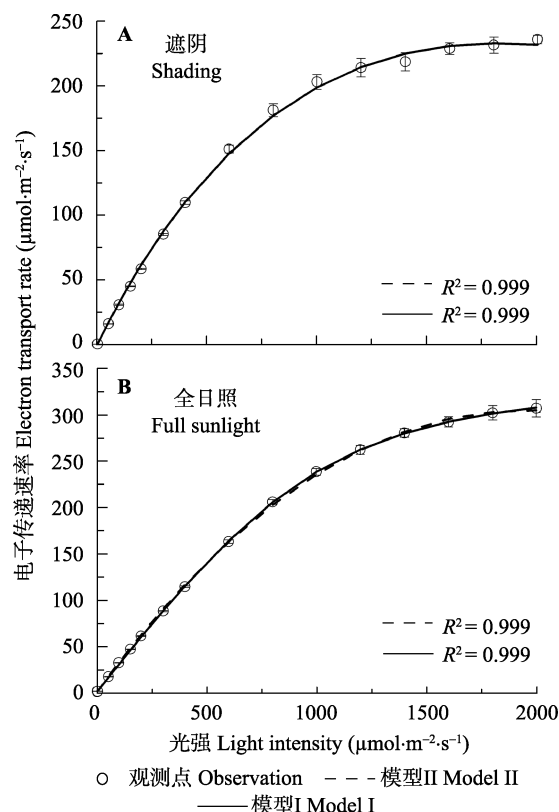


图1 遮阴(A)和全光照(B)下大豆叶片的光合电子传递速率对光的响应曲线(平均值±标准误差, $n = 5$)。模型I, 非直角双曲线模型; 模型II, 电子传递速率对光响应机理模型。

Fig. 1 Light response of electron transport rate for leaves of *Glycine max* under shading (A) and full sunlight (B) environments (mean \pm SE, $n = 5$). Model I, non-rectangular hyperbola model; Model II, mechanistic model of light-response of electron transport rate.

J_{\max} 分别为236.29和306.43 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。用配对 t 检验可知, 用模型I拟合得到两种光照条件下大豆叶片的 J_{\max} 与观测点之间存在显著差异(表1)。而由模型II拟合同样大豆叶片的 $J-I$ 曲线得到的 J_{\max} 分别为236.68和307.91 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 与观测点的数据高度符合(表1)。此外, 模型II拟合 $J-I$ 曲线还可以得到两种光照条件下的 PAR_{sat} 分别为1839.98和1967.69 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 与观测的 PAR_{sat} 相符合。由于模型I是一个没有极点的函数, 所以, 由模型I不能得到两种光照条件下大豆叶片的 PAR_{sat} 值。

2.2 光合作用对光的响应

用模型I和模型II分别拟合两种光照条件下大豆叶片的 A_n-I 曲线, 其拟合效果见图2。由图2可知, 两种光照条件下大豆叶片的 A_n 在光强低于400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时随光强的增加几乎线性增加, 然后 A_n 随光强升高而缓慢增加到最大处, 达到光饱和。从拟合效果来看, 模型I和模型II均可很好地拟合两种

表1 由非直角双曲线模型(模型I)和光合电子流对光响应机理模型(模型II)拟合两种光照条件下电子传递速率对光的响应曲线($J-I$ 曲线)得到最大电子传递速率(J_{\max})和饱和光强(PAR_{sat})两个参数及与它们对应的观测数据(平均值 \pm 标准误差, $n = 5$)

Table 1 Observed data and results fitted by non-rectangular hyperbola model (model I) and the mechanistic model of light-response of electron transport rate (model II) for light-response curves of electron transport rate ($J-I$ curves) of soybean under two light environments (mean \pm SE, $n = 5$)

参数 Parameter	处理 Treatment					
	遮阴 Shading			全日照 Full sunlight		
	模型I Model I	模型II Model II	测量值 Observed value	模型I Model I	模型II Model II	测量值 Observed value
最大电子传递速率 Maximum electron transport rate (J_{\max} , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	269.13 \pm 5.22 ^a	236.68 \pm 1.39 ^b	\approx 236.29	354.26 \pm 17.73 ^a	307.91 \pm 8.95 ^b	\approx 306.43
饱和光强 Saturated light intensity (PAR_{sat} , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	—	1 839.98 \pm 50.53	\approx 1 800	—	1 967.69 \pm 110.64	\approx 2 000
确定系数 Determination coefficient (R^2)	0.999	0.999	—	0.999	0.999	—

在置信水平 $\alpha < 0.05$ 下用样本配对 t 检验对由模型I和模型II估算的最大电子传递速率和饱和光强进行比较; 数值右上角的不同小写字母表示每个光环境下两个模型估算值之间差异显著。

J_{\max} and PAR_{sat} estimated by two models were compared using a paired-sample t test at $\alpha < 0.05$ (α significance level); the values followed by the different superscript letters are significantly different between two models in each light environment.

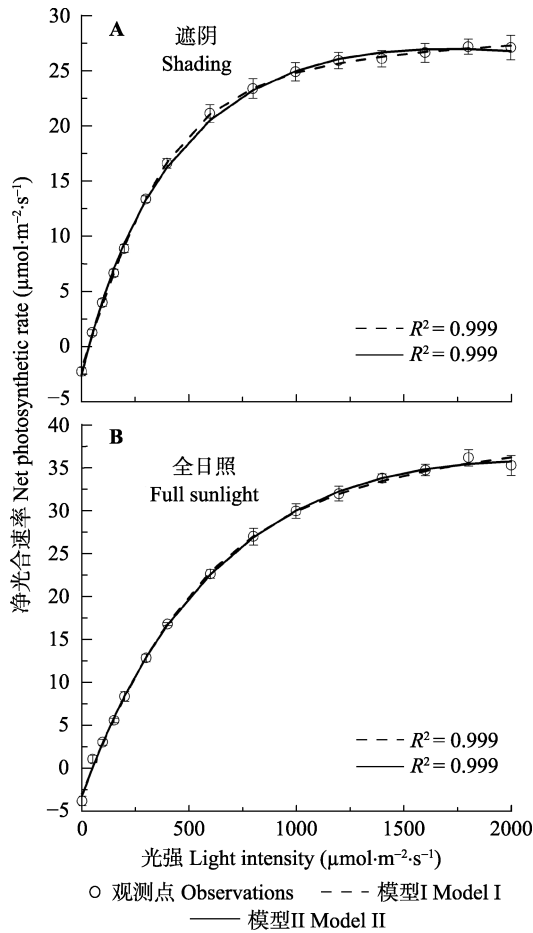


图2 遮阴(A)和全光照(B)下大豆叶片的光合作用对光的响应曲线(平均值 \pm 标准误差, $n = 5$)。模型I, 非直角双曲线模型; 模型II, 电子传递速率对光响应机理模型。

Fig. 2 Light-response curves of photosynthesis for shade (A) and sun (B) leaves of soybean (mean \pm SE, $n = 5$). Model I, non-rectangular hyperbola model; Model II, mechanistic model of light-response of electron transport rate.

光照条件下大豆叶片的 A_n-I 曲线, 其确定系数都非常高($R^2 = 0.999$)(图2; 表2)。

然而由表2的数据可知, 由模型I拟合两种光照条件下大豆叶片的 A_n-I 曲线得到的 $A_{n\max}$ 分别为31.28和45.56 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 与观测值(27.23和36.17 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)相比分别高出14.87%和25.96%。用配对 t 检验可知, 用模型I拟合得到两种光照条件下大豆叶片的 $A_{n\max}$ 与观测点之间存在显著差异(表2), 而由模型II拟合同样大豆叶片的 A_n-I 曲线得到的 $A_{n\max}$ 分别为26.92和35.52 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 与观测点的数据高度符合(表2)。此外, 由模型II拟合 A_n-I 曲线还可得到两种光照条件下的 I_{sat} , 分别约为1 569.96和1 998.36 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 与观测的 I_{sat} 符合。同样, 由于模型I是一个没有极点的函数, 所以模型I不能得到两种光照条件下大豆叶片的 I_{sat} 值。而由两个模型拟合同样的 A_n-I 曲线得到的光补充点(I_c)和暗呼吸速率(R_d)之间整体上差异不显著。

2.3 分配到碳同化和光呼吸途径的光合电子流

根据测量(或拟合)的 J_{\max} 、 $A_{n\max}$ 和 R_d 值(光下暗呼吸值取暗呼吸速率的一半)(Fila *et al.*, 2006)(表1, 表2), 然后利用公式(8)和公式(9)分别估算分配到碳同化和光呼吸途径的最大光合电子流的大小(表3)。由表3数据可知, 模型II估算的碳同化电子流和光呼吸分配的电子流值, 与根据测量值而计算的结果均较为一致($p > 0.05$)。模型I计算出不同光强下大豆叶片流向碳同化路径的光合电子流分别为166.48和219.23 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 与根据测量值而计算的结果也较为一致($p > 0.05$); 而流向光呼吸路径的光合电子流分别为102.65和135.03 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 该值则显著高于根据测量值而计算的结果(80.75和103.17 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)($p < 0.05$)。

表2 由非直角双曲线模型(模型I)和光合电子流对光响应机理模型(模型II)拟合两种光照条件下光合作用对光的响应曲线(A_n-I)得到的光合参数及观测数据(平均数±标准误差, $n = 5$)
Table 2 Observed data and photosynthetic parameters fitted by non-rectangular hyperbola model (model I) and the mechanistic model of light-response of electron transport rate (model II) for light-response curves of photosynthesis (A_n-I curves) of soybean under two light environments, respectively (mean ± SE, $n = 5$).

参数 Parameter	处理 Treatment					
	遮阴 Shading			全日照 Full sunlight		
	模型I Model I	模型II Model II	测量值 Observed value	模型I Model I	模型II Model II	测量值 Observed value
初始斜率 Initial slope of $A-I$ curve, α ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)	0.061 ± 0.044 ^b	0.081 ± 0.032 ^a	—	0.064 ± 0.025 ^a	0.069 ± 0.025 ^a	—
最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate, A_{max} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	31.28 ± 1.33 ^a	26.92 ± 1.23 ^b	≈27.23	45.56 ± 1.41 ^a	35.52 ± 1.26 ^b	≈36.17
饱和光强 Saturated irradiance, I_{sat} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	—	1 569.96 ± 24.89	≈1 600	—	1 998.36 ± 36.45	≈1 800
光补偿点 Light compensation point, I_c ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	40.65 ± 2.85 ^a	40.83 ± 2.74 ^a	≈41.59	51.49 ± 3.52 ^a	51.62 ± 3.45 ^a	≈51.96
暗呼吸速率 Dark respiration, R_d ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	2.42 ± 0.87 ^b	2.99 ± 0.58 ^a	≈3.12	3.19 ± 0.56 ^a	3.45 ± 0.42 ^a	≈3.51
确定系数 Determination coefficient, R^2	0.999	0.999	0.999	0.999	0.999	0.999

在置信水平 $\alpha < 0.05$ 下用样本配对 t 检验对由模型I和模型II估算的最大净光合速率(A_{max})、光补偿点(I_c)、暗呼吸速率(R_d)和饱和光强(I_{sat})进行比较; 数值右上角的不同小写字母表示每个光环境下两个模型估算值之间差异显著。
 A_{max} , I_c , R_d and I_{sat} estimated by two models were compared using a paired-sample t test at $\alpha < 0.05$ (α significance level); the values followed by the different superscript letters are significantly different between two models in each light environment.

表3 分配到碳同化和光呼吸途径的光合电子流
Table 3 Photosynthetic electron flows of partitioning C assimilation and photorespiration pathway

参数 Parameter	处理 Treatment					
	遮阴 Shading			全日照 Full sunlight		
	模型I Model I	模型II Model II	测量或计算值 Observed value	模型I Model I	模型II Model II	测量或计算值 Observed value
最大电子传递速率 Maximum electron transport rate, J_{max} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	269.13 ^a	236.68 ^b	236.29 ^b	354.26 ^a	307.91 ^b	306.43 ^b
最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate, A_{max} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	31.28 ^a	26.92 ^b	27.23 ^b	45.56 ^a	35.52 ^b	36.17 ^b
碳同化电子流 Electron flow of partitioning C assimilation, $J_{C-\text{max}}$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	166.48 ^a	155.67 ^a	155.54 ^a	219.23 ^a	203.78 ^a	203.26 ^a
光呼吸电子流 Electron flow of partitioning photorespiration assimilation, $J_{O-\text{max}}$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	102.65 ^a	81.01 ^b	80.75 ^b	135.03 ^a	104.13 ^b	103.17 ^b

J_{max} 和 A_{max} 值分别见表1和表2; $J_{C-\text{max}}$ 值是用公式(8)计算得到的; $J_{O-\text{max}}$ 值是用公式(9)计算得到的。在置信水平 $\alpha < 0.05$ 下用样本配对 t 检验对由模型I和模型II估算分配到碳同化的最大电子传递速率($J_{C-\text{max}}$)和分配到光呼吸途径的最大电子传递速率($J_{O-\text{max}}$)进行比较; 数值右上角的不同小写字母表示每个光环境下两个模型估算值之间差异显著。
The values of J_{max} and A_{max} were shown in Table 1 and Table 2, respectively; the $J_{O-\text{max}}$ values were calculated by Eqn. (8); The $J_{O-\text{max}}$ values were calculated by Eqn. (9). The values of $J_{C-\text{max}}$ and $J_{O-\text{max}}$ estimated by two models were compared using a paired-sample t test at $\alpha < 0.05$ (α significance level); the values followed by the different superscript letters are significantly different between two models in each light environment.

3 讨论和结论

利用模型I拟合 $J-I$ 曲线可以得到 J_{max} , 然而, 由于模型I是一渐近线, 所以, 该模型不能很好地拟合植物存在PSII动力学下调或光抑制的 $J-I$ 曲线。Buckley和Diaz-Espejo (2015)曾专门讨论了模型I在拟合 $J-I$ 曲线时存在高估 J_{max} 的问题。而模型II是在考虑光合作用原初反应中捕光色素分子的光能吸收、激发和退激发以及电荷分离产生光合电子流等基础上构建的(Ye *et al.*, 2013a, 2013b), 可拟合不同环境下植物的 $J-I$ 曲线, 且获得的 J_{max} 和 PAR_{sat} 与实测值高度符合(Serôdio *et al.*, 2013; 叶子飘等, 2014; Li *et al.*, 2015, 2018; Sun *et al.*, 2015; Gao *et al.*, 2017a, 2017b; Shimada *et al.*, 2017)。

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(康华靖等, 2015; 郭巍等, 2016)。本研究结果显示, 虽然模型I可以很好地拟合遮阴和全光照条件下大豆叶片的 $J-I$ 曲线, 但由该模型拟合得到的 J_{max} 与观测值存在显著差异(表1)。这将高估两种光照条件下大豆分配到光呼吸路径中的光合电子流。由表3数据可知, 由模型I估算得到两种光照条件下大豆叶片分配到光呼吸途径的最大光合电子流($J_{O-\text{max}}$)分别为102.65和135.03 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 与其对应的测量值(分别为80.01和104.13 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)之间存在显著差异。高估电子流分配到光呼吸途径的数量将进而高估光呼吸路径在高光强下对植物的光保护作用。而光呼吸途径是植物耗散过多光能, 避免吸收过多光能对其

所产生伤害的主要途径(Cruz *et al.*, 2005; Takahashi & Badger, 2011; Niyogi & Truong, 2013)。因此, 由模型I估算两种光照条件下大豆叶片的 J_{\max} , 并由此研究光呼吸途径在植物吸收过多光能过程中对植物的光保护作用被夸大, 不能真实地反映出光呼吸在光保护中的作用。

在FvCB生化模型中, J_{\max} 是研究植物发生核酮糖1,5-二磷酸(RuBP)再生速率限制阶段的一个关键参数, 由此参数并结合光合作用对 CO_2 响应曲线就可以确定在光合作用过程中植物叶片从核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco酶)活性限制阶段过渡到RuBP再生速率限制阶段的胞间 CO_2 浓度($C_{i,t}$)的值(Cheng *et al.*, 2001; Long & Bernacchi, 2003; Dubois *et al.*, 2007; Miao *et al.*, 2009)。在卡尔文循环过程中, 在Rubisco酶催化下RuBP将与 CO_2 和 O_2 发生羧化反应和氧化反应。当 CO_2 浓度较低时, 底物RuBP浓度过量, Rubisco酶催化活性达到最大, 光合速率受Rubisco酶活性的限制, 即Rubisco酶活性限制阶段(Farquhar *et al.*, 1980; von Caemmerer & Farquhar, 1981; Harley & Sharkey, 1991; von Caemmerer, 2000; Dubois *et al.*, 2007; Miao *et al.*, 2009); 随着 CO_2 浓度升高, 底物RuBP再生速率小于其消耗速率, 使RuBP浓度不足而限制光合速率, 即RuBP再生速率限制阶段(Farquhar *et al.*, 1980; von Caemmerer & Farquhar, 1981; Harley & Sharkey, 1991; von Caemmerer, 2000)。这两个限制阶段的转换 $C_{i,t}$ 对研究RuBP再生速率限制过程是必需的。理论上, $C_{i,t}$ (Miao *et al.*, 2009)可以由以下公式计算得到, 即:

$$C_{i,t} = \frac{J_{\max} K_c (1 + O/K_o) - 10.5 V_{\text{cmax}} \Gamma^*}{4.5 V_{\text{cmax}} - J_{\max}} \quad (10)$$

式中, O 是 O_2 在Rubisco的分压(Pa); K_c 和 K_o 分别是 O_2 和 CO_2 的Michaelis-Menten常数; Γ^* 为 CO_2 补偿点(Pa)。由公式(10)可知, 当其他参数不变时, $C_{i,t}$ 随 J_{\max} 的增加而变大。因此, 准确估算 J_{\max} 的值对确定 $C_{i,t}$ 的值是非常有用的。而模型I显著高估了两种光照条件下大豆叶片的 J_{\max} , 从而导致 $C_{i,t}$ 的高估。反过来这又将较大地影响着用FvCB生化模型分段拟合 $A-C_i$ 曲线时得到的 V_{cmax} 、 J_{\max} 、 TPU 、 R_d 和 g_m 等参数(Miao *et al.*, 2009; Yin *et al.*, 2009; 唐星林等, 2017a)。

模型II较全面地考虑了光合作用的原初反应过程(Ye *et al.*, 2013a, 2013b), 可定量研究与植物光合作用原初反应过程中的激子传递效率和捕光色素分

子的参数变化情况以及这些参数对光的响应问题, 并且用其中的参数可以讨论植物的PSII动力学下调(Ralph & Gademann, 2005; Kirchhoff *et al.*, 2007; Brading *et al.*, 2011)。由于模型II较真实地反映出植物光合作用的原初反应过程和电子流的产生, 且是一条存在极值的函数, 由该模型可以得到饱和光强的解析解, 从而可准确地获得植物的 PAR_{sat} (或 I_{sat})和 J_{\max} (或 $A_{n\max}$)。此外, 叶子飘等(2014)利用模型II研究了山莴苣(*Lagedium sibiricum*)、一年蓬(*Erigeron annuus*)和紫菀(*Aster tataricus*)的光合电子流对光的响应, 不仅得到植物的 J_{\max} 、 PAR_{sat} 、初始斜率等参数, 还获得了捕光色素分子有效光能吸收截面和处于最低激发态的捕光色素分子数对光的响应关系。捕光色素分子的这些特性为研究植物的光能吸收、转化和光合电子流的产生等提供了理论依据。胡文海等(2017)利用模型II研究了越冬期荷花玉兰(*Magnolia grandiflora*)阳生叶和阴生叶PSII和捕光色素分子内禀特性的差异以及产生其差异的原因。因此, 结合叶绿素含量的测定, 模型II为预测和拟合光合电子流对光响应曲线提供了一个有用的数学工具。在本研究中, 模型II不仅可以很好地拟合两种光照条件下大豆叶片的 $J-I$ 曲线和 A_n-I 曲线, 拟合曲线与观测点高度符合, 而且获得的参数与观测点非常接近(图1, 图2; 表1, 表2)。这与其他学者的结论(Jeřilová *et al.*, 2015; Mayoral *et al.*, 2015; Park *et al.*, 2016; Bellucco *et al.*, 2017; Quiroz *et al.*, 2017; 王海珍等, 2017)一致。

总之, 模型II能真实地反映出两种光照条件下大豆叶片的光合能力, 利用该模型得到的 J_{\max} 和 $A_{n\max}$ 可以准确地估算植物光呼吸在光保护中的作用, 并可以准确地确定 $C_{i,t}$ 值。这为定量研究植物的光合能力和高光强下光呼吸对植物的光保护作用提供了很好的数学工具。

致谢 温州市重点科技创新团队项目(C20150008)资助。

参考文献

- Baker NR (2008). Chlorophyll fluorescence: A probe of photosynthesis *in vivo*. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 89–113.
- Bellucco V, Marras S, Grimmond CSB, Järvi L, Sirca C, Spano D (2017). Modelling the biogenic CO_2 exchange in urban

- and non-urban ecosystems through the assessment of light-response curve parameters. *Agricultural and Forest Meteorology*, 236, 113–122.
- 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.
- Buckley TN, Diaz-Espejo A (2015). Reporting estimates of maximum potential electron transport rate. *New Phytologist*, 205, 14–17.
- Calama R, Puértolas J, Madrigal G, Pardos M (2013). Modeling the environmental response of leaf net photosynthesis in *Pinus pinea* L. natural regeneration. *Ecological Modelling*, 251, 9–21.
- Cheng LL, Fuchigami LH, Breen PJ (2001). The relationship between photosystem II efficiency and quantum yield for CO₂ assimilation is not affected by nitrogen content in apple leaves. *Journal of Experimental Botany*, 52, 1865–1872.
- Cruz JA, Avenso TJ, Kanazawa A, Takizawa K, Edwards GE, Kramer DM (2005). Plasticity in light reactions of photosynthesis for energy production and photoprotection. *Journal of Experimental Botany*, 56, 395–406.
- dos Santos JUM, de Carvalho GJF, Fearnside PM (2013). Measuring the impact of flooding on Amazonian trees: Photosynthetic response models for ten species flooded by hydroelectric dams. *Trees*, 27, 193–210.
- 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.
- Epron D, Godard D, Cornic G, Genty B (1995). Limitation of net CO₂ assimilation rate by internal resistances to CO₂ transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill.). *Plant, Cell & Environment*, 18, 43–51.
- Farquhar GD, Busch FA (2017). Changes in the chloroplastic CO₂ concentration explain much of the observed Kok effect: A model. *New Phytologist*, 214, 570–584.
- Farquhar GD, Caemmerers S, Berry JA (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149, 78–90.
- Fila G, Badeck FW, Meyer S, Cerovic Z, Ghashghaie J (2006). Relationships between leaf conductance to CO₂ diffusion and photosynthesis in micropropagated grapevine plants, before and after *ex vitro* acclimatization. *Journal of Experimental Botany*, 57, 2687–2695.
- Gao S, Yan Q, Chen L, Song Y, Li J, Fu C, Dong M (2017a). Effects of ploidy level and haplotype on variation of photosynthetic traits: Novel evidence from two *Fragaria* species. *PLOS ONE*, 12, e0179899. DOI: 10.1371/journal.pone.0179899.
- Gao Y, Xia JB, Chen YP, Zhao YY, Kong QX, Lang Y (2017b). Effects of extreme soil water stress on photosynthetic efficiency and water consumption characteristics of *Tamarix chinensis* in China's Yellow River Delta. *Journal of Forestry Research*, 28, 491–501.
- 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, 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.
- 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.]
- Ježilová E, Nožková-Hlaváčková V, Duchoslav M (2015). Photosynthetic characteristics of three ploidy levels of *Alium oleraceum* L. (Amaryllidaceae) differing in ecological amplitude. *Plant Species Biology*, 30, 212–224.
- 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.]
- Kirchhoff H, Haase W, Wegner S, Danielsson R, Ackermann R, Albertsson P (2007). Low-light-induced formation of semicrystalline photosystem II arrays in higher plant chloroplasts. *Biochemistry*, 46, 11169–11176.
- Leng HB, Qin J, Ye K, Feng SC, Gao K (2014). Comparison of light response models of photosynthesis in *Nelumbo nucifera* leaves under different light conditions. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 2855–2860. [冷寒冰, 秦俊, 叶康, 奉树成, 高凯 (2014). 不同光照环境下荷花叶片光合光响应模型比较. 应用生态学报, 25, 2855–2860.]
- Li XN, Brestic M, Tan DX, Zivcak M, Zhu XC, Liu SQ, Song FB, Reiter RJ, Liu FL (2018). Melatonin alleviates low PSI-limited carbon assimilation under elevated CO₂ and enhances the cold tolerance of offspring in chlorophyll b-deficient mutant wheat. *Journal of Pineal Research*, 64,

DOI: 10.1111/jpi.12453.

- Li XN, Hao CL, Zhong JW, Liu FL, Cai J, Wang X, Zhou Q, Dai TB, Cao WX, Jiang D (2015). Mechano-stimulated modifications in the chloroplast antioxidant system and proteome changes are associated with cold response in wheat. *BMC Plant Biology*, 15, 1–13.
- 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. [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.]
- 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.
- Mayoral C, Calama R, Sánchez-González M, Pardos M (2015). Modelling the influence of light, water and temperature on photosynthesis in young trees of mixed Mediterranean forests. *New Forests*, 46, 485–506.
- Miao Z, Xu M, Lathrop RG, Wang Y (2009). Comparison of the $A-C_c$ 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.
- 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.
- Park KS, Bekhzod K, Kwon JK, Son JE (2016). Development of a coupled photosynthetic model of sweet basil hydroponically grown in plant factories. *Horticulture, Environment and Biotechnology*, 57, 20–26.
- Quiroz R, Loayza H, Barreda C, Gavilán C, Posadas A, Ramírez DA (2017). Linking process-based potato models with light reflectance data: Does model complexity enhance yield prediction accuracy? *European Journal of Agronomy*, 82, 104–112.
- Ralph PJ, Gademann R (2005). Rapid light curves: A powerful tool to assess photosynthetic activity. *Aquatic Botany*, 82, 222–237.
- Serôdio J, Ezequiel J, Frommlet J, Laviale M, Lavaud J (2013). A method for the rapid generation of nonsequential light-response curves of chlorophyll fluorescence. *Plant Physiology*, 163, 1089–1102.
- Shimada A, Kubo T, Tominaga S, Yamamoto M (2017). Effect of temperature on photosynthesis characteristics in the passion fruits ‘Summer Queen’ and ‘Ruby Star’. *The Horticulture Journal*, 86, 194–199.
- Smith E (1937). The influence of light and carbon dioxide on photosynthesis. *Journal of General Physiology*, 20, 807–830.
- Sun J, Sun J, Feng Z (2015). Modelling photosynthesis in flag leaves of winter wheat (*Triticum aestivum*) considering the variation in photosynthesis parameters during development. *Functional Plant Biology*, 42, 1036–1044.
- Takahashi S, Badger M (2011). Photoprotection in plants: A new light on photosystem II damage. *Trends in Plant Sciences*, 16, 53–59.
- Tang XL, Cao YH, Gu LH, Zhou BZ (2017a). Advances in photo-physiological responses of leaves to environmental factors based on the FvCB model. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 6633–6645. [唐星林, 曹永慧, 顾连宏, 周本智 (2017a). 基于FvCB模型的叶片光合生理对环境因子的响应研究进展. 生态学报, 37, 6633–6645.]
- Tang XL, Zhou BZ, Zhou Y, Ni X, Cao YH, Gu LH (2017b). Photo-physiological and photo-biochemical characteristics of several herbaceous and woody species based on FvCB model. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 1482–1488. [唐星林, 周本智, 周燕, 倪霞, 曹永慧, 顾连宏 (2017b). 基于FvCB模型的几种草本和木本植物光合生理生化特性. 应用生态学报, 28, 1482–1488.]
- Thornley JHM (1976). *Mathematical Models in Plant Physiology*. Academic Press, London. 86–110.
- Valentini R, Epron D, de Angelis P, Matteucci G, Dreyer E (1995). *In situ* estimation of net CO₂ assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in Tukey oak (*Q. cerris* L.) leaves: Diurnal cycles under different levels of water supply. *Plant, Cell & Environment*, 18, 631–640.
- von Caemmerer S (2000). *Biochemical Models of Leaf Photosynthesis. Techniques in Plant Sciences No. 2*. Collingwood. CSIRO Publishing, Australia, Victoria.
- von Caemmerer S (2013). Steady-state models of photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 36, 1617–1630.
- von Caemmerer S, Farquhar GD (1981). Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 153, 376–387.
- Wang HZ, Han L, Xu YL, Niu JL, Yu J (2017). Simulated photosynthetic responses of *Populus euphratica* during drought stress using light-response models. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 2315–2324. [王海珍, 韩路, 徐雅丽, 牛建龙, 于军 (2017). 干旱胁迫下胡杨光合光响应过程模拟与模型比较. 生态学报, 37, 2315–2324.]
- Wang RR, Xia JB, Yang JH, Zhao YY, Liu JT, Sun JK (2013). Comparison of light response models of photosynthesis in leaves of *Periploca sepium* under drought stress in sand habitat formed from seashells. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 111–121. [王荣荣, 夏江宝, 杨吉华, 赵艳云, 刘京涛, 孙景宽 (2013). 贝壳砂生境干旱胁迫下红柳叶片光合光响应模型比较. 植物生态学报, 37, 111–121.]
- 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 (2007). A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica*, 45, 637–640.
- Ye ZP, Hu WH, Xiao YA, Fan DY, Yi 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, Robakowski P, Suggett JD (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 PSII in C_3 and C_4 species. *New Phytologist*, 152, 1251–1262.
- Yin XY, Struik PC, Romero P, Harbinson J, Evers JB, van der Putten PEL, Vos J (2009). Using combined measurements of gas exchange and chlorophyll fluorescence to estimate parameters of a biochemical C_3 photosynthesis model: A critical appraisal and a new integrated approach applied to leaves in a wheat (*Triticum aestivum*) canopy. *Plant, Cell & Environment*, 32, 448–464.

责任编辑: 赵 平 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答