

冬小麦光合作用的光响应曲线的拟合*

陆佩玲¹, 于 强², 罗 毅², 刘建栋³

(1. 北京林业大学森林资源与环境学院, 北京 100083; 2 中国科学院地理研究所禹城试验站;
3 中国气象科学研究院农业气象中心)

摘要: 测定了田间冬小麦叶片光合作用速率及其相应的气象要素, 分别用直角双曲线和非直角双曲线方程拟合了光合作用对光强的响应。指出在田间条件下, 用直角双曲线拟合得到的初始量子效率(α)偏高, 由于非直角双曲线中引入了反映光合曲线弯曲程度的参数(凸度), 使得 α 值正常, 在高光强下光合作用趋于光饱和, 拟合结果更加符合生理意义。

关键词: 光量子通量密度; 光合作用; 初始量子效率; 最大光合速率; 凸度

中图分类号: S161.1 文献标识码: A 文章编号: 1000- 6362(2001)02- 0012- 03

虽然叶片光合作用对环境因子的响应可以用光合作用—蒸腾作用—气孔导度的耦合模型模拟^[1], 但即使是使用其中的生化模型, 最终也要用直角双曲线或相近的非直角双曲线来描述光合作用或电子传递对光强的响应^[2- 7]。作物光合作用的光响应曲线主要由初始量子效率、最大光合速率和凸度几个参数描述, 这两种曲线都常用, 其中非直角双曲线包含了直角双曲线, 但是由于后者简单, 所以也常用。本文是对两者拟合自然条件下光响应曲线的差异做分析和比较。

1 材料与方法

实验在中国科学院禹城试验站进行。在冬小麦返青至成熟期内(1998 年 3 月 29 日~ 6 月 3 日), 选择晴朗或多云天气测定叶片光合速率等生理要素和相应的环境要素。使用 4 月 25、26、28 日 3 天的资料。每天从上午 8 时开始至下午 18 时结束, 每 2h 测定 1 次, 每次选 3 棵植株, 冠层分上、中、下 3 个层次测定。使用的光合仪为美国 CD 公司生产的 CI-301PS。农田的水肥条件是适宜的。

2 结果与分析

当其它因子变化不大时, 叶片净光合作用(P_n)与光量子通量密度(I)的关系可以用直角双曲线表示

$$P_n = \frac{\alpha I P_{max}}{\alpha I + P_{max}} - R_d \quad (1)$$

其中 α 、 P_{max} 分别是初始量子效率和最大光合速率, 它们是描述光合作用的光响应特征的参数。 α 为弱光下光响应曲线的斜率。 P_{max} 为强光下的光合作用速率。 R_d 是呼吸速率, 由于其值相对较小, 这里在拟合时看作常数。

这种关系也可以表达成非直角双曲线^[2]

$$\theta^2 - P(\alpha I + P_{max}) + \alpha I P_{max} = 0 \quad (2)$$

其中 P 为总光合速率, θ 为凸度(convexity)。当 $\theta = 0$ 时, 方程(2)即为方程(1), 非直角双曲线化为直角双曲线。当 $\theta = 1$ 时, 非直角双曲线变成 Blackman 光合曲线^[2](图 1)。当 $\theta = 0$ 时由于

$$P_n = P - R_d \quad (3)$$

光合作用的非直角双曲线方程的解为

* 收稿日期: 1999- 07- 02
基金项目: 中国科学院禹城试验站开放基金资助
作者简介: 陆佩玲(1962-), 女, 江苏吴县人, 硕士, 副教授

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

光合作用的光响应曲线使用最小残差平方原理拟合。即通过迭代方法使拟合残差的平方和(δ)达到最小或者相邻两次拟合的残差变化不大时为止。例如直角双曲线的拟合式为

$$\delta = \sum_{i=1}^n (P_{ni} - \frac{\alpha I_i P_{max}}{\alpha I_i + P_{max}} + R_d)^2 \quad (5)$$

式中 n 为样本数。

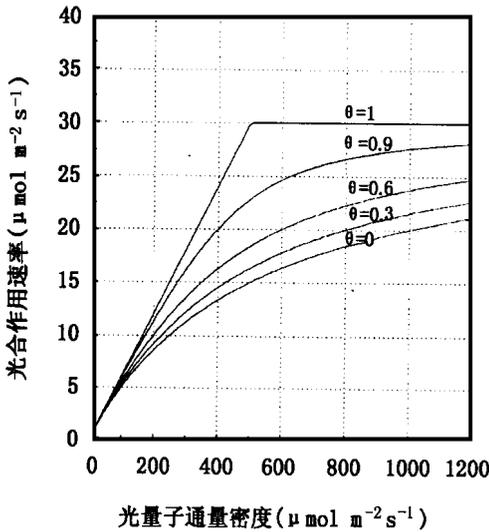


图1 光合作用的光响应曲线示意图

($P_{max} = 30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $\alpha = 0.06$)

图2是用直角双曲线拟合的田间小麦叶片光合作用响应曲线。可以看出叶片的光合速率主要响应光强。 α 为0.093,接近理论上限,数值偏大。 P_{max} 为 $33.08 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,这个值也是较实际情况高。而图中所示的光饱和点在 $24 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 左右,而且光合曲线在强光下仍有上升的趋势。虽然曲线的拟合度较好,相关系数达到0.92,但是参数值的大小和曲线的形状都不太符合生理意义。

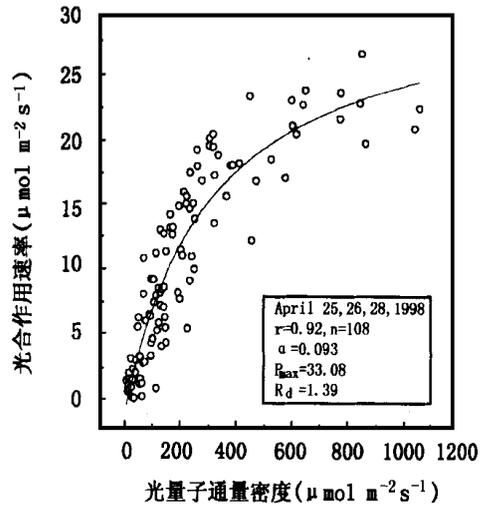


图2 用直角双曲线拟合的小麦叶片光合作用的光响应曲线(禹城)

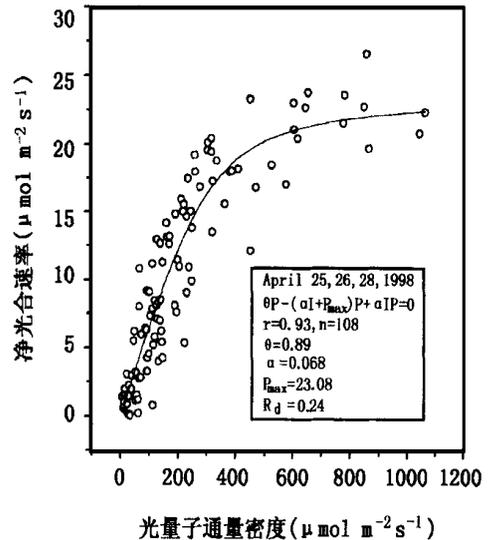


图3 用非直角双曲线拟合的小麦叶片光合作用的光响应曲线(禹城)

图3是与图2资料相同,用非直角双曲线拟合小麦叶片的光合作用。 α 为0.068,低于直角双曲线的拟合值,在大田条件下一般在0.05~0.07左右,因而比较符合实际情况。 P_{max} 为 $23.8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,基本上是光饱和时的最大光合速率。在较高的光强下,曲线趋于平缓,这是达到光饱和的特征。

直角双曲线是非直角双曲线的特例。它在不考虑曲线的弯曲程度时,必须使得初始斜率偏高,才能使曲线符合点的分布。因而使得直角双曲线的拟合精度并不损失太大,只是略低于非直角双曲线。但是用直角双曲线方程所得到的参数的生理意义不够符合实际情况。

3 讨论

光合作用过程中,每分解一个水分子,释放一个 O_2 分子需要转移4个电子,而每个电子的转移要通过两个受激发的色素系统(光系统)接力进行,因而理论上量子需要量不会小于8,也就是量子效率不会大于0.125。在实验室的适宜条件下,量子需要量为8~12个,也就是说最大量子效率在0.08~0.125之间。而在自然条件下 α 的值远小于理论上限,对于长势良好的作物,一般在0.04~0.07之间^[3]。可见,本文用非直角双曲线的拟合得出量子效率是合理的。而直角双曲线给出的拟合结果 α 偏高。而且在高光强下曲线仍有上升的趋势,不表现光饱和。

参考文献:

- [1] 于强,王天铎. Simulation of the physiological responses of C_3 plant leaves to environmental factors by a model which combines stomatal conductance, photosynthesis and transpiration[J]. 植物学报, 1998, (8): 551~ 566
- [2] 索恩利(王天铎译). 植物生理的数学模型[M]. 北京: 科学出版社, 1980, 109~ 112
- [3] Long, S. P., Humphries, S., Falkowski, P. G., 1994, Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol*, 45: 633~ 662
- [4] Terashima I, Saeki T. A new model for leaf photosynthesis incorporating the gradients of light environment and of photosynthetic properties of chloroplasts within a leaf. *Ann Bot*, 1985, 56: 489~ 499
- [5] Matorin DN, Biscoe PV, A model for C_3 leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. *J. Exp Bot*, 1980, 120: 29~ 39
- [6] Falk, S., Leverenz, J. W., Sannuelon, G., et al, 1992, Changes in Photosystem II fluorescence in *Chlamydomonas reinhardtii* exposed to increasing levels of irradiance in relationship to the photosynthetic response to light. *Photosynthesis Research*, 31: 31~ 40
- [7] 陆佩玲,于强,刘建栋,等. 冬小麦光合作用与蒸腾作用对环境因子的响应[J]. 地理科学进展, 1998(增刊)

Fitting Light Response Curves of Photosynthesis of Winter Wheat

LU Pei-ling¹, YU Qiang², LUO Yi², LIU Jian-dong³

(1. College of Forest Resources and Environment, Beijing Forestry University, Beijing 100083,

2. Yucheng Comprehensive Experimental Station, Institute of Geography, Chinese Academy of Sciences;

3. Center of Agrometeorology, Chinese Academy of Meteorological Sciences)

Abstract Photosynthetic rate of leaves of winter wheat in field and their corresponding meteorological elements are observed in North China Plain. The light response curves are fitted by rectangle and non-rectangle hyperbola. It is found that initial quantum yield obtained by fitting rectangle hyperbola is higher than its real value. The non-rectangle curve gives a proper value of the physiological parameters, and shows light saturation under high light intensity.

Key words Light; Photosynthesis; Initial quantum yield; Maximum photosynthetic rate; Convexity