

以“光合助手”计算光合参数的一些问题

叶子飘^{1,2}, 康华靖³, 陶月良^{4,*}, 于强⁵

井冈山大学¹ 井冈山生态环境研究中心,² 数理学院, 江西吉安 343009; ³ 温州科技职业学院园林系, 浙江温州 325006; ⁴ 温州大学生命与环境科学学院, 浙江温州 325035; ⁵ 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101

Some Problems on Photosynthetic Parameters Calculated by Photosynthesis Assistant

YE Zi-Piao^{1,2}, KANG Hua-Jing³, TAO Yue-Liang^{4,*}, YU Qiang⁵

¹Research Center for Jinggangshan Eco-Environmental Sciences, ²Maths and Physics College, Jinggangshan University, Ji'an, Jiangxi 343009, China; ³Department of Landscape Architecture, Wenzhou Vocational College of Science & Technology, Wenzhou, Zhejiang 325006, China; ⁴College of Life & Environmental Science, Wenzhou University, Wenzhou, Zhejiang 325035, China; ⁵Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

随着科学研究的深入和现代光合测定仪器的推广,越来越多的植物生理学和植物生态学以及农学、林学、园艺学和遗传学的研究均涉及叶片光合作用的测定(许大全 2006)。对测定的光响应数据进行处理是人们深入研究植物光合特性,判断环境对植物影响的基础。现在有不少初学者主要采用新老版本“光合助手”(新版本的光合助手在美国 Li-cor 公司网页中可下载,英文名称为“Photosynthesis”;老版本光合助手英文名称为“Photosynthesis Assistant”)处理测量的光响应数据。光合助手具有使用简单、便捷和易懂的特点。老版本光合助手只需要点击界面中的“Initial estimate”就可以得到拟合结果;新版本的光合助手只需点击界面中“Results”中的“Refine curve”就可以得到拟合结果。人们不需知道这些光合助手是如何处理数据的,可节省初学者大量的时间,并可以避免一开始就接触一些较复杂的数学知识和数据处理软件,有利于建立从事科研的信心,故深受广大初学者的喜爱。

但光合助手在给人们带来便利的同时,也存在不可忽视的问题。例如,老版本光合助手拟合光响应数据得到的饱和光强并不可靠(陈根云等 2006),无论植物的光合速率在饱和光强之后是否下降,老版本光合助手得到的饱和光强远小于实测值(Evans 等 1993; Leakey 等 2006; 陈根云等 2006; 步秀芹等 2007; 王振华等 2007; 蔡艳飞等 2008; 尚海琳等 2008);新版本光合助手拟合植物的光合速率在饱和光强之后不下降时的光响应数据得到的饱和光强和

最大净光合速率均要大于实测值(王振华等 2007; Springer 和 Thomas 2007; 蔡艳飞等 2008; 尚海琳等 2008; 叶子飘和于强 2008; Lombardini 等 2009; Posada 等 2009);新老版本光合助手把光响应曲线的初始斜率(initial slope)当作植物的表观量子效率(apparent quantum efficiency, AQE);新老版本光合助手拟合光响应数据得到的饱和光强与实测结果相差很大,人们测量植物的CO₂响应时不得不依照经验值进行设定。因此,很有必要对这些问题进行探讨,以引起初学者的注意并加以改进。

第一,新老版本光合助手可以较好地拟合植物在没有光胁迫条件下的光响应曲线,这也是不少研究者使用光合助手的主要原因。图1是用老版本光合助手和光响应修正模型(Ye 2007)分别拟合叶室温度为 25 °C、CO₂ 浓度为 360 μmol·mol⁻¹ 和叶室温度为 30 °C、CO₂ 浓度为 560 μmol·mol⁻¹ 条件下冬小麦(*Triticum aestivum* L.)的光响应曲线。冬小麦的品种为‘科禹 13’,光响应数据是用 LI-6400 便携式光合测定仪测定得到的。测定在野外进行,首先让叶片在自然光下诱导 1 h, 然后进行测量,每个光强处理 3~5 min, 稳定后记录。由图 1 可知,老版本光合助手拟合的光响应曲线与实测曲线符合

收稿 2009-11-13 修定 2009-12-02

资助 国家自然科学基金(30960031)。

致谢 中国科学院上海生命科学院植物生理生态研究所许大全先生曾阅读本文文稿并提出建议和修改意见。

* 通讯作者(E-mail: taoyueliang@126.com; Tel: 0577-88422661)。

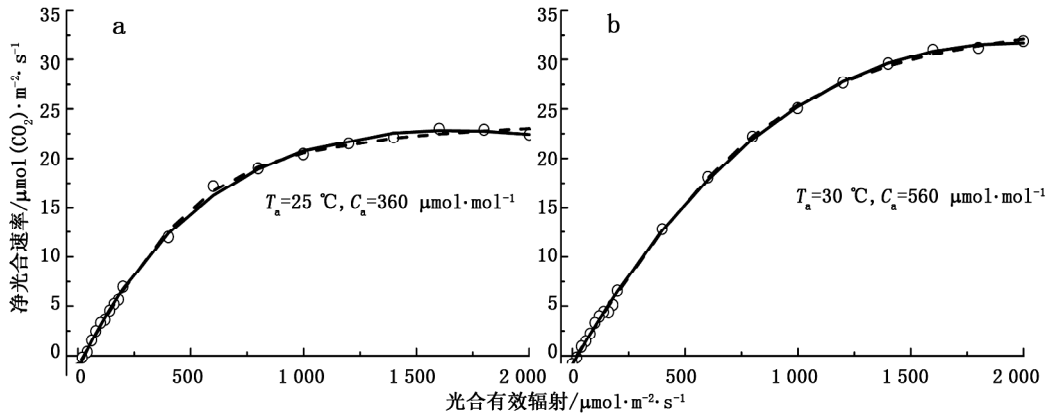


图1 冬小麦的光响应曲线

○ 表示测量点; — 表示修正模型的拟合点; -- 表示老版本光合助手的拟合点。a: 叶室温度为 25 °C, CO₂ 浓度为 360 μmol·mol⁻¹; b: 叶室温度为 30 °C, CO₂ 浓度为 560 μmol·mol⁻¹。

程度很高。在其它植物中也是如此(Evans 等 1993; Leakey 等 2006; 陈根云等 2006; 步秀芹等 2007; 王振华等 2007; 蔡艳飞等 2008; 尚海琳等 2008; 叶子飘和于强 2008)。

如果植物遭受光胁迫, 且净光合速率在饱和光强之后随光强的增加而降低, 则新老版本光合助手就不能很好地拟合此时植物的光响应曲线, 原因在于它们都是以非直角双曲线(Thornley 1976)为基础

编写的数据处理软件, 而非直角双曲线是一条没有极点的渐进线。图 2 是用老版本光合助手和光响应修正模型(Ye 2007)拟合叶室温度约为 30 °C、CO₂ 浓度分别约为 450 和 370 μmol·mol⁻¹ 条件下大狼把草(*Bidens frondosa* L.)的光响应曲线。试验材料为大狼把草第 2 片叶, 光响应数据由 LI-6400 便携式光合测定仪测定。测定在野外进行, 首先在自然光下诱导 1 h, 然后进行测量, 每个光强处理

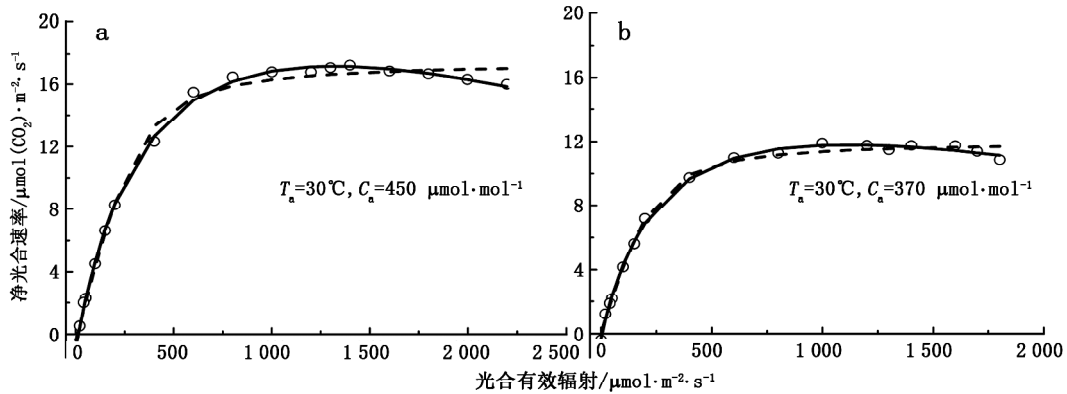


图2 大狼把草的光响应曲线

○ 表示测量点; — 表示修正模型的拟合点; -- 表示老版本光合助手的拟合点。a: 叶室温度为 30 °C, CO₂ 浓度设置约为 450 μmol·mol⁻¹; b: 叶室温度为 30 °C, CO₂ 浓度设置约为 370 μmol·mol⁻¹。

3~5 min, 稳定后记录。由图 2 可知, 当大狼把草遭受光胁迫时, 光合助手给出的拟合曲线与实测曲线有较大的差异, 这种情况在其它植物中也存在(吴统贵等 2008; 张中峰等 2009; 胡永志等 2009)。

第二, 由新老版本光合助手给出的表观量子效率偏高(表 1 和表 2), 原因是这些软件的程序编写者

混淆了表观量子效率与非直角双曲线的初始斜率。在新老版本光合助手的界面中都有“AQE”项, 很多初学者就把此作为表观量子效率。从字面上看, AQE 确实是表观量子效率的英文缩写, 但新老版本光合助手给出 AQE 的数值却等于非直角双曲线初始斜率的值(表 1 和表 2)。而真正的表观量子效率

则是用直线方程拟合植物在弱光下(光合有效辐射 $I_c \leq PAR \leq 200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, I_c 为光补偿点)光响应数据所得到直线的斜率。许大全(2002)曾专门论述过如何得到表观量子效率以及需要注意的问题。所以,把光合助手所给的“AQE”当作表观量子效率是不正确的。

第三,由新老版本光合助手得到的光合参数如最大净光合速率和饱和光强与实测结果有较大偏差,原因是光合助手所用的光响应曲线模型是非直角双曲线模型(Thornley 1976),无法由该曲线得到植物的最大净光合速率和饱和光强的解析解。表1给出了新老版本光合助手和光响应修正模型拟合 $30\text{ }^\circ\text{C}$ 、 $560 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{mol}^{-1}$ 下冬小麦的光响应数据所得到的有关光合参数。从表1可知,由新版本光合助手界面的“Results”中的“Refine curve”得到的饱和光强远大于实际值,且最大净光合速率也大

于实测结果。此外, Refine curve 得到的曲率 $\theta > 1$ 显然是错误的。因为在非直角双曲线模型中,曲率的取值必须在 $0 < \theta \leq 1$ 之间,如果 $\theta > 1$,则在非直角双曲线模型中根号里的数值会出现负数,那是没有意义的。

虽然用老版本光合助手拟合同一组光响应数据所得到的曲率 $\theta \leq 1$,但是饱和光强明显低于实测值,并且所给的最大净光合速率也大于实测值(见表1)。这种情况在拟合其它植物的光响应数据时也会出现(Evans等 1993; Leakey等 2006; 陈根云等 2006; 步秀芹等 2007; Springer和 Thomas 2007; 蔡艳飞等 2008; 尚海琳等 2008; 王振华等 2007; 吴统贵等 2008; 张中峰等 2009; 胡永志等 2009; Lombardini等 2009; Posada等 2009)。

如果植物遭受光胁迫,那么由新老版本光合助手得到的光合参数与实测值也有较大的差异。表

表1 新老版本光合助手和光响应修正模型获得 $30\text{ }^\circ\text{C}$ 和 $560 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{mol}^{-1}$ 下观测的冬小麦的光合参数

| | 光合助手(新版本) | 光合助手(老版本) | 修正模型 | 实测值 |
|---|--------------|-----------|--------|------------------|
| 操作 | Refine curve | — | — | — |
| 初始斜率(α)/ $\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$ | 0.043 | 0.037 | 0.040 | — |
| 表观量子效率(AQE)/ $\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$ | 0.043 | 0.037 | — | 0.033 |
| 最大净光合速率(A_{max})/ $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ | 36.41 | 37.4 | 31.70 | ≈ 32 |
| 饱和光强(I_{sat})/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ | 2 724 | 1 040 | 1 984 | $\approx 2\ 000$ |
| 光补偿点(I_c)/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ | 20 | 19.2 | 23.01 | ≈ 23 |
| 暗呼吸速率(R_d)/ $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ | -0.85 | -0.70 | -0.92 | ≈ -1 |
| 曲率(θ) | 2.12 | 0.83 | — | — |
| 决定系数(R^2) | — | 0.9994* | 0.9994 | — |

*老版本光合助手这一栏中的数值是用 SPSS 11.5 (SPSS Inc. Chicago, I11, USA)拟合同一组光响应数据得到的;表观量子效率实测值用直线拟合弱光下的光响应数据得到的。

表2 新老版本光合助手和光响应修正模型获得 $30\text{ }^\circ\text{C}$ 和 $450 \mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{mol}^{-1}$ 下观测的大狼把草的光合参数

| | 光合助手(新版本) | 光合助手(老版本) | 修正模型 | 实测值 |
|---|--------------|-----------|--------|----------------------|
| 操作 | Refine curve | — | — | — |
| 初始斜率(α)/ $\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$ | 0.059 | 0.050 | 0.071 | — |
| 表观量子效率(AQE)/ $\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$ | 0.059 | 0.050 | — | 0.042 |
| 最大净光合速率(A_{max})/ $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ | 17.66 | 17.89 | 17.14 | ≈ 17.20 (饱和) |
| 饱和光强(I_{sat})/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ | 1 033.98 | 446.43 | 1 318 | 1 300 |
| 光补偿点(I_c)/ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ | 8.80 | 17.58 | 13.62 | ≈ 13 |
| 暗呼吸速率(R_d)/ $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ | -0.55 | -0.86 | -0.93 | ≈ -1 |
| 曲率(θ) | 2.21 | 0.45 | — | — |
| 决定系数(R^2) | — | 0.9924* | 0.9995 | — |

*老版本光合助手这一栏中的数值是用 SPSS 11.5 (SPSS Inc. Chicago, I11, USA)拟合同一组光响应数据得到的;表观量子效率实测值用直线拟合弱光下的光响应数据得到的。

2给出了用新老版本光合助手和光响应修正模型拟合 30 °C、450 $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{mol}^{-1}$ 下大狼把草的光响应数据后所得到的有关光合参数。从表 2 可知,从新版本光合助手中的“Refine curve”得到的饱和光强小于实际值,光补偿点也小于实测值,尽管得到最大净光合速率与实测值比较接近。

虽然用老版本光合助手拟合同一组光响应数据所得到的曲率 $\theta \leq 1$,但它所给的饱和光强明显低于测量值,且得到的最大净光合速率大于实测结果,这种情况在其它植物的光响应数据拟合中也存在(吴统贵等 2008; 张中峰等 2009; 胡永志等 2009)。

对比新老版本光合助手拟合的结果可以发现,从同一组光响应数据却得到不同的光合参数,其原因是老版本光合助手的编写者考虑到 θ 的约束条件,即 $0 < \theta \leq 1$,而新版本光合助手的编写者则没有考虑 θ 的约束条件。

由于利用光合助手拟合植物光响应数据所得到的光合参数与实测值有较大的差异,尤其是饱和光强与实测值有较大的差异(表 1 和表 2)。显然,用新老版本光合助手得到的饱和光强作为 CO_2 响应的饱和光强是不可靠的。

总之,用新老版本光合助手拟合的光合参数值往往明显偏离实测值,以至于现在有不少人怀疑植物的光响应模型在植物光合特性研究中的作用。这表明非直角双曲线模型并不具有普遍性,不能很好地拟合植物在不同生境下的光响应数据。为了解决用光合助手拟合植物光响应数据时出现的问题,建议初学者在使用光合助手的同时,还使用 SPSS (SPSS Inc. Chicago, Ill, USA)或 DPS (data processing system, 杭州睿丰信息技术有限公司)等软件处理光响应数据。如果初学者们能严格地按照光合仪的使用要求进行操作,并在测量前对植物进行充分的光诱导、注意控制测量条件(许大全 2006),同时采用合适的植物光合 - 光响应模型(Ye 2007; Ye 和 Yu 2008),就可以得到符合实际的光合参数(Ye 2007; 叶子飘和于强 2008; 侯智勇等 2009; 胡文海等 2009),以便更好地了解植物在不同生境下的光合特性。

参考文献

步秀芹, 徐学选, 康博文, 郭劲松(2007). 黄土丘陵区铁杆蒿光合

- 特性. 林业科学, 43 (9): 123~127
- 蔡艳飞, 张石宝, 胡虹, 李树云(2008). 在不同海拔地区种植的红波罗花对水分的响应. 云南植物研究, 30 (5): 577~585
- 陈根云, 俞冠路, 陈悦, 许大全(2006). 光合作用对光和二氧化碳响应的观测方法探讨. 植物生理与分子生物学学报, 32 (6): 691~696
- 侯智勇, 洪伟, 李键, 林晗, 范海兰, 陈灿, 吴承祯(2009). 不同桉树无性系光响应曲线研究. 福建林学院学报, 29 (2): 114~119
- 胡文海, 胡雪华, 曾建军, 段智辉, 叶子飘(2009). 干旱胁迫对 2 个辣椒品种光合特性的影响. 华中农业大学学报, 27 (6): 776~781
- 胡永志, 孙世荣, 蒋水元, 李虹, 林钻煌, 李锋(2009). 不同光照强度对幼龄期两面针光合特性及叶绿素含量的影响. 北方园艺, 33 (7): 79~81
- 尚海琳, 李方民, 林玥, 赵桂仿, 岳明(2008). 桃儿七光合生理特性的地理差异研究. 西北植物学报, 28 (7): 1440~1447
- 王振华, 孙宏勇, 张喜英, 陈素英, 裴冬(2007). 不同冬小麦品种光合作用对环境因子响应的初步研究. 华北农学报, 22 (1): 9~12
- 吴统贵, 吴明, 萧江华(2008). 杭州湾湿地不同演替阶段优势物种光合生理生态特性. 西北植物学报, 28 (8): 1683~1688
- 许大全(2002). 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 13
- 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 (6): 1163~1167
- 叶子飘, 于强(2008). 光合作用光响应模型比较. 植物生态学报, 32 (6): 1356~1361
- 张中峰, 黄玉清, 莫凌, 袁维园(2009). 岩溶区 4 种石山植物光合作用的光响应. 西北林学院学报, 24 (1): 44~48
- Evans JR, Jakobsen I, Ögren E (1993). Photosynthetic light-response curves. *Planta*, 189: 191~200
- Leakey ADB, Uribealarea M, Ainsworth EA, Naidu SL, Rogers A, Ort DR, Long SP (2006). Photosynthesis, productivity, and yield of maize are not affected by open-air elevation of CO_2 concentration in the absence of drought. *Plant Physiol*, 140: 779~790
- Lombardini L, Restrepo-Diaz H, Volder A (2009). Photosynthetic light response and epidermal characteristics of sun and shade pecan leaves. *J Amer Soc Horticult Sci*, 134: 372~378
- Posada JM, Lechowicz MJ, Kitajima K (2009). Optimal photosynthetic use of light by tropical tree crowns achieved by adjustment of individual leaf angles and nitrogen content. *Ann Bot*, 103 (5): 795~805
- Springer CJ, Thomas RB (2007). Photosynthetic responses of forest understory tree species to long-term exposure to elevated carbon dioxide concentration at the Duke Forest FACE experiment. *Tree Physiol*, 27 (1): 25~32
- Thornley JHM (1976). *Mathematical Models in Plant Physiology: A Quantitative Approach to Problems in Plant and Crop Physiology*. London: Acad Press, 86~110
- Ye ZP (2007). A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica*, 45 (4): 637~640
- Ye ZP, Yu Q (2008). A coupled model of stomatal conductance and photosynthesis for winter wheat. *Photosynthetica*, 46 (4): 637~640