

叶片光能利用效率和水分利用效率对光响应的模型构建

叶子飘¹, 张海利², 黄宗安², 杨小龙¹, 康华靖^{2,*}

¹井冈山大学数理学院, 江西吉安343009; ²温州市农业科学研究院, 浙江温州325006

摘要: 基于光合作用对光响应新模型, 以番茄(*Lycopersicon esculentum*)为例, 构建了叶片尺度的光能利用效率(LUE)和水分利用效率(WUE)对光响应模型, 并在此基础上比较了不同CO₂浓度(350、450、550和650 μmol·mol⁻¹)下番茄叶片的LUE和WUE等生理特性。结果表明: (1)光响应新模型可很好地拟合4种CO₂浓度下的番茄幼苗叶片的光合特性, 拟合值与实测值高度吻合; (2)基于光响应新模型推导的叶片LUE模型(LUE-*I*模型)和WUE模型(WUE-*I*模型)也可以很好地拟合4种CO₂浓度下的番茄幼苗叶片的LUE和WUE与光强的关系, 且拟合值同样与实测值高度吻合; (3) LUE-*I*模型和WUE-*I*模型还可分别给出相应的最大光能利用效率(LUE_{max})和最大水分利用效率(WUE_{max}), 及其对应的饱和光强。综合本试验结果认为, 新构建的LUE-*I*模型和WUE-*I*模型对研究叶片尺度的LUE和WUE对光强的响应是可行的。

关键词: 光合; 光响应新模型; 光能利用效率; 水分利用效率

光能利用效率(light use efficiency, LUE)被定义为植物某一生长时段内累积干物质量与该时段植物冠层吸收的光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)量的比值(Monteith 1972)。在微观尺度上, 叶片的LUE被定义为叶片的净光合速率(net photosynthesis rate, P_n)与其所吸收PAR的比值(Long 1993; Sims等2005; Jenkins2007); 在宏观尺度上, LUE通常有两种定义: 其一是冠层截取的每摩尔PAR中碳的固定量; 其二是冠层吸收的每摩尔PAR中碳的固定量(Lloyd和Taylor 1994; Gamon等1995)。LUE是描述植物光合生产能力的重要指标, 也是影响生态系统生产力大小与质量的主要因素(Wilson等1992)。定量化生产力的时空变化是定量化全球碳循环的重要挑战之一。在所有的生产力模型中, LUE模型最有潜力定量化生产力的时空变化(Yuan等2007)。因此, 已经构建的LUE模型被广泛应用于生产力的模拟, 如CASA (Carnegie-Ames-Stanford Approach)模型(Potter等1993)和GLO-PEM (Global Production Efficiency Model)模型(Potter等1998)。该类模型被广泛应用于不同尺度陆地生态系统总初级生产力、净初级生产力或作物产量的估算研究(Xiao等2004; Garbulsky等2010; Barr等2013; Yuan等2014), 并取得了重要的进展。同时, 在评价生态系统和区域尺度植被生产力及其对全球变化的响应中也得到广泛应用(Yuan等2014)。LUE是模拟生产力的关键参数之一, 因此, 对于LUE的准确模拟是定量化生产力时空变化和全球碳循环的基础。与LUE相对应的另

一个重要参数是水分利用效率(water use efficiency, WUE), 它是耦合植物叶片光合与水分生理过程的重要指标, 是表征植物在等量水分消耗情况下固定CO₂的能力, 是植物叶片水分利用特征的基本生理参数(Ogutu等2013)。植物叶片水平的WUE研究不仅可揭示植物叶片内在的耗水机制, 明确植物自身光合能力大小, 还能反映植物有效利用水分的能力, 为人们了解植物水分利用特征提供有用的信息, 进而探讨冠层甚至区域植被的WUE, 因而具有重要的指导应用价值。然而, 由于缺乏有效的研究工具, 对植物的LUE和WUE只能进行定性描述, 不能定量地研究其对光强的响应规律和对不同环境的适应。

鉴于此, 本文将将以Ye等(2007)的新模型为基础构建叶片尺度的LUE和WUE与光强之间的关系式[简称为LUE模型(LUE-*I*)和WUE模型(WUE-*I*)], 以番茄为材料, 比较不同CO₂浓度下番茄叶片尺度LUE和WUE随光强变化的规律, 准确分析叶片尺度的最大光能利用效率(maximal light use efficiency, LUE_{max})和最大水分利用效率(maximal water-use efficiency, WUE_{max}), 为今后宏观尺度相关模型研究提供参考和借鉴。

收稿 2017-02-27 修定 2017-03-20

资助 国家自然科学基金(31560069)、江西省自然科学基金(20142BAB20402)和温州市重点科技创新团队项目(C20150008)。

* 通讯作者(E-mail: kanghuajing@126.com)。

材料与方法

1 植株的培育与叶片选择

供试番茄(*Lycopersicon esculentum* Mill.)品种为‘好韦斯特’,该品种是由美国引进的无限生长型番茄,具有高产、中熟、着色好、耐运输、货架期长、高温或低温下连续座果能力强等特点;果实较大,单颗达200~220 g,果硬,皮厚,红色;抗烟草花叶病毒、疫病,高抗线虫,不抗黄化曲叶病毒病(tomato yellow leaf curl virus, TYLCV)。

番茄播种时间为2014年9月17日,使用穴盘播种育苗。10月初定植于温州农科院蔬菜研究所的塑料薄膜温室大棚内,大棚透光率约为55%,温室湿度为45%~70%。采用土壤栽培,常规管理。在11月下旬的晴天,随机选择5株长势较为一致的健壮植株进行光响应曲线测量,此时植株的高度约50 cm。每株苗挑选从下往上第四复叶的顶叶作为测量对象。

2 数据测量

利用便携式光合仪(LI-6400, LI-COR Inc., USA)在晴天9:00~11:00对番茄进行光合参数的测定,选择生长良好的功能叶作为测定叶片。测量时,叶室温度设置为25°C、流速500 $\mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$, CO_2 浓度分别设置为350、450、550和650 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, PAR强度设置为2 000、1 800、1 500、1 200、1 000、700、400、200、100、50和0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,由LI-6400内置程序自动完成测量不同光强水平下的光合速率,即光响应曲线。

3 数据处理

用光合作用对光响应的机理模型(Ye等2013)拟合光响应曲线,得出最大光合速率(maximal photosynthetic rate, $P_{n\text{-max}}$)、初始量子效率(initial quantum efficiency, α)、饱和光强(saturation light intensity, I_{sat})、光补偿点(light compensation point, I_c)、暗呼吸速率(dark respiration rate, R_d)等光合参数。植物叶片的 LUE_{max} 和对应的饱和光强(saturation light intensity of LUE, $I_{L\text{-sat}}$)的拟合,以及 WUE_{max} 和对应的饱和光强(saturation light intensity of WUE, $I_{W\text{-sat}}$)的拟合均参考叶子飘等(2016)的方法。运用SPSS 12.5 (IBM Analytics, Chicago, IL)软件进行方差差异显著性分析。5次重复,结果取平均值。采用Origin 7.0作图,Adobe Illustrator CS5进行图形处理。

实验结果

1 不同 CO_2 浓度时番茄叶片的光响应曲线

利用光合作用对光响应的机理模型(Ye等2013)拟合了 CO_2 浓度分别为350、450、550和650 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时番茄幼苗叶片的光响应曲线(图1)。从图1可知,番茄 P_n 随 CO_2 浓度的上升呈现逐步上升的趋势,但有一定限值。当 CO_2 浓度上升到650 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 后,番茄在达到光饱和点之前的 P_n 值与同等光强下550 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 浓度时基本相同,且光饱和点之后的 P_n 随光强变化浮动不大。而 CO_2 浓度分别为350、450和550 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时的番茄 P_n 在达到光饱和后会随光强增大会迅速下降,表现出明显的光抑制现象。

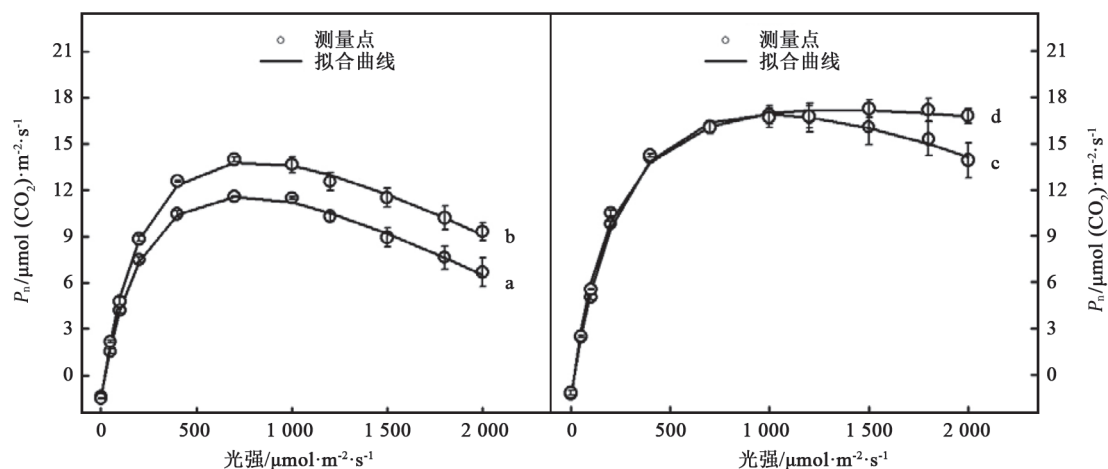


图1 番茄幼苗叶片的光响应曲线

Fig.1 Light-response curves of photosynthesis for tomato seedling leaves
a、b、c和d分别代表 CO_2 浓度为350、450、550和650 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, 下图同此。

表1给出了由光响应新模型拟合番茄幼苗叶片的光响应曲线得到的有关光合参数。由表1数据可知,番茄的 P_{n-max} 和与之对应的 I_{sat} 随 CO_2 浓度的增加而增加,均在 $650 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 时达到最大值,分别为 $17.18 \pm 0.43 \mu mol (CO_2) \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 和 $1524.62 \pm 247.42 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,但 P_{n-max} 与 $550 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 时相差不大。通过显著性差异分析,发现550与 $650 \mu mol \cdot mol^{-1} CO_2$

浓度的 P_{n-max} 之间不存在显著差异,但它们均与350和 $450 \mu mol \cdot mol^{-1} CO_2$ 浓度的 P_{n-max} 之间存在显著差异; I_c 随 CO_2 浓度的增加而逐渐下降,且4种 CO_2 浓度下 I_c 之间存在差异显著,但 R_d 之间不存在显著差异。此外,由表1的数据还可知,由光响应新模型拟合4种 CO_2 浓度下的确定系数分别为0.998、0.998、0.999和0.997,拟合值与实测值高度符合。

表1 番茄幼苗的光合参数

Table 1 Photosynthetic parameters of tomato seedlings

| 参数 | CO_2 浓度/ $\mu mol \cdot mol^{-1}$ | | | |
|--|-------------------------------------|---------------------------|----------------------------|-----------------------------|
| | 350 | 450 | 550 | 650 |
| α | 0.080±0.004 ^b | 0.094±0.004 ^{ab} | 0.090±0.001 ^{ab} | 0.109±0.009 ^a |
| $P_{n-max}/\mu mol (CO_2) \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ | 11.59±0.09 ^c | 13.85±0.34 ^b | 16.53±0.63 ^a | 17.18±0.43 ^a |
| $I_{sat}/\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ | 740.84±22.21 ^c | 782.65±28.63 ^c | 1003.54±63.97 ^b | 1524.62±247.42 ^a |
| $I_c/\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ | 21.20±1.07 ^a | 19.63±0.49 ^{ab} | 16.52±0.84 ^{bc} | 15.28±0.71 ^c |
| $R_d/\mu mol (CO_2) \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ | 1.56±0.03 ^a | 1.73±0.02 ^a | 1.41±0.07 ^a | 1.58±0.17 ^a |
| 确定系数(R^2) | 0.998±0.001 | 0.998±0.001 | 0.999±0.001 | 0.997±0.002 |

表中数据表示为平均数±标准误差;同行数据用不同小写字母标识表示差异显著($P < 0.05$),下表同此。

2 不同 CO_2 浓度时番茄叶片LUE的光响应曲线

图2为 CO_2 浓度分别为350、450、550和 $650 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 时番茄幼苗叶片的LUE对光的响应曲线。从图2可知,番茄幼苗叶片LUE的拟合值与实测值非常吻合。4种 CO_2 浓度下,番茄叶片的LUE均随光强迅速增大,并在 $70 \sim 100 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 处达到最大值,但之后随光强的增大呈非线性下降。

表2给出了番茄叶片的 LUE_{max} 和与之对应的

I_{L-sat} 。从表2数据可知,番茄叶片的 LUE_{max} 随 CO_2 浓度的增加而增加,在 $650 \mu mol \cdot mol^{-1} CO_2$ 浓度时其值达到最大,为 $0.061 mol \cdot mol^{-1}$ 。通过显著差异分析,发现仅450与 $550 \mu mol \cdot mol^{-1} CO_2$ 浓度下的 LUE_{max} 之间无显著差异。说明当环境中 CO_2 浓度在450~ $550 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 变化时,植株叶片捕获/转化光能的能力基本恒定,而 CO_2 浓度小于或大于这个范围值时植株对光的利用能力将发生较大改变。

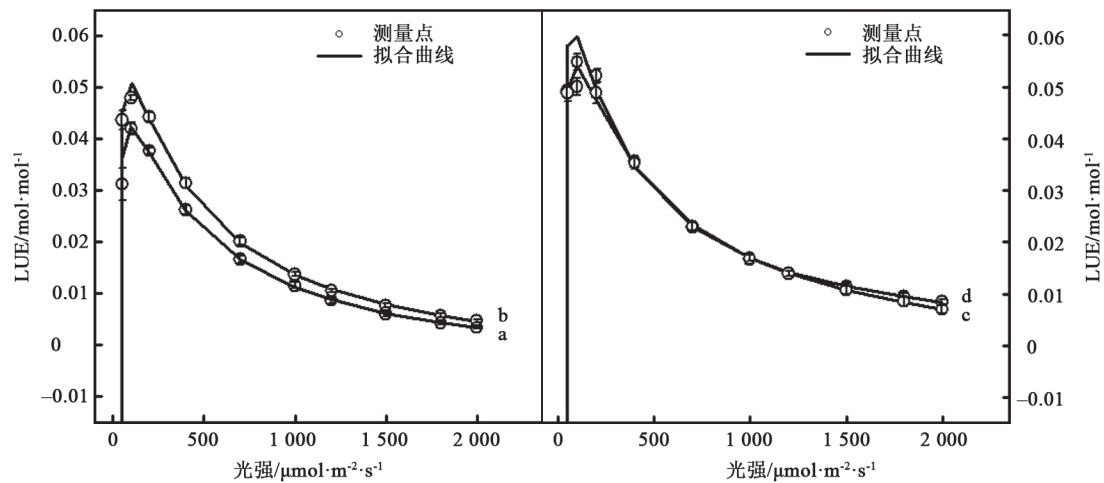


图2 番茄幼苗叶片LUE的光响应曲线

Fig.2 Light-response curves of LUE for tomato seedling leaves

表2 番茄幼苗的LUE_{max}和I_{L-sat}
Table 2 LUE_{max} and I_{L-sat} of tomato seedlings

| 参数 | CO ₂ 浓度/ $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ | | | |
|--|---|--------------------------|--------------------------|--------------------------|
| | 350 | 450 | 550 | 650 |
| LUE _{max} / $\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ | 0.042±0.002 ^c | 0.051±0.001 ^b | 0.054±0.001 ^b | 0.061±0.002 ^a |
| I _{L-sat} / $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ | 97.53±5.96 ^a | 92.09±3.65 ^{ab} | 89.82±3.40 ^{ab} | 75.56±3.17 ^b |
| R ² | 0.998±0.001 | 0.998±0.001 | 0.999±0.001 | 0.997±0.002 |

3 不同CO₂浓度时番茄叶片WUE的光响应曲线

图3为CO₂浓度分别为350、450、550和650 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时番茄幼苗叶片WUE对光的响应曲线。从图3可知,番茄WUE拟合值与实测值极为吻合,且番茄的WUE随CO₂浓度的上升呈现逐步上升的趋势;CO₂浓度增加可以增强番茄的WUE。当CO₂浓度分别为350、450和550 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时,番茄WUE随光强的增大而增大并达到最大值,随后随光强的增大略有下降(无显著差异)。而当CO₂浓度上升为650 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 后,番茄WUE随光强的增加

达到最大值后迅速下降,在2 000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时下降了约最大值的17%,差异显著。

表3给出了番茄叶片的WUE_{max}和I_{W-sat}。从表3数据可知,番茄叶片的WUE_{max}随CO₂浓度的增加而增加,在350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂浓度时最小,为5.17 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$;在650 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂浓度时其值达到最大,是350 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时的1.48倍,增加了148.4%。与WUE_{max}相对应的I_{W-sat}则是CO₂浓度为550 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时最大,为1 454.39 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$;以CO₂浓度为650 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时最小,为1 013.93 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

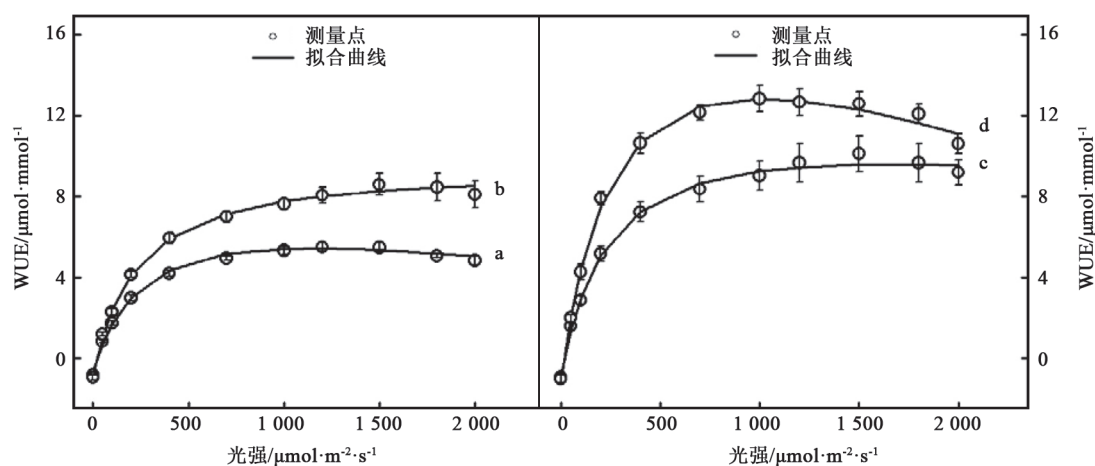


图3 番茄幼苗叶片WUE的光响应曲线

Fig.3 Light-response curves of WUE for tomato seedling leaves

表3 番茄幼苗的WUE_{max}和I_{W-sat}
Table 3 WUE_{max} and I_{W-sat} of tomato seedlings

| 参数 | CO ₂ 浓度/ $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ | | | |
|--|---|------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| | 350 | 450 | 550 | 650 |
| WUE _{max} / $\mu\text{mol}\cdot\text{mmol}^{-1}$ | 5.17±0.39 ^d | 7.68±0.55 ^c | 9.62±0.92 ^b | 12.84±0.28 ^a |
| I _{W-sat} / $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ | 1 112.77±181.02 ^b | 1 400.96±213.99 ^a | 1 454.39±74.55 ^a | 1 013.93±11.71 ^b |
| R ² | 0.999±0.001 | 0.997±0.002 | 0.997±0.003 | 0.996±0.003 |

讨 论

正常情况下, 大棚植物在强光下普遍存在光抑制现象(许大全2013)。由表1的数据可知, 随着CO₂浓度的增加, 植物的 I_{sat} 也逐渐增加, 植物的光抑制现象被延缓, 这与常宗强等(2011)的研究结果一致。分析其原因可能是在达到 I_{sat} 后, 光强不再成为光合作用强度的限制因素, 电子传递速率和酶的活性成为了主要的限制因子。已有的研究表明, 温室内增施CO₂有利于番茄壮苗培育, 促进幼苗成长, 提高成活率(Ahuja等2014; 熊珺等2015; 王欢等2015)。在本实验中, 较低CO₂浓度($\leq 550 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)下, 增加CO₂浓度会增加番茄的 $P_{\text{n-max}}$ 和 I_{sat} , 且各浓度间 $P_{\text{n-max}}$ 存在显著差异。高浓度CO₂下, 叶绿体内CO₂分压增加(Albert等2011), 光呼吸受到抑制, 核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶的活性和光合电子传递效率均有所提高, 从而使 P_{n} 在达到 I_{sat} 后下降缓慢(图1中的c和d)。也有研究显示, 高浓度的CO₂提高了光系统II的活性, 增强了叶绿体光系统I和光系统II间激发能分配的调节能力, 可使细胞长时间维持较高的光合速率(Pierangelini 2014)。所以, 环境中较高的CO₂浓度有利于番茄叶片的光合作用, 尤其高光强下植物的生长。这将有利于帮助人们了解植物对未来CO₂浓度升高变化作出的响应, 为生产实践提供一些有效的技术指导。

LUE和WUE等参数对表征植物的光合效率和生理生态特性至关重要(Roupsard等2009), 能帮助人们了解植物生长习性, 进而为宏观尺度的模拟提供有力指导。然而, 目前人们对植物的LUE和WUE往往只能进行定性描述或依经验对它们进行论述。如在宏观尺度上, LUE_{max}是估算生态系统中总初级生产力或净初级生产力的一个重要的参数, 但在各种LUE模型中所使用的LUE_{max}是不同的(Garbulsky等2010; Yuan等2014; 李宁等2014)。张雷明等(2015)选择不同生长季半小时白天的净生态系统交换和PAR数据, 然后利用直角双曲线函数进行拟合估算, 并采用表观量子效率作为LUE_{max}。而已有的研究表明: 由直角双曲线函数拟合光响应数据得到的表观量子效率是远偏离实际值的(王荣荣等2013; 陈卫英等2012)。因此, 如果用直角双曲线函数的初始斜率作为LUE_{max}, 就有可能高估净

初级生产力或总初级生产力。然而, 在叶片尺度上, 则可以用响应的模型得到叶片的LUE_{max}。为此, 本文基于光响应新模型构建了LUE和WUE模型。

利用LUE和WUE模型分别拟合了不同CO₂浓度下番茄幼苗叶片的LUE和WUE对光响应曲线, 同时得到了LUE_{max}、WUE_{max}等参数。结果表明, 较高的CO₂浓度能显著增强番茄的LUE和WUE, 650 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂浓度下其均值最大, 这与已有的研究结果相一致(Pierangelini等2014; Roupsard等2009)。而LUE和WUE对光强响应规律以及LUE_{max}和WUE_{max}所对应的光强却存在差异。4种CO₂浓度下, 植物的LUE对光强的响应表现出先迅速增大后逐渐下降的趋势, 在弱光下(光强 $< 100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)就可达到LUE_{max}, 说明番茄对弱光的利用能力较强。这与于显枫和张绪(2012)在研究高CO₂浓度、遮荫处理下的小麦(*Triticum aestivum*)叶片, 以及王凯等(2009)对遮阴环境下黄波罗(*Phellodendron amurense*)幼苗叶片的LUE及对应光强所得的研究结果相似。CO₂浓度小于550 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, 番茄WUE均随光强增大而非线性地增大并达到最大值后趋于平稳; 在650 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO₂浓度下, WUE随光强增大到最大值后会有较大下降。常宗强等(2011)在研究CO₂升高对多枝怪柳(*Tamarix ramosissima*)叶片WUE的影响时, 也观察到同样的现象。

总之, 利用LUE和WUE模型拟合的结果与实测值非常吻合, 确定系数极高(≥ 0.997), 且与现有研究结果相一致。由此说明, 基于光响应新模型推导出的LUE和WUE模型, 对研究番茄幼苗叶片的LUE和WUE对光强的响应是可行的, 这为定量研究LUE和WUE提供了工具。

参考文献

- Ahuja S, Singh B, Gupta VK, Singhal RK, Babu PV (2014). Very low dose gamma irradiation stimulates gaseous exchange and carboxylation efficiency, but inhibits vascular sap flow in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Int J Radiat Biol*, 90 (2): 179–186
- Albert KR, Ro-Poulsen H, Mikkelsen TN, Michelsen A, van der Linden L, Beier C (2011). Interactive effects of elevated CO₂, warming, and drought on photosynthesis of *Deschampsia flexuosa* in a temperate heath ecosystem. *J Exp Bot*, 62 (12): 4253–4266
- Barr JG, Engel V, Fuentes JD, Fuller DO, Kwon H (2013). Modeling light use efficiency in a subtropical mangrove forest equipped with CO₂ eddy covariance. *Biogeoscience*, 10: 2145–2158
- Chang ZQ, Feng Q, Zhang XF, Su YH, Si JH, Xi HY, Cao SK (2011).

- Response of water use efficiency of *Tamarix ramosissima* Ledeb leaf to elevated CO₂ concentration. *Arid Land Geogr*, 34 (3): 499–504 (in Chinese with English abstract) [常宗强, 冯起, 张秀凤, 苏永红, 司建华, 席海洋, 曹生奎(2011). CO₂浓度升高对极端干旱区多枝柽柳叶片水分利用效率的影响. *干旱区地理*, 34 (3): 499–504]
- Chen WY, Chen ZY, Luo FY, Peng ZS, Yu MQ (2012). Comparison between modified exponential model and common models of light-response curve. *Chin J Plant Ecol*, 36 (12): 1277–1285 (in Chinese with English abstract) [陈卫英, 陈真勇, 罗辅燕, 彭正松, 余懋群(2012). 光响应曲线的指数改进模型与常用模型比较. *植物生态学报*, 36 (12): 1277–1285]
- Gamon JA, Field CB, Goulden ML, Griffin KL, Hartley AE, Joel G, Penuelas J, Valentini R (1995). Relationships between NDVI, canopy structure, and photosynthesis in three Californian vegetation types. *Ecol Appl*, 5 (1): 28–41
- Garbulsky MF, Peñuelas J, Papale D, Ardó J, Goulden ML, Kiely G, Richardson AD, Rotenberg E, Veenendaal EM, Filella I (2010). Patterns and controls of the variability of radiation use efficiency and primary productivity across terrestrial ecosystems. *Global Ecol Biogeogr*, 19: 253–267
- Jenkins JP, Richardson AD, Braswell BH, Ollinger SV, Hollinger DY, Smith ML (2007). Refining light-use efficiency calculations for a deciduous forest canopy using simultaneous tower-based carbon flux and radiometric measurements. *Agr Forest Meteorol*, 143 (1–2): 64–79
- Li N, Wang LC, Guo WZ, Mao JZ, Zhang M, Xu XZ, Chen F (2014). Effects of different carbon dioxide concentration and cultivation methods on growth of tomato. *Northern Hortic*, 38: 6–11 (in Chinese with English abstract) [李宁, 王龙昌, 郭文忠, 毛金柱, 张敏, 薛绪掌, 陈菲(2014). 不同二氧化碳浓度与栽培方式对番茄生长的影响. *北方园艺*, 38: 6–11]
- Lloyd JL, Taylor JA (1994). On the temperature dependence of soil respiration. *Funct Ecol*, 8: 315–323
- Long SP, Baker NR, Raines CA (1993). Analysing the response of photosynthetic CO₂ assimilation to long-term elevation of atmospheric CO₂ concentration. *Vegetatio*, 104–105: 33–45
- Monteith JL (1972). Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *J Appl Ecol*, 9: 747–766
- Ogutu BO, Dash J, Dawson TP (2013). Developing a diagnostic model for estimating terrestrial vegetation gross primary productivity using the photosynthetic quantum yield and Earth Observation data. *Global Change Biol*, 19: 2878–2892
- Pierangelini M, Slobodanka S, Orr PT, Beardall J (2014). Elevated CO₂ causes changes in the photosynthetic apparatus of a toxic cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii*. *J Plant Physiol*, 171 (12): 1091–1098
- Potter CS, Davidson EA, Klooster SA, Nepstad DC, De Negreiros GH, Brooks V (1998). Regional application of an ecosystem production model for studies of biogeochemistry in Brazilian Amazonia. *Global Change Biol*, 4: 315–333
- Potter CS, Randerson JT, Field CB, Matson PA, Vitousek PM, Mooney HA, Klooster SA (1993). Terrestrial ecosystem production: a process model based on global satellite and surface data. *Global Biogeochem Cy*, 7: 811–841
- Roupsard O, Maire GL, Nouvellon Y, Jean Dauzat, Jourdan C, Navarro M, Bonnefond J, Saint-André L, Mialet-Serra I, Hamel O, et al (2009). Scaling-up productivity (NPP) using light or water use efficiencies (LUE, WUE) from a two-layer tropical plantation. *Agroforest Syst*, 76 (2): 409–422
- Sims DA, Rahman AF, Cordova VD, Baldocchi DD, Flanagan LB, Goldstein AH, Hollinger DY, Misson L, Monson RK, Schmid HP, et al (2005). Midday values of gross CO₂ flux and light use efficiency during satellite overpasses can be used to directly estimate eight-day mean flux. *Agr Forest Meteorol*, 131: 1–12
- Wang H, Xiao WD, Niu YF, Chai RS, Liu M, Zhang YS (2015). Nitric oxide is involved in the induced stomatal closure of tomato by high level of carbon dioxide. *Plant Nutr Fert Sci*, 21: 1243–1251 (in Chinese with English abstract) [王欢, 肖文丹, 牛耀芳, 柴如山, 刘秒, 章永松(2015). NO参与调节高浓度CO₂诱导的番茄气孔关闭. *植物营养与肥科学报*, 21: 1243–1251]
- Wang K, Zhu JJ, Yu LZ, Sun YR, Chen GH (2009). Effects of shading on the photosynthetic characteristics and light use efficiency of *Phellodendron amurense* seedlings. *Chin J Plant Ecol*, 33 (5): 1003–1012 (in Chinese with English abstract) [王凯, 朱教君, 于立忠, 孙一荣, 陈光华(2009). 遮阴对黄波罗幼苗的光合特性及光能利用效率的影响. *植物生态学报*, 33 (5): 1003–1012]
- 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. *Chin J Plant Ecol*, 37: 111–121 (in Chinese with English abstract) [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杠柳叶片光合光响应模型比较. *植物生态学报*, 37: 111–121]
- Wilson JW, Hand DW, Hannah MA (1992). Light interception and photosynthesis efficiency in some glasshouse crops. *J Exp Bot*, 43 (3): 363–373
- Xiao X, Zhang Q, Braswell B, Urbanshi S, Boles S, Wofsy S, Moore B III, Ojirna D (2004). Modeling gross primary production of temperate deciduous broad leaf forest using satellite images and climate data. *Remote Sens Environ*, 91 (2): 256–270
- Xiong J, Dian YH, Fan BL, Zhang G, Yang NN (2015). Effect of different CO₂ on tomato photosynthesis in seedling and fruiting stage. *Northern Hortic*, 39 (9): 6–9 (in Chinese with English abstract) [熊珺, 曲英华, 范冰冰, 张淦, 杨娜娜(2015). 不同CO₂浓度下番茄苗期及果期的光合特性. *北方园艺*, 39 (9): 6–9]
- Xu D (2013). *Photosynthesis*. Beijing: Science Press (in Chinese) [许大全(2013). 光合作用学. 北京: 科学出版社]
- Ye ZP (2007). A new model for relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica*, 45: 637–640
- Ye ZP, Suggett JD, Robakowski P, Kang HJ (2013). A mechanistic model for the photosynthesis-light response based on the photosynthetic electron transport of photosystem II in C₃ and C₄ species. *New Phytol*, 152: 1251–1262
- Ye ZP, Yang XL, Kang HJ (2016). Comparison of light-use and water-use efficiency for C₃ and C₄ species. *Acta Agric Zhejiang*, 28 (11): 1867–1873 (in Chinese with English abstract) [叶子飘, 杨

- 小龙, 康华靖(2016). C3和C4植物光能利用效率和水分利用效率的比较研究. 浙江农业学报, 28 (11): 1867–1873]
- Yu XF, Zhang XC (2012). Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration and shading on leaf light utilization and yield of wheat. *Chin J Eco-Agric*, 20: 895–900 (in Chinese with English abstract) [于显枫, 张绪(2012). 高CO₂浓度和遮荫对小麦叶片光能利用特性及产量构成因子的影响. 中国生态农业学报, 20: 895–900]
- Yuan W, Cai W, Xia J, Chen J, Liu S, Dong W, Merbold L, Law B, Arain A, Beringer J, et al (2014). Global comparison of light use efficiency models for simulating terrestrial vegetation gross primary production based on the LaThuille database. *Agr Forest Meteorol*, 192–193: 108–120
- Yuan W, Liu S, Zhou G, Zhou G, Tieszen LL, Baldocchi D, Bernhofer C, Gholz H, Golstein AH, Goulden ML, et al (2007). Deriving a light use efficiency model from eddy covariance flux data for predicting daily gross primary production across biomes. *Agr Forest Meteorol*, 143 (3–4): 189–207
- Zhang LM, Cao PY, Zhu YP, Li QK, Zhang JH, Wang XL, Dai GH, Li JG (2015). Dynamics and regulations of ecosystem light use efficiency in a broad-leaved Korean pine mixed forest, Changbai Mountain. *Chin J Plant Ecol*, 39 (12): 1156–1165 (in Chinese with English abstract) [张雷明, 曹沛雨, 朱亚平, 李庆康, 张军辉, 王晓凌, 戴冠华, 李金功(2015). 长白山阔叶红松林生态系统光能利用率的动态变化及其主控因子. 植物生态学报, 39 (12): 1156–1165]

Model construction of light use efficiency and water use efficiency based on a photosynthetic mechanistic model of light response

YE Zi-Piao¹, ZHANG Hai-Li², HUANG Zong-An², YANG Xiao-Long¹, KANG Hua-Jing^{2,*}

¹Maths & Physics College, Jingtangshan University, Ji'an, Jiangxi 343009, China; ²Wenzhou Academy of Agricultural Sciences, Wenzhou, Zhejiang 325006, China

Abstract: At leaf level responses of light use efficiency (LUE) and water use efficiency (WUE) of *Lycopersicon esculentum* to light intensities (i.e. LUE-*I* model and WUE-*I* model) were developed based on a new model of light response of photosynthesis. At the same time, the LUE and WUE of tomato seedling leaves at CO₂ concentrations 350, 450, 550 and 650 μmol·mol⁻¹ were measured by LI-6400, and then these measured data were fitted by LUE-*I* and WUE-*I* models, respectively. The results show that (1) the new model of light-response of photosynthesis could fit well the photosynthetic characters at different CO₂ concentrations; (2) these developed models could describe well the LUE-*I* and WUE-*I* curves of tomato leaves in four CO₂ concentrations, and all the fitted parameters were in very close agreement with the measured data; (3) both LUE-*I* and WUE-*I* models not only fit well the relationship between LUE (WUE) and light intensities, but also directly give the maximum light use efficiency (LUE_{max}) and the maximum water use efficiency (WUE_{max}) and their corresponding saturation light intensities. Based on the results mentioned above, it can be concluded that both LUE-*I* and WUE-*I* models are powerful tools to study the response of LUE and WUE to light intensities and investigate on eco-physiological characteristics of plants under different environmental conditions.

Key words: photosynthesis; new model of light response; light use efficiency; water use efficiency

Received 2017-02-27 Accepted 2017-03-20

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31560069), Natural Science Foundation of Jiangxi (Grant No. 20142BAB20402), and Wenzhou Key Science and Technology Innovation Team Project (Grant No. C20150008).

*Corresponding author (E-mail: kanghuajing@126.com).