

岩溶植物光合-光响应曲线的两种拟合模型比较

张中峰¹, 黄玉清¹, 莫凌¹, 尤业明^{1,2}, 焦继飞^{1,2}

(1. 广西壮族自治区 广西植物研究所, 桂林 541006; 2. 广西师范大学生命科学学院, 桂林 541002)
中国科学院

摘要: 用直角双曲线和非直角双曲线两种模型, 对桂林岩溶区石山植物红背山麻杆(*Alchornea trewioides*)、九龙藤(*Bauhinia championii*)、青檀(*Pteroceltis tatarinowii*)和圆叶乌柏(*Sapium rotundifolium*)光合作用的光响应曲线进行拟合。结果表明, 直角双曲线拟合的表观量子效率(α)、最大净光合速率($P_{\max}$)、暗呼吸速率(R_d)、光补偿点(L_{cp})和光饱和点(L_{sp})数值均高于相应的非直角双曲线拟合结果; 直角双曲线模型拟合的参数值大小和曲线变化趋势不符合实际情况; 非直角双曲线模型拟合结果更符合生理意义。红背山麻杆和九龙藤具有较高的表观量子效率和较低的光补偿点, 对光能的利用效率和耐阴性均强于圆叶乌柏和青檀。

关键词: 岩溶区; 非直角双曲线模型; 光响应曲线; 表观量子效率

中图分类号: Q945.79

文献标识码: A

文章编号: 1000-470X(2009)03-0340-05

Comparison of Two Photosynthesis-light Response Curve-fitting Models of the Karst Plant

ZHANG Zhong-Feng¹, HUANG Yu-Qing¹, MO Ling¹, YOU Ye-Ming^{1,2}, JIAO Ji-Fei^{1,2}

(1. Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuangzu Autonomous Region and Chinese Academy of Sciences, Guilin 541006, China;
2. College of Life Sciences, Guangxi Normal University, Guilin 541002, China)

Abstract: The photosynthesis-light response curves of limestone plants *Alchornea trewioides*, *Bauhinia championii*, *Pteroceltis tatarinowii*, *Sapium rotundifolium* in Guilin karst area were fitted with rectangular hyperbolic and non-rectangular hyperbolic models. The results showed that the values of apparent quantum yield(α), the maximal net photosynthetic rate($P_{\max}$), dark respiration rate(R_d), light compensation point(L_{cp}), and light saturation point(L_{sp}) of the four tree species were higher when fitted with rectangular hyperbolic model than with non-rectangular hyperbolic model. The values and light curves which fitted by rectangular hyperbolic model could not reflect the actual situation, while non-rectangular hyperbolic model were more reasonable because its fitted results better matched physiological meanings. *A. trewioides* and *B. championii* had higher apparent quantum yields and lower light compensation, their light use efficiency was higher and shade tolerance was better than *S. rotundifolium* and *P. tatarinowii*.

Key words: Karst area; Non-rectangular hyperbolic model; Photosynthesis-light response curve; Apparent quantum yield

植物的光响应曲线描述的是光量子通量密度与植物净光合作用速率之间的关系, 由该曲线可得出光合作用的生理参数, 这是研究植物光合生理生态过程对环境响应的基础^[1,2]。目前, 描述光响应曲线的模型较多, 如直角双曲线模型^[3,4]、非直角双曲线模型^[5,6]、二次多项式模型^[7,8]、指数函数模型^[9,10]和 Michaelis-Menten 方程^[11]等模型, 其中以直角双曲线模型和非直角双曲线模型应用最为广泛, 由于非直角双曲线模型中引入了反映光合曲线

弯曲程度的参数, 使表观量子效率趋于正常, 拟合结果比直角双曲线模型更加符合生理意义^[3,12]。本研究采用直角双曲线和非直角双曲线方程, 对桂北岩溶区典型石灰岩山地上 4 种常见的石山植物的光合作用光响应曲线进行拟合, 比较两种方法拟合石山植物光响应曲线的差异, 同时探讨石山植物对环境的适应能力, 评价石山植物的光合生理生态特性。我国西南岩溶区是生态系统较脆弱的区域, 这一地区的植被易毁难复, 近年来有不少学者对该地区植

收稿日期: 2008-07-21, 修回日期: 2008-11-07。

基金项目: 中国科学院西部行动计划项目(KZCX2-XB2-08); 岩溶动力学重点实验室资助(桂科能 0842008; kdl2008-09; kdl2008-01); 广西植物研究所基本业务费(桂植业 09014)。

作者简介: 张中峰(1983-), 男, 硕士, 助理研究员, 从事岩溶植物生理生态学研究(E-mail: zfzhang@gxib.cn)。

物光合生理特性进行研究^[13,14]。我们选取在岩溶区分布较广、适应力强的灌木树种红背山麻杆、藤本植物九龙藤和乔木树种圆叶乌桕、青檀为研究对象,以藤灌木种与乔木树种对光的适应能力的差异,揭示岩溶植物对环境的适应性,为岩溶区退化生态系统植被恢复和森林生态系统生产力等研究提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

研究地区位于桂林市雁山公园方竹山,为典型岩溶地貌类型,地理位置 25°04'N, 110°18' E。该地区属中亚热带季风气候区,年降水量 1900 mm,平均年日照时间约 1550 h,年平均气温为 19℃。山顶处海拔为 184 m,山体高差 < 50 m,岩石裸露度总体上山体上部 > 80%、下部约 40%,土壤为棕黑色石灰土,土层平均厚度约 6~9 cm^[15]。山顶植物群落乔木层主要有圆叶乌桕 (*Sapium rotundifolium*)、水冬瓜 (*Sinoadina racemosa*)、青檀 (*Pteroceltis tatarinowii*) 等,高度约 4~6 m,盖度 45%;灌木层主要以九龙藤 (*Bauhinia championii*)、粗糠柴 (*Mallotus philippinensis* var. *philippensis*)、红背山麻杆 (*Alchornea trewioides*)、雀梅藤 (*Sageretia thea*) 等石山特性较强的植物种类为代表,植物攀爬于裸岩上,盖度约 50%。

1.2 试验方法

用 LI-6400 便携式光合系统分析仪 (LI-COR, Inc, USA) 测定 4 种植物健康植株生长良好、中等成熟度的向阳叶片的光合速率,测定时间选择在上午 9:00~12:00 时。在自然 CO₂ 浓度条件下 (约 375 μmol CO₂ · mol⁻¹), 叶片温度控制在 (29 ± 0.5) °C, 用仪器配备的红、蓝人工光源 (LI6400-02B LED), 设定光有效辐射强度 (PAR) 由高到低依次为 2200、1800、1500、1200、900、600、400、200、100、50、30、15、5 μmol · m⁻² · s⁻¹, 被测叶片在每个光强下适应 3~5 min 后测定, 每个树种重复测定 6 片叶片。

1.3 拟合模型

在对叶片光合机理进行假设的基础上, Rabinowitch 运用数学演绎的方法推导出单一叶片光合速率和光强关系的模型^[16]:

$$\theta P^2 - P(\alpha \times PAR + P_{\max}) + \alpha \times P_{\max} \times PAR = 0 \quad (1)$$

式中, P 为叶片总光合速率; α 为叶片表观量子效率 (即弱光条件下光响应曲线的斜率) $P_{\max}$ 为光饱和时的叶片净 CO₂ 交换速率; PAR 为光合有效辐

射; θ 为拟合曲线的凸度 ($0 \leq \theta \leq 1$)。当 $\theta \neq 0$ 时, 由于:

$$P_n = P - R_d \quad (2)$$

式中, R_d 为叶片暗呼吸强度, P_n 为叶片净光合速率, 其解为非直角双曲线模型:

$$P_n = \frac{\alpha PAR + P_{\max} - \sqrt{(\alpha PAR + P_{\max})^2 - 4\theta \alpha P_{\max} PAR}}{2\theta} - R_d \quad (3)$$

当 $\theta = 0$, 方程 (1) 简化为直角双曲线模型:

$$P_n = \frac{\phi Q P_{\max}}{\phi Q + P_{\max}} - R_d \quad (4)$$

本研究分别用 (3) 式和 (4) 式拟合植物光合速率对光响应的试验数据。100 μmol · m⁻² · s⁻¹ 以下光强与光合速率的直线拟合方程与 x 轴相交点作为光补偿点 L_{cp} (light compensation point); 由于直角双曲线方程和非直角双曲线方程在有限光强下不会达到饱和, 本文用 $P_n = P_{\max}$ 时的 PAR 值作为光饱和点 L_{sp} (light saturation point)^[17]。

2 结果与分析

2.1 两种拟合方法比较

分别用两种方程拟合光合-光响应曲线参数, 植物叶片光响应拟合值与观测值相关度均较高, 拟合程度较好, 相关系数 (R^2) 在 0.95~0.99 之间。直角双曲线拟合的 α 、 $P_{\max}$ 、 R_d 、 L_{cp} 和 L_{sp} 数值均高于相应的非直角双曲线拟合的结果 (表 1)。

光量子效率反映植物对光能的利用情况, 用两种方程拟合 PAR 小于 100 μmol · m⁻² · s⁻¹ 的 4 种植物净光合速率, 得出净光合速率-光响应的散点图 (图 1)。非直角双曲线拟合得出的表观量子效率 (α) 在 0.054~0.075 范围, 直角双曲线拟合的数值在 0.084~0.120 之间, 而以往的研究表明植物的最大初始量子效率理论值在 0.08~0.125 之间, 但在自然条件下的 α 值远小于理论值 (0.04~0.07)^[18,19], 因此本文中非直角双曲线拟合的 α 较符合理论值, 而直角双曲线拟合的 α 数值则偏大。

阳生植物光补偿点范围一般为 10~20 μmol · m⁻² · s⁻¹^[1]。本文用非直角双曲线拟合的 4 种植物的光补偿点在 2.06~16.59 μmol · m⁻² · s⁻¹ 之间, 直角双曲线拟合的结果则在 9.28~16.73 μmol · m⁻² · s⁻¹ 之间, 前者拟合的九龙藤和红背山麻杆光补偿点仅为 2.06 μmol · m⁻² · s⁻¹ 和 3.87 μmol · m⁻² · s⁻¹, 远低于一般范围, 可见直角双曲线拟合的光补偿点数值比较符合阳生植物光合

特点。

由于两种曲线模型均不存在极值,无法计算植物的光饱和点,因此本文用 $P_n = P_{\max}$ 时的 PAR 值作为光饱和点。直角双曲线方程所拟合的4种植物光饱和点(图2)均相应高于非直角双曲线拟合的结果

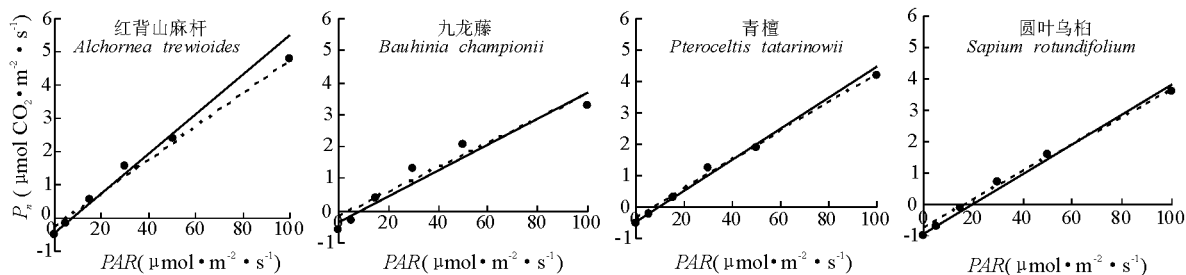
(图3),而后者拟合结果与实际情况相近。从图1、图2和图3可以看出,在辐射较弱时,直角双曲线的初始斜率稍微大于非直角双曲线,这是由于前者没有考虑曲线的弯曲程度,使得初始斜率偏高^[3]。另外,光辐射达到光饱和点后,直角双曲线仍有上升趋势

表1 两种模型拟合的4个树种光响应曲线参数
Table 1 Photosynthesis-light response curve parameters of four species fitted by two models

曲线拟合模型 Curve-fitting models	树种 Species	α	$P_{\max}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	R_d ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	L_{cp} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	L_{sp} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	R^2
直角双曲线 Rectangular hyperbolic	红背山麻杆 <i>A. trevioides</i>	0.120 ± 0.002	13.510 ± 2.383	1.157 ± 0.234	10.584 ± 2.004	1206.93 ± 48.348	0.951
	九龙藤 <i>B. championii</i>	0.103 ± 0.012	7.032 ± 0.781	0.839 ± 0.228	9.284 ± 1.426	706.40 ± 21.794	0.982
	青檀 <i>P. tatarinowii</i>	0.099 ± 0.014	10.894 ± 1.062	1.000 ± 0.119	11.153 ± 0.134	1092.34 ± 23.615	0.993
	圆叶乌桕 <i>S. rotundifolium</i>	0.084 ± 0.006	11.108 ± 2.647	1.249 ± 0.456	16.734 ± 7.628	1042.30 ± 58.037	0.999
非直角双曲线 Non-rectangular hyperbolic	红背山麻杆 <i>A. trevioides</i>	0.071 ± 0.004	11.519 ± 2.162	0.316 ± 0.191	3.868 ± 2.404	1026.57 ± 42.517	0.966
	九龙藤 <i>B. championii</i>	0.075 ± 0.006	6.680 ± 0.575	0.270 ± 0.137	2.063 ± 3.597	627.71 ± 2.343	0.982
	青檀 <i>P. tatarinowii</i>	0.054 ± 0.002	9.715 ± 1.284	0.454 ± 0.033	7.045 ± 0.267	896.67 ± 34.874	0.998
	圆叶乌桕 <i>S. rotundifolium</i>	0.060 ± 0.017	10.705 ± 2.313	1.043 ± 0.377	16.594 ± 9.453	1036.64 ± 52.544	0.999

注: α :表观量子效率; $P_{\max}$:最大净光合速率; R_d :暗呼吸速率; L_{cp} :光补偿点; L_{sp} :光饱和点; R^2 :相关系数。

Notes: α : Apparent quantum yield; $P_{\max}$: Maximal net photosynthetic rate; R_d : Dark respiration rate; L_{cp} : Light compensation point; L_{sp} : Light saturation point; R^2 : Correlation coefficient.



点为实测值,实线为直角双曲线拟合值,虚线为非直角双曲线拟合值

The symbols referred to the measured values, lines were fitted by rectangular hyperbolic model, dotted lines were fitted by non-rectangular hyperbolic model

图1 4种植物的光量子利用效率
Fig. 1 Quantum use efficiency of four species

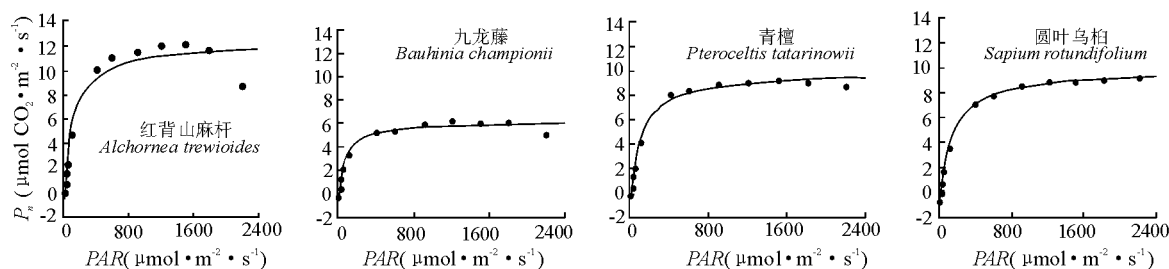


图2 直角双曲线拟合的4个树种光合-光响应曲线(点为实测值)

Fig. 2 Photosynthesis-light response curves of four species fitted by rectangular hyperbolic model
(The symbols referred to the measured values)

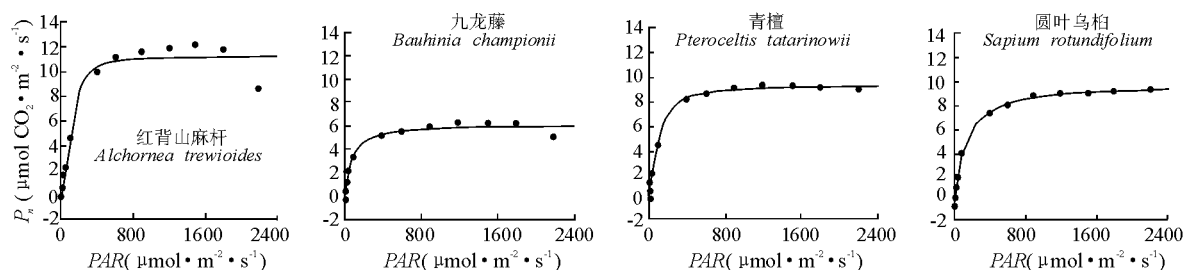


图3 非直角双曲线拟合的4个树种光合-光响应曲线(点为实测值)

Fig.3 Photosynthesis-light response curves of four species fitted by non-rectangular hyperbolic model
(The symbols referred to the measured values)

势,不符合植物生理特点,虽然拟合度较高,但参数值大小和曲线形状都不太符合实际情况。

2.2 不同树种的光响应参数的比较

本研究所选的4种植物均为桂林石灰岩山地适生的阳生树种,从表1可知,藤本植物九龙藤和灌木红背山麻杆表观量子效率高于乔木圆叶乌桕和青檀,说明前两者对光的响应较为敏感,光能利用效率较后两者强。植物的净光合速率在一定程度上反映了植物的遗传特性和对生境的适应能力,两种方程拟合的红背山麻杆净光合速率峰值均最高,表明光合能力最强;两种乔木树种的净光合速率峰值也较高,但均低于红背山麻杆;九龙藤光合能力最弱。圆叶乌桕光补偿点最高,青檀其次,而红背山麻杆和九龙藤光补偿点相对较低,这是由于灌藤植物处于群落下层,对弱光的适应性较好,较乔木植物耐荫,因此在弱光下藤灌植物仍可固定一定的 CO_2 。有研究表明,典型阳生植物光饱和点在 $360 \sim 900 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间^[7],本研究的4种岩溶植物光饱和点均在此范围。从拟合的结果可知,圆叶乌桕和青檀均具有较高的光饱和点,说明二者光合能力较强;红背山麻杆不仅具有较高的光饱和点($1026.57 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),而且具有较低的光补偿点,可见其光合作用及对强光的忍受能力不低于两种乔木植物;九龙藤光饱和点最低,其光合作用能力最弱。

3 讨论

用两种方程对桂林石灰岩山地植物青檀、圆叶乌桕、红背山麻杆和九龙藤叶片光合作用的光合-光响应曲线进行拟合,结果显示采用直角双曲线拟合的 α 、 $P_{\max}$ 、 R_d 、 L_{sp} 和 L_{sp} 数值均高于相应的非直角双曲线拟合结果,非直角双曲线拟合的最大初始量子效率较符合实际, $P_{\max}$ 值接近实测值,曲线形状也较直角双曲线符合实际情况,但非直角双曲线拟合的

光补偿点不如直角双曲线拟合的补偿点更符合阳生植物特点。总体来讲,用非直角双曲线模型在岩溶植物叶片光合-光响应曲线拟合中表现较好。同一组数据利用不同的模型拟合的光合参数有一定差异,增加了比较研究的困难,直角双曲线模型相对简单,但所获得的参数值经常与实际状况有差异,而非直角双曲线通过引入曲线凸度 θ ,对直角双曲线进行了改进,拟合曲线比较符合植物的光合-光响应过程^[12],模型参数具有生物学意义,因此近年来应用此种方法的较多。非直角双曲线模型中,常利用 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以下的光有效辐射与光合速率拟合的直线方程经过 $P_{\max}$ 且平行于 x 轴的直线相交,交点对应的 x 值则为 L_{sp} ,笔者认为用此方法计算所得 L_{sp} 值与实测值相差太远,而用 $P_n = P_{\max}$ 时的光合有效辐射作为 L_{sp} 比较符合实测值。

本文所测定的4种石山植物中,红背山麻杆和九龙藤表观量子效率高于青檀与圆叶乌桕。与乔木树种相比,藤灌树种具有较好的光能利用效率、对光敏感和耐荫。红背山麻杆光合作用能力最强,具有低光补偿点和高光饱和点特点,对光的适应能力范围较宽。与乔木树种相比,其还具有低蒸腾和高水分利用效率的特点^[20];九龙藤是岩溶区常见的藤本植物,同样具有较高水分利用效率和光能利用效率以应对高温干旱的岩溶环境。青檀与圆叶乌桕虽然具有较高的光合能力,但与红背山麻杆相比水分利用效率低^[20],这两种乔木树种往往利用发达的根系吸收深层地下水分来适应岩溶生境,常分布于山麓、土层较厚的山顶,或土壤水分含量相对充足的沟边。岩溶区生态环境十分脆弱,森林群落一旦遭到破坏,进行恢复相当困难。吕仕洪等^[21]研究发现,桂西南岩溶石漠化区植被组成简单、乔木树种少,植被覆盖以灌木为主,进行恢复时灌木树种恢复能力明显强于乔木树种。藤本植物和灌木相对于乔木树种有较高的表观量子效率和较低的光补

偿点,不同树种之间的光合特性差异可能是岩溶区植被常以灌丛为主而乔木树种较难恢复的原因之一。因此在岩溶区进行植被恢复时,应考虑植物的蒸腾、光合等特性,选择水分利用率和光能利用效率较高、对光的适应能力范围较宽的植物往往取得较好的效果。

参考文献:

- [1] 张继澍. 植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2006: 104 - 148.
- [2] Elfadl M A, Luukkanen O. Field studies on the ecological strategies of *Prosopis juliflora* in a dryland ecosystem: A leaf gas exchange approach[J]. *J Arid Envi*, 2006, 66: 1 - 15.
- [3] 陆佩玲, 于强, 罗毅, 刘建栋. 冬小麦光合作用的光响应曲线的拟合[J]. 中国农业气象, 2001, 22(2): 12 - 14.
- [4] 胡天印, 方芳, 郭水良, 蒋华伟. 外来入侵种加拿大一枝黄花及其伴生植物光合特性研究[J]. 浙江大学学报(农业与生命科学版), 2007, 33(4): 379 - 386.
- [5] Farquhar G D, Von Caemmerer S. Modeling of photosynthetic response to environmental condition[M]// Lange O L. Encyclopedia of Plant Physiology. 12B. Hedelberg: Springer-Verlag, 1982: 549 - 587.
- [6] Peek M S, Russek-Cohen E, Wait D A, et al. Physiological response curve analysis using nonlinear mixed models[J]. *Oecologia*, 2002, 132: 175 - 180.
- [7] 刘锦春, 钟章成, 何跃军, 金静. 重庆石灰岩地区十大功劳的光合响应研究[J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 2005, 32(2): 158 - 163.
- [8] 郭水良, 方芳, 黄华, 强胜. 外来入侵植物北美车前繁殖及光合生理生态学研究[J]. 植物生态学报, 2004, 28(6): 787 - 793.
- [9] Watling J R, Quick W P, Quick W P. Elevated CO₂ induces biochemical and ultra structural changes in leaves of the C₄ cereal sorghum[J]. *Plant Physiology*, 2000, 123: 1143 - 1152.
- [10] 刘玉梅, 王云诚, 于贤昌, 李衍素. 黄瓜单叶净光合速率对二氧化碳浓度、温度和光照强度响应模型[J]. 应用生态学报, 2007, 18(4): 883 - 887.
- [11] Mohr H, Schopfer P. Plant Physiology[M]. Hong Kong: Springer & Verlag Press, 1995: 232.
- [12] 张弥, 吴家兵, 关德新, 施婷婷, 陈鹏狮, 纪瑞鹏. 长白山阔叶红松林主要树种光合作用的光响应曲线[J]. 应用生态学报, 2006, 17(9): 1575 - 1578.
- [13] 刘锦春, 钟章成, 何跃军, 金静. 重庆石灰岩地区十大功劳光合特性动态变化和对 CO₂ 的响应研究[J]. 武汉植物学研究, 2006, 24(2): 140 - 143.
- [14] 黄玉清, 王晓英, 陆树华, 汪清, 赵平. 岩溶石漠化治理优良先锋植物种类光合、蒸腾及水分利用效率的初步研究[J]. 广西植物, 2006, 26(2): 171 - 177.
- [15] 张中峰, 黄玉清, 莫凌, 覃家科, 王晓英, 袁维园. 桂林岩溶区青冈栎光合速率与环境因子关系初步研究[J]. 广西植物, 2008, 28(4): 478 - 482.
- [16] Choudhury B J. A sensitivity analysis of the radiation use efficiency for gross photosynthesis and net carbon accumulation by wheat[J]. *Agri For Mete*, 2000, 101: 217 - 234.
- [17] 吴家兵, 关德新, 孙晓敏, 张弥, 施婷婷, 韩士杰, 金昌杰. 长白山阔叶红松林主要树种及群落冠层光合特征[J]. 中国科学 D 辑, 2006, 36(A01): 83 - 90.
- [18] Long S P, Humphries S, Falkowski P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature[J]. *Annu Rev Plant Physiol Mol Biol*, 1994, 45: 633 - 662.
- [19] 柯世省, 金则新, 李钧敏, 张崇邦. 七子花苗期光合生理生态特性研究[J]. 武汉植物学研究, 2002, 20(2): 125 - 130.
- [20] 莫凌, 黄玉清, 覃家科, 王晓英, 陆树华, 袁维园. 西南喀斯特地区四种植物水分生理的初步研究[J]. 广西植物, 2008, 28(3): 402 - 406.
- [21] 吕仕洪, 陆树华, 李先琨, 蒋忠诚, 向吾生, 覃家科. 广西平果县石漠化地区立地划分与生态恢复试验初报[J]. 中国岩溶, 2005, 24(3): 178 - 201.