

doi:10.3969/j.issn.1000-6362.2019.10.004

刘杨杨,李俊,于强,等.甘蔗叶片光合 CO₂ 响应参数分析及其品种间差异[J].中国农业气象,2019,40(10):637-646

甘蔗叶片光合 CO₂ 响应参数分析及其品种间差异*

刘杨杨¹, 李俊^{1**}, 于强², 刘少春³, 同小娟⁴, 余凌翔⁵

(1. 中国科学院大学地理科学与资源研究所陆地水循环及地表过程重点实验室, 北京 100101; 2. 中国科学院水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100; 3. 云南省农业科学院甘蔗研究所, 开远 661600; 4. 北京林业大学林学院, 北京 100083; 5. 云南省气候中心, 昆明 650034)

摘要: 甘蔗光合作用的 CO₂ 响应是甘蔗生理生态研究的重要内容。作为 C₄ 植物的甘蔗具有较高的光合效率, 是最重要的糖料作物。为比较不同模型拟合甘蔗 CO₂ 响应曲线的效果, 分析不同品种甘蔗光合 CO₂ 响应特性, 探究甘蔗光合 CO₂ 响应参数之间的关系, 本文使用 LI-6400XT 光合测定系统在云南开远进行了田间观测, 用直角双曲线模型 (RH)、非直角双曲线模型 (NRH)、叶子飘 (Ye) 模型拟合 6 个品种甘蔗光合 CO₂ 响应曲线, 并分析光合 CO₂ 响应参数。结果表明: RH 和 NRH 模型拟合的最大光合速率 (A_{\max}) 偏差较大, 且无法得到 CO₂ 饱和点 (CSP)。NRH 模型拟合的初始羧化速率 (η) 与实测值最为接近, 但得到的呼吸速率 (R_p) 和 CO₂ 补偿点 (CCP) 均为负。综合来看叶子飘模型模拟甘蔗叶片光合 CO₂ 响应的效果最佳。Ye 模型得到的光合 CO₂ 响应参数中, η 与 R_p /CCP 呈极显著正相关 ($P < 0.01$), R_p 与 η 、CCP 呈显著正相关 ($P < 0.05$), R_p 、 η 与 CSP 呈显著负相关 ($P < 0.05$)。有的品种在低 CO₂ 浓度时表现高光合特性, 伴随高呼吸消耗, 同时在高浓度 CO₂ 时光合能力较弱, 易达到 CO₂ 饱和点。Ye 模型得到的 6 个品种甘蔗的 A_{\max} 平均值为 $32.4 \pm 4.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, η 平均值为 0.128 ± 0.060 , CSP 平均值为 $1152 \pm 77 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CCP 平均值为 $8.5 \pm 5.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。品种 ROC22 具有很低的 R_p 、CCP 和最高的 A_{\max} , 光合特性最好; 除 YZ99-91 外其它 5 个品种甘蔗的 CSP 都较大, 能适应大气中 CO₂ 浓度的升高。

关键词: 甘蔗; 光合 CO₂ 响应; 叶子飘模型; 品种; 光合 CO₂ 参数

Sugarcane Leaf Photosynthetic CO₂ Responses Parameters and Their Difference among Varieties

LIU Yang-yang¹, LI Jun¹, YU Qiang², LIU Shao-chun³, TONG Xiao-juan⁴, YU Ling-xiang⁵

(1. Key Laboratory of Water Cycle and Related Land Surface Processes, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. Chinese Academy of Science and Ministry of Water Resource, Yangling 712100; 3. Yunnan Agricultural Academy Sugarcane Research Institute, Kaiyuan 661600; 4. The Key Laboratory for Silviculture and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083; 5. Climate Center of Yunnan, Kunming 650034)

Abstract: Sugarcane (*Saccharum officinarum* L.) photosynthetic CO₂ response represents an important physiological characteristic for sugarcane growth. Sugarcane is the major sugar crop, exhibiting the characteristic of higher photosynthetic efficiency as a C₄ plant. This study was conducted to compare performance of different models of photosynthetic CO₂ response, and to investigate the photosynthetic CO₂ response characteristics of different sugarcane varieties. Field measurements were carried out in Kaiyuan, Yunnan Province, using a portable

* 收稿日期: 2019-02-22 ** 通讯作者。E-mail: lijun@igsrr.ac.cn

基金项目: 公益性行业 (气象) 科研专项 (GYHY201406030)

作者简介: 刘杨杨 (1992-), 女, 硕士, 从事作物生长模型研究。E-mail: liuyy.16s@igsrr.ac.cn

LI-6400XT photosynthesis system to explore the correlation between the photosynthetic CO₂ response parameters. The non-rectangular hyperbola model (NRH), rectangular hyperbola model (RH) and Ye model were used to fit the sugarcane photosynthetic CO₂ response curve of six varieties, and the photosynthetic CO₂ response parameters were analyzed. The results showed that the photosynthetic CO₂ response curve fitted by NRH and RH model do not determine CO₂ saturation point (CSP), and overestimate the maximum net photosynthetic rate (A_{\max}). The initial carboxylation rate (η) fitted by NRH model were almost the same as the measured values, but the respiration rate (R_p) and CO₂ compensation point (CCP) fitted by NRH model were both negative. In general, the Ye model was the best in simulating the photosynthetic CO₂ response curves. In the photosynthetic CO₂ response parameters fitted by Ye model, η was significantly correlated (positively) with R_p /CCP ($P < 0.001$), R_p was significantly correlated (positively) with η and CCP ($P < 0.05$), η and R_p were significantly correlated (negatively) with CSP ($P < 0.05$). The varieties with higher photosynthetic rate under low CO₂ concentration tended to have higher respiration rate, meanwhile, they have lower photosynthesis capacity under high CO₂ concentration, which are easier to reach CO₂ saturation point. The average A_{\max} value of six sugarcane varieties fitted by Ye model was $32.4 \pm 4.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, η was 0.128 ± 0.060 , CSP was $1152 \pm 77 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and CCP was $8.5 \pm 5.5045 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. ROC22 had lower R_p , and CCP and the highest A_{\max} , indicating the most realistic to represent photosynthetic characteristics. All the five sugarcane varieties except YZ99-91 have large CSP, and could adapt to the increasing CO₂ concentration in the atmosphere.

Key words: Sugarcane; Photosynthetic CO₂ response; Ye model; Varieties; Photosynthetic CO₂ response parameters

光合作用是植物将光能转换为生命活动所使用的化学能并合成有机物的生物物理化学过程,环境 CO₂ 浓度是影响植物光合作用的主要因素之一。光合速率随 CO₂ 浓度变化的特征可由光合 CO₂ 响应曲线描述。常见的光合 CO₂ 响应模型主要有 Michaelis-Menten 模型^[1]、直角双曲线模型^[2-3]、非直角双曲线模型^[4-5]、二次多项式模型^[6]、叶子飘模型^[3,7-8]以及机理模型^[9-10]。采用 Michaelis-Menten 模型、直角双曲线模型、非直角双曲线模型模拟光合 CO₂ 响应曲线时,无法给出 CO₂ 饱和点 (CSP), 所得最大光合速率 (A_{\max}) 偏高^[11-13], 无法拟合出 CO₂ 浓度达到饱和状态与过饱和状态下植物光合能力受到制约的情况^[14]。使用二项式模型拟合光合 CO₂ 响应曲线虽能得出 CO₂ 抑制现象和 CSP, 但存在拟合出的 CO₂ 补偿点 (CCP) 等参数误差较大甚至错误的情况。Yin 等^[10,15]在 Farquhar 生化模型基础上修改了 C4 植物光合 CO₂ 响应的机理模型, 并给出该机理模型不能给出的光合 CO₂ 响应参数, 如初始羧化效率 (η)、 A_{\max} 、CSP 和 CCP 等, 但存在曲线拟合度较差等问题。叶子飘模型^[7]很好地解决了上述问题, 可直接求算 A_{\max} 和 CSP, 拟合效果好。越来越多的研究开始使用叶子飘模型拟合光合 CO₂ 响应曲线^[16-17]。

IPCC 第五次评估报告^[18]指出, 自 1750 年以来,

大气中 CO₂ 浓度逐渐上升, 至 2011 年大气中的 CO₂ 浓度为 $391 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 比工业革命前上升了 40%。有研究提出, 至本世纪末, 大气 CO₂ 浓度预测将达到 $600 \sim 800 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ^[19]。大气中 CO₂ 浓度升高必然会对植物的光合作用产生影响。C3 与 C4 作物的光合机理存在不同之处, 相比于 C3 作物, C4 作物具有更好的对低浓度 CO₂ 的利用能力, 对于 CO₂ 浓度的升高反应相对不敏感^[20]。

模型拟合出的光合 CO₂ 响应参数之间存在一定的关系。对大豆叶片 CCP 与光呼吸速率的关系研究发现, 光呼吸速率与初始羧化速率的比值与 CO₂ 补偿点的值在同一方向上变化^[21]。在叶子飘模型中, 当 CO₂ 饱和系数 (γ) 保持不变, CO₂ 抑制系数 (β) 越高越容易出现光抑制现象, CSP 随之降低; 当 β 保持不变, γ 越高越容易达到光饱和点, CSP 随之降低^[22]。不同物种和不同环境条件下, 植物光合 CO₂ 参数间的关系并不固定。

不同种类的植物光合特性不同。C4 植物的最大净光合速率明显高于 C3 作物。同属 C4 作物的玉米最大净光合速率又高于甘蔗^[23]。同一物种不同品种 (或变种) 的叶片光合 CO₂ 响应参数也有较大差异^[24-25]。研究表明, 不同品种的甘蔗 A_{\max} 变化范围在 $19 \sim 39 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[26]。品种的光合 CO₂ 特性影

响作物的产量和品质。在进行作物生长模拟、作物育种和栽培管理时，必须充分考虑不同品种在光合特性上的差异。

甘蔗是生长在热带、亚热带地区的高光效 C₄ 植物，具有光呼吸速率低、光合效率高、产能高等特点^[27-28]。甘蔗是最重要的糖料作物，同时还是轻工、化工和能源工业的重要原料。作物的光合作用是作物生长发育以及产量形成的基础^[29-30]。目前未见对于 C₄ 作物甘蔗的光合 CO₂ 响应的研究，其对于 CO₂ 浓度升高的反应尚不明确。叶子飘模型可以很好地拟合 C₃ 植物和部分 C₄ 植物的光合 CO₂ 曲线，但尚未见到该模型用于甘蔗光合 CO₂ 响应模拟的报道。本研究探讨 3 种模型对甘蔗光合 CO₂ 曲线拟合的适用性，挑选最适的拟合模型，从而为品种光合 CO₂ 参数研究提供计算工具；同时探究甘蔗光合 CO₂ 参数之间的相关性，以期了解甘蔗光合的生理参数之间的变化规律，并以不同参数间的相关性为依据将甘蔗 CO₂ 参数进行分类分析，从而为甘蔗高产栽培提供理论依据；计算不同品种甘蔗的光合 CO₂ 响应生理特性，探究大气 CO₂ 浓度增加对不同品种甘蔗的生理生态影响，为筛选光合特性好的甘蔗品种提供依据。

1 资料与方法

1.1 研究地点概况

观测在云南省农业科学院甘蔗研究所 (103°15'N, 23°42'E, 1055m) 甘蔗试验田进行。位于云南省开远市，地处云南高原南部，红河州中部，属亚热带高原季风气候，具有夏长无冬、春秋相连、日温差大，干湿季明显、常年多干旱的气候特点。年平均降水 740mm，年平均气温 19.8℃，年日照时数 2200h，全年无霜期 340d。雨季集中在 5-10 月，雨热同期而无酷暑，年平均气温较稳定。试验地土壤有机质含量为 20.5g·kg⁻¹，全氮 1.64g·kg⁻¹，全磷 0.67g·kg⁻¹，全钾 13.70g·kg⁻¹，碱解氮 80.79mg·kg⁻¹，速效磷 9.81mg·kg⁻¹，速效钾 112.78mg·kg⁻¹，pH6.0。

根据不同品种甘蔗的种植面积、品种特性综合考虑，选择 6 个甘蔗品种进行试验：(1) 新台糖 22 (ROC22)，其综合性状好，在南方四省甘蔗主要种植区的种植面积最大；(2) 云蔗 99-91 (YZ99-91)，蔗糖含量高；(3) 云蔗 03-194 (YZ03-194)，强宿根、抗旱；(4) 云蔗 03-1413 (YZ03-1413)，为中晚熟品种；(5) 桂糖 02-467 (GT02-467)，品种植株高大，

出苗、分蘖率高，有效茎多；(6) 闽糖 69-421 (MT69-421)，为试验地所在省份 (云南) 主栽品种之一。试验设 18 个小区 (6 品种×3 重复)，小区规格为 6m×8m。甘蔗行距 1m，种植密度为 12000 株·hm⁻²。小区外种有 1~2 行甘蔗作为保护带。

1.2 光合 CO₂ 响应曲线的测定

观测于 2016 年 7 月在甘蔗品种对比小区试验田进行。每天进行一个品种甘蔗的光合 CO₂ 响应测定，每个品种在 3 个小区各取一片叶片测定，每个品种共测得 3 组数据。各品种甘蔗均处于相同的生育期，观测时间跨度为 8d。观测期间夜晚持续降雨、白天晴天光照充足。

在晴天的 9:00-12:00 时段用 LI-6400XT 型便携式光合测定系统 (Li-Cor Inc., USA) 测定甘蔗叶片光合 CO₂ 响应曲线，每小区选择 1 棵代表性植株选其倒 2 叶或倒 3 叶测定。光合 CO₂ 响应作用进行时，生成的反应底物具有一定的滞后性，所以，观测时仪器控制的 CO₂ 浓度先从大气浓度 (约 400μmol·mol⁻¹) 降至 50μmol·mol⁻¹，再从大气浓度升至 1500μmol·mol⁻¹；共设置 11 个 CO₂ 梯度，依次为 400、300、200、100、50、200、400、600、800、1000、1500μmol·mol⁻¹。样品室固定光强设置为 1200μmol·m⁻²·s⁻¹。首先对叶片进行光强为 1200μmol·mol⁻¹、CO₂ 浓度为 400μmol·mol⁻¹ 的光诱导，持续约 15min，待仪器稳定后开始测定。测定时叶片位置保持在植株的原方位。每个 CO₂ 浓度的观测时长设为 120~180s。

将测得的点用光滑曲线连接，取 CO₂ 浓度为 0μmol·mol⁻¹ 时的测量值作为呼吸速率 (R_p) 的实测值，取曲线与 x 轴交点的目测值作为 CO₂ 补偿点 (CCP) 的实测值，用直线拟合低 CO₂ 浓度下的响应曲线的斜率作为初始羧化速率 (η) 的实测值；使用二项式模型拟合光合 CO₂ 曲线，得到的最大净光合速率 (A_{max}) 以及 CO₂ 饱和点 (CSP) 作为实测值。

1.3 光合 CO₂ 响应模型

分别采用有生理意义的直角双曲线模型 (RH)、非直角双曲线模型 (NRH) 和叶子飘模型 (Ye) 对甘蔗叶片的光合 CO₂ 响应曲线进行模拟。

(1) 直角双曲线模型

$$P_n = \frac{\eta A_{\max} C_a}{A_{\max} + \eta C_a} - R_p \quad (1)$$

当 P_n=0 时，得到 CO₂ 补偿点 CCP 为

$$CCP = \frac{R_p A_{max}}{\eta(A_{max} - R_p)} \quad (2)$$

式中, P_n 为净光合速率 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), A_{max} 为 CO_2 饱和时的最大净光合作用速率 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), η 为初始羧化速率即 CO_2 响应曲线的初始斜率, C_a 为样品室内 CO_2 浓度 ($\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$), R_p 为呼吸速率 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。

(2) 非直角双曲线模型

$$P_n = \frac{\eta C_a + A_{max} - \sqrt{(\eta C_a + A_{max})^2 - 4\theta\eta C_a A_{max}}}{2\theta} - R_p \quad (3)$$

当 $P_n=0$ 时, 得到 CO_2 补偿点 CCP 为

$$CCP = \frac{A_{max}R_p - \theta R_p^2}{\eta(A_{max} - R_p)} \quad (4)$$

式中, θ 是反应非直角双曲线弯曲程度的曲角参数, 取值在 $0 \sim 1$ 。当 $\theta=0$ 时即转化为直角双曲线; 当 $\theta=1$ 时, 即转化为 Blackman 曲线^[31]。

(3) 叶子飘模型

$$P_n = \eta \frac{1 - \beta C_a}{1 + \gamma C_a} C_a - R_p \quad (5)$$

式中, β 为 CO_2 抑制系数, γ 为 CO_2 饱和系数。当 $\beta = 0$ 时, CO_2 响应曲线没有极点, 不存在 CO_2 抑制, 且令 $\gamma = \eta/A_{max}$, 则叶子飘模型退化为直角双曲线模型^[22]。

当 $P_n=0$ 时, 得到 CO_2 补偿点 CCP 为

$$CCP = \frac{\eta - R_p\gamma - \sqrt{(\eta - R_p\gamma)^2 - 4\eta\beta R_p}}{2\eta\beta} \quad (6)$$

通过 $d(P_n)/d(C_a)=0$, 计算 CO_2 饱和点 CSP 为

$$CSP = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)/\beta} - 1}{\gamma} \quad (7)$$

当 $C_a=CSP$ 时

$$A_{max} = \eta \frac{1 - \beta CSP}{1 + \gamma CSP} CSP - R_p \quad (8)$$

取同一品种 3 个重复的平均值作为比较不同模型拟合效果以及计算光合 CO_2 参数相关性的数据; 在不同品种间参数的方差分析中, 使用同一品种的 3 个重复值分别作为拟合数据计算同一品种甘蔗的 3 组光合 CO_2 参数从而进行方差分析。

选择模拟效果最好的光合 CO_2 响应模型, 采用一元一次线性回归法分析光合 CO_2 响应参数之间的相互关系及显著性, 对不同品种的各参数进行方差分析 (ANOVA)。统计分析均采用 SPSS13.0 软件完成。

2 结果与分析

2.1 模拟甘蔗叶片 CO_2 响应曲线的最适模型选择

3 个模型对 6 个甘蔗品种 CO_2 响应曲线的拟合结果见图 1。由图可见, 当 CO_2 浓度在 $0 \sim 600\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 范围内, 6 个品种甘蔗叶片的净光合速率 P_n 均随 CO_2 浓度升高而快速增加; 当 CO_2 浓度超过 $600\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时, 随着 CO_2 浓度的升高, 净光合速率升高缓慢并稳定在一定水平。6 个品种甘蔗在试验设定的浓度梯度下均未出现 CO_2 抑制现象。从模型的拟合度来看, 非直角双曲线模型和叶子飘模型拟合不同品种 CO_2 响应曲线时 r^2 均大于 0.99。

进一步对比各模型拟合曲线参数与实测值, 结果见表 1。由表可见, 直角和非直角双曲线模型得到的 A_{max} 分别高于实测值 33.8% ~ 57.3% 和 2.7% ~ 17.7%, 叶子飘模型得到的 A_{max} 与实测值最相近, 拟合效果最好。直角双曲线模型和叶子飘模型得到的 η 值与实测值的平均误差分别为 194.5% 与 81.7%, 非直角双曲线模型得到的 η 值与实测值的平均误差为 6.6%, 模拟效果最好。非直角双曲线模型拟合的 6 个品种甘蔗的 R_p 和 CCP 均为负值, 不符合常理。叶子飘模型、直角双曲线模型拟合的 R_p 与实测值的平均误差分别为 64.9% 和 137.5%, 叶子飘模型拟合效果较好; 叶子飘模型、直角双曲线模型拟合出的 CCP 与实测值的平均误差分别为 65.7% 和 22.9%, 直角双曲线模型拟合效果较好。直角和非直角双曲线模型无法给出 CSP, 叶子飘模型可以直接得到接近实测值的 CSP。综上所述, 叶子飘模型拟合的 A_{max} 值、 R_p 值最接近实测值, 并可以直接得到与实测值相近的 CSP, r^2 大于 0.99, 对甘蔗的光合 CO_2 响应曲线拟合效果最好。

2.2 叶子飘模型拟合的甘蔗叶片光合 CO_2 响应参数间的相互关系

通过研究甘蔗光合 CO_2 响应参数之间的相关性, 可以探究甘蔗光合参数间的联系及其原理, 明确甘蔗光合过程中生理生态的变化机制, 同时也可以依据参数间的关系将参数进行分类分析。采用叶子飘模型模拟甘蔗叶片光合 CO_2 响应曲线, 分析 CO_2 响应参数之间的相互关系。光合 CO_2 响应参数中, R_p 反应了植物本身能量损耗速率; η 反应了植物对较低浓度 CO_2 的利用效率, η 越高, 说明植物叶片光合作用对低浓度 CO_2 的同化能力越强; CCP 是植物叶片的光合同化作用与呼吸消耗相同时 CO_2 的浓度, 反

应了植物对低浓度 CO₂ 利用的能力，与反应植物对高浓度 CO₂ 利用范围的参数 CSP 同为植物利用 CO₂ 能力的重要指标。研究发现，甘蔗的 R_p 与 η、CCP 呈显著正相关 (P<0.05)，说明甘蔗对低浓度 CO₂ 的利用效率和利用能力与其消耗光合产物的速率呈正比，同时，R_p/CCP 与 η 之间也存在极显著正相关关系 (P<0.001) (图 2)。R_p、η 与 CSP 呈显

著负相关 (P<0.05)，表明同时具有高 CO₂ 利用效率和高光合产物消耗速率的甘蔗品种，较易达到 CO₂ 饱和点，其对高浓度 CO₂ 利用能力较差。此外，研究还发现，η 与 γ 呈极显著正相关 (P<0.01)，R_p 与 γ 呈显著正相关 (P<0.05)，β 与 A_{max}、η、γ、CSP 与 γ 均呈显著负相关 (P<0.05)，其它参数之间的相关性不明显 (表 2)。

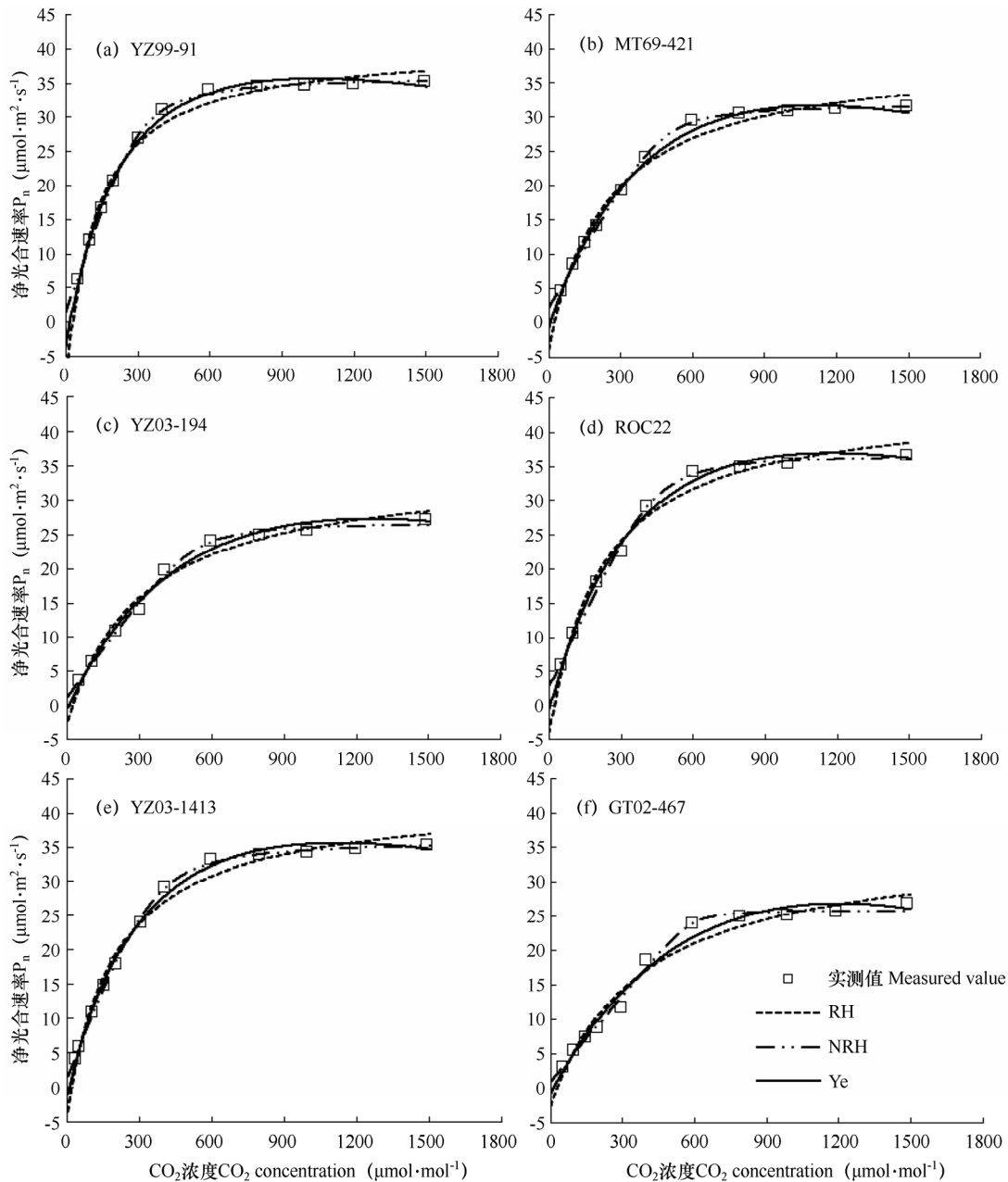


图 1 三个模型对 6 个甘蔗品种叶片光合 CO₂ 响应曲线的拟合结果

Fig. 1 Photosynthetic CO₂ response curve of six sugarcane varieties fitted by three models

注：RH 为直角双曲线模型；NRH 为非直角双曲线模型；Ye 为叶子飘模型。下同。

Note：RH is rectangular hyperbola model, NRH is nonrectangular hyperbola model, Ye is Ye model. The same as below.

表 1 不同模型拟合的 6 个甘蔗品种叶片光合 CO₂ 响应参数

Table 1 Photosynthetic CO₂ response parameters of six sugarcane varieties fitted by different models

品种 Variety	模型 Model	参数 Parameter								r ²
		A _{max}	η	θ	β (10 ⁻⁴)	γ (10 ⁻⁴)	R _p	CSP	CCP	
YZ99-91	RH	49.89	0.409	ND	ND	ND	9.33	ND	28	0.983
	NRH	34.62	0.106	0.925	ND	ND	-1.41	ND	-13	1.000
	Ye	35.71	0.229	ND	1.6	38.7	3.79	1038	18	0.998
	实测值 Measured value	38.95	0.095	ND	ND	ND	2.00	1046	21	ND
YZ03-194	RH	37.13	0.116	ND	ND	ND	2.19	ND	20	0.978
	NRH	25.55	0.047	0.966	ND	ND	-1.40	ND	-29	0.998
	Ye	27.35	0.076	ND	2.3	11.5	0.28	1260	4	0.994
	实测值 Measured value	28.5	0.048	ND	ND	ND	1.34	1151	28	ND
YZ03-1413	RH	45.70	0.230	ND	ND	ND	3.51	ND	17	0.987
	NRH	34.45	0.089	0.923	ND	ND	-1.59	ND	-18	0.999
	Ye	35.60	0.153	ND	1.9	23.9	1.02	1123	7	0.998
	实测值 Measured value	38.28	0.084	ND	ND	ND	1.73	1078	20	ND
MT69-421	RH	43.17	0.179	ND	ND	ND	3.83	ND	24	0.982
	NRH	29.77	0.061	0.966	ND	ND	-2.22	ND	-37	0.999
	Ye	31.73	0.107	ND	2.4	15.3	0.68	1121	6	0.997
	实测值 Measured value	34.15	0.064	ND	ND	ND	1.81	1130	28	ND
ROC22	RH	48.71	0.226	ND	ND	ND	4.10	ND	20	0.983
	NRH	34.14	0.074	0.957	ND	ND	-2.88	ND	-39	0.999
	Ye	37.02	0.138	ND	2.0	19.5	0.57	1169	4	0.996
	实测值 Measured value	39.4	0.080	ND	ND	ND	2.18	1097	27	ND
GT02-467	RH	38.63	0.101	ND	ND	ND	2.62	ND	28	0.966
	NRH	25.02	0.042	0.993	ND	ND	-0.89	ND	-21	0.996
	Ye	26.83	0.066	ND	2.9	7.2	0.77	1203	12	0.990
	实测值 Measured value	32.0	0.039	ND	ND	ND	1.36	1142	35	ND

注：A_{max} 为最大净光合速率 (μmol·m⁻²·s⁻¹)，η 为羧化速率，θ 为非直角双曲线的凸度，β 为 CO₂ 抑制系数，γ 为 CO₂ 饱和系数，R_p 为呼吸速率 (μmol·m⁻²·s⁻¹)，CCP 为 CO₂ 补偿点 (μmol·mol⁻¹)，CSP 为 CO₂ 饱和点 (μmol·mol⁻¹)，r² 为决定系数，ND 表示无数据。下同。

Note: A_{max} is the maximum net photosynthetic rate(μmol·m⁻²·s⁻¹), η is the initial carboxylation rate, θ is the convexity of nonrectangular hyperbolic curve, β is the inhibition coefficient, γ is the saturation coefficient, R_p is the respiration rate(μmol·m⁻²·s⁻¹), CCP is the CO₂ compensation point(μmol·mol⁻¹), CSP is the CO₂ saturation point(μmol·mol⁻¹), r² is the coefficient of determination, ND means no data. The same as below.

2.3 叶子飘模型拟合的甘蔗品种间 CO₂ 响应参数的比较

采用叶子飘模型模拟每个品种甘蔗叶片光合 CO₂ 响应曲线，比较不同品种的光合 CO₂ 响应参数，6 个品种甘蔗的 A_{max} 平均值为 33.2±3.7μmol·m⁻²·s⁻¹，η 平均值为 0.134±0.069μmol·μmol⁻¹，CSP 平均值为 1151±66μmol·mol⁻¹，CCP 平均值为 7.8±5.4μmol·mol⁻¹，R_p 平均值为 1.443±1.487μmol·m⁻²·s⁻¹，由表 3 可见。各品种间 CCP 差别并不显著，但 A_{max}、η、CSP、

R_p、γ、β 差异均显著 (表 3)。

A_{max} 是植物在 CO₂ 饱和点处达到的最大净光合速率，反映植物叶片光合电子传递能力和磷酸化的活性以及对高浓度 CO₂ 的利用能力。由表 3 可见，ROC22、YZ99-91、YZ03-1413 品种 A_{max} 值与 YZ03-194 差别显著，以 ROC22 最大，YZ03-194 最小，其它品种居中。说明品种 ROC22、YZ99-91、YZ03-1413 的潜在最大光合高，对高浓度 CO₂ 的利用能力强。

表 2 叶子飘模型拟合的甘蔗叶片光合 CO₂ 响应参数间的相关系数

Table 2 Correlation between photosynthetic CO₂ response parameters fitted by Ye model

参数 Parameter	A _{max}	η	β	γ	R _p	CSP
η	0.811					
β	-0.831*	-0.905*				
γ	0.762	0.994**	-0.914*			
R _p	0.430	0.865*	-0.636	0.881*		
CSP	-0.702	-0.881*	0.656	-0.861*	-0.816*	
CCP	0.088	0.575	-0.228	0.584	0.885*	-0.638

注：*表示 P<0.05，**表示 P<0.01。下同。

Note: * is P<0.05, ** is P<0.01. The same as below.

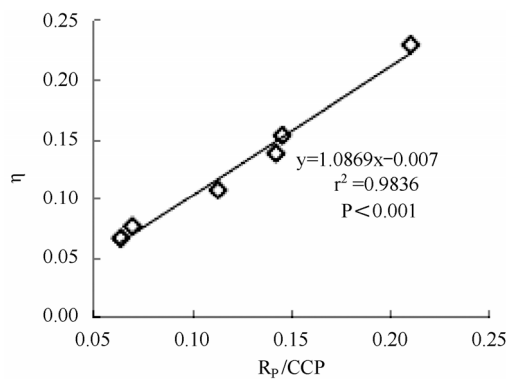


图 2 叶子飘模型拟合的 Rp/CCP 与 η 间的关系

Fig. 2 Correlation between Rp/CCP and η fitted by Ye model

由表 3 还可见，不同品种甘蔗的 η 和 γ 大小排序以及差异显著性基本一致，表现为 YZ99-91 与 YZ03-194、MT69-421、ROC22、GT02-467 差异显

著，YZ99-91 最大，YZ03-1413 居中，其它品种均较小；同时因 R_p 与 η 之间也呈显著正相关关系，不同品种甘蔗的 R_p 大小排序以及差异显著性与 η 相似，即 YZ99-91 最大，YZ03-1413 次之，其它品种的 R_p 较小且与 YZ99-91 差异显著。说明品种 YZ99-91 具有最高的能量损耗速率和低浓度 CO₂ 利用效率，其次是 YZ03-1413，其它品种的低浓度 CO₂ 利用效率和能量损耗速率显著低于 YZ99-91。

各品种 CSP 与 η、γ、R_p 呈显著负相关关系，CSP 值以 YZ03-194、GT02-467 最大，YZ99-91 最小，其它品种居中。CSP 反应着植物对环境 CO₂ 浓度的适应能力，YZ99-91 对高 CO₂ 浓度的适应能力较弱，其它品种甘蔗的 CSP 均显著大于 YZ99-91。β 值以 MT69-421 最大，YZ99-91、YZ03-1413 较小，其它品种居中。

综上所述可以发现，YZ03-194、GT02-467、ROC22 三个品种甘蔗具有很低的 R_p 和 CCP，但 YZ03-194 的 A_{max} 值显著小于其它品种，GT02-467 的 A_{max} 值也较小，品种 ROC22 的 A_{max} 最高，在低 CCP、R_p 的同时具有最高的光合作用潜力。品种 YZ99-91 的 η、R_p、CCP 值均为最高而 CSP 值最低，说明 YZ99-91 的羧化速率和呼吸速率都很高，在 CO₂ 浓度相对较低时达到了 CO₂ 饱和，这可能是由于其 Rubisco 酶活性较高。除 YZ99-91 以外 5 个品种的甘蔗 CSP 都大于 1100 μmol·mol⁻¹，说明这 5 个品种在较高的 CO₂ 浓度下也不容易产生光合 CO₂ 抑制现象。

表 3 叶子飘模型拟合的不同品种甘蔗叶片光合 CO₂ 响应参数比较

Table 3 Photosynthetic CO₂ response parameters and ANOVA of six sugarcane varieties fitted by Ye model

品种 Varieties	A _{max}	η	β (10 ⁻⁴)	γ (10 ⁻⁴)	R _p	CSP	CCP
YZ99-91	35.75aA	0.248aA	1.56cB	41.8aA	4.24aA	1043bB	17aA
YZ03-194	27.22bA	0.082bB	2.4abcAB	12.8bB	0.54bA	1249aA	3aA
YZ03-1413	35.57aA	0.170abAB	1.8cAB	26.7abAB	1.93abA	1144abAB	10aA
MT69-421	33.08abA	0.081bB	3.3aA	68.9bB	0.76bA	1143abAB	9aA
ROC22	37.05aA	0.147bAB	2.0bcAB	21.0bAB	0.97bA	1158abAB	5aA
GT02-467	30.78abA	0.074bB	3.0abAB	6.9bB	0.22bA	1172aAB	3aA

注：光合 CO₂ 响应参数是每个品种 3 组重复数据使用叶子飘模型拟合后得到的平均值。小写字母表示品种间在 0.05 水平上的差异显著性，大写字母表示品种间在 0.01 水平上的差异显著性。

Note: The values are the mean value of parameters individually fitted by the Ye model from three repeated measurement of P_n. Lowercase indicates the difference significance among varieties at 0.05 level, and capital letter indicates the difference significance among varieties at 0.01 level.

3 结论与讨论

3.1 结论

本研究中,叶子飘模型拟合的 A_{\max} 值、CSP 值、 R_p 值最接近实测值,并可以直接得到与实测值相近的 CSP, r^2 大于 0.99,对甘蔗的光合 CO_2 响应曲线拟合效果最好;非直角双曲线模型拟合出的 η 与实测值最接近,但拟合出的 R_p 和 CCP 均为负值;直角双曲线模型拟合效果较差。

研究甘蔗光合 CO_2 参数间相互关系发现:(1) R_p 与 η 、CCP 呈显著正相关 ($P < 0.05$),不同品种甘蔗对低 CO_2 浓度的利用效率和利用能力与其能量消耗速率呈正比。(2) R_p/CCP 与 η 之间也存在极显著正相关关系 ($P < 0.001$)。(3) R_p 、 η 与 CSP 呈显著负相关 ($P < 0.05$),低浓度 CO_2 利用效率高同时能量消耗速率高的甘蔗品种,较易达到 CO_2 饱和点,其对高浓度 CO_2 利用能力较差。

ROC22 具有很低的 R_p 、CCP 和最高的 A_{\max} ,光合特性最好。品种 YZ99-91 的 η 、 R_p 、CCP 值均为最高而 CSP 值最低。除 YZ99-91 外五个品种甘蔗的 CSP 都较大,能适应大气中 CO_2 浓度的升高。

3.2 讨论

直角双曲线模型未考虑曲线的弯曲程度,模拟光合 CO_2 响应曲线时必须增高初始斜率才能使曲线符合点的分布^[32],这样常常导致 η 变得很大。为此, Thornley 等^[4]引入了非直角双曲线模型。非直角双曲线的拐点比直角双曲线更明显,在高 CO_2 浓度下变化更平缓,所得 A_{\max} 和 η 更小、更接近实际^[33-34]。本研究中,非直角双曲线模型拟合出的 η 值与实测值最为接近,任博等^[35]在对栓皮栎 (*Q. variabilis*) 和刺槐 (*R. pseudoacacia*) 的研究中也得到类似的结果。但非直角双曲线模型拟合出的 6 个品种甘蔗的 R_p 和 CCP 均为负值,不合常理,与任博等^[35-36]对 C3 植物的光合 CO_2 响应结果均不同。这可能是因为 C4 植物对 CO_2 的响应与 C3 植物的机理不同。非直角双曲线模型是否能应用于 C4 作物甘蔗的 CO_2 响应曲线的拟合,需要进一步的研究。由于直角双曲线和非直角双曲线都是渐近线,无法给出 CO_2 饱和点,所得 A_{\max} 偏高^[35-36],且无法模拟植物光合作用的 CO_2 抑制现象^[16]。为解决这些难题, Ye (2007) 在直角双曲线模型基础上减去一个因子,引入了抑制项和饱和项,构建直角双曲线修正模型,后被称为叶子飘模型 (Ye model)^[8]。叶子飘模型可直接得到

CO_2 饱和点,所得 A_{\max} 与实测值最为接近^[16,35-36]。

η 与 R_p/CCP 呈显著正相关,这可能是因为呼吸速率与初始光能利用率是决定植物 CO_2 补偿点变化的两个最重要因素,与 C3 作物的研究结果相似^[21,37];同时, η 与 R_p 呈显著正相关,与 C3 作物的研究结果有区别。C3 植物光呼吸和碳同化的第一步反应发生在同一活性中心,并都由 Rubisco 酶催化, CO_2 和 O_2 互为竞争性抑制剂, η 升高时,光呼吸被抑制。而 C4 植物具有在 Rubisco 位点上提高 CO_2 分压的机制, O_2 的升高并不会抑制羧化反应^[20], η 与 R_p 呈显著正相关可能是因为 Rubisco 酶活性升高使羧化反应和呼吸速率同时增高。 R_p 、 η 与 CSP 呈显著负相关,这可能是因为植物羧化速率高,对 CO_2 利用率高,使植物能在相对较低的 CO_2 浓度下光合速率达到最大值。 β 反映 CO_2 抑制程度, γ 反映 CO_2 饱和程度。叶子飘等^[22]提出, β 和 γ 越大,则植物越容易受抑制,而本研究发现 β 与 γ 呈极显著负相关。

相比于 C3 植物,6 个品种甘蔗的光呼吸速率都较低,这是因为 C4 植物有在 Rubisco 点位上提高 CO_2 分压的机制, Rubisco 的加氧反应几乎全部被抑制,从而使 C4 植物的光呼吸速率降到最低值,这也使得 C4 植物的 CCP 值较低^[20]。CCP 是区分 C3 和 C4 作物的重要参数, C3 作物 CCP 较高,一般大于 $30\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, C4 植物的 CCP 较低^[21],6 个品种甘蔗的 CCP 取值范围在 $3\sim 17\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,品种间差别不显著。低 CCP、 R_p 的作物品种常具有产量高的特点,因此,这两个特性常被当作选育高产品种的指标^[38]。ROC22 是从台湾省引进的甘蔗品种,具有产量高、含糖量高、抗旱及抗倒伏能力强等优点^[39],种植面积最大,是中国甘蔗主产区的主栽品种,拥有最高的光合作用潜力以及低 CCP 和 R_p ,具有较好的光合特性和高产潜力,并能适应大气中 CO_2 浓度的升高。

参考文献 References

- [1] Valle R, Mishoe J W, Campbell W J, et al. Photosynthetic responses of 'Bragg' soybean leaves adapted to different CO_2 environments[J]. Crop Science, 1985, 25(2): 333.
- [2] Baly E C. The kinetics of photosynthesis[J]. Proceedings of the Royal Society of London Series B (Biological Sciences), 1935, 117(804): 218-239.
- [3] 康华靖, 陶月良, 权伟, 等. 植物光合 CO_2 响应模型对光下(暗)

- 呼吸速率拟合的探讨[J].植物生态学报,2014,38(12):1356-1363.
- Kang H J,Tao Y L,Quan W,et al.Fitting mitochondrial respiration rates under light by photosynthetic CO₂ response models[J].Chinese Journal of Plant Ecology,2014,38(12):1356-1363.(in Chinese)
- [4]Thornley J H M.Mathematical models in plant physiology[J].London:Academic Press,1976.
- [5]刘晓萌,于凌飞,黄耀,等.CO₂ 浓度升高下粳稻叶片光合作用对光强变化的响应[J].生态学杂志,2018,37(4):1051-1057.
- Liu X M,Yu L F,Huang Y,et al.Responses of photosynthesis in leaves of *Japonica* rice to light intensity at elevated CO₂ concentration[J].Chinese Journal of Ecology,2018,37(4):1051-1057.(in Chinese)
- [6]Jassby A D,Platt T.Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton[J].Limnology and Oceanography,1976,21(4):540-547.
- [7]Ye Z P.A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*[J].Photosynthetica,2007,45(4):637-640.
- [8]Lobo F D A,Barros M P D,Dalmagro H J,et al.Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel:a critical look at the models[J].Photosynthetica,2014,52(3):479-480.
- [9]Farquhar G D,Caemmerer S V,Berry J A.A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species[J].Planta,1980,149(1):78-90.
- [10]Yin X,Struik P C.The energy budget in C4 photosynthesis: insights from a cell-type-specific electron transport model [J].New Phytologist,2018,218(3):986-998.
- [11]Kyei-Boahen S,Lada R,Astatkie T,et al.Photosynthetic response of carrots to varying irradiances[J].Photosynthetica,2003,41(2):301-305.
- [12]YU Q,Zhang Y Q,Liu Y F,et al.Simulation of the stomatal conductance of winter wheat in response to light, temperature and CO₂ changes[J].Annals of Botany,2004,93(4):435-441.
- [13]Leakey A D B,Uribelarrea M,Ainsworth E A,et al.Photosynthesis, productivity,and yield of maize are not affected by open-air elevation of CO₂ concentration in the absence of drought[J].Plant Physiology,2006,140(2):779-790.
- [14]陈兰英,黎云祥,钱一凡,等.改进指数模型对紫茉莉光合-光响应及 CO₂ 响应适用性研究[J].广西植物,2013,33(6):839-845.
- Chen L Y,Li Y X,Qian Y F,et al.Applications studies of the modified exponential model on photosynthesis:light response and CO₂ response curves of *Mirabilis jalapa*[J].Guihaia,2013,33(6):839-845.(in Chinese)
- [15]von Caemmerer S.Steady-state models of photosynthesis [J].Plant,Cell and Environment,2013,36(9):1617-1630.
- [16]叶子飘,于强.光合作用对胞间和大气 CO₂ 响应曲线的比较[J].生态学杂志,2009,28(11):2233-2238.
- Ye Z P,Yu Q.A comparison of response curves of winter wheat photosynthesis to flag leaf intercellular and air CO₂ concentrations[J].Chinese Journal of Ecology,2009,28(11):2233-2238.(in Chinese)
- [17]马久蓉,高松,闫明,等.野生东北草莓与栽培草莓光合特性的比较[J].江苏农业科学,2018,46(5):132-134.
- Ma J R,Gao S,Yan M,et al.Comparative study on photosynthetic characteristics between wild *Fragaria mandschurica* and cultivated strawberry[J].Jiangsu Agricultural Sciences,2018,46(5):132-134.(in Chinese)
- [18]IPCC.Climate change 2013:the physical science basis[R].Cambridge:Cambridge University Press,2013.
- [19]Knobl A,Veldkamp E.Global change:indirect feedbacks to rising CO₂[J].Nature,2011,475(7355):177-8.
- [20]Lambers H,Chapin III F S,Pons T L.Plant physiological ecology[M].Springer,2008:11-144.
- [21]蔡时青,许大全.大豆叶片 CO₂ 补偿点和光呼吸的关系[J].植物生理学报,2000,26(6):545-550.
- Cai S Q,Xu D Q.Relationship between the CO₂ compensation point and photorespiration in soybean leaves [J].Journal of Plant Physiology and Molecular Biology,2000,26(6):545-550.(in Chinese)
- [22]叶子飘,康华靖.植物光响应修正模型中系数的生物学意义研究[J].扬州大学学报(农业与生命科学版),2012,33(2):51-57.
- Ye Z P,Kang H J.Study on biological significance of coefficients in modified model of photosynthesis-irradiance[J].Journal of Yangzhou University,2012,33(2):51-57.(in Chinese)
- [23]Crafts-Brandner S J,Salvucci M E.Sensitivity of

- photosynthesis in a C4 plant, maize, to heat stress[J]. *Plant Physiology*, 2002, 129(4): 1773-1780.
- [24] 郝祺, 陆佩玲, 房世波, 等. 黄淮海地区冬小麦光合作用参数的取值范围[J]. *中国农业气象*, 2009, 30(1): 74-78.
Hao Q, Lu P L, Fang S B. Range of parameter values in photosynthesis model of winter wheat in Huang-Huai-Hai areas[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2009, 30(1): 74-78. (in Chinese)
- [25] 钟楚, 王毅, 简少芬, 等. 云南玉溪烟区两烟草品种叶片光合作用对光和 CO₂ 的响应[J]. *中国农业气象*, 2010, 31(3): 436-441.
Zhong C, Wang Y, Jian S F, et al. Photosynthetic response to light and CO₂ of two tobacco cultivars in Yuxi of Yunnan province[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2010, 31(3): 436-441. (in Chinese)
- [26] Moore P H, Botha F C. *Physiology, biochemistry and functional biology of sugarcane*[M]. Wiley-Blackwell, New Jersey, 2014: 121-325.
- [27] Irvine J E. Sugar-cane[A]. *Potential productivity of field crops under different environments*[C]. IRRI, Los Banos, Philippines, 1983: 361-381.
- [28] 刘建波, 彭懿, 陈秋波. 海南甘蔗种植的气候适宜性分析及区划[J]. *中国农业气象*, 2009, 30(S2): 254-256.
Liu J B, Peng Y, Chen Q B. Climate suitability and regionalization of sugar cane cultivation in Hainan [J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2009, 30(S2): 254-256. (in Chinese)
- [29] 李永秀, 杨再强, 张富存. 光合作用模型在长江下游冬麦区的适用性研究[J]. *中国农业气象*, 2011, 32(4): 588-592.
Li Y X, Yang Z Q, Zhang F C. Applicability of different photosynthesis models for winter wheat in the lower Yangtze River[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2011, 32(4): 588-592. (in Chinese)
- [30] 钟楚, 朱勇. 几种光合作用光响应模型对烟草的适用性分析[J]. *中国农业气象*, 2013, 34(1): 74-80.
Zhong C, Zhu Y. Applicability analysis about different photosynthetic light response models for tobacco[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2013, 34(1): 74-80. (in Chinese)
- [31] Ogren E. Convexity of the photosynthetic light-response curve in relation to intensity and direction of light during growth[J]. *Plant Physiology*, 1993, 101(3): 1013-1019.
- [32] Johnson I R, Parsons A J, Ludlow M M. Modelling photosynthesis in monocultures and mixtures[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1989, 16(6): 501-516.
- [33] Koyama K, Kikuzawa K. Geometrical similarity analysis of photosynthetic light response curves, light saturation and light use efficiency[J]. *Oecologia*, 2010, 164(1): 53-63.
- [34] Calama R, Puertolas J, Madrigal G, et al. Modeling the environmental response of leaf net photosynthesis in *Pinus pinea* L. natural regeneration[J]. *Ecological Modelling*, 2013, 251: 9-21.
- [35] 任博, 李俊, 同小娟, 等. 太行山南麓栓皮栎和刺槐光合作用 -CO₂ 响应模拟[J]. *应用生态学报*, 2018, 29(1): 1-10.
Ren B, Li J, Tong X J, et al. Simulation on photosynthetic-CO₂ response of *Quercus variabilis* and *Robinia pseudoacacia* in the southern foot of the Taihang Mountain, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(1): 1-10. (in Chinese)
- [36] 李丽霞, 刘济明, 黄小龙, 等. 不同氮素条件米槁幼苗光合作用对 CO₂ 响应特征[J]. *东北农业大学学报*, 2017, 48(2): 29-36.
Li L X, Liu J M, Huang X L, et al. Response characteristic of *Cinnamomum migao* seedling's photosynthesis to CO₂ in different conditions of nitrogen[J]. *Journal of Northeast Agricultural University*, 2017, 48(2): 29-36. (in Chinese)
- [37] Häusler R E, Kleines M, Uhrig H, et al. Overexpression of phosphoenolpyruvate carboxylase from *Corynebacterium glutamicum* lowers the CO₂ compensation point (Γ^*) and enhances dark and light respiration in transgenic potato[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50(336): 1231-1242.
- [38] Medrano H, Keys A J, Lawlor D W, et al. Improving plant production by selection for survival at low CO₂ concentrations[J]. *Journal of Experimental Botany*, 1995, 46 (special): 1389-1396.
- [39] Zhao P F, Xia H M, Yang K, et al. Sugarcane yield components and sugar content in ROC22 progeny populations [J]. *International Sugar Journal*, 2016, 118(1406): 26-33.