

DOI: 10.20103/j.stxb.202303280594

康华靖, 李进省, 王复标, 彭春菊, 牛正文, 段世华, 叶子飘. 大豆叶绿素分子光能吸收特性. 生态学报, 2025, 45(3): 1454-1463.

Kang H J, Li J S, Wang F B, Peng C J, Niu Z W, Duan S H, Ye Z P. Investigation on the light energy absorption characteristics of chlorophyll molecules for soybean. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(3): 1454-1463.

## 大豆叶绿素分子光能吸收特性

康华靖<sup>1</sup>, 李进省<sup>2</sup>, 王复标<sup>3</sup>, 彭春菊<sup>1</sup>, 牛正文<sup>1</sup>, 段世华<sup>4</sup>, 叶子飘<sup>3,\*</sup>

1 温州市农业科学研究院浙南作物育种重点实验室, 温州 325006

2 江西省井冈山应用科技学校, 吉安 343000

3 井冈山大学 数理学院生物物理研究所, 吉安 343009

4 井冈山大学 生命科学学院, 吉安 343009

**摘要:**明确叶绿素分子有效光能吸收截面对深入了解植物光合过程具有重要意义。为定量且全面探讨光合色素分子有效光能吸收截面对光强的响应,以大豆(*Glycine max*)为例,设置全日照和遮荫两种光强处理,首先测量 CO<sub>2</sub>浓度分别为 300、400、500 μmol/mol 和 600 μmol/mol 时叶片电子传递速率对光强的响应曲线(*J/I*曲线);测量大豆叶片的叶绿素含量;然后结合光合机理模型计算本征光能吸收截面( $\sigma_{ik}$ )、有效光能吸收截面( $\sigma'_{ik}$ )和捕光色素分子处于激发态的最小平均寿命( $\tau_{min}$ )等光合参数。结果表明,光合机理模型可很好地拟合两种光强条件下不同 CO<sub>2</sub>浓度下大豆叶片的 *J/I*曲线,其决定系数均大于 0.99;不同 CO<sub>2</sub>浓度下,遮荫和全日照下最大电子传递速率( $J_{max}$ )范围分别为 126.03—164.34 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>和 273.33—326.92 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,  $\tau_{min}$ 值范围分别为 16.15—22.93 ms 和 3.65—4.64 ms。与全日照相比,遮荫条件下大豆叶片捕光色素分子的光能吸收能力明显较低,而处于最低激发态的叶绿素分子数则明显较大。相同光照处理下,不同 CO<sub>2</sub>浓度对大豆叶片的  $\sigma_{ik}$ 和  $\tau_{min}$ 值无显著影响,而  $\sigma'_{ik}$ 值随着 CO<sub>2</sub>浓度增加而整体呈减小趋势。以 400 μmol/mol CO<sub>2</sub>浓度时的相关光合参数为例,结合电子传递速率计算公式,首次从叶绿素分子光能吸收特性角度定量解释了全日照条件下大豆叶片具较高  $J_{max}$ 的原因。这为定量研究叶绿素分子有效光能吸收截面提供了新的研究手段。

**关键词:**光能吸收;本征光能吸收截面;有效光能吸收截面;光合机理模型

## Investigation on the light energy absorption characteristics of chlorophyll molecules for soybean

KANG Huajing<sup>1</sup>, LI Jinsheng<sup>2</sup>, WANG Fubiao<sup>3</sup>, PENG Chunju<sup>1</sup>, NIU Zhengwen<sup>1</sup>, DUAN Shihua<sup>4</sup>, YE Zipiao<sup>3,\*</sup>

1 Key Laboratory of Crop Breeding in South Zhejiang, Wenzhou Academy of Agricultural Sciences, Wenzhou 325006, China

2 Jiangxi Jinggangshan School of Science and Technology, Ji'an 343000, China

3 Institute of Biophysics, School of Mathematics and Science, Jinggangshan University, Ji'an 343009, China

4 School of Life Science, Jinggangshan University, Ji'an 343009, China

**Abstract:** Understanding the effective light energy absorption cross-section of chlorophyll molecules is crucial for a deeper insight into the complexities of the plant photosynthetic process. This study investigates how the effective energy absorption cross-section of chlorophyll responds to varying light intensities, aiming to shed light on the underlying reasons for discrepancies in photosynthetic electron transfer rates among plants exposed to different light conditions. We used a portable photosynthesis fluorescence measurement system to capture the response curve of the electron transfer rate to light intensity (*J/I* curve) for soybean (*Glycine max*) leaves under both shaded and full sunlight conditions, with each condition tested

**基金项目:**国家自然科学基金项目(31960054,32260063)

**收稿日期:**2023-03-28; **网络出版日期:**2024-10-21

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yezp@jgsu.edu.cn

across CO<sub>2</sub> concentrations of 300, 400, 500 μmol/mol and 600 μmol/mol. Concurrently, we measured the chlorophyll content of the soybean leaves to provide a comprehensive dataset. Using a photosynthetic mechanistic model, we calculated key parameters: the intrinsic light absorption cross-section ( $\sigma_{ik}$ ), the effective light absorption cross-section ( $\sigma'_{ik}$ ), and the minimum average lifetime ( $\tau_{min}$ ) of the excited state of the pigment molecules. The mechanistic model showed an excellent fit to the  $J/I$  curves of soybean leaves under the tested CO<sub>2</sub> concentrations and light conditions, with a determination coefficient exceeding 0.99. The fitted results revealed significant differences in the maximum electron transport rate values ( $J_{max}$ ) between shaded and full sunlight conditions across all CO<sub>2</sub> concentrations. Specifically,  $J_{max}$  values ranged from 126.03 to 164.34 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> under shade and 273.33 to 326.92 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> under full sunlight. Similarly,  $\tau_{min}$  exhibited distinct ranges: 16.15 to 22.93 ms under shaded conditions and a notably lower range of 3.65 to 4.64 ms under full sunlight. In comparing the two light conditions, the photosynthetic pigment molecules in soybean leaves demonstrated a significantly lower light energy absorption capacity under shade, yet they possessed a higher number of chlorophyll molecules in the lowest excited state. Notably, the values of  $\sigma_{ik}$  and  $\tau_{min}$  were not significantly affected by varying CO<sub>2</sub> concentrations under the same light conditions. In contrast, the  $\sigma'_{ik}$  value decreased as CO<sub>2</sub> concentrations increased. By integrating the calculation formula of the electron transfer rate with relevant photosynthetic parameters at 400 μmol/mol CO<sub>2</sub> concentration, our study quantitatively explains why soybean leaves exhibit a higher  $J_{max}$  under full sunlight. This explanation is based on the light energy absorption characteristics of chlorophyll molecules, providing a novel perspective on the role of pigment molecules in photosynthesis. This research not only advances our understanding of photosynthetic efficiency under varying environmental conditions but also introduces a new methodological approach for quantitatively analyzing the effective energy absorption cross-section of chlorophyll molecules. These advancements are vital for optimizing agricultural practices and managing plant growth in response to changing light conditions and atmospheric CO<sub>2</sub> levels.

**Key Words:** light energy absorption; intrinsic light absorption cross-section; effective light absorption cross-section; photosynthetic mechanistic model

在光合作用的原初反应过程中,捕光色素分子吸收光能之后将由基态跃迁到激发态,然后通过共振的方式把这些激发能传递到附近的捕光色素分子<sup>[1]</sup>。在正常的环境条件下,处于激发态的捕光色素分子一部分激发能以荧光发射和热耗散的方式退激发回到基态,但大多数激发能传递到光系统 II (PS II) 和光系统 I (PSI),使其发生电荷分离<sup>[2]</sup>;在环境胁迫条件下,处于激发态的捕光色素分子除了以上三条途径退激发外,还存在一条由单线态叶绿素分子(<sup>1</sup>Chl\*)变成三线态的叶绿素分子(<sup>3</sup>Chl\*)而退激发的路径(可占所吸收光能的 4%—25%)<sup>[3]</sup>。而 PS II 电荷分离产生的电子则首先传给电子受体——脱镁叶绿素 a 分子(Phe<sup>-</sup>),然后依次经过其他电子受体传到 Cytb6f 和 PSI,最后传给 NADP<sup>+</sup>形成 NADPH。电子传递过程中产生的跨膜质子梯度驱动 ATP 合酶,形成 ATP。由此可见,在由光能转化为化学能的过程中叶绿素分子起着重要的作用<sup>[2]</sup>。因此,明确叶绿素分子光能吸收特性对深入探讨植物光合过程具有重要意义。

当前,从分子物理学的角度描述光合色素分子光能吸收特征的参数有本征光能吸收截面( $\sigma_{ik}$ )、有效光能吸收截面( $\sigma'_{ik}$ )和捕光色素分子处于激发态的最小平均寿命( $\tau_{min}$ )等<sup>[4-5]</sup>。Boni 等<sup>[6]</sup>把叶绿素分子的光能吸收截面分成第一激发态光能吸收截面( $\sigma_{01}$ )和其他激发态光能吸收截面( $\sigma_{in}$ );Suggett 等<sup>[7]</sup>以光合单位或光合工厂为基础,用 PS II 的有效吸收截面( $\sigma_{psII}$ )表示植物的光能吸收能力;Ley 等<sup>[8]</sup>用产氧量的绝对吸收截面推导出叶绿素分子的光能吸收截面( $\sigma_{chl}$ )。其中,Boni 等<sup>[6]</sup>用白光连续 Z 扫描技术研究了离体菠菜(*Spinacia oleracea*)在不同波长下的  $\sigma_{01}$  和  $\sigma_{in}$ ,发现在波长约 680 nm 处, $\sigma_{01}$  的值约为  $4.7 \times 10^{-21}$  m<sup>2</sup>,而  $\sigma_{in}$  的值约为 0 m<sup>2</sup>,并证明了离体菠菜的叶绿素分子的  $\sigma_{01}$  和  $\sigma_{in}$  是波长的函数;Suggett 等<sup>[7]</sup>用快速重复率荧光方法研究了 *Emiliania huxleyi* 在不同生长光强下的  $\sigma_{psII}$ ,估算了 *E. huxleyi* 在低光强(25 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)和高光强(600 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)下生

长时  $\sigma_{chl}$  的值分别为  $3.25 \times 10^{-21}$  和  $2.95 \times 10^{-21} \text{ m}^2$ , 两者之间存在显著差异 ( $P < 0.05$ ), 即不同光照强度生长的 *E. huxleyi*, 其  $\sigma_{chl}$  值也不同。该结果似乎间接证明 *E. huxleyi* 的  $\sigma_{chl}$  值随生长环境光强的增加而减小<sup>[7]</sup>。Ley 等<sup>[8]</sup> 用氧电极闪光方法测量了绿藻 (*Chlorella vulgaris*) 的放氧率, 由此估算它的叶绿素分子的  $\sigma_{chl}$  为  $2.90 \times 10^{-21} \text{ m}^2$ 。然而, 快速重复率荧光方法和氧电极闪光方法既不能确定  $\sigma_{chl}$  是波长的函数, 也不能证明  $\sigma_{chl}$  是光强的函数。近几年, 叶子飘等<sup>[9]</sup> 用 LI-6400-40 光合仪 (LI-COR, Lincoln, USA) 测量了葎草 (*Humulus scandens*)、白花泡桐 (*Paulownia fortunei*) 和龙葵 (*Solanum nigrum*) 的电子传递速率对光强的响应曲线 ( $J/I$  曲线), 同时利用 Ye 等<sup>[4-5]</sup> 构建的光合电子传递速率对光响应的机理模型 (简称机理模型) 并结合叶绿素含量, 计算了这三种植物叶绿素分子的  $\sigma_{ik}$  值, 并初步探讨了其  $\sigma'_{ik}$  对光强的响应规律。何玉琳等<sup>[10]</sup> 应用该机理模型研究了不同光环境下油茶 (*Camellia oleifera*) 的  $\sigma_{ik}$  值介于  $1.45-1.69 \times 10^{-21} \text{ m}^2$  之间, 并探讨了  $\sigma'_{ik}$  对光强的响应情况。综合相关研究结果表明, 虽然植物在不同环境下捕光色素分子的光能吸收截面的值有所差异, 且所用的方法也不同, 但估算或计算叶绿素分子的光能吸收截面都在  $10^{-21} \text{ m}^2$  量级上。此外, 由于白光连续 Z 扫描技术、快速重复率荧光方法和氧电极闪光放氧方法等都需要用液体作为载体, 因此, 难以用这些方法确定不同光照条件下叶绿素分子的  $\sigma'_{ik}$  对光强的响应规律。

为了定量研究不同光环境条件以及不同  $\text{CO}_2$  浓度下植物叶片叶绿素分子的光能吸收特性, 本文以大豆 (*Glycine max*) 为研究对象, 首先测量全日照和遮荫条件下  $\text{CO}_2$  浓度分别为 300、400、500  $\mu\text{mol/mol}$  和 600  $\mu\text{mol/mol}$  时的  $J/I$  曲线数据, 同时测量 2 种光照条件下生长的大豆叶片的叶绿素含量; 其次, 利用光合机理模型<sup>[4-5]</sup> 拟合所测量的  $J/I$  曲线, 同时结合叶绿素含量, 计算其  $\sigma_{ik}$ 、最大光合电子流 ( $J_{\max}$ )、与  $J_{\max}$  对应的饱和光强 ( $I_{\text{sat}}$ )、 $\tau_{\min}$ 、 $\sigma'_{ik}$ , 以及处于最低激发态的叶绿素分子数 ( $N_k$ ) 等; 最后, 探讨 2 种光照条件下大豆  $\sigma_{ik}$  的变化趋势, 以及其  $\sigma'_{ik}$  和  $N_k$  对光强的响应情况, 以期定量研究植物叶片叶绿素分子的有效光能吸收截面提供研究方法。

## 1 材料与方 法

### 1.1 材料培养

试验在浙江省温州市农业科学研究院试验基地进行。以大豆品种中的鲜食毛豆 (台湾“75”) 为供试材料, 栽培基质中草炭和珍珠岩的体积比为 5:1, 充分混匀, 加入少许缓释肥。于 2016 年 5 月 4 日催芽, 5 月 15 日定植, 每盆定植 2 株, 共计 40 盆。其中 20 盆置于全光下, 另外 20 盆用遮阳网进行遮荫, 遮荫网高度 8 m 左右, 其光照强度为全光下的 35%—40% (基于光合仪探头测量的光照强度数值)。常规管理。测量时间为 6 月 21 日至 6 月 24 日, 此时大豆株高约 55 cm, 所选叶片已完全展开, 叶色深绿, 叶形饱满。测量时, 选取生长较为一致的大豆植株, 对自下而上第 4 复叶的顶叶进行挂牌标记, 共选择 7 株植株备测。

### 1.2 数据测量

利用便携式光合仪 (LI-6400-40, LI-COR INC., USA) 于上午 8:30—11:30 进行数据测量, 共 5 次重复。测量时采用开放式气路, 流速设置为 500  $\mu\text{mol/s}$ 。测量期间外界温度较为稳定, 遮荫和全日照的叶片温度分别为 33.5  $^{\circ}\text{C}$  和 37.3  $^{\circ}\text{C}$  左右。空气相对湿度控制在 45%—75%, 光合有效辐射强度设置为 2000、1800、1600、1400、1200、1000、700、400、200、150、100、50  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  和 0  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , 叶室  $\text{CO}_2$  浓度分别设置为 300、400、500  $\mu\text{mol/mol}$  和 600  $\mu\text{mol/mol}$ 。应用自动测量程序获取电子传递速率等数据, 每次程序记录最小等待时间为 2 min, 最大等待时间为 3 min<sup>[11]</sup>。测量之后取其叶片, 采用打孔取样方法进行室内叶绿素测定。叶片叶绿素的提取及其含量的测量方法参考 Arnon<sup>[12]</sup> 的方法略有改进, 测定叶片单位面积的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素的含量。

### 1.3 数据处理

利用“光合模型拟合软件”<http://photosynthetic.sinaapp.com/calc.html> (叶子飘和刘建军, 井冈山大学) 中的光合电子传递速率对光响应的机理模型<sup>[4-5]</sup> 拟合遮荫和全日照条件 4 种  $\text{CO}_2$  浓度下大豆叶片的  $J/I$  曲线得

到 $\alpha$ 、 $J_{\max}$ 和 $I_{\text{sat}}$ ,同时结合叶绿素含量计算得到 $\sigma_{ik}$ 和 $\tau_{\min}$ 等参数,以及 $\sigma'_{ik}$ 和 $N_k$ 对光的响应关系。用 Origin8.5 软件(OriginLab INC., United States)对拟合结果与观测值之间进行方差分析(analysis of variance, ANOVA)(平均值 $\pm$ 标准误差,  $n = 3$ )。作图由 Origin8.5 软件完成。此外,文中用决定系数( $R^2 = 1 - \text{SSE}/\text{SST}$ , 其中 SST 和 SSE 分别为平方总和与误差平方和)表示模型拟合与观测点的符合程度。

## 2 结果和分析

### 2.1 光合电子传递速率对光强的响应

图 1 为大豆在遮荫和全日照条件下,  $\text{CO}_2$  浓度分别为 300、400、500  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  和 600  $\mu\text{mol}/\text{mol}$  的  $J/I$  曲线。由图 1 可知, 机理模型可以很好地拟合大豆在遮荫和全日照条件下生长时不同  $\text{CO}_2$  浓度下的  $J/I$  曲线, 其决定系数( $R^2$ )大于 0.996; 由图 1 还可看出, 300  $\mu\text{mol}/\text{mol}$   $\text{CO}_2$  浓度下, 遮荫和全日照条件下大豆叶片的  $J/I$  曲线在达到饱和光强之后,  $J$  随  $I$  的增加略有下降, 发生了 PS II 的动力学下调(图 1); 其他 3 种  $\text{CO}_2$  浓度下, 遮荫下大豆叶片的  $J$  随  $I$  的增加而最终达到一个饱和平台, 趋于稳定; 而全日照条件下大豆叶片均未出现 PS II 动力学下调现象。

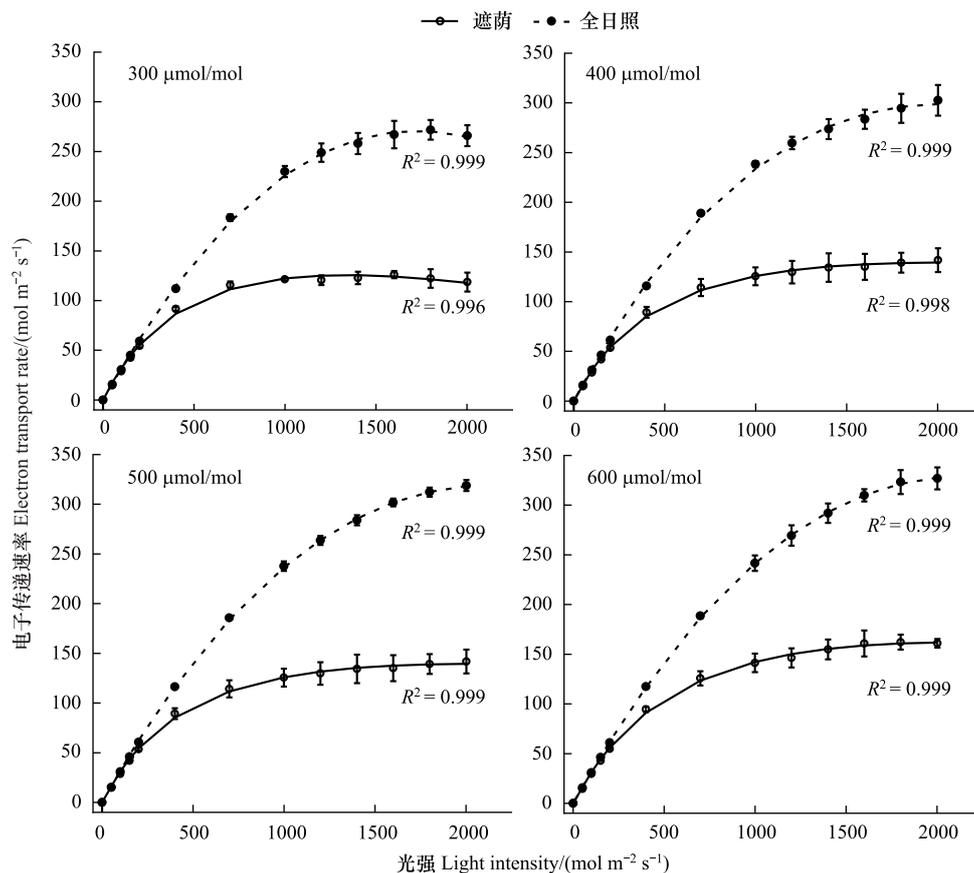


图 1 遮荫和全日照条件下生长的大豆在不同  $\text{CO}_2$  浓度下的电子传递速率对光强的响应曲线

Fig.1 Light-response curves of photosynthetic electron flow for soybean at different  $\text{CO}_2$  concentrations under shading and full sunlight

表 1 给出了在遮荫和全日照条件下大豆叶片的光合参数拟合值及与其对应的观测值。在遮荫或全日照条件下, 大豆叶片的  $\sigma_{ik}$  和  $\tau_{\min}$  值在不同  $\text{CO}_2$  浓度下均无显著差异( $P > 0.05$ ); 而  $J_{\max}$  及对应的  $I_{\text{sat}}$  在高  $\text{CO}_2$  浓度(600  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ )与低  $\text{CO}_2$  浓度(300  $\mu\text{mol}/\text{mol}$ )之间存在显著差异( $P < 0.05$ )。遮荫条件下大豆叶片的  $J_{\max}$  和  $\tau_{\min}$  与全日照下对应的参数之间存在显著差异( $P < 0.05$ )。遮荫条件下, 不同  $\text{CO}_2$  浓度下的  $J_{\max}$  值介于 126.03—164.34  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  之间, 而全日照条件下大豆叶片的  $J_{\max}$  值则显著较高( $P < 0.05$ ), 其值介于 273.33—

326.92  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 之间。遮荫条件下,不同  $\text{CO}_2$ 浓度下的  $\tau_{\text{min}}$ 值介于 16.15—22.93 ms,而全日照条件下大豆叶片的  $\tau_{\text{min}}$ 值则显著较低( $P<0.05$ ),其值介于 3.65—4.64 ms。此外,由表 1 可知,遮荫下大豆叶片的叶绿素含量显著高于全日照下大豆叶片的叶绿素含量( $P<0.05$ )。

表 1 遮荫和全日照大豆叶片在不同  $\text{CO}_2$ 浓度条件下光合参数的拟合值与测量值

Table 1 Fitted results and measured values of photosynthetic parameters for soybean at four  $\text{CO}_2$  concentrations under shading and full sunlight

光合参数 Photosynthetic parameters	遮荫 Shading							
	300 $\mu\text{mol/mol}$		400 $\mu\text{mol/mol}$		500 $\mu\text{mol/mol}$		600 $\mu\text{mol/mol}$	
	拟合值	观测值	拟合值	观测值	拟合值	观测值	拟合值	观测值
$\alpha$	0.37±0.01a	—	0.37±0.01a	—	0.35±0.01ab	—	0.36±0.01ab	—
$I_{\text{sat}}/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	1357.97±97.98c	1666.24±67.11b	2111.83±204.85a	1932.74±66.36b	1572.35±63.22ab	1665.94±66.438b	2352.74±395.64a	1801.58±115.09b
$J_{\text{max}}/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	126.03±2.94d	127.04±3.13d	139.89±6.38cd	143.61±7.05cd	154.91±6.83c	157.41±4.98c	164.34±4.58c	163.33±6.20c
$\sigma_{\text{ik}}/(\times 10^{-21} \text{m}^2)$	1.95±0.03a	—	1.93±0.04a	—	1.85±0.07a	—	1.87±0.02a	—
$\tau_{\text{min}}/(\text{ms})$	21.24±1.10a	—	22.93±2.79a	—	16.15±1.52b	—	18.35±2.10ab	—
Chl/(mg/m <sup>2</sup> )	756.20±12.53a							
$R^2$	0.996	—	0.998	—	0.999	—	0.999	—
光合参数 Photosynthetic parameters	全日照 Full sunlight							
	300 $\mu\text{mol/mol}$		400 $\mu\text{mol/mol}$		500 $\mu\text{mol/mol}$		600 $\mu\text{mol/mol}$	
	拟合值	观测值	拟合值	观测值	拟合值	观测值	拟合值	观测值
$\alpha$	0.33±0.00b	—	0.35±0.01ab	—	0.33±0.00b	—	0.33±0.00b	—
$I_{\text{sat}}/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	1729.32±38.43b	1733.87±67.34b	2023.96±76.60a	2001.04±0.64a	2148.19±0.69a	2000.14±0.69ab	2149.88±73.54a	1999.82±0.69ab
$J_{\text{max}}/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	273.33±6.20b	271.37±6.38b	299.53±9.67ab	302.53±8.91ab	319.59±2.39a	318.80±3.218a	329.40±5.92a	326.92±6.38a
$\sigma_{\text{ik}}/(\times 10^{-21} \text{m}^2)$	1.99±0.04a	—	2.05±0.07a	—	1.96±0.06a	—	1.96±0.05a	—
$\tau_{\text{min}}/(\text{ms})$	4.26±0.48c	—	4.64±0.27c	—	3.95±0.31c	—	3.65±0.037c	—
Chl/(mg/m <sup>2</sup> )	666.45±21.72b							
$R^2$	0.999	—	0.999	—	0.999	—	0.999	—

$\alpha$ : 初始斜率 Initial slope;  $I_{\text{sat}}$ : 饱和光强 Saturation irradiance;  $J_{\text{max}}$ : 最大光合电子流或最大电子传递速率 Maximum photosynthetic electron flow or maximum electron transport rate;  $\sigma_{\text{ik}}$ : 捕光色素分子的本征光能吸收截面 Intrinsic absorption cross-section of photosynthetic pigment molecules;  $\tau_{\text{min}}$ : 捕光色素分子处于最低激发态的最小平均寿命 Minimum average life-time of harvesting pigments molecules in the lowest excited state; Chl: 叶绿素含量 Chlorophyll content;  $R^2$ : 决定系数 Determination coefficient; 不同小写字母表示同一指标之间差异显著( $P<0.05$ )。

## 2.2 有效光能吸收截面( $\sigma'_{\text{ik}}$ )对光的响应曲线

由图 2 可知,遮荫条件下 4 种  $\text{CO}_2$ 浓度下大豆叶片的  $\sigma'_{\text{ik}}$ 值随光强的增大呈非线性下降,且在低光强时下降更快;而全日照条件下 4 种  $\text{CO}_2$ 浓度下大豆叶片的  $\sigma'_{\text{ik}}$ 值随光强的增大几乎呈线性下降,但其下降的速度远小于遮荫条件下。例如,400  $\mu\text{mol/mol}$   $\text{CO}_2$ 浓度下,光强为 1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时遮荫和全日照条件下大豆叶片捕光色素分子的  $\sigma'_{\text{ik}}$ 值分别为  $0.661 \times 10^{-21} \text{m}^2$ 和  $1.381 \times 10^{-21} \text{m}^2$ ,前者仅为后者的 47.86% (表 2)。

表 2 遮荫和全日照大豆叶片在不同  $\text{CO}_2$ 浓度条件下几个典型光强下捕光色素分子有效光能吸收截面值比较

Table 2 The calculated values of effective light absorption cross-section of harvesting pigment molecules ( $\sigma'_{\text{ik}}$ ) at several classical irradiance for soybean at four  $\text{CO}_2$  concentrations under shading and full sunlight

光强 Irradiance/ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	遮荫 Shading/( $\times 10^{-21} \text{m}^2$ )				全日照 Full sunlight/( $\times 10^{-21} \text{m}^2$ )			
	300 $\mu\text{mol/mol}$	400 $\mu\text{mol/mol}$	500 $\mu\text{mol/mol}$	600 $\mu\text{mol/mol}$	300 $\mu\text{mol/mol}$	400 $\mu\text{mol/mol}$	500 $\mu\text{mol/mol}$	600 $\mu\text{mol/mol}$
200	1.45±0.06b	1.42±0.09b	1.49±0.13b	1.47±0.04b	1.86±0.07a	1.99±0.09a	1.84±0.11a	1.85±0.09a
400	1.13±0.05b	1.12±0.10b	1.23±0.12b	1.19±0.07b	1.73±0.08a	1.77±0.08a	1.72±0.11a	1.74±0.09a
1000	0.64±0.04b	0.66±0.07b	0.76±0.08b	0.75±0.06b	1.36±0.09a	1.38±0.06a	1.41±0.09a	1.44±0.10a
1600	0.41±0.03c	0.45±0.05bc	0.51±0.05bc	0.52±0.04b	1.02±0.07a	1.07±0.06a	1.12±0.07a	1.15±0.09a
2000	0.31±0.03d	0.37±0.04cd	0.39±0.03cd	0.42±0.03c	0.80±0.04b	0.88±0.07ab	0.95±0.06ab	0.98±0.08a

不同小写字母表示相同光强下不同处理之间的差异显著( $P<0.05$ )

表 2 给出了遮荫和全日照大豆叶片在不同  $\text{CO}_2$ 浓度下几个典型光强下  $\sigma'_{\text{ik}}$ 的计算值。由表 2 的数据可

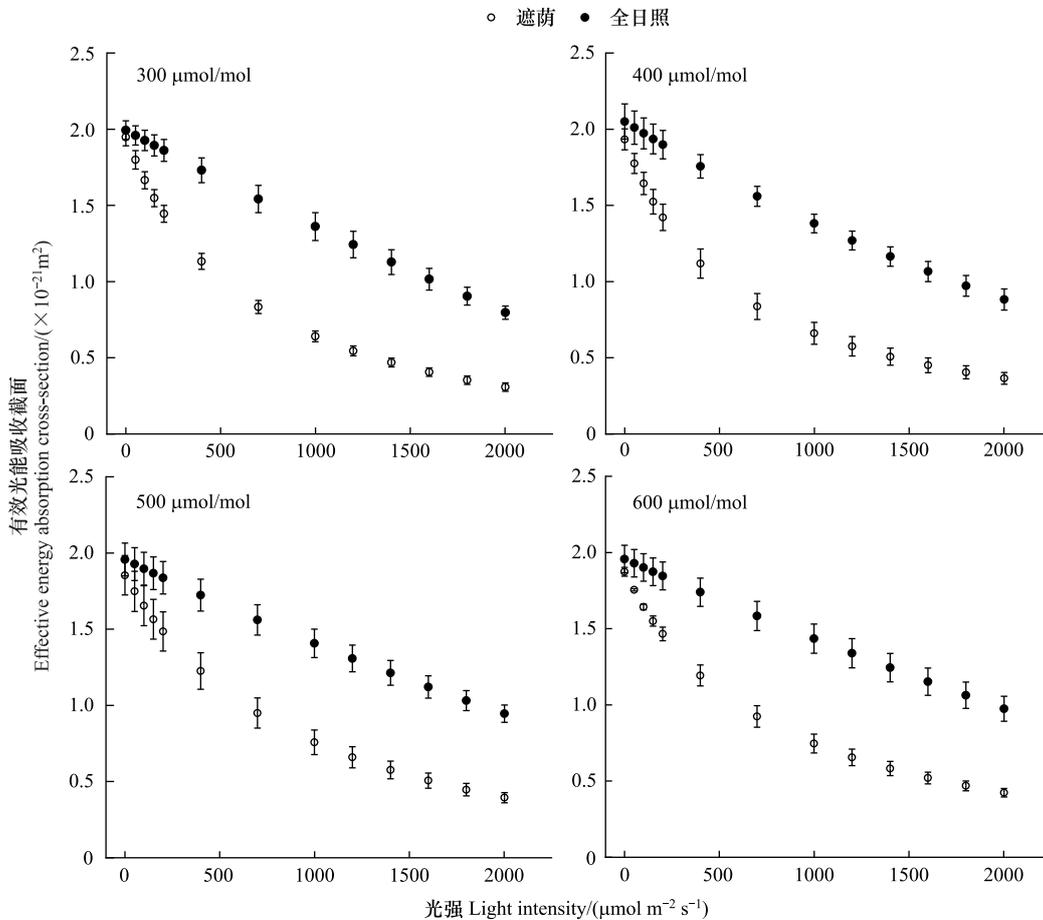


图2 遮荫和全日照条件下4种CO<sub>2</sub>浓度下大豆叶片捕光色素分子的有效光能吸收截面对光的相应曲线

Fig.2 Light-response curves of the effective absorption cross-section of light harvesting pigment molecules for soybean at different CO<sub>2</sub> concentrations under shading and full sunlight

知,在较低光强(200、400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )时,无论是遮荫还是全日照条件,不同CO<sub>2</sub>浓度下的 $\sigma'_{ik}$ 值之间不存在显著差异( $P>0.05$ )。在遮荫条件下,光强为1600  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,CO<sub>2</sub>浓度为300  $\mu\text{mol/mol}$ 和600  $\mu\text{mol/mol}$ 时的 $\sigma'_{ik}$ 之间存在显著差异( $P<0.05$ );而全日照条件下,只有光强为2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,CO<sub>2</sub>浓度为300和600  $\mu\text{mol/mol}$ 时的 $\sigma'_{ik}$ 之间存在显著差异( $P<0.05$ )。另外,由表2还可以看出,全日照条件下大豆叶片的 $\sigma'_{ik}$ 值整体显著高于遮荫条件下的值( $P<0.05$ )。由此可见,与全日照相比,遮荫条件下4种CO<sub>2</sub>浓度下大豆叶片捕光色素分子的光能吸收能力明显较低。

### 2.3 处于激发态的捕光分子数( $N_k$ )对光强的响应曲线

从图3可知,遮荫条件下4种CO<sub>2</sub>浓度下大豆叶片的 $N_k$ 值随光强的增大而非线性上升,且在低光强下上升的更快;而全日照条件下4种CO<sub>2</sub>浓度下大豆叶片的 $N_k$ 值随光强的增大而几乎线性增加,但其上升的速度远小于遮荫条件下。例如,CO<sub>2</sub>浓度为400  $\mu\text{mol/mol}$ 时,遮荫和全日照条件下大豆叶片在光强为1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 捕光色素分子的 $N_k$ 分别为 $6.67 \times 10^{16}$ 和 $2.92 \times 10^{16}$ ,前者是后者的228.42%(表3)。

表3给出了遮荫和全日照大豆叶片在不同CO<sub>2</sub>浓度条件下几个典型光强下处于激发态的捕光色素分子数( $N_k$ )的计算值。由表3的数据可知,在遮荫或全日照条件下, $N_k$ 值随着CO<sub>2</sub>浓度增加而整体呈减小趋势。在遮荫条件下,低CO<sub>2</sub>浓度(300  $\mu\text{mol/mol}$ 和400  $\mu\text{mol/mol}$ )时的 $N_k$ 值整体高于高CO<sub>2</sub>浓度(500  $\mu\text{mol/mol}$ 和600  $\mu\text{mol/mol}$ )时的值;而全日照条件下,不同CO<sub>2</sub>浓度下的 $N_k$ 值整体上相对较为接近。此外,由表3还可知,与全日照条件下相比,遮荫条件下4种CO<sub>2</sub>浓度下大豆叶片捕光色素分子的 $N_k$ 值显著较大( $P<0.05$ )。

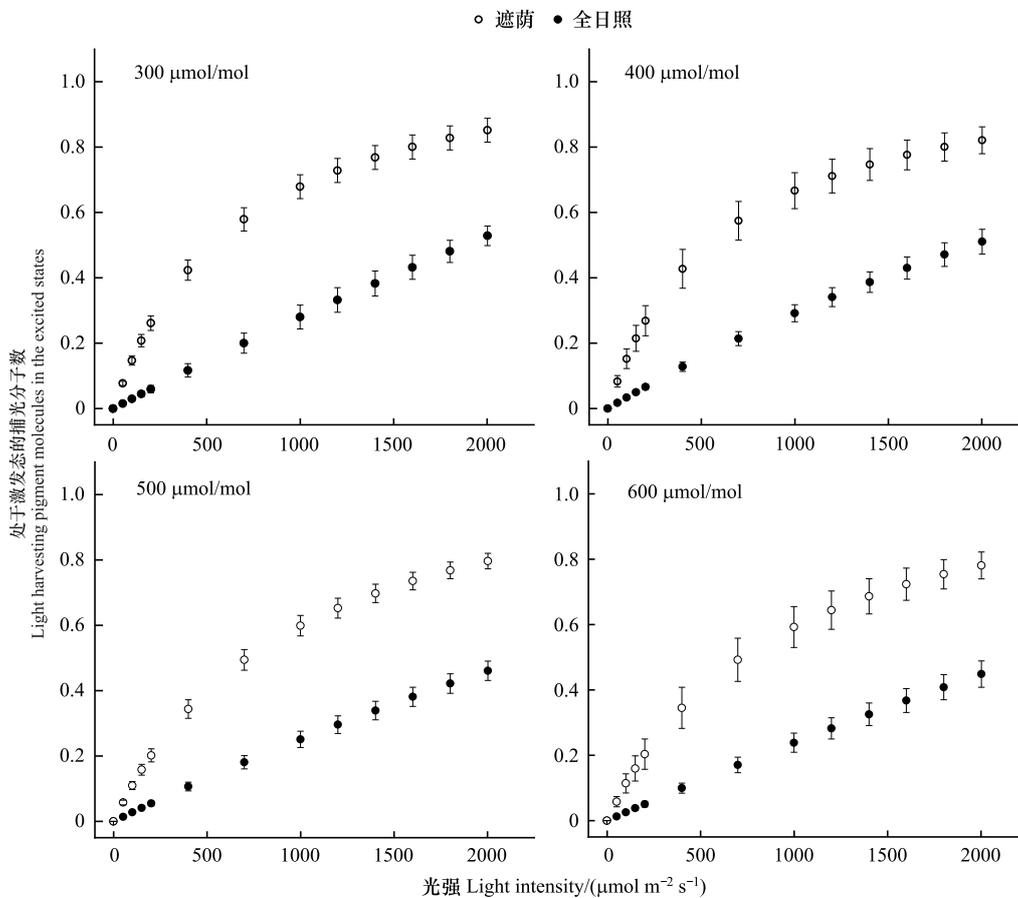


图3 遮荫和全日照条件下4种CO<sub>2</sub>浓度下大豆叶片处于激发态的捕光色素分子对光的相应曲线

Fig.3 Light-response curves of light harvesting pigment molecules in the excited states for soybean at different CO<sub>2</sub> concentrations under shading and full sunlight

表3 遮荫和全日照大豆叶片在不同CO<sub>2</sub>浓度条件下几个典型光强下处于激发态的捕光色素分子数的比较

Table 3 The calculated values of harvesting pigment molecules in the excited state ( $N_k$ ) at several classical irradiance for soybean at four CO<sub>2</sub> concentrations under shading and full sunlight

光强 Irradiance/ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	遮荫 Shading/( $\times 10^{17}$ 个)				全日照 Full sunlight/( $\times 10^{17}$ 个)			
	300 $\mu\text{mol/mol}$	400 $\mu\text{mol/mol}$	500 $\mu\text{mol/mol}$	600 $\mu\text{mol/mol}$	300 $\mu\text{mol/mol}$	400 $\mu\text{mol/mol}$	500 $\mu\text{mol/mol}$	600 $\mu\text{mol/mol}$
200	0.26±0.02a	0.27±0.05a	0.21±0.02a	0.20±0.05a	0.06±0.01b	0.07±0.01b	0.06±0.01b	0.05±0.01b
400	0.42±0.03a	0.43±0.06a	0.34±0.03b	0.34±0.06b	0.12±0.02c	0.13±0.01c	0.11±0.01c	0.10±0.02c
1000	0.68±0.04a	0.67±0.05a	0.60±0.03a	0.59±0.06a	0.28±0.04b	0.29±0.03b	0.25±0.02b	0.24±0.03b
1600	0.80±0.04a	0.78±0.06a	0.74±0.03a	0.72±0.05a	0.43±0.04b	0.43±0.03b	0.38±0.03b	0.37±0.04b
2000	0.85±0.04a	0.82±0.04a	0.80±0.02a	0.78±0.04a	0.53±0.03b	0.51±0.04b	0.46±0.03b	0.45±0.04b

不同小写字母表示相同光强下不同处理之间的差异显著( $P < 0.05$ )

### 3 讨论与结论

#### 3.1 机理模型拟合的适用性

植物光合电子传递速率的大小是植物产生光合碳同化的基础。当前,人们一般用非直角双曲线模型(NRH模型)或Ye等构建的机理模型研究陆生植物的光合电子传递速率( $J$ )对光强的响应规律,从而得到 $J_{\max}$ ,  $I_{\text{sat}}$ 和 $\alpha$ 等重要光合参数。然而,已有的研究表明,用NRH模型拟合植物叶片的 $J/I$ 曲线往往会显著高估 $J_{\max}$  [13-15],且由于该模型是一个非渐进函数,所以它不能给出植物的 $I_{\text{sat}}$ 。对藻类而言,一般用双指数模

型拟合它的  $J/I$  曲线<sup>[7, 16-17]</sup>。但已有的结果表明,用双指数模型拟合 380 和 600  $\mu\text{mol}/\text{mol CO}_2$  下黄山栎树 (*Koeleria bipinnata* var. *integrifoliola*) 的  $J/I$  曲线时,发现该模型拟合得到的最大光合电子流传递速率与实测值相差甚远<sup>[18]</sup>。此外, Yang 等<sup>[19]</sup>用该模型拟合 *Isochrysis galbana* 得到的最大放氧量值是测量值的 200 倍之多。由此可知,用双指数模型拟合陆生植物的  $J/I$  曲线或藻类的光合放氧量对光强的响应曲线 ( $A_n/I$ ) 得到的相关参数是不合理的。

由 Ye 等<sup>[4]</sup>构建的机理模型不仅可以用于藻类,也可以用于高等植物的  $J/I$  曲线的研究<sup>[4-5]</sup>。在本研究中,由机理模型拟合遮荫和全日照生长的大豆在 4 种  $\text{CO}_2$  浓度下的  $J/I$  曲线,得到的  $J_{\text{max}}$  和  $I_{\text{sat}}$  与其对应的观测值之间不存在显著差异 ( $P>0.05$ ) (表 1),且拟合值与观测值高度符合,拟合曲线的决定系数 ( $R^2$ ) 均大于 0.996。因此,本研究进一步验证了 Ye 等<sup>[4-5]</sup>构建的机理模型拟合遮荫和全日照条件大豆叶片在不同  $\text{CO}_2$  浓度下的  $J/I$  曲线是可行的,且本研究得到的这个结论与其他学者用该机理模型研究不同植物得到类似的结论相一致<sup>[10, 14-15, 20-23]</sup>。由此可见,该模型具有普适性。

### 3.2 不同光强和 $\text{CO}_2$ 浓度下大豆叶绿素捕光色素分子的本征光能吸收截面特性

$\sigma_{ik}$  是确定捕光色素分子吸收光能的重要参数。它除了与植物本身的遗传特性有关外,还与周围环境,尤其是光环境密切相关<sup>[17, 24-25]</sup>。因此,不同植物或相同植物在不同环境下  $\sigma_{ik}$  是不同的<sup>[10, 20-21, 23, 26]</sup>。在本研究中,利用该机理模型并结合叶绿素含量,计算了遮荫和全日照条件下大豆叶片在 4 种  $\text{CO}_2$  浓度下捕光色素分子的  $\sigma_{ik}$  值。结果表明,遮荫或全日照条件下不同  $\text{CO}_2$  浓度的  $\sigma_{ik}$  值之间不存在显著差异 ( $P>0.05$ ) (表 1)。由此可知,短时间内升高  $\text{CO}_2$  浓度并不影响大豆叶片  $\sigma_{ik}$  的值。由表 1 的数据可知,本研究得到遮荫和全日照条件下大豆叶片叶绿素分子  $\sigma_{ik}$  的值与前人<sup>[6-8]</sup>用其他方法得到其他植物或藻类的结果相似,即叶绿素的光能吸收截面均在  $10^{-21} \text{ m}^2$  量级上。Suggett 等<sup>[7]</sup>研究显示, *E. huxleyi* 的  $\sigma_{\text{chl}}$  值在低光强 ( $25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) 下要大于高光强 ( $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ),而本文研究结果表明,遮荫下大豆叶片的  $\sigma_{ik}$  值要低于全日照的大豆叶片。然而,其他植物是否存在类似的结果还有待于进一步的研究。

目前,有多种方法或技术用于测量植物捕光色素分子的光能吸收截面,如白光连续 Z 扫描技术<sup>[6]</sup>,快速重复率荧光方法<sup>[7]</sup>,氧电极闪光方法<sup>[8]</sup>以及机理模型法<sup>[4-5]</sup>等。对比这 4 种方法,从操作层面上和获得光合参数的数量来看, Ye 等<sup>[4-5]</sup>构建的机理模型法最简单实用,只需要利用光合测定仪并结合叶绿素含量,就可以获得不同植物或相同植物在不同环境下捕光色素分子的光能吸收截面等光合参数。此外,由于白光连续 Z 扫描技术<sup>[6]</sup>,快速重复率荧光方法<sup>[7]</sup>和氧电极闪光方法这 3 种方法的材料载体是液体,因此难以用这些方法研究植物或藻类在不同  $\text{CO}_2$  浓度下的光合特性;而 NRH 模型和双指数模型虽然可以研究植物在不同  $\text{CO}_2$  浓度下的光合特性,但它们只能获得  $\alpha$  和  $J_{\text{max}}$  等光合参数,且这两个模型皆为经验模型,因此,均无法定量解释本研究中遮荫和全日照条件下大豆叶片的  $J_{\text{max}}$  之间存在显著差异的原因。

### 3.3 不同光强和 $\text{CO}_2$ 浓度下大豆叶绿素捕光色素分子的有效光能吸收截面特性

在光合作用过程中,  $\sigma_{ik}$  只表示该植物叶片的叶绿素分子本身所具有的光能吸收能力。捕光色素分子吸收光能之后将跃迁到不同的激发态上。随着光强的增大,叶绿体上的类囊体的超微结构会发生改变,这必然导致植物叶片捕光色素分子光能吸收能力也发生改变。为了定量研究这种光能吸收能力随光强的变化情况,光合机理模型用捕光色素分子的有效光能吸收截面 ( $\sigma'_{ik}$ ) 表示。植物的  $\sigma'_{ik}$  是表征捕光色素分子在不同光强下的光能吸收能力。不同植物或相同植物在不同环境下,其  $\sigma'_{ik}$  对光强的响应也是不同的<sup>[1, 9-11, 20-23, 26]</sup>。本研究结果显示,2 种光环境下生长的大豆叶片的  $\sigma'_{ik}$  也是光强的函数 (图 2 和表 2)。这与前人的结果类似<sup>[10, 20-21, 23, 26]</sup>。已有的研究表明,与强光下生长或阳生植物相比,弱光条件下植物的叶绿体具有更多的类囊体膜和较少的基质,空间结构也会发生变化<sup>[27-29]</sup>,植物可以通过增加叶绿素和类囊体膜含量的方式吸收更多的光能<sup>[10, 17, 24-25, 29-30]</sup>。本研究也显示遮荫条件下大豆叶片的叶绿素含量更高。然而,不同光强或其他环境下生长的植物的这种解剖结构和空间结构的改变只能定性地解释它们是如何影响光能的吸收,却无法定量分析为何相同  $\text{CO}_2$  浓度下全日照大豆叶片的  $J_{\text{max}}$  大于遮荫下大豆叶片的  $J_{\text{max}}$ 。

以  $\text{CO}_2$  浓度为  $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$  时的数据为例,全日照条件下大豆叶片的  $J_{\text{max}}$  是遮荫条件下的 2.11 倍。对于该结果可以借助  $\sigma'_{ik}$  对光的响应规律、叶绿素含量的差异以及  $\sigma_{ik}$  等给出合理的解释。首先,由图 2 可知,全日照条件下生长的大豆叶片的  $J_{\text{max}}$  所对应的饱和光强约为  $2001.04 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (测量值),此时的  $\sigma'_{ik}$  为  $0.882 \times 10^{-21} \text{m}^2$ ;遮荫条件下生长的大豆叶片的  $J_{\text{max}}$  所对应的饱和光强约为  $1932.74 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (测量值),此时的  $\sigma'_{ik}$  为  $0.369 \times 10^{-21} \text{m}^2$ ,全日照和遮荫条件下的  $\sigma'_{ik}$  之比约为 2.39,也即全日照条件下大豆叶片的光能吸收能力是遮荫条件下的 2.39 倍;其次,全日照条件下大豆叶片的叶绿素含量是遮荫条件下 88.13% (表 1);再者,由机理模型给出  $J = \frac{\alpha'\beta'N_0\varphi}{S}\sigma'_{ik}I$  公式,其中式中的  $\alpha'$  和  $\beta'$  分别为吸收光能在光系统 II 和光系统 I 之间的分配系数和叶片的光吸收系数; $\varphi$  为激发性电子(通常简称激子/激发能)的传递效率; $S$  为所测的叶片面积; $N_0$  为所测叶片的捕光色素分子数<sup>[4-5]</sup>;式中的  $\alpha'$  和  $\beta'$  在全日照和遮荫条件是相等的(在 LI-6400-40 中确实是如此设定的,它们的值分别为 0.5 和 0.84),同时假设 2 种光环境下大豆叶片有相同的  $\varphi$ 。最后,将  $N_0$ 、 $\sigma'_{ik}$  和  $I$  等参数数据代入上述公式中可得到全日照与遮荫下 2 种光强下  $J_{\text{max}}$  之比为 2.19。该值比全日照条件下大豆叶片的  $J_{\text{max}}$  与遮荫条件下  $J_{\text{max}}$  之比的 2.11 要大。由此可初步定量解释相同  $\text{CO}_2$  浓度下全日照条件下大豆叶片的  $J_{\text{max}}$  相对较高的原因。然而,针对两种光环境下  $J_{\text{max}}$  之比的计算值和测量值存在的差异(2.19 和 2.11),推测可能是全日照和遮荫条件下生长大豆叶片的  $\varphi$  不同而导致的,如两者的  $\varphi$  之比为 1.039,那么全日照条件下大豆叶片的  $J_{\text{max}}$  与遮荫条件下的  $J_{\text{max}}$  相比就等于 2.11。

### 3.4 不同光强和 $\text{CO}_2$ 浓度下大豆处于激发态的捕光色素分子特性

如果植物吸收的光能超过其所利用的光能,且不能及时通过荧光发射、热耗散和光反应等方式退激发回到基态,则过量的光能将对植物产生伤害<sup>[3, 31-32]</sup>。本研究的结果表明,在遮荫条件下大豆叶片在 4 种不同  $\text{CO}_2$  浓度下  $N_k/I$  曲线的变化趋势与全日照条件下有很大的差异,且在较高的光强下前者的  $N_k$  值远大于后者。其中前者的变化趋势更为常见,且与其他学者的结果相似<sup>[10, 20-21, 23]</sup>。此外,由表 1 可知,在  $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$  下全日照和遮荫条件下大豆叶片的  $\tau_{\text{min}}$  分别为 4.64 ms 和 22.93 ms。由分子物理学中的能级跃迁理论可知,处于激发态的捕光色素分子退激发须满足负指数衰减规律。由此可知,单位时间内全日照下大豆叶片  $N_k$  的退激发速度要比遮荫下大豆叶片时快很多。一方面遮荫条件下大豆叶片的  $N_k$  远大于全日照条件下的值(图 3 和表 3);另一方面,遮荫条件下大豆叶片的  $\tau_{\text{min}}$  远大于全日照条件下,则必然导致前者大豆叶片在较高光强时激子传递到 PS II 的数量要小于后者,产生电荷分离也慢,形成电子传递速率也要远小于全日照条件。假如  $N_k$  较多且不能及时退激发回到基态,那么处于基态的捕光色素分子数量将必然减少,这将不利于植物叶片的光能吸收和传递,激发能传到 PS II 的就少,从而影响光合电子流的产生和之后的碳同化作用;同时, $^1\text{Chl}^*$  必然会变为  $^3\text{Chl}^*$ <sup>[3]</sup>,后者将与  $\text{O}_2$  结合变成  $\text{O}_2^*$ 。这是一种非常极端的活性氧,对植物产生的伤害很大<sup>[3]</sup>。

## 4 结论

利用 Ye 等构建的光合电子传递速率对光响应的机理模型,研究了遮荫和全日照大豆叶片在 4 种不同  $\text{CO}_2$  浓度下叶绿素分子的  $\sigma_{ik}$ 、 $J_{\text{max}}$ 、 $J_{\text{sat}}$ 、 $\tau_{\text{min}}$  等光合参数,以及  $N_k$  和  $\sigma'_{ik}$  对光的响应规律。结果显示,相同光照处理下不同  $\text{CO}_2$  浓度对大豆叶片的  $\sigma_{ik}$  和  $\tau_{\text{min}}$  值无显著影响;生长光环境对大豆叶片叶绿素分子的有效光能吸收特性影响较大;与全日照相比,遮荫条件下 4 种  $\text{CO}_2$  浓度大豆叶片捕光色素分子的光能吸收能力明显较低,而  $\tau_{\text{min}}$  较长以及  $N_k$  明显较大。这为深入研究不同植物或相同植物在不同环境下的光合特性提供了理论基础和数学工具。

### 参考文献 (References):

- [1] 叶子飘, 闫小红, 段世华. 高产水稻剑叶的叶绿素含量、捕光色素分子的内禀特性与饱和光强关系的研究. 井冈山大学学报: 自然科学版, 2015, 36(2): 25-32, 53.
- [2] Baker N R. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis *in vivo*. Annual Review of Plant Biology, 2008, 59: 89-113.

- [ 3 ] Müller P, Li X P, Niyogi K K. Non-photochemical quenching. A response to excess light energy. *Plant Physiology*, 2001, 125(4): 1558-1566.
- [ 4 ] Ye Z P, Robakowski P, Suggett D J. A mechanistic model for the light response of photosynthetic electron transport rate based on light harvesting properties of photosynthetic pigment molecules. *Planta*, 2013, 237(3): 837-847.
- [ 5 ] Ye Z P, Suggett D J, Robakowski P, Kang H J. A mechanistic model for the photosynthesis-light response based on the photosynthetic electron transport of photosystem II in C3 and C4 species. *New Phytologist*, 2013, 199(1): 110-120.
- [ 6 ] De Boni L, Correa D S, Pavinatto F J, dos Santos D S, Mendonça C R. Excited state absorption spectrum of chlorophyll a obtained with white-light continuum. *The Journal of Chemical Physics*, 2007, 126(16): 165102.
- [ 7 ] Suggett D J, Le Floc'H E, Harris G N, Leonardos N, Geider R J. Different strategies of photoacclimation by two strains of *Emiliania huxleyi* (Haptophyta). *Journal of Phycology*, 2007, 43(6): 1209-1222.
- [ 8 ] Ley A C, Mauzerall D C. Absolute absorption cross-sections for photosystem II and the minimum quantum requirement for photosynthesis in *Chlorella vulgaris*. *Biochimica et Biophysica Acta: BBA-Bioenergetics*, 1982, 680(1): 95-106.
- [ 9 ] 叶子飘, 胡文海, 闫小红, 段世华. 基于光响应机理模型的不同植物光合特性. *生态学杂志*, 2016, 35(9): 2544-2552.
- [ 10 ] 何玉琳, 吴杨, 叶子飘, 周赛霞, 叶思诚, 刘文鑫. 油茶叶片捕光色素分子内禀特性和光能利用效率对光照强度的响应. *西北植物学报*, 2022, 42(9): 1552-1560.
- [ 11 ] 叶子飘, 康华靖, 段世华, 王怡娟. 不同 CO<sub>2</sub> 浓度下大豆叶片的光合生理生态特性. *应用生态学报*, 2018, 29(2): 583-591.
- [ 12 ] Arnon D I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, 1949, 24: 1-15.
- [ 13 ] Buckley T N, Diaz-Espejo A. Reporting estimates of maximum potential electron transport rate. *New Phytologist*, 2015, 205(1): 14-17.
- [ 14 ] Ye Z P, Liu Y G, Kang H J, Duan H L, Chen X M, Zhou S X. Comparing two measures of leaf photorespiration rate across a wide range of light intensities. *Journal of Plant Physiology*, 2019, 240: 153002.
- [ 15 ] Ye Z P, Kang H J, An T, Duan H L, Wang F B, Yang X L, Zhou S X. Modeling light response of electron transport rate and its allocation for ribulose biphosphate carboxylation and oxygenation. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 11: 581851.
- [ 16 ] Platt T, Gallegos C L, Harrison W G. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *Journal of Marine Research*, 1980, 38(4): 687-701.
- [ 17 ] Brading P, Warner M E, Davey P, Smith D J, Achterberg E P, Suggett D J. Differential effects of ocean acidification on growth and photosynthesis among phylotypes of *Symbiodinium* (Dinophyceae). *Limnology and Oceanography*, 2011, 56(3): 927-938.
- [ 18 ] 叶子飘, 康华靖, 陶月良, 王立新. 不同模型对黄山栎树快速光曲线拟合效果的比较. *生态学杂志*, 2011, 30(8): 1662-1667.
- [ 19 ] Yang X L, Liu L H, Yin Z K, Wang X Y, Wang S B, Ye Z P. Quantifying photosynthetic performance of phytoplankton based on photosynthesis-irradiance response models. *Environmental Sciences Europe*, 2020, 32: 24.
- [ 20 ] 闫小红, 周兵, 胡文海, 王宁, 尹增芳. 干旱胁迫对入侵种大狼把草及本地伴生种山莴苣叶片光合特性的影响. *植物研究*, 2016, 36(6): 931-941.
- [ 21 ] 贺俐, 贺晓鹏, 边建民, 朱昌兰, 傅军如, 吴杨, 贺浩华. 光合电子流对光响应机理模型在超级晚稻光合特性研究中的应用. *南方农业学报*, 2019, 50(9): 1937-1944.
- [ 22 ] 胡文海, 张斯斯, 肖宜安, 闫小红. 两种杜鹃花属植物对长期遮阴后全光照环境的生理响应及其光保护机制. *植物生态学报*, 2015, 39(11): 1093-1100.
- [ 23 ] 胡文海, 叶子飘, 闫小红, 杨旭升. 越冬期广玉兰阳生叶和阴生叶 PS II 功能及捕光色素分子内禀特性的比较研究. *植物研究*, 2017, 37(2): 281-287.
- [ 24 ] Suggett D J, Macintyre H L, Geider R J. Evaluation of biophysical and optical determinations of light absorption by photosystem II in phytoplankton. *Limnology and Oceanography: Methods*, 2004, 2(10): 316-332.
- [ 25 ] Suggett D J, Prasil O, Borowitzka M A. *Chlorophyll a fluorescence in aquatic sciences. methods and applications*. Springer Netherlands: Springer, 2010.
- [ 26 ] 胡文海, 肖宜安, 闫小红, 叶子飘, 曾建军, 李晓红. 越冬期红叶石楠和桂花防御低温强光伤害的光保护机制. *植物研究*, 2021, 41(6): 938-946.
- [ 27 ] Ren B Z, Zhang J W, Dong S T, Liu P, Zhao B. Effects of waterlogging on leaf mesophyll cell ultrastructure and photosynthetic characteristics of summer maize. *PLoS One*, 2016, 11(9): e0161424.
- [ 28 ] 吴正锋, 孙学武, 王才斌, 郑亚萍, 万书波, 刘俊华, 郑永美, 吴菊香, 冯昊, 于天一. 弱光胁迫对花生功能叶片 RuBP 羧化酶活性及叶绿体超微结构的影响. *植物生态学报*, 2014, 38(7): 740-748.
- [ 29 ] Zhao L S, Huokko T, Wilson S, Simpson D M, Wang Q, Ruban A V, Mullineaux C W, Zhang Y Z, Liu L N. Structural variability, coordination and adaptation of a native photosynthetic machinery. *Nature Plants*, 2020, 6(7): 869-882.
- [ 30 ] 叶子飘, 赵则海. 遮光对三叶鬼针草光合作用和叶绿素含量的影响. *生态学杂志*, 2009, 28(1): 19-22.
- [ 31 ] Takahashi S, Badger M R. Photoprotection in plants: a new light on photosystem II damage. *Trends in Plant Science*, 2011, 16(1): 53-60.
- [ 32 ] Niyogi K K, Truong T B. Evolution of flexible non-photochemical quenching mechanisms that regulate light harvesting in oxygenic photosynthesis. *Current Opinion in Plant Biology*, 2013, 16(3): 307-314.