

# CO<sub>2</sub> 阶跃变化对茄子动态光合特征参数的影响

薛占军<sup>1</sup>, 高志奎<sup>1</sup>, 王梅<sup>1</sup>, 吕桂云<sup>1</sup>, 杜爽<sup>1</sup>, 高荣孚<sup>2</sup>

1. 河北农业大学园艺学院, 保定 071001;

2. 北京林业大学生物科学与技术学院, 北京 100083

收稿日期: 2010-10-18; 接受日期: 2010-12-28

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30571267), 国家科技攻关计划项目 (2004BA525B14)

通讯作者: 高志奎, 电话: (0312)7528312, E-mail: gaozhikui2005@163.com

**摘要:** 针对 CO<sub>2</sub> 阶跃变化下茄子光合的振荡动态现象, 采用 CO<sub>2</sub> 阶跃起点 ( $C_{a1}$ ) 和阶点 ( $C_{a2}$ ) 处理, 以及不同光照水平 ( $PAR$ ) 下的 CO<sub>2</sub> 阶跃处理, 结合光合系统反馈控制动态生化模型中传递函数的振荡单元, 分析了茄子动态光合的振荡特征参数。通过稳态光合参数, 将茄子光合速率 ( $P_n$ ) 转化为羧化速率 ( $V_c$ ) 的动态进程, 发现在较低的 CO<sub>2</sub> 阶跃起点 ( $C_{a1} \leq 180 \mu\text{mol/L}$ ) 下, 光合系统的时间常数  $T$  较大, 光合系统的阻尼系数  $\zeta$ 、无阻尼自然振荡频率  $\omega_n$  和阻尼振荡频率  $\omega_d$  则较小, 因而  $P_n$  和  $V_c$  振荡剧烈; 较高的 CO<sub>2</sub> 阶跃阶点 ( $C_{a2} \geq 900 \mu\text{mol/L}$ ) 下,  $\zeta$  急剧减小,  $P_n$  和  $V_c$  振荡愈加剧烈; 光强  $PAR$  增至  $900 \mu\text{mol} \cdot \text{quata/m}^2 \cdot \text{s}$  以上时,  $\zeta$  急剧减小,  $P_n$  和  $V_c$  振荡也愈加剧烈。综合分析可见, 发生光合振荡的条件是较低的  $\zeta$  和较大的  $T$ ; 相反, 不发生光合振荡的条件是较高的  $\zeta$  和较小的  $T$ ; 但是, 发生光合振荡的临界条件需要在中高的  $\zeta$  下配合较大 (甚至更大) 的  $T$ 。本试验中, 能够引起茄子光合振荡的 CO<sub>2</sub> 阶跃起点、阶点和光强临界量分别选定为  $300 \mu\text{mol/L}$ 、 $900 \mu\text{mol/L}$ 、 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{quata/m}^2 \cdot \text{s}$ 。据此计算的 CO<sub>2</sub> 阶跃扰动强度  $D_c$  与茄子光合振荡系统的阻尼系数  $\zeta$  之间呈指数极显著负相关关系 ( $r = -0.858^{**}$ )。

**关键词:** 动态光合; 振荡; CO<sub>2</sub> 阶跃变化; 阻尼系数; 振荡频率; 时间常数

**中图分类号:** Q945.11, S641.1

## 引言

20 世纪 50 年代就已有关于叶片光合动态变化的研究报道<sup>[1,2]</sup>指出, 从低 CO<sub>2</sub> 或低光强转到饱和 CO<sub>2</sub> 或饱和光强时, 植物叶片的动态光合呈现振荡现象<sup>[3-6]</sup>。温室茄子叶片光合非稳态性也受到田间环境因子的影响<sup>[7]</sup>。虽然关于动态光合的振荡机制仍无定论, 但研究的焦点更多地倾向于光合系统的反馈控制。

Laisk 等从反馈机制角度出发, 结合 rubisco 酶动力学响应, 先后尝试了以碳转运、电子传递链或无机磷 (Pi) 再生供应建立的动态光合生化模型<sup>[8-12]</sup>。高志奎等针对 CO<sub>2</sub> 阶跃变化下茄子光合振荡动态, 依据经典的光合系统酶触反应动力学<sup>[13]</sup>, 采用经典的控制系统传递函数分析手段<sup>[14]</sup>, 构建了光合系统反馈控制动态生化模型<sup>[15]</sup>。无论如何, 振荡式的动态光

合过程必然涉及光合系统中叶绿体的快速响应机制，其中调节与 PSI 环式电子流密切相关的 ATP/NADPH 输出速率和改变捕光天线色素到电子传递的能流效率尤为重要<sup>[16,17]</sup>。同时，长期高浓度 CO<sub>2</sub> 处理下植物叶片光合能力明显下调，其下调的内在限制机制研究，已由 CO<sub>2</sub> 的羧化固定转向了与光系统中捕光天线色素和电子传递相关的组份上<sup>[18]</sup>；而短期高浓度 CO<sub>2</sub> 处理下，植物叶片光合速率的改变则主要受核酮糖 -1,5- 二磷酸 (ribulose-1,5-bisphosphate, RuBP) 浓度或核酮糖 -1,5- 二磷酸羧化 / 加氧酶 (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase, Rubisco) 的数量与活性的影响<sup>[19]</sup>。

因此，本研究以日光温室茄子 (*Solanum melongena* L.) 为试材，在不同光照水平下进行 CO<sub>2</sub> 浓度阶跃变化处理，结合光合系统反馈控制动态生化模型中传递函数的振荡单元，分析了茄子动态光合的振荡特征参数，以期明确光合动态受 CO<sub>2</sub> 阶跃扰动的程度及其影响因素，并充实该动态生化模型的研究，为动态光合的深入研究奠定基础。

## 材料与方法

### 试验材料

植物材料为茄子。于 2006 年 12 月 1 日和 2010 年 7 月 15 日在河北农业大学日光温室播种育苗，2007 年 3 月 1 日和 2010 年 8 月 15 日栽植，室内冠层顶部平均光强为室外的 78.2%，通过放风调控，保持晴天白天室内温度在 28~30℃ 且 > 32℃，夜间温度为 12~10℃ 且 < 10℃，其它农艺管理按照常规进行。分别于 2007 年 4~5 月和 2010 年 9~10 月进行研究测定。

### 动态光合测定

采用 Ciras-2 便携式光合系统 (英国 PP Systems 公司) 进行动态光合及其相关参数测定。为了增强 Ciras-2 的动态响应测试性能，将光合叶室与 CIRAS-2 主机的连接气管从原有的 130 cm 改为 35 cm，以时间间隔为 2.27 s 自动记录数据 300 s。记录数据包括净光合速率 ( $P_n$ )、气孔导度 ( $G_s$ )、蒸腾速率 ( $E$ )、光合有效辐射的光量子通量密度 ( $PAR$ )、气温 ( $T_a$ )、叶温 ( $T_l$ )、环境二氧化碳浓度 ( $C_a$ ) 和叶肉细胞间隙二氧化碳浓度 ( $C_i$ ) 等参数。采用植株顶部第 3~4 片叶进行连体 3 次重复测定。

光量子通量密度 ( $PAR$ ) 和叶温 ( $T_l$ ) 的调节采用 Ciras-2 内置系统进行。CO<sub>2</sub> 浓度的调节采用液体 CO<sub>2</sub> 与碱石灰相结合配气气袋方式获得。

### CO<sub>2</sub> 浓度阶跃变化处理

处理 I：在  $PAR=(1500\pm 9) \mu\text{mol}\cdot\text{quanta}/\text{m}^2\cdot\text{s}$  和  $T_l=(29.9\pm 0.2)^\circ\text{C}$  下，CO<sub>2</sub> 浓度 ( $C_a$ ) 阶跃变化为：从阶跃起点  $C_{a1}$  突然转换为阶跃阶点  $C_{a2}$ 。阶跃起点的处理方法是，当进气通道  $C_{a1}$  分别送入 5、180、360、540、720 和 900  $\mu\text{mol}/\text{L}$  CO<sub>2</sub> 的气体 600 s (待  $P_n$  稳定) 后，突然转换为通道  $C_{a2}$  气体，其  $C_{a2}$  为 1100  $\mu\text{mol}/\text{L}$ 。

处理 II：在  $PAR=(1500\pm 10) \mu\text{mol}\cdot\text{quanta}/\text{m}^2\cdot\text{s}$  和  $T_l=(29.8\pm 0.6)^\circ\text{C}$  下， $C_a$  阶跃阶点的处理方法是，当进气通道  $C_{a1}$  送入 8  $\mu\text{mol}/\text{L}$  CO<sub>2</sub> 的气体 600 s (待  $P_n$  稳定) 后，突然转换为通道  $C_{a2}$  气体，其  $C_{a2}$  分别为 300、600、900、1200、1500 和 1800  $\mu\text{mol}/\text{L}$ 。

处理 III: 在 PAR 分别为 300、600、900、1200、1500、1800  $\mu\text{mol}\cdot\text{quanta}/\text{m}^2\cdot\text{s}$  和  $T_f=(29.9\pm 0.1)^\circ\text{C}$  下,  $C_a$  阶跃变化处理方法是当进气通道  $C_{a1}$  送入 15  $\mu\text{mol}/\text{L}$  CO<sub>2</sub> 的气体 600 s (待  $P_n$  稳定) 后, 突然转换为通道  $C_{a2}$  气体, 其  $C_{a2}$  为 1200  $\mu\text{mol}/\text{L}$ 。

### 稳态光合参数计算

羧化速率  $V_c$  参考 von Caemmerer<sup>[13]</sup> 的方法, 计算式为  $V_c=(P_n+R_d)/(1-\Gamma^*/C_i)$ 。其中,  $P_n$  为实测净光合速率,  $R_d$  为光下暗呼吸速率,  $\Gamma^*$  为叶绿体 CO<sub>2</sub> 分压下的 CO<sub>2</sub> 补偿点,  $C_i$  为胞间 CO<sub>2</sub> 浓度。这里, 参考 von Caemmerer 方法<sup>[13]</sup> 中的式 2.33 和表 2.3 计算了下列参数:  $\Gamma^*=38.6\times 1.37^{(T_f-25)/10}$ ,  $R_d=0.02\times 80\times 2.46^{(T_f-25)/10}$ 。另外, 还计算了 rubisco 酶的羧化动力学米氏常数  $K_c=260\times 2.24^{(T_f-25)/10}$  和加氧动力学米氏常数  $K_o=179\times 1.63^{(T_f-25)/10}$ 。

### 动态光合振荡特征参数的计算

光合系统反馈控制动态生化模型结构以卡尔文环的 rubisco 羧化 / 加氧接触反应的酶动力学进程作为核心、以 PGA 还原和接续的 RuBP 再生的多级过程高度简化为复合酶接触反应的酶动力学进程为反馈而构成<sup>[15]</sup>。其表达式为  $G$ :

$$G=k_0(s+\omega_{b1})(s+\omega_{b2})(s^2+2\zeta_a\omega_{b3}s+\omega_{b3}^2)/[(s+\omega_{a1})(s+\omega_{a2})(s+\omega_{a3})(s+\omega_{a4})(s+\omega_{a5})(s+\omega_{a6})(s+\omega_{a7})(s+\omega_{a8})(s+\omega_{a9})(s^2+2\zeta_a\omega_{a10}s+\omega_{a10}^2)]$$

这里,  $s$  为经 Laplace 变换的复变量,  $\omega$  为无阻尼自然频率、 $\zeta$  为系统的阻尼系数。其中,  $\omega_{b1}=k_8$ ,  $\omega_{b2}=0.8333k_9$ ,  $\omega_{b3}=(k_4/k_6)^{0.5}$ ,  $2\zeta_a=(k_4K_o+k_4)/[2(k_4k_6)^{0.5}]$ ;  $\omega_{a1}$ 、 $\omega_{a2}$ 、 $\omega_{a3}$ 、 $\omega_{a4}$ 、 $\omega_{a5}$ 、 $\omega_{a6}$ 、 $\omega_{a7}$ 、 $\omega_{a8}$ 、 $\omega_{a9}$ 、 $\omega_{a10}$  和  $\zeta_a$  分别为  $k_1$ 、 $k_2$ 、 $\dots$ 、 $k_{11}$  与  $K_c$ 、 $K_o$ 、 $K_r$ 、 $O$  组成的系数群。其中,  $K_c=(k_3+k_2)/k_1$ ,  $K_o=(k_6+k_5)/k_4$ ,  $K_r=(k_{11}+k_{10})/k_9$ 。

从 CO<sub>2</sub> 阶跃响应传递函数中的振荡单元  $\omega_n^2/(s^2+2\zeta\omega_n s+\omega_n^2)$ , 可以计算茄子动态光合的振荡特征参数。其中, 系统的阻尼系数  $\zeta=\{(\ln\sigma)^2/[\pi^2+(\ln\sigma)^2]\}^{0.5}$ 、无阻尼自然振荡频率  $\omega_n=4/(\zeta t_s)$ 、阻尼振荡频率  $\omega_d=\omega_n(1-\zeta^2)^{0.5}$  和时间常数  $T=1/\omega_n$ 。超调量  $\sigma$  为振荡进程中光合速率最大峰值超过稳态值的比例; 调整时间  $t_s$  为振荡进程中光合速率开始达到并保持在允许误差 (2%或 5%) 范围之内 (即稳态值) 所需要的时间。

为了探讨 CO<sub>2</sub> 阶跃变化对茄子光合振荡程度的影响, 引入 CO<sub>2</sub> 阶跃扰动强度的概念。该概念表达为,  $D_c=(C_{a2}-C_{a1})/C_{a2}\cdot(C_{a10}/C_{a1})\cdot(C_{a2}/C_{a20})\cdot(PAR/PAR_0)$ 。其中,  $C_{a1}$  为 CO<sub>2</sub> 阶跃的起点,  $C_{a2}$  为 CO<sub>2</sub> 阶跃的阶点,  $PAR$  为光合动态进程中的光强,  $C_{a10}$ 、 $C_{a20}$ 、 $PAR_0$  分别为  $C_{a1}$ 、 $C_{a2}$ 、 $PAR$  能够引起光合振荡的临界量。

## 结果与分析

### CO<sub>2</sub> 阶跃起点对茄子光合动态响应特征的影响

通过稳态光合参数, 将处理 I 中 CO<sub>2</sub> 阶跃变化下茄子光合速率 ( $P_n$ ) 转化为羧化速率 ( $V_c$ ) 的动态进程, 可见二者明显受 CO<sub>2</sub> 阶跃的起点影响 (图 1)。从图 1 可见, 较低的 CO<sub>2</sub> 阶跃起点 ( $C_{a1}=5$  或 180  $\mu\text{mol}/\text{L}$ ), 引起  $P_n$  和  $V_c$  振荡现象较为强烈; 而随着 CO<sub>2</sub> 阶跃起点的升高 ( $C_{a1}=540$ 、720 或 900  $\mu\text{mol}/\text{L}$ ),  $P_n$  和  $V_c$  振荡现象趋于不明显。

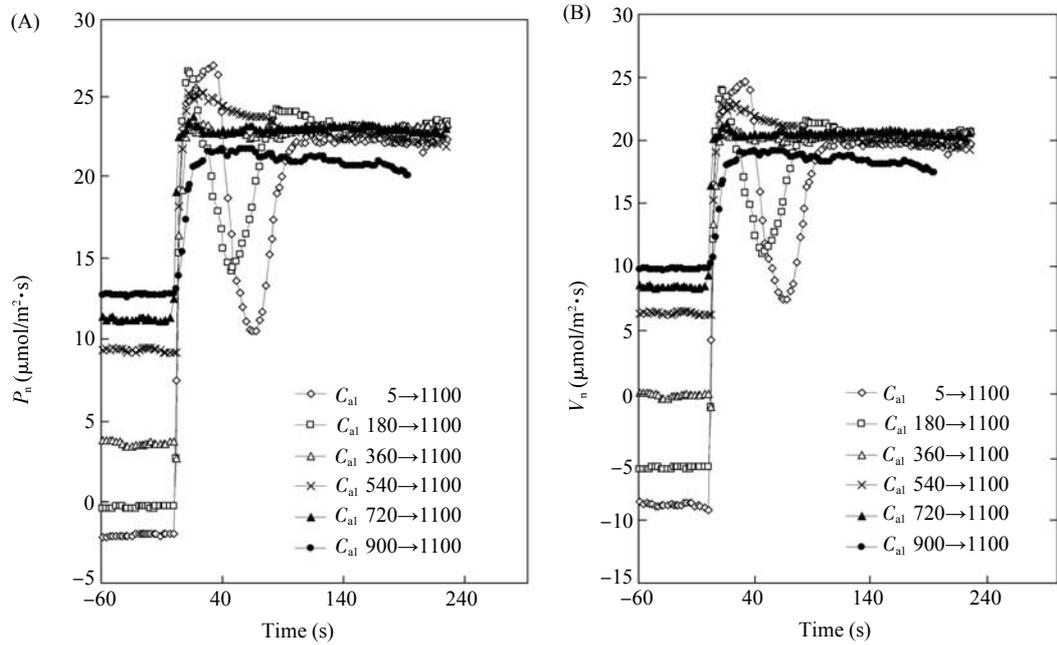


图 1 CO<sub>2</sub> 阶跃起点  $C_{ai}$  对茄子光合速率  $P_n$  (A) 和羧化速率  $V_c$  (B) 动态进程的影响

Fig.1 Effect of CO<sub>2</sub> step starting point  $C_{ai}$  on the dynamic course of net photosynthesis rate  $P_n$  (A) and carboxylation rate  $V_c$  (B) in eggplant

将图 1 中  $V_c$  的动态进程进行振荡特征分析表明，当 CO<sub>2</sub> 阶跃的起点较低 ( $C_{ai}=5$  或  $180 \mu\text{mol/L}$ ) 时，时间常数  $T$  较大，系统的阻尼系数  $\zeta$ 、无阻尼自然振荡频率  $\omega_n$  和阻尼振荡频率  $\omega_d$  则较小，因而振荡剧烈 (图 2)。同时从图 2 可见，随着 CO<sub>2</sub> 阶跃起点的升高， $T$  呈现降低趋势，且在 CO<sub>2</sub> 阶跃的起点  $C_{ai}$  超过  $360 \mu\text{mol/L}$  以上时趋于最小，而随着 CO<sub>2</sub> 阶跃起点的升高， $\zeta$ 、 $\omega_n$  和  $\omega_d$  则呈现增加趋势，且在 CO<sub>2</sub> 阶跃的起点  $C_{ai}$  超过  $360 \mu\text{mol/L}$  以上时， $\zeta$  趋于最大，可是  $\omega_n$  比  $\omega_d$  增加得更快。

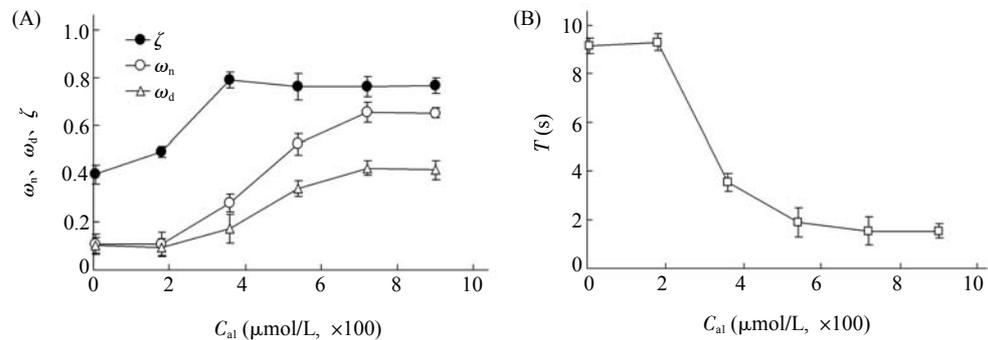


图 2 CO<sub>2</sub> 阶跃起点  $C_{ai}$  对茄子光合系统的阻尼系数  $\zeta$ 、无阻尼自然振荡频率  $\omega_n$  和阻尼振荡频率  $\omega_d$  (A)，以及时间常数  $T$  (B) 的影响

Fig.2 Effect of CO<sub>2</sub> step starting point  $C_{ai}$  on the damp coefficient  $\zeta$ , natural oscillation frequency for undamped present  $\omega_n$ , damped oscillation frequency  $\omega_d$  (A), and time constant  $T$  (B) of photosynthetic system in eggplant

CO<sub>2</sub> 阶跃阶点对茄子光合动态响应特征的影响

在处理 II 的 CO<sub>2</sub> 阶跃变化下, 茄子  $P_n$  和  $V_c$  的动态进程也明显受 CO<sub>2</sub> 阶跃阶点的影响 (图 3)。从图 3 可见, CO<sub>2</sub> 阶跃阶点较高 ( $C_{a2} > 900 \mu\text{mol/L}$ ), 引起  $P_n$  和  $V_c$  振荡现象较为强烈; 而随着 CO<sub>2</sub> 阶跃阶点的降低, 在  $C_{a2}=900 \mu\text{mol/L}$  下,  $P_n$  和  $V_c$  振荡减缓; 当  $C_{a2} \leq 600 \mu\text{mol/L}$  时,  $P_n$  和  $V_c$  振荡现象趋于不明显。

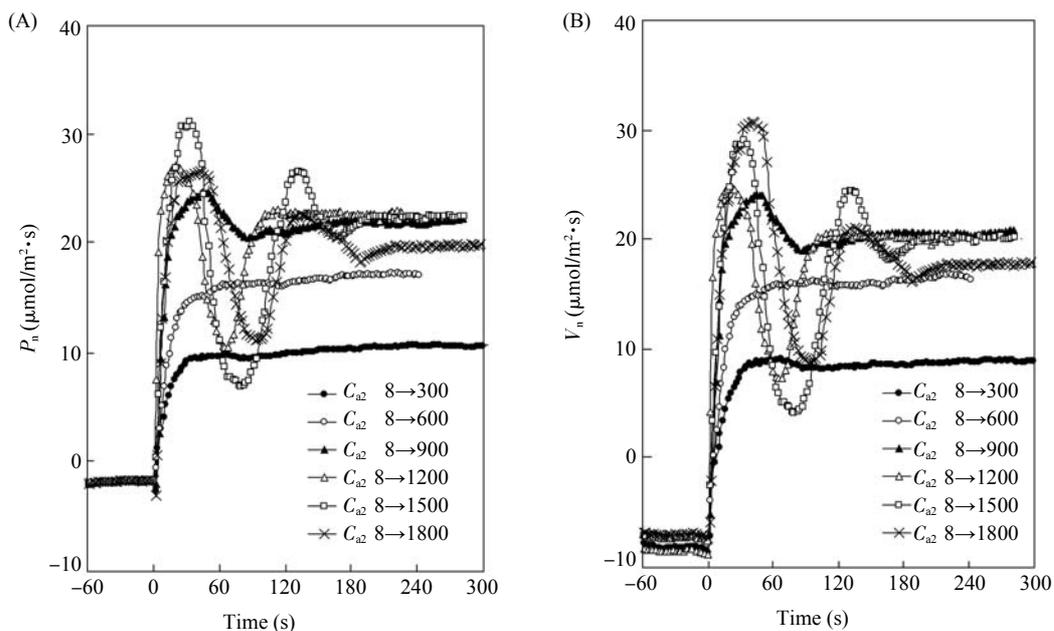


图 3 CO<sub>2</sub> 阶跃阶点  $C_{a2}$  对茄子光合速率  $P_n$  (A) 和羧化速率  $V_c$  (B) 动态进程的影响

Fig.3 Effect of CO<sub>2</sub> step order point  $C_{a2}$  on the dynamic course of net photosynthesis rate  $P_n$  (A) and carboxylation rate  $V_c$  (B) in eggplant

将图 3 中  $V_c$  的动态进程进行振荡特征分析表明, CO<sub>2</sub> 阶跃的阶点较低 ( $C_{a2} \leq 600 \mu\text{mol/L}$ ) 时,  $\zeta$  较大, 无振荡现象 (图 4)。从图 4 可见, 随着 CO<sub>2</sub> 阶跃阶点的升高 ( $C_{a2} > 600 \mu\text{mol/L}$ ),  $\zeta$  急剧减小, 振荡剧烈。  $C_{a2}$  对时间常数  $T$  的影响呈现单峰趋势关系, 在  $C_{a2}=900 \mu\text{mol/L}$  时,  $T$  最大。另外, 阶点对无阻尼自然振荡频率  $\omega_n$  和阻尼振荡频率  $\omega_d$  的影响不明显。

光强对 CO<sub>2</sub> 阶跃变化下茄子光合动态响应特征的影响

在处理 III 的 CO<sub>2</sub> 阶跃变化 (15→1200  $\mu\text{mol/L}$ ) 下, 茄子  $P_n$  和  $V_c$  的动态进程也明显受光照水平的影响 (图 5)。从图 5 可见, 光合有效辐射较低 ( $PAR=300 \mu\text{mol}\cdot\text{quanta}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ ) 时, 茄子  $P_n$  和  $V_c$  无明显的振荡现象。当  $PAR=600 \mu\text{mol}\cdot\text{quanta}/\text{m}^2\cdot\text{s}$  时,  $P_n$  和  $V_c$  开始表现出振荡现象。随着  $PAR$  继续增加 ( $PAR$  从 600 至 1800  $\mu\text{mol}\cdot\text{quanta}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ ),  $P_n$  和  $V_c$  的振荡现象会愈加强烈。

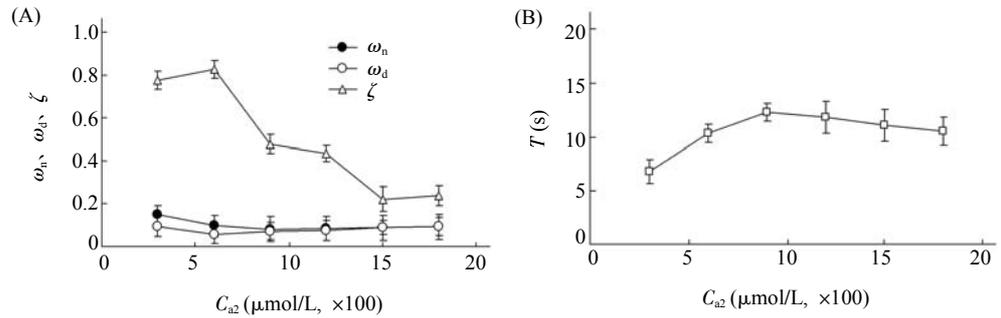


图 4 CO<sub>2</sub> 阶跃阶点  $C_{a2}$  对茄子光合系统的阻尼系数  $\zeta$ 、无阻尼自然振荡频率  $\omega_n$  和阻尼振荡频率  $\omega_d$  (A), 以及时间常数  $T$  (B) 的影响

Fig.4 Effect of CO<sub>2</sub> step order point  $C_{a2}$  on the damp coefficient  $\zeta$ , natural oscillation frequency for undamped present  $\omega_n$ , damped oscillation frequency  $\omega_d$  (A), and time constant  $T$  (B) of photosynthetic system in eggplant

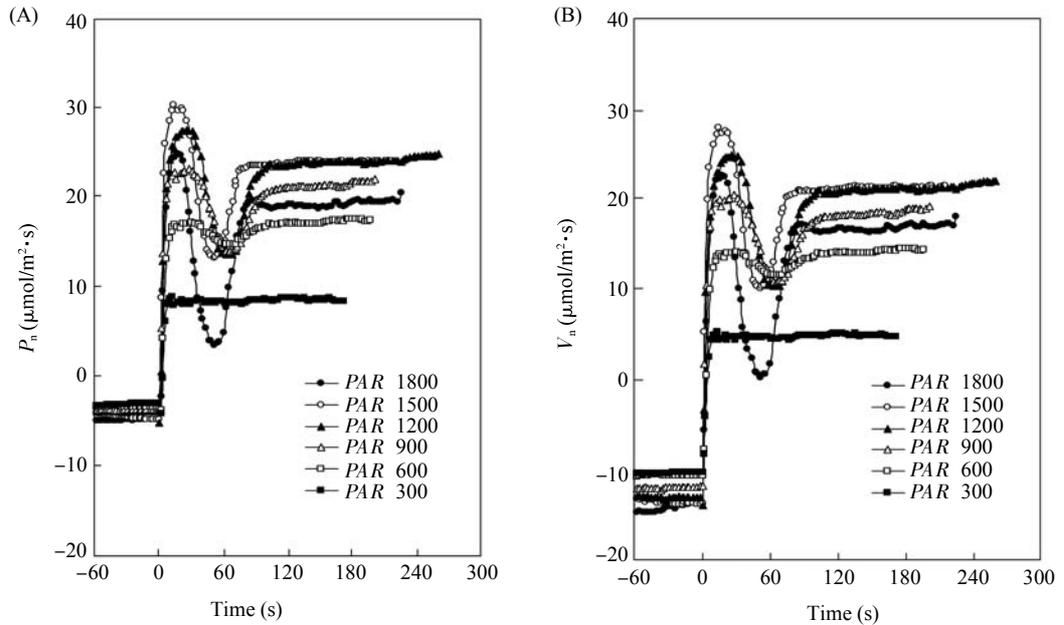


图 5 光强  $PAR$  对  $\text{CO}_2$  阶跃变化(15→1200  $\mu\text{mol/L}$ )下茄子光合速率  $P_n$  (A) 和羧化速率  $V_c$  (B) 动态进程的影响

Fig.5 Effect of photosynthetically active radiation  $PAR$  on the dynamic course of net photosynthesis rate  $P_n$  (A) and carboxylation rate  $V_c$  (B) under the  $\text{CO}_2$  step change from 15 to 1200  $\mu\text{mol/L}$  in eggplant

将图 5 中  $V_c$  的动态进程进行振荡特征分析可见, 光照水平对振荡特征的影响 (图 6) 与  $\text{CO}_2$  阶跃阶点  $C_{a2}$  的影响相似 (图 4)。从图 6 可见,  $PAR$  较低 ( $PAR \leq 600 \mu\text{mol}\cdot\text{quanta}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ ) 时,  $\zeta$  较大, 无振荡现象或有轻微的振荡。随着  $PAR$  升高 ( $PAR \geq 900 \mu\text{mol/L}$ ),  $\zeta$  急剧减小, 振荡也愈加剧烈。 $PAR$  对时间常数  $T$  的影响亦呈现单峰趋势关系, 在  $PAR = 600 \mu\text{mol}\cdot\text{quanta}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$  时,  $T$  最大。另外,  $PAR$  对无阻尼自然振荡频率  $\omega_n$  和阻尼振荡频率  $\omega_d$  的影响亦不明显。

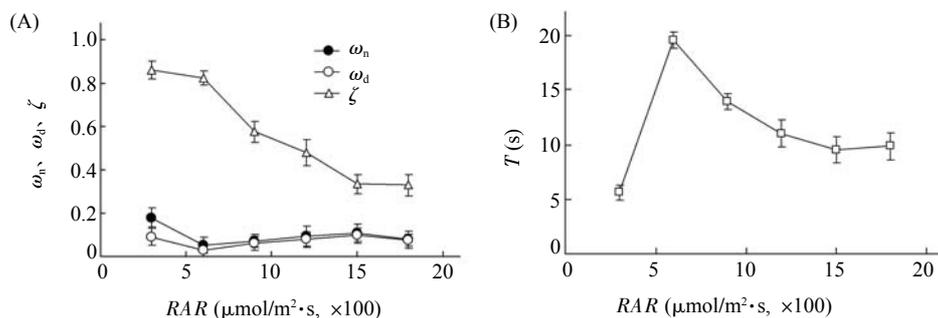


图6 光强  $PAR$  对  $CO_2$  阶跃变化(15→1200  $\mu\text{mol/L}$ )下茄子光合系统的阻尼系数  $\zeta$ 、无阻尼自然振荡频率  $\omega_n$  和阻尼振荡频率  $\omega_d$  (A), 以及时间常数  $T$  (B) 的影响

Fig.6 Effect of photosynthetically active radiation  $PAR$  on the damp coefficient  $\zeta$ , natural oscillation frequency  $\omega_n$ , damped oscillation frequency  $\omega_d$  (A), and time constant  $T$  (B) of photosynthetic system under the  $CO_2$  step change from 15 to 1200  $\mu\text{mol/L}$  in eggplant

根据图 1~图 6 中  $CO_2$  阶跃起点  $C_{a1}$ 、阶点  $C_{a2}$ 、光强  $PAR$  对光合振荡的影响分析, 将能够引起光合振荡的临界量  $C_{a10}$ 、 $C_{a20}$ 、 $PAR_0$  分别选定为 300  $\mu\text{mol/L}$ 、900  $\mu\text{mol/L}$ 、500  $\mu\text{mol}\cdot\text{quata}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 。据此计算的  $CO_2$  阶跃扰动强度  $D_c$  与茄子光合振荡系统的阻尼系数  $\zeta$  之间呈指数回归关系, 即  $\zeta=0.7855e^{-0.0053D_c}$ , 其相关系数  $r=-0.858^{**}$ , 呈极显著负相关 ( $P<0.01$ , 图 7)。

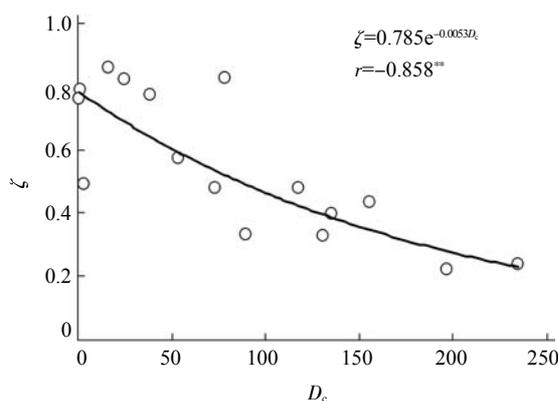


图7 茄子叶片光合系统的扰动强度  $D_c$  与阻尼系数  $\zeta$  的关系

Fig.7 Relationship between disturbed intensity  $D_c$  and damp coefficient  $\zeta$  of photosynthetic system in eggplant

## 讨 论

### 光合的动态响应特征参数与动态光合的反馈控制机制

大气  $CO_2$  浓度  $C_a$  骤然增加会引起羧化位点  $C_c$  的阶跃升高, 进而引起  $V_c$  骤然增加。这会造成原稳态下底物池中 ER (rubisco 酶与 RuBP 复合物) 的迅速消耗。而底物池中 ER 的补充速度一时较慢, 会造成接续的  $V_c$  降低, 从而表现出光合振荡现象。因此,  $CO_2$  阶跃变化下光合振荡响应的机制与 ER 的原贮量消耗和再生补充不平衡有关。这在卡尔文环中相当于 RuBP 的消耗速率与再生速率不平衡问题<sup>[20]</sup>, 也就在卡尔文环中通过羧化产物 PGA 的还原继而再生 RuBP 过程表现为反馈控制机制<sup>[3,5]</sup>。

光合系统反馈控制动态生化模型是根据光合系统酶接触反应动力学参数构建的<sup>[15]</sup>。据此模型的  $CO_2$  阶跃响应传递函数中的振荡单元, 可以计算茄子动态光合的振荡特征参数, 主要包括光合反馈系统的阻尼系数  $\zeta$  和时间常数  $T$  (相当于无阻尼自然振荡频率  $\omega_n$  的倒数)。

本研究发现,  $\text{CO}_2$  阶跃变化对茄子光合系统的震荡特征参数  $\zeta$  和  $T$  产生了明显的影响, 而  $\omega_n$  和  $\omega_d$  受影响的程度则显著减小 (图 2、4 和 6)。因此, 动态光合的振荡发生及其振荡强度与光合反馈系统的  $\zeta$  和  $T$  有关, 亦即在卡尔文环中相当于 RuBP 的消耗速率与再生速率不平衡问题与光合反馈系统的  $\zeta$  和  $T$  有关。据此推测,  $T$  应该与 RuBP 再生速率有关,  $\zeta$  应该与 RuBP 底物池大小有关。但是, 此推测有待研究探索。

#### 动态光合中影响 $\text{CO}_2$ 阶跃扰动的因子

在 Farquhar、von Caemmerer 和 Berry<sup>[21,22]</sup>提出的  $\text{C}_3$  植物光合作用稳态生化模型中, 羧化速率  $V_c$  的限制因素有三<sup>[14]</sup>: 1) 在较低  $\text{CO}_2$  浓度下,  $V_c$  受限于 Rubisco 的数量、动力学特性及其活性状态 ( $W_j$ ); 2) 在中等  $\text{CO}_2$  浓度下,  $V_c$  受限于与光系统电子传递有关的 RuBP 再生 ( $W_j$ ); 3) 在高  $\text{CO}_2$  浓度下,  $V_c$  受限于无机磷可利用量 ( $W_p$ )。可见, 不同的  $\text{CO}_2$  浓度和光强水平会使光合反馈系统处于不同的运转状态。但是,  $\text{CO}_2$  从叶肉细胞扩散至叶绿体羧化部位的导度不同, 影响  $R_d$ 、 $K_c$ 、 $K_o$ 、 $I^*$  和  $g_i$  等的推算<sup>[23~25]</sup>, 对茄子动态光合过程的特征参数也将产生影响。因此推测,  $\text{CO}_2$  阶跃变化引起的光合动态进程会依  $\text{CO}_2$  阶跃梯度、阶跃起点、阶跃阶点的大小, 以及光强水平的高低而影响到整个光合系统的状态。这在本研究中已经得到充分的证实。

同时, 通过引入“ $\text{CO}_2$  阶跃扰动强度”的概念探讨了  $\text{CO}_2$  阶跃变化对茄子光合振荡程度的影响 (图 7)。但是, 这里初步选定的能够引起光合振荡的临界量 ( $C_{a10}$ 、 $C_{a20}$ 、 $PAR_0$ ) 可能与较大的  $\text{CO}_2$  阶跃变化处理梯度有关, 因为较小的  $\text{CO}_2$  阶跃变化处理梯度需要光合仪双气路  $\text{CO}_2$  稳衡调试、叶片光合稳衡调试, 还需要  $\text{CO}_2$  配气相配合, 以及 3 次重复等, 不仅增加了动态光合测定的工作量, 而且也扩大了整个繁琐工作中每个环节存在的实验误差。另外, 温度是直接影响植物光合系统酶促反应的重要因子之一, 间接调控光合机构的运转状况。因此,  $\text{CO}_2$  阶跃扰动强度的计算是否需要带入温度因子有待研究。

## 结 论

$\text{CO}_2$  阶跃变化下, 光合系统阻尼系数  $\zeta$  的减小和时间常数  $T$  的增加是引起茄子叶片光合速率  $P_n$  或羧化速率  $V_c$  发生震颤的主要原因, 而无阻尼自然振荡频率  $\omega_n$  和阻尼振荡频率  $\omega_d$  的作用则不明显。

## 参考文献:

1. van Der Veen R. Induction phenomena in photosynthesis. *Plant Physiol*, 1949, 2: 287~296
2. Rabinowitch EI. Photosynthesis and related processes (Vol. II, part 2). New York: Interscience publishers, 1956. 537~1432
3. Laisk A, Oja V. Positive feedback and rhythmic phenomena in the pentosephosphate cycle of photosynthesis. Abstract of the Fourth International Biophysical Congress. Moscow. 1972, sections XVI-XXV: 62
4. Laisk A, Oja V. Photosynthesis at CO<sub>2</sub> and light saturation in limited by the reaction of ribulosediphosphate resynthesis. *Proc Est Acad Sci*, 1976, 25(2): 146~150
5. Walker DA, Sivak MN, Prinsley RT, Cheesborough JK. Simultaneous measurement of oscillations in oxygen evolution and chlorophyll a fluorescence in leaf pieces. *Plant Physiol*, 1983, 73: 542~549
6. Ogawa T. Simple oscillations in photosynthesis of higher planta. *Biochim Biophys Acta*, 1982, 68: 103~109
7. 高志奎, 高荣孚, 何俊萍, 王梅. 环境因子对温室茄子光合非稳态性的影响. *园艺学报*, 2005, 32(4): 624~627  
Gao ZK, Gao RF, He JP, Wang M. Effect of environmental factors on unsteady-state photosynthesis in greenhouse *Aubergine*. *Acta Horticult Sin*, 2005, 32(4): 624~627
8. Laisk A, Laarin P. Feedback control of the potential rate of photosynthesis. In: Margna U. Regulation of Plant Growth and Metabolism. Tallinn: Valgus, 1983. 135~150
9. Laisk A, Walker DA. Control of phosphate turnover as a rate-limiting factor and possible cause of oscillations in photosynthesis: A mathematical model. *Proc R Soc Lond B*, 1986, 227: 281~302
10. Laisk A, Walker DA. A mathematical model of electron transport. Thermodynamic necessity for photosystem II regulation: 'light stomata'. *Proc R Soc Lond B*, 1989, 237: 417~444
11. Laisk A, Eichelmann H. Towards understanding oscillations: A mathematical model of the biochemistry of photosynthesis. *Phil Trans R Soc Lond*, 1989, 323: 369~348
12. Mott KA, Jensen RG, O'leary JW, Berry JA. Photosynthesis and ribulose 1,5-bisphosphate concentrations in intact leaves of *Xanthium strumarium* L. *Plant Physiol*, 1984, 76: 968~971
13. von Caemmerer S. Biochemical models of leaf photosynthesis. Australia: CSIRO publishing, 2000. 29~90
14. 薛定宇, 张晓华. 控制系统计算机辅助设计——MATLAB 语言与应用(第2版). 北京: 清华大学出版社, 2006. 39~231  
Xue DY, Zhang XH. Computer aided control systems design using matlab language (Second edition). Beijing: Tsinghua university press, 2006. 39~231
15. 高志奎, 薛占军, 钱稷, 程雪, 何俊萍, 高荣孚. 光合作用的 CO<sub>2</sub> 阶跃响应动态生化模型. *生物物理学报*, 2010, 26(9): 814~822  
Gao ZK, Xue ZJ, Qian J, Cheng X, He JP, Gao RF. A dynamic biochemical model for photosynthetic response to CO<sub>2</sub> step changes. *Acta Biophys Sin*, 2010, 26(9): 814~822
16. Kramer DM, Avenson TJ, Edwards GE. Dynamic flexibility in the light reactions of photosynthesis governed by both electron and proton transfer reactions. *Trends Plant Sci*, 2004, 9(7): 349~357
17. Rascher U, Nedbal L. Dynamics of photosynthesis in fluctuating light. *Curr Opin Plant Biol*, 2006, 9: 671~678
18. Nowak RS, Ellsworth DS, Smith SD. Functional responses of plants to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> — Do photosynthetic and productivity data from FACE experiments support early predictions? *New Phytologist*, 2004, 162: 253~280
19. Toebert NE. Effect of atmospheric CO<sub>2</sub> on Photosynthesis. In: Sybesma C. Advances in photosynthesis research (Vol. IV). Boston: Laneaster, 1984. 81
20. Laisk A, Oja V. Dynamics of leaf photosynthesis: Rapid-response measurements and their interpretations. Australia: CSIRO publishing, 1998. 58~88
21. Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*, 1980, 149(1): 78~90
22. Farquhar GD, von Caemmerer S. Modeling of photosynthetic response to environmental conditions. In: Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, Ziegler H. Physiological plant ecology II. Encyclopedia of plant physiology. New series, Vol. 12B. Heidelberg: Springer-Verlag, 1982. 550~587
23. Ethier GJ, Livingston NJ. On the need to incorporate sensitivity to CO<sub>2</sub> transfer conductance into the Farquhar-von Caemmerer-Berry leaf photosynthesis model. *Plant Cell Environ*, 2004, 27: 137~153
24. Terashima I, Ono K. Effects of HgCl<sub>2</sub> on CO<sub>2</sub> dependence of leaf photosynthesis: Evidence indicating involvement of *Aquaporins* in CO<sub>2</sub> diffusion across the plasma membrane. *Plant Cell Physiol*, 2002, 43: 70~78
25. Yin X, Oijen V, Schapendonk HCM. Extension of a biochemical model for the generalized stoichiometry of electron transport limited C<sub>3</sub> photosynthesis. *Plant Cell Environ*, 2004, 27: 1211~1222

# Effect of CO<sub>2</sub> Step Changes on Characteristic Parameters of Dynamic Photosynthesis in Eggplant

XUE Zhanjun<sup>1</sup>, GAO Zhikui<sup>1</sup>, WANG Mei<sup>1</sup>, LV Guiyun<sup>1</sup>, DU Shuang<sup>1</sup>, GAO Rongfu<sup>2</sup>

1. College of Horticulture, Agricultural University of Hebei, Baoding 071001, China;

2. College of Biological Sciences and Technology, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

This work was supported by grants from The National Natural Science Foundation of China (30571267); Science and Technology Research Projects of China (2004BA525B14)

**Received:** Oct 18, 2010 **Accepted:** Dec 28, 2010

**Corresponding author:** GAO Zhikui, Tel: +86(312)7528312, E-mail: gaozhikui2005@163.com

**Abstract:** With the constitution of dynamic biochemistry model containing a key of feedback controlled system, which was on the basis of oscillation unit in the transfer function, the characteristic parameters of oscillation in dynamic photosynthesis by CO<sub>2</sub> step-transformation were analyzed in solar greenhouse eggplant treated by combination of CO<sub>2</sub> step starting point ( $C_{a1}$ ) and order point ( $C_{a2}$ ) with different photosynthetically active radiation ( $PAR$ ). The results showed that dynamic course of oscillation of photosynthetic rate ( $P_n$ ) and carboxylation velocity ( $V_o$ ) which was translated from  $P_n$  through stable photosynthesis parameters was significantly violent due to the increase of time constant ( $T$ ) and decrease of damp coefficient ( $\zeta$ ), natural oscillation frequency for undamped present ( $\omega_n$ ) and damped oscillation frequency ( $\omega_d$ ) of photosynthetic system. Analogously, under the condition of  $C_{a2} \geq 900 \mu\text{mol/L}$  and  $PAR \geq 900 \mu\text{mol}\cdot\text{quata}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ , the phenomena of oscillation was more marked accompanied the lower  $\zeta$ . Consequently, the photosynthetic oscillation could occur in combination of lower  $\zeta$  and upper  $T$ . Conversely, it could not display in combination of upper  $\zeta$  and lower  $T$ . However, the moderate  $\zeta$  and high (or higher)  $T$  were the critical conditions needed for occurring of photosynthetic oscillation. In our experiment, the critical quantity of photosynthetic oscillation for  $C_{a1}$ ,  $C_{a2}$  and  $PAR$  was  $300 \mu\text{mol/L}$ ,  $900 \mu\text{mol/L}$  and  $500 \mu\text{mol}\cdot\text{quata}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ , respectively. Meanwhile, the negative relationship ( $r = -0.858^{**}$ ) between disturbed intensity ( $D_c$ ) by CO<sub>2</sub> step-transformation and damp coefficient ( $\zeta$ ) of photosynthetic oscillation system can be described by exponential equation.

**Key Words:** Dynamic photosynthesis; Oscillation; CO<sub>2</sub> step change; Damp coefficient; Oscillation frequency; Time constant