

光合作用对胞间和大气 CO₂ 响应曲线的比较*

叶子飘^{1,2,*} 于强³

(¹井冈山大学井冈山生态环境研究中心, 江西吉安 343009, ²井冈山大学数理学院, 江西吉安 343009, ³中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101)

摘要 利用 L26400 便携式光合作用系统测定华北平原冬小麦在温度为 25 e 和 30 e、光合有效辐射为 1500 和 2000 mmol# m⁻²# s⁻¹ 条件下处于抽穗时期旗叶的 CO₂ 响应曲线, 研究植物光合作用对胞间 CO₂ 响应 (A/C_i) 和对大气 CO₂ 响应 (A/C_a) 的直角双曲线修正模型所给拟合结果的合理性。结果表明: 由 A/C_i 和 A/C_a 修正模型所给的光合能力和 CO₂ 补偿点几乎相同, 但得到的光呼吸速率和初始羧化效率则完全不等; 产生这种差异的原因是利用叶片气体交换测定的数据所计算的胞间 CO₂ 浓度并不是植物叶片本身的胞间 CO₂ 浓度; A/C_a 修正模型比 A/C_i 修正模型更为合理是因为 A/C_a 所估算的光呼吸速率接近测量值。

关键词 A/C_i 曲线; A/C_a 曲线; 光合能力; 胞间 CO₂ 浓度

中图分类号 Q945 **文献标识码** A **文章编号** 1000- 4890(2009)11- 2233- 06

A comparison of response curves of winter wheat photosynthesis to flag leaf intercellular and air CO₂ concentrations YE Zhipiao^{1,2}, YU Qiang³ (¹Research Center for Jinggangshan Environmental Sciences, Jinggangshan University, Ji. an 343009, Jiangxi, China; ²College of Sciences, Jinggangshan University, Ji. an 343009, Jiangxi, China; ³Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China). Chinese Journal of Ecology, 2009, 28(11): 2233- 2238

Abstract By using L26400 portable photosynthesis system, the photosynthetic parameters of winter wheat (*Triticum aestivum*) during its heading stage in North China Plain were measured at air temperature 25 e and 30 e and at photosynthetically available radiation 1500 and 2000 mmol# m⁻²# s⁻¹. The measured data were fitted with the modified rectangular hyperbola models of the photosynthetic responses to flag leaf intercellular CO₂ concentration (A/C_i) and air CO₂ concentration (A/C_a), aimed to approach the reasonability of the fitted results obtained from the models. The photosynthetic capacity and CO₂ compensation point estimated by the modified A/C_i curve and A/C_a curve were nearly the same, but the photorespiration and initial carboxylation efficiency estimated by them were completely different. The difference between the two modified curves came from the calculated but not the real intercellular CO₂ concentration. Modified A/C_a curve was more reasonable than the modified A/C_i curve, because the photorespiration rate estimated by the former was close to the measured value.

Key words A/C_i curve; A/C_a curve; photosynthetic capacity; intercellular CO₂ concentration

CO₂ 是光合作用的原料, 又是 C₃ 植物光合作用的主要限制因子 (彭长连等, 1998)。要了解 CO₂ 对植物光合作用的影响, 就必须知道植物光合作用对 CO₂ 的响应曲线。因为, 由植物的 CO₂ 响应曲线就

可以确定植物的光合能力、CO₂ 饱和点、CO₂ 补偿点和光呼吸等光合参数, 也可以估算出植物的最大羧化速率和电子传递速率。所以, 确定植物叶片光合作用对 CO₂ 响应曲线是研究植物生理生态和植物生化的重要内容之一。

植物光合作用对 CO₂ 浓度响应函数迄今为止有很多报道 (Baly 1935; Farquhar et al, 1980; Watling et al, 2000), 其中以 Farquhar 等 (1980) 建

* 江西省科技厅农业攻关项目 (吉市科技字 [2006] 21 号) 和国家高新技术研究发展计划 (863 计划) 探索导向类资助项目 (2008AA10Z215)。

** 通讯作者 E-mail: yezp@jgsu.edu.cn

收稿日期: 2009202226 接受日期: 2009206230

立的生化模型广泛地应用于植物的生理学和生态学等领域中。根据此生化模型 (Farquhar et al, 1980) 以及此后的修正模型 (von Caemmerer & Farquhar, 1981; Farquhar & von Caemmerer, 1982; von Caemmerer, 2000) 可以计算出植物的最大羧化速率和电子的传递速率。然而, 由生化模型却无法计算出植物的光合能力以及对应 CO_2 饱和点等。为了计算植物的这些光合参数, 还必须用到光合作用对 CO_2 响应的 Michaelis-Menten 模型, 直角双曲线模型 (Bailey, 1935), 指数方程 (Watling et al, 2000) 和直角双曲线的修正模型 (叶子飘和于强, 2008) 等。这些模型都包括 2 种 CO_2 响应曲线, 一种是光合作用对胞间 CO_2 响应曲线 (A/C_i , A 为净光合速率, C_i 为胞间 CO_2 浓度); 另一种是光合作用对大气 CO_2 响应曲线 (A/C_a , A 为净光合速率, C_a 为大气 CO_2 浓度)。用 A/C_a 可以不考虑叶片气孔的不均匀关闭、均匀关闭以及 CO_2 是如何扩散到叶肉细胞等过程, 只考虑净光合速率随 C_a 的变化情况; 用 A/C_i 可以研究植物的光合速率随 C_i 的变化情况, 并可以分析植物光合作用的气孔限制和非气孔限制 (许大全, 2002)。目前, 应用最为广泛的光合作用对 CO_2 响应模型是 Michaelis-Menten 模型和直角双曲线模型。但在实际应用中发现, Michaelis-Menten 模型和直角双曲线模型在本质上是相同的, 并且用 Michaelis-Menten 模型或直角双曲线模型拟合植物光合作用对 CO_2 响应数据所得到的光合能力远比实测值大 (Yu et al, 2004; 王建林等, 2005; 金路路等, 2007), 无法估算植物的 CO_2 饱和点。

在拟合植物的 CO_2 响应数据时还发现, 用 A/C_i 和 A/C_a 拟合植物的 CO_2 响应数据所得到的光合参数并不完全相同, 尤其是得到的光呼吸速率和初始羧化效率等相差很大。因此, 判断 A/C_i 和 A/C_a 响应曲线的合理性就显得尤为重要。因为 Farquhar 等 (1980) 生化模型主要用 A/C_i 响应曲线去研究植物的 CO_2 响应问题和植物的生理生化问题等。然而, 在 A/C_i 响应曲线中的自变量 C_i 不是直接测量的, 而是用叶片气体交换测定的数据按照公式 $C_i = C_a - 116A/g_s$ (Berry & Downton, 1982) 计算得到的, 这里的 g_s 为叶片对水的气孔导度。但迄今为止, 还没有任何证据可以证明 Berry 和 Downton (1982) 所给公式计算的 C_i 就是植物叶片内的 C_i 。如果 Li6400 便携式光合作用测定系统 (美国 LiCor 公司生产) 给出的 C_i 并不是植物叶片真实的 C_i (Li6400 光合

作用测定系统中的 C_i 就是由公式 $C_i = C_a - 116A/g_s$ 计算得到的), 那么现在利用生化模型 (Farquhar et al, 1980; Farquhar & von Caemmerer, 1982; von Caemmerer, 2000) 研究植物所得到的生理生化参数值与实际值就会有较大的偏差。因此, 利用 A/C_i 和 A/C_a 拟合冬小麦的 CO_2 响应数据判断 A/C_i 和 A/C_a 拟合结果的合理性以及目前计算所用公式计算的 C_i 是否为植物叶片真实的 C_i 是本研究的主要目的。

本研究工作的主要研究内容是以华北平原冬小麦 (*Triticum aestivum*) 为对象, 利用 A/C_i 和 A/C_a 响应的直角双曲线修正模型 (叶子飘和于强, 2008) 拟合冬小麦在不同温度和光合有效辐射条件下的 CO_2 响应数据, 讨论用 A/C_i 和 A/C_a 响应曲线得到的光合参数存在的差异以及产生这些差异的可能原因, 旨在判断 A/C_i 和 A/C_a 中哪个更为合理以及现在计算植物叶片胞间 CO_2 浓度的公式是否合理。

1 材料与方法

1.1 试验设计

大田试验在中国科学院禹城综合试验站进行, 该站位于 36°57'N, 116°36'E, 平均海拔 28 m, 地处黄河下游冲积平原, 地势低平, 土壤母质为黄河冲积物, 土壤质地以粉砂和轻壤为主, 属大陆性暖温带季风气候, 年均气温 13.11 °C, 1 月平均气温 -3 °C, 7 月平均气温 26.19 °C, 年无霜期 200 d, 年均降水量 610 mm, 其中 3) 5 月平均降水量 751.7 mm, 占年均降水量的 121.4%, 6) 8 月平均降水量 419.17 mm, 占年均降水量的 68.18%。

测量时间是从 2003 年 4 月 23 日) 5 月 6 日, 用 Li6400 便携式光合作用测定系统测定了华北平原冬小麦, 小麦品种为 / 科禹 130, 测定部位是冬小麦抽穗期的旗叶。测定环境为: 叶面积指数为 4.1, 日平均气温 10 °C ~ 22 °C, 相对湿度 57% ~ 90%。测量光响应数据时, 气温分别设置为 25 °C 和 30 °C, CO_2 浓度分别为 360 和 600 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 光合有效辐射设置为 19 个水平 (2000, 1800, 1600, 1400, 1200, 1000, 800, 600, 400, 200, 180, 160, 140, 120, 100, 80, 60, 40, 0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 每个光合有效辐射下适应 3~5 min 后测定其净光合速率, 3 次重复; 测量 CO_2 响应数据时, 测量时气温分别设置为 25 °C 和 30 °C, 光合有效辐射分别设置为 1500 和 2000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。 CO_2 浓度设置为 15 个水平 (1400, 1000, 800, 600, 400, 200, 180, 160, 140, 120,

10Q 8Q 6Q 4Q 20 Lmo# mol⁻¹), 每个 CO₂ 浓度下适应 3~5 min 后测定其净光合速率, 3 次重复。

112 研究方法

冬小麦的光合响应曲线和 CO₂ 响应曲线均采用 SPSS 分析软件 (SPSS Incl Chicago Ill USA) 中的最小二乘法进行拟合。而冬小麦的光合参数 (即最大净光合速率、光饱和点、光补偿点和暗呼吸速率; 光合能力、CO₂ 饱和点、光呼吸速率和 CO₂ 补偿点等) 分别由光合作用对光响应的直角双曲线修正模型 (Ye 2007, 叶子飘和赵则海, 2008) 和对 CO₂ 响应的直角双曲线修正模型 (叶子飘和于强, 2009)。后者的数学表达式为:

$$A(C_i) = A \frac{1 - B C_i}{1 + C C_i} C_i - R_p \quad (1)$$

式中: C_i 为植物叶片的胞间 CO₂ 浓度; R_p 为植物的光呼吸速率; A 为 CO₂ 响应曲线上 C_i = 0 处的斜率, 即为植物的初始羧化效率, 系数 C = A/A_{max} (此处的 A_{max} 用胞间 CO₂ 响应的直角双曲线修正模型计算的植物光合能力), B 为修正因子。当 B = 0 时, 式 (1) 可以退化为直角双曲线模型 (Baly, 1935)。

如果用 C_m 表示植物的饱和胞间 CO₂ 浓度, 则有:

$$C_m = \frac{\sqrt{(B + C) / B} - 1}{C} \quad (2)$$

如果用 A_{max} 表示植物叶片的光合能力, 则有:

$$A_{max} = P(C_m) = A \left[\frac{\sqrt{B + C} - \sqrt{B}}{C} \right]^2 - R_p \quad (3)$$

植物光合作用对大气 CO₂ 响应的直角双曲线修正模型 (A/C_a) 在形式上与植物对胞间 CO₂ 响应修正模型相同, 只需要把式 (1)、式 (2) 和式 (3) 中的 C_i、C_m、A_{max} 和 R_p 分别替换成 C_a、C_{am}、A_{amax} 和 R_{ap} 就可以, 其中 C_{am}、A_{amax} 和 R_{ap} 等参数表示用 A/C_a 计算的 CO₂ 饱和点、光合能力和光呼吸速率。为了简化起见, 下面把植物光合作用对胞间 CO₂ 响应的直角双曲线修正模型和对大气 CO₂ 响应的直角双曲线修正模型简称为 A/C_i 修正模型和 A/C_a 修正模型。

2 结果与分析

211 冬小麦的光合作用对光响应曲线

图 1 是用植物光合作用对光响应的直角双曲线修正模型 (Ye 2007, 叶子飘和赵则海, 2008) 分别拟合温度为 25 e 和 30 e, CO₂ 浓度分别为 360 和 600 Lmo# mol⁻¹ 时冬小麦的净光合速率对光有效辐

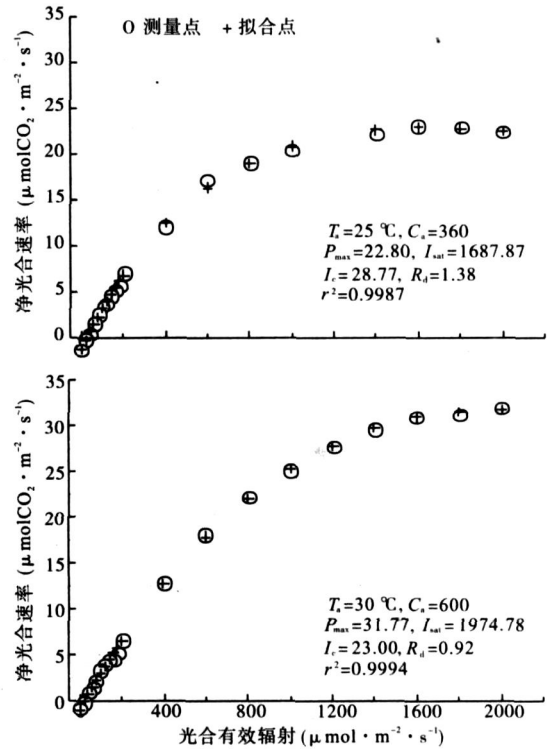


图 1 不同温度和 CO₂ 浓度条件下冬小麦的光响应曲线
Fig 1 Light response curve of photosynthesis for winter wheat under different air temperatures and CO₂ concentration

T_a 为叶室温度, C_a 为气室 CO₂ 浓度, P_{max} 为最大净光合速率, I_{sat} 为饱和光强, I_c 是光补偿点, R_d 为暗呼吸速率, r² 为拟合方程的决定系数。

射的响应数据。由图 1 可知, 温度为 25 e, CO₂ 浓度为 360 Lmo# mol⁻¹ 时冬小麦的实测暗呼吸速率约为 114 Lmol CO₂# m⁻²# s⁻¹; 温度为 30 e, CO₂ 浓度为 600 Lmo# mol⁻¹ 时冬小麦的实测暗呼吸速率约为 019 Lmol CO₂# m⁻²# s⁻¹。

212 冬小麦的光合作用对 CO₂ 响应曲线

图 2 是用式 (1) 拟合华北平原冬小麦温度分别为 25 e 和 30 e, 光合有效辐射分别为 2000 和 1500 Lmo# m⁻²# s⁻¹ 时光合作用对胞间 CO₂ 浓度响应数据所得到的响应曲线。

图 3 是用 A/C_a 修正模型拟合华北平原冬小麦温度分别为 25 e 和 30 e, 光合有效辐射分别为 2000 和 1500 Lmo# m⁻²# s⁻¹ 时光合作用对大气 CO₂ 浓度响应数据所得到的响应曲线。

213 不同 CO₂ 响应模型的拟合结果

表 1 给出了 Michaelis-Menten 模型、指数方程 (Watling et al, 2000)、直角双曲线模型 (Baly 1935) 和修正模型 (叶子飘和于强, 2008) 拟合华北

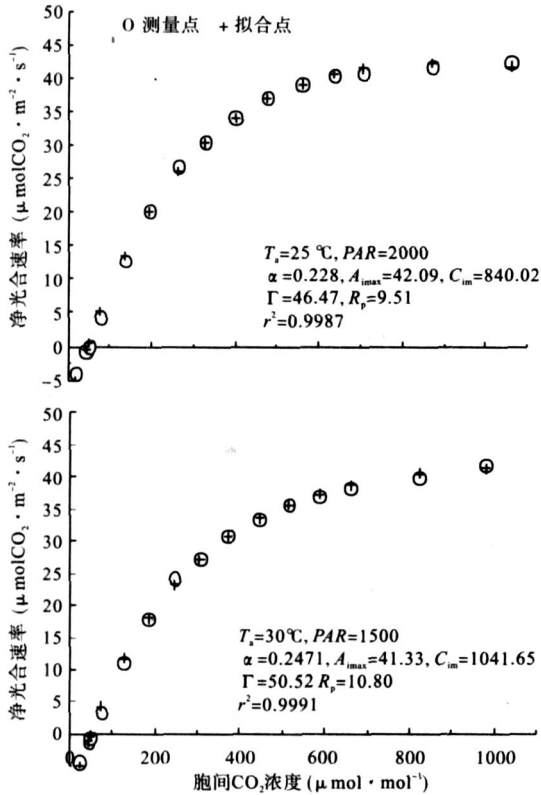


图 2 冬小麦在不同温度和光合有效辐射条件下对胞间 CO₂ 的响应曲线

Fig 2 Intercellular CO₂ response of photosynthesis of winter wheat under different air temperatures and PAR

A_{max}为光合能力, C_m为饱和胞间 CO₂ 浓度, # 为 CO₂ 补偿点, R_p 为光呼吸速率, A 为初始羧化效率, T_a, PAR 和的含义与图 1 相同。说明此处 C_i并非 LI26400 便携式光合作用测定系统测量植物叶片的真正 C_i 值, 净光合速率则是植物叶片的测量值。

平原冬小麦在温度为 25 e, 光合有效辐射为 2000 Lmo# m⁻²# s⁻¹时光合作用对 C_i 响应数据所得到的有关参数。从表 1 可知, Michaelis-Menten 模型、指数方程 (Watling et al, 2000) 和直角双曲线模型 (Baly 1935) 所给的光合能力远大于测量值 (该条件下的测量值约为 4212 Lmol CO₂ # m⁻² # s⁻¹), 而用式 (1) 拟合所给的光合能力为 42109 LmoICO₂ #

表 1 4 个 A/C_i 响应曲线模型拟合冬小麦温度在 25 e, 光合有效辐射为 2000 Lmo# m⁻²# s⁻¹时胞间 CO₂ 响应的结果
Tab 1 Fitted results of CO₂ response of photosynthesis with four A/C_i curves for winter wheat at 25 e and 2000 Lmo# m⁻²# s⁻¹

响应曲线模型	光合能力 (LmolCO ₂ # m ⁻² # s ⁻¹)	初始羧化效率 (mo# m ⁻² # s ⁻¹)	CO ₂ 补偿点 (Lmo# mol ⁻¹)	CO ₂ 饱和点 (Lmo# mol ⁻¹)	光呼吸速率 (Lmol CO ₂ # m ⁻² # s ⁻¹)	决定系数 (r ²)
直角双曲线	681.54	01.331	451.58	-	- 121.36	01.9913
Michaelis-Menten 模型	681.54	-	451.58	-	- 121.36	01.9926
指数方程	531.14	01.229	461.86	-	- 91.70	01.9987
修正模型	421.09	01.228	461.47	8861.74	- 91.51	01.9987
测量值	U 421.2	-	U 46	-	-	-

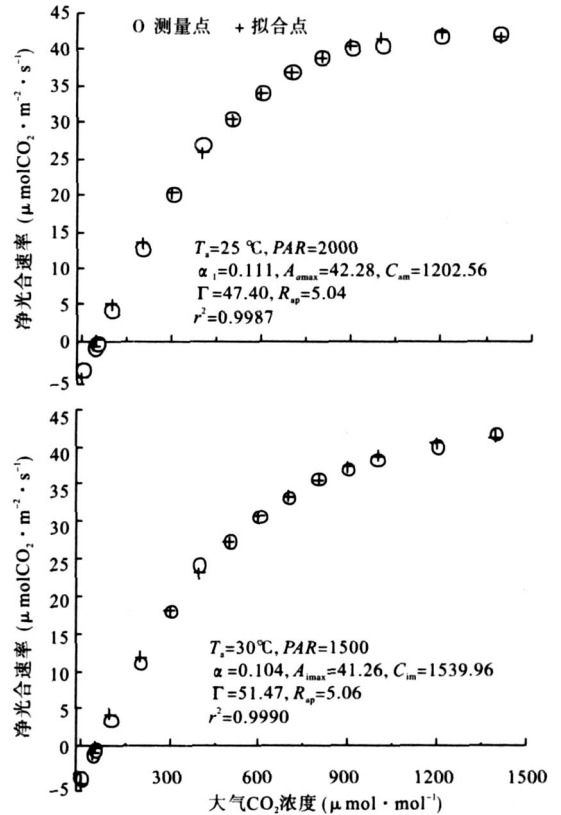


图 3 冬小麦在不同温度和光合有效辐射条件下对大气 CO₂ 的响应曲线

Fig 3 Air CO₂ response of photosynthesis of winter wheat under different air temperatures and PAR

A_{max}为用 A/C_a 修正模型拟合所得到的光合能力, C_m 为饱和大气 CO₂ 浓度, # 为 CO₂ 补偿点, R_{sp} 为用 A/C_a 修正模型拟合所得到的光呼吸速率, A₁ 为用 A/C_a 修正模型拟合所得到的初始羧化效率, T_a, PAR 和的含义与图 1 相同。

m⁻²# s⁻¹, 与实际值相符合。由于冬小麦的胞间 CO₂ 浓度不是直接测量的, 所以, 表 1 没有给出冬小麦饱和和胞间 CO₂ 浓度的测量值。

表 2 给出了 A/C_i 和 A/C_a 修正模型拟合华北平原冬小麦在温度为 25 e, 光合有效辐射为 2000 Lmo# m⁻²# s⁻¹时光合作用对 C_i 和 C_a 响应数据所给的拟合结果。

表 2 A/C_i和 A/C_a修正模型拟合冬小麦在温度 25 e, 光合有效辐射 2000 Lm o# m⁻²# s⁻¹时 CO₂响应数据的拟合结果
 Tab 2 Results fitted by the modified A/C_i and A/C_a models for winter wheat at 25 e and 2000 Lm o# m⁻²# s⁻¹

响应曲线模型	光合能力 (Lmol CO ₂ # m ⁻² # s ⁻¹)	羧化效率 (mo# m ⁻² # s ⁻¹)	CO ₂ 补偿点 (Lmo# mo# l ⁻¹)	CO ₂ 饱和点 (Lmo# mol ⁻¹)	光呼吸速率 (Lmol CO ₂ # m ⁻² # s ⁻¹)	决定系数 (r ²)
A/C _i 修正模型	421.09	01.228	461.47	8861.74	- 91.51	01.9987
A/C _a 修正模型	421.28	01.111	471.40	12021.56	- 51.04	01.9987
测量值	421.20	-	U 47	U 1200 (C _{am})	U 5	-

3 讨论

3.1.1 A/C_i和 A/C_a修正模型拟合结果的差异

由图 2和图 3可知, A/C_i和 A/C_a修正模型可以很好地拟合 2种不同温度和不同光合有效辐射条件下华北平原冬小麦的光合作用对 CO₂浓度 (C_i和 C_a)响应的数据。需要注意的是,用 A/C_i和 A/C_a修正模型拟合同样条件下冬小麦的 CO₂响应数据可以得到几乎相同的光合能力和 CO₂补偿点,但光呼吸速率和初始羧化效率却完全不同(用直角双曲线、Michaelis-Menten模型和指数方程的 A/C_i和 A/C_a所得到的拟合结果也存在相同的结论)。例如,用 A/C_i和 A/C_a的修正模型估算温度为 25 e, 光合有效辐射为 2000 Lmo# m⁻²# s⁻¹时冬小麦的光呼吸速率分别为 91.51和 51.04 Lmol CO₂# m⁻²# s⁻¹, 初始羧化效率分别为 01.228和 01.111 mo# m⁻²# s⁻¹(表 2),这显然是不合理的。因为无论是用 A/C_i和 A/C_a修正模型拟合相同条件下冬小麦净光合速率对胞间 CO₂浓度或大气 CO₂浓度响应数据,所得到的冬小麦的光呼吸速率和初始羧化效率都应该是相同的。因此,可以确认 A/C_i和 A/C_a修正模型中必有一个所给的拟合结果是不合理的。

3.1.2 A/C_i修正模型的拟合结果不合理

由表 2的数据并结合图 1所给的暗呼吸速率,认为 A/C_i修正模型所估算的光呼吸速率和初始羧化效率是不合理的。理由如下:第一,由植物光呼吸的测定方法,即由光下无 CO₂浓度空气中叶片的 CO₂释放法(许大全, 2002)可知,测量冬小麦在温度为 25 e, 光合有效辐射为 2000 Lmol# m⁻²# s⁻¹, 大气 CO₂浓度为 0时的光呼吸速率约为 5 Lmol CO₂# m⁻²# s⁻¹,如果考虑少量光呼吸放出的 CO₂被光合作用再固定以及暗呼吸作用放出的 CO₂对光呼吸速率的影响,其中冬小麦的暗呼吸速率在 1 Lmol CO₂# m⁻²# s⁻¹左右(不同温度和 CO₂浓度下,冬小麦的暗呼吸速率大约在 1~ 2 Lmol CO₂# m⁻²# s⁻¹)。因此,可以确定在该条件下冬小麦实

际的光呼吸速率应该 < 5 Lmol CO₂# m⁻²# s⁻¹,这个结果与其他研究者(蒋高明等, 2004)所报道的结果接近。而用 A/C_i修正模型拟合该条件下冬小麦所给出的光呼吸速率约为 91.5 Lmol CO₂# m⁻²# s⁻¹,该值远大于光下无 CO₂浓度空气时测量的光呼吸速率;第二,在 A/C_i响应曲线中自变量 C_i不是直接测量的,而是用叶片气体交换测定的数据按照公式 C_i = C_a - 116A/g_s计算的(Berry & Downton, 1982),即 Li6400便携式光合作用测定系统所给 C_i并不是植物叶片的真实值。但到目前为止,还没有任何试验可以证明由 Berry和 Downton(1982)给出的计算 C_i的公式是正确的。

3.1.3 试验设想

为了进一步证明以上结论是否正确,可以设计如下两个试验来验证它。第一,用 A/C_i和 A/C_a修正模型分别拟合不同植物的 CO₂响应数据估算它们的光呼吸速率。由于用 A/C_i修正模型估算植物的光呼吸速率约为 A/C_a修正模型所估算结果的 2倍,这种差异是非常显著的。所以,我们完全可以用低氧和常氧条件下光合速率差值法和 CO₂猝发峰法测量植物的光呼吸速率来进行判断;第二,由冬小麦 CO₂响应数据的拟合结果可以推论当气室 CO₂浓度大于植物的 CO₂补偿点时,用 Berry和 Downton(1982)所给公式计算的 C_i应该小于植物叶片真实的 C_i值;当气室 CO₂浓度小于植物的 CO₂补偿点时,则由 Berry和 Downton(1982)所给公式计算的 C_i应该大于植物叶片实际的 C_i值。如果能直接测量植物叶片真实的 C_i,就可以判断这个推论是否正确,也就可以判断由 Berry和 Downton(1982)所给计算 C_i的公式是否需要修正。

总之,由 A/C_i和 A/C_a修正模型拟合 2种不同温度和不同光合有效辐射条件下华北平原冬小麦的 CO₂响应数据可以得到的初步结论是:用 A/C_i修正模型拟合的结果并不符合实际情况,它所给出的光呼吸速率和初始羧化效率大约是实际值的 2倍。产生这个问题的原因是目前由 Berry和 Downton

(1982)给出的公式所计算的 C_i 不是植物叶片真实的 C_i , 需要对其进行修正。这将直接影响 Li26400 便携式光合作用测定系统所给 C_i 的值, 从而直接影响生化模型所给植物生化参数的值。对于如何修正植物叶片 C_i 的计算公式, 将是今后需要解决的问题。

参考文献

- 蒋高明, 常杰, 高玉葆, 等. 2004. 植物生理生态学. 北京: 高等教育出版社.
- 金路路, 齐华, 衣莹, 等. 2007. CO_2 浓度增加对燕麦光合特性的影响. 杂粮作物, 27(1): 33-36.
- 彭长连, 林植芳, 孙梓健, 等. 1998. 水稻光合作用对加富 CO_2 的响应. 植物生理学报, 24(3): 272-278.
- 王建林, 于贵瑞, 王伯伦, 等. 2005. 北方粳稻光合速率、气孔导度对光合有效辐射和 CO_2 浓度的响应. 植物生态学报, 29(1): 16-25.
- 许大全. 2002. 光合效率. 上海: 上海科学技术出版社.
- 叶子飘, 于强. 2008. 冬小麦旗叶光合速率对光强和 CO_2 浓度的响应. 扬州大学学报(农业与生命科学版), 29(3): 33-37.
- 叶子飘, 赵则海. 2009. 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, 28(1): 19-22.
- Baly EC. 1935. The kinetics of photosynthesis. Proceedings of Royal Society B (Biology Sciences), 117: 218-239.
- Berry JA, Downton WJ. 1982. Environmental regulation of photosynthesis// Govindjee ed. Photosynthesis Vol II. New York: Academic Press.

- Farquhar GD, Caemmerers S, Berry JA. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta*, 149: 78-90.
- Farquhar GD, von Caemmerers S. 1982. Modelling of photosynthetic response to environmental conditions// Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, eds. *Physiological Plant Ecology II. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series, Vol 12B*. Heidelberg: Springer-Verlag, 550-587.
- von Caemmerer S, Farquhar GD. 1981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 153: 376-387.
- von Caemmerer S. 2000. Biochemical Models of Leaf Photosynthesis. *Techniques in Plant Sciences No. 2*. Collingwood: CSIRO Publishing, 1-165.
- Watling JR, Press MC, Quick WP. 2000. Elevated CO_2 induces biochemical and ultrastructural changes in leaves of the C_4 cereal sorghum. *Plant Physiology*, 123: 1143-1152.
- Ye ZP. 2007. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica*, 45: 637-640.
- Yu Q, Zhang YQ, Liu YE, et al. 2004. Simulation of the stomatal conductance of winter wheat in response to light temperature and CO_2 changes. *Annals of Botany*, 93: 435-441.

作者简介 叶子飘,男,1964年生,博士,教授。主要从事植物光合作用对光响应曲线模型和捕光色素分子光吸收机理等研究。E-mail: yezp@jgsu.edu.cn
责任编辑 李凤芹