

# 光合作用光响应模型的比较

叶子飘<sup>1</sup> 于 强<sup>2</sup>

(1 井冈山大学数理学院, 江西吉安 343009) (2 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101)

**摘 要** 用美国Li-Cor公司生产的Li-6400光合作用测定仪控制CO<sub>2</sub>浓度和温度, 测量了华北平原冬小麦(*Triticum aestivum*)的光响应数据。分别用C<sub>3</sub>植物光响应新模型、直角双曲线模型、非直角双曲线模型和Prado-Moraes模型拟合这些实测数据, 分析了由直角双曲线模型、非直角双曲线模型和Prado-Moraes模型拟合这些数据得到的最大净光合速率(The maximum net photosynthetic rate)远大于实测值, 而光饱和点(Light saturation point)远小于实测值的原因。结果表明, 由C<sub>3</sub>植物光响应新模型拟合的结果与实测数据符合程度最高( $R^2=0.999\ 4$ 和 $R^2=0.998\ 7$ ); 表观量子效率(Apparent quantum yield)不是一个理想的表示植物利用光能的指标, 建议用植物光响应曲线在光补偿点处的量子效率作为表示植物光能利用的指标。

**关键词** 光响应新模型 冬小麦 最大净光合速率 光饱和点 表观量子效率

## COMPARISON OF NEW AND SEVERAL CLASSICAL MODELS OF PHOTOSYNTHESIS IN RESPONSE TO IRRADIANCE

YE Zi-Piao<sup>1</sup> and YU Qiang<sup>2</sup>

<sup>1</sup>College of Sciences, Jinggangshan University, Ji'an, Jiangxi 343009, China, and <sup>2</sup>Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

**Abstract** *Aims* Our objective is to compare a new photosynthetic light-response model with the non-rectangular hyperbola, rectangular hyperbola, and Prado-Moraes model in fitting data and obtaining the maximum net photosynthetic rate and the light saturation point.

*Methods* We measured the light-response of photosynthetic rate of winter wheat (*Triticum aestivum*) under the same chamber CO<sub>2</sub> concentration and different air temperatures in North China Plain using a gas analyzer Li-6400. The measured data were simulated by the new photosynthetic light-response model and the non-rectangular hyperbola, rectangular hyperbola and Prado-Moraes models, respectively.

*Important findings* The new photosynthetic light-response model shows advantage over the non-rectangular hyperbola, rectangular hyperbola, and Prado-Moraes models in fitting data on the maximum net photosynthetic rate and the light saturation point. The main photosynthetic parameters calculated by the new one were very close to the measured data ( $R^2=0.999\ 4$  and  $R^2=0.998\ 7$ ). Results showed that the apparent quantum was not an ideal indicator to assess the light use efficiency of plants. We suggest the apparent quantum yield be replaced by the quantum yield at the light compensation point due to the unity of the quantum yield for any C<sub>3</sub> plant species under certain environmental conditions.

**Key works** new photosynthetic light-response model, winter wheat (*Triticum aestivum*), the maximum net photosynthetic rate, light saturation point, apparent quantum yield

DOI: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.06.016

弱光条件下的光合作用效率是描述光合机构功能和运转状态的基本指标, 是光合机理研究的重要内容, 也是揭示光合作用调节规律的有力工具(陈根云等, 2006)。光响应曲线的确定, 对了解光反应过程的效率非常重要(Robert *et al.*, 1984)。测定植物叶片在弱光下的光合作用可计算它的表

收稿日期: 2007-09-30 接受日期: 2008-02-27  
基金项目: 江西省科技厅农业攻关项目(吉市科技字[2006]21 号)和中国高技术发展计划项目(O6F60080AH)  
E-mail: yezp@jgsu.edu.cn

观量子效率, 有助于确定光合机构是否正常运转; 测定光合作用光饱和点的范围可了解植物在饱和光下的光合作用能力(曾小美等, 2002)。在光合作用过程中, 光和空气中的CO<sub>2</sub>浓度是光合作用的主导因子, 对每种绿色植物均可测量其光合作用对光的响应曲线。通过光响应曲线, 即可确定植物的最大净光合速率、光饱和点和光补偿点等光合参数。

虽然现在存在许多静态植物光响应模型(Webb *et al.*, 1974; Jassby & Platt, 1976; Thornley, 1976; Marshall & Biscoe, 1980; Prado & Moraes, 1997)和动态光响应模型(Farquhar *et al.*, 1980; Falkowski & Wirick, 1981; Fasham & Platt, 1983; Megard *et al.*, 1984; Eilers & Peeters, 1988; Hand *et al.*, 1993; Zonneveld, 1998; Rubio *et al.*, 2003), 但还是以直角双曲线模型和非直角双曲线模型的应用最为广泛。然而, 在实际应用过程中发现, 用这些模型拟合光响应数据时, 所给出的最大净光合速率远大于实测值(Evans *et al.*, 1993; Kyei-Boahen *et al.*, 2003; Yu *et al.*, 2004; Leakey *et al.*, 2006), 而所给出的光饱和点远小于实测值(高峻等, 2006), 且无法拟合植物在光饱和点以后光合速率随光强的增加而降低的响应数据(Evans *et al.*, 1993; Yu *et al.*, 2004)。此外, 由于这些模型是一条渐进曲线, 不存在极点, 所以, 无法由这些模型直接给出植物的光饱和点和最大净光合速率的解析解, 必须用其它方法(Walker, 1989; Richardson & Berlyn, 2002)求得植物的光饱和点。而C<sub>3</sub>植物光响应新模型(Ye, 2007)能克服这个缺点, 可以拟合华北平原冬小麦(*Triticum aestivum*)在不同环境条件下的光响应数据。

本文用C<sub>3</sub>植物光响应新模型(Ye, 2007)、直角双曲线模型(Thornley, 1976)、非直角双曲线模型(Thornley, 1976)和Prado-Moraes模型(Prado & Moraes, 1997)分别拟合了华北平原冬小麦在不同温度和不同CO<sub>2</sub>浓度下的光响应曲线, 并与实测数据进行了比较; 用C<sub>3</sub>植物光响应新模型拟合华北平原冬小麦在低光强时的光响应数据, 讨论了华北平原冬小麦在低光强时的光响应问题, 以及Walker (1989)、Richardson和Berlyn (2002)所给出的求C<sub>3</sub>植物光饱和点和光补偿点的方法存在的问题和产生这些问题的原因。

## 1 试验地概况及测量方法

大田试验在中国科学院禹城综合试验站进行(36°57'N, 116°36'E, 平均海拔28 m)。该试验站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。属于大陆性暖温带季风气候。年平均气温为13.1℃, 1月平均气温为-3℃, 7月平均气温为26.91℃。年无霜期200 d。年均降水量为610 mm, 其中, 3~5月平均降水量为75.7 mm, 占年均降水量的12.4%; 6~8月平均降水量为419.7 mm, 占年均降水量的68.8%。

测量时间是从2003年4月23日到5月6日, 用美国Li-Cor公司生产的Li-6400便携式光合作用测定仪测定冬小麦品种‘科禹13’抽穗期的旗叶。测定环境条件: 叶面积指数为4.1, 日平均气温为10~22℃, 相对湿度为57%~90%。气温分别设置为20℃和25℃, 气室CO<sub>2</sub>浓度为360 mol·mol<sup>-1</sup>。采用Li-6400-02B人工光源提供0~2 000 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>的不同光强, 每个光强下适应3~5 min后测定, 重复3次。详细的实验环境条件、实验设计、测量方法和测量步骤见文献(Yu *et al.*, 2004)。

## 2 结果与分析

### 2.1 光合作用光响应曲线的拟合

图1为两种温度条件下实测的华北平原冬小麦的光合速率对光强的响应曲线与由C<sub>3</sub>植物光响应新模型(Ye, 2007; 叶子飘, 2007)拟合的光响应曲线。

从图1中可以看出, 在不同温度和相同CO<sub>2</sub>浓度条件下, 在一定光强范围内, 净光合速率随光强的增加而增加, 当光强超过光饱和点后, 光合速率随光强的增加而降低(图1)。CO<sub>2</sub>浓度为360 μmol·mol<sup>-1</sup>, 温度分别为20℃和25℃时冬小麦的 $I_{\text{sat}}$ 分别为1 910.56 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>和1 687.87 μmol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>。此外, 从图1可知, 在相同的CO<sub>2</sub>浓度和不同的温度条件下, 冬小麦的 $P_{\text{max}}$ 和 $I_c$ 没有什么差异, 但 $I_{\text{sat}}$ 、 $\phi_c$ 和 $R_d$ 值的差异显著。

表1给出了用非直角双曲线模型、直角双曲线模型、P-M模型和C<sub>3</sub>植物光响应新模型拟合冬小麦在温度为20℃、CO<sub>2</sub>浓度为360 μmol·mol<sup>-1</sup>条件下的实测数据与拟合结果比较。从表1可知, 由非直角双曲线模型拟合温度为20℃、CO<sub>2</sub>浓度为360 μmol·mol<sup>-1</sup>时的实测数据所得到的冬小麦的 $P_{\text{max}}$

为 $51.56\text{ }\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 远大于实测值(约为 $23\text{ }\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ); 由直角双曲线模型拟合同样的实测数据所得到的冬小麦的 $P_{\text{max}}$ 为 $31.27\text{ }\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 也大于实测值; 由P-M模型拟合同样的实测数据所得到的冬小麦的 $P_{\text{max}}$ 为 $24.32\text{ }\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 与实测结果相近, 但所给出的 $I_c$ 为 $5.52\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 远小于实测值(约 $29\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )。此外, 用Walker (1989)、Richardson和Berlyn (2002)提出的求植物光饱和点的方法并结合非直角双曲线模型、直角双曲线模型, 得到

在该试验条件下冬小麦的 $I_{\text{sat}}$ 分别约为 $1\text{ }220\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $750\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 由P-M模型估算的 $I_{\text{sat}}$ 为 $1\text{ }243.08\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 这些估算值远小于实测值(约 $1\text{ }900\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )。而由 $\text{C}_3$ 植物光响应新模型得到该条件下冬小麦的 $P_{\text{max}}$ 为 $22.8\text{ }\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 与实测数据非常接近, 且 $\text{C}_3$ 植物光响应新模型可以直接计算出该试验条件下冬小麦的 $I_{\text{sat}}$ 为 $1\text{ }910.56\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 与实测数据也非常接近。此外, 由 $\text{C}_3$ 植物光响应新模型拟合所给出的 $I_c$ 和 $R_d$ 与实测数据几乎完全相同(表1)。

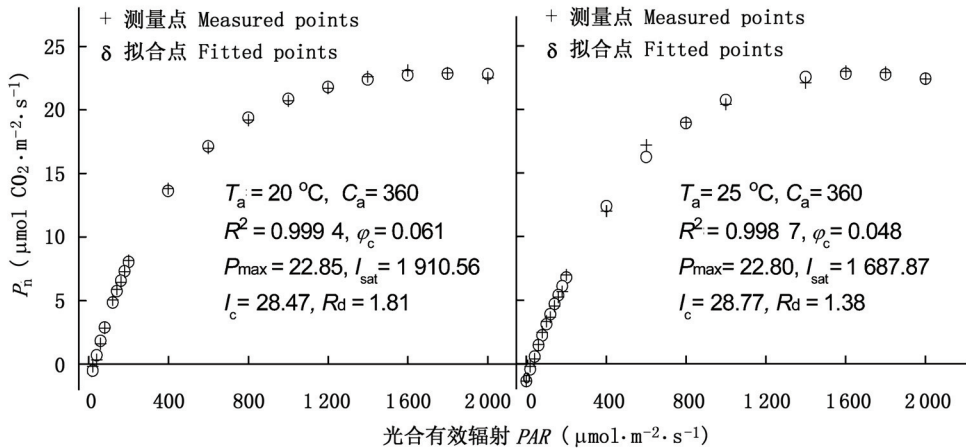


图1 不同气温条件下冬小麦的光响应曲线  
Fig. 1 Light response curve of winter wheat (*Triticum aestivum*) under different temperatures  
 $P_n$ : 净光合速率 Net photosynthetic rate  $PAR$ : Photosynthetically active radiation  $T_a$ : 气温 Air temperature  $C_a$ : 气室的 $\text{CO}_2$ 浓度 Chamber  $\text{CO}_2$  concentration  $\phi_c$ : 在光补偿点的量子效率 Quantum yield at light compensation point  $P_{\text{max}}$ : 最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate  $I_{\text{sat}}$ : 光饱和点 Light saturation point  $I_c$ : 光补偿点 Light compensation point  $R_d$ : 暗呼吸速率 Dark respiration rate  $R^2$ : 决定系数 Determination coefficient

表1 4个光响应模型拟合冬小麦在 $20^\circ\text{C}$ 和 $360\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}\text{ CO}_2$ 时光响应数据所得结果与实测数据的比较  
Table 1 Comparison of the measured data of winter wheat (*Triticum aestivum*) with the results fitted by four models at  $20^\circ\text{C}$  and  $360\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}\text{ CO}_2$  concentration

光合参数 Photosynthetic parameters	非直角双曲线模型 Nonrectangular hyperbola model	直角双曲线模型 Rectangular hyperbola model	P-M模型 Prado-Moraes model	$\text{C}_3$ 植物光响应模型 New photosynthetic model for $\text{C}_3$ species	测量值 Measured data
最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate ( $P_{\text{max}}$ , $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	51.56	31.27	24.32	22.85	$\approx 23$
初始斜率 Initial slope ( $\alpha$ )	0.103	0.084	0.060	0.067	—
光补偿点 Light compensation point ( $I_c$ , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	11.81	30.60	5.52	28.47	$\approx 29$
光饱和点 Light saturation point ( $I_{\text{sat}}$ , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	$\approx 1\text{ }220$	$\approx 750$	1 243.08	1 910.56	$\approx 1\text{ }900$
暗呼吸速率 Dark respiration rate ( $R_d$ , $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	-1.21	-2.57	-1.243	-1.81	-1.8
决定系数 Determination coefficient ( $R^2$ )	—	0.997 0	0.999 1	0.999 4	—

2.2 低光强时冬小麦的光响应

现在普遍认为，在低光强条件下 ( $\leq 200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )，植物叶片的净光合速率对光强的响应是线性的。该直线方程与非直角双曲线模型和直角双曲线模型拟合的曲线相交，与 $X$ 轴的交点值为 $I_c$ ，而与 $P_{\text{max}}$ 的交点在 $X$ 轴上的数值为 $I_{\text{sat}}$  (Walker, 1989; Richardson & Berlyn, 2002)。图2为冬小麦在温度为 $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ ， $\text{CO}_2$ 浓度为 $360 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时的光响应曲线与光强小于 $200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时拟合的线性方程相交的情况。拟合

的线性方程为：  
 $P(I)=0.049\bar{I}-1.375$

由上式可知，该条件下冬小麦的表观量子效率为 $0.049$ 。显然，该值远小于由直角双曲线模型拟合得到的 $0.084$ 和由非直角双曲线模型拟合得到的 $0.103$ (表1)。并且在实际应用中，光合有效辐射拟合范围不同，所得到的表观量子效率也不相同，并且得到的 $I_c$ 和 $R_d$ 也因光合有效辐射拟合范围的不同有一定的差异(表2)。

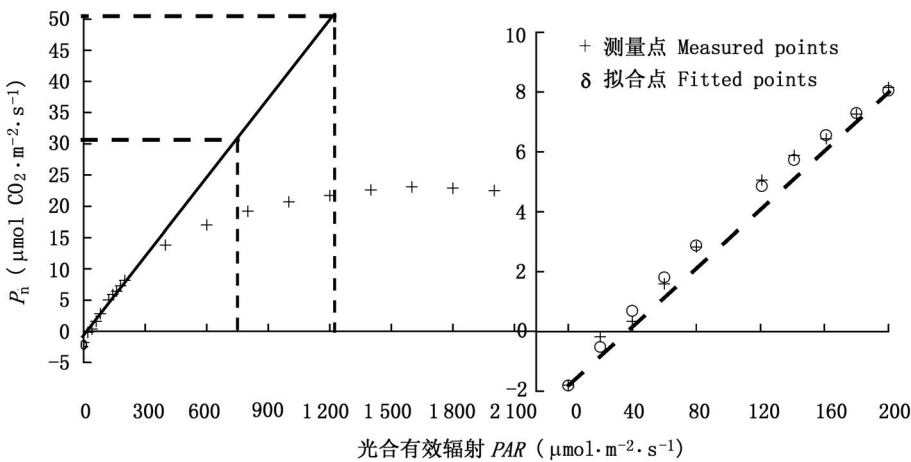


图2 冬小麦的光响应曲线(左)和在低光强时的光合响应曲线(右)  
Fig. 2 Light-response curve of photosynthesis (left) and photosynthetic response to irradiance at lower levels of light intensity (right) for winter wheat  
 $P_n$ 、 $PAR$ : 见图1 See Fig. 1

表2 不同拟合有效光合辐射区间的表观量子效率、光补偿点和暗呼吸速率					
Table 2 Apparent quantum yield, light compensation point and dark respiration rate under different fitted scopes of $PAR$					
光合有效辐射 Photosynthetically active radiation ( $PAR, \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )		$\leq 200$ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$\leq 180$ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$\leq 160$ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	$\leq 140$ $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
表观量子效率 Apparent quantum yield ( $AQY$ )		0.049	0.050	0.052	0.054
光补偿点 Light compensation point ( $I_c, \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )		28.16	28.80	29.23	30.00
暗呼吸速率 Dark respiration rate ( $R_d, \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )		-1.38	-1.44	-1.52	-1.62

3 结论与讨论

非直角双曲线模型(Thornley, 1976)、直角双曲线模型(Thornley, 1976)和P-M模型(Prado & Moraes, 1997)是一条渐近线，不存在极值。所以我们无法用这3个模型直接估算出冬小麦的 $P_{\text{max}}$ 和 $I_{\text{sat}}$ ，即无法从这3个模型直接求出冬小麦的 $P_{\text{max}}$ 和 $I_{\text{sat}}$ 的解析解。对于直角双曲线模型和非直

角直角双曲线模型而言，要想得到植物的 $I_{\text{sat}}$ 就必须结合其它方法(Walker, 1989; Richardson & Berlyn, 2002)。如图2所示的那样，即先假定光合有效辐射在 $0\sim 200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时 $P(I)$ 观察值为一条直线，它与 $X$ 轴(光合有效辐射)的交点就是 $I_c$ ，该直线与 $Y=P_{\text{max}}$ 直线相交，交点所对应于 $X$ 轴的数值即为 $I_{\text{sat}}$ 。但用这种方法给出的 $I_{\text{sat}}$ 明显小于实测值(表1)，这种现象在其它植物的拟合过程中也

存在(Kyei-Boahen *et al.*, 2003; Yu *et al.*, 2004; 高峻等, 2006)。而用P-M模型求 $I_{\text{sat}}$ 是按 $P(I)$ 为 $P_{\text{max}}$ 的90%时的光合有效辐射这个假定得到的(Prado & Moraes, 1997)。显然, 由P-M模型得到植物的 $I_{\text{sat}}$ 在很大程度上受到人为影响, 并不客观, 且拟合得到的 $I_{\text{sat}}$ 远小于实测值(表1)。另外, 由于非直角双曲线模型、直角双曲线模型和P-M模型不存在极值, 所以我们无法用这3个模型拟合植物在光抑制条件下的光响应数据(Evans *et al.*, 1993; Yu *et al.*, 2004; Leahey *et al.*, 2006), 且所给出冬小麦的 $P_{\text{max}}$ 远大于实测值(表1)。这种现象在其它植物的拟合过程中也存在(Evans *et al.*, 1993; Kyei-Boahen *et al.*, 2003; Yu *et al.*, 2004; Leahey *et al.*, 2006; 高峻等, 2006)。而由P-M模型拟合同样的光响应数据, 得到的 $I_{\text{sat}}$ 远小于实测值, 且 $I_c$ 为实测值的1/6(表1)。对C<sub>3</sub>植物光响应新模型而言, 由于它的一阶导数可以等于0, 即该模型的数学函数存在极值, 因此, 我们可以用此模型拟合植物叶片在不同光强条件下, 包括光抑制条件下的光响应数据(Ye, 2007)。从图1可以看出, 两种温度条件下冬小麦的拟合结果与实测结果符合程度非常显著, 决定系数分别为 $R^2=0.999\ 4$ 和 $R^2=0.998\ 7$ , 且拟合的结果与实测数据非常接近。

低光强下净光合速率对光强的响应曲线是评价植物光合特性的强有力工具(Olsson & Leverenz, 1994), 用表观量子效率来表示, 它反映植物对光能的利用效率。但由表2的数据可知, 如果拟合的光合有效辐射范围不同, 所得到的表观量子效率是不同的, 因此, 通过拟合低光强条件下( $\leq 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )植物叶片净光合速率与光强之间的关系所得到的表观量子效率的值具有一定的人为性。由此可知, 表观量子效率并非描述植物利用光能的一个理想指标。为了解决这个问题, 我们建议用植物在光补偿点处的量子效率作为表征植物利用光能的一个指标, 它表示植物叶片把光能转化为净能量的能力(叶子飘, 2007), 这样就可避免上述问题的出现。因为在确定的试验条件下, 植物的光补偿点只有一个, 所以该植物在光补偿点处的量子效率也只有一个, 因而具有唯一性。此外, 由图2(右)可知, 在温度为20℃、CO<sub>2</sub>浓度为360  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 条件下华北平原冬小麦在低光强时的光合速率对光强的响应是非线性的。所以我们认为, 在低光强条件下植物叶片的净光

合速率对光强的线性响应是一种近似。

由图1可知, 温度不同而CO<sub>2</sub>浓度相同的条件下, 冬小麦的 $P_{\text{max}}$ 和 $I_c$ 几乎相同, 但在20℃条件下冬小麦的 $\phi_c$ 、 $R_d$ 和 $I_{\text{sat}}$ 要大于25℃时的冬小麦。20℃时冬小麦的光能利用效率要高于25℃时, 这是因为20℃时冬小麦的 $\phi_c$ 比在25℃时大, 20℃时的 $I_{\text{sat}}$ 要比25℃时的大, 即25℃条件下的冬小麦要先于20℃时的冬小麦达到光饱和, 这表明在该试验条件下25℃时冬小麦的光合酶活性比20℃时的大。因此, C<sub>3</sub>植物光响应新模型可以为单一变量条件下植物光合作用特性的比较提供一个有效的理论工具。

总之, 利用植物叶片的光响应测量数据, 由C<sub>3</sub>植物光响应新模型就可以直接准确地拟合出植物叶片的主要光合参数, 并且拟合结果与实测数据的符合程度高。因此, 利用C<sub>3</sub>植物光响应新模型的特性可以讨论不同试验条件下植物的光合参数以及影响这些光合参数的环境因素和可能的生理生态学意义, 可为作物育种、植物生理生态学研究提供合理而有效的参数。

参 考 文 献

Chen GY (陈根云), Yu GL (俞冠路), Chen Y (陈悦), Xu DQ (许大全) (2006). Exploring the observation methods of photosynthetic responses to light and carbon dioxide. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学学报), 32, 691–696. (in Chinese with English abstract)

Eilers PHC, Peeters JCH (1988). A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton. *Ecological Modelling*, 42, 199–215.

Evans JG, Jakonbsen I, Ögren E (1993). Photosynthetic light-response curves. 2. Gradients of light absorption and photosynthetic capacity. *Planta*, 189, 191–200.

Falkowski PG, Wirick CD (1981). A simulation model of the effects of vertical mixing on primary productivity. *Marine Biology*, 65, 69–75.

Farquhar GD, Caemmerers S, Berry JA (1980). A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*, 149, 78–90.

Fasham MJR, Platt T (1983). Photosynthesis response of phytoplankton to light: a physiological model. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, 219, 355–370.

Gao J (高峻), Meng P (孟平), Wu B (吴斌), Zhang JS (张劲松), Chu JM (褚健民) (2006). Photosynthesis and transpiration of *Salvia miltiorrhiza* in tree-herb system

of *Prunus dulcis* and *Salvia miltiorrhiza*. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 28(2), 64–67. (in Chinese with English abstract)

Jassby AD, Platt T (1976). Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 21, 540–547.

Hand DW, Warren WJW, Acock B (1993). Effects of light and CO<sub>2</sub> on net photosynthetic rates of stands of aubergine and *Amaranthus*. *Annals of Botany*, 71, 209–216.

Kyei-Boahen S, Lada R, Astatkie T, Gordon R, Caldwell C (2003). Photosynthetic response of carrots to varying irradiances. *Photosynthetica*, 41, 1–5.

Leakey ADB, Uribeharrea M, Ainsworth EA, Naidu SL, Rogers A, Ort DR, Long SP (2006). Photosynthesis, productivity, and yield of maize are not affected by open-air elevation of CO<sub>2</sub> concentration in the absence of drought. *Plant Physiology*, 140, 779–790.

Marshall B, Biscoe PV (1980). A model for C<sub>3</sub> leaves describing the dependence of net photosynthesis on irradiance. *Journal of Experimental Botany*, 31, 29–39.

Megard ROD, Tonkyn W, Senft WH (1984). Kinetics of oxygenic photosynthesis in planktonic algae. *Journal of Plankton Research*, 6, 325–337.

Olsson T, Leverenz JW (1994). Non-uniform stomata closure and the apparent convexity of the photosynthetic photon flux density response curve. *Plant, Cell & Environment*, 17, 701–710.

Prado CHBA, Moraes JAPV (1997). Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field condition. *Photosynthetica*, 33, 103–112.

Richardson A, Berlyn G (2002). Changes in foliar spectral reflectance and chlorophyll fluorescence of four temperate species following branch cutting. *Tree Physiology*, 22, 499–506.

Robert ES, Mark A, John SB (1984). Kok effect and the quantum yield of photosynthesis. *Plant Physiology*, 75, 95–101.

Rubio FC, Camacho FG, Sevilla JMF, Chisti Y, Grima EM (2003). A mechanistic model of photosynthesis in microalgae. *Biotechnology and Bioengineering*, 81, 459–473.

Thornley JHM (1976). *Mathematical Models in Plant Physiology*. Academic Press, London, 86–110.

Walker DA (1989). Automated measurement of leaf photosynthetic O<sub>2</sub> evolution as a function of photon flux density. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*, 323, 313–326.

Webb WL, Newton M, Starr D (1974). Carbon dioxide exchange of *Alnus rubra*: a mathematical model. *Oecologica*, 17, 281–291.

Ye ZP (叶子飘) (2007). Application of light-response model in estimating the photosynthesis of super-hybrid rice combination II—Youming 86. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 26, 1323–1326. (in Chinese with English abstract)

Ye ZP (2007). A new model for relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica*, 45, 637–640.

Yu Q, Zhang YQ, Liu YF, Shi PL (2004). Simulation of the stomatal conductance of winter wheat in response to light, temperature and CO<sub>2</sub> changes. *Annals of Botany*, 93, 435–441.

Zeng XM (曾小美), Yuan L (袁琳), Shen YG (沈允刚) (2002). Response of photosynthesis to light intensity in intact and detached leaves of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 38, 25–26. (in Chinese with English abstract)

Zonneveld C (1998). Photoinhibition as affected by photoacclimation in phytoplankton: a model approach. *Journal of Theoretical Biology*, 193, 115–123.