

光合作用对光和CO₂响应模型的研究进展

叶子飘*

井冈山大学数理学院, 江西吉安 343009

摘要 光合作用对光和CO₂响应模型是研究植物生理和植物生态学的重要工具, 可为植物光合特性对主要环境因子的响应提供科学依据。该文综述了当前光合作用对光和CO₂响应模型的研究进展和存在的问题, 并在此基础上探讨了这些模型的可能发展趋势。光合作用涉及光能的吸收、能量转换、电子传递、ATP合成、CO₂固定等一系列复杂的物理和化学反应过程。光合作用由原初反应、同化力形成和碳同化3个基本过程构成, 任一个过程均可对光合作用速率产生直接的影响。光合作用对光响应模型只涉及光能的转换, 而光合作用的生化模型包含了同化力形成和碳同化这两个基本过程。把光合作用的原初反应, 即把参与光能吸收、传递和转换的捕光色素分子的物理参数(如捕光色素分子数、捕光色素分子光能吸收截面、捕光色素分子处于激发态的平均寿命等)结合到生化模型中, 可能是今后光合作用对光响应机理模型的发展方向。

关键词 生化模型, CO₂响应模型, 光响应模型

A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO₂

YE Zi-Piao*

Maths & Physics College, Jinggangshan University, Ji'an, Jiangxi 343009, China

Abstract

The light and CO₂ response curve of photosynthesis is an important tool to study plant physiology and plant ecology that can provide a scientific basis for the response of plant photosynthetic properties to environmental factors. This review considered the progress and potential weaknesses of light and CO₂ response models of photosynthesis and discussed research trends. Photosynthesis, which involves energy of light, absorption, energy conversion, electron transfer, ATP synthesis, CO₂ fixation etc., is a complex physical and chemical reaction process. It includes three basic steps: the primary reaction, the assimilatory power forms and the carbon assimilation, and each link may directly influence other processes. Classical models on photosynthetic light response only involve with light energy absorption, and biochemistry models do with the assimilatory power to form as well as carbon assimilation. A future direction of research of the mechanistic model of photosynthetic light response is the primary reaction of photosynthesis, namely participation the energy of light absorption, the transmission and the transformation of the harvesting light pigment member the physical parameter (e.g., the light-harvesting pigment molecules, light energy absorption cross-section of the harvesting pigment, the mean lifetime of the harvesting light pigment) unify in the biochemistry model.

Key words biochemical model, CO₂ response model of photosynthesis, light-response model of photosynthesis

光合作用是植物(包括光合细菌)将光能转换为可用于生命过程的化学能并进行有机物合成的生物过程。光是光合作用中光能的唯一来源, CO₂则是光合作用的基本原料。植物与光、CO₂环境的关系一直是植物生理和植物生态学研究热点问题(Moreno-Sotomayor *et al.*, 2002; Awada *et al.*, 2003; Damesin, 2003)。植物光合作用对光响应模型(或光响应曲线)研究的是植物净光合速率和光合有效辐

射之间的关系, 对了解植物光化学过程中的光化学效率非常重要(Robert *et al.*, 1984)。也可以由光合作用对光响应曲线估算植物的饱和光强、最大净光合速率、光补偿点、暗呼吸速率和表观量子效率等重要光合参数。其中, 饱和光强反映了植物利用光强的能力, 其值高说明植物在受到强光时生长发育不易受到抑制; 叶片的最大净光合速率反映了植物叶片的最大光合能力; 光补偿点反映的是植物叶片

光合作用过程中光合同化作用与呼吸消耗相当时的光强; 表观量子效率反映了植物在弱光情况下的光合能力。植物光合作用对CO₂响应模型(或CO₂响应曲线)研究的是植物净光合速率和CO₂之间的关系, 以此可估算植物的饱和CO₂浓度、光合能力、CO₂补偿点、羧化效率和光下呼吸等光合参数。其中, 饱和CO₂浓度反映了植物利用高CO₂浓度的能力; 光合能力反映了植物叶片的光合电子传递和磷酸化的活性; CO₂补偿点反映植物叶光合同化作用与呼吸消耗相当时的CO₂浓度; 羧化效率反映了Rubisco的量的多少与酶活性的大小。

自从Blackman (1905)提出了第一个光合作用

对光响应模型($P_n = \begin{cases} \alpha I - R_d, & I \leq P_{nmax}/\alpha \\ P_{nmax} - R_d, & I > P_{nmax}/\alpha \end{cases}$, α 为光

合作用速率随光强变化的初始斜率, P_{nmax} 为最大净光合速率, R_d 为暗呼吸速率)后, 人们提出了不同的光响应模型, 最常用的有直角双曲线模型(Baly, 1935)、非直角双曲线模型(Thornlye, 1976)、指数方程(Bassman & Zwier, 1991; Prado & Moraes, 1997)和直角双曲线的修正模型(Ye, 2007; Ye & Yu, 2008)等。植物光合作用对CO₂响应的生化模型中, 应用最为广泛的是Farquhar模型(1980)及其修正模型(von Caemmerer & Farquhar, 1981; Harley & Sharkey, 1991; von Caemmerer, 2000; Bernacchi *et al.*, 2001; Long & Bernacchi, 2003; Ethier & Livingston, 2004), 经验模型则有Michaelis-Menten模型(Harley *et al.*, 1992)和直角双曲线模型等。

植物光合作用对光和CO₂响应模型的研究已经取得了较大的进展, 但对这些响应模型的数学特征及其在实际应用中的潜在问题的深入分析仍然有限。本文从目前常用的植物光合作用对光和CO₂响应模型的数学表达形式出发, 分析了不同模型的优势以及潜在的问题, 探讨了可能的发展方向, 为进一步推动植物光合作用对光和CO₂响应在植物生态和生理研究中的应用提供理论依据。

1 光合作用对光响应模型的回顾

1.1 直角双曲线模型

直角双曲线模型(Baly, 1935)的数学表达式为:

$$P_n = \frac{\alpha I P_{nmax}}{\alpha I + P_{nmax}} - R_d \quad (1)$$

式中, P_n 为净光合速率, I 为光强, α 为植物光合作用对光响应曲线在 $I = 0$ 时的斜率, 即光响应曲线的初始斜率, 也称为初始量子效率, P_{nmax} 为最大净光合速率, R_d 为暗呼吸速率。

对(1)式求一阶导数可得:

$$P'_n = \frac{\alpha P_{nmax}^2}{(\alpha I + P_{nmax})^2} \quad (2)$$

由(2)式可知, 当 $I = 0$ 时, 有

$$P'_n = \alpha \quad (3)$$

(3)式就是植物叶片光响应曲线在 $I = 0$ 时的斜率, 也被称为光响应曲线的初始斜率或初始量子效率。

由于 α 和 P_{nmax} 均大于0, 由(2)式可知必有 $P'_n > 0$, 表明(1)式是一个没有极值的函数, 也即直角双曲线是一条没有极点的渐近线。因此, 我们无法由(1)式直接求出植物的 P_{nmax} 和饱和光强, 即无法用(1)式求解植物饱和光强的解析解。为了估算 P_{nmax} , 就必须利用非线性最小二乘法。如果植物在饱和光强之后光合速率不下降, 则得到的 P_{nmax} 必远大于实测值(Kyei-Boahen *et al.*, 2003; Yu *et al.*, 2004; Leakey *et al.*, 2006; 孙旭生等, 2009; 王照兰等, 2009), 且无法用此模型拟合光合速率随光强增加而下降这一段响应曲线(Ye & Zhao, 2008)。此外, 直角双曲线模型也无法直接估算植物的饱和光强(Kyei-Boahen *et al.*, 2003; Yu *et al.*, 2004; Leakey *et al.*, 2006)。为了估算植物的饱和光强, 就需要用直线方程拟合弱光强条件下($\leq 200 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)的光响应数据得到表观量子效率(apparent quantum efficiency, AQE), 然后解直线方程: $P_{nmax} = \text{AQE} \times I_{\text{sat}} - R_d$ 可以得到饱和光强(I_{sat})。然而用这种方法得到的饱和光强远小于实测值(叶子飘和于强, 2008; 张中峰等, 2009)。也有学者假设 $0.7P_{nmax}$ 所对应的光强为饱和光强(张雪松等, 2009)。

1.2 非直角双曲线模型

非直角双曲线模型(Thornley, 1976)的表达式为:

$$\theta P^2 - (\alpha I + P_{nmax})P + \alpha I P_{nmax} = 0 \quad (4)$$

式中, P 为植物的总光合速率, θ 为曲线的凸度, 凸度越大, 曲线的弯曲程度越大。在(4)式中, 如果 $\theta = 0$ 时且用 P 减去暗呼吸速率 R_d , (4)式变换成了(1)式,

即直角双曲线是非直角双曲线模型的一个特殊形式。当 $\theta \neq 0$ 时, 求解(4)式, 并注意净光合速率等于总光合速率减去暗呼吸速率, 即 $P_n = P - R_d$, 则有:

$$P_n = \frac{\alpha I + P_{n\max} - \sqrt{(\alpha I + P_{n\max})^2 - 4\theta\alpha I P_{n\max}}}{2\theta} - R_d \quad (5)$$

(5)式中 θ 的取值范围在 $0 < \theta \leq 1$ 之间。当 $\theta = 1$ 时, 如果 $\alpha I > P_{n\max}$, (5)式将退化为 $P_n = P_{n\max} - R_d$, 是一条平行X轴(PAR)的直线; 如果 $\alpha I < P_{n\max}$, 则有 $P_n = \alpha I - R_d$, 它是一条斜率为 α 、截距为 R_d 的直线。即当 $\theta = 1$ 时, 非直角双曲线模型将退化为Blackman (1905)提出的光响应模型。

对(5)式求一阶导数, 可得:

$$P'_n = \frac{\alpha}{2\theta} \left[1 - \frac{(\alpha I + P_{n\max}) - 2\theta P_{n\max}}{\sqrt{(\alpha I + P_{n\max})^2 - 4\theta\alpha I P_{n\max}}} \right] \quad (6)$$

由于 α 、 I 和 $P_{n\max}$ 均大于0, 由(6)式可知 $P'_n > 0$ 。表明(5)式也是一个没有极值的函数, 即非直角双曲线同样是一条没有极点的渐近线。

当 $I = 0$ 时, 由(6)式可知:

$$P'_n = \alpha \quad (7)$$

因此, 非直角双曲线中的系数 α 依然是光响应曲线在 $I = 0$ 时的斜率, 即为植物的初始斜率或初始量子效率。

与直角双曲线模型的讨论相似。如果植物在饱和光强之后光合速率不下降, 则用非直角双曲线模型估算的植物 $P_{n\max}$ 必大于实测值(Springer & Thomas, 2007; Ye & Zhao, 2008; Ye & Yu, 2008; Lombardini *et al.*, 2009; Posada *et al.*, 2009), 且无法用它拟合光合速率随光强增加而下降这一段响应曲线(Ye & Zhao, 2008; 张中峰等, 2009)。此外, 估算植物的饱和光强方法与直角双曲线模型的方法相同, 但用这种方法得到的饱和光强同样远小于实测值(曹雪丹等, 2008; 贾彩凤和李艾莲, 2008; 叶子飘和于强, 2008; 张中峰等, 2009)。

1.3 指数方程

由Prado和Moraes (1997)给出的植物光合作用对光响应的指数方程的表达式为:

$$P_n = P_{n\max} \left[1 - e^{-b(I-I_c)} \right] \quad (8)$$

式中, P_n 、 $P_{n\max}$ 和 I 的定义与前述相同, I_c 为光补偿点,

b 为一常数。

(8)式的一阶导数为:

$$P'_n = bP_{n\max} e^{-b(I-I_c)} \quad (9)$$

当 $I = 0$ 时, 由(9)式可知有:

$$\alpha = bP_{n\max} e^{bI_c} \quad (10)$$

由于 b 和 $P_{n\max}$ 均大于0, 由(9)式可知必然存在 $P'_n > 0$ 。因此, 由Prado和Moraes (1997)给出的指数方程所描写的曲线没有极值, 是一条渐近线。

由Bassman和Zwier (1991)给出的植物光合作用对光响应的指数方程的表达式则为:

$$P_n = P_{n\max} \left(1 - e^{-\alpha I / P_{n\max}} \right) - R_d \quad (11)$$

式中, P_n 、 α 、 $P_{n\max}$ 、 R_d 和 I 的定义与前述相同。

(11)式的一阶导数为:

$$P'_n = \alpha e^{-\alpha I / P_{n\max}} \quad (12)$$

由(12)式可知必有 $P'_n > 0$ 。这表明(12)式也是一条没有极点的渐近线。为了估算饱和光强, 则需要假设光合速率为 $0.9P_{n\max}$ 所对应的光强为饱和光强(黄红英等, 2009)。

当 $I = 0$ 时, 必有:

$$P'_n = \alpha \quad (13)$$

指数方还有如下形式:

$$P_n = P_{n\max} \left(1 - C_0 e^{-\alpha I / P_{n\max}} \right) \quad (14)$$

式中, P_n 、 $P_{n\max}$ 和 I 的定义与前述相同, α 和 C_0 是2个系数。

(14)式的一阶导数为:

$$P'_n = \alpha C_0 e^{-\alpha I / P_{n\max}} \quad (15)$$

由(15)式可知, 当 $I = 0$, 有:

$$P'_n = \alpha C_0 \quad (16)$$

由(16)式可知, (14)式中的 α 和 C_0 是2个没有任何生物学意义的常数, 只能说这2个系数的乘积等于曲线的初始斜率。显然, 把(14)式的 α 称为弱光下量子效率, 把 C_0 称为度量弱光下净光合速率趋于0的指标是对这2个系数的一种误解。此外, 当 α 和 $P_{n\max}$ 均为大于0时, 由(15)式可知必然存在 $P'_n > 0$, 也即

它也是一条渐近线。同样, 要估算饱和光强, 需假设光合速率为 $0.99P_{\text{nmax}}$ 所对应的光强为饱和光强(王满莲等, 2006)。

当然, 指数方程还可以写成如下形式(Watling *et al.*, 2000):

$$P_n = a(1 - e^{-bI}) + c \quad (17)$$

式中, a 、 b 和 c 是3个系数。Watling等(2000)认为植物的最大净光合速率 P_{nmax} 可由 $a + c$ 计算得到; 植物的光量子效率就等于 $P_n = 0$ 时曲线的斜率, 即量子效率可由 $b(a + c)$ 计算。但如果光量子效率等于 $P_n = 0$ 时曲线的斜率, 则由(17)式可知 $P_n = 0$ 的量子效率应该等于 abe^{-aI} , 而不应该是 $b(a + c)$ 。因为(17)式的一阶导数为:

$$P'_n = abe^{-aI} \quad (18)$$

由(18)式可知, 当 $I = I_c$, 即 $P_n = 0$ 时, 有 $P'_n = abe^{-aI_c}$ 。并且由(18)式可得其初始斜率 ab 。所以, Watling等(2000)认为植物的光量子效率就等于 $P_n = 0$ 时曲线的斜率是不正确的。

从上面对指数方程的讨论可知, 虽然指数方程的形式多种多样, 但它们的本质是一样的, 即这些指数方程都是一条渐近线, 无法由它们拟合植物在饱和光强之后光合速率随光强的增加而降低这一段光响应曲线(Bassman & Zwier, 1991; Prado & Moraes, 1997; Watling *et al.*, 2000; 黄红英等, 2009), 且估算植物的饱和光强时需要假定光合速率为 $0.9P_{\text{nmax}}$ (黄红英等, 2009), 或 $0.99P_{\text{nmax}}$ 所对应的光强为饱和光强(王满莲等, 2006)。

1.4 直角双曲线的修正模型

植物光合作用对光响应的直角双曲线修正模型的表达式为(Ye & Yu, 2008):

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I - R_d \quad (19)$$

式中, α 是光响应曲线的初始斜率(无量纲), β 和 γ 为系数(单位为 $\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \mu\text{mol}^{-1}$), I 为光合有效辐射, R_d 为暗呼吸。如果系数 $\beta = 0$ 且令 $\gamma = \alpha/P_{\text{nmax}}$, 则(19)式将退化为直角双曲线模型。

(19)式的一阶导数为:

$$P'_n = \alpha \frac{1 - 2\beta I - \beta \gamma I^2}{(1 + \gamma I)^2} \quad (20)$$

由于(19)式的一阶导数可以等于0, 且它的二阶导数可以小于0, 所以, (19)式一定存在极点, 也即它必然存在饱和光强和最大净光合速率。因此, 当(20)式等于0时, 如果植物的饱和光强用 I_{sat} 表示, 则有:

$$I_{\text{sat}} = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)/\beta} - 1}{\gamma} \quad (21)$$

如果与植物饱和光强所对应的最大净光合速率用 P_{nmax} 表示, 则有:

$$P_{\text{nmax}} = \alpha \left(\frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 - R_d \quad (22)$$

由(21)式和(22)式可知, 由直角双曲线修正模型可以直接计算植物的饱和光强和最大净光合速率, 这是(19)式与其他光响应模型的主要区别。该模型不但可以拟合植物在饱和光强之后光合速率不下降的光响应曲线, 而且还可以拟合植物在饱和光强之后光合速率随光强的增加而下降这一段的光响应曲线, 且估算的饱和光强和最大净光合速率与实测值最为接近(Ye, 2007; 胡文海等, 2008; Ye & Yu, 2008; 叶子飘和于强, 2008; 侯智勇等, 2009; 李伟成等, 2009)。

图1A给出了直角双曲线、非直角双曲线模型、指数方程和直角双曲线的修正模型拟合温度为20℃、CO₂浓度为365 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 条件下华北平原冬小麦(*Triticum aestivum*)的光响应曲线(Yu *et al.*, 2004), 从中可以看出: 除了直角双曲线模型拟合的点在高光强时与实测曲线稍微有差异外, 其他几个模型的拟合曲线与实测点符合得很好。但同时应该看到, 由这4个光响应模型估算冬小麦饱和光强的方法不同, 所得到的饱和光强也完全不同(图1B)。其中, 由直角双曲线和非直角双曲线模型并结合直线方法得到的饱和光强远小于实测值; 对指数方程而言, 需要假设光合速率为 $0.9P_{\text{nmax}}$ 所对应的光强为饱和光强, 但得到的饱和光强同样远小于实测值(表1)。如果是假定植物的光合速率为 $0.99P_{\text{nmax}}$ 所对应的光强为饱和光强, 则无法用此方法估算该条件下冬小麦的饱和光强。

表1是用4个光响应曲线模型拟合温度为20℃、CO₂浓度为365 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 条件下冬小麦的光响应曲线所得到的光合参数。

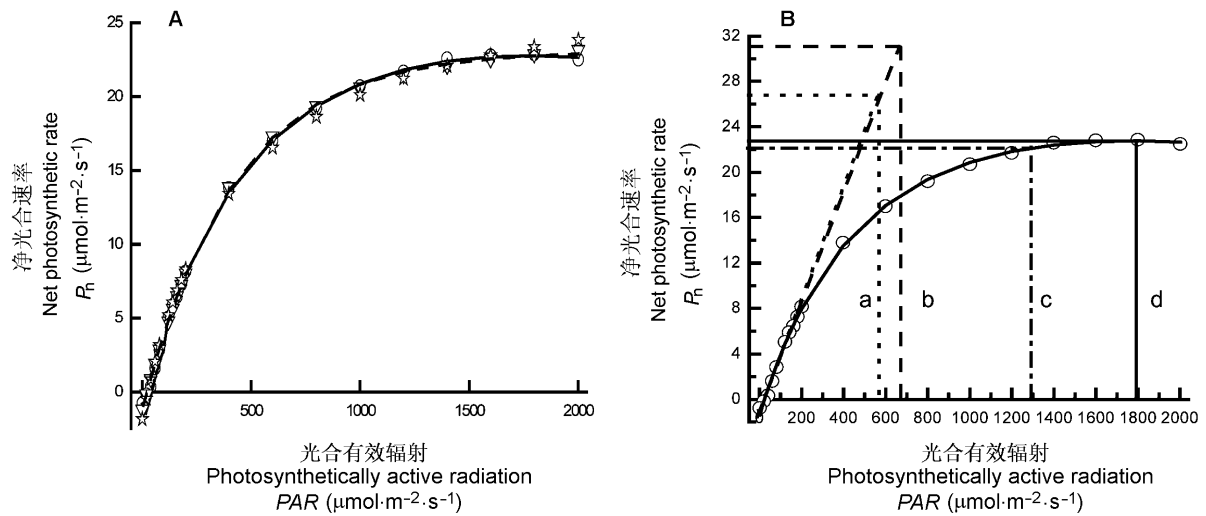


图1 冬小麦的光响应曲线(引自文献Yu *et al.*, 2004)。**A**, 4个光合作用对光响应模型拟合华北平原冬小麦的光响应曲线。○, 测量点; —, 修正模型的拟合点; ☆, 直角双曲线的拟合点; ---, 非直角双曲线的拟合点; ▽, 指数方程的拟合点。**B**, 4个光合作用对光响应模型估算饱和光强的方法。a, 由直线方程结合非直角双曲线得到的饱和光强; b, 由直线方程结合直角双曲线得到的饱和光强; c, 净光合速率为 $0.9P_{nmax}$ 所对应光强为饱和光强; d, 由修正模型得到的饱和光强。

Fig. 1 Light-response curve of photosynthesis for *Triticum aestivum* (Cited from Yu *et al.*, 2004). **A**, Light-response curve of photosynthesis for *T. aestivum* fitted by four photosynthetic light response models. ○, measured points; —, points fitted by modified model; ☆, points fitted by rectangular hyperbola; ---, points fitted by non-rectangular hyperbola; ▽, pointed fitted by exponential equation. **B**, Saturation irradiance estimated by four photosynthetic light response models. a, saturation irradiance obtained by a method combined non-rectangular hyperbola with line equation; b, saturation irradiance obtained by a method combined rectangular hyperbola with line equation; c, saturation irradiance, i.e. irradiance at $0.9P_{nmax}$; d, saturation irradiance obtained by the modified model.

从表1可知, 尽管直角双曲线模型、非直角双曲线模型和指数方程拟合冬小麦的光响应数据所给出的决定系数 $R^2 > 0.99$, 但所给的光合参数如饱和光强和最大净光合速率与实测值有较大的差异。因此, 可以认为 R^2 的值越大, 只能说明光响应模型的拟合程度越高, 但不能保证拟合结果就一定与实测值相符合。此外, 对比不同光响应模型所给出的光合参数可知, 只有修正模型得到的光合参数与实测值最接近(表1)。

图2A给出了直角双曲线、非直角双曲线模型、指数方程和直角双曲线的修正模型拟合环境温度 $27.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 CO_2 浓度在 $390\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时三叶鬼针草(*Bidens pilosa*)在遮光条件下(50%自然光强下生长)的光响应曲线(Ye & Zhao, 2008), 从中可以看出: 除修正模型外, 其他光响应模型拟合点与实测点有较大的差异, 尽管直角双曲线模型、非直角双曲线模型和指数方程给出的 R^2 分别为0.939 6、0.964 6和0.966 6。另外, 从图2A还可知, 直角双曲线模型、非直角双曲线模型和指数方程都不能很好地描述

植物在饱和光强以后的光响应曲线。同样, 用 $P_{nmax} = AQE \times I_{sat} - R_d$ 方法求植物的饱和光强远低于实测值; 对于指数方程而言, 需假定净光合速率为 $0.9P_{nmax}$ 所对应的光强为饱和光强, 但用此方法得到的饱和光强也远小于实测值(图2B; 表2)。

表2是用4个光响应曲线模型拟合温度为 $27.3\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 CO_2 浓度为 $390\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 条件下三叶鬼针草的光响应曲线所得到的光合参数。从表2的拟合结果可知, 非直角双曲线模型给出的暗呼吸速率为正数, 且无法估算植物的光补偿点。

2 光合作用对CO₂响应模型的回顾

2.1 生化模型

植物光合作用的净光合速率依赖于光强、 CO_2 浓度和温度。Farquhar等(1980)以及其他学者(von Caemmerer & Farquhar, 1981; Harley & Sharkey, 1991; von Caemmerer, 2000; Bernacchi *et al.*, 2001; Long & Bernacchi, 2003; Ethier & Livingston, 2004)建立的光合生化模型如下:

表1 四个光响应模型拟合温度在20 ℃、CO₂浓度在365 μmol·mol⁻¹条件下冬小麦的实测值(引自文献Yu *et al.*, 2004)与拟合结果

Table 1 Results fitted by four models of light-response curve of photosynthesis and measured values for *Triticum aestivum* at 30 ℃ and 365 μmol·mol⁻¹ CO₂ concentration (Cited from Yu *et al.*, 2004)

光合参数 Photosynthetic parameters	初始斜率 Initial slope α	最大净光合速率 P_{nmax} (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	饱和光强 I_{sat} (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	光补偿点 I_c (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	暗呼吸速率 R_d (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	决定系数 Determination coefficient R^2
直角双曲线 Rectangular hyperbola	0.076	31.01	671.25*	27.08	-1.93	0.996 2
非直角双曲线 Non-rectangular hyperbola	0.055	26.78	583.18*	23.10	-1.25	0.998 9
指数方程 *** Exponential equation***	0.058	24.40	1 288.80**	23.03	-1.30	0.999 1
修正的直角双曲线 Modified rectangular hyperbola	0.062	22.76	1 799.18	23.75	-1.43	0.999 2
测量数据 Measured data	无 None	≈ 22.87	≈ 1 800	≈ 20	-1.25	无 None

*, 用方程 $P_{nmax} = AQE \times I_{sat} - R_d$ 求植物的饱和光强; **, 假定净光合速率为 $0.9P_{nmax}$ 所对应的光强为饱和光强; ***, 指数方程的表达式为 $P_n(I) = P_{nmax}(1 - e^{-\alpha I/P_{nmax}}) - R_d$ (Bassman & Zwier, 1991)。

I_c , light compensation point; I_{sat} , saturation irradiance; P_{nmax} , maximum net photosynthetic rate; R_d , dark respiration rate. *, saturation irradiance obtained by line equation $P_{nmax} = AQE \times I_{sat} - R_d$; **, saturation irradiance, i.e. irradiance at $0.9P_{nmax}$; ***, exponential equation is $P_n(I) = P_{nmax}(1 - e^{-\alpha I/P_{nmax}}) - R_d$ (Bassman & Zwier, 1991)。

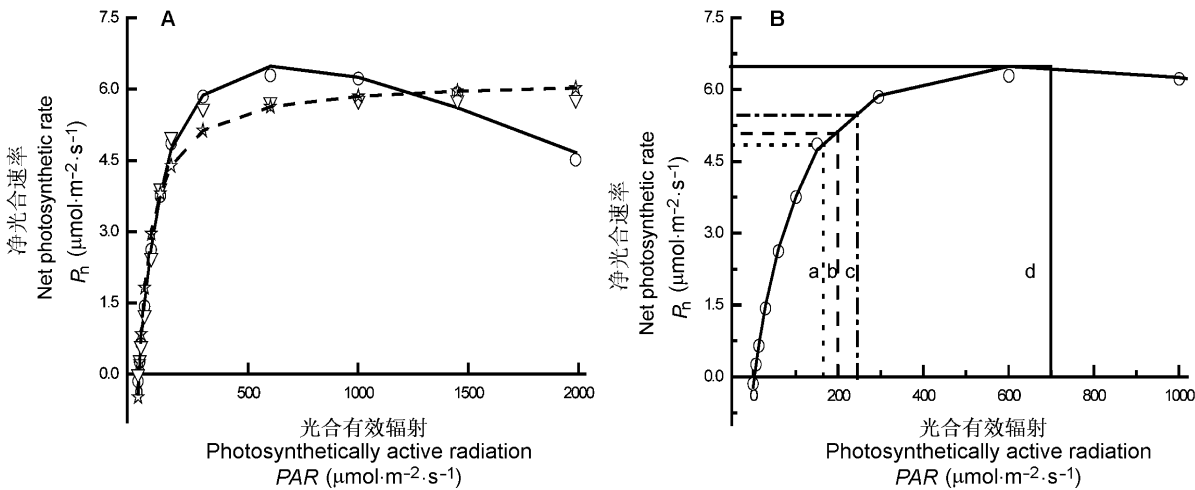


图2 低光强条件下生长的三叶鬼针草的光响应曲线(引自文献 Ye & Zhao, 2008)。A, 4个光合作用对光响应模型拟合低光强条件下生长的三叶鬼针草的光响应曲线。○, 测量点; —, 修正模型的拟合点; ☆, 直角双曲线的拟合点; ---, 非直角双曲线的拟合点; ▽, 指数方程的拟合点。B, 4个光合作用对光响应模型估算饱和光强的方法。a, 由直线方程结合非直角双曲线得到的饱和光强; b, 由直线方程结合直角双曲线得到的饱和光强; c, 净光合速率为 $0.9P_{nmax}$ 所对应光强为饱和光强; d, 由修正模型得到的饱和光强。

Fig. 2 Light-response curve of photosynthesis for *Bidens pilosa* grown under low light condition (Cited from Ye & Zhao, 2008). A, Light-response curve of photosynthesis for *Bidens pilosa* fitted by four photosynthetic light response models. ○, measured points; —, points fitted by modified model; ☆, points fitted by rectangular hyperbola; ---, points fitted by non-rectangular hyperbola; ▽, pointed fitted by exponential equation. B, Saturation irradiance estimated by four photosynthetic light response models. a, saturation irradiance obtained by a method combined non-rectangular hyperbola with line equation; b, saturation irradiance obtained by a method combined rectangular hyperbola with line equation; c, saturation irradiance, i.e. irradiance at $0.9P_{nmax}$; d, saturation irradiance obtained by the modified model.

$$P_n = \min \left\{ w_c, w_j, w_p \right\} \left(1 - \frac{\Gamma^*}{C_i} \right) - R_d \quad (23)$$

式中, P_n 为净光合速率, w_c 、 w_j 、 w_p 分别为由Rubisco

活力、RuBP和无机磷酸的再生支持的潜在的CO₂同化速率, Γ^* 为不含暗呼吸的CO₂补偿点, C_i 为胞间CO₂浓度, R_d 为光下的暗呼吸速率。 w_c 、 w_j 和 w_p 的数学表达式分别为:

表2 四个光响应模型拟合温度在27.3 °C、CO₂浓度在390 μmol·mol⁻¹条件下三叶鬼针草的实测值(引自文献 Ye & Zhao, 2008)与拟合结果

Table 2 Results fitted by four models of light-response curve of photosynthesis and measured values for *Bidens pilosa* grown under low light condition (Cited from Ye & Zhao, 2008)

光合参数 Photosynthetic parameters	初始斜率 Initial slope α	最大净光合速率 P_{nmax} (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	饱和光强 I_{sat} (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	光补偿点 I_c (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	暗呼吸速率 R_d (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹)	决定系数 Determination coefficient R^2
直角双曲线模型 Rectangular hyperbola	0.118	6.69	199.58*	4.39	-0.48	0.939 6
非直角双曲线模型 Non-rectangular hyperbola	0.042	5.79	171.33*	无 None	0.02	0.964 6
指数方程*** Exponential equation	0.068	6.02	247.92**	3.45	-0.23	0.966 6
直角双曲线的修正模型 Modified rectangular hyperbola	0.071	6.49	646.70	3.17	-0.22	0.996 8
测量数据 Measured data	无 None	≈ 6.5	≈ 650	≈ 3	-0.15	无 None

表注同表1。

Notes see Table 1.

$$w_c = \frac{V_{cmax} C_i}{C_i + K_c (1 + O/K_o)}$$

$$w_j = \frac{J C_i}{4.5 C_i + 10.5 \Gamma^*} \quad (24)$$

$$w_p = \frac{3 TPU}{\left(1 - \frac{\Gamma^*}{C_i}\right)}$$

式中, V_{cmax} 为最大Rubisco羧化速率。 K_c 和 K_o 分别为羧化作用和加氧作用的Michaelis-Menten常数(Farquhar *et al.*, 1980)。 J 为光饱和时用于RuBP再生的电子传递速率, 等于 J_{max} 。这是由于 J 受控于RuBP再生的羧化速率, 而RuBP再生则受控于光系统II的电子传递链的潜在传递速率。 TPU 为光合产物磷酸丙糖的利用速率(Sharkey, 1985)。如果光合作用对CO₂响应的观测是在饱和光下进行的, 那么计算得到的 V_{cmax} , J 和 TPU 的数值就是它们的最大值。如果光强低于饱和光强, 则电子传递速率 J 依赖于即时光合有效辐射, 且可以用非直角双曲线模型估算(von Caemmerer, 2000)。

依赖于温度的 V_{cmax} 、 V_{omax} (最大RuBP氧化饱和率)和 R_d 方程(Bernacchi *et al.*, 2001)为:

$$Parameter(V_{cmax}, V_{omax}, R_d) = \exp(c - \Delta H_a / RT_1) \quad (25)$$

式中, ΔH_a 为活化能, R 为气体常数, T_1 为叶温, c 为比例常数。对烟草(*Nicotiana tabacum*) ‘W38’而言, c 分别取26.35、22.98和18.72 (无量纲) (Bernacchi *et al.*, 2001); ΔH_a 分别取65.33、60.11和46.39 kJ·mol⁻¹ (Bernacchi *et al.*, 2001)。它们是以温度为25 °C的值

作为归一化的。

依赖于温度的 K_c 、 K_o 和 Γ^* 的方程(Bernacchi *et al.*, 2001; Long & Bernacchi, 2003)为:

$$K_c = \exp\{(38.05 - 79.43) / [R(T_1 + 273.15)]\}$$

$$K_o = \exp\{(20.30 - 36.38) / [R(T_1 + 273.15)]\} \quad (26)$$

$$\Gamma^* = \exp\{(19.02 - 38.83) / [R(T_1 + 273.15)]\}$$

由量纲分析可知, Long 和 Bernacchi (2003)给出的(26)式分别遗漏了相关系数 K_{c25} (为25 °C时羧化作用的Michaelis-Menten常数), K_{o25} (为25 °C时加氧作用的Michaelis-Menten常数)和 Γ_{25}^* (为25 °C时不含暗呼吸的CO₂补偿点)。现在以 Γ^* 说明此问题, Γ^* 的单位为μmol·mol⁻¹, 而由(26)式中 Γ^* 的表达式可知它是一个没有单位的常数(例如当叶温为27 °C时, 由(26)式可得 $\Gamma^* = 0.992$), 这显然与 Γ^* 的单位为μmol·mol⁻¹不一致。 K_c 和 K_o 的分析与 Γ^* 相似。因此, 依赖于温度的 K_c 、 K_o 和 Γ^* 方程的正确写法应该为:

$$K_c = K_{c25} \exp\{(38.05 - 79.43) / [R(T_1 + 273.15)]\}$$

$$K_o = K_{o25} \exp\{(20.30 - 36.38) / [R(T_1 + 273.15)]\} \quad (26')$$

$$\Gamma^* = \Gamma_{25}^* \exp\{(19.02 - 38.83) / [R(T_1 + 273.15)]\}$$

从上面对生化模型的描述可知, 虽然生化模型中涉及的参数和方程比较多, 但当外界环境因素确定时, 就可以用(24)式拟合CO₂响应曲线估算植物的生化参数, 如 V_{cmax} 、 J 、 TPU 和 R_d 等(Harley *et al.*, 1992; Hymus *et al.*, 2001; Bernacchi *et al.*, 2003; Long & Bernacchi, 2003; Ethier & Livingston, 2004; Sharkey *et al.*, 2007; Chen *et al.*, 2008)。且这4个生化

参数中只有 J 可通过快速光曲线(rapid light curve, RLC)确定, R_d 可通过气体交换测量确定, 而 V_{cmax} 和 TPU 是隐参数, 无法通过实验测量这两个参数值。

2.2 直角双曲线模型

由于生化模型无法估算植物的光合能力和饱和 CO_2 浓度, 所以, 为了估算这些参数, 还必须利用植物光合作用对 CO_2 响应的经验模型, 如光合作用对 CO_2 响应的直角双曲线模型, 它的数学表达式为:

$$P_n = \frac{\alpha P_{nmax} C_i}{\alpha C_i + P_{nmax}} - R_p \quad (27)$$

式中, P_n 为净光合速率, C_i 为胞间 CO_2 浓度, α 为植物光合作用对 CO_2 响应曲线在 $C_i = 0$ 时的斜率, 即 CO_2 响应曲线的初始斜率, 也称为初始羧化效率, P_{nmax} 为光合能力, R_p 为光呼吸速率(由于光下暗呼吸很小, 可以近似将光下叶片向空气中释放 CO_2 的速率看作光呼吸速率, Cai & Xu, 2000)。

与光合作用对光响应的直角双曲线模型的讨论相似, (27)式也是一条没有极点的渐近线, 因此无法由(27)式直接估算植物的饱和 CO_2 浓度, 要估算植物的饱和 CO_2 浓度就必须用其他方法, 例如用方程 $P_{nmax} = CE \times C_{isat} - R_p$ 求植物的饱和 CO_2 浓度(CE 为羧化效率, 它是用直线方程拟合 CO_2 浓度 $\leq 200 \mu mol \cdot mol^{-1}$ 的响应数据得到的直线斜率)。当然也有文章不讨论植物的饱和 CO_2 浓度问题(黄红英等, 2009)。另外, 由(27)式估算的植物光合能力远大于实测值(Yu *et al.*, 2004; 王建林等, 2005)。

2.3 Michaelis-Menten模型

Michaelis-Menten模型(Harley *et al.*, 1992)的数学表达式为:

$$P_n = \frac{P_{nmax} C_i}{C_i + K} - R_p \quad (28)$$

式中, P_n 、 C_i 、 P_{nmax} 和 R_p 的定义与(27)式的相同, K 为Michaelis-Menten常数。

对(28)式求一阶导数可得:

$$P'_n = \frac{KP_{nmax}}{(C_i + K)^2} \quad (29)$$

由(29)式可知, 对于任意 C_i 都存在 $P'_n > 0$ 。同样, 我们无法用(28)式直接估算植物的饱和 CO_2 浓度, 而必须用其他方法估算植物的饱和 CO_2 浓度。另外, 对比(27)和(28)式可知, 直角双曲线模型在本质上

与Michaelis-Menten模型相同。因为当 $K = P_{nmax}/\alpha$ 时, (28)式就与(27)式完全相同。

2.4 直角双曲线的修正模型

与植物光合作用对光响应模型相似, 植物光合作用对 CO_2 响应的直角双曲线修正模型的表达式为(叶子飘和于强, 2009):

$$P_n = a \frac{1 - bC_i}{1 + cC_i} C_i - R_p \quad (30)$$

式中, P_n 、 C_i 和 R_p 与(27)式的相同, a 是 CO_2 响应曲线的初始羧化效率, b 和 c 为系数(单位为 $mol \cdot \mu mol^{-1}$)。与植物光合作用对光响应的直角双曲线修正模型的讨论相同, 可以由(30)式得到饱和 CO_2 浓度的解析解。此外, 当系数 $b = 0$, 且 $c = a/P_{nmax}$ 时, (30)式将退化为(27)式。

如果用 C_{isat} 表示植物的饱和胞间 CO_2 浓度, 则有:

$$C_{isat} = \frac{\sqrt{(b+c)/b} - 1}{c} \quad (31)$$

如果与植物饱和胞间 CO_2 浓度所对应的光合能力用 P_{nmax} 表示, 则有:

$$P_{nmax} = a \left(\frac{\sqrt{b+c} - \sqrt{b}}{c} \right)^2 - R_p \quad (32)$$

图3为华北平原冬小麦温度分别在 $25^\circ C$ 、光强为 $2000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时光合速率对胞间 CO_2 浓度(C_i)响应曲线(Yu *et al.*, 2004)。

表2给出了3种光合作用对 CO_2 响应模型拟合温度为 $25^\circ C$, 光合有效辐射分别为 $2000 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时冬小麦的光响应曲线所得的光合参数。测量数据来源于文献Yu等(2004)。

从表3的数据可知, 由直角双曲线模型和Michaelis-Menten模型拟合得到的光合能力为 $68.54 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$, 远大于实测值的 $42.3 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。并且从表3的数据可知, 除初始羧化效率外, 直角双曲线模型和Michaelis-Menten模型的拟合结果完全相同, 这表明它们本质上是相同的。另外, 由于直角双曲线模型和Michaelis-Menten模型没有极点, 所以为了求饱和胞间 CO_2 浓度就必须用其他方法, 例如用类似于指数方程那样求饱和胞间 CO_2 浓度, 那么只能假定 $0.6P_{nmax}$ 所对应的 CO_2 浓度才是饱和胞间 CO_2 浓度。如果假设 $0.7P_{nmax}$ 所对应的 CO_2 浓度是饱和胞间 CO_2 浓度, 则为 $1520.43 \mu mol \cdot mol^{-1}$; 如

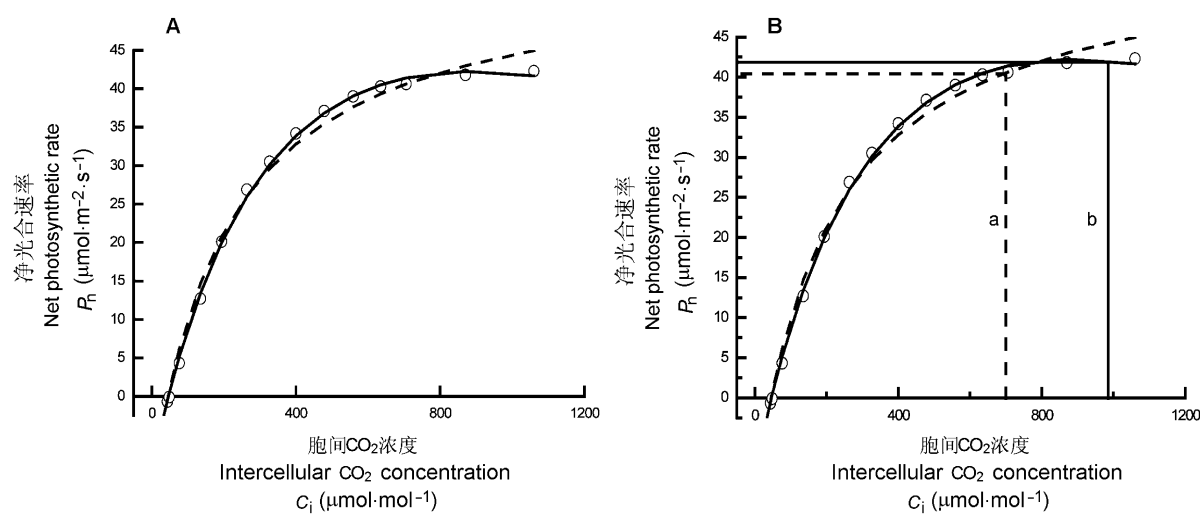


图3 冬小麦的光合作用对胞间CO₂浓度的响应曲线(引自文献Yu *et al.*, 2004)。A, 3个光合作用对CO₂响应模型拟合华北平原冬小麦的光响应曲线。○, 测量点; —, 修正模型的拟合点; ---, 直角双曲线或Michaelis-Menten模型的拟合点。B, 3个光合作用对CO₂响应模型估算饱和CO₂浓度的方法。a, 净光合速率为0.6P_{nmax}的CO₂浓度为饱和胞间CO₂浓度; b, 由修正模型得到的饱和胞间CO₂浓度。

Fig. 3 Intercellular CO₂ response of photosynthesis for *Triticum aestivum* (Cited from Yu *et al.*, 2004). A, CO₂ response curve of photosynthesis for *T. aestivum* fitted by three CO₂ response models of photosynthesis. ○, measured points; —, points fitted by a modified model; ---, points fitted by rectangular hyperbola or Michaelis-Menten model. B, Saturation CO₂ estimated by three CO₂ response models of photosynthesis. a, saturation intercellular CO₂ concentration, i.e. C_i at 0.6P_{nmax}; b, saturation intercellular CO₂ concentration obtained by the modified model.

表3 三种模型拟合冬小麦光合作用对胞间CO₂浓度响应的结果
Table 3 Simulated results of CO₂ response of photosynthesis with three models for *Triticum aestivum*

光合参数 Photosynthesis parameter	MichaelisMenten 模型 MichaelisMenten model	直角双曲线模型 Rectangular hyperbola model	修正模型 Modified model	测量值 Measured data
初始羧化效率 (mol·m ⁻² ·s ⁻¹) Initial slope α	无None	0.331	0.228	无None
光合能力 (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹) Photosynthetic capacity	68.54	68.54	42.26	≈ 42.3
饱和胞间CO ₂ 浓度(μmol·mol ⁻¹) saturation intercellular CO ₂ concentration C _{isat}	687.02*	687.02*	886.74	≈ 900
CO ₂ 补偿点 (μmol·mol ⁻¹) CO ₂ compensation point Γ	45.58	45.58	47.40	≈ 48
光呼吸速率 (μmol·m ⁻² ·s ⁻¹) Rate of photorespiration R _p	-12.36	-12.36	-9.51	无 None
决定系数 Determination coefficient (R ²)	0.991 3	0.991 3	0.998 7	无 None

*, 假定净光合速率为0.6P_{nmax}所对应的CO₂浓度为饱和胞间CO₂浓度。
*, saturation intercellular CO₂ concentration, i.e. C_i at 0.6P_{nmax}.

果假设0.9P_{nmax}所对应的CO₂浓度是饱和CO₂浓度, 则用此方法不能计算植物的饱和胞间CO₂浓度。显然, 用这样的方法估算植物的饱和胞间CO₂浓度不是很合理的。

3 表观量子效率与羧化效率

由光合作用对光和CO₂响应曲线的经验模型可

以估算植物的初始量子效率和羧化效率, 但无法用这些模型估算植物的表观量子效率和羧化效率, 要得到这2个参数就必须用其他方法。现在确定这2个参数的普遍方法就是用直线方程拟合弱光强条件下(≤ 200 μmol·m⁻²·s⁻¹)的光响应数据和低CO₂浓度条件下(≤ 200 μmol·mol⁻¹)的CO₂响应数据, 得到的直线斜率就是植物在该生境下的表观量子效

率和羧化效率。为了减少实验误差,用于直线回归的资料点一般以7–8个为宜,且在作直线回归时,不应包括那些净光合速率为负值的资料点(许大全, 2002)。但我们在用这种方法拟合响应数据时发现,光合有效辐射或CO₂浓度的拟合范围不同,直线的斜率也不相同(叶子飘和于强, 2008)。这表明植物在弱光 and 低CO₂浓度下的响应曲线并非是线性的。为了解决这个问题,我们建议用响应曲线上光补偿点(light compensation point)和CO₂补偿点(CO₂ compensation point)的曲线斜率作为衡量植物在弱光或低CO₂浓度条件下对光能的利用率或对CO₂的同化能力。因为对于生长在一定生境下的植物,它的光补偿点或CO₂补偿点只有一个,因此,这些参数具有唯一性(Ye, 2007)。

4 光系统的空间结构和功能

类囊体膜是光合作用的原初光化学反应、电子传递和光合磷酸化的发生部位。现在,人们虽然对类囊体膜的超微结构、化学组成和空间结构(Liu *et al.*, 2004; Ishikita *et al.*, 2005; Raszewski *et al.*, 2005; Vasil'ev & Bruce, 2006; van der Weij-De Wit *et al.*, 2008)已有所了解,同时也比较清楚植物光合作用的发生过程(严国光, 1987; 徐春和和米华玲, 2001),但是,目前人们对植物光合作用对光响应机理的认识还不是十分清楚。多年来,许多学者的研究结果证实,光强和光质在植物光合作用对光响应中起重要的作用,并且探明了捕光天线色素分子在光能的吸收和传递中担当的角色(Raszewski *et al.*, 2005; van der Weij-De Wit *et al.*, 2007)。然而,我们现在还无法从理论上预测捕光天线色素分子吸收的光能中有多少光能被用于退激发(热辐射和荧光)、多少光能用于共振传递到PSII,从而引起PSII的电荷分离以及此后的电子传递,尤其是光能吸收、传递和退激发与PSII捕光天线色素分子的哪些物理参数有关,以及这些参数之间的关系如何。

光合作用涉及光能的吸收、能量转换、电子传递、ATP合成、CO₂固定等一系列复杂的物理和化学反应过程。它由原初反应、同化力形成和碳同化3个基本阶段构成,每一个环节均可对其他过程产生直接影响。目前生化机理模型是以光合作用的生物化学过程为基础对光合反应过程的定量描述,只涉及同化力形成和碳同化这两个过程,未考虑捕光

天线色素分子对光能的吸收和传递、激发态捕光色素分子的退激发、荧光辐射及PSII(光系统II)的电荷分离与电子传递等物理和化学过程,因此,无法用生化模型研究植物的光响应、光抑制和荧光等问题。

尽管现在对捕光色素分子的光能吸收、退激发和传递过程和机制有所了解,但对于捕光色素分子中哪些物理参数在此过程中起作用,以及如何起作用则不是很清楚。而要定量描述捕光色素分子对光能吸收和利用效率,就需要考虑植物叶绿体中的捕光色素分子数(表示植物叶片可以吸收光子的捕光色素分子数,单位为 μmol)、捕光色素分子的光能吸收截面(表示色素分子吸收光能的几率,单位为 m^2)、捕光色素分子处于激发态退激发的平均寿命(表示色素分子吸收光子后由基态跃迁到高能态后可以停留的时间,单位为s)、处于不同能态的简并度(表示色素分子吸收光能后处于基态和激发态的权重,也称统计权重,无量纲)、电子从锰聚合体通过D1蛋白亚基上161位的酪氨酸残基(D1-161Tyr)传到P680的时间(单位为s)、激子从捕光色素分子传递到PSII的时间(单位为s)和PSII的开闭概率(PSII的光化学量子效率)等参数,因为这些物理参数在光合作用的原初反应过程中起着重要的作用。所以,缺乏这些物理参数的光响应机理模型或生化模型应该说不全面的。

5 存在的问题与展望

迄今为止,人们提出了许多光合作用对光和CO₂响应模型,并在改进这些模型方面做了大量研究,这些工作不仅对植物的生理和生态研究具有重要的作用,而且在很大程度上提高了人们对植物生理生化以及环境对植物影响的认识,为提高植物的光能利用率和应对全球CO₂浓度升高对环境的影响奠定了基础。

尽管人们对光合作用光和CO₂响应模型的研究取得了很大进展,但仍存在以下问题: 1)光合作用对光和CO₂响应的经验模型只涉及植物对光能和CO₂的利用;光合作用对CO₂响应的生化模型则涉及当光合有效辐射一定时植物所同化的CO₂量,考虑了光、CO₂浓度和温度等环境因子对光合速率的影响。2)光合作用对光和CO₂响应的经验模型估算的参数属于显性参数,拟合结果可以与实测值进行

比较, 而生化模型通过拟合CO₂响应曲线得到的参数除了电子传递速率和光下暗呼吸速率外, 其他2个是隐性参数, 这些隐性参数无法由实验直接测量。3) 光合作用的光响应模型和生化模型没有有机地联系起来, 即这些模型仅仅各自研究了植物的光能吸收和CO₂的同化问题, 无法用这些模型研究和解决植物的光抑制(Long *et al.*, 1994; Weis & Berry, 1987; Osmond, 1994; Hymus *et al.*, 2001; Al-Taweel *et al.*, 2007; Takahashi *et al.*, 2009)、光适应(Marra, 1978a, 1978b; Geider *et al.*, 1998; He & Liu, 2005; Navarro-Sampedro *et al.*, 2008)和荧光(Lichtenthaler, 1992; Govindjee, 1995; Krause & Weis, 1991; Inoué *et al.*, 2002; Sekatskii, 2004)等问题。

针对上述问题, 认为今后的工作应该侧重以下几个方面: 1) 考虑光合作用中的原初反应。原初反应的实质是捕光天线色素分子量子态的改变, 它涉及到能量的吸收、退激发和传递。因此, 我们必须考虑PSII捕光天线色素分子的光能吸收、传递、退激发、光能转化、电荷分离和电子传递等过程在光合作用中的作用。而要考虑PSII捕光天线色素分子在光合作用中的作用就必须引入PSII捕光天线色素分子的光能吸收截面、PSII捕光天线色素分子激发态的平均寿命、PSII捕光天线色素分子的能级简并度、PSII捕光天线色素分子数、电子从锰聚合体通过Y_z传到P680的时间, 激子从捕光色素分子传递到PSII的时间和PSII的开闭概率等参数。2) 需要从捕光色素分子吸收光能这个过程出发, 以PSII捕光天线色素分子为基本单元, 从PSII捕光天线色素分子的光能吸收出发, 追踪单个光子从吸收、分子激发、分子退激发产生荧光和热辐射、共振传递到PSII、激发P680发生电荷分离、P680把电子传递给脱镁叶绿素等过程。通过光能吸收、传递和转化等物理和化学过程, 运用量子力学中的能级跃迁理论和统计物理学中的费米-狄拉克统计原理研究PSII捕光天线色素分子吸收光能后处于激发态后退激发产生荧光和激发能传递到光反应中心的比率, 才有可能构建光合作用对光响应的机理模型。3) 构建的光合作用机理模型不仅应该包含捕光色素分子的物理参数, 还应该包含同化力形成和碳同化能力这两个基本过程中所涉及的生化参数。这样就可以用这个光合作用机理模型解释植物的光适应等问题, 同时还应能合理地解释植物在不同生境下的荧光问题、光

抑制的可逆失活和不可逆失活问题。4) 利用这个机理模型可以研究植物光能利用率的限制因素, 同时还可以用此研究植物在全球CO₂浓度和温度升高过程中的适应性。

致谢 国家自然科学基金(30960031)和江西省自然科学基金(2009GZN0076)共同资助。法国 LSCE-CEA 的李龙辉博士曾阅读本文文稿并提出建议和修改意见, 特此致谢。

参考文献

- Al-Taweel K, Iwaki T, Yabuta Y, Shigeoka S, Murata N, Wadano A (2007). A bacterial transgene for catalase protects translation of D1 protein during exposure of salt-stressed tobacco leaves to strong light. *Plant Physiology*, 145, 258–265.
- Awada T, Radoglou K, Fotelli MN, Constantinidou HIA (2003). Ecophysiology of seedlings of three Mediterranean pine species in contrasting light regimes. *Tree Physiology*, 23, 33–41.
- Bernacchi CJ, Singaas EL, Pimentel C, Portis AR, Long SP (2001). Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 24, 253–259.
- Bernacchi GJ, Pimentel C, Long SP (2003). *In vivo* temperature response functions of parameters required to model RuBP-limited photosynthesis. *Plant, Cell & Environment*, 26, 1419–1430.
- Bassman J, Zwier JC (1991). Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clone. *Tree Physiology*, 8, 145–159.
- Blackman FF (1905). Optima and limiting factors. *Annals of Botany*, 19, 281–295.
- Baly EC (1935). The kinetics of photosynthesis. *Proceedings of the Royal Society of London Series B (Biological Sciences)*, 117, 218–239.
- Cai SQ, Xu DQ (2000). Relationship between the CO₂ compensation point and photorespiration in soybean leaves. *Acta Phytophysiologica Sinica*, 26, 545–550.
- Cao XD (曹雪丹), Li WH (李文华), Lu ZM (鲁周民), Zhang ZL (张忠良), Wu WX (吴万兴) (2008). The photosynthetic characteristics of *Eriobotrya japonica* in northern marginal cultivation area in Spring. *Journal of Northwest Forestry University* (西北林学院学报), 23(6), 33–37. (in Chinese with English abstract)
- Chen CP, Zhu XG, Long SP (2008). The effect of leaf-level spatial variability in photosynthetic capacity on biochemical parameter estimates using the Farquhar Model: a theoretical analysis. *Plant Physiology*, 148, 1139–1147.

- Damesin C (2003). Respiration and photosynthesis characteristics of current 2 year stems of *Fagus sylvatica*: from the seasonal pattern to an annual balance. *New Phytologist*, 158, 465–475.
- Ethier GJ, Livingston NJ (2004). On the need to incorporate sensitivity to CO₂ transfer conductance into the Farquhar-von Caemmerer-Berry leaf photosynthesis model. *Plant, Cell & Environment*, 27, 137–153.
- Farquhar GD, Caemmerers S, Berry JA (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149, 78–90.
- Geider RJ, MacIntyre HL, Kana TM (1998). A dynamic regulatory model of phytoplanktonic acclimation to, nutrients and temperatures. *Limnology and Oceanography*, 43, 679–694.
- Govindjee (1995). Sixty-three years since Kautsky: chlorophyll a fluorescence. *Australian Journal of Plant Physiology*, 22, 131–160.
- Harley PC, Sharkey TD (1991). An improved model of C₃ photosynthesis at high CO₂: reversed O₂ sensitivity explained by lack of glycerate reentry into the chloroplast. *Photosynthesis Research*, 27, 169–178.
- Harley PC, Thomas RB, Reynolds JF, Strain BR (1992). Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant, Cell & Environment*, 15, 271–282.
- He QY, Liu Y (2005). Molecular mechanism of light responses in *Neurospora*: from light-induced transcription to photoadaptation. *Genes and Development*, 19, 2888–2899.
- Hu WH (胡文海), Hu XH (胡雪华), Zeng JJ (曾建军), Duan ZH (段智辉), Ye ZP (叶子飘) (2008). Effects of drought on photosynthetic characteristics in two pepper cultivars. *Journal of Huazhong Agricultural University* (华中农业大学学报), 27, 776–781. (in Chinese with English abstract)
- Huang HY (黄红英), Dou XY (窦新永), Sun PY (孙蓓育), Deng B (邓斌), Wu GJ (吴国江), Peng CL (彭长连) (2009). Comparison of photosynthetic characteristics in two ecotypes of *Jatropha curcas* in summer. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 29, 2861–2867. (in Chinese with English abstract)
- Hou ZY (侯智勇), Hong W (洪伟), Li J (李键), Lin H (林晗), Fan HL (范海兰), Chen C (陈灿), Wu CZ (吴承祯) (2009). Study on light response curves of photosynthesis of different *Ecucalyptus* clones. *Journal of Fujian College of Forestry* (福建农林学院学报), 29, 97–102. (in Chinese with English abstract)
- Hymus GJ, Baker NR, Long SP (2001). Growth in elevated CO₂ can both increase and decrease photochemistry and photoinhibition of photosynthesis in a predictable manner. *Dactylis glomerata* grown in two levels of nitrogen nutrition. *Plant Physiology*, 127, 1204–1211.
- Inoué S, Shimomura O, Goda M, Shribak M, Tran PT (2002). Fluorescence polarization of green fluorescence protein. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 99, 4272–4277.
- Ishikita H, Loll B, Biesiadka J, Saenger W, Knapp EW (2005). Redox potentials of chlorophylls in the photosystem II reaction center. *Biochemistry*, 44, 4118–4124.
- Jia CF (贾彩凤), Li AL (李艾莲) (2008). Studies on photosynthetic characteristics of medicinal plant *Fagopyrum cymosum*. *China Journal of Chinese Materia Medica* (中国中药杂志), 33(2), 129–132. (in Chinese with English abstract)
- Kyei-Boahen S, Lada R, Astatkie T, Gordon R, Caldwell C (2003). Photosynthetic response of carrots to varying irradiances. *Photosynthetica*, 41, 1–5.
- Krause GH, Weis E (1991). Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 42, 313–349.
- Leakey ADB, Uribe-larrea 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 CO₂ concentration in the absence of drought. *Plant Physiology*, 140, 779–790.
- Li WC (李伟成), Wang SD (王树东), Zhong ZK (钟哲科), Ding XC (丁兴萃), Zhou Y (周妍) (2009). Application of several empirical models in simulating photosynthesis light response of two sympodial bamboos. *Journal of Bamboo Research* (竹子研究汇刊), 28(3), 20–24. (in Chinese with English abstract)
- Lichtenthaler HK (1992). The Kautsky effect: 60 years of chlorophyll fluorescence induction kinetics. *Photosynthetica*, 27, 45–55.
- Liu Z, Yan H, Wang K, Kuang T, Zhang J, Gui L, An X, Chang W (2004). Crystal structure of spinach major light-harvesting complex at 2.72Å resolution. *Nature*, 428, 287–292.
- Lombardini L, Restrepo-Diaz H, Volder A (2009). Photosynthetic light response and epidermal characteristics of sun and shade pecan leaves. *Journal of the Americal Society for Horticultural Science*, 134, 372–378.
- Long SP, Bernacchi CJ (2003). Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error. *Journal of Experimental Botany*, 54, 2393–2401.
- Long SP, Humphris S, Falkowski PG (1994). Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 45, 633–662.
- Marra J (1978a). Effect of short term variation in light intensity on photosynthesis of a marine phytoplankton: a laboratory

- simulation study. *Marine Biology*, 46, 191–202.
- Marra J (1978b). Phytoplankton photosynthesis response vertical movement in a mixing layer. *Marine Biology*, 46, 203–208.
- Moreno-Sotomayor A, Weiss A, Paparozzi ET, Arkebauer TJ (2002). Stability of leaf anatomy and light response curves of field grown maize as a function of age and nitrogen status. *Journal of Plant Physiology*, 159, 819–826.
- Navarro-Sampedro L, Yanofsky C, Corrochano LM (2008). A genetic selection for *Neurospora crassa* mutants altered in their light regulation of transcription. *Genetics*, 178, 171–183.
- Osmond CB (1994). What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants. In: Baker NR ed. *Photoinhibition of Photosynthesis: from Molecular Mechanisms to Field*. BIOS Scientific Publishers, Oxford. 1–24.
- Posada JM, Lechowicz MJ, Kitajima K (2009). Optimal photosynthetic use of light by tropical tree crowns achieved by adjustment of individual leaf angles and nitrogen content. *Annals of Botany*, 103, 795–805.
- 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.
- Raszwski G, Saenger W, Renger T (2005). Theory of optical spectra of photosystem II reaction centers: location of the triplet state and the identity of the primary electron donor. *Biophysiology Journal*, 88, 986–998.
- Robert ES, Mark A, John SB (1984). Kok effect and the quantum yield of photosynthesis. *Plant Physiology*, 75, 95–101.
- Sekatskii SK (2004). Fluorescence resonance energy transfer scanning near-field optical microscopy. *Philosophical Transactions of the Royal Society A: Mathematical Physical & Engineering Sciences*, 362, 901–919.
- Sharkey TD (1985). O₂-insensitive photosynthesis in C₃ plants. its occurrence and a possible explanation. *Plant Physiology*, 78, 71–75.
- Sharkey TD, Bernacchi CJ, Farquhar GD, Singsaas EL (2007). Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves. *Plant, Cell & Environment*, 30, 1035–1040.
- Springer CJ, Thomas RB (2007). Photosynthetic responses of forest understory tree species to long-term exposure to elevated carbon dioxide concentration at the Duke Forest FACE experiment. *Tree Physiology*, 27, 25–32.
- Sun XS (孙旭生), Lin Q (林琪), Jiang W (姜雯), Li LY (李玲燕), Zhai YJ (翟延举) (2009). Effects of different amount of nitrogen supply on the CO₂-response curve in flag leaves of super high-yield winter wheat at flowering stage. *Journal of Triticeae Crops* (麦类作物学报), 29, 303–307. (in Chinese with English abstract)
- Takahashi S, Milward SE, Fan DY, Chow WS, Badger MR (2009). How does cyclic electron flow alleviate photoinhibition in *Arabidopsis*? *Plant Physiology*, 149, 1560–1567.
- Thornley JHM (1976). *Mathematical Models in Plant Physiology*. Academic Press, London. 86–110.
- van der Weij-de Wit CD, Doust AB, van Stokkum IH, Dekker JP, Wilk KE, Curmi PM, van Grondelle R (2008). Phyco-cyanin sensitizes both photosystem I and photosystem II in cryptophyte *Chroomonas CCMP270* cells. *Biophysiology Journal*, 94, 2423–2433.
- van der Weij-de Wit CD, Ihalaenen JA, van Grondelle R, Dekker JP (2007). Excitation energy transfer in native and unstacked thylakoid membranes studied by low temperature and ultrafast fluorescence spectroscopy. *Photosynthesis Research*, 93, 173–182.
- Vasil'ev S, Bruce D (2006). A protein dynamics study of photosystem II: the effects of protein conformation on reaction center function. *Biophysiology Journal*, 90, 3062–3073.
- von Caemmerer S (2000). *Biochemical Models of Leaf Photosynthesis, Techniques in Plant Sciences No. 2*. CSIRO Publishing, Collingwood, Victoria, Australia. 1–165.
- von Caemmerer S, Farquhar GD (1981). Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta*, 153, 376–387.
- Wang JL (王健林), Yu GR (于贵瑞), Wang BL (王伯伦), Qi H (齐华), Xu ZJ (徐正进) (2005). Response of photosynthetic rate and stomatal conductance of rice to light intensity and CO₂ concentration in Northern China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 29, 16–25. (in Chinese with English abstract)
- Wang ML (王满莲), Feng YL (冯玉龙), Li X (李新) (2006). Effects of soil phosphorus level on morphological and photosynthetic characteristics of *Ageratina adenophora* and *Chromolaena odorata*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 17, 602–606. (in Chinese with English abstract)
- Wang ZL (王照兰), Yang C (杨持), Du JC (杜建材), Hu HF (胡卉芳), Zhao LL (赵丽丽), Mao XT (毛小涛) (2009). Photosynthetic characteristics and photo-adapt ability of four *Melilotoides ruthenica* ecotypes. *Chinese Journal of Plant Ecology* (生态学杂志), 28, 1035–1040. (in Chinese with English abstract)
- Watling JR, Press MC, Quick WP (2000). Elevated CO₂ induces biochemical and ultrastructural changes in leaves of the C₄ cereal sorghum. *Plant Physiology*, 123, 1143–1152.
- Weis E, Berry JA (1987). Quantum efficiency of PSII in relation to energy dependent quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica Biophysica Acta*, 894, 198–208.

- Xu DQ (许大全) (2002). *Photosynthetic Efficiency* (光合作效率). Shanghai Science and Technology Press, Shanghai. 15. (in Chinese)
- Xu CH (徐春和), Mi HL (米华玲) (2001). The primary reaction of photosynthesis. In: Yu SW (余叔文), Tang ZC (汤章城) eds. *Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学). Science Press, Beijing. 188–197. (in Chinese)
- Yan GG (严国光) (1987). Light energy absorption and transmission. In: Yan GG (严国光), Zhou PZ (周佩珍), Guo C (郭础), Dai YL (戴云玲) eds. *Primary Process of Photosynthesis* (光合作用的原初过程). Science Press, Beijing. 62–102. (in Chinese)
- Ye ZP (2007). A new model for relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica*, 45, 637–640.
- Ye ZP (叶子飘), Yu Q (于强) (2008). Comparison of new and several classical models of photosynthesis in response to irradiance. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 32, 1356–1361. (in Chinese with English abstract)
- Ye ZP, Yu Q (2008). A coupled model of stomatal conductance and photosynthesis for winter wheat. *Photosynthetica*, 46, 637–640.
- Ye ZP, Zhao ZH (2008). Primary application on a light-response model to describe light response curve of *Bidens pilosa* leaf net photosynthesis, grown at two different light intensities. *Proceedings of the 6th Conference of Biomathematics*. World Academic Press, England, UK. 889–892.
- Ye ZP (叶子飘), Yu Q (于强) (2009). Comparison of photosynthetic response to intercellular CO₂ and air CO₂. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 28, 2233–2238. (in Chinese with English abstract)
- Yu Q, Zhang YQ, Liu YF, Shi PL (2004). Simulation of the stomatal conductance of winter wheat in response to light, temperature and CO₂ changes. *Annals of Botany*, 93, 435–441.
- Zhang ZF (张中峰), Huang YQ (黄玉清), Mo L (莫凌), You YM (尤业明), Jiao JF (焦继飞) (2009). Comparison of two photosynthesis-light response curve—fitting models of the karst plant. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), 27, 340–344. (in Chinese with English abstract)
- Zhang XS (张雪松), Shen SH (申双和), Song J (宋洁) (2009). The vertical distribution of cotton leaf nitrogen content and photosynthetic characteristics in the North China Plain. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 29, 1893–1898. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 李镇清 责任编辑: 王 葳