

# 丹参羧化效率在其 CO<sub>2</sub> 补偿点附近的变化

叶子飘<sup>1</sup>, 高峻<sup>2,3</sup>

(1 井冈山大学 数理学院, 江西 吉安 343009; 2 北京林业大学 水土保持学院, 北京 100083;

3 中国林业科学研究院 林业研究所, 国家林业局林木培育重点实验室, 北京 100091)

**[摘要]** **【目的】**植物光合作用对 CO<sub>2</sub> 的响应是光合作用研究的重要内容, 当前应用广泛的 Michaelis-Menten 模型拟合所给出的植物光合能力远大于实测值, 而所给出的饱和 CO<sub>2</sub> 浓度远小于实测值, 欲引入新模型解决上述问题。**【方法】**用构建的光合作用对 CO<sub>2</sub> 浓度响应的模型, 拟合了丹参的 CO<sub>2</sub> 浓度响应测量数据, 并研究了低 CO<sub>2</sub> 浓度条件下, 丹参净光合速率对 CO<sub>2</sub> 浓度的响应及羧化效率在 CO<sub>2</sub> 补偿点附近的改变情况。**【结果】**用 CO<sub>2</sub> 响应新模型拟合丹参的实测数据, 在不需作其他附加假设条件下就可以给出丹参的饱和 CO<sub>2</sub> 浓度、光合能力、光呼吸速率、CO<sub>2</sub> 补偿点及在 CO<sub>2</sub> 补偿点的羧化效率, 且拟合结果与实测结果符合很好 ( $R^2=0.999\ 6$ )。**【结论】**在低 CO<sub>2</sub> 浓度条件下, 丹参植物叶片的净光合速率对 CO<sub>2</sub> 浓度的响应为非线性的; 在 CO<sub>2</sub> 补偿点附近, 羧化效率并非常数, 而是随 CO<sub>2</sub> 浓度的增加而减小。

**[关键词]** 丹参; 新模型; CO<sub>2</sub> 补偿点; 光合能力; 饱和 CO<sub>2</sub> 浓度

**[中图分类号]** Q945.11

**[文献标识码]** A

**[文章编号]** 1671-9387(2008)05-0160-05

## Change of carboxylation efficiency of *Salvia miltiorrhiza* in the vicinity of CO<sub>2</sub> compensation point

YE Zi-piao<sup>1</sup>, GAO Jun<sup>2,3</sup>

(1 College of Sciences, Jinggangshan University, Ji'an, Jiangxi 343009, China; 2 College of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 3 Key Laboratory of Tree Breeding and Cultivation, State Forestry Administration, Research Institute of Forestry, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

**Abstract:** **【Objective】** It is important to study the CO<sub>2</sub> response curve of leaf net photosynthesis. The values of photosynthetic capacity calculated by most extensively applied Michaelis-Menten model are much higher than measured values, and the saturation CO<sub>2</sub> concentration much lower than the measured values. These problems can be resolved by a new model of CO<sub>2</sub> response curve of leaf net photosynthesis. **【Method】** A new model of CO<sub>2</sub> response curve of leaf net photosynthesis was given here, and data from CO<sub>2</sub> response experiment of *Salvia miltiorrhiza* was simulated. The response of photosynthetic rate to CO<sub>2</sub> concentration of *S. miltiorrhiza* under low CO<sub>2</sub> concentration and change of carboxylation efficiency in the vicinity of CO<sub>2</sub> compensation point were discussed in detail. **【Result】** The main photosynthetic parameters, i. e. the saturation CO<sub>2</sub> concentration, photosynthetic capacity, photorespiration rates and CO<sub>2</sub> compensation point of *S. miltiorrhiza* were calculated by the new model without any additional hypotheses. **【Conclusion】** The fitted results show that photosynthetic response to CO<sub>2</sub> concentration was nonlinear under low CO<sub>2</sub> concentration. The carboxylation efficiency was not a constant in the vicinity of CO<sub>2</sub> compensation point, and it decreased while CO<sub>2</sub> intercellular concentration increased.

\* [收稿日期] 2007-05-21

[基金项目] 江西省科技厅农业攻关项目(吉市科技字[2006]21号)

[作者简介] 叶子飘(1964—), 男, 江西永新人, 教授, 博士, 主要从事光合作用模型和光吸收机制研究。E-mail: yezp@jgsu.edu.cn

**Key words:** *Salvia miltiorrhiza*; new model; CO<sub>2</sub> compensation point; photosynthetic capacity; saturation CO<sub>2</sub> concentration

CO<sub>2</sub> 是植物光合作用的一种基本原料,是影响光合速率的重要因子<sup>[1]</sup>。研究植物叶片尺度上的光合作用对大气 CO<sub>2</sub> 增加和温度升高的响应,是外推全球气候变化对生物圈影响的重要环节<sup>[2]</sup>,也是估计植被系统在全球气候变化过程中对 CO<sub>2</sub> 固定作用变化的基础<sup>[3]</sup>。

在饱和光下,植物叶片的光合速率( $P_n(C_i)$ )对胞间 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_i$ )升高的响应可分为 3 个阶段<sup>[1,4]</sup>:第 1 阶段为近似直线段( $C_i$  小于 200  $\mu\text{mol/mol}$ ), $P_n(C_i)$ 对  $C_i$  的响应近似线性,这段直线的斜率即为叶肉导度或羧化效率(Carboxylation efficiency,简称 CE),其反映加氧酶(Rubisco)量的多少与酶活性的大小,如果羧化效率较大,表明在较低的  $C_i$  下,有较高的  $P_n(C_i)$ ;第 2 阶段为曲线段( $C_i$  为 200~1 000  $\mu\text{mol/mol}$ ), $P_n(C_i)$ 随  $C_i$  的升高而较慢地增高;第 3 阶段几乎是直线( $C_i$  大于 1 000  $\mu\text{mol/mol}$ ), $P_n(C_i)$ 基本上不再随  $C_i$  的升高而上升,表明其已达到了饱和水平, $P_n(C_i)$ 达到最大,这时的光合速率反映了光合电子传递和光合磷酸化的活性,被称为叶片的光合能力。目前,多采用 Michaelis-Menten 模型<sup>[5-8]</sup>或直接用二项式回归方法<sup>[9-12]</sup>,处理植物光合作用对 CO<sub>2</sub> 浓度的响应数据,其中以 Michaelis-Menten 模型应用最为广泛。但由于 Michaelis-Menten 模型是一条渐进曲线,无极值,所以无法给出植物的光饱和点和光合能力的解析解,必须采用其他方法。如要求出植物的饱和 CO<sub>2</sub> 浓度,须先假定 CO<sub>2</sub> 浓度在 0~200  $\mu\text{mol/mol}$  时光合速率的观察值近似一条直线,其与 X 轴(胞间 CO<sub>2</sub> 浓度,  $C_i$ )的交点就是 CO<sub>2</sub> 补偿点,该直线与  $Y=A_{\max}$  (光合能力)直线相交,交点所对应 X 轴的数值即饱和 CO<sub>2</sub> 浓度。

但在实际应用过程中,Michaelis-Menten 模型拟合植物光合作用对 CO<sub>2</sub> 浓度响应的数据,所得到的光合能力远大于实测值<sup>[2-3,6-7]</sup>,所得到的饱和 CO<sub>2</sub> 浓度远小于试验测量值<sup>[8]</sup>;而用二项式回归方法拟合植物光合作用对 CO<sub>2</sub> 浓度响应的数据,所得到的饱和 CO<sub>2</sub> 浓度和光合能力要远小于实测值<sup>[10]</sup>。此外,现在的理论认为,在低 CO<sub>2</sub> 浓度条件下, $P_n(C_i)$ 对  $C_i$  的响应是近似线性的<sup>[1,4]</sup>。所以,目前还没有一个光合作用对 CO<sub>2</sub> 响应模型能解决上述问题,特别是植物的光合能力远大于实测值、饱和 CO<sub>2</sub> 浓度

远小于实测值和和低 CO<sub>2</sub> 浓度条件下植物光合速率对 CO<sub>2</sub> 浓度的响应问题。

本文构建了一个植物光合作用对 CO<sub>2</sub> 响应的新模型,探讨了在低 CO<sub>2</sub> 浓度条件下,丹参(*Salvia miltiorrhiza*)叶片光合速率对 CO<sub>2</sub> 浓度的响应问题及羧化效率在 CO<sub>2</sub> 补偿点附近的变化情况;比较了新模型与 Michaelis-Menten 模型和二项式回归方法拟合丹参 CO<sub>2</sub> 响应数据的结果,并讨论了这 3 个模型的优缺点。

## 1 材料与方法

### 1.1 材料

试验地设在河南省济源市裴村“太行山低丘陵区高效复合经营综合研究”试验区内(35°11'N,112°03'E)。本研究的具体对象是水平梯田条件下杏树-丹参复合系统内的药用植物丹参。梯田南北宽 32 m,东西长 180 m,杏树株行距 3 m×4 m,密度 787 株/hm<sup>2</sup>,株高 2.4 m,南北冠幅 1.7 m,郁闭度 85%,树带行为东西方向,杏树品种为“金太阳”,栽植于 1998 年。丹参为紫丹参,于 2004-04 根栽,行向同杏树,距树行 50 cm,株行距 20 cm×25 cm<sup>[9]</sup>。

2004-07 选择 3 个晴天作为重复,分别选取观测点上丹参的充分展开叶,测定其在饱和光强条件下光合作用对 CO<sub>2</sub> 浓度的响应曲线。所用仪器为 Li-COR 6400 便携式光合作用仪(LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA)。该仪器是一开放系统,可利用人工 CO<sub>2</sub> 源、CO<sub>2</sub> 混合器和 CO<sub>2</sub> 吸收器(CO<sub>2</sub> Scrubber),并能够在 0~2 000  $\mu\text{mol/mol}$  范围内精确调控 CO<sub>2</sub> 浓度。此外,将人工光源设为 1 000  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,将 CO<sub>2</sub> 浓度分别设置为 50, 87, 134, 235, 400, 600, 800, 1 000, 1 200  $\mu\text{mol/mol}$ ,由系统自动记录不同 CO<sub>2</sub> 浓度所对应的净光合速率,进行 CO<sub>2</sub> 响应曲线拟合<sup>[9]</sup>。

### 1.2 数据处理与分析

利用 DPS 分析软件<sup>[13]</sup>分析丹参 CO<sub>2</sub> 浓度响应曲线,本试验中的数据处理和分析采用作者构建的光合作用对 CO<sub>2</sub> 浓度响应的新模型:

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

式中: $a$ 、 $b$ 、 $c$  为 3 个系数, $C_i$  为植物叶片的胞间 CO<sub>2</sub> 浓度, $\Gamma$  为植物的 CO<sub>2</sub> 补偿点。

由(1)式可知,当  $C_i=0$  时,如果用  $R_p$  表示植物的光呼吸速率,则有:

$$P_n(C_i=0)=R_p=-a\Gamma。 \tag{2}$$

式(2)可用于计算植物的光呼吸速率,也是文献[1]的推论。

对式(1)求导,就可得到植物在不同胞间  $\text{CO}_2$  浓度下的羧化效率,即有:

$$P_n'(C_i)=a\frac{1-2bC_i-bcC_i^2+(c+b)\Gamma}{(1+cC_i)^2}。 \tag{3}$$

由式(3)可知,当  $C_i=0$  时,则有:

$$P_n'(C_i=0)=a[1+(c+b)\Gamma]。 \tag{4}$$

式(4)就是植物在光呼吸速率处的羧化效率。由于此时  $\text{CO}_2$  浓度等于 0,为了与现在常用的羧化效率有所区别,在此定义其为植物的内禀羧化效率,用  $\varphi_0$  表示。

此外,由式(3)还可知,当  $C_i=\Gamma$  时,有:

$$P_n'(\Gamma)=a\frac{1+(c-b)\Gamma-bc\Gamma^2}{(1+c\Gamma)^2}。 \tag{5}$$

式(5)就是植物在  $\text{CO}_2$  补偿点处的羧化效率,用  $\varphi_r$  表示。

如果将光合作用对  $\text{CO}_2$  浓度响应曲线上  $C_i=0$  与  $C_i=\Gamma$  两点连线斜率的绝对值用  $\varphi_{r0}$  表示,则有:

$$\varphi_{r0}=|R_p/\Gamma|=a。 \tag{6}$$

而  $\varphi_0$  与  $\varphi_r$  的差为:

$$\varphi_0-\varphi_r=\frac{a(b+c)}{c}[1+(b+c)\Gamma][1-1/(1+c\Gamma)^2]。 \tag{7}$$

从式(7)可以看出,对于同一种植物,当  $\text{CO}_2$  补偿点越大,  $\varphi_0$  与  $\varphi_r$  之差也越大,光合作用对  $\text{CO}_2$  浓度的非线性响应越明显;当  $\text{CO}_2$  补偿点越小,  $\varphi_0$  与  $\varphi_r$  之差也越小,光合作用对  $\text{CO}_2$  浓度的非线性响应越不明显。

另外,由式(6)和式(5)可知,  $\varphi_{r0}$  与  $\varphi_r$  的差为:

$$\varphi_{r0}-\varphi_r=\frac{a(b+c)}{c}(1+\frac{1}{1+c\Gamma})。 \tag{8}$$

同样,对于同一种植物,从式(8)可以看出,当  $\text{CO}_2$  补偿点越大,  $\varphi_{r0}$  与  $\varphi_r$  之差也越大,光合作用对  $\text{CO}_2$  浓度的非线性响应越明显;当  $\text{CO}_2$  补偿点越小,  $\varphi_{r0}$  与  $\varphi_r$  之差也越小,光合作用对  $\text{CO}_2$  浓度的非线性响应越不明显。所以,可用式(7)或式(8)判断植物在低  $\text{CO}_2$  浓度条件下,光合速率对  $\text{CO}_2$  浓度的响应问题。

如果用  $C_{im}$  表示植物的饱和  $\text{CO}_2$  浓度,则由式(3)可得:

$$C_{im}=\frac{\sqrt{(b+c)(1+c\Gamma)/b}-1}{c}。 \tag{9}$$

如果用  $A_{\max}$  表示植物的光合能力,则由式(1)可得:

$$A_{\max}=a\frac{1-bC_{im}}{1+cC_{im}}(C_{im}-\Gamma)。 \tag{10}$$

## 2 结果与分析

### 2.1 丹参光合作用对 $\text{CO}_2$ 浓度的响应曲线

图 1 为丹参光合作用对  $\text{CO}_2$  响应的实测点与式(1)的拟合点。对比实测点与由新模型拟合点可知,理论值与实测值符合得非常好(决定系数  $R^2=0.999\ 6$ ),表明新模型可以拟合丹参的  $\text{CO}_2$  响应测量数据。从图 1 可知,丹参的光合速率随胞间  $\text{CO}_2$  浓度的增加而升高,当增加到饱和  $\text{CO}_2$  浓度时光合速率最大,随后光合速率基本上不再随  $\text{CO}_2$  浓度增加而升高。

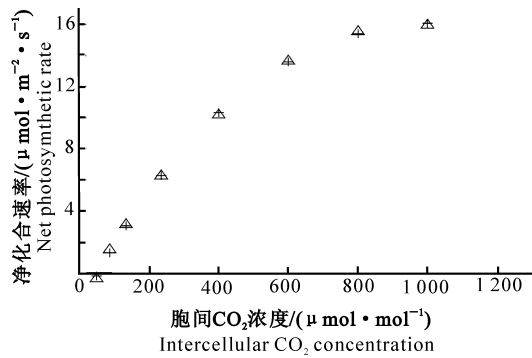


图 1 丹参光合作用对  $\text{CO}_2$  的响应曲线

△. 试验测量点; +. 拟合点

Fig.1  $\text{CO}_2$  response curve of photosynthesis of *S. miltiorrhiza*  
△. Measured points; +. Fitted points

表 1 给出了由 Michaelis-Menten 模型、二项式回归方法与新模型拟合所得的丹参主要光合参数。对比这 3 种模型的拟合结果可以看出,新模型拟合值与实测值最为接近。

### 2.2 丹参净光合速率对 $\text{CO}_2$ 浓度的响应与羧化效率

羧化效率反映了植物在给定条件下对  $\text{CO}_2$  的同化能力。由低浓度下 ( $250\ \mu\text{mol}/\text{mol}$  以下)  $\text{CO}_2$  浓度与光合速率的相关方程(图 2)可知:丹参的羧化效率为  $0.035\ \text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ,远低于用 Michaelis-Menten 模型拟合所得到的羧化效率  $0.075\ \text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (表 1)。此外,从图 2 还可以看出,尽管用直线方程拟合的决定系数  $R^2=0.990\ 4$ ,但用  $\text{CO}_2$  响应新模型拟合的决定系数  $R^2=0.999\ 6$ ,实测点与拟合点符合得很好(图 3),表明新模型可以更好地处理丹参在低  $\text{CO}_2$  浓度下的  $\text{CO}_2$  响应问题。

表 1 3 种光合作用对 CO<sub>2</sub> 浓度响应模型拟合结果与实测结果的比较

| 光合参数<br>Photosynthetic parameter                                                                                                                                  | Michaelis - Menten 模型<br>Michaelis - Menten model | 二项式回归<br>Binomial regression | 新模型<br>New model | 实测值<br>Measured data |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------|------------------------------|------------------|----------------------|
| 光合能力/(μmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )<br>Photosynthetic capacity (A <sub>max</sub> )                                                                      | 26.85                                             | 16.84                        | 16.21            | ≈16                  |
| 羧化效率/(mol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )<br>Carboxylation efficiency (EC)                                                                                     | 0.075                                             | 无 No                         | 无 No             | 无 No                 |
| CO <sub>2</sub> 补偿点处的羧化效率/(mol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )<br>Carboxylation efficiency at CO <sub>2</sub> compensation point(φ <sub>r</sub> )              | 0.035                                             | 0.036                        | 0.041            | 无 No                 |
| CO <sub>2</sub> 补偿点/(μmol·mol <sup>-1</sup> )<br>CO <sub>2</sub> compensation point                                                                               | 30.0                                              | 45.98                        | 54.41            | ≈54                  |
| 饱和 CO <sub>2</sub> 浓度/(μmol·mol <sup>-1</sup> ) Saturation CO <sub>2</sub> concentration                                                                          | 818.57                                            | 1 013.11                     | 1 040.54         | ≈1 050               |
| 光呼吸速率/(μmol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )<br>Photorespiration (R <sub>p</sub> )                                                                              | -3.92                                             | -1.64                        | -2.33            | 无 No                 |
| CO <sub>2</sub> 补偿点与光呼吸处连线的斜率/(mol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )<br>Slope between photorespiration and CO <sub>2</sub> compensation point (φ <sub>r0</sub> ) | 0.075                                             | 0.035                        | 0.043            | 无 No                 |
| 内禀羧化效率/(mol·m <sup>-2</sup> ·s <sup>-1</sup> )<br>Intrinsic carboxylation efficiency (φ <sub>0</sub> )                                                            | 0.075                                             | 0.035                        | 0.045            | 无 No                 |
| R <sup>2</sup>                                                                                                                                                    | 0.992 5                                           | 0.997 9                      | 0.999 6          | 无 No                 |

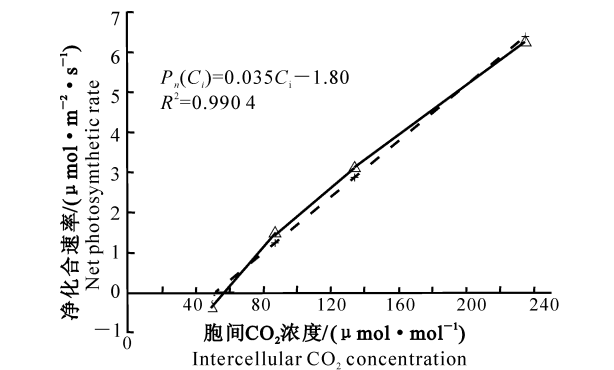


图 2 丹参在低CO<sub>2</sub>浓度下的直线回归  
△.实测点; +.拟合点  
Fig.2 Line regression for *S. miltiorrhiza* at low CO<sub>2</sub> concentration  
△.Measured points; +.Fitted points

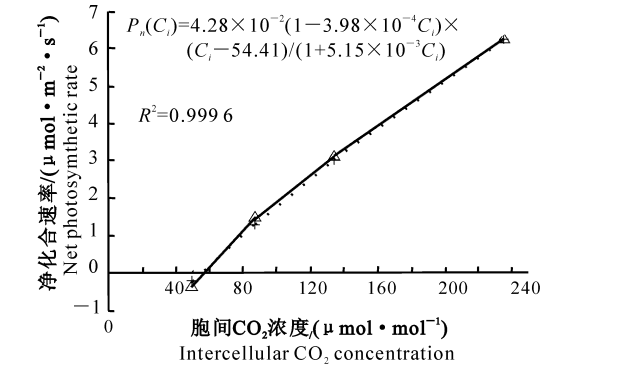


图 3 新模型拟合丹参在低CO<sub>2</sub>浓度时的响应曲线  
△.实测点; +.拟合点  
Fig.3 CO<sub>2</sub> response curve simulated by new model for *S. Miltiorrhiza* at low CO<sub>2</sub> concentration  
△.Measured points; +.Fitted points

由表 1 的数据可知,对于丹参,显然存在:

$$\varphi_{r0}-\varphi_r=0.002>0, \tag{11}$$

和

$$\varphi_0-\varphi_r=0.004>0. \tag{12}$$

且总是存在如下关系:

$$\varphi_0>\varphi_{r0}>\varphi_r. \tag{13}$$

3 讨 论

(1)将光合作用对 CO<sub>2</sub> 响应新模型拟合丹参的 CO<sub>2</sub> 响应数据所得结果,与 Michaelis-Menten 模型和二项式回归方法拟合的结果进行比较可知,新模型拟合结果与实测值最为接近(R<sup>2</sup>=0.999 6),且不需要作任何附加假设,就可以计算出丹参的光合参数,如饱和 CO<sub>2</sub> 浓度、光合能力、光呼吸速率、CO<sub>2</sub> 补偿点和在 CO<sub>2</sub> 补偿点的羧化效率等,克服了 Michaelis-Menten 模型在求丹参饱和 CO<sub>2</sub> 浓度时所

遇到的困难,即用 Michaelis-Menten 模型拟合丹参实测数据给出的光合能力为 26.85 μmol/(m<sup>2</sup>·s),远大于实测值的约 16 μmol/(m<sup>2</sup>·s),超过实测值67.8%;所得丹参的饱和 CO<sub>2</sub> 浓度为 818.57 μmol/mol,低于实测值的约 1 050 μmol/mol;所得丹参 CO<sub>2</sub> 补偿点为 30.0 μmol/mol,低于实测值的约 54 μmol/mol。由二项式回归方法拟合所得丹参的主要光合参数与实测值相近,但光合能力要高于实测值,而 CO<sub>2</sub> 补偿点略小于实测值。

(2)在丹参的 CO<sub>2</sub> 补偿点附近,由新模型给出 φ<sub>r</sub> = 0.041 μmol/(m<sup>2</sup>·s), φ<sub>r0</sub> = 0.043 μmol/(m<sup>2</sup>·s), φ<sub>0</sub> = 0.045 μmol/(m<sup>2</sup>·s),也即在光合作用对 CO<sub>2</sub> 浓度响应曲线上,这 3 个斜率是不相等的,由此可以肯定丹参在 CO<sub>2</sub> 补偿点附近的羧化效率不是常数,而是随 CO<sub>2</sub> 浓度的增加而降低。这表明在低 CO<sub>2</sub> 浓度时,丹参的光合速率对 CO<sub>2</sub> 浓

度的响应是非线性的。

(3)新模型可以处理植物低  $\text{CO}_2$  浓度下,光合速率对  $\text{CO}_2$  浓度的响应问题,尤其是在  $\text{CO}_2$  补偿点以下时光合作用对  $\text{CO}_2$  浓度的响应问题,这是 Michaelis-Menten 模型所无法解决的。因为 Michaelis-Menten 模型给出  $\varphi_{\text{Pn}} = \varphi_0 = \text{CE} = 0.075 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,由数学知识可知,在丹参的  $\text{CO}_2$  补偿点以下光合速率对  $\text{CO}_2$  浓度的响应是线性的,这与事实不符(图 2 和图 3)。此外,由 Michaelis-Menten 模型给出的羧化效率为  $0.075 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,远大于低  $\text{CO}_2$  浓度( $250 \mu\text{mol}/\text{mol}$  以下)时由直线拟合所得的  $0.035 \text{ mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ;这表明用 Michaelis-Menten 模型所给出的羧化效率与实际值不符。所以,在应用 Michaelis-Menten 模型时,为了给出植物的羧化效率就必须重新拟合低  $\text{CO}_2$  浓度( $250 \mu\text{mol}/\text{mol}$  以下)的数据。另外,本研究在拟合丹参低  $\text{CO}_2$  浓度( $250 \mu\text{mol}/\text{mol}$  以下)的数据时发现,拟合不同  $\text{CO}_2$  浓度所给出的羧化效率值是不同的,也即丹参的羧化效率并不是惟一的。由此可知,羧化效率作为一个评判在给定条件下  $\text{CO}_2$  同化能力的指标,显然是不理想的。

总之,植物光合作用对  $\text{CO}_2$  响应新模型可以处理丹参的光合作用对  $\text{CO}_2$  的响应问题,包括丹参在低  $\text{CO}_2$  浓度条件下的响应问题,其克服了 Michaelis-Menten 模型拟合植物  $\text{CO}_2$  浓度响应数据所遇到的困难——光合能力远大于实验测量值<sup>[3-4,5-7,9,14]</sup>,而植物的饱和  $\text{CO}_2$  浓度远小于实测值<sup>[3-4,9,14]</sup>,因而新模型比 Michaelis-Menten 模型更具普适性。

## [参考文献]

- [1] 许大全. 光合作用效率 [M]. 上海:上海科学技术出版社, 2002:44,62,104.  
Xu D Q. Photosynthetic efficiency [M]. Shanghai: Shanghai Technology Science Press, 2002:44,62,104. (in Chinese)
- [2] Long S P. Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric  $\text{CO}_2$  concentration: has its importance been under estimated [J]. Plant Cell Environ, 1991, 14: 729-739.
- [3] 项文化,田大伦,闫文德,等. 白栎光合特性对二氧化碳浓度增加和温度升高的响应 [J]. 浙江林学院学报, 2004, 21(3): 247-253.  
Xiang W H, Tian D L, Yan W D, et al. Photosynthetic responses of *Quercus fabri* leaves to increase in  $\text{CO}_2$  concentration and temperature [J]. J Zhejiang Fore College, 2004, 21(3): 247-253. (in Chinese)
- [4] Farquhar G D, Caemmerers S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic  $\text{CO}_2$  assimilation in leaves of  $\text{C}_3$  species [J]. Planta, 1980, 149: 78-90.

- [5] 陈根云,俞冠路,陈悦,等. 光合作用对光和二氧化碳响应的观测方法讨论 [J]. 植物生理与分子生物学报, 2006, 32(6): 691-696.  
Chen G Y, Yu G L, Chen Y, et al. Exploring the observation methods of photosynthetic responses to light and carbon dioxide [J]. J Plant Physi Mol Biol, 2006, 32(6): 691-696. (in Chinese)
- [6] Brook S A, Farquhar G D. Effect of temperature on the  $\text{CO}_2/\text{O}_2$  specificity of ribulose-1, 5 biphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in light, Estimates from gas exchange measurement on spinach [J]. Planta, 1985, 165: 397-406.
- [7] Olsson T, Leverenz J W. Non-uniform stomatal closure and the apparent convexity of the photosynthetic photo flux density response curve [J]. Plant Cell Environ, 1994, 17: 701-710.
- [8] 孙谷畴,赵平,曾小平,等. 倍增  $\text{CO}_2$  分压对水稻和稗子草冠层光合潜力的影响 [J]. 生态学杂志, 2003, 22(4): 1-5.  
Sun G C, Zhao P, Zeng X P, et al. Effects of double  $\text{CO}_2$  partial pressure on the canopy potential photosynthesis of *Oryza sativa* and *Leptochloa panacea* [J]. Chin J Ecol, 2003, 22(4): 1-5. (in Chinese)
- [9] 高峻,孟平,吴斌,等. 杏一丹参林药复合系统中丹参光合和蒸腾特性的研究 [J]. 北京林业大学学报, 2006, 28: 64-67.  
Gao J, Meng P, Wu B, et al. Photosynthesis and transpiration of *Salvia miltiorrhiza* in tree-herb system of *Prunus dulcis* and *Salvia miltiorrhiza* [J]. J Beijing Forest Uni, 2006, 28: 64-67. (in Chinese)
- [10] 吴吉林,李永华,叶庆生. 美丽异木棉光合特性的研究 [J]. 园艺学报, 2005, 32(6): 1061-1064.  
Wu J L, Li Y H, Ye Q S. Studies on photosynthesis characteristics of *Chorisia speciosa* [J]. Acta Horticulturae Sinica, 2005, 32(6): 1061-1064. (in Chinese)
- [11] 付为国,李萍萍,卞新民,等. 镇江北固山湿地芦苇光合日变化的研究 [J]. 西北植物学报, 2006, 26: 496-501.  
Fu W G, Li P P, Bian X M, et al. Diurnal photosynthetic changes of *Phragmites communis* in the wetland lying in Beigushan mountain of Zhenjiang prefecture [J]. Acta Bot Boreal Occident Sin, 2006, 26: 496-501. (in Chinese)
- [12] 黄鹏,夏汉平,蔡锡安. 遮光处理对三种钝叶草的生长习性与光合特性的影响 [J]. 生态学杂志, 2006, 25(7): 759-764.  
Huang J, Xia H P, Cai X A. Effects of shading on growth and photosynthesis of three species of the genus *Stenotaphrum* [J]. Chin J Ecol, 2006, 25(7): 759-764. (in Chinese)
- [13] 唐启义,冯明光. DPS 数据处理系统软件 [R]. 杭州:杭州睿丰信息技术有限公司, 2006.  
Tang Q Y, Feng M G. Design experiment processing of data simulation analysis [R]. Hangzhou: Refine Information Tech Co Ltd, 2006. (in Chinese)
- [14] Yu Q, Zhang Y Q, Liu Y F, et al. Simulation of the stomatal conductance of winter wheat in response to light, temperature and  $\text{CO}_2$  changes [J]. Ann Bot, 2004, 93: 435-441.