

光响应和 CO₂ 响应新模型在丹参中的应用

叶子飘¹,高 峻^{2,3}

(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】利用丹参(*Salvia miltiorrhiza*)的光响应数据和 CO₂ 响应数据验证植物的光响应和 CO₂ 响应新模型,为新模型的推广提供依据。【方法】用美国 Li-cor 公司生产的 LI-6400 光合作用测定仪器控制光强、CO₂ 浓度等因素,测量丹参在生长盛期叶片的光合作用对光和 CO₂ 的响应数据。利用所构建的光合作用对光和 CO₂ 响应新模型拟合丹参的光和 CO₂ 响应数据,并将其与用非直角双曲线模型和 Michaelis-Menten 模型拟合的丹参光和 CO₂ 响应数据进行比较。【结果】在丹参生长盛期,用新模型拟合的丹参饱和光强和最大净光合速率分别为 930.41 和 11.28 μmol/(m²·s),丹参的饱和 CO₂ 浓度和光合能力分别为 1 040.54 μmol/mol 和 16.21 μmol/(m²·s),均与实测值非常接近,2 个拟合曲线的决定系数均大于 0.999,拟合效果优于非直角双曲线模型和 Michaelis-Menten 模型。【结论】光合作用对光和 CO₂ 响应新模型均能很好地拟合丹参的光和 CO₂ 响应数据,且可以直接计算出丹参的主要光合参数。

【关键词】 最大净光合速率;饱和光强;光合能力;饱和 CO₂ 浓度

【中图分类号】 Q945.11 【文献标识码】 A 【文章编号】 1671-9387(2009)01-0129-06

Application of a New Model of light-response and CO₂ response
of photosynthesis in *Salvia miltiorrhiza*

YE Zi-piao¹,GAO Jun^{2,3}

(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】 A new model of the light-response and CO₂ response curve of photosynthesis was tested by experimental data of photosynthetic response of *Salvia miltiorrhiza* in this paper. 【Method】 Photosynthetic responses to irradiance and to CO₂ used by expanded leaves of *S. miltiorrhiza* under control environmental conditions were studied using a LI-6400. The data from light-response and CO₂ response of photosynthesis of *S. miltiorrhiza* were simulated by the new model of light-response and CO₂ response of photosynthesis. At the same time, the data from light-response and CO₂ response of photosynthesis of *S. miltiorrhiza* were simulated by non-rectangular hyperbola model and Michealis-Menten model and compared. 【Result】 The fitted results showed that light saturation point and the maximum photosynthetic rates were 930.41 and 11.28 μmol/(m²·s) respectively; CO₂ saturation point, the photosynthetic capacity were 1 040.54 μmol/mol and 16.21 μmol/(m²·s) for *S. miltiorrhiza*, very close to the measwred values. And the coefficients of the two curves were above 0.999 and their simulation showed better effects than non-rectangular hyperbola model and Michealis-Menten model. 【Conclusion】 Data of photosynthetic response to irradiance and CO₂ for *S. miltiorrhiza* were simulated by the new model of light response and CO₂ response

* 【收稿日期】 2008-03-04
【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

of photosynthesis, and the main photosynthetic parameters of *S. miltiorrhiza* could be calculated directly without any additional hypotheses.

Key words: maximum net photosynthetic rate; saturation light intensity; photosynthetic capacity; saturation CO_2 concentration

光合作用效率是描述植物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手段^[1]。在光合作用过程中,光和空气中 CO_2 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和对 CO_2 的响应曲线。由光响应曲线可以确定植物的光补偿点、饱和光强、表观量子效率和最大光合速率等指标;而由 CO_2 响应曲线可以确定植物的 CO_2 补偿点、饱和 CO_2 浓度、羧化效率和光合能力等指标。所以光响应和 CO_2 响应曲线的确定,对了解光反应过程的效率非常重要^[2]。

到现在为止,国内外学者建立了许多光合作用对光的响应模型^[3-10]和对 CO_2 的响应模型^[11-18]。这些模型被广泛地应用于植物生理生态等方面的研究,如用这些模型拟合植物的光响应数据可以给出植物叶片的主要光合参数。目前,尽管人们已建立了许多光响应模型,但还没有一个光响应模型能同时拟合光抑制^[8,19-21]、低光强和光适应^[3,20]的光响应数据。例如,用直角双曲线模型和非直角双曲线模型拟合植物光响应数据时会出现拟合的最大光合速率远大于实测值^[10,22-24]、饱和光强远小于实测值^[25-26],且无法用这些模型拟合植物叶片在饱和光强以后光合速率随光强的增加而降低的数据。对于植物的 CO_2 响应而言,现在应用最广泛的是 Michealis-Menten 模型和由 Farquhar 等^[27]提出的 CO_2 响应生化模型。但 Michealis-Menten 模型在拟合植物 CO_2 响应数据时,存在估算的光合能力远大于实测值^[10,28]、饱和 CO_2 浓度远小于实测值^[26]等问题;Farquhar 等^[27]提出的生化模型无法估算植物的光合能力和饱和 CO_2 浓度。产生这些问题的原因是,非直角双曲线模型和 Michealis-Menten 模型是一条渐进曲线,不存在极值。现有的关于光合作用的各种模型还存在许多不足,从而阻碍了人们对植物叶片光合作用过程的深入研究。

本研究采用作者构建的新模型^[29-32]对丹参(*Salvia miltiorrhiza*)的光响应和 CO_2 响应数据进行了拟合,分析了光响应新模型与非直角双曲线模型、 CO_2 响应新模型与 Michealis-Menten 模型在拟合结果上的差异,并利用这些新模型讨论影响丹参

光合作用可能的生理学因素以及在不同的过程中各生理学因素对光合作用过程的影响程度,现将结果报道如下。

1 材料与方法

1.1 供试植物

供试植物为水平梯田条件下的杏树-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,杏树品种为“金太阳”,于 1998 年栽植,株行距 3 m×4 m,密度 787 株/hm²,株高 2.4 m,南北冠幅 1.7 m,郁闭度 85%,树带行向为东西方向。丹参品种为紫丹参,于 2004-04 栽植(根栽),行向同杏树,距杏树行 50 cm,丹参的株行距为 20 cm×25 cm。

1.2 植物光合参数的测定

在 2004 年 7 月选择 3 个晴天进行测量作为重复,选取测点上丹参充分展开的叶片,测定其光-光合响应曲线和饱和光强下的 CO_2 浓度-光合响应曲线。试验所用仪器为 LI-COR 6400 便携式光合作用仪(LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA),该仪器为一开放系统,当 CO_2 浓度为 0~2 000 mol/mol 时,其可利用人工 CO_2 源、 CO_2 混合器、 CO_2 吸收器(CO_2 Scrubber)精确调控 CO_2 浓度。利用仪器配置人工光源,于上午 09:30 设定光合有效辐射分别为 0,50,100,150,200,400,600,800,1 000 和 1 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,此时空气 CO_2 浓度为 (360 ± 10) mol/mol,由系统每隔 3 min 自动记录不同光强所对应的净光合速率。另将人工光源设为 1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,将 CO_2 浓度分别设置为 50,87,134,235,400,600,800,1 000 和 1 200 mol/mol,由系统每隔 3 min 自动记录不同 CO_2 浓度所对应的净光合速率,进行 CO_2 响应曲线拟合。试验设计与测量方法参见文献[26]。

1.3 数据计算与分析

1.3.1 光合作用对光强的响应 在利用统计分析软件(SPSS、SAS、DPS 等)分析光响应曲线时,所用的公式是植物光合作用对光强响应的新模型^[29-30],该模型的数学表达式为:

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

式中: $P_n(I)$ 为净光合速率; α 为光响应曲线上当 $I = I_c$ 和 $I = 0$ 时 2 点连线的斜率; β 为修正系数; I 为光强; $\gamma = \alpha/A_{\max}$, $A_{\max}$ 为最大净光合速率; I_c 为植物的光补偿点。

通过数学变换,植物光合作用对光响应模型还可以表示为^[31]:

$$P_n(I) = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I - R_d \quad (2)$$

式中: R_d 是植物的暗呼吸速率, α 为 $I = 0$ 时光响应曲线的初始斜率,其他参数的含意与式(1)相同。式(1)和式(2)皆为光合作用对光响应的新模型,只是形式上有一些差异,由式(1)可以直接给出植物的光补偿点,式(2)则可以直接拟合出植物的暗呼吸速率。

对式(2)求一阶导数,可得到植物的饱和光强 I_{sat} :

$$I_{\text{sat}} = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)/\beta} - 1}{\gamma} \quad (3)$$

由饱和光强可得到植物最大光合速率 $A_{\max}$:

$$A_{\max} = \alpha \frac{1 - \beta I_{\text{sat}}}{1 + \gamma I_{\text{sat}}} I_{\text{sat}} - R_d = \alpha \left(\frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 - R_d \quad (4)$$

1.3.2 光合作用对 CO₂ 浓度的响应 光合作用是植物吸收光能使水和空气中的 CO₂ 合成为糖类,其中 CO₂ 是光合作用的底物,所以,光合作用对 CO₂ 浓度的响应可用新模型^[32]表示为:

$$P_n(C_i) = a \frac{1 - bC_i}{1 + cC_i} (C_i - \Gamma) \quad (5)$$

式中: $P_n(C_i)$ 为净光合速率; a 为 CO₂ 响应曲线上当 $C_i = 0$ 和 $C_i = \Gamma$ 时 2 点连线的斜率; b 是修正系数; C_i 为叶片胞间 CO₂ 浓度; $c = \alpha/P_{\max}$, $P_{\max}$ 为光合能力; Γ 为植物的 CO₂ 补偿点。

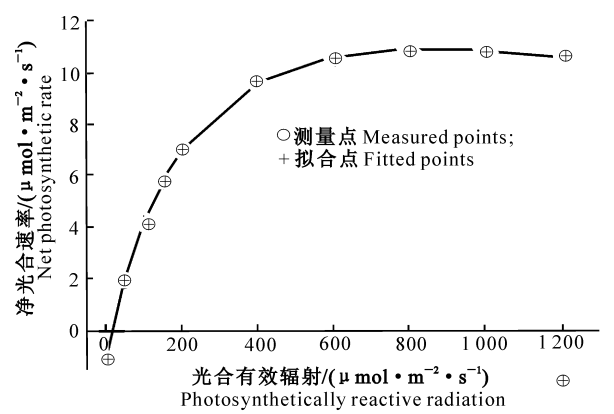


图 1 丹参的光响应曲线

通过数学变换,植物光合作用对 CO₂ 浓度的响应模型还可以表示为:

$$P_n(C_i) = a \frac{1 - bC_i}{1 + cC_i} C_i - R_p \quad (6)$$

式中: a 为 $C_i = 0$ 时 CO₂ 响应曲线的初始斜率, R_p 为植物的光呼吸速率,其他参数的含意与式(5)相同。式(5)和式(6)皆为光合作用对 CO₂ 浓度响应新模型,只是形式上有一些差异,式(5)可以直接拟合给出植物的 CO₂ 补偿点,式(6)可以直接拟合出植物的光呼吸速率。

同理,对式(6)求一阶导数,可得到植物的饱和 CO₂ 浓度 C_{sat} :

$$C_{\text{sat}} = \frac{\sqrt{(b + c)/b} - 1}{c} \quad (7)$$

由饱和 CO₂ 浓度可得到植物的光合能力 $P_{\max}$:

$$P_{\max} = a \frac{1 - bC_{\text{sat}}}{1 + cC_{\text{sat}}} C_{\text{sat}} - R_p = a \left(\frac{\sqrt{b + c} - \sqrt{b}}{c} \right)^2 - R_p \quad (8)$$

2 结果与分析

2.1 丹参的光响应曲线

由图 1 可知,新模型拟合点与试验测量符合程度非常高,且达到显著水平($r^2 = 0.999\ 6$)。由表 1 可看出,在丹参生长盛期,用新模型拟合的丹参饱和光强和最大净光合速率分别为 930.41 和 11.28 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,与实测值接近;由非直角双曲线模型拟合得到丹参的最大净光合速率和饱和光强分别为 12.38 和 497.2 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,饱和光强与实测值相差较大。

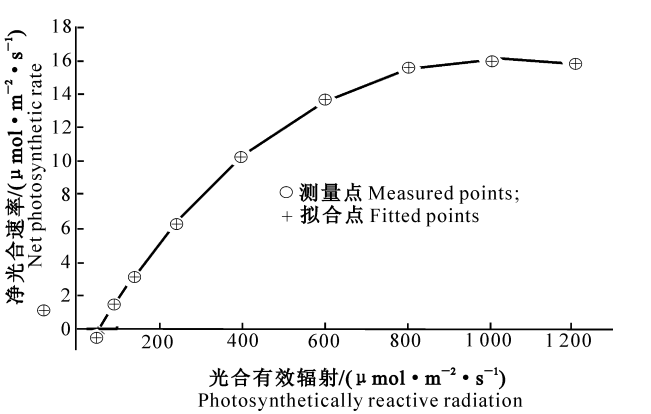


图 2 丹参的 CO₂ 响应曲线

Fig. 1 Measured and simulated light-response curve of photosynthesis of *S. miltiorrhiza*

Fig. 2 CO₂-response curve of photosynthesis of *S. miltiorrhiza*

表 1 丹参光响应模型拟合值与实测值的比较

Table 1 Comparison results fitted by two models of light-response of photosynthesis with measured data			
光合参数 Photosynthesis parameter	非直角双曲线模型 Non-rectangular hyperbola model	新模型 New model	实测值 Measured datum
最大净光合速率/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$ Maximum net photosynthetic rate (A_{max})	12.38	11.28	11
光补偿点/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$ Light compensation point (I_c)	10.25	15.40	16
饱和光强/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$ Light saturation point (I_{sat})	497.22	930.41	950
暗呼吸速率/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$ Dark respiration (R_d)	-0.90	-1.13	-0.99
决定系数 Coefficient of determination (r^2)	0.998 3	0.999 6	无 No

2.2 丹参的 CO₂ 浓度响应曲线

丹参的 CO₂ 浓度响应曲线见图 2。由图 2 可知,新模型拟合点与试验测量点符合程度非常高,且达到显著水平($r^2=0.999\ 6$)。丹参的 CO₂ 响应模型拟合结果和试验实测结果见表 2。由表 2 可知,在丹参的生长盛期,用新模型拟合丹参的饱和 CO₂

浓度和光合能力分别为 1 040.54 $\mu\text{mol}/\text{molL}$ 和 16.21 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,与实测值接近;Michaelis-Menten 模型拟合的光合能力和饱和 CO₂ 浓度分别为 26.85 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 和 818.57 $\mu\text{mol}/\text{molL}$,与实测值相差较大。

表 2 丹参 CO₂ 响应模型拟合值与实测值的比较

Table 2 Comparison results fitted by two models of CO ₂ response of photosynthesis with measured data			
光合参数 Photosynthesis parameter	Michealis-Menten 模型 Michealis-Menten model	新模型 New model	实测值 Measured datum
光合能力/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$ Photosynthetic capacity (P_{max})	26.85	16.21	16
CO ₂ 补偿点/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$ (CO ₂ compensation point (Γ))	51.61	54.41	53
饱和 CO ₂ 浓度/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1})$ Saturation CO ₂ concentration (C_{sat})	818.57	1 040.54	1 050
光呼吸速率/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$ Photorespiration	-3.92	-2.33	无 No
决定系数 Coefficient of determination (r^2)	0.9 925	0.9 996	无 No

3 讨论与结论

本研究结果表明,新模型^[29-31]拟合的丹参光响应数据非常理想, $r^2=0.999\ 6$,较好地反映了丹参叶片的光合速率随光强的变化趋势。在低光强时,光合速率对光强响应曲线近似直线,表明此时的 CO₂ 浓度相对饱和,光能吸收限制占优势,光合机构高速运转,需要 Calvin 循环中间产物水平提高、光合碳同化酶系充分活化和气孔的逐渐开放。在光强较高时,气孔导度、空气 CO₂ 浓度和非气孔限制 3 种限制因素影响 着丹参的光合速率。在此阶段,由于 CO₂ 浓度无法满足光合机构高速运转的需要,所以 CO₂ 同化不能与光能吸收协调,光合电子传递受阻,从而使加氧酶(Rubisco)羧化活性降低,二磷酸核酮糖(RuBP)的再生受到限制。因此,当光强超过饱和光强之后,丹参的光合速率将随光强的增加而降低。从拟合的结果可知,丹参的饱和光强为 930.41 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,当光强超过该值时,丹参的

光合速率将随光强的增加而缓慢降低,出现光抑制,不利于丹参的光合作用和物质积累。

此外,本研究结果还表明,新模型^[32]拟合的丹参 CO₂ 响应数据也非常理想, $r^2=0.999\ 6$,可以较好地反映了丹参叶片的光合速率随胞间 CO₂ 浓度的变化趋势。在饱和光条件下,丹参叶片在光合作用过程中对 CO₂ 的利用也受 3 个因素的制约。第一,在 CO₂ 固定过程中,受 Rubisco 消化 RuBP 能力的制约(CO₂ 浓度为 0~300 $\mu\text{mol}/\text{mol}$),此时,光合速率对 C_i 的响应近似为线性,其斜率称为叶肉导度或羧化效率,是叶片中活化 Rubisco 量多少的指标;第二,受 RuBP 再生时光合电子传递生成 ATP 及 NADPH 能力的制约(CO₂ 浓度为 400~700 $\mu\text{mol}/\text{mol}$),由于 RuBP 的影响,所以光合速率随 C_i 的增高而缓慢提高;第三,在淀粉合成过程中,受磷酸三碳糖消化能力及光合磷酸化过程中 Pi 再生能力的制约(CO₂ 浓度大于 700 $\mu\text{mol}/\text{mol}$)^[5,33-34]。从拟合的结果可知,丹参的饱和 CO₂ 浓度为1 047.96

$\mu\text{mol/mol}$, 高于文献[5, 33-34]的报道结果。此外, 当 CO₂ 浓度超过此值时, 丹参的光合速率随 CO₂ 浓度的增加而略有降低, 表明此时丹参叶片中磷酸丙糖的应用成为限制光合速率的主要因素^[34]。

由本研究拟合结果可知, 在丹参生长盛期, 其饱和光强为 $930.4 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 而由非直角双曲线模型拟合得到的丹参饱和光强为 $497.22 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 远低于实测值。如果在该光强条件下就采取遮阴措施, 势必影响丹参的光合作用进程和物质积累。

光合作用对光响应和对 CO₂ 响应新模型, 可以很好地拟合丹参的光响应和 CO₂ 响应数据, 这对进一步研究丹参的光合特性具有重要意义, 也为丹参的优质高产栽培提供了理论依据。

志谢: 在本文的写作过程中, 中国科学院上海生命科学院植物生理生态研究所许大全教授给予了很大的帮助, 在此表示感谢!

[参考文献]

- [1] 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: 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 Physiol Mol Bio, 2006; 32(6), 691-696. (in Chinese)
- [2] Robert E S, Mark A, John S B. Kok effect and the quantum yield of photosynthesis-light partially inhibits dark respiration [J]. Plant Physiol, 1984, 75: 95-101.
- [3] Eilers P H C, Peeters J C H. A model for the relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in phytoplankton [J]. Ecol Model, 1988, 42: 199-215.
- [4] Falkowski P G, Wirick C D. A simulation model of the effects of vertical mixing on primary productivity [J]. Mar Biol, 1981, 65: 69-75.
- [5] Farquhar G D, Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species [J]. Planta, 1980, 149: 78-90.
- [6] Hand D W, Warren W J W, Acock B. Effects of light and CO₂ on net photosynthetic rates of stands of aubergine and Amaranthus [J]. Ann Bot, 1993, 71: 209-216.
- [7] Prado C H B A, Moraes J A P V. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field condition [J]. Photosynthetica, 1997, 33: 103-112.
- [8] Rubio F C, Camac H O F G, Sevilla J M F, et al. A mechanistic model of photosynthesis in microalgae [J]. Biotechnol Bioeng, 2003, 81: 459-473.

- [9] Thornley J H M. Dynamic model of leaf photosynthesis with acclimation to light and nitrogen [J]. Ann Bot, 1998, 81: 431-430.
- [10] Yu Q, Zhang Y Q, Liu Y F, et al. Simulation of the stomatal conductance of winter wheat in response to light, temperature and CO₂ changes [J]. Ann Bot, 2004, 93: 435-441.
- [11] Brook S A, Farquhar G D. Effect of temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1, 5 bisphosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in light, Estimates from gas exchange measurement on spinach [J]. Planta, 1985, 165: 974061.
- [12] Ceulemans R, Janssens I A, Jach M E. Effects of CO₂ enrichment on tree and forests: lessons to be learned in view of future ecosystem studies [J]. Ann Bot, 1999, 84: 577-590.
- [13] Crafts-Brandner S J, Salvucci M E. Rubisco active sites constrain the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO₂ [J]. Proc Nat Acad Sci USA, 2000, 97: 13430-13435.
- [14] Gonzalez-Meler M A, Taneva L, Trueman R J. Plant respiration and elevated atmospheric CO₂ concentration: cellular responses and global significance [J]. Ann Bot, 2004, 94: 647-656.
- [15] Cen Y P, Sage R F. The regulation of rubisco activity in response to variation in temperature and atmospheric CO₂ partial pressure in sweet potato [J]. Plant physiol, 2005, 139: 979-990.
- [16] Kim K, Portis A R. Temperature dependence of photosynthesis in Arabidopsis plants with modifications in Rubisco activase and membrane fluidity [J]. Plant Cell Physiol, 2005, 46: 522-530.
- [17] Morison I J I L, Gallouët E, Lawson T, et al. Lateral diffusion of CO₂ in leaves is not sufficient to support photosynthesis [J]. Plant Physiol, 2005, 139: 254-266.
- [18] 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.
- [19] Long S P, Humpheris S, Falkowski P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature [J]. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol, 1994, 45: 633-662.
- [20] Zonneveld C. Photoinhibition as affected by photoacclimation in phytoplankton: a model approach [J]. J Theor Biol, 1998, 193: 115-123.
- [21] Zhou Y H, Lam H M, Zhang J H. Inhibition of photosynthesis and energy dissipation induced by water and high light stresses in rice [J]. J Exp Bot, 2007, 58: 1207-1217.
- [22] Evans J G, Jakobsen I, Ögren E. Photosynthetic light-response curves. 2: Gradients of light absorption and photosynthetic capacity [J]. Planta, 1993, 189: 191-200.
- [23] Kyei-Boahen S, Lada R, Astatkie T, et al. Photosynthetic response of carrots to varying irradiances [J]. Photosynthetica, 2003, 41: 1-5.
- [24] Leakey A D B, Uribe-larrea M, Ainsworth E A, et al. Photosynthesis, productivity, and yield of maize are not affected by

Open-Air elevation of CO₂ concentration in the absence of drought [J]. *Plant Physiol*, 2006, 140: 779-790.

[25] 刘宇锋, 萧浪涛, 童建华, 等. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用 [J]. *中国农学通报*, 2005, 121(8): 76-79.

Liu Y F, Xiao L T, Chong J H, et al. Primary application on the non-rectangular hyperbola model for photosynthetic light-response curve [J]. *Chin Agr Sci Bull*, 2005, 21(8): 76-79. (in Chinese)

[26] 高峻, 孟平, 吴斌, 等. 杏-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(2): 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(2): 64-67. (in Chinese)

[27] Farquhar G D, von Caemmerers S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species [J]. *Planta*, 1980, 149: 78-90.

[28] 王建林, 于贵瑞, 王伯伦, 等. 2005. 北方梗稻光合速率、气孔导度对光强和 CO₂ 浓度的响应 [J]. *植物生态学报*, 29(1): 16-25.

Wang J L, Yu G R, Wang B L, et al. Response of photosynthetic rate and stomatal conductance of rice to light intensity and CO₂ concentration in northern China [J]. *Acta Phytocool Sinica*, 2005, 29(1): 16-25. (in Chinese)

[29] Ye Z P. A new model for relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa* [J]. *Photosynthetica*, 2007, 45(4): 637-640.

[30] 叶子飘. 光响应模型在超级杂交稻组合-II 优明 86 中的应用 [J]. *生态学杂志*, 2007, 26(8): 1323-1326.

Ye Z P. Application of light-response model in estimating the photosynthesis of super-hybrid rice combination II-Youming 86 [J]. *Chin J Ecol*, 2007, 26(8): 1323-1326. (in Chinese)

[31] 叶子飘, 于强. 一个光合作用光响应新模型与传统模型的比较 [J]. *沈阳农业大学学报*, 2007, 38(6): 771-775.

Ye Z P, Yu Q. Comparison of a new model of light response of photosynthesis with traditional models [J]. *J Shenyang Agri Uni*, 2007, 38(6): 771-775. (in Chinese)

[32] 叶子飘, 高峻. 丹参的羧化效率在其 CO₂ 补偿点附近的变化 [J]. *西北农林科技大学学报: 自然科学版*, 2008, 36(5): 160-164.

Ye Z P, Gao J. Change of carboxylation efficiency of *Salvia miltiorrhiza* in the vicinity of CO₂ compensation point [J]. *J Northwest A&F University: Natural Sci Ed*, 2008, 36(5): 160-164. (in Chinese)

[33] Harley PC, Sharkey TD. An improved model of C3 photosynthesis at high CO₂: Reversed O₂ sensitivity explained by lack of glycerate reentry into the chloroplast [J]. *Photosynth Res*, 1991, 27: 169-178.

[34] Long S P, Bernacchi C J. Gas exchange measurements, what can they tell us about the underlying limitations to photosynthesis? Procedures and sources of error [J]. *J Exp Bot*, 2003, 54: 2393-2401.

(上接第 128 页)

[22] 何云, 万光龙, 唐桂香, 等. 提高甘蓝型油菜下胚轴外植体植株再生的研究 [J]. *浙江大学学报: 农业与生命科学版*, 2006, 32(1): 46-50.

He Y, Wan G L, Tang G X, et al. Studies on the enhancement of plant regeneration from hypocotyl explants of *Brassica napus* [J]. *Journal of Zhejiang University: Agriculture and Life Sciences*, 2006, 32(1): 46-50. (in Chinese)

[23] Cui M L, Hirosh I E, Shigeo N, et al. A rapid Agrobacterium-mediated transformation of *Antirrhinum majus* L. by using direct shoot regeneration from hypocotyl explants [J]. *Plant Science*, 2004, 166: 873-879.