

温室茄子 (*Solanum melongena* L.) 光合数学模型 与光合生化模型模拟分析

高志奎^{1,*}, 高荣孚², 何俊萍¹, 王 梅¹, 钟传飞²

(1. 河北农业大学, 保定 071001 2. 北京林业大学, 北京 100083)

摘要: 针对植物光合与内外环境因子间的关系以及光合“午睡”现象中的气孔限制与非气孔限制问题, 以温室茄子‘茄杂一号’为试材, 对叶室温光组合方式下测定的净光合速率 P_n 对胞间 CO_2 浓度 C_i 响应曲线和人工增施 CO_2 处理下测定的 P_n 日变化进程, 进行了光合数学模型和 Farquhar, von Caemmerer 和 Berry 的光合生化动力学模型 (简称为 FvCB 模型) 模拟分析。采用美国思爱迪生态仪器有限公司的 CI-301PS 光合作用测定仪进行净光合速率 (P_n)、光合有效辐射 (PAR)、气温 (T_a)、叶温 (T_l)、环境二氧化碳浓度 (C_a)、胞间二氧化碳浓度 (C_i) 和空气相对湿度 (Hr) 参数测定。其结果表明, 无论是 P_n 对 C_i 的响应曲线还是光合日进程中, 数学模型对 P_n 的拟合度明显优于 FvCB 模型。因此, 通过数学模型可以解析出光合日进程受单一环境因子 (PAR 、 T_a 、 C_a 、 Hr) 及其复合环境因子的综合影响。然而, FvCB 模型模拟结果显示, 温光组合下受 Rubisco (即 RuBP 羧化/加氧酶) 数量与活性及动力学特性限制的羧化速率 A_c 、受 RuBP (1,5-二磷酸核酮糖) 再生限制的羧化速率 A_j 以及受 TPU (磷酸丙糖) 可利用量限制的羧化速率 A_p 对 C_i 响应的主控作用呈现交替变化趋势。其交替变化转折点胞间二氧化碳浓度 $C_{i,cj}$ 在强光高温组合中较高, 而在弱光低温组合中较低, 同时还发现 $C_{i,cj}$ 和 $C_{i,jp}$ 受叶温的影响强于光照。光合日进程中的 FvCB 模型模拟分析揭示出, 早晨和傍晚弱光下为 A_j 限制时段, 晴天上午和中午前后的充足日照下为 A_c 限制时段。多云和阴天下 A_j 的限制时段延长。增施 CO_2 会延长 A_j 的限制时段, 同时相应缩短 A_c 的限制时段, 冬季 2 次增施 CO_2 的出现了 A_p 限制时段。

关键词: 日光温室, 茄子, CO_2 施肥, 光合日变化, 光合生化模型

文章编号: 1000-0933 (2007) 06-2265-07 中图分类号: Q141, Q945.11, Q948, S641.1 文献标识码: A

Analysis of photosynthetic simulation by a biochemical model or mathematical model in greenhouse eggplant

GAO Zhi-Kui^{1,*}, GAO Rong-Fu², HE Jun-Ping¹, WANG Mei¹, ZHONG Chuan-Fei²

1 College of Horticulture, Agriculture University of Hebei, Baoding 071001, China

2 College of Biology, Beijing Forestry University, 100083, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (6) 2265 ~ 2271.

Abstract: In the relationship between photosynthesis and environmental factors or biochemical factors or between stomatal limitation and non-stomatal limitation in depression of photosynthesis at noon, photosynthetic simulations by a mathematical model (a regression equation between net photosynthetic rate (P_n) and intercellular CO_2 concentration (C_i) or other environmental factors including photosynthetic available radiation (PAR), air temperature (T_a), ambient CO_2 concentration (C_a) and relative humidity (Hr)) or FvCB model (Farquhar-von Caemmerer-Berry biochemical model of leaf

基金项目 国家自然科学基金资助项目 (30571267); 河北省教育厅科学基金资助项目 (2004016)

收稿日期 2006-06-14; 修订日期 2007-02-01

作者简介 高志奎 (1963 ~) 男, 河北人, 博士, 教授, 主要从事光生物学、设施蔬菜栽培生理研究. E-mail: zhkgao@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhkgao@163.com

Foundation item The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30571267); Science Foundation of Education Department of Hebei Province (No. 2004016)

Received date 2006-06-14; **Accepted date** 2007-02-01

Biography GAO Zhi-Kui, Ph. D., mainly engaged in light biology and physiology of greenhouse vegetables. E-mail: zhkgao@163.com

photosynthesis) were analysed. The model examined the response curve of net photosynthesis (P_n) and intercellular CO_2 concentration (C_i) measured under treatments of combined photosynthetic available radiation (PAR) and leaf temperature (T_l), over a photosynthetic diurnal course measured under $1100 \pm 100 \mu\text{l/L}$ CO_2 enrichment in greenhouse microclimates on eggplant (*Solanum melongena* L.) F_1 hybrid 'QIEZA-1'. The parameters of P_n , PAR , T_a , T_l (leaf temperature), C_a , C_i and H_r were measured with a CI-301PS photosynthesis analyzer. In terms of either response of P_n on C_i or photosynthetic diurnal course, the mathematical model imitated measured P_n much better than the FvCB model. The simulation by the mathematical model indicated that photosynthetic diurnal course could be influenced by both a single environment factor and complex ones. The simulation of the FvCB model showed that a dominant role of the rate of carboxylations changed from one to another among A_c , A_j , and A_p as C_i increased combined with increase of PAR and T_l . A_c was limited by the amount, activation state and kinetic properties of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (rubisco). A_j was limited solely by the rate of ribulose-1,5-bisphosphate (RuBP). A_p was limited by the rate of triose-phosphate utilisation (TPU). $C_{i_{c_j}}$, intercellular CO_2 concentration of the change point of dominance from A_c to A_j , was a higher under high PAR and T_l than low PAR and T_l . $C_{i_{c_j}}$ and $C_{i_{j_p}}$, intercellular CO_2 concentration of the change point of dominance from A_j to A_p , was influenced more strongly by T_l than PAR . The FvCB model also indicated that the limiting carboxylation rate was A_j in the early morning and toward evening, and it was A_c in the late morning and at noon. Period of A_j limitation might be extended by cloudy weather and CO_2 injection once per day. A_p limitation occurred with application of CO_2 injection twice a day.

Key Words : greenhouse ; eggplant ; CO_2 enrichment , photosynthetic diurnal course ; biochemical model of leaf photosynthesis

20 世纪 40 年代以来,光合作用研究进展极为迅速^[1~4]。一般认为,植物光合能力受环境因子、 CO_2 从大气向叶内扩散的能力、叶肉细胞的 CO_2 同化能力 3 个方面的影响。基于后两个方面,长期以来,学者们针对植物光合午睡现象^[5~10] 展开了光合气孔限制和非气孔限制的研究^[2,11],迄今尚无定论。这主要是由于气孔限制参数(气孔导度 G_s 、胞间 CO_2 浓度 C_i 、气孔限制值 L_s 等)便于测定与计算,而非气孔限制参数(光合系统内部的 rubisco 含量与活性、RuBP 含量等)却难以进行活体即时测定。间接的非气孔限制参数——羧化效率 AQY ,不仅取决于 rubisco 含量与活性和叶肉导度 G_m ^[2],而且是在低 CO_2 下测定的 P_n/C_i 响应参数,不能在即时 CO_2 下测得。

随着光合生理生态研究内容的大量充实,最初较多的是应用数学统计拟合方程来描述光合速率与环境因子间的数量关系^[12],用以根据环境因子的变化来把握光合动态。但是却难以反映出光合系统的内在变化状况。Farquhar、von Caemmerer 和 Berry 根据 rubisco 在体外的酶动力学变化以及光合作用与 CO_2 和 O_2 浓度变化的相互关系提出 C_3 植物光合作用的生化模型^[13,14](简称为 FvCB 模型),从而揭示出叶片活体内部光合系统的内在变化状况。随后的 20a 间, Farquhar 实验室^[15~18]和一些学者^[19~23]在稳态光合生化模型方面进行了大量的研究工作,使得有关模型得到了充实,推动了该模型的研究和应用。

本试验以温室茄子‘茄杂一号’为试材,结合温室设施小气候特点,进行光合数学模型和光合生化动力学模型模拟分析,探索温室条件下光合特性变化的机理及其与环境胁迫的关系,以期充分发挥现有基因型的光合动力学效能,提高作物产量。

1 材料与方法

1.1 试验材料培养与处理

本试验品种为‘茄杂 1 号’,在保定清苑县日光温室秋冬茬和冬春茬种植,分别于 2001 年 7 月 2 日和 2001 年 11 月 5 日播种育苗,2001 年 8 月 19 日和 2002 年 2 月 6 日日光温室栽植和盆钵栽植。日光温室内的农艺管理按常规进行。

人工增施 CO_2 处理在结果期进行,即 2001 年 10 月中旬至 2001 年 12 月下旬、2002 年 3 月中旬至 2002 年

5月下旬。一个日光温室人工增施 CO₂ 处理 (*Ce* CO₂ enrichment); 另一个日光温室为对照 (*Cc* CO₂ ambient), 不施用 CO₂。以钢瓶液体 CO₂ 为气源, 每天 7:00 (秋季和春季) 或 8:30 (冬季) 向日光温室内释放 CO₂, 约 20min 后室内 CO₂ 浓度达到 1000 ~ 1200 μL/L 时停止。人工增施 CO₂ 处理适应 2 ~ 3 d 后进行光合日变化及相关参数测定。二次喂给 CO₂ 处理方式是在冬季当天第 1 次喂给 (*Ce* 1050 μL/L) 之后, 于当天 11:00 第 2 次喂给 (*Ce* 950 μL/L)。

1.2 光合速率及有关参数测定

采用美国思爱迪生态仪器有限公司 CI-301PS 光合作用测定仪进行净光合速率 (P_n)、胞间二氧化碳浓度 (C_i)、光合有效辐射 (PAR)、气温 (T_a)、叶温 (T_l)、环境二氧化碳浓度 (C_a) 等参数测定。测定部位为植株顶部第 3 ~ 4 片叶进行连体 3 次重复测定。 PAR 和 T_l 采用 CI-301PS 内置系统进行调节。 PAR 和 T_l 组合分别为: 处理 I 1600 μmol/(m²·s) 36.6 °C; 处理 II 1600 μmol/(m²·s) 29.6 °C; 处理 III 1600 μmol/(m²·s) 20.0 °C; 处理 IV 500 μmol/(m²·s) 20.0 °C。CO₂ 浓度调节采用碱石灰配气气袋方式获得。采用 Microsoft office EXCEL2003 对数据进行整理和作图。数据的统计分析由 SPSS10.0 完成。

1.3 FvCB 模型及其相关参数计算

C₃ 植物的光合生化动力学方程^[13, 14] (FvCB 模型) 被描述为:

$$A = [1 - (I^*/C_i)] \min(A_c, A_j, A_p) - R_d$$

式中 A 为 CO₂ 吸收速率 (等同于 P_n) R_d 为光下暗呼吸速率; I^* 为缺乏暗呼吸下的 CO₂ 补偿点; C_i 为胞间 CO₂ 浓度; I^*/C_i 为 Rubisco 加氧速率计算系数。

Rubisco 羧化速率被视为下列三因素之一所限制:

- ① Rubisco 数量、动力学特性及其活性状态 (A_c);
- ② 卡尔文循环中的 RuBP 再生 (A_j);
- ③ 磷酸丙糖可利用量 (A_p)。

FvCB 模型中, 各参数的计算参照 Hans 对参考文献的总结^[22]。本研究中, 在 T_l 和 PAR 组合下获得相应的 R_d 后, 通过回归分析获得光合日变化中 $R_d = 0.000117 PAR + 0.02553 T_l + 0.244$ 相关系数 $r = 0.9998^{**}$, 达到 $F_{0.01}$ 显著水平。

2 结果与分析

2.1 P_n 对 C_i 响应的数学模拟及 FvCB 光合生化模型特性

在处理 II 的 PAR 和 T_l 组合下室内测得 P_n/C_i 响应曲线, 采用 4 次多项式回归方程建立数学模拟方程 (1)

$$P_n' = 2 \times 10^{-10} \cdot C_i^4 + 3 \times 10^{-7} \cdot C_i^3 + 6 \times 10^{-5} \cdot C_i^2 + 0.0975 \cdot C_i - 5.9798 \quad (1)$$

其拟合值 P_n' 对实测值 P_n 的拟合效果较为理想 (图 1), 相关系数 $r = 0.9995$, 达到 0.01 显著水平。将 P_n/C_i 响应测试结果进行 FvCB 模型模拟表明, 模拟值 A 与实测值 P_n 的变化趋势基本一致, 但是随着 C_i 的增加二值相差较大。然而, 在处理 I ~ IV 的 PAR 和 T_l 组合下二值相关性很高 (图 2), 其相关系数 $r = 0.9730$, 达到 0.01 显著水平。更为重要的是 A 对 C_i 的响应曲线 (图 3), 与 Long 和 Bernacchi 的模式图相似, 显示出 A_c 、 A_j 、 A_p 所代表的 Rubisco 数量与活性及动力学特性、用于 RuBP 再生的电子传递速度、磷酸丙糖可利用量对 C_i 响应的主控作用交替变化趋势。

A_c 与 A_j 的交替变化转折点的 C_i (即 $C_{i_{c_j}}$) 在强光高温组合中较高, 而在弱光低温组合中较低 (图 4)。同时还发现 $C_{i_{c_j}}$ 受叶温的影响强于光照。相应地 A_j 与 A_p 的交替变化转折点 $C_{i_{j_p}}$ 依然是受叶温的影响强于光照 (图 4)。因为无论 PAR 高低 20.0 °C 的低叶温下, 没有发生 A_j 向 A_p 的转折。但是, 在 29.6 ~ 36.6 °C 的叶温范围内, $C_{i_{j_p}}$ 差异不大。

2.2 光合日变化的数学模拟和 FvCB 模型模拟

将秋冬春三季节阴晴天气下, 增施与不增施 CO₂ 温室茄子的净光合速率日变化进程 (图 5), 与 4 个环境

因子 (光强 PAR 、气温 Ta 、 CO_2 浓度 Ca 、空气相对湿度 Hr) 进行逐步回归分析发现, 四元一次四互作加效应回归模拟方程 Q 经 F 测验呈极显著水平, 相关度 r 达到 0.9375。

$$Pn' = 0.1418PAR + 4.6504Ta + 0.2093Ca + 1.0695Hr - 0.00655PAR \cdot Ta - 0.00044PAR \cdot Ca - 0.00652Ta \cdot Ca - 0.04556Ta \cdot Hr - 0.00198Ca \cdot Hr + 1.64 \times 10^{-5}PAR \cdot Ta \cdot Ca + 2.82 \times 10^{-5}PAR \cdot Ta \cdot Hr + 3.21 \times 10^{-6}PAR \cdot Ca \cdot Hr + 6.14 \times 10^{-5}Ta \cdot Ca \cdot Hr - 1.1 \times 10^{-7}PAR \cdot Ta \cdot Ca \cdot Hr - 115.719 \quad (2)$$

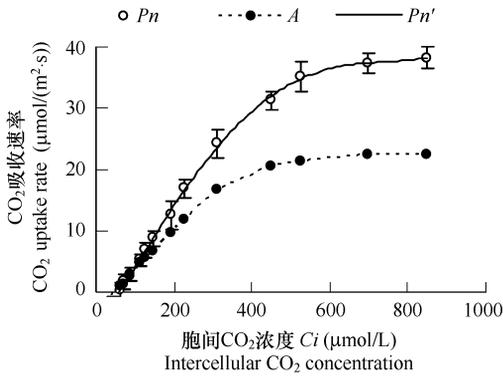


图1 温室茄子的实测 P_n 与数学模型模拟 P_n' 或者 FvCB 模型模拟 A 对胞间 CO_2 浓度 C_i 的响应

Fig.1 Effect of intercellular CO_2 concentration C_i on P_n measured and P_n' imitated by mathematical model or A imitated by FvCB's model in greenhouse eggplant (II PAR 1600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, Tl 29.6 $^\circ\text{C}$)

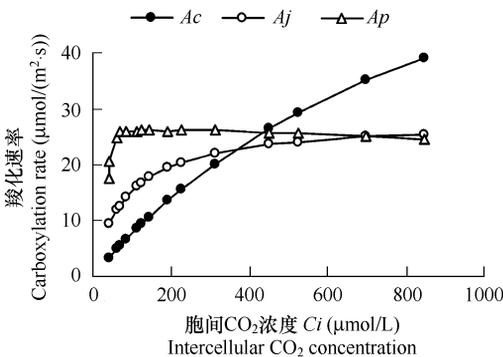


图3 温室茄子的 FvCB 模型模拟羧化速率对胞间 CO_2 浓度 C_i 的响应

Fig.3 Effect of intercellular CO_2 concentration C_i on carboxylation rate imitated by FvCB's model in greenhouse eggplant (II PAR 1600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, Tl 29.6 $^\circ\text{C}$)

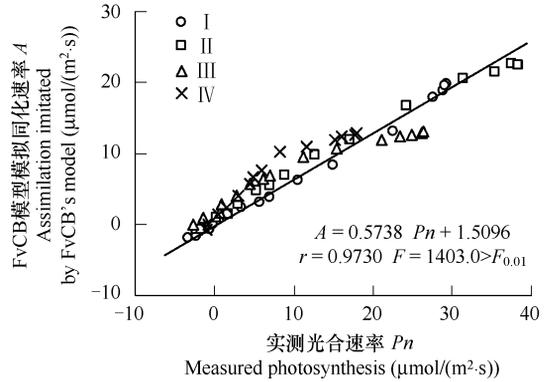


图2 温室茄子实测光合速率 P_n 与 FvCB 模型模拟同化速率 A 的相关性

Fig.2 Correlations between photosynthesis P_n measured in greenhouse and assimilation A imitated by FvCB's model in greenhouse eggplant

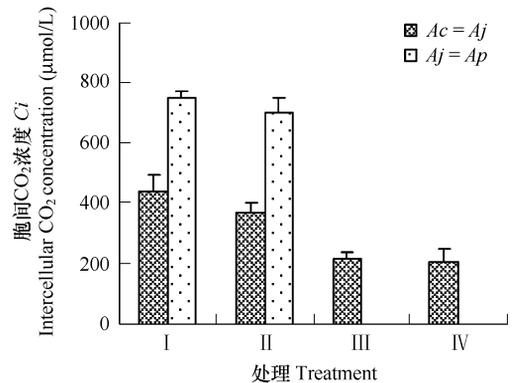


图4 FvCB 模型中 A_c 与 A_j 相交或者 A_j 与 A_p 相关时的胞间 CO_2 浓度 C_i

Fig.4 Intercellular CO_2 concentration C_i when A_j is equal to A_c or A_p of FvCB's model

尽管 FvCB 模型模拟值 A 日进程与实测值 P_n 日进程有一定的差距 (图 5), 但是二者的变化趋势基本相符。秋冬春光合日变化的模拟值 A 与实测值 P_n 的相关性较高 (图 6), 相关系数 $r = 0.6932$, 达到 $F_{0.01}$ 显著水平。同时也显示出 A_c 、 A_j 、 A_p 对 C_i 响应的主控作用交替变化趋势 (图 7)。

从 A 的日变化动态曲线 (图 7) 中可见, 早晨和傍晚弱光时段的 A_j 最低, 属于 RuBP 再生的限制时段, 亦即光子供应量不足的时段, 晴天上午和中午前后的日照充足时段 A_c 最低, 则属于 Rubisco 数量与活性和动力学特性的限制时段。无论是秋冬春季, 晴天日照较为充足条件下增施 CO_2 , 会延长 A_j 的限制时段, 同时相应缩

短 A_c 的限制时段 (图 8)。多云天气下,由于日照强度较低, A_j 的限制时段延长。阴天天气的日照强度更低, A_j 的限制时段延长至全日程。在所有 A 日变化进程中,只有冬季 2 次增施 CO_2 的出现 A_p 的限制时段。

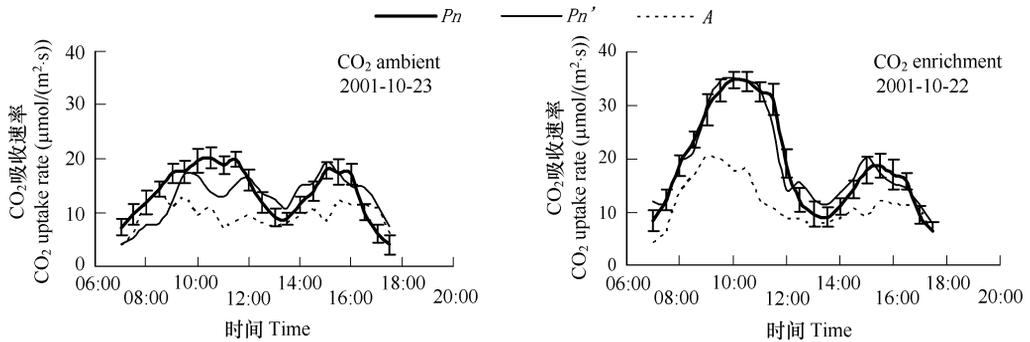


图 5 增施与不增施 CO_2 下温室茄子实测光合速率 P_n 与数学模型模拟 P_n' 或者 FvCB 模型模拟 A 的日进程

Fig. 5 Diurnal course of photosynthesis P_n measured and P_n' imitated by mathematical model or A imitated by Farquhar's model in greenhouse under CO_2 enrichment or ambient on eggplant

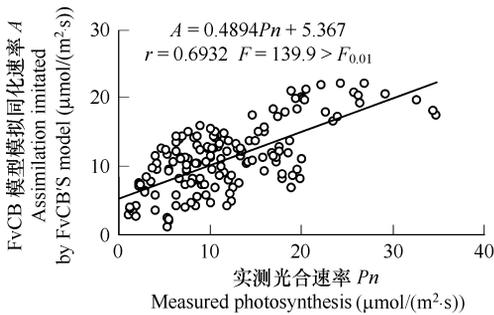


图 6 温室茄子秋冬春实测光合速率 P_n 日进程与 FvCB 模型模拟同化速率 A 的相关性

Fig. 6 Correlations between assimilation A imitated by FvCB's model and diurnal photosynthesis P_n measured in greenhouse eggplant in the autumn, winter and spring

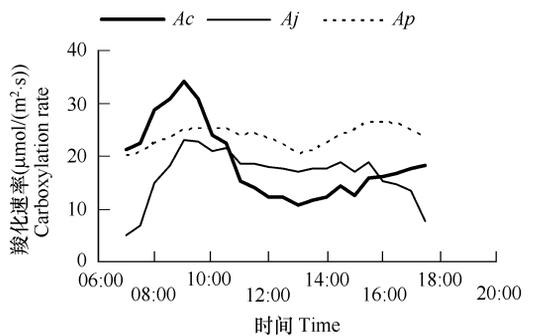


图 7 FvCB 模型中 CO_2 增施温室茄子羧化速率的日进程 (Ce 2001-10-22)

Fig. 7 Diurnal variation of carboxylation rate on FvCB's model in greenhouse eggplant under CO_2 enrichment

3 讨论

无论是 PAR 和 TI 组合下还是在光合日进程中,采用多项式回归方程建立的数学回归模型对 P_n 的拟合度明显优于 FvCB 光合生化动力学模型。因此,可以通过根据数学模型来进一步解析各个环境因子 (PAR 、 T_a 、 C_a 、 H_r) 对光合日进程影响。然而, FvCB 光合生化动力学模型却可以反映出光合系统的内在变化状况 (图 3 和图 7)。

近 20a 来,光合气孔限制和非气孔限制的关系,一直是植物光合午睡现象研究中的焦点问题 [2]。Tenhunen 等在 *Quercus suber* 叶片发生光合中午降低现象时 A_{QY} 降低的现象 [9]。然而,迄今尚无 rubisco 活性与 P_n 同时发生中午降低的报道。

本试验研究采用 FvCB 模型模拟温室茄子光合日变化 (图 7 ~ 图 8) 揭示出,早晨和傍晚弱光时段属于

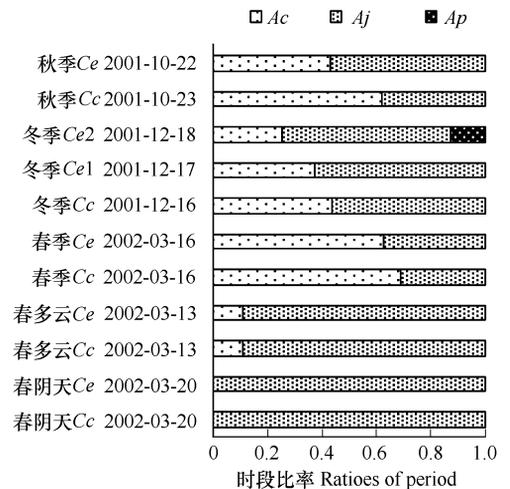


图 8 温室茄子 FvCB 模型同化速率 A 日变化中 A_c 、 A_j 、 A_p 所占时段的比率

Fig. 8 Period ratios A_c 、 A_j 、 A_p on diurnal course of assimilation A on FvCB's model in greenhouse eggplant

RuBP 再生的限制时段 (A_j) 晴天上午和中午前后的日照充足时段,属于 rubisco 数量与活性及动力学特性的限制时段 (A_c)。冬季增施 CO_2 二次的 C_{e2} 温室内还出现了磷酸丙糖利用能力的限制期 (图 6)。

从温室茄子 A/C_i 响应中,揭示出光合系统的 A_c 、 A_j 、 A_p 转换的节点 CO_2 浓度 C_{icj} 和 C_{ijp} (图 4)。McMurtrie 等认为随着 CO_2 浓度增加,光合能力会从受 Rubisco 活性限制转向受 RuBP 再生速率的限制^[19]。Sage 等发现,增施 CO_2 至 $600 \sim 680 \mu\text{mol/L}$ 使多数烟草品种的 RuBP 含量减少 $20\% \sim 27\%$ ^[24]。

本研究中,当温室茄子的净光合速率达到日最大值时,不增施 CO_2 的温室内 CO_2 浓度处于 $310 \sim 410 \mu\text{L/L}$ 范围内,增施 CO_2 的 C_{e1} 温室内 CO_2 浓度处于 $503 \sim 685 \mu\text{L/L}$ 范围内,均在 C_{icj} 和 C_{ijp} 之间 (图 3),出现 RuBP 含量减少的问题,导致 RuBP 再生速率限制光合能力的现象发生 (图 6)。在晴天上午和中午前后 A_c 限制时段也看到 Rubisco 活性的明显降低现象 (图 5)。

References :

- [1] Wong S S, Gao R F, Wu G M eds. Plant Physiology (second edition). Beijing :China Forestry Press, 1991. 18—56.
- [2] Xu D Q ed. Efficiency of Photosynthesis. Shanghai Shanghai Science and Technology Press, 2002. 9—19.
- [3] Hand D W, Warren W J, Acock B *et al.* Effects of light and CO_2 on net photosynthetic rates of stands of aubergine and Amaranthus. Annals of Botany, 1993, 71 (3) :209—216.
- [4] Vu C U, Allen L H, Bowes G. Effects of Light and Elevated atmospheric CO_2 on the ribulose biphosphate carboxylase activity and ribulose biphosphate level of soybean leaves. Plant Physiology, 1983, 73 (3) :729—734.
- [5] Correia M J, Chaves M M C and Pereira J S. Afternoon depression in photosynthesis in grapevine leaves Evidence for a high light stress effect. Journal of Experimental Botany, 1990, 41 (4) :417—426.
- [6] Downton W J S, Grant W T R and Loveys B R. Diurnal changes in the photosynthesis of field-grown grapevines. New Phytologist, 1987, 105 (1) :75—80.
- [7] Raschke K, Resemann A. The midday depression of CO_2 assimilation in leaves of *Arbutus unedo* L :diurnal changes in photosynthetic capacity related to change in temperature and humidity. Planta, 1986, 168 (4) :546—558.
- [8] Rasemann A, Raschke K. Midday depression in stomatal and photosynthetic activity of *Arbutus unedo* are caused by large water vapor pressure differences between leaf and air (Abst.). Plant Physiology, 1984, 75 (Suppl.) :66.
- [9] Tenhunen J D, Lange O L, Gebel J, *et al.* Changes in photosynthetic capacity, carboxylation efficiency, and CO_2 compensation point associated with midday stomatal closure and midday depression of net CO_2 exchange of leaves of *Quercus suber*. Planta, 1984, 162 (3) :193—203.
- [10] Liu Y H, Jia Z K, Shi J A, Han Q F, *et al.* Daily dynamics of photosynthesis in alfalfa varieties under dry farming conditions. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26 (5) :1468—1477.
- [11] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology, 1982, 33 :317—345.
- [12] Enoch H Z. Carbon dioxide uptake efficiency in relation to crop-intercepted solar radiation. Acta Horticulturae, 1984, 162 :137—147.
- [13] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. Planta, 1980, 149 (1) :78—90.
- [14] Farquhar G D, von Caemmerer S. Modeling of photosynthetic response to environmental conditions. In :Lange O L, Nobel P S, Osmond C B, *et al.* eds. Physiological Plant Ecology II. Encyclopedia of Plant Physiology, New Series. Germany :Springer-Verlag, Heidelberg, 1982. 550—587.
- [15] von Caemmerer S, Evans J R. Determination of the average partial pressure of CO_2 in chloroplasts from leaves of several C_3 plants. Australian Journal of Plant Physiology, 1991, 18 (3) :287—305.
- [16] von Caemmerer S, Evans J R, Hudson G S, *et al.* The kinetics of ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase *in vivo* inferred from measurements of photosynthesis in leaves of transgenic tobacco. Planta, 1994, 195 (1) :88—97.
- [17] von Caemmerer S ed. Biochemical models of leaf photosynthesis. Australia :Csiro Publishing, 2000. 29—90.
- [18] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. Models of photosynthesis. Plant Physiology, 2001, 125 (1) :42—45.
- [19] McMurtrie R E, Comins H N, Kirschbaum M U F, *et al.* Modifying existing forest growth models to take account of effects of elevated CO_2 .

Australian Journal of Botany ,1992 ,40 (5) 657 — 677.

- [20] Harley P C , Thomas R B , Reynolds J F , *et al.* Modeling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. Plant , Cell and Environment ,1992 ,15 (3) 271 — 282.
- [21] Long S P , Bernacchi C J. Gas exchange measurements , what can they tell us about the underlying limitation to photosynthesis ? Procedures and sources of error. Journal of Experimental Botany 2003 ,54 (392) 2393 — 2401.
- [22] Hans R S. Extension of a Farquhar model for limitations of leaf photosynthesis induced by light environment , phenology and leaf age in grapevines. Functional Plant Biology ,2003 ,30 (6) 673 — 687.
- [23] Ethier G J , Livingston N J. On the need to incorporate sensitivity to CO₂ transfer conductance into the Farquhar-von Caemmerer-Berry leaf photosynthesis model. Plant , Cell and Environment ,2004 ,27 (2) 137 — 153.
- [24] Sage R F , Schappi B , Korner C. Effect of atmospheric CO₂ enrichment on Rubisco content in herbaceous species from high and low altitude. Acta Oecologica ,1997 ,18 (3) 183 — 192

参考文献 :

- [1] 王沙生,高荣孚,吴贯明编著. 植物生理学 (第2版). 北京:中国林业出版社,1991. 18 ~ 56.
- [2] 许大全编著. 光合作用效率. 上海:上海科学技术出版社,2002. 9 ~ 19.
- [10] 刘玉华,贾志宽,史纪安,等. 旱作条件下不同苜蓿品种光合作用的日变化. 生态学报,2006,26(5):1468 ~ 1477.