

DOI: 10.5846/stxb201304220774

康华靖, 李红, 陶月良, 张海利, 权伟, 欧阳竹. 气体交换与荧光同步测量估算植物光合电子流的分配. 生态学报, 2015, 35(4): 1217-1224.

Kang H J, Li H, Tao Y L, Zhang H L, Quan W, Ouyang Z. Discussion on simultaneous measurements of leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence for estimating photosynthetic electron allocation. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(4): 1217-1224.

气体交换与荧光同步测量估算植物光合电子流的分配

康华靖^{1,2,3,4}, 李 红⁴, 陶月良⁵, 张海利⁴, 权 伟⁴, 欧阳竹^{1,2,3,*}

1 中国科学院地理科学与资源研究所生态网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101

2 中国科学院禹城综合试验站, 北京 100101

3 中国科学院研究生院, 北京 100049

4 温州科技职业学院, 温州 325006

5 温州大学生命与环境科学学院, 温州 325026

摘要: 光合电子流分配是植物光合控制的一个重要环节。然而, 传统电子流分配的计算方法存在诸多问题尚未引起人们的注意, 如: (1) 低估了光呼吸每释放一个 CO₂ 分子所消耗的电子数; (2) 混淆了相对电子传递速率和绝对电子传递速率; (3) 忽略了除碳同化和光呼吸外的其他电子流分配途径; (4) 难以准确获取光下暗呼吸速率值, 从而导致碳同化电子流 (J_c) 及光呼吸速率 (R_p) 的不准确估算等。以小麦和大豆气体交换与荧光同步测量数据为例, 结果表明大豆电子传递速率与碳同化两者对光强的响应一致性较好, 同时达到最大值; 而小麦的一致性相对较差, 说明电子传递速率和碳同化并非完全一致, 推测认为有可能与作物对同化产物输出的模式不同有关。通过光呼吸速率换算出的电子流 ($12 \times R_p$) 与实际测量电子流 (ΔJ_0) 之间存在较大的差异; 另外, 传统方法估算出的光呼吸速率 (估算值) 与光呼吸测量值之间也存在较大差异, 分析认为这主要是由于绝对光合速率与相对电子传递速率之间差异造成。

关键词: 气体交换; 荧光; 电子流分配; 碳同化; 光呼吸; 光下暗呼吸

Discussion on simultaneous measurements of leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence for estimating photosynthetic electron allocation

KANG Huajing^{1,2,3,4}, LI Hong⁴, TAO Yueliang⁵, ZHANG Haili⁴, QUAN Wei⁴, OUYANG Zhu^{1,2,3,*}

1 Key Lab. of Ecosystem Network Observation and Modeling Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

2 Yucheng Comprehensive Exp. Station China Academy of Science, Beijing 100101, China

3 China Graduates Univ. of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

4 Wenzhou Vocational & Technical College, Wenzhou 325006, China

5 College of Life & Environmental Science, Wenzhou University, Wenzhou 325026, China

Abstract: The thylakoid electron (e^-) transport chain in plant chloroplasts is pivotal in coordinating the fluctuating supply of absorbed light energy with the varying demands of the photosynthetic metabolism. Photosynthetic electron allocation plays a key role in regulation of the photosynthetic metabolic processes. However, according to the biochemical process, there are some deficiencies in the current method: (1) the electron number required for one oxygenation cycle was underestimated; (2) the relative electron transport rate and the absolute electron transport rate were confused; (3) some electrons *via* PS II were used to CO₂ assimilation and photorespiration, whereas others associated with electron-consuming processes (e.g. O₂

基金项目: 国家高技术研究发展计划 (863 计划) 项目 (2013AA102903); 中国科学院地理科学与资源研究所“一三五”战略科技计划项目 (2012ZD004); 浙江省教育厅项目 (Y201327619)

收稿日期: 2013-04-22; **网络出版日期:** 2014-04-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ouyz@igsnrr.ac.cn

acceptor cycle or water-water cycle) were ignored; (4) mitochondrial respiration in the light (R_d) was difficult to obtain, which led to inaccurate estimation of carboxylative reaction electron flow (J_c) and photorespiration rate (R_p). Simultaneous measurements of leaf gas exchange and chlorophyll fluorescence for wheat and bean were measured in this study. The results revealed that the electron transport rate and CO_2 assimilation synchronously reached the maximum values through fitting the rapid light curves and light response curve of plant photosynthesis in bean, but not in wheat. It's concluded that the difference seemed to be attributed to assimilation product output pattern. The difference of the electron allocations between the calculated values from photorespiration rate ($12 \times R_p$) and the measured ones (ΔJ_o), and the difference of photorespiration rate between the estimation by traditional method (Eq.5) and the measurement, were all demonstrated that the difference between the relative electron transport rate and absolute electron transport rate.

Key Words: gas exchange; fluorescence; electron allocation; carbon assimilation; photorespiration; mitochondrial respiration in the light

光合电子流分配是植物光合控制的一个重要环节^[1]。植物光合电子流除参与碳同化和光呼吸外,还参与硝酸还原、草酰乙酸还原、Mehler 反应、围绕 PS I 的循环电子流等^[2]。如果分配在光化学反应上的光合电子流是一定的,不同电子流分配途径之间便存在相互竞争,其中一条途径对光合电子流的利用增加,其他途径对光合电子流的利用就会相应减少^[3]。深入研究不同植物种类及其在不同环境条件下光合电子流传递分配规律将有助于阐明“光合控制”的特点、模式和机理^[4]。

植物体内发出的叶绿素荧光信号包含了丰富的光合信息,可快速、灵敏和非破坏性的分析叶片光能的分配方向^[5-6]。20 世纪 90 年代, Genty 等^[7]和 Valentini 等^[8]研究表明,光系统 II (PS II) 的电子传递效率 ($\Phi_{\text{PS II}}$) 与光合电子流 (Φ_e) 成线性相关,光合电子流 (Φ_e) 又可通过无光呼吸的情况下 CO_2 同化的表观量子产量 (Φ_{CO_2}) 来估算,从而为气体交换参数与荧光参数有机结合而深入探讨光合过程提供了思路。目前,气体交换和荧光同步测量在研究植物光能利用效率、碳同化和光抑制之间的关系等越来越受重视。Long 等^[9]通过叶片气体交换和荧光同步测量提供了确定叶肉导度值的精确方法; Yin 等^[10]通过叶片气体交换和荧光同步测量对光下暗呼吸等光合参数进行了估算;康华靖等^[11]对植物气体交换和荧光测量数据拟合的方法进行了比较研究,认为利用植物叶片的气体交换和荧光测量数据,再结合直角双曲线修正模型拟合的方法可作为研究光合特性和光系统 II (PS II) 动力学的一种有效手段。然而,将气体交换和荧光参数结合而估算植物电子流分配的方法存在诸多问题,目前尚未引起人们的重视。为此,本文首先从生化过程对其缺陷进行了论述,然后以小麦和大豆气体交换与荧光同步测量数据为例进行验证,旨在为植物光合电子流分配探讨提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验设计

实验于中国科学院禹城综合试验站的试验田中进行。小麦 (*Triticum aestivum* cv. Z39-118) 和大豆 (*Glycine max*) 种子分别播于 2011 年 10 月和 2012 年 5 月。常规管理。数据测量分别于 2012 年 5 月和 6 月进行(均为晴天)。此时植株处于旺盛的营养生长期。随机选取 5 至 7 株长势较为一致的健壮植株,大豆挑选每株苗自下而上第 5 片复叶的顶叶作为测量对象,小麦选择其旗叶作为测量对象。

不同氧浓度的控制为: 2% O_2 为山东禹城新建气体厂提供的混合气体 (2% O_2 和 98% N_2)。气体通过减压阀流入长 2 m, 宽 1.5 m 的密封的塑料缓冲袋, 袋中注入少量自来水以保证气体的相对湿度, 最后通过进气管接入 Li-6400, 以保证持续稳定的低氧环境; 大气中的 O_2 浓度视为 21%。

1.2 数据测量

数据测量时, 在自然光下诱导 1.5—2 h 后, 采用开放式气路, 设定温度为 (30 ± 1.3) $^{\circ}\text{C}$ (小麦) 和 (33 ± 1.3) $^{\circ}\text{C}$ (大豆), 流速为 400 $\mu\text{mol/s}$, 空气相对湿度控制在 45%—70%, 应用 CO_2 注入系统提供稳定的 CO_2 浓度

(380 和 0 $\mu\text{mol}/\text{mol}$); Li-6400-40 荧光探头提供不同光合有效辐射强度 (PAR), 分别为 2000、1800、1600、1400、1200、1000、800、600、400、200、150、100、80、50、0 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 采用自动测量程序 (Flr Light curve), 同时记录 21% 和 2% O_2 浓度下叶片的气体交换和叶绿素荧光等参数。每次记录最小等待时间为 2 min, 最大等待时间为 3 min, 数据记录之前仪器均自动进行参比室和样品室之间的匹配。

1.3 数据统计分析

植物的光合作用对光的响应曲线用直角双曲线的修正模型拟合 (以下简称直角双曲线修正模型)^[12-13]。光呼吸速率 (R_p) 等于两种 O_2 浓度 (21% 和 2%) 下表观光合速率的差值。两种 O_2 浓度下的电子传递速率 (ETR) 之差为电子流降低 (ΔJ_o), 即 $\Delta J_o = \text{ETR}_{21\%} - \text{ETR}_{2\%}$ 。根据 5 至 7 株的测定数据 (即 5—7 次重复), 求其平均值。采用 SPSS11.5 进行方差差异显著性分析, Excel2010 作图。

2 模型分析

目前, 国内外关于光合电子流的计算主要采用 Valentini 等^[8] 和 Epron 等^[14] 所介绍的方法 (简称传统方法):

$$J_T = \text{ETR} = \Phi_{\text{PSII}} \times \text{PAR} \times 0.5 \times 0.84 \quad (1)$$

式中, PAR 是光合有效辐射, Φ_{PSII} 是 PS II 的电子传递效率, 由 $(F_m' - F_s')/F_m'$ 计算而得^[15,7], 0.84 为叶片的光吸收系数^[7,16], 0.5 为光能在 PS II 和 PSI 两个光系统中分配的比例^[17]。

其中光呼吸电子流分配 (J_o) 和碳还原电子流分配 (J_c) 的表达式分别为:

$$J_o = 4 \times (2 \times R_p) \quad (2)$$

$$J_c = 4 \times (A + R_d + R_p) \quad (3)$$

式中, A 为表观光合速率; R_d 为光下暗呼吸速率; 4 为每同化 1 个 CO_2 分子需要的电子数; 2 为每消耗 2 个 O_2 分子释放出一个 CO_2 分子^[18-19]。

同时, 传统方法认为植物叶片中来自 PS II 的电子除了参与碳同化和光呼吸外, 其他途径可以忽略或至少为常数^[8,14,20], 即总电子流 (J_T) 等于碳还原电子流分配 (J_c) 和碳氧化 (J_o) 所分配的电子流之和:

$$J_T = J_c + J_o \quad (4)$$

据此, 光呼吸速率 (R_p) 的估算表达式为:

$$R_p = [J_T - 4 \times (A + R_d)] / 12 \quad (5)$$

然而, 该传统方法存在的缺陷以下缺陷: 首先, 该方法只考虑了叶绿体内的 1,5-二磷酸核酮糖 (RUBP) 耗氧, 而忽略了乙醇酸在过氧化物酶体中的耗氧。根据物质守恒, 可知 C_2 氧化光合循环消耗 3mol 的氧分子 (2mol 在叶绿体中用于氧化 RUBP, 1mol 在过氧化物酶体中), 最后在线粒体中释放 1mol CO_2 、消耗 2mol 还原力 ($2\text{Fd}_{\text{red}} + 2\text{H}^+$), 完成 2-C 骨架返回到卡尔文循环^[21]。因此, 光呼吸速率 (R_p) 与耗 O_2 速率 (V_o) 的比例关系应为:

$$V_o = 3 \times R_p \quad (6)$$

光呼吸所分配的电子流 (J_o) 则为:

$$J_o = 4 \times V_o = 4 \times (3 \times R_p) = 12 \times R_p \quad (7)$$

其次, 植物叶片中来自 PS II 的电子除了参与碳同化和光呼吸外, 其他途径所分配的电子流 (J_a), 如氧的还原 (Mehler 反应)、氮代谢等途径, 不能忽略或者不为常数^[22], 那么则有:

$$J_T = J_c + J_o + J_a \quad (8)$$

另外, 传统方法中碳还原所分配的电子流 (J_c) 以及光呼吸速率的计算均需用到参数——光下暗呼吸速率 (R_d)。然而, 目前关于光下暗呼吸速率的估算方法存在较大争议, 一些学者假设光下暗呼吸速率 (R_d) 不受光强或 CO_2 浓度影响, 而通过光响应曲线^[23] 或者 CO_2 响应曲线^[24] 来估算; 一些学者根据经验值进行换算^[25]; 一些学者将其等同于暗呼吸速率^[26]。这均将严重影响碳还原电子流分配及光呼吸速率的准确估算。

3 结果与讨论

3.1 荧光光曲线

由图 1 可知,直角双曲线修正模型不仅可以很好地拟合光响应曲线,也可较好地拟合快速光响应曲线(图 1)。表 1 给出了拟合小麦和大豆的光响应曲线、快速光曲线的拟合参数所得到的光合参数,以及这些光合参数相应的测量值,其拟合值均与实测值较为一致。其中,由表观光合速率和电子传递速率分别估算出的饱和光强,在大豆中分别为 1938.11 和 1945.16 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,说明在大豆叶片中电子传递速率与碳同化两者对于光强的响应一致性较好;而在小麦中分别为 2289.38 和 1649.55 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,两者之间差异显著($P < 0.05$),分析认为有可能与作物对同化产物输出的模式不同有关。

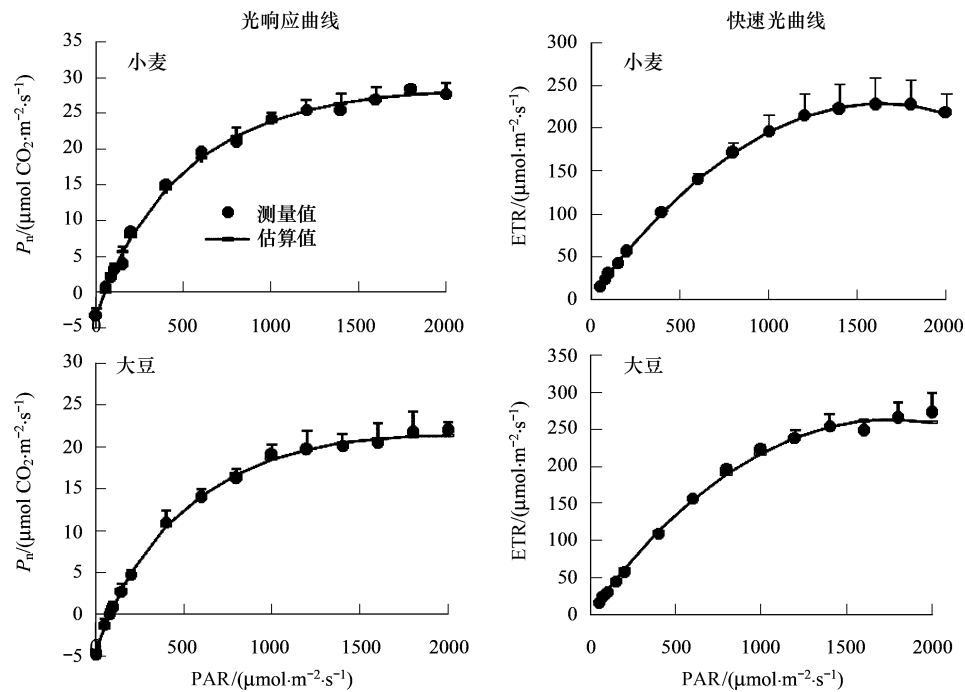


图 1 21% O₂ 浓度小麦和大豆叶片光响应曲线和快速光曲线

Fig.1 Light response curve and Rapid light curve of photosynthesis for Soybean at 21%O₂

P_n 为表观光合速率,PAR 为光合有效辐射,ETR 为电子传递速率

表 1 21% O₂ 浓度下,小麦和大豆叶片的光响应曲线与快速光曲线拟合参数

Table 1 Fitted result of light response curves and Rapid light curves for Wheat and Soybean at 21% O₂

参数 Parameter	植物 Species	光响应曲线 light response curves		快速光曲线 Rapid light curves	
		拟合值 Fitted value	测量值 Measured value	拟合值 Fitted value	测量值 Measured value
最大净光合速率/ $\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Maximum net photosynthetic rate, $P_{n\text{max}}$)	wheat	27.40±1.59	28.68±1.92	—	—
	Bean	21.96±1.65	21.93±1.05	—	—
光合饱和光强 /($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Saturation irradiance corresponding to $P_{n\text{max}}$)	wheat	2289.38±83.38	1898.50±113.78	—	—
	Bean	1938.11±102.49	1942.86±97.59	—	—
电子传递饱和光强/($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Saturation irradiance corresponding to ETR)	wheat	—	—	1649.55±80.92	1699.63±201.45
	Bean	—	—	1945.16±195.12 a	1914.27±106.91 a
最大电子流 /($\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Maximum electron transport rate)	wheat	—	—	222.72±30.12 a	224.37±29.70 a
	Bean	—	—	266.90±12.45 a	271.90±27.02 a
决定系数(R^2) Coefficient of determination	wheat	0.998±0.000	—	0.997±0.002	—
	Bean	0.997±0.003	—	0.994±0.003	—

所有的数均表示为平均值加减标准差

3.2 光下暗呼吸速率(R_d)

光下, C_3 植物的碳代谢主要包括碳同化、光呼吸和暗呼吸。2% O_2 抑制了光呼吸, 0 $\mu\text{mol/mol}$ CO_2 则又抑制了光合碳同化(如果不考虑 CO_2 的回收利用), 而此时暗呼吸可正常进行^[27]。因此, 有光条件下, 2% O_2 和 0 $\mu\text{mol/mol}$ CO_2 时的表观光合速率可视为此时的光下暗呼吸速率(R_d) (图 2)。由图 2 可知, 0 $\mu\text{mol/mol}$ CO_2 下, 叶片的 R_d 随着光强的升高而降低: 从 50 到 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 小麦的 R_d 从 3.416 下降到 2.230 $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($P < 0.05$); 而大豆的 R_d 则从 3.230 下降到 1.861 $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ($P < 0.05$)。

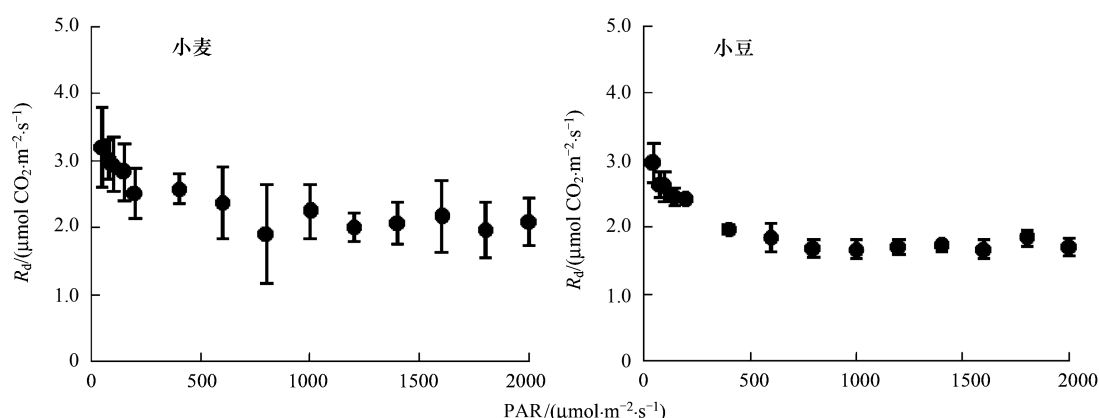


图 2 在 2% O_2 和 0 $\mu\text{mol/mol}$ CO_2 条件下, 小麦和大豆不同光强下的光下暗呼吸(R_d)

Fig.2 The rate of mitochondrial respiration in the light (R_d) of wheat and beans response to PAR at 2% O_2 and 0 $\mu\text{mol/mol}$ CO_2

目前, 光下暗呼吸的估算主要有基于气体交换数据测量的 Kok^[23]法和 Laisk^[24]法, 也有结合叶绿素荧光参数对其进行估算的报道^[28]。然而, 现有的估算方法均假设光下暗呼吸速率不受光强影响, 并认为光下暗呼吸速率小于其暗呼吸速率是由于光强抑制所致^[29]。Tcherkez 等^[30]认为抑制步骤有可能发生在己糖分子进入糖酵解途径和柠檬酸循环, 但该抑制机理至今尚不清楚。然而本文的试验结果表明, 0 $\mu\text{mol/mol}$ CO_2 下的 R_d 随着光强的变化而变化, 这说明现有关于光下暗呼吸的估算方法均存在一定的缺陷。

另外, 也有实验结果表明光下暗呼吸释放的 CO_2 大部分被光合作用直接回收利用, 该回收利用的部分与释放量之和接近暗呼吸速率, 从而认为光强并没有抑制暗呼吸速率^[31-32]。由此可见, 目前关于光下暗呼吸速率下降的原因及其准确估算均尚无定论。这将严重影响光合电子流分配及光呼吸速率(公式 3)等参数的计算。

3.3 光呼吸电子流分配

在 C_3 植物中, 光呼吸是非环式光合电子流分配的主要途径^[12]; 特别在 CO_2 限制的情况下, 光呼吸能保持相当的线性电子传递和光能利用^[33]。因此, 对光呼吸所分配电子流的定量研究对探讨电子流的分配显得尤为重要。比较公式(2)和(7), 可以看出传统方法($8 \times R_p$)低估了光呼吸所分配的电子流, 从而低估了光呼吸对光合作用的保护作用。

然而, 根据光呼吸测量值计算出的光呼吸电子流($12 \times R_p$), 与两种氧浓度下的电子传递速率差值(ΔJ_0)存在较大差异(图 3)。另外, 根据公式(5)计算出的光呼吸速率(估算值)与光呼吸测量值(即低氧法测量的光合速率差值)也存在较大差异: 不同光强下小麦的光呼吸测量值显著高于其估算值($P < 0.05$); 而大豆的光呼吸测量值在较低光强($< 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)下大于其估算值, 在较高光强($\geq 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)下则小于其估算值(图 4)。综合图 3 和图 4 的试验结果, 推测其原因是由于相对电子传递速率和绝对电子传递速率之间的差异造成。

传统仪器, 如 Li-6400 给出的电子传递速率是基于 PAR 拟合的(公式 1)。PAR 通常指 400—700 nm 的范围, 以 $\mu\text{mol photons s}^{-1} \text{m}^{-2}$ 为单位^[34]。Rappaport 等^[35]认为该光强单位很少有实际的实验意义, 因为如果不

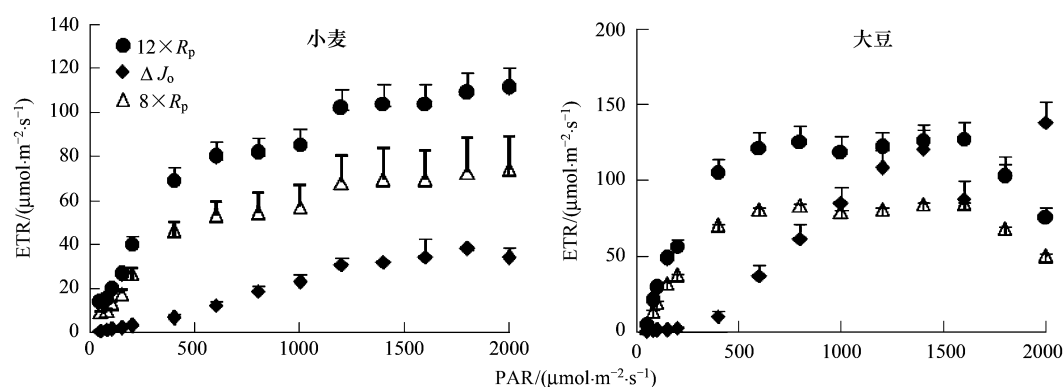


图3 两种方法对小麦和大豆不同光强下光呼吸分配电子流(ETR)的计算结果比较

Fig.3 The electron allocation of photorespiration of wheat and bean by two methods

$12 \times R_p$ 为新思路下光呼吸所分配的电子流, $8 \times R_p$ 为传统思路下光呼吸所分配的电子流, ΔJ_0 为 21% 和 2% O_2 下电子流之差

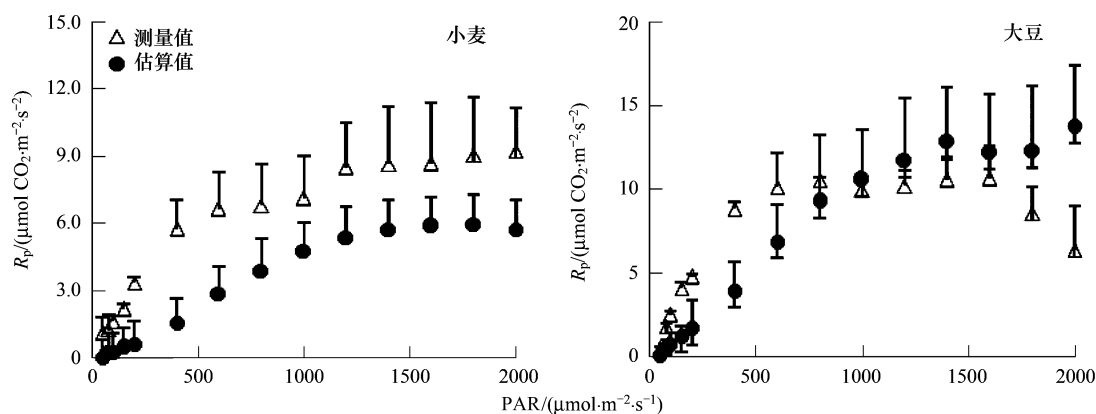


图4 传统方法对小麦和大豆光呼吸速率(R_p)的估算结果(估算值)与低氧法测量值之间的比较

Fig.4 Comparisons of photorespiration rate (R_p) of wheat and bean between estimated value and measured value

知道样品的实际吸收率就无法被可靠地转换为光化学速率。因此,采用类似方法得到的是相对电子传递速率,与叶绿素含量无关,本质上是在描述 PS II 反应中心电荷分离的相对频率,而通过气体交换参数换算而来的电子传递速率则为绝对电子传递速率。两者在数量关系上势必会存在差异。本次实验结果显示,通过气体交换算出的($12 \times R_p$)绝对电子传递速率整体上大于 Li-6400 测量出的相对电子传递速率(ΔJ_0),如果光呼吸 CO_2 存在回收利用,其差值还会更大。Schreiber 等^[36]以藻类为例的研究结果也显示绝对电子传递速率远大于相对电子传递速率。

3.4 其他电子传递速率

植物的光合作用是光合能量和底物相互偶联的氧化还原反应^[4]。光合电子流主要用于碳同化和光呼吸外,其他途径分配的电子流是否为常数或者可以忽略目前尚存在争议^[2,22]。Edwards 等^[37]认为氮代谢所需的能量非常小,而 Turpin 等^[38]认为植物的氮同化过程对 ATP 和 NADPH 的需求量要远远大于 CO_2 的同化过程对它们的需求量。迄今为止,尚没有建立一种绝对有效的定量方法来分析用于其他途径的电子流分配。

总之,传统计算电子流分配的方法主要存在以下问题:(1)低估了光呼吸每释放一个 CO_2 分子所消耗的电子数;(2)混淆了相对电子传递速率和绝对电子传递速率;(3)忽略了除碳同化和光呼吸外的其他电子流分配途径;(4)难以准确获取光下暗呼吸速率值;另外,还存在气体交换和叶绿素荧光的发生部位不一^[39]、光合速率与电子传递速率并非完全同步等问题均影响基于气体交换和荧光同步测量对光合电子流分配的准确估算。因此,植物光合电子流分配的准确估算尚需进一步研究。

参考文献 (References):

- [1] Logan B A, Demmig-Adams B, Adams WW III, Grace S C. Antioxidants and xanthophyll cycle-dependent energy dissipation in *Cucurbita pepo* L. and *Vinca major* L. allimated to four growth PPFs in the field. *Journal of Experimental Botany*, 1998, 49(328): 1869-1879.
- [2] Robinson J M. Does O_2 photoreduction occur within chloroplasts in vivo? *Physiologia Plantarum*, 1988, 72(3): 666-680.
- [3] Huppe H C, Turpin D H. Interaction of carbon and nitrogen metabolism in plant and algal cells. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1994, 45(1): 577-607.
- [4] 林植芳, 彭长连, 孙梓健, 林桂珠. 光强对 4 种亚热带森林植物光合电子传递向光呼吸分配的影响. *中国科学: C 辑*, 2000, 30(1): 72-77.
- [5] Sayed O H. Chlorophyll fluorescence as a tool in cereal crop research. *Photosynthesis Research*, 2003, 41(3): 321-330.
- [6] 关义新, 林葆, 凌碧莹. 光氮互作对玉米叶片光合色素及其荧光特性与能量转换的影响. *植物营养与肥料学报*, 2000, 6(2): 152-158.
- [7] Genty B, Briantais J M, Baker N R. The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects*, 1989, 990(1): 87-92.
- [8] Valentini R, Epron D, de Angelis P, Matteucci G, Dreyer E. *In situ* estimation of net CO_2 assimilation, photosynthetic electron flow and photorespiration in Tukey oak (*Q. cerris* L.) leaves: diurnal cycles under different levels of water supply. *Plant Cell and Environment*, 1995, 18(6): 631-640.
- [9] 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. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(392): 2393-2401.
- [10] Yin X Y, Struik P C. Theoretical reconsiderations when estimating the mesophyll conductance to CO_2 diffusion in leaves of C_3 plants by analysis of combined gas exchange and chlorophyll fluorescence measurements. *Plant Cell and Environment*, 2009, 32(11): 1513-1524.
- [11] 康华靖, 陶月良, 王立新, 叶子飘. 对植物气体交换和荧光测量数据进行拟合的方法比较——以大狼把草为例. *生物物理学报*, 2011, 27(10): 890-901.
- [12] Ye Z P. A new model for relationship between intensity and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica*, 2007, 45(4): 637-640.
- [13] Ye Z P, Yu Q. A coupled model of stomatal conductance and photosynthesis for winter wheat. *Photosynthetica*, 2008, 46(4): 637-640.
- [14] Epron D, Godard D, Cornic G, Genty B. Limitation of net CO_2 assimilation rate by internal resistances to CO_2 transfer in the leaves of two tree species (*Fagus sylvatica* L. and *Castanea sativa* Mill.). *Plant, Cell and Environment*, 1995, 18(1): 43-51.
- [15] Krall J P, Edwards G E. Relationship between photosystem II activity and CO_2 fixation in leaves. *Physiologia Plantarum*, 1992, 86(1): 180-187.
- [16] Ehleringer J, Pearcy R W. Variation in quantum yield for CO_2 uptake among C_3 and C_4 plants. *Plant Physiology*, 1983, 73(3): 555-559.
- [17] Major K M, Dunton K H. Variations in light-harvesting characteristics of the seagrass, *Thalassia testudinum*: evidence for photoacclimation. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2002, 275(2): 173-189.
- [18] Peterson R B. Partitioning of non-cyclic photosynthetic electron transport to O_2 -dependent dissipative processes as probed by fluorescence and CO_2 exchange. *Plant Physiology*, 1989, 90(4): 1322-1328.
- [19] Zelitch I. Control of plant productivity by regulation of photorespiration. *Bioscience*, 1992, 42(7): 510-516.
- [20] Cornic G, Briantais J M. Partitioning of photosynthetic electron flow between CO_2 and O_2 reduction in a C_3 leaf (*Phaseolus vulgaris* L.) at different CO_2 concentrations and during drought stress. *Planta*, 1991, 183(2): 178-184.
- [21] Taiz I, Zeiger E. 植物生理学 (第四版). 宋纯鹏, 王学路, 译. 北京: 科学出版社, 2009: 108-145.
- [22] 康华靖, 陶月良, 王立新, 叶子飘, 李红. 玉米和高粱用于碳同化和光呼吸的电子效率估算. *作物学报*, 2011, 37(11): 2039-2045.
- [23] Kok B. A critical consideration of the quantum yield of *Chlorella*-photosynthesis. *Enzymologia*, 1948, 13: 1-56.
- [24] Laisk A K. Kinetics of photosynthesis and photorespiration in C_3 plants. Nauka: Moscow, 1977: 76-23.
- [25] Larcher W. *Physiological Plant Ecology*. Berlin: Springer-Verlag, 1983: 105-127.
- [26] 李海东, 高辉远. 不同施氮量对杂交酸模叶片光合电子流分配的影响. *植物生理与分子生物学学报*, 2007, 33(5): 417-424.
- [27] Andersen I H, Dons C, Nilsen S, Haugstad M K. Growth, photosynthesis and photorespiration of *Lemna gibba*: response to variations in CO_2 and O_2 concentrations and photon flux density. *Photosynthesis Research*, 1985, 6(1): 87-96.
- [28] Yin X Y, Sun Z P, Struik P C, Gu J F. Evaluating a new method to estimate the rate of leaf respiration in the light by analysis of combined gas exchange and chlorophyll fluorescence measurements. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(10): 3489-3499.
- [29] Zou D H, Gao K S, Xiao J R. Dark respiration in the light and in darkness of three marine macroalgal species grown under ambient and elevated CO_2 concentrations. *Acta Oceanologica Sinica*, 2011, 30(1): 106-112.
- [30] Tcherkez G, Cornic G, Bligny R, Gout E, Ghashghaie J. *In vivo* respiratory metabolism of illuminated leaves. *Plant Physiology*, 2005, 138(3):

1596-1606.

- [31] Loreto F, Velikova V B, di Marco G. Respiration in the light measured by $^{12}\text{CO}_2$ emission in $^{13}\text{CO}_2$ atmosphere in maize leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2001, 28(11): 1103-1108.
- [32] Pinelli P, Loreto F. $^{12}\text{CO}_2$ emission from different metabolic pathways measured in illuminated and darkened C_3 and C_4 leaves at low, atmospheric and elevated CO_2 concentration. *Journal of Experimental Botany*, 2003, 54(388): 1761-1769.
- [33] Kozaki A, Takeba G. Photorespiration protects C_3 plants from photooxidation. *Nature*, 1996, 384(6609): 557-560.
- [34] Sakshaug E, Bricaud A, Dandonneau Y, Falkowski P G, Kiefer D A, Legendre L, Morel A, Parslow J, Takahashi M. Parameters of photosynthesis: definitions, theory and interpretation of results. *Journal of Plankton Research*, 1997, 19(11): 1637-1670.
- [35] Rappaport F, Béal D, Joliot A, Joliot P. On the advantage of using green light to study fluorescence yield changes in leaves. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 2007, 1767(1): 56-65.
- [36] Schreiber U, Klughammer C, Kolbowski J. High-end chlorophyll fluorescence analysis with the MULTI-COLOR -PAM. I. Various light qualities and their applications. *PAM Application Notes*, 2011, 1: 1-19.
- [37] Edwards G E, Baker N R. Can CO_2 assimilation in maize leaves be predicted accurately from chlorophyll fluorescence analysis?. *Photosynthesis Research*, 1993, 37(2): 89-92.
- [38] Turpin D H, Bruce D. Regulation of photosynthetic light harvesting by nitrogen assimilation in the green alga *Selenastrum minutum*. *FEBS Letters*, 1990, 263(1): 99-103.
- [39] Riichi O, Douwstra P, Fujita T, Chow W S, Terashima I. Intra-leaf gradients of photoinhibition induced by different color lights: implications for the dual mechanisms of photoinhibition and for the application of conventional chlorophyll fluorometers. *New Phytologist*, 2011, 191(1): 146-159.