

光强阶跃下番茄叶片光合系统的响应动态

边 江, 高志奎*

(河北农业大学园艺学院, 河北保定 071000)

摘 要: 在蓝光 LED 照射光强阶跃与反阶跃下, 采用 CIRAS-2 光合测试系统和 QE65000 光纤光谱仪, 同步测试分析了番茄叶片光合系统的 CO_2 吸收速率 P_n 、胞间 CO_2 浓度 C_i 、气孔导度 G_s 、叶绿素荧光 F_{680} 参数的动态响应。光强发生阶跃升高时, 各阶跃阶点或起点下番茄叶片 P_n 动态进程均呈现从原稳态到终稳态趋饱和和增加趋势, C_i 均与 P_n 呈镜像对称的变化趋势, G_s 均呈现轻微的先下降后回升的变化趋势, F_{680} 均呈现轻微起伏式骤然升高趋势; 而光强发生反阶跃下降时, 各反阶跃落点或起点下番茄叶片 P_n 的动态进程均与光强阶跃升高时相反。在 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的相同阶跃量下, 随着阶跃起点的增加, P_n 从原稳态至终稳态的增幅逐渐减小。综合分析表明, 在光强阶跃升高后, 通过对叶绿素荧光 F_{680} 动态变化计算的非饱和和激发光下的实际光化学效率 $Y(\text{II})'$ 随着光强阶跃量的增加呈现趋饱和和增加趋势, 这表明与光能电子传递速率有关的光强水平阶跃升高会给光合碳吸收提供更多的能量驱动力, 从而表现出 P_n 从原稳态到终稳态的趋饱和和增加; 而在光强阶跃升高后 G_s 均维持在较高水平, 虽在很短时间内有小幅下降波动, 但是对 CO_2 进入胞间以及 P_n 的动态进程无显著影响; 可是在光强阶跃升高后 C_i 下降幅度较大, 与光合暗反应对胞间 CO_2 的快速吸收消耗有关, 会对 P_n 的动态进程有一定程度影响。

关键词: 番茄; 动态光合; 光强阶跃; 叶绿素荧光

中图分类号: S 641.2

文献标识码: A

文章编号: 0513-353X (2011) 03-0457-08

Dynamic Response of Photosynthetic System to Light Intensity Step Change on Tomato Leaf

BIAN Jiang and GAO Zhi-kui*

(College of Horticulture, Agricultural University of Hebei, Baoding, Hebei 071000, China)

Abstract: With the step or anti-step change of blue light-emitting diode on tomato leaf, the dynamic course of the photosynthetic parameters including photosynthetic rate (P_n), intercellular CO_2 concentration (C_i), stomatal conductance (G_s) measured by using a CIRAS-2 of PP system and chlorophyll fluorescence deriving from 680 nm (F_{680}) measured by using Fiber Optic Spectrometer instrument (QE65000) were recorded and analyzed. When the intensity of blue light step rose, the dynamic process of rise-saturated trend for P_n , symmetrical trend for C_i as comparison with P_n , firstly decline then raise for G_s , as well as rapid increase for F_{680} from original stabilized state phases to new stabilized state phases were observed under each starting point or order point of light intensity. However, the opposite dynamic process for P_n , G_s , C_i and F_{680} were presented as comparison with step-rise of blue light under the intensity of blue light

收稿日期: 2010-10-25; 修回日期: 2011-03-07

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30571267); 河北省“十一五”科技支撑计划项目 (07220701D)

* 通信作者 Author for correspondence (E-mail: gaozhikui2005@163.com)

anti-step reduced. With the increasing of strating point, the increasing amplitude of P_n from original stabilized state phases to new stabilized statephases was gradually reduced under the same stepping quantum $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. According to the above analysis, the results showed that insignificant effect of G_s on the dynamic process of P_n and diffuseness of CO_2 into intercellular space, because the G_s was maintained at a high level with a slight decline for a short time after step rising of light intensity. The greater reduce of C_i owing to fast absorption and consumption by photosynthetic dark reaction remarkable impacted the dynamic course of P_n . And the actual light quantum yiled of PS II $Y(\text{II})'$ which calculated by dynamic changes of chlorophyll fluorescence F_{680} under unsaturated stimulate light show increasing trend of saturation with the increasing of light intensity step, this shows that the increasing of light intensity levels related to light electronic transfer rate provide more energy driving force for the regeneration of 1,5-ribulose biphosphate (RuBP), so the P_n show a increasing trend from the original to the final steady state.

Key words: tomato; dynamic photosynthesis; light intensity step; chlorophyll fluorescence

20世纪中期,特别是近20年来,围绕光能高效转化的机理,展开了大量的光合生理生态研究(Vu et al., 1983; Mott et al., 1984; Hand et al., 1993)。在广泛采用稳态法进行光合速率等有关光合参数的测定研究方面已经取得显著进展,包括光合速率对光强、温度、大气 CO_2 或胞间 CO_2 浓度的响应以及光合日变化对田间小气候因子的响应等(Hand et al., 1993)。然而,无论是露地还是日光温室,小气候因子特别是光强会呈现连续性或骤然性的变化,迫使植物叶片光合系统也呈现动态跟随响应或瞬态响应(高志奎等, 2005)。

动态光合研究起步晚于稳态光合,相关报道也极少。自从一些学者报道了从低 CO_2 或低光强转到饱和 CO_2 或饱和光强时动态光合的振荡现象(Laisk & Oja, 1972, 1976; Walker et al., 1983)之后, Laisk实验室对 CO_2 阶跃变化下动态光合的核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(rubisco)动力学响应,先后尝试了以碳转运、电子传递链或无机磷(Pi)再生供应等方面进行了不断探索。本实验室也观察到温室茄子光合非稳态性受到环境因子的影响(高志奎等, 2005),近来对 CO_2 阶跃变化下动态光合系统的反馈控制机制进行了探索。多年以来,在光斑下的光合动态响应(张小全和徐德应, 2000; 蔡志全等, 2003; 王荣和郭志华, 2007; 李烨和褚国英, 2009)也受到一些关注,如林木冠层下的光斑环境特征(Endler, 1993; 蒋高明, 2004)及植物叶片利用光斑光能的光合诱导(Robert, 1988; 蒋高明, 2004)、光斑光抑制(Pearcy, 1988, 1990; 蒋高明, 2004)、动态光合的光响应(Cui et al., 2009)等。然而,叶片光合机构对光斑或光阶跃的动态响应尚待进一步探索。

本试验中以番茄为试材,通过光强阶跃与反阶跃的起点和阶点以及阶跃量处理,测试光合系统的 CO_2 吸收、气孔运动、光系统II光化学活性的动态响应,研究光强阶跃下番茄叶片光合系统的动态响应特征,探索光合系统的光动态响应机制,以期进一步提高作物的光能利用效率并挖掘高产潜力。

1 材料与方方法

1.1 试材培养

供试品种为瑞士先正达公司‘保罗塔’番茄,于2010年2月2日在河北农业大学标本园日光温室内播种育苗,常规管理。于2010年3月25—30日选取长势健壮植株的顶数第3片叶,在光强阶跃处理下同步进行光合系统参数测定和叶绿素荧光 F_{680} 测定,均为4次重复测定。

1.2 光强阶跃处理

在光强阶跃阶点处理(处理 I)中, 将番茄叶片置于光合叶室内, 在大气 CO_2 浓度 (368 ± 6) $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 叶温 (28.0 ± 0.3) $^{\circ}\text{C}$, 光强 PAR_1 为 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 条件下待光合趋于稳定后, 再分别给予较高光强 PAR_2 , 即 $\text{PAR}_1 \rightarrow \text{PAR}_2$ 分别为 $200 \rightarrow 400$, $200 \rightarrow 600$, $200 \rightarrow 800$, $200 \rightarrow 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

类似地, 在光强阶跃起点处理(处理 II)中, $\text{PAR}_1 \rightarrow \text{PAR}_2$ 分别为 $200 \rightarrow 1000$, $400 \rightarrow 1000$, $600 \rightarrow 1000$, $800 \rightarrow 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 在光强反阶跃落点处理(处理 III)中, $\text{PAR}_1 \rightarrow \text{PAR}_2$ 分别为 $1000 \rightarrow 800$, $1000 \rightarrow 600$, $1000 \rightarrow 400$, $1000 \rightarrow 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 在光强反阶跃起点处理(处理 IV)中, $\text{PAR}_1 \rightarrow \text{PAR}_2$ 分别为 $1000 \rightarrow 200$, $800 \rightarrow 200$, $600 \rightarrow 200$, $400 \rightarrow 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 在相同阶跃量的处理(处理 V)中, $\text{PAR}_1 \rightarrow \text{PAR}_2$ 分别为 $200 \rightarrow 400$, $400 \rightarrow 600$, $600 \rightarrow 800$, $800 \rightarrow 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 其中的光强阶跃量均为 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

1.3 光合系统参数测定方法

采用 CIRAS-2 便携式光合测试系统(PP Systems, 英国)连体测定番茄叶片的净光合速率(P_n)、胞间二氧化碳浓度(C_i)、气孔导度(G_s)、光合有效辐射强度(PAR)、叶温(T_l)、大气 CO_2 浓度(C_a)。为了避免红光 LED 波长带宽对叶绿素荧光 F_{680} 的干扰, 光源选用蓝光 LED 灯(波长为 470 nm)。叶室温度由 CIRAS-2 自动调控。供气气体流速设定为 $200 \text{ mL} \cdot \text{min}^{-1}$ 。为了提高光合测试系统的快速响应性能, 将叶室气体出口与主机气体入口连接管由原来的 120 cm 缩短为 30 cm , 并设定自动记录时间间隔为 2 s 。

1.4 叶绿素荧光 F_{680} 测定方法

在蓝光 LED 光强阶跃处理下, 采用光纤光谱仪(QE65000, Spectrometer Ocean Optics, Inc. USA), 通过 QP400-2-SR 高级抗紫外曝光光纤连接 10 cm 长的光纤(直径 1 mm)插入光合叶室, 在 50 ms 积分时间下, 与光合测定同步记录波长为 680 nm 的叶绿素荧光值(F_{680})动态。在光强阶跃起点下读取稳态荧光 F_{t1} ; 在光强阶跃阶点下读取荧光峰值 F_p' (即非饱和和激发光下的最大荧光值)。据此计算光强阶跃时非饱和和激发光下的实际光化学效率 $Y(\text{II})' = (F_p' - F_{t1}) / F_p'$ 。

1.5 P_n 初响应斜率 K 和动态响应积 S 的计算

当光强发生阶跃变化后, P_n 从原稳态向终稳态的过渡过程中, 根据在 15 s 内的 P_n 初响应进程呈线性增加计算 P_n 初响应斜率 $K = \Delta P_n / \Delta t$; 根据在 60 s 内的 P_n 呈非线性增加, 计算 P_n 动态响应积 $S = \Sigma [(P_{n1} + P_{n2} - 2P_{n0})(t_2 - t_1) / 2]$ 。

2 结果与分析

2.1 番茄叶片光合系统对光强阶跃阶点和起点的动态响应

光强发生阶跃升高时, 在以光强起点为 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的各阶跃阶点下番茄叶片净光合速率(P_n)动态进程呈现从原稳态到终稳态趋饱和变化趋势(图 1, A-I)。随着阶跃阶点的升高, P_n 的终稳态值也不断升高。而胞间二氧化碳浓度 C_i 的变化趋势(图 1, A-II)与 P_n 呈镜像对称。然而, 光强阶跃各阶点下气孔导度 G_s 的变化趋势呈现轻微地先下降后回升的变化趋势(图 1, A-III)。在以光强阶点为 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的各阶跃起点下, 番茄叶片 P_n 、 C_i 和 G_s 的动态趋势(图 1, B)与光强阶跃各阶点的相类似。

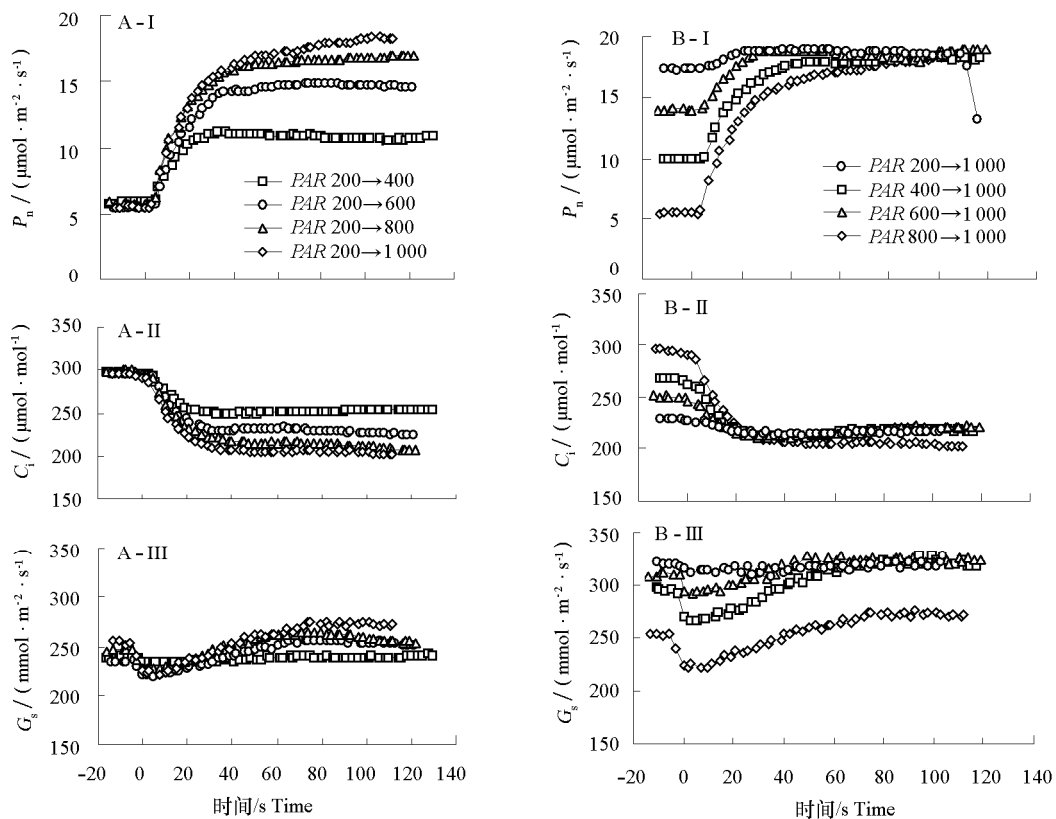


图 1 光强阶跃阶点 (A) 和起点 (B) 下番茄叶片净光合速率、胞间二氧化碳浓度、气孔导度的动态响应进程

Fig. 1 Dynamic response process of P_n , C_i and G_s in tomato leaf under step order point (A) or starting point (B) of light intensity

在以光强起点为 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的阶跃阶点下, 由图 1, A-I 计算的 P_n 初响应斜率 K 和动态响应积 S 随光强阶跃量的增加呈现趋饱和增加的趋势 (图 2, A); 在以光强阶点为 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的阶跃起点下, 由图 1, B-I 计算的 P_n 初响应斜率 K 和动态响应积 S 随光强阶跃量的增加呈线性增加的趋势 (图 2, B)。

光强发生阶跃时, 采用 QE-65000 光纤光谱仪同步监测番茄叶片的叶绿素荧光 F_{680} 动态进程呈现轻微起伏式骤然升高趋势 (图 3)。在不同阶点或不同起点下, 均呈现阶跃阶差越大, F_{680} 起伏越大的现象。对比图 1 可见, F_{680} 的起伏约在 6 s 后趋于终稳态, 而 P_n 和 C_i 则是在 60 s 后才趋于终稳态。

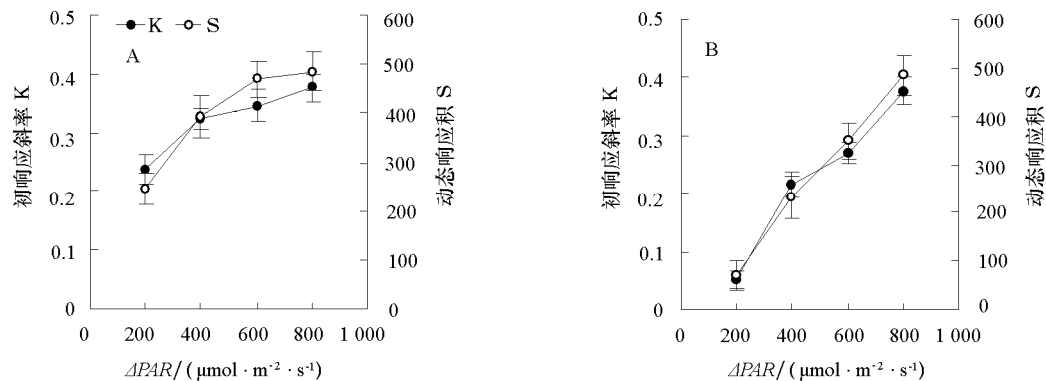


图 2 光强阶跃阶点 (A) 和起点 (B) 下番茄叶片 P_n 初响应斜率 K 和动态响应积 S 随阶跃量的变化

Fig. 2 Early response slope and dynamic response area of the tomato leaf under step order point (A) or starting point (B) of light intensity

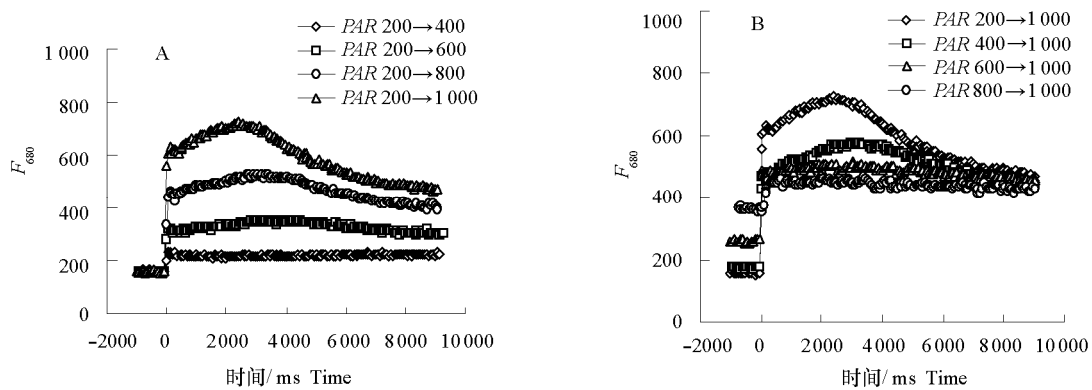


图 3 光强阶跃阶点 (A) 和起点 (B) 下番茄叶片叶绿素荧光 F_{680} 动态进程
Fig. 3 Dynamic response process of F_{680} in the tomato leaf under step order point (A) or starting point (B) of light intensity

在光强阶跃起点为 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 由图 3, A 计算的光强阶跃时非饱和激发光下的实际光化学效率 $Y(\text{II})'$ 随光强阶跃阶点的增加呈现趋饱和增加趋势 (图 4, A); 在光强阶点为 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 由图 2, B 计算的 $Y(\text{II})'$ 随光强阶跃起点的增加呈逐渐下降趋势 (图 4, B)。

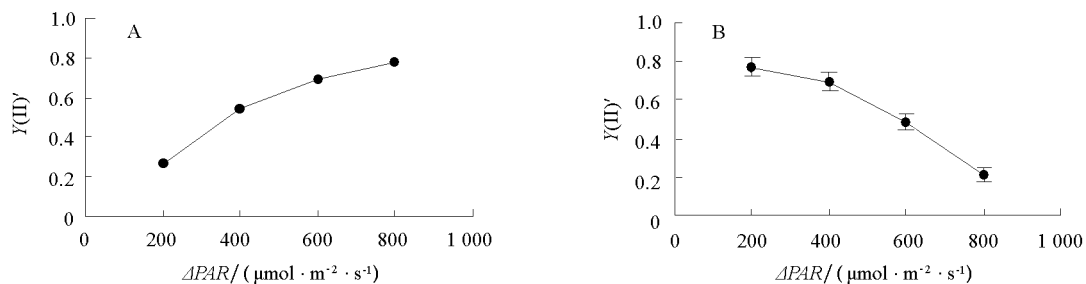


图 4 光强阶跃阶点 (A) 和起点 (B) 对番茄叶片非饱和激发光下的实际光化学效率 $Y(\text{II})'$ 的影响
Fig. 4 Effects of step order point (A) or starting point (B) of light intensity on the actual light quantum yield of PS II under unsaturated stimulate light

2.2 番茄叶片净光合速率对光强反阶跃落点和起点的动态响应

光强发生反阶跃下降时, 在以光强起点为 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的各反阶跃落点下番茄叶片 P_n 动态进程呈现从原稳态过渡到终稳态的变化趋势 (图 5, A) 与光强阶跃时相反。随着反阶跃落点的升高, P_n 的终稳态值也不断升高。在以光强落点为 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的各反阶跃起点下, 番茄叶片 P_n 与光强反阶跃各落点的相类似 (图 5, B)。

在以光强起点为 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的反阶跃落点下, 由图 4, A 计算的 P_n 初响应斜率 K 随光强反阶跃量的增加呈下降逐渐减弱的趋势; 动态响应积 S 随光强反阶跃量的增加呈上升逐渐减弱的趋势 (图 6, A)。

在以光强落点为 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的反阶跃起点下, 由图 4, B 计算的 P_n 初响应斜率 K 随光强反阶跃量的增加呈下降逐渐增强的趋势; 动态响应积 S 随光强反阶跃量的增加呈上升逐渐增强的趋势 (图 6, B)。

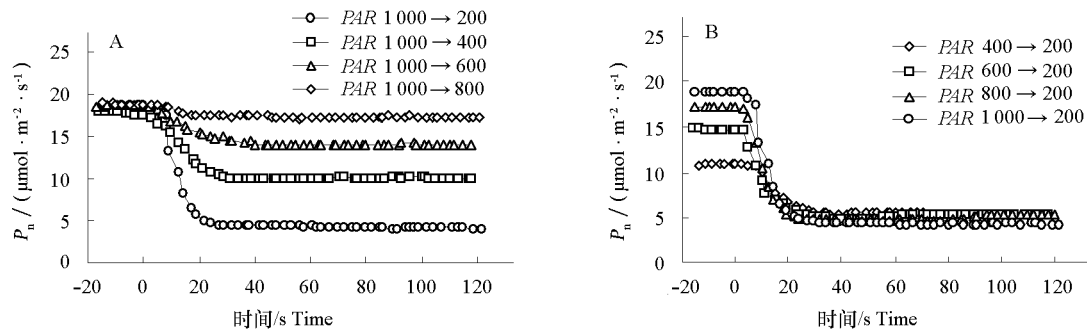


图 5 光强反阶跃落点 (A) 和起点 (B) 下番茄叶片净光合速率的动态响应进程

Fig. 5 Dynamic response process of P_n of the tomato leaf under the opposite intensity step order point (A) or starting point (B)

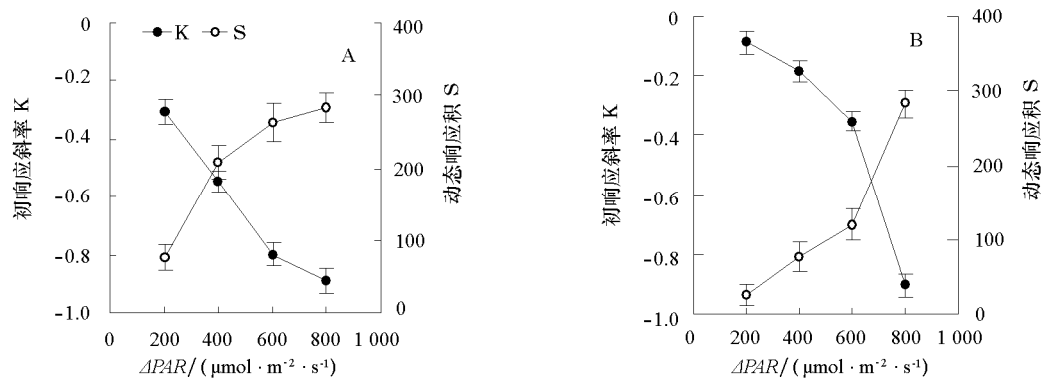


图 6 光强反阶跃落点 (A) 和起点 (B) 下番茄叶片 P_n 初响应斜率 K 和动态响应面积 S 随阶跃量的变化

Fig. 6 Early response slope and the dynamic response area of the tomato leaf under the opposite intensity step order point (A) or starting point (B)

2.3 光强相同阶跃量下番茄叶片净光合速率的动态响应

光强阶跃起点以相同阶跃量 ($200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 连续增加时, 番茄叶片净光合速率 (P_n) 动态进程呈现从原稳态到终稳态趋饱和变化趋势 (图 7, A)。随着阶跃起点的增加, P_n 从原稳态至终稳态的增幅逐渐减小。由图 7, A 计算的 P_n 初响应斜率 K 和动态响应面积 S 均呈现线性下降趋势 (图 7, B)。

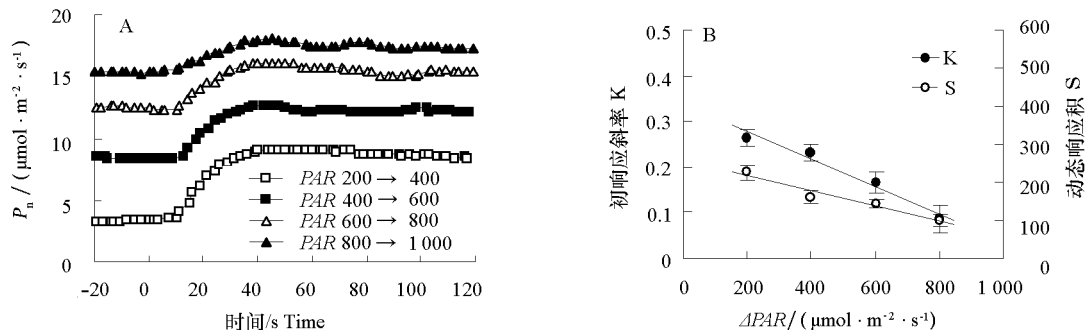


图 7 光强相同阶跃量下番茄叶片 P_n 动态进程以及 P_n 初响应斜率 K 和动态响应面积 S 随阶跃起点的变化

Fig. 7 Dynamic response process of P_n under the same light step (A) and early response slope and dynamic response area (B) of the tomato leaf

3 讨论

从卡尔文循环可见, 光合碳吸收能力主要与叶绿体内 rubisco 酶的羧化状况有关。这会与 CO_2 供应、rubisco 酶的数量与活性、RuBP 存贮与再生三者的限制有关。

光合作用的 CO_2 供应状况主要与 CO_2 浓度和 CO_2 供应途径的阻力有关, 主要包括大气 CO_2 浓度 C_a 、胞间 CO_2 浓度 C_i 、气孔导度 G_s 、叶肉导度 G_m 等 (Laisk & Oja, 1998)。本试验中, 在持续稳定的 C_a (368 ± 6) $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 供应状态下进行光合系统光响应动态测试结果表明, 在各光强阶跃下 G_s 均维持在较高水平 ($220 \sim 380 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 且在光强阶跃后的很短时间内 G_s 下降波动幅度较小, 在 $14 \sim 88 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间 (图 1), 这对 CO_2 进入胞间以及 P_n 的动态进程不会有显著影响; 而在各光强阶跃下 C_i 下降幅度较大, 在 $40 \sim 140 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 之间 (图 1), 这与光合暗反应对胞间 CO_2 的快速吸收消耗有关, 对 P_n 的动态进程会有一定程度的影响。然而, 在光强阶跃下 C_i 的下降是否叶片边界层阻力 r_a 对 CO_2 进入气孔的影响有关尚待探索。

光在光合作用系列酶的活化调节方面发挥着重要作用 (Mott et al., 1984)。在光强发生阶跃变化后的短时间内 (100 s 左右), 在 rubisco 酶的数量与活性方面, 主要是 rubisco 酶的活性影响着光合碳吸收能力。本试验中, 在 $200 \sim 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 的光强下进行阶跃变化的光合动态响应测试, 来保证 rubisco 酶等光合系列酶的活化状态 (孙谷畴 等, 2001)。

Laisk和Oja (1998) 在向日葵叶片光合对 CO_2 阶跃升高的动态响应分析中认为, P_n 的振荡与RuBP池中的消耗和再生不平衡有关, 因为 CO_2 骤然升高后数秒内初始羧化速率会超过RuBP的再生速率导致RuBP存贮量迅速衰减。Farquhar和von Caemmerer (1981, 1982) 以及Collatz等 (1990) 通过FvCB光合生化模型研究认为, RuBP的再生速率直接与光能电子传递速率有关。在光合作用的 CO_2 阶跃响应动态生化模型研究中也表明RuBP的再生速率明显受限于卡尔文循环中的系列酶接触反应速率 (高志奎 等, 2010)。因此, 在稳态光合中, RuBP池中的存贮、消耗与再生三者间的平衡关系与光强水平有关。从而推测, 在动态光合中原稳态下RuBP池的存储量会因光强的骤然阶跃升高引起的rubisco羧化速率骤然增加而迅速消耗。本试验中, 光强发生阶跃变化后, P_n 从原稳态向终稳态的过渡呈现趋饱和变化趋势 (图1), 其在15 s内的 P_n 初响应呈线性增加 (当PAR为 $200 \rightarrow 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, $P_n = 0.4607t + 7.1152$, $r = 0.948^{**}$ 。其中, $t = 0 \sim 15 \text{ s}$), 其初响应斜率K的大小可能与原稳态光强水平下RuBP存储量的多少有关; 而在15 ~ 60 s内的 P_n 动态响应呈非线性增加 (当PAR为 $200 \rightarrow 1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, $P_n = -0.0032t^2 + 0.3484t + 7.5775$, $r = 0.934^{**}$ 。其中, $t = 15 \sim 60 \text{ s}$), 其动态响应积S的大小可能与RuBP存储和再生有关。因此推测, 光强发生阶跃后的 P_n 动态响应涉及到RuBP存贮池的消耗与再生关系, 该方面有待深入研究。另外, 从本研究可见, 在光强阶跃升高后, 通过叶绿素荧光 F_{680} 动态变化计算的非饱和和激发光下的实际光化学效率 $Y(\text{II})'$ 随着光强阶跃量的增加呈现趋饱和增加趋势 (图3, A、B), 这表明光强阶跃量的增加会给卡尔文循环中的RuBP再生提供更多的能量驱动力。

References

- Collatz G J, Berry J A, Farquhar G D, Pierce J. 1990. The relationship between the rubisco reaction mechanism and models of photosynthesis. *Plant Cell Environ*, 13, 219 - 225.
- Cai Zhi-quan, Cao Kun-fang, Zheng Li. 2003. Photosynthetic induction in seedlings of six tropical rainforest tree species. *Acta Phytoecologica Sinica*, 27 (5): 617 - 623. (in Chinese)
- 蔡志全, 曹坤芳, 郑 丽. 2003. 6种热带雨林木本植物幼苗光合诱导的研究. *植物生态学报*, 27 (5): 617 - 623.
- Cui Xiaoyong, Gu Song, Wu Jing, Tang Yanhong. 2009. Photosynthetic response to dynamic changes of light and air humidity in two moss species

- from the Tibetan Plateau, *Ecol Res*, 24: 645 – 653.
- Endler J A. 1993. The color of light in forests and its implications. *Ecological Monograph*, 63: 1 – 27.
- Farquhar G D, von Caemmerer S. 1981. Electron transport limitation on the CO₂ assimilation rate of leaves: A model and some observations in *Phaseolus vulgaris* L.//Akoyunoglou G. Proceeding of the fifth international congress on photosynthesis. Vol. IV. Balaban: Philadelphia (USA): 163 – 175.
- Farquhar G D, von Caemmerer S. 1982. Modelling of photosynthetic responses to environmental conditions // Lange O L, Nobel P S, Osmond C B, Ziegler H. *Physiological plant ecology II. Encyclopedia of Plant Physiology. New Series*, 12 (B): 550 – 587.
- Gao Zhi-kui, Gao Rong-fu, He Jun-ping, Wang Mei. 2005. Effect of environmental factors on unsteady-state photosynthesis in green-house aubergine. *Acta Horticulturae Sinica*, 32 (4): 624 – 627. (in Chinese)
- 高志奎, 高荣孚, 何俊萍, 王 梅. 2005. 环境因子对温室茄子光合非稳态性的影响. *园艺学报*, 32 (4): 624 – 627.
- Hand D W, Warren W J, Acock B. 1993. Effects of light and CO₂ on net photosynthetic rates of stands of aubergine and amaranthus. *Annals of Botany*, 71(3): 209 – 216.
- Jiang Gao-ming, Chang Jie, Gao Yu-bao, Li Yong-geng. 2004. *Plant ecophysiology*. Beijing: Higher Education Press: 75 – 80. (in Chinese)
- 蒋高明, 常 杰, 高玉葆, 李永庚. 2004. *植物生理生态学*. 北京: 高等教育出版社: 75 – 80.
- Laisk A, Oja V. 1972. Positive feedback and rhythmic phenomena in the pentose-phosphate cycle of photosynthesis. Moscow: Abstract of the Fourth International Biophysical Congress, sections XVI-XXV: 62.
- Laisk A, Oja V. 1976. Photosynthesis at CO₂ and light saturation in limited by the reaction of rubulose-diphosphate resynthesis. *Estonian Acad Science Publish*, 25 (2): 146 – 150.
- Laisk A, Oja V. 1998. Dynamics of leaf photosynthesis: Rapid-response measurements and their interpretations. Australia: CSIRO Publishing: 42 – 44.
- Li Ye, Chu Guo-yin. 2009. Study on progress of under-forest light environment and effects on economic plants' growth. *Shandong Forestry Science and Technology*, 2: 132 – 133. (in Chinese)
- 李 烨, 褚国英. 2009. 林下光环境研究进展及其对经济植物生长的影响. *山东林业科技*, 2: 132 – 133.
- Mott K A, Jensen R G, O'leary J W, Berry J A. 1984. Photosynthesis and ribulose 1,5-bisphosphate concentrations in intact leaves of *Xanthium strumarium* L. *Plant Physiology*, 76: 968 – 971.
- Pearcy R W. 1988. Photosynthetic utilisation of lightflecks by understory plants. *Aust J Plant Physiol*, 15: 223 – 238.
- Pearcy R W. 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 14: 421 – 453.
- Sun Gu-chou, Lin Zhi-fang, Lin Gui-zhu. 2001. The carboxylation rate of rubisco and activity of carbonic anhydrase in plants from a subtropical forest grown at different light intensity. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 19 (4): 304 – 310. (in Chinese)
- 孙谷畴, 林植芳, 林桂珠. 2001. 不同光强下生长的几种亚热带森林树木的 Rubisco 羧化速率和碳酸酐酶的活性. *武汉植物学研究*, 19 (4): 304 – 310.
- Vu C U, Allen L H, Bowes G. 1983. Effects of light and elevated atmospheric CO₂ on the ribulose bisphosphate carboxylase activity and ribulose bisphosphate level of soybean leaves. *Plant Physiology*, 73 (3): 729 – 734.
- Walker D A, Sivak M N, Prinsley R T, Cheesborough J K. 1983. Simultaneous measurement of oscillations in oxygen evolution and chlorophyll a fluorescence in leaf pieces. *Plant Physiology*, 73 (3): 542 – 549.
- Wang Rong, Guo Zhi-hua. 2007. Photosynthetic responses of *Schima superba* grown in different light regimes of subtropical evergreen broadleaf forest. *Forest Research*, 20 (5): 688 – 693. (in Chinese)
- 王 荣, 郭志华. 2007. 木荷幼苗对常绿阔叶林不同光环境的光合响应. *林业科学研究*, 20 (5): 688 – 693.
- Zhang Xiao-quan, Xu De-ying. 2000. Response of net photosynthetic rate in 18-year-old China fir shoots to lightflecks. *Acta Phytocologica Sinica*, 24 (5): 534 – 540. (in Chinese)
- 张小全, 徐德应. 2000. 杉木中龄林针叶光合作用对光斑的响应. *植物生态学报*, 24 (5): 534 – 540.