

木薯光合—光响应曲线的模型拟合比较*

刘子凡¹, 魏云霞², 黄洁^{2**}

(1. 海南大学 热带农林学院, 海南 海口 570228;

2. 中国热带农业科学院 热带作物品种资源研究所, 农业部木薯种质资源保护与利用重点实验室, 海南 儋州 571737)

摘要:【目的】找出木薯光合—光响应曲线的最佳拟合模型, 为其生理生态研究和栽培技术提供依据。【方法】采用 Li-6400 便携式光合系统, 测定 3 个不同生育时期的木薯光响应曲线, 分析比较指数函数、直角双曲线、非直角双模型和修正直角双曲线 4 种模型的拟合效果。【结果】3 个生育时期 4 种模型的决定系数 R^2 均大于 0.990, 即 4 种模型对光响应曲线的拟合精度都较好; 其中修正直角双曲线模型的决定系数最大, 均方误差 MSE、平均绝对误差 MAE 和赤池信息量准则 AIC 最小, 最大净光合速率 P_{nmax} 、光饱和点 LSP、光补偿点 LCP 和暗呼吸速率 R_d 光合参数与实测值最为接近, 即 3 个不同生育时期的最佳光响应曲线模型为修正直角双曲线模型; 由修正直角双曲线模型计算出木薯在 3 个不同生育时期的最大量子效率 α 在 0.048 ~ 0.090 之间, P_{nmax} 在 21.75 ~ 22.37 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 之间, LSP 在 2 140.25 ~ 2 866.15 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 之间, LCP 在 61.48 ~ 95.23 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 之间。【结论】修正直角双曲线模型是拟合木薯光合—光响应曲线的最佳模型。

关键词: 木薯; 光合作用; 光响应曲线; 模型拟合

中图分类号: S 533.01

文献标识码: A

文章编号: 1004-390X (2018) 04-0611-06

Model Selection for Fitting Photosynthetic Light Response Curves of Cassava

LIU Zifan¹, WEI Yunxia², HUANG Jie²

(1. Institute of Tropical Agriculture and Forestry, Hainan University, Haikou 570228, China;

2. Tropical Crops Genetic Resources Institute, Keys Laboratory of Protection and Utilization of Cassava Germplasm Resources, Ministry of Agriculture, Danzhou 571737, China)

Abstract: [Purpose] In order to provide references for cassava's cultivation techniques and physiological ecology research, the best photosynthetic response curve model for cassava was studied. [Method] The photosynthesis light response curve was measured in three growth stages using the Li-6400 portable photosynthesis system. Four light response curve models, including exponential function model, rectangular hyperbolic model, non-rectangular hyperbolic model and modified rectangular hyperbolic model, were applied to fitting its light response curve. [Results] All of the determinant coefficients of four models in three growth stages were larger than 0.990, which meant that above four models could fit well the photosynthesis light response curves. The determinant coefficients of modified rectangular hyperbolic model was maximum, MSE, MAE and AIC were minimum,

收稿日期: 2017-07-29

修回日期: 2017-12-15

网络出版时间: 2018-07-12

*基金项目: 农业农村部现代农业产业技术体系建设专项资金 (CARS-11-hnhj)。

作者简介: 刘子凡 (1975—), 男, 江西余干人, 博士, 副教授, 主要从事热带作物生理生态研究。

E-mail: jiangxilaobao@163.com

**通信作者 Corresponding author: 黄洁 (1966—), 男, 广东湛江人, 硕士, 研究员, 主要从事木薯高产高效栽培研究。

E-mail: hnhjcn@163.com

网络出版地址: [http://dx.doi.org/10.12101/j.issn.1004-390X\(n\).201707033](http://dx.doi.org/10.12101/j.issn.1004-390X(n).201707033)

the estimated values such as the maximum of net photosynthetic rate (P_{nmax}), light saturation point (LSP) and light compensation point (LCP) and dark respiration rate (R_d) by the modified rectangular hyperbolic model were most close to the measured values, so the modified rectangular hyperbolic model was the most proper photosynthetic response curve model for cassava in three growth stages. The fitted initial quantum yield, P_{nmax} , LSP and LCP were 0.048–0.090, 21.75–22.37, 2 140.25–2 866.15 and 61.48–95.23 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, respectively in three growth stages of cassava by modified rectangular hyperbola model. [**Conclusion**] Modified rectangular hyperbola model should be used to estimate photosynthetic light-response curve parameters for cassava.

Keywords: cassava; photosynthesis; light response curve; curve fitting

光合作用是植物生长发育和产量形成的基础,测定光响应曲线有助于分析环境因子对植物生长、发育和光合产物积累的影响^[1]。目前常用的模型有指数函数模型、直角双曲线模型、非直角双曲线模型和修正直角双曲线模型。每种绿色植物均能做出光合—光响应曲线^[2],但是不同植物对光照强度变化的敏感程度及响应方式差异较大,其最适光合—光响应曲线模型也不相同。不同模型拟合得出的参数差异较大^[3-4],导致在应用上对参数的解释存在分歧。

木薯 (*Manihot esculenta* Crantz) 是世界三大薯类作物之一,前人对木薯光合—光响应曲线的模拟都是采用指数模型进行^[5-6],没有考虑所选用的模型是否适合,结果不免带有一定的片面性和局限性,而应用多种模型对木薯光响应曲线进行拟合的研究目前仍尚未报道。为此,采用 4 种不同的模型拟合木薯 3 个不同生育时期的光响应曲线,比较由不同模型计算的生理参数和实测值之间的差异,找出最优拟合模型,可为选择适合的光响应模型及科学栽培理论提供参考与依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于海南省儋州市中国热带农业科学院热带作物品种资源研究所试验基地 (N19.5°, E109.5°),地处热带季风气候区,多年平均温度 23.1℃,多年平均降雨量为 1 486 mm;花岗岩发育成的砖红壤,有机质 10.5 g/kg,碱解氮 58.3 mg/kg,速效磷 59.1 mg/kg,速效钾 153 mg/kg, pH 4.82。

1.2 供试材料

木薯品种为华南 8 号 (SC8)。2016 年 3 月

19 日种植,株行距为 0.8 m×0.8 m。选择在幼苗期 (植后 55 d)、块根形成期 (植后 100 d) 和块根膨大期 (植后 130 d) 3 个不同生育时期进行测定。

1.3 数据测量

选择晴朗天气,在 09:30—11:30 测定。采用美国 LI-COR 公司 Li-R6400-R02B,红蓝光源设定光合有效辐射梯度 2 400、2 000、1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、100、50、20、0 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$;在光响应曲线测定前,将叶片放置于 1 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 光强下诱导 30 min。改变光照强度后,最少稳定时间设定为 180 s,当测量结果变异率<0.05 时,由仪器自动记录。为保持测定环境的稳定性,设定 CO₂ 浓度为当前大气 CO₂ 浓度:即 (400±20) $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,叶温为 (32±1)℃,相对湿度变化范围为 36%~52%。每个生育时期随机选择木薯植株上层顶端往下第 4 片功能叶的中间小叶,取 4 株光合数据的平均值。

1.4 光响应曲线模型及其拟合

试验数据由 Excel 2007 进行初步处理,模型分析参考文献^[7]进行。

1.4.1 指数模型

指数模型 (exponential function model, EFM) 的数学表达式如下:

$$\text{净光合速率 } P_n(I) = P_{nmax}(1 - e^{-\frac{\alpha I}{P_{nmax}}}) - R_d \quad (1)$$

式中, I 为光量子通量密度, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$; P_n 为净光合速率, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$; α 为初始量子效率; P_{nmax} 为最大净光合速率, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$; R_d 为暗呼吸速率, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。

表观量子效率 AQE 可通过对 $I \leq 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 的光响应数据进行直线回归,直线回归方程的斜率即为 AQE^[8]。

$$\text{光补偿点LCP} = \frac{P_{n\max} \ln(1 - \frac{R_d}{P_{n\max}})}{\alpha} \quad (2)$$

要估算饱和光强 LSP (亦称光饱和点), 需假设光合速率为 $0.9P_{n\max}$ 或 $0.99P_{n\max}$ 所对应的光强为饱和光强^[9]。

$$\text{LSP} = \frac{P_{n\max} \ln(0.1 - \frac{R_d}{P_{n\max}})}{-\alpha} \quad (3)$$

$$\text{LSP} = \frac{P_{n\max} \ln(0.01 - \frac{R_d}{P_{n\max}})}{-\alpha} \quad (4)$$

式 (3) 是假设光合速率为 $0.9P_{n\max}$ 所对应的饱和光强; 式 (4) 是假设光合速率为 $0.99P_{n\max}$ 所对应的饱和光强。

1.4.2 非直角双曲线模型

非直角双曲线模型 (non-rectangular hyperbola model, NRHM) 的数学表达式如下:

$$P_n(I) = \frac{\alpha I + P_{n\max} - \sqrt{(\alpha I + P_{n\max})^2 - 4\theta\alpha IP_{n\max}}}{2\theta} - R_d \quad (5)$$

式中, θ 为非直角双曲线的凸度, $0 \leq \theta \leq 1$; 凸度越大, 曲线的弯曲程度越大。其他参数意义同上。表观量子效率 AQE 计算同上。

$$\text{LCP} = \frac{R_d(R_d\theta - P_{n\max})}{\alpha(R_d - P_{n\max})} \quad (6)$$

$$\text{LSP} = \frac{P_{n\max} + R_d}{\text{AQE}} \quad (7)$$

1.4.3 直角双曲线模型

直角双曲线模型 (rectangular hyperbola model, RHM) 的数学表达式如下:

$$P_n(I) = \frac{\alpha IP_{n\max}}{\alpha I + P_{n\max}} - R_d \quad (8)$$

参数意义同上。

$$\text{LCP} = \frac{R_d \cdot P_{n\max}}{\alpha(P_{n\max} - R_d)} \quad (9)$$

光饱和点 LSP 估算方法同非直角双曲线模型。

1.4.4 修正直角双曲线模型

修正直角双曲线模型 (modified rectangular hyperbola model, MRHM) 又称光响应叶子飘新模型, 数学表达式如下:

$$P_n(I) = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I - R_d \quad (10)$$

式中, β 和 γ 为系数, $\text{m} \cdot \text{s} / \mu\text{mol}$ 。表观量子效率

AQE 计算方法同指数模型。其他参数意义同上。若 $\beta > 0$, 则光合参数光饱和点 LSP、光补偿点 LCP、最大净光合速率 $P_{n\max}$ 均可用 (11)、(12)、(13) 求出^[10]; 否则亦无法直接求出 LSP 和 $P_{n\max}$ 。

$$\text{LSP} = \frac{\sqrt{(\alpha + \gamma)/\beta} - 1}{\gamma} \quad (11)$$

$$\text{LCP} = \frac{\alpha - \gamma R_d - \sqrt{(\gamma R_d - \alpha)^2 - 4\alpha\beta R_d}}{2\alpha\beta} \quad (12)$$

$$P_{n\max} = \alpha \left(\frac{\sqrt{(\beta + \gamma)} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 - R_d \quad (13)$$

1.5 模型评价指标

方程拟合精度的高低可用决定系数 R^2 的大小来判定^[11]。但是, 决定系数的差异并不能判断各个模型的优劣, 因为只要给模型加上足够的项数, 就可以使 R^2 等于 1^[12], 故还需通过其他拟合参数来判断各模型对测定结果拟合的优劣。增加自由参数的数目能提高模型拟合的优良度, 通过 AIC 值的大小可以寻找到更好地解释数据且包含最少自由参数的模型^[13]。MSE 和 MAE 越小, 说明计算值越接近观测值^[14]。所以, 可增加采用均方误差 MSE、平均绝对误差 MAE 和赤池信息量准则 AIC 三个参数。

$$\text{MSE} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2 \quad (14)$$

$$\text{MAE} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n |y_i - \hat{y}_i| \quad (15)$$

$$\text{AIC} = 2n + n \ln \frac{\sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2}{n} \quad (16)$$

式中, y_i 和 \hat{y}_i 分别代表观测值和拟合值; n 为观察数。

2 结果与分析

2.1 不同生育时期木薯叶片的光响应曲线的拟合

将木薯 3 个生育时期的光响应曲线的实测值与 4 种模型的拟合值进行作图 (图 1) 可知: 不同光强下的拟合点与实测点都较为接近。在光照强度 $I < 500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 4 种模型拟合的光响应曲线变化趋势基本一致, 且各数据点的拟合值与实测值基本重叠, 差异较小; 当光照强度 $I >$

2 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 4 种模型各数据点的拟合值与实测值之间的差异不同, 唯有采用 MRHM 拟合值与实测值之间的差异不大。

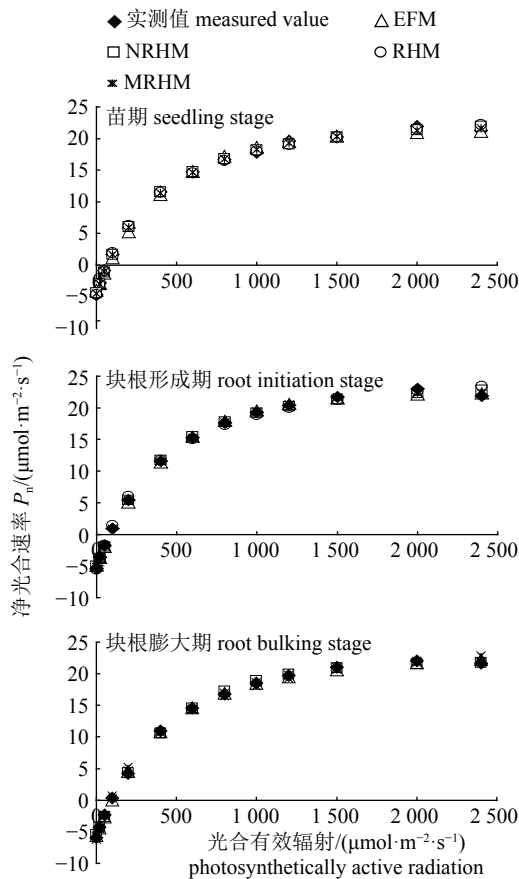


图 1 3 个不同木薯生育时期的光合—光响应曲线
Fig. 1 Photosynthetic light response curves of cassava in three stages

4 种光响应曲线模型的拟合优良度见表 1, 各个模型无论是在哪个生育时期决定系数 R^2 均大于 0.990, 说明 4 个模型对光响应曲线的拟合精度都较好。MRHM 的决定系数在 3 个生育时期均为最大, $R^2>0.999$, 以 MRHM 的拟合精度最佳; 从 MSE、MAE 和 AIC 值可知: 无论在哪个生育时期, MRHM 的 MSE、MAE 和 AIC 均最小。故综合来看, 采用 MRHM 拟合的优良度最佳。

2.2 不同生育时期木薯叶片的光响应特征参数

4 种模型计算出的光合参数与实测值比较见表 2。光合作用过程中最大量子效率 α 在 0.08 ~ 0.125 之间, 而 4 种模型拟合得出 α 在 0.048 ~ 0.090 之间, 小于理论上的最大值, 是合理的; 无论是在哪一个生育时期采用 NRHM 和 RHM 拟合得到的 $P_{n\max}$ 均大于实测值, LSP 远低于实测值, LCP 和 R_d 与实测值相接近; 采用 EFM 拟合得到的 $P_{n\max}$ 与实测值较接近, 但 LSP、LCP 和 R_d 均小于实测值, 且若假定 $0.99P_{n\max}$ 计算 LSP, 则无法得到饱和光强 LSP, 也就是说该模型存在一定的人为性。唯有采用 MRHM 拟合得到的 $P_{n\max}$ 、LSP、LCP 和 R_d 与实测值都较为接近。

3 讨论

为保证估测光合参数的准确性和可比性, 必须对不同的光响应模型的优劣与适用性进行分析。直角双曲线模型、非直角双曲线模型是没有极值的函数, 光饱和点 LSP 的计算需借助于通过低光强阶段的线性方程拟合得出, 导致 LSP 明显

表 1 4 种光响应曲线模型的拟合优良度
Tab. 1 Goodness of fit for four light response curves models

| 生育时期 growth stage | 模型 models | MSE | MAE | AIC | R^2 |
|--------------------------------|-----------|-------|-------|---------|---------|
| 苗期 seedling stage | EFM | 0.253 | 0.404 | 8.132 | 0.997 6 |
| | NRHM | 0.101 | 0.237 | -3.751 | 0.998 8 |
| | RHM | 0.135 | 0.274 | -0.023 | 0.998 5 |
| | MRHM | 0.076 | 0.229 | -7.446 | 0.999 2 |
| 块根形成期 root initiation stage | EFM | 0.135 | 0.305 | 0.006 | 0.998 7 |
| | NRHM | 0.154 | 0.287 | 1.693 | 0.998 6 |
| | RHM | 0.342 | 0.459 | 12.034 | 0.996 8 |
| | MRHM | 0.065 | 0.183 | -9.634 | 0.999 4 |
| 块根膨大期 root bulking stage | EFM | 0.092 | 0.252 | -5.077 | 0.999 1 |
| | NRHM | 0.091 | 0.258 | -5.220 | 0.999 1 |
| | RHM | 0.266 | 0.396 | 8.797 | 0.997 5 |
| | MRHM | 0.042 | 0.175 | -15.300 | 0.999 6 |

表 2 不同模型计算出的 3 个不同木薯生育时期的生理参数和观测值比较

Tab. 2 Comparison between the light response characteristic parameter values fitted by four models and the measured data of cassava in three stages

| 生育时期 growth stage | 参数 parameter | α | $P_{\text{nmax}}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$ | $\text{LSP}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$ | $\text{LCP}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$ | $R_d/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$ |
|--------------------------------|-----------------|----------|---|--|--|---|
| 苗期 seedling stage | EFM | 0.049 | 21.24 | 1 362.88*/—** | 25.06 | 1.18 |
| | NRHM | 0.071 | 29.52 | 664.01 | 69.39 | 4.41 |
| | RHM | 0.085 | 30.96 | 697.87 | 65.43 | 4.70 |
| | MRHM | 0.077 | 21.75 | 2 866.15 | 68.14 | 4.46 |
| | ME | — | ≈21.92 | >2 400 | 50~100 | 4.72 |
| 块根形成期 root initiation stage | EFM | 0.051 | 22.43 | 1 322.54*/—** | 24.54 | 1.21 |
| | NRHM | 0.063 | 30.41 | 676.65 | 85.40 | 4.97 |
| | RHM | 0.090 | 33.61 | 750.04 | 75.38 | 5.61 |
| | MRHM | 0.072 | 22.37 | 2 140.25 | 81.99 | 5.14 |
| | ME | — | ≈23.01 | 2 000~2 400 | 100 | -5.38 |
| 块根膨大期 root bulking stage | EFM | 0.048 | 21.9 | 1 389.16*/—** | 26.66 | 1.24 |
| | NRHM | 0.061 | 30.55 | 727.94 | 99.52 | 5.55 |
| | RHM | 0.086 | 33.82 | 806.35 | 87.90 | 6.17 |
| | MRHM | 0.071 | 21.87 | 2 255.20 | 95.23 | 5.75 |
| | ME | — | ≈22.03 | 2 000~2 400 | ≈100 | 5.97 |

注: α 为表观量子效率, LCP 为光补偿点, LSP 为光饱和点, P_{nmax} 为最大净光合速率, R_d 为暗呼吸速率, ME 为实测值; “*” 假定净光合速率为 $0.9P_{\text{nmax}}$ 所对应的光强为光饱和点; “**” 假定净光合速率为 $0.99P_{\text{nmax}}$ 所对应的光强为光饱和点; “—” 表示无数据。

Note: α indicates apparent quantum efficiency, LCP indicates light compensation point, LSP indicates light saturation point, P_{nmax} indicates maximum net photosynthetic rate, R_d indicates dark respiration rate, ME indicates measured value; “*” indicates the light saturation point assumed that the net photosynthetic rate of $0.9P_{\text{nmax}}$; “**” is assumed that the net photosynthetic rate of $0.99P_{\text{nmax}}$ is corresponding to the light saturation point; “—” indicates no data.

低于实测值^[15-16], 最大净光合速率 P_{nmax} 较实测值偏大^[17]。而指数模型的 LSP、光补偿点 LCP 和暗呼吸速率 R_d 都较实测值偏低, 且若采用假定净光合速率为 $0.99P_{\text{nmax}}$ 所对应的光强则无法计算出 LSP。修正直角双曲线模型则解决了在低光强条件下和光抑制条件下的光响应问题^[18], 但该模型在叶片光非饱和状态下, 会由于 β 小于 0, 求解缺失 P_{nmax} 、LSP^[19]。本研究结果表明: 直角双曲线模型和非直角模型拟合的 P_{nmax} 较实测值明显偏高, LSP 明显较实测值低。由于实测的光响应曲线是一个存在光抑制的曲线, 采用修正直角双曲线模型拟合得到的参数 β 均大于 0, 因此, 可用该模型拟合木薯的光合—光响应曲线, 另外, 从拟合方程的决定系数 R^2 、均方误差 MSE、平均绝对误差 MAE 和赤池信息量准则 AIC 及其拟合值与实测值来看, 修正直角双曲线模型优良度最高。

自然界各种植物对光强的适应存在一定差异, 耐荫性植物与喜光性植物的光响应曲线不同^[20]。植物叶片的光饱和点与光补偿点反映了植物对光照条件的要求。前人研究表明: 植物暗反

应能力越强, 其光饱和点也越高^[21]。本试验由修正直角双曲线模型 MRHM 拟合得出 3 个不同生育时期木薯 LSP 为 2 140.25 ~ 2 866.15 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 数值较高, 中国南方正常天气情况下, 一般自然光达不到该光照强度, 即表明 SC8 木薯品种没有明显的“午休”现象, 符合阳生喜光作物的特性, 但这与前人模拟得到光饱和点 895.63 ~ 1 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ^[5]不相符。与此同时, 植物光补偿点的高低也是植物耐荫性评价的重要指标, 采用 MRHM 得出 LCP 为 68.14 ~ 95.23 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 比大部分 C_3 植物的 LCP 要低, 也符合喜光作物的特性。

光补偿点 LCP 能够反映不同品种对弱光的适应能力, 表观量子效率 (α) 反映光合机构机能的变化和叶片对弱光的利用能力。表观量子效率在一般在 0.040 ~ 0.070 之间, 本试验采用 MRHM 得出: LCP 为 68.14 ~ 95.23 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 比前人得出的 50 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ ^[5]要高, 说明其对弱光的利用能力较弱; 而表观量子效率 (α) 在 0.071 ~ 0.077 之间, 数值相对来说偏高, 说明其对弱光的利用能力较好。但叶子飘等^[15]认为: 通过拟合低光强条件下 [$\leq 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$] 叶片净光合速率

与光强之间的关系所得到的表观量子效率的值具有一定的人为性, 表观量子效率并非描述植物利用光能的一个理想指标。

最大净光合速率 (P_{max}) 是衡量叶片光合潜力的重要指标。大部分植物的暗呼吸速率 (R_d) 小于 $2 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ^[1], 叶片的旺盛生长和高温会引起暗呼吸速率提高^[22]。一般来说, 较高的暗呼吸速率会使得光合产物的消耗增加, 热带地区紫外线较强, 植物暗呼吸速率增加^[23], 可推测暗呼吸速率增加可能是植物对不良环境条件的一种适应。本试验由修正直角双曲线模型得到的木薯叶片暗呼吸速率在 $4 \sim 6 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 之间, P_{max} 在 $21.75 \sim 22.37 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。说明木薯有很强的光合潜力, 但大部分的光合产物被暗呼吸消耗掉, 木薯这种较强的暗呼吸速率可能是与热带的高温及测定时木薯的旺盛生长有关, 也可能是为了适应干旱等不良环境, 具体还有待于进一步研究。

[参考文献]

- [1] 蒋高明, 何维明. 一种在野外自然光照条件下快速测定光合作用—光响应曲线的新方法[J]. 植物学通报, 1999, 16(6): 712. DOI: [10.3969/j.issn.1674-3466.1999.06.017](https://doi.org/10.3969/j.issn.1674-3466.1999.06.017).
- [2] LACHAPELLE P P, SHIPLEY B. Interspecific prediction of photosynthetic light response curves using specific leaf mass and leaf nitrogen content: effects of differences in soil fertility and growth irradiance[J]. Annals of Botany, 2012, 109(6): 1149. DOI: [10.1093/aob/mcs032](https://doi.org/10.1093/aob/mcs032).
- [3] 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. DOI: [10.3969/j.issn.1000-1700.2007.06.001](https://doi.org/10.3969/j.issn.1000-1700.2007.06.001).
- [4] 闫小红, 尹建华, 段世华, 等. 四种水稻品种的光合光响应曲线及其模型拟合[J]. 生态学杂志, 2013, 32(3): 604.
- [5] 张振文, 郑永清, 叶剑秋, 等. 木薯叶片光合特性研究[J]. 西南农业学报, 2009, 22(2): 300. DOI: [10.3969/j.issn.1001-4829.2009.02.015](https://doi.org/10.3969/j.issn.1001-4829.2009.02.015).
- [6] 左应梅, 杨重法, 唐建, 等. ‘华南 8 号’木薯光合特性对土壤水分响应的研究[J]. 中国农学通报, 2011, 27(3): 107.
- [7] 李晓宇, 杨成超, 于雷, 等. DPS 软件在中缓 12 杨光响应曲线拟合中的应用[J]. 湖南林业科技, 2015, 42(3): 85.
- [8] 叶子飘. 光合作用对光和 CO_2 响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727.
- [9] 王满莲, 冯玉龙, 李新. 紫茎泽兰和飞机草的形态和光合特性对磷营养的响应[J]. 应用生态学报, 2006, 17(4): 602. DOI: [10.13287/j.1001-9332.2006.0122](https://doi.org/10.13287/j.1001-9332.2006.0122).
- [10] 韩瑞峰, 李建明, 胡晓辉, 等. 甜瓜幼苗叶片光合变化特性[J]. 生态学报, 2012, 32(5): 1471.
- [11] 张小全, 徐德应. 18 年生杉木不同部位和叶龄针叶光响应研究[J]. 生态学报, 2001, 21(3): 409.
- [12] MONTGOMERY D C. 实验设计与分析[M]. 汪仁官, 陈荣昭译. 北京: 中国统计出版社, 1998.
- [13] 朱世忠. 油松光合光响应曲线的模型拟合比较研究[J]. 山西大学学报(自然科学版), 2016, 39(4): 679. DOI: [10.13451/j.cnki.shanxi.univ\(nat.sci.\)2016.04.028](https://doi.org/10.13451/j.cnki.shanxi.univ(nat.sci.)2016.04.028).
- [14] 陈卫英, 陈真勇, 罗辅燕, 等. 光响应曲线的指数改进模型与常用模型比较[J]. 植物生态学报, 2012, 36(12): 1277.
- [15] 叶子飘, 于强. 光合作用光响应模型的比较[J]. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1356.
- [16] 廖小锋, 刘济明, 张东凯, 等. 野生小蓬竹的光合光响应曲线及其模型拟合[J]. 中南林业科技大学学报, 2012, 32(3): 124. DOI: [10.14067/j.cnki.1673-923x.2012.03.034](https://doi.org/10.14067/j.cnki.1673-923x.2012.03.034).
- [17] 朱永宁, 张玉书, 纪瑞鹏, 等. 干旱胁迫下 3 种玉米光响应曲线模型的比较[J]. 沈阳农业大学学报, 2012, 43(1): 3.
- [18] 叶子飘. 光合作用对光响应新模型及其应用[J]. 生物数学学报, 2008, 23(4): 710.
- [19] 王帅, 韩晓日, 战秀梅, 等. 不同氮肥水平下玉米光响应曲线模型的比较[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(6): 1403.
- [20] 王雁, 马武昌. 扶芳藤、紫藤等 7 种藤本植物光能利用特性及耐阴性比较研究[J]. 林业科学研究, 2007, 17(3): 305.
- [21] LONG S P, HUMPHRIES S, FALKOWSKI P G. Photoinhibition of photosynthesis in nature[J]. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1994, 45: 633. DOI: [10.1146/annurev.pp.45.060194.003221](https://doi.org/10.1146/annurev.pp.45.060194.003221).
- [22] 谢会成. 栓皮栋光合生理生态的研究[D]. 南京: 南京林业大学, 2002: 15.
- [23] 任健, 单贵莲, 代微然, 等. 紫外线 B 增强对滇杨、川杨光合参数及暗呼吸的影响[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2016, 31(1): 95. DOI: [10.16211/j.issn.1004-390X\(n\).2016.01.015](https://doi.org/10.16211/j.issn.1004-390X(n).2016.01.015).

责任编辑: 何馨成