

毛竹光响应模型适用性分析

张利阳¹, 温国胜¹, 王圣杰², 刘兆玲¹

(1. 浙江农林大学 浙江省森林生态系统碳循环与固碳减排重点实验室, 浙江 临安 311300; 2. 河北农业大学 林学院, 河北 保定 071000)

摘要: 为更好地开展毛竹 *Phyllostachys pubescens* 固碳研究, 筛选适合毛竹的光响应模型的基础性研究显得十分必要。以3年生毛竹叶片2009年1月-2010年1月光合响应曲线测定资料为基础, 利用非直角双曲线模型、直角双曲线模型、二次函数和指数方程4种方法, 对毛竹光响应曲线进行拟合。结果表明: 非直角双曲线模型与直角双曲线模型拟合的相关度最高, 均大于0.95, 指数方程次之, 二次函数最差; 但非直角双曲线模型与直角双曲线模型所求出的最大净光合速率(P_{\max})和暗呼吸速率(R_d)较实测值高, 指数模型的拟合结果准确, 但对暗呼吸速率(R_d)的拟合结果比实测值低; 二次函数所拟合的光饱和点(P_{1S})与暗呼吸速率(R_d)均不正确。建议计算 P_{1S} 和 P_{\max} 时使用指数方程, 计算表观光量子效率(Y_{AQ}), 光补偿点(P_{LC})和 R_d 时使用50~100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以下数值进行直线拟合。图1表2参22

关键词: 森林生态学; 毛竹; 光合生理; 光响应模型

中图分类号: Q945.79; S718.4 文献标志码: A 文章编号: 2095-0756(2011)02-0187-07

Four light-response models to estimate photosynthesis of *Phyllostachys pubescens*

ZHANG Li-yang¹, WEN Guo-sheng¹, WANG Sheng-jie², LIU Zhao-ling¹

(1. Key Laboratory of Carbon Cycling in Forest Ecosystems and Carbon Sequestration of Zhejiang Province, Zhejiang A & F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China; 2. College of Forestry, Agricultural University of Hebei, Baoding 071000, Hebei, China)

Abstract: The objective of this research was to determine the best light response model for *Phyllostachys pubescens*. Based on measurements of leaf photosynthesis response curves from January 2009 to January 2010, the light response curves for photosynthesis of *Ph. pubescens* were fitted to four different models: a non-rectangular hyperbolic model, a rectangular hyperbolic model, a quadratic function, and an exponential equation. Results of R^2 obtained from the four methods were in the order: non-rectangular hyperbolic model and rectangular hyperbola model ($R^2 > 0.95$) > exponential equation > quadratic function. Using the non-rectangular hyperbolic and rectangular hyperbolic models for maximum net photosynthetic rates (P_{\max}) and dark respiration rate (R_d), the calculated results were much greater than the measured data; whereas with the index model, P_{\max} was accurate and R_d was slightly lower than measured values. Also, a quadratic function was used to fit the light saturation point (P_{1S}) and R_d . Thus, an exponential equation could be used to calculate P_{1S} and P_{\max} with a linear fitting of Y_{AQ} , light compensation point (P_{LC}), and R_d using values following 100 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$. [Ch, 1 fig, 2 tab, 22 ref.]

Key words: forest ecology; *Phyllostachys pubescens*; photosynthetic physiology; light response model

收稿日期: 2010-07-06; 修回日期: 2010-10-19

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30771715, 30972397); 浙江农林大学研究生科研创新基金资助项目(2112009001)

作者简介: 张利阳, 从事植物生理生态学研究。E-mail: zhangliyong0528@163.com。通信作者: 温国胜, 教授, 博士, 从事植物生理生态学研究。E-mail: wgs@zafu.edu.cn

随着科学研究的深入和现代光合测定仪器的推广,越来越多的植物生理学和植物生态学以及农学、林学、园艺学和遗传学的研究均涉及叶片光合作用的测定^[1]。尤其是当今面对日益严重的全球气候变化问题,森林生态系统作为吸收二氧化碳、释放氧气的重要碳汇,对其光合特性的研究显得尤为重要。对测定的光响应数据进行拟合处理可以得出许多必要的光合参数,如最大净光合速率(P_{\max}),光补偿点(P_{LC})和光饱和点(P_{IS})等^[2]。这是人们深入研究植物光合特性,判断环境对植物影响的基础。现在主要采用的光响应拟合模型主要有非直角双曲线模型^[3-4]、直角双曲线模型^[5]、二次函数^[6]和指数方程^[7-8]等,尤其是非直角双曲线模型的使用率最高。它们各有优缺点,具有不同的适用范围,研究各物种在不同条件下的最适模型是准确估算植物气体交换参数的基础。毛竹 *Phyllostachys pubescens* 林是中国亚热带地区的主要植被类型之一,具有分布广,用途多,生长快,产量高的特点^[9]。目前,对毛竹林的初步研究发现,毛竹林在取得巨大的经济效益的同时,还具有很强的碳汇功能^[10]。无论地上生物量积累还是土壤固碳,其初级生产力均源于毛竹的光合作用。研究毛竹的光合作用特征,不仅有助于认识毛竹的丰产、增收机制,也有助于深刻认识毛竹林的碳循环过程及调控机制。对于毛竹光合响应模型的基础性研究目前仍为空白,因此,筛选适合毛竹的光响应模型对开展毛竹固碳研究具有重要的理论意义和实用价值。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地位于浙江省临安市青山湖畔岳山上。青山湖气候温暖湿润,光照充足,雨水丰沛,四季分明,属中亚热带季风气候。由于地形起伏,气候在垂直方向上变化较大,春秋季节短,夏冬季长,季节特征明显。年平均气温为 15.9 °C,极端最高气温为 41.2 °C,极端最低气温达-13.1 °C,全年降水量为 1 427.0 mm。

1.2 测定方法

2009年1月-2010年1月,在岳山山腰西南坡向,人工集约经营的毛竹纯林中设置 20 m × 20 m 的试验标准样地,毛竹株高 10 m 左右,林下无灌木层,草本层稀疏。在标准样地内选取 3 年生(属壮龄)、生长状况良好的毛竹样株 3 株,搭建试验观测塔进行测定。每月中旬选择晴朗无风的天气下,于上午 9:00-11:00 在中层(第 8~14 档枝条)南向枝条选取第 3~5 片成熟健康叶片作为测定叶,进行光响应曲线测定。保证所选叶片均长势相同,叶龄相对一致,重复测定数据 5 组·叶片⁻¹。设定光照强度梯度为: 2 000, 1 500, 1 000, 600, 300, 100, 50, 30, 10, 0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

1.3 数据处理

利用 SPSS 13.0 软件进行光响应曲线的拟合,利用 Excel 进行数据处理并作图。

1.3.1 非直角双曲线模型 绘制出 P_n-P_{AR} 曲线并用非直角双曲线模型^[11]进行拟合,拟合方程为:

$$kP^2(P_{AR}) - (aP_{AR} + P_{\max})P(P_{AR}) + aP_{AR}P_{\max} = 0. \quad (1)$$

当 $k \neq 0$ 时,解(1)式,并注意净光合速率等于总光合速率减去暗呼吸速率,即 $P_n(P_{AR}) = P - R_d$ 得:

$$P_n = \frac{aP_{AR} + P_{\max} - \sqrt{(aP_{AR} + P_{\max})^2 - 4akP_{AR}P_{\max}}}{2k} - R_d. \quad (2)$$

式(2)中: P_n 为净光合速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), P_{\max} 为光饱和时的最大净光合速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), P_{AR} 为光合有效辐射($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), R_d 为暗呼吸速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), a 为初始量子效率, k 为曲线凸度。

初始值设置如下: a 为 0.03, P_{\max} 为 5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, k 为 0.1($0 \leq k \leq 1$), R_d 为 0.5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。使用 Excel 规划求解,解当 $P_n = 0$ 时, P_{AR} 的值为 P_{LC} 的值。

1.3.2 直角双曲线模型 直角双曲线模型^[12]的表达式为:

$$P_n = \frac{aP_{AR}P_{\max}}{aP_{AR} + P_{\max}} - R_d. \quad (3)$$

初始值设置如下: a 为 0.03, P_{\max} 为 5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, R_d 为 0.5 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。使用 Excel 软件规划求解,当 $P_n = 0$ 时, P_{AR} 的数值为 P 的值。

1.3.3 二次函数 二次函数表达式运用顶点式:

$$P_n = a(P_{AR} - P_{LC})^2 + P_{\max}. \quad (4)$$

式(4)中： P_{LC} 为光补偿点 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。初始值设置如下： P_{LC} 为 $600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ， a 为 -0.03 ($a < 0$)， P_{max} 为 $5 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。当 $P_{\text{AR}} = 0$ 时， P_n 值的相反数为 R_d 。

1.3.4 指数方程 拟合 P_n-P_{AR} 曲线依据指数方程^[13]：

$$P_n = P_{\text{max}}(1 - C_0 e^{-aP_{\text{AR}}/P_{\text{max}}}) \quad (5)$$

式(5)中： C_0 为度量弱光下净光合速率趋于 0 的指标。初始值设置如下： P_{max} 为 $5 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ， a 为 0.03， C_0 为 1 ($C_0 > 0$)。当 $P_{\text{AR}} = 0$ 时， P_n 值的相反数为 R_d 。

用以下公式计算 P_{LC} ： $P_{LC} = P_{\text{max}} \ln(C_0)/a$ 。假定 P_n 达到 P_{max} 的 99% 的 P_{AR} 为 P_{IS} ，则： $P_{\text{IS}} = P_{\text{max}} \ln(100C_0)/a$ 。其中 P_{IS} 为光饱和点 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。

2 结果与分析

将 3 年生毛竹 12 个月的光响应曲线用 4 种不同的光响应曲线模型拟合，拟合效果如图 1，拟合参数结果如表 1 所示。由图 1 和表 1 可得出以下结果。

表 1 不同月份下不同度毛竹应用各模型拟合结果比较

Figure 1 Simulation results of different photosynthetic models of *Phyllostachys pubescens* in different months

测定 时间	非直角双曲线模型				直角双曲线模型				二次函数				指数模型				
	P_{max}	a	R_d	P_{LC}	P_{max}	a	R_d	P_{LC}	P_{max}	R_d	P_{IS}	P_{LC}	P_{max}	a	R_d	P_{LC}	P_{IS}
01-09	3.11	0.058	0.81	18.76	3.11	0.058	0.81	18.76	2.58	-0.16	1 015.15	-31.96	2.05	0.027	0.68	21.91	373.29
	0.29	0.023	0.26		0.26	0.018	0.23		0.41		168.27		0.19	0.008			
03-09	2.80	0.107	0.41	4.46	2.80	0.107	0.41	4.46	2.70	-0.98	1 041.52	-261.89	2.27	0.054	0.31	5.43	199.71
	0.10	0.014	0.09		0.09	0.013	0.08		0.50		130.40		0.05	0.005			
04-09	3.14	0.041	0.35	8.75	3.30	0.070	0.40	6.40	3.25	-0.86	1 219.00	-201.42	2.71	0.039	0.34	8.05	324.70
	0.06	0.003	0.05		0.13	0.010	0.12		0.45		165.63		0.02	0.002			
05-09	2.87	0.042	0.35	8.78	3.06	0.071	0.44	7.15	2.94	-0.54	1 023.72	-110.40	2.43	0.038	0.34	8.35	300.87
	0.16	0.010	0.12		0.16	0.015	0.14		0.43		188.01		0.06	0.003			
06-09	4.70	0.059	0.98	21.07	4.70	0.059	0.98	21.07	4.10	0.03	937.08	2.90	3.28	0.030	0.82	24.11	521.40
	0.13	0.005	0.08		0.08	0.005	0.07		0.52		88.15		0.13	0.004			
07-09	3.34	0.038	0.33	8.92	3.63	0.069	0.45	7.42	3.66	-0.55	890.89	-75.69	2.92	0.039	0.35	8.40	353.46
	0.26	0.012	0.18		0.25	0.020	0.22		0.47		84.45		0.09	0.005			
08-09	3.01	0.042	0.42	10.56	3.18	0.064	0.49	9.00	3.07	-0.42	897.50	-68.45	2.47	0.035	0.39	10.43	338.06
	0.08	0.006	0.06		0.10	0.008	0.09		0.44		94.76		0.04	0.002			
09-09	3.75	0.040	0.51	13.29	4.02	0.068	0.64	11.08	3.88	-0.53	1202.52	-90.69	3.12	0.037	0.51	12.84	404.61
	0.16	0.008	0.12		0.16	0.012	0.15		0.48		118.60		0.05	0.003			
10-09	4.24	0.049	0.72	15.62	4.24	0.049	0.75	18.60	4.07	-0.59	1421.45	-115.81	3.40	0.044	0.72	15.07	374.64
	0.14	0.007	0.11		0.14	0.007	0.12		0.57		294.93		0.05	0.002			
11-09	2.58	0.053	0.75	19.69	2.58	0.053	0.75	19.69	2.11	-0.03	958.78	-6.23	1.64	0.024	0.66	22.96	333.94
	0.09	0.009	0.07		0.07	0.006	0.07		0.35		129.11		0.08	0.004			
12-09	1.84	0.078	0.32	5.04	1.85	0.078	0.32	5.03	1.74	-0.48	849.46	-149.30	1.43	0.037	0.25	6.27	185.81
	0.12	0.042	0.10		0.09	0.015	0.09		0.35		124.66		0.06	0.005			
01-10	1.33	0.125	0.21	1.99	1.33	0.127	0.21	1.96	1.33	-0.50	876.97	-233.80	1.06	0.061	0.17	2.64	81.83
	0.04	0.003	0.03		0.03	0.002	0.03		0.23		91.82		0.05	0.003			

说明：表中 P_{max} 为最大净光合作用速率 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)， a 为初始量子效率， R_d 为暗呼吸速率 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)， P_{IS} 为光饱和点 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)， P_{LC} 为光补偿点 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。第 1 行数据为参数平均值，第 2 行为参数标准误差，依次类推。

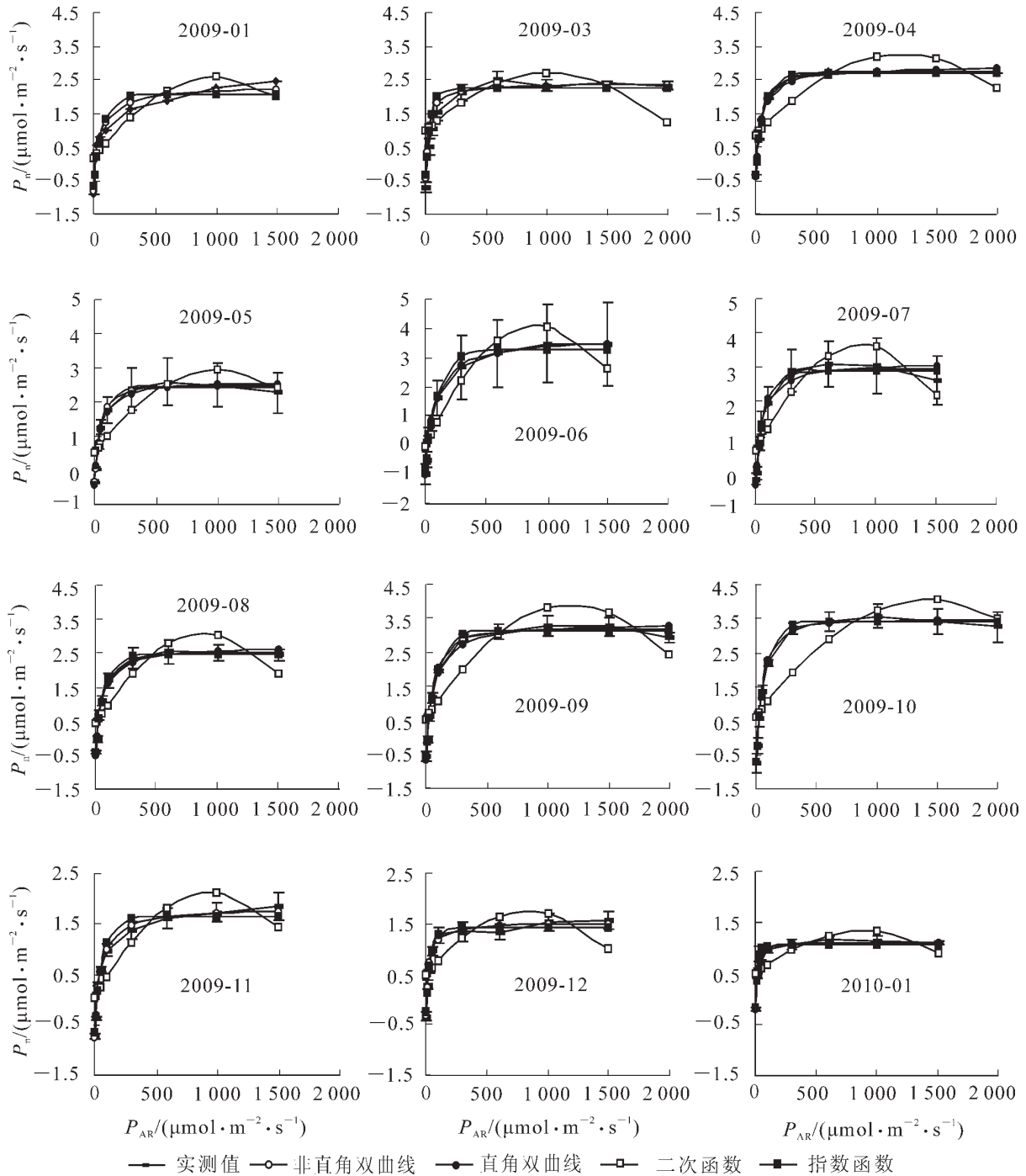


图1 2009年1月至2010年1月毛竹光响应曲线
Figure 1 Response curve of $P_{AR} - P_n$ from Jan. 2009 to Jan. 2010

2.1 拟合最大净光合速率 P_{max} 值结果分析

在各月份中，非直角双曲线模型拟合结果比直角双曲线模型拟合结果略大，但除8月外均不显著，其值为 $1.33 \sim 4.73 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。二次函数拟合 P_{max} 的结果也较大，4, 5, 7, 8, 9月份(属较热月份)的值甚至大于直角双曲线模型与非直角双曲线模型拟合结果，二次函数拟合的方差最大。指数模型对于光响应拟合的结果最小，比前3个模型的拟合结果约小 $0.5 \sim 1.0 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，最接近实测值，其方差也最小。对于 P_{max} 值的拟合结果，4个模型的差异不大，指数方程的拟合结果最佳。

2.2 拟合初始量子效率 a 值结果分析

二次函数不可以算出合适意义的 a 值。非直角双曲线模型拟合结果值为 $0.04 \sim 0.125$ 。直角双曲线模型的拟合结果在4, 5, 7, 8, 9月份大于非直角双曲线模型。由于计算方法的差异，指数模型的 a 值

均偏小，为 0.02 ~ 0.04，月份之间的差异很小。值得注意的是各模型中的 a 值并不是表观光量子效率 Y_{A0} ，只是各模型所可以表现出的特定的曲线初始斜率。在应用时， Y_{A0} 可以更好地诠释植物光合特征。

2.3 暗呼吸速率 R_d 值结果分析

各模型中的 R_d 值均为 P_{AR} 为 0 时的 P_n 值的相反数。二次函数所计算的 R_d 值最为不准确，除 6 月份外，均为负值。非直角双曲线模型与直角双曲线模型的拟合结果比实测值大约 0.2 ~ 0.3 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，其中直角双曲线更大。指数方程的拟合结果则比实测值小 0.1 ~ 0.3 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右。3 个模型的拟合结果均在可接受误差范围，另外，计算 R_d 值也可使用用来计算 Y_{A0} 的直线方程拟合结果进行推算。

2.4 拟合光补偿点 P_{LC} 与光饱和点 P_{LS} 值结果分析

据前人研究^[14]，用光响应观测资料利用非直角双曲线模型和直角双曲线模型计算的光饱和点不可靠。笔者没有利用这 2 个模型计算光饱和点。二次函数所拟合出的 P_{LS} 值相对较大，均大于 800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ，指数方程所拟合出的 P_{LS} 相对较为合理，为 81 ~ 521 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。由于测定叶片位于中层，数值相对较小。二次函数所拟合出的 P_{LC} 值为负，为错误结果。对于 P_{LC} 的拟合结果，指数方程 > 非直角双曲线模型 > 直角双曲线模型，指数方程和非直角双曲线模型均较接近与实测值。计算 P_{LC} 与 P_{LS} 值时，最好使用指数方程。但根据 P_{LC} 与 R_d 的实质意义，计算这 2 个参数最好使用同一个模型进行拟合，有利于进行比较。即均使用指数方程或均使用直线拟合。

2.5 曲线曲度与拟合度结果分析

从图 1 中可以直观地看出，10 个月中二次函数的曲度 > 指数方程的曲度 > 非直角双曲线模型的曲度 > 直角双曲线模型的曲度。曲度较小的 3 个模型的拟合度均较高（表 2），10 个月中的 R^2 值均在 0.900 以上。二次函数的拟合度较低，且月变化范围较大，1，3，12 月份的拟合度最低约为 0.500，6 月份的拟合度达到峰值，值为 0.848。

对于非直角双曲线模型、直角双曲线模型和指数方程自身而言，在春秋的拟合度高于其在夏冬的拟合度，指数方程对季节的敏感度更高。虽然二次函数更适合较热季节里表示光抑制现象，由于毛竹的光抑制现象并不十分明显，所以拟合度并没有超过其他 3 个模型。

3 结论与讨论

前人对其他植物的光响应模型进行了研究，不同的植物使用不同的模型其拟合度和与实测值的匹配度存在一定的差异。在本研究中，非直角双曲线模型与直角双曲线模型拟合的相关度最高，均大于 0.950，指数模型次之，为 0.921 ~ 0.977，二次函数最差。但有研究表明直角双曲线模型和非直角双曲线模型在实际应用过程中，会出现饱和和光照强度远低于实际测量值，而最大光合速率远大于实际测量值，并且无法处理光抑制条件下的光响应数据^[15]。本研究发现，非直角双曲线模型与直角双曲线模型所求出的最大净光合速率 (P_{max})，暗呼吸速率 (R_d) 较实测值略高，而指数模型对暗呼吸速率 (R_d) 的拟合结果比实测值略低。二次函数在拟合光响应曲线时会出现暗呼吸速率远低于实验测量值^[16]，或暗呼吸速率的拟合值为负或出现植物没有光补偿点的现象^[17]。但也有人认为，二项式回归拟合地被竹的光饱和点 (P_{LS}) 较为准确^[18]。对于毛竹的研究结果与高峻等^[17]对丹参 *Salvia miltiorrhiz* 的研究相符，毛竹除 6 月份以外，均出现暗呼吸速率、光补偿点的拟合值为负的现象。因此，进行物种内部平行比较时，从拟合度的角度上进行分析，指数方程、非直角双曲线模型、直角双曲线模型拟合毛竹光响应曲线的拟合度均大于 0.9，都可以选用，其中非直角双曲线模型最佳。但非直角双曲线模型所拟合出的 P_{max} 值偏大，而且具有不能算出实际意义的 P_{LS} 值等缺陷。相比之下，指数方程对于 P_{LS} 和 P_{max} 拟合结果更加接近实测值，

表 2 不同月份不同模型的拟合度

Table 2 R^2 of four model in different months

月份	非直角双 曲线模型	直角双曲 线模型	二次函数 模型	指数方程 模型
2009-01	0.967	0.967	0.774	0.921
2009-03	0.994	0.994	0.486	0.991
2009-04	0.999	0.991	0.688	0.998
2009-05	0.991	0.984	0.738	0.993
2009-06	0.998	0.998	0.848	0.986
2009-07	0.983	0.972	0.796	0.987
2009-08	0.998	0.995	0.765	0.997
2009-09	0.994	0.989	0.786	0.995
2009-10	0.996	0.996	0.733	0.997
2009-11	0.995	0.995	0.768	0.976
2009-12	0.985	0.985	0.536	0.976
2010-01	0.974	0.975	0.496	0.938

P_{LC} 和 R_d 的拟合偏差也较小, 建议对毛竹光响应曲线进行拟合时使用指数方程, 再使用 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以下数值进行直线拟合计算 Y_{AQ} , 作为数据补充。或使用指数方程计算 P_{LS} 和 P_{max} , 使用 $100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 以下数值进行直线拟合计算 Y_{AQ} , P_{LC} 和 R_d 。对于夏季的高温干旱期, 若毛竹的光抑制现象明显, 可采用二次函数进行拟合。

另外, 对于光响应曲线的拟合也可以运用其他模型, 有研究结果表明: 运用多项式回归方程拟合光响应曲线相关性较高, 而且高次多项式的相关性呈现增大的趋势, 拟合效果更为理想^[19-20]。也有很多人开始尝试新的模型^[21], 拟合效果也较好^[22]。光合响应模型模拟也可以采用分段函数^[5-6], 一般分为直线上升、曲线上升、饱和和光抑制等3个部分^[5]或弱光阶段与强光阶段2个部分^[6], 抛开复杂性, 分段函数还是可以较为准确地反映光响应实质。如对毛竹的光响应曲线采用分段函数拟合, 可以运用光响应曲线上光能利用效率的下降位点来界定植物表观光合速率随光强呈线性增长的弱光区域^[6], 计算得毛竹的弱光阶段界限 F_{PAR} 为 $50 \sim 100 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。对于光抑制不明显的毛竹而言, 更宜采取2段拟合, 即光合有效辐射 $\leq F_{PAR}$ 的数值为直线上升阶段, 可用直线方程拟合, 光合有效辐射 $> F_{PAR}$ 的数值为曲线上升阶段, 可用指数方程、非直角双曲线模型或直角双曲线模型进行拟合。由于光响应曲线模型研究的基础性与必要性, 对于光响应曲线模型的探索与适用性分析还有待进一步研究。

参考文献:

- [1] 许大全. 光合作用测定及研究中一些值得注意的问题[J]. 植物生理学通讯, 2006, **42** (6): 1163 - 1167.
XU Daquan. Some noteworthy problems in measurement and investigation of photosynthesis [J]. *Plant Physiol Commun*, 2006, **42** (6): 1163 - 1167.
- [2] LAROCQUEG R. Coupling a detailed photosynthetic model with foliage distribution and light attenuation functions to compute daily gross photosynthesis in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) stands [J]. *Ecol Model*, 2002, **148** (3): 213 - 232.
- [3] 卜令铎, 张仁和, 常宇, 等. 苗期玉米叶片光合特征对水分胁迫的响应[J]. 生态学报, 2010, **30** (5): 1184 - 1191.
BU Lingduo, ZHANG Renhe, CHANG Yu, et al. Response of photosynthetic characteristics to water stress of maize leaf in seeding [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, **30** (5): 1184 - 1191.
- [4] 王凯, 朱教军, 于立忠. 光环境对胡楸幼苗生长与光合作用的影响[J]. 应用生态学报, 2010, **21** (4): 821 - 826.
WANG Kai, ZHU Jiaojun, YU Lizhong. Effects of light environment on *Juglans mandshurica* seedlings growth and photosynthesis [J]. *Chin Appl Ecol*, 2010, **21** (4): 821 - 826.
- [5] 郑有飞, 胡成达, 吴荣军, 等. 地表臭氧浓度增加对冬小麦光合作用的影响[J]. 生态学报, 2010, **30** (4): 847 - 855.
ZHENG Youfei, HU Chengda, WU Rongjun, et al. Experiment with effects of increased surface ozone concentration upon winter wheat photosynthesis [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, **30** (4): 847 - 855.
- [6] 段爱国, 张建国, 何彩云, 等. 干热河谷主要植被恢复树种干季光合相应生理参数[J]. 林业科学, 2010, **46** (3): 68 - 73.
DUAN Aiguo, ZHANG Jianguo, HE Caiyun, et al. Characteristic parameters of light response of photosynthesis of main tree for vegetation restoration in dry season in dry-hot river valley [J]. *Sci Silv Sin*, 2010, **46** (3): 68 - 73.
- [7] 刘玉梅, 王云诚, 于贤昌, 等. 黄瓜单叶净光合速率对二氧化碳浓度、温度和光照强度响应模型[J]. 应用生态学报, 2007, **18** (4): 883 - 887.
LIU Yumei, WANG Yuncheng, YU Xianchang, et al. Mathematic models of cucumber net photosynthesis rate responding to CO_2 concentration, temperature, and illumination intensity [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2007, **18** (4): 883 - 887.
- [8] 许皓, 李彦, 谢静霞, 等. 光合有效辐射与地下水位变化对柽柳属荒漠灌木群落碳平衡的影响[J]. 植物生态学报, 2010, **34** (4): 375 - 386.
XU Hao, LI Yan, XIE Jingxia, et al. Influence of solar radiation and groundwater table on carbon balance of phreatophytic desert shrub *Tamarix* [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2010, **34** (4): 375 - 386.
- [9] 周国模, 吴家森, 姜培坤. 不同管理模式对毛竹林碳储量的影响[J]. 北京林业大学学报, 2006, **28** (6): 51 - 55.

- ZHOU Guomo, WU Jiasen, JIANG Peikun. Effects of different management models on carbon storage in *Phyllostachys pubescens* forests [J]. *J Beijing For Univ*, 2006, **28** (6): 51 – 55.
- [10] 林琼影, 陈建新, 杨淑贞, 等. 毛竹的气体交换特征[J]. 浙江林学院学报, 2008, **25** (4): 522 – 526.
LIN Qiongying, CHEN Jianxin, YANG Shuzhen, *et al.* Gas exchange with *Phyllostachys pubescens* on Mount Tianmu, Zhejiang Province [J]. *J Zhejiang For Coll*, 2008, **25** (4): 522 – 526.
- [11] CALNEL M G R, THORNLEY J H M. Temperature and CO₂ responses of leaf and canopy photosynthesis: a clarification using the non-rectangular hyperbola model of photosynthesis [J]. *Ann Bot*, 1998, **82**: 883 – 892.
- [12] LEWIS J D, OLSZYK D, TINGEYD T. Seasonal patterns of photo-synthetic light response in Douglas-fir seedlings subjected to elevated atmospheric CO₂ and temperature [J]. *Tree Physiol*, 1999, **19** (4–5): 243 – 252.
- [13] BASSMAN J, ZWIER J C. Gas exchange characteristics of populus trichocarpa populus deltoids and populus trichocarpa X. P. Deltoids clone [J]. *Tree Physiol*, 1991, **8**: 145 – 159.
- [14] 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探讨[J]. 植物生理与分子生物学学报, 2006, **32** (6): 691 – 696.
CHEN Genyun, YU Guanlu, CHEN Yue, *et al.* Exploring the observation methods of photosynthetic responses to light and carbon dioxide [J]. *J Plant Physiol Mol Biol*, 2006, **32** (6): 691 – 696.
- [15] 叶子飘, 于强. 光合作用光响应模型比较[J]. 植物生态学报, 2008, **32** (6): 1356 – 1361.
YE Zipiao, YU Qiang. Comparison of new and several classical models of photosynthesis in response to irradiance [J]. *J Plant Ecol*, 2008, **32** (6): 1356 – 1361.
- [16] 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 Yufeng, XIAO Langtao, TONG Jianhua, *et al.* Primary application on the non-rectangular hyperbola model for photosynthetic light-response curve [J]. *Chin Agric Sci Bull*, 2005, **121** (8): 76 – 79.
- [17] 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 Jun, MENG Ping, WU Bin, *et al.* Photosynthesis and transpiration of *Salvia miltiorrhiza* in tree-herb system of *Prunus dulcis* and *Salvia miltiorrhiza* [J]. *J Beijing For Univ*, 2006, **28** (2): 64 – 67.
- [18] 刘国华, 王福升, 丁雨龙, 等. 4 种地被竹光合作用日变化及光合光响应曲线[J]. 福建林学院学报. 2009, **29** (3): 258 – 263.
LIU Guohua, WANG Fusheng, DING Yulong, *et al.* Study on the photosynthetic dynamic variation of 4 dwarf bamboos [J]. *J Fujian Coll For*, 2009, **29** (3): 258 – 263.
- [19] 高志奎, 高荣孚, 何俊萍, 等. 日光温室茄子光合的数学模型模拟研究[J]. 河北农业大学学报, **28** (2): 44 – 47.
GAO Zhikui, GAO Rongfu, HE Junping, *et al.* Studies on photosynthetic simulation in greenhouse eggplant by regression model [J]. *J Agric Univ Hebei*, 2005, **28** (2): 44 – 47.
- [20] 高志奎, 高荣孚, 何俊萍, 等. 温室茄子(*Solanum melongena* L.)光合数学模型与光合生化模型模拟分析[J]. 生态学报, 2007, **27** (6): 2265 – 2271.
GAO Zhikui, GAO Rongfu, HE Junping, *et al.* Analysis of photosynthetic simulation by a biochemical model or mathematical model in greenhouse eggplant [J]. *Acta Ecol Sin*, 2007, **27** (6): 2265 – 2271.
- [21] 叶子飘, 于强. 一个光合作用光响应新模型与传统模型比较[J]. 沈阳农业大学学报, 2007, **38** (6): 771 – 775.
YE Zipiao, YU Qiang. Comparison of a new model of light response of photosynthesis with traditional models [J]. *J Shenyang Agric Univ*, 2007, **38** (6): 771 – 775.
- [22] 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 Zipiao. 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.