

土壤淹水条件下香附子光响应过程的模型比较

刘泽彬,程瑞梅*,肖文发,郭泉水,王 娜

(中国林业科学研究院 森林生态环境与保护研究所,国家林业局森林生态环境重点实验室,北京 100091)

摘要:利用直角双曲线模型、非直角双曲线模型和直角双曲线修正模型对三峡库区消落带土壤淹水条件下香附子光响应过程的测量数据进行了重新拟合,分析了不同光响应模型对香附子的适用性及香附子主要光响应参数对土壤淹水的适应规律。结果表明,非直角双曲线模型对常规水分管理组(CK)香附子植株光响应过程的拟合效果要优于直角双曲线模型和直角双曲线修正模型,而直角双曲线修正模型对淹水组(T1)香附子植株光合响应过程的拟合效果要优于其他2种模型。光响应参数的拟合效果则表现为:非直角双曲线模型对LCP和 R_d 的拟合效果最佳,直角双曲线修正模型对LSP和 P_{max} 的拟合效果最佳,而直角双曲线模型对这些光响应参数的拟合效果最差。受水淹影响,香附子的光合能力以及光适应能力减弱,出现了不同程度的光抑制现象,水淹90 d后,T1处理香附子植株叶片LCP和 R_d 分别比对照增加了56.9%和43.1%,而叶片LSP和 P_{max} 分别比对照降低了52.3%和47.4%。

关键词:淹水;香附子;净光合速率;光响应模型;光响应参数

中图分类号:S718.3 **文献标志码:**A **文章编号:**1001-7461(2014)04-0040-06

Comparison of Light Response Models of Photosynthesis in Leaves of *Cyperus rotundus* under Soil Flooding Conditions

LIU Ze-bin, CHENG Rui-mei*, XIAO Wen-fa, GUO Quan-shui, WANG Na

(Key Laboratory of Forest Ecology and Environment, State Forestry Administration; Research Institute of Forest Ecology, Environment and Protection, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China)

Abstract: We selected three light response models which were rectangular hyperbola model, non-rectangular hyperbola model and modified rectangular hyperbola model to fit the data of the photosynthesis of *Cyperus rotundus* under different flooding conditions in hydro-fluctuation belt of the Three Gorges Reservoir Area, and analyzed the applicability of different light response models in *C. rotundus* photosynthesis analysis under different flooding conditions and the adaption regulation of light response parameters to soil flooding. The results showed that non-rectangular hyperbola model for light response process of *C. rotundus* in normal soil water condition(control) was better than that of rectangular hyperbola model and modified rectangular hyperbola model, while the modified rectangular hyperbola model for light response process of *C. rotundus* in submersion condition(T1) was better than that of rectangular hyperbola model and non-rectangular hyperbola model. Among them, the non-rectangular hyperbola model best fit light compensation point(LCP) and dark respiration rate(R_d), modified rectangular hyperbola model best fit light saturation point(LSP) and maximum net photosynthetic rate(P_{max}), while rectangular hyperbola model worst fit these light response parameters. Photo-inhibition occurred significantly, and photosynthetic capacity was inhibited under soil flooding. Photo-inhibition occurred, light adaptation capacity weak-

收稿日期:2013-11-01 修回日期:2013-12-24

基金项目:十二五林业科技支撑计划课题“长江流域防护林体系整体优化与调控技术”(2011BAD38BO4)。

作者简介:刘泽彬,男,硕士研究生,研究方向:恢复生态学。E-mail:binarystar1989@163.com

*通信作者:程瑞梅,女,研究员,研究方向为:森林生态学、恢复生态学。E-mail:chengrm@caf.ac.cn

ened, and photosynthetic capacity was inhibited. After 90 days flooding, the LCP and R_d in the leaves of *C. rotundus* increased by 56.9% and 43.1% of control, respectively. While the LSP and $P_{n\max}$ in the leaves decreased by 52.3% and 47.4% compared with the control.

Key words: flooding; *Cyperus rotundus*; net photosynthetic rate; light response model; photosynthetic parameter

水淹是植物遭受的主要的非生物胁迫之一,由于降雨、融雪或者潮汐等自然现象以及水利水电设施的建设等人类活动都会造成水淹环境^[1-2]。水淹会引起植物生理方面的一系列改变,如光合作用的改变、根系营养元素的吸收、代谢以及激素平衡的改变等^[3]。其中光合作用是植物生长的基础,它的变化对植物能否适应和忍耐水淹环境至关重要。而由光合作用光响应曲线模拟获得的表观量子效率、最大净光合速率、光饱和点、光补偿点和暗呼吸速率等生理参数又是判定光合机构运转状况、光合作用能力、光合利用率以及受环境变化影响程度的重要指标^[4-5]。目前,国内外学者建立了多种不同的响应模型应用于不同植物光响应过程的拟合,但许多研究在选择光响应模型的时候并没有考虑到模型是否适合描述所研究植物的光响应过程,而直接应用进行拟合^[6],同时这些模型是否适用消落带长期遭受水分胁迫植物光响应过程的拟合,以及哪种光响应模型在消落带植物中更具优势,仍缺乏相应的研究。

经消落带植被调查发现,目前香附子(*Cyperus rotundus*)是三峡库区消落带主要存活的多年生草本植物之一,现已对香附子耐淹性及淹水条件下的种群特征、形态性状、光合特性^[7-8]等开展了一系列研究,但对土壤淹水条件下香附子光合作用的光响应过程的拟合以及不同光响应模型对消落带草本植物香附子的适用性缺乏足够的认识。本研究测定了香附子在土壤淹水条件下的光响应过程,利用直角双曲线模型、非直角双曲线模型以及直角双曲线修正模型对其进行拟合分析,通过定量比较选出三峡库区消落带香附子叶片的光合作用的最佳光响应模型,探讨香附子光合作用光响应过程主要参数对土壤淹水的适应规律,以期为三峡库区消落带植被恢复与重建提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

2007年4月刘旭^[7]等在三峡库区消落带(巫山段)采集香附子实生幼苗作为研究材料,在中国林科院全自动调控温室内对采集样本进行分蘖繁殖,温室内的气温与外部自然条件相近,相对湿度为60%~85%。待植株长势相对稳定后,选取长势相近的

香附子植株20株移栽至20 cm×17.5 cm的花盆中,每盆种植1棵,样土为:黑土:珍珠岩=4:1混合。将所有植株放入苗床上进行相同光照和水分管理,于2007年5月开展试验。

1.2 试验设计

将试验用苗分为2组^[7]:对照组CK(进行常规水分管理)和水淹组T1(水面在土壤表面上方1 cm左右),每个处理组各10盆,水淹组置于55 cm×40 cm×36 cm的水箱内,然后向水箱内注水,直到达到预定水面高度后停止注水。试验过程中每天傍晚补足由于蒸发而流失的水分。水淹处理为90 d。

1.3 光合作用光响应过程的测定

水淹结束后,利用Li-6400便携式光合测定仪测定香附子成熟功能叶净光合速率的光响应过程^[7-8],时间在8:00~12:00之间。通过绘制土壤淹水条件下香附子净光合速率的光响应曲线,根据实测数据点的走势估计光补偿点LCP、暗呼吸速率 R_d 、光饱和点LSP和最大净光合速率 $P_{n\max}$ 作为光响应参数的实测值与其他模型拟合值进行比较分析^[9]。

1.4 光响应曲线模型拟合

1.4.1 直角双曲线模型 光响应曲线的直角双曲线模型表达式为^[10]:

$$P_n(I) = \frac{\alpha I P_{n\max}}{\alpha I + P_{n\max}} - R_d \quad (1)$$

式中, $P_n(I)$ 为净光合速率, α 为初始量子效率, $P_{n\max}$ 为光饱和时最大光合速率, R_d 为暗呼吸速率, I 为光合有效辐射强度,即为文中的PAR。

若模型拟合较好,可采用以下公式计算光补偿点(LCP):

$$LCP = \frac{R_d \times P_{n\max}}{\alpha(P_{n\max} - R_d)} \quad (2)$$

直线 $y = P_{n\max}$ 与弱光下($PAR \leq 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)的线性方程相交,交点所对应x轴的数值即为光饱和点(LSP)^[4]。

1.4.2 非直角双曲线模型 光响应曲线的非直角双曲线模型表达式为^[11]:

$$P_n(I) = \frac{\alpha I + P_{n\max} - \sqrt{(\alpha I + P_{n\max})^2 - 4IakP_{n\max}}}{2k} - R_d \quad (3)$$

式中, k 为非直角双曲线的区角,取值为 $0 \leq k \leq 1$;

$P_n(I)$ 、 I 、 α 、 $P_{n\max}$ 、 R_d 同(1)式。

若模型拟合较好,可采用以下公式计算光补偿点(LCP):

$$LCP = \frac{R_d \times P_{n\max} - k \times R_d^2}{\alpha(P_{n\max} - R_d)} \quad (4)$$

直线 $y = P_{n\max}$ 与弱光下($PAR \leq 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)的线性方程相交,交点所对应 x 轴的数值即为光饱和点(LSP)^[4]。

1.4.3 直角双曲线修正模型 光响应曲线的直角双曲线模型表达式为^[12-13]:

$$P_n(I) = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} - R_d \quad (5)$$

式中, β 为光抑制项; γ 为光饱和项, 即 $\gamma = \alpha/P_{n\max}$; 其他参数同(1)式。

1.5 模型检验

为了能够更好的检验 3 种模型对光响应曲线及光响应参数拟合的精确度,选取 3 个误差指标(3 个参数)。

均方根误差($RMSE$)^[14]:

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{t=1}^n (y_t - \hat{y}_t)^2} \quad (6)$$

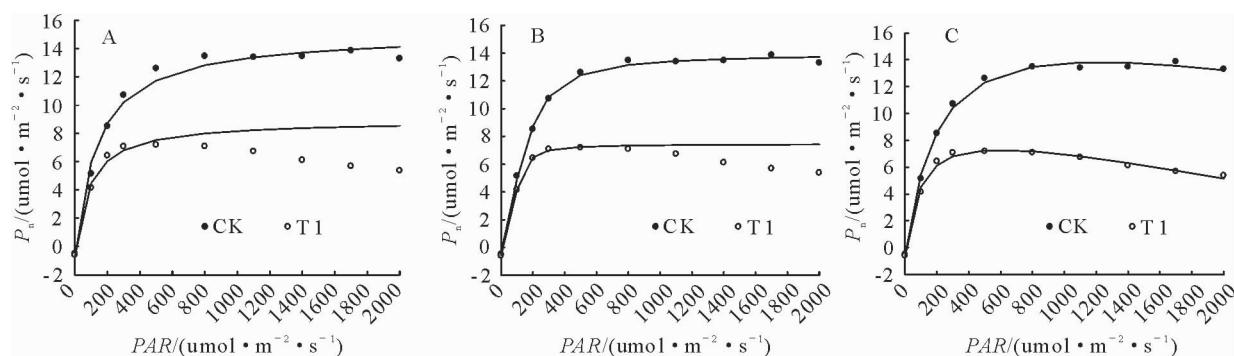
平均绝对误差(MAE)^[15]:

$$MAE = \frac{1}{n} \sum_{t=1}^n |y_t - \hat{y}_t| \quad (7)$$

相对误差(RE)^[9]:

$$RE = \frac{1}{y_t} |y_t - \hat{y}_t| \quad (8)$$

式中, y_t 和 \hat{y}_t 分别代表实测值和拟合值, $RMSE$ 、 MAE 和 RE 越小说明拟合值越接近于实测值, 模型的拟合精度越高。



注:A:直角双曲线模型;B:非直角双曲线模型;C:直角双曲线修正模型,表 1~表 3 同。

图 1 不同光响应模型对香附子净光合速率光响应曲线的模拟

Fig. 1 Simulation of photosynthetic rate-light response curves of *C. rotundus* by 3 models under different flooding conditions

为了精确判定各模型对香附子光响应参数拟合的精确度,根据 P_n 的光响应参数拟合值与实测值的相对误差 RE 进行定量评价(表 2)。从表 2 可以看出,3 种模型拟合的香附子光响应参数与实测值存在

1.6 数据分析处理

利用 Excel 2007 对数据进行分析处理,模型拟合由 SPSS 11.5 软件完成;图表的绘制由 Sigma-Plot 11.0 和 Word 2007 进行。

2 结果与分析

2.1 土壤淹水下叶片净光合速率的光响应模拟

由图 1 看出:表 1 的 3 种模型对 CK 香附子植株光响应过程拟合的 $RMSE$ 、 MAE 的大小顺序均为直角双曲线模型(0.543、4.448)>直角双曲线修正模型(0.256、2.182)>非直角双曲线模型(0.224、1.941), R^2 的大小顺序为非直角双曲线模型(0.997)=直角双曲线修正模型(0.997)>直角双曲线模型(0.985);而 3 种模型对 T1 香附子植株光响应过程拟合的 $RMSE$ 、 MAE 的大小顺序由小到大均为:直角双曲线修正模型 C(0.002、1.703)<非直角双曲线模型 B(0.853、6.107)<直角双曲线模型 A(1.628、12.016), R^2 的大小顺序由大到小则为:直角双曲线修正模型 C(0.992)>非直角双曲线模型 B(0.904)>直角双曲线模型 A(0.797)。

表 1 由均方根误差($RMSE$)、平均绝对误差(MAE)和拟合度(R^2)表示的 3 个模型拟合的精确度

Table 1 The accuracy of three models through the values of root-mean-square error($RMSE$), mean absolute error (MAE) and fitting degree(R^2)

模型	处理	RMSE	MAE	R^2
A	CK	0.543	4.448	0.985
	T1	1.628	12.016	0.797
B	CK	0.224	1.941	0.997
	T1	0.853	6.107	0.904
C	CK	0.256	2.182	0.997
	T1	0.002	1.703	0.992

不同程度的差异。非直角双曲线模型对 LCP 和 R_d 的拟合效果最好, RE 平均值仅为 0.142 和 0.084, 其次是直角双曲线修正模型(0.356 和 0.134), 直角双曲线模型拟合效果最差(0.397 和 0.246);而直角双曲线

修正模型对 LSP 和 P_{max} 的拟合效果最好,两者的 RE 平均值最小(0.234 和 0.010),其次是非直角双曲线模型(0.608 和 0.080),直角双曲线模型拟合效果最差(0.610 和 0.165)。

表 2 香附子叶片光合作用光响应参数模型拟合值与实测值的相对误差(RE)

Table 2 Relative errors of measured and fitted values of photosynthetic rate-light response parameters of *C. rotundus*

模型	处理	P_{max}	LSP	LCP	R_d
A	CK	0.141	0.801	0.273	0.438
	T1	0.189	0.418	0.520	0.053
B	CK	0.040	0.787	0.183	0.164
	T1	0.119	0.429	0.100	0.003
C	CK	0.006	0.287	0.222	0.200
	T1	0.013	0.181	0.489	0.067

2.2 土壤淹水下叶片光合作用的光响应参数

依据各模型对香附子光响应参数拟合的精确度,对香附子 LCP 和 R_d 的分析采用非直角双曲线模型(3),对 LSP 和 P_{max} 的分析采用直角双曲线修正模型(5)。受水淹影响,香附子叶片 LCP 、 R_d 均出现了明显的下降,至水淹 90 d 后,T1 处理香附子植株叶片 LCP 和 R_d 分别为 $11.34 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $0.60 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,比 CK 植株增加了 56.9% 和 43.1%。而香附子叶片 LSP 和 P_{max} 则下降,经过 90 d 的水淹,T1 植株 LSP 为 $590.27 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,比 CK 植株下降了 52.3%, P_{max} 为 $7.29 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,比 CK 植株下降了 47.4%(表 3)。

表 3 香附子光合作用光响应参数实测值与模型拟合值

Table 3 Measured values of net photosynthetic rate-light response parameters of *C. rotundus* and the results fitted by three models

$(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$

模型	处理	P_{max}	LSP	LCP	R_d
实测值	CK	13.90	1 700.00	8.86	0.50
	T1	7.20	500.00	12.60	0.60
A	CK	15.85	338.53	6.44	0.72
	T1	8.56	290.82	6.04	0.63
B	CK	14.45	362.92	7.24	0.42
	T1	8.06	285.32	11.34	0.60
C	CK	13.82	1 211.79	6.89	0.60
	T1	7.29	590.27	6.44	0.64

3 结论与讨论

3.1 3 种模型对香附子光合光响应的模拟比较

目前已有很多种光响应曲线的数学模型用于植物光合作用的研究,如指数模型^[16-17]、指数修正模型^[14,18]、直角双曲线模型^[10]、非直角双曲线模型^[11,19]和直角双曲线修正模型^[12-13]等,其中应用最为广泛的则为直角双曲线模型、非直角双曲线模型

以及直角双曲线修正模型。这些光响应模型都是基于植物正常生长情况下得到的,是否适合消落带逆境环境条件下生长的植物仍缺乏相关研究。本研究在对 3 个模型的 R^2 分析基础上,根据 RMSE、MAE 进行了定量评价,结果表明,非直角双曲线模型对正常水分条件下香附子光合光响应过程的拟合效果要优于直角双曲线模型和直角双曲线修正模型,而直角双曲线修正模型对土壤淹水下香附子光合光响应过程的拟合效果要优于直角双曲线模型和非直角双曲线模型,由于土壤淹水加剧了香附子的光抑制,直角双曲线模型和非直角双曲线模型都是没有极值的函数,无法拟合光抑制部分的数据,而直角双曲线修正模型很好的弥补了这一缺陷,能够拟合由于光抑制而导致净光合速率下降的部分,因此,直角双曲线修正模型更适合描述土壤淹水下香附子的光合响应过程。这与遭受其他逆境胁迫下的玉米^[20]、山杏^[5]、梨树^[21]、杠柳^[9]等植物的研究结果一致。

通过数学模型对光响应过程的模拟,可以快速获取植株叶片 P_{max} 、 LSP 、 LCP 和 R_d 等生理参数,这些参数是判定植株光合机构运转状况、光合作用能力、光合利用率以及受环境变化影响程度的依据。但不同模型对这些参数拟合的精确度存在一定的差异,如直角双曲线模型和非直角双曲线模型无法直接求取 P_{max} 和 LSP ,对于 P_{max} 的求取一般采用非线性最小二乘法进行估算,估算的 P_{max} 往往大于实测值,而利用线性方程拟合植物在低光强部分的光合作用响应数据得到的直线斜率求取的 LSP 却远小于实测值^[22]。直角双曲线修正模型能够直接求取 P_{max} 和 LSP ,并且与实测值吻合较好^[9,23],这 3 个模型对消落带生境下香附子的拟合效果也证实了这一结论。与此同时,不同模型对某一光合参数拟合的优劣程度也因物种而异,如,王荣荣^[9]等通过对干旱胁迫下杠柳叶片光合光响应模型的比较发现,非直角双曲线模型对 R_d 的拟合效果最佳,直角双曲线模型对 LCP 的拟合效果最佳,而郎莹^[5]等对不同水分下山杏光合作用光响应过程的模拟发现,当土壤相对含水量高于 56.3% 后,非直角双曲线模型对 LCP 和 R_d 的拟合效果要优于其他模型。因此,只有采用正确的数学模型拟合得到的光合参数才能真正反映植物的光合能力。本研究根据光响应参数的拟合值与实测值的相对误差对 3 种模型拟合的生理参数进行了定量评价,来确定不同光响应参数求解的最佳模型。结果得出,非直角双曲线模型对 LCP 和 R_d 的拟合效果要优于其他两种模型,而直角双曲线修正模型对 LSP 和 P_{max} 的拟合效果要优于其他两种模型,因而确定出土壤淹水下香附子叶

片 P_{\max} 和 LSP 的求解优先选择直角双曲线修正模型, LCP 和 R_d 的求解优先选择非直角双曲线模型。

3.2 土壤淹水对香附子光响应参数的影响

光补偿点 LCP 的大小直接反映了植物对弱光的利用能力, 该值越小表明植物利用弱光的能力越强; 光饱和点 LSP 是植物利用强光能力的指标, 其值越大, 则植物利用强光的能力越强, 具有低 LCP 和高 LSP 的植物对光的生态适应能力更强^[24-25]。本研究发现, 正常水分条件下, 香附子的光照生态幅度为 $1205 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 高于消落带植物芦苇 (*Phragmites australis*) ($837 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、灰化苔草 (*Carex cinerascens*) ($542 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、牛鞭草 (*Hemarthria altissima*) ($827 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)^[26], 表明香附子对光的生态适应能力要高于其他消落带植物。淹水条件下, 香附子的光照生态幅度出现了明显的下降, 90 d 水淹后, T1 植株光适应幅度为 $584 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 说明土壤淹水降低了香附子植株的光适应能力, 但相比其他消落带植物^[26], 受水淹影响的香附子光适应能力仍保持较高的水平。

本研究中受水淹影响的香附子暗呼吸速率有所增加。有研究表明^[27], 香附子在水淹条件下同化产物运输会受阻使得叶片积累过多的同化产物, 从而导致对光合速率形成了负反馈抑制, 而暗呼吸速率的增加对于消耗叶片中积累过多的同化产物具有重要的作用, 因此, 香附子暗呼吸速率的增加或许是对水淹逆境的一种适应。

叶片的最大净光合速率 P_{\max} 反映了植物叶片的最大光合能力^[28]。有研究表明^[29], 淹水会降低植物叶片的净光合速率, 光能合成能力下降。本研究发现, 淹水条件下香附子 P_{\max} 下降明显, 90 d 的水淹后, T1 的 P_{\max} 为 $8.16 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 相比 CK 植株下降了 41.0% 。说明土壤淹水条件下香附子的最大光合能力受到了抑制。淹水在引发植物光合机构破坏的同时, 也影响了暗反应相关酶的活性和电子传递速率, 而 P_{\max} 取决于 Rubisco 活性和电子传递速率^[30], 因此, 水淹胁迫下香附子 P_{\max} 的降低也表明香附子 Rubisco 活性和电子传递速率有可能受到了土壤淹水的影响。

不同光响应的数学模型对不同土壤淹水下香附子叶片 P_n 的拟合及参数求解存在一定的差异, 非直角双曲线模型更适合拟合正常水分条件下香附子叶片 P_n 的光响应过程, 而直角双曲线修正模型在对土壤淹水条件下香附子叶片 P_n 的拟合更具优势, 对于 LSP 和 P_{\max} 的求解应优先选择直角双曲线修正模型, 而对于 LCP 和 R_d 的求解应优先选择

非直角双曲线模型。淹水胁迫降低了香附子的光能合成能力, 光适应能力减弱, 出现了不同程度的光抑制现象, 但从香附子光合效率参数对水淹的调整及对水淹的耐受程度来看, 具有一定的适应消落带土壤淹水环境的能力。

参考文献:

- [1] 谭淑端, 朱明勇, 张克荣, 等. 植物对水淹胁迫的响应与适应 [J]. 生态学杂志, 2009, 28(9): 1871-1877.
- [2] TAN S D, ZHUM Y, ZHANG K R, et al. Response and adaptation of plants to submergence stress [J]. Chinese Journal of Ecology, 2009, 28(9): 1871-1877. (in Chinese)
- [3] 刘泽彬, 程瑞梅, 肖文发, 等. 水淹胁迫对植物光合生理生态的影响 [J]. 世界林业研究, 2013, 26(3): 33-38.
- [4] LIU Z B, CHENG R M, XIAO W F, et al. Effect of waterlogging on photosynthetic and physioecological characteristics of plants [J]. World Forestry Research, 2013, 26(3): 33-38. (in Chinese)
- [5] MIELKE M S, MATOS E M, COUTO V B, et al. Some photosynthetic and growth responses of *Annona glabra* L. seedlings to soil flooding [J]. Acta Botanica Brasilica, 2005, 19(4): 905-911.
- [6] 叶子飘, 于强. 光合作用光响应曲线模型的比较 [J]. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1356-1361.
- [7] YE Z P, YU Q. Comparison of new and several classical models of photosynthesis response to irradiance [J]. Journal of Plant Ecology(Chinese Version), 2008, 32(6): 1356-1361. (in Chinese)
- [8] 郎莹, 张光灿, 张征坤, 等. 不同土壤水分条件下山杏光合作用光响应过程及其模拟 [J]. 生态学报, 2011, 31(16): 4499-4508.
- [9] LANG Y, ZHANG G C, ZHANG Z K, et al. Light response of photosynthesis and its simulation in leaves of *Prunus sibirica* L. under different soil water conditions [J]. Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(16): 4499-4508. (in Chinese)
- [10] 王秀伟, 毛子军. 7个光响应曲线模型对不同植物种的实用性 [J]. 植物研究, 2009, 29(1): 43-48.
- [11] WANG X W, MAO Z J. Practicability of 7 light responsive curve models to different plant species [J]. Bulletin of Botanical Research, 2009, 29(1): 43-48. (in Chinese)
- [12] 刘旭, 程瑞梅, 郭泉水, 等. 香附子对不同土壤水分梯度的适应性研究 [J]. 长江流域资源与环境, 2008, 17(Suppl): 60-65.
- [13] LIU X, CHENG R M, GUO Q S, et al. Adaptability of *Cyperus rotundus* Linn. to different soil water gradients [J]. Resources and Environment in the Yangze Basin, 2008, 17(Suppl): 60-65. (in Chinese)
- [14] 洪明, 郭泉水, 聂必红, 等. 三峡库区消落带香附子对水陆生境变化的响应 [J]. 河北农业大学学报, 2011, 34(3): 77-84.
- [15] HONG M, GUO Q S, NIE B H, et al. Responds of *Cyperus rotundus* to flooding-drying habatake changes in Three Gorges Reservoir hydro-fuctuation belt [J]. Journal of Agricultural University of Hebei, 2011, 34(3): 77-84. (in Chinese)
- [16] 王荣荣, 夏江宝, 杨吉华, 等. 贝壳砂生境干旱胁迫下杠柳叶片光合光响应模型比较 [J]. 植物生态学报, 2013, 37(2): 111-121.
- [17] WANG R R, XIA J B, YANG J H, et al. Comparison of light response models of photosynthesis in leaves of *Periploca sepium*

- um under drought stress in sand habitat formed from seashells [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2013, 37(2): 111-121. (in Chinese)
- [10] LEWIS J D, OLSZYK D, TINGEY D T. Seasonal patterns of photosynthetic light response in Douglas-fir seedlings subjected to elevated atmospheric CO₂ and temperature [J]. Tree Physiology, 1999, 19(4/5): 243-252.
- [11] THORNLEY J H M. Mathematical Models in Plant Physiology [M]. London: Academic Press, 1976: 86-110.
- [12] YE Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa* [J]. Photosynthetica, 2007, 45(4): 637-640.
- [13] 叶子飘,康华靖.植物光响应修正模型中系数的生物学意义研究[J].扬州大学学报:农业与生命科学版,2012,33(2):51-57.
- YE Z P, KANG H J. Study on biological significance of coefficients in modified model of photosynthesis-irradiance [J]. Journal of Yangzhou University: Agricultural and Life Science Edition, 2012, 33(2): 51-57. (in Chinese)
- [14] 李永秀,杨再强,张富存.光合作用模型在长江下游冬麦区的适用性研究[J].中国农业气象,2011,32(4):588-592.
- LI Y X, YANG Z Q, ZHANG F C. Applicability of different photosynthesis models for winter wheat in the lower Yangtze River [J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2011, 32(4): 588-592. (in Chinese)
- [15] 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的比较[J].植物生态学报,2012,36(12):1277-1285.
- CHEN W Y, CHEN Z Y, LUO F Y, et al. Comparison between modified exponential model and common models of light-response curve [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2012, 36(12): 1277-1285. (in Chinese)
- [16] PRADO C H B A, MOREAS J D. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field condition [J]. Photosynthetica, 1997, 33(1): 103-112.
- [17] 周源,马履一.不同土壤水分条件下107杨幼苗(*Populus×euramericana* cv.“74/76”)秋季光响应研究[J].西北林学院学报,2009,24(5):1-4.
- ZHOU Y, MA L Y. Photoresponse of *Populus×euramerica-na* cv. “74/76” cutting seedlings in different soil moisture conditions in autumn [J]. Journal of Northwest Forestry university, 2009, 24(5): 1-4. (in Chinese)
- [18] CHEN Z Y, PENG Z S, YANG J, et al. A mathematical model for describing light-response curves in *Nicotiana tabacum* L. [J]. Photosynthetica, 2011, 49(3): 467-471.
- [19] 张中锋,黄玉清,莫凌,等.岩溶区4种石山植物光合作用的光响应[J].西北林学院学报,2009,24(1):44-48.
- ZHANG Z F, HUANG Y Q, MO L, et al. Photosynthesis light response characteristics of four limestone plants in Karst area [J]. Journal of Northwest Forestry University, 2009, 24(1): 44-48. (in Chinese)
- [20] 朱永宁,张玉书,纪瑞鹏,等.干旱胁迫下3种玉米光响应模型的比较[J].沈阳农业大学学报,2012,43(1):3-7.
- ZHU Y N, ZHANG Y S, JI R P, et al. Fitting light response curve of photosynthesis of Maize under drought stress [J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2012, 43(1): 3-7. (in Chinese)
7. (in Chinese)
- [21] 陈志成,王荣荣,王志伟,等.不同土壤水分条件下梨树光合作用的光响应[J].中国水土保持科学,2012,10(3):105-110.
- CHEN Z C, WANG R R, WANG Z W, et al. Light response of photosynthesis of *Koelreuteria paniculata* Laxm. under different soil water conditions [J]. Science of Soil and Water Conservation, 2012, 10(3): 105-110. (in Chinese)
- [22] 廖小峰,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):124-128.
- LIAO X F, LIU J M, ZHANG D K, et al. Model fitting on light response curve of photosynthesis of wild *Drepanostachyum luodianense* [J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2012, 32(3): 124-128. (in Chinese)
- [23] ZU Y G, WEI X X, YU J H, et al. Response in the physiology and biochemistry of Korean pine (*Pinus koraiensis*) under supplementary UV-B radiation [J]. Photosynthetica, 2011, 49(3): 448-458.
- [24] 伍维模,李志军,罗青红,等.土壤水分胁迫对胡杨、灰叶胡杨光合作用-光响应特性的影响[J].林业科学,2007, 43(5):30-35.
- WU W M, LI Z J, LUO Q H, et al. Effects of soil water stress on light response curves of photosynthesis of *Populus euphratica* and *Populus pruinosa* [J]. Scientia Silvae Sinicae, 2007, 43(5): 30-35. (in Chinese)
- [25] 叶子飘,赵则海.遮光对三叶鬼针草光合作用和叶绿素含量的影响[J].生态学杂志,2009,28(1):19-22.
- YE Z P, ZHAO Z H. Effects of shading on the photosynthesis and chlorophyll content of *Bidens pilosa* [J]. Chinese Journal of Ecology, 2009, 28(1): 19-22. (in Chinese)
- [26] LI M, YANG D, LI W. Leaf gas exchange characteristics and chlorophyll fluorescence of three wetland plants in response to long-term soil flooding [J]. Photosynthetica, 2007, 45(2): 222-228.
- [27] 刘泽彬,程瑞梅,肖文发,等.淹水对三峡库区消落带香附子生长及光合特性的影响[J].生态学杂志,2013,32(8):2015-2022.
- LIU Z B, CHENG R M, XIAO W F, et al. Effects of submergence on the growth and photosynthetic characteristics of *Rhizoma cyperi* in Hydro-fluctuation belt of Three Gorges Reservoir area, Southwest China [J]. Chinese Journal of Ecology, 2013, 32(8): 2015-2022. (in Chinese)
- [28] 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模拟[J].生态学杂志,2013,32(3):604-610.
- YAN X H, YI J H, DUAN S H, et al. Photosynthesis light response curves of four rice varieties and model fitting [J]. Chinese Journal of Ecology, 2013, 32(3): 604-610. (in Chinese)
- [29] MIELKE M S, SCHAFER B. Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and pigment indexes of *Eugenia uniflora* L. in response to changes in light intensity and soil flooding [J]. Tree Physiology, 2009, 30(1): 45-55.
- [30] WALTING J R, PRESS M C, QUICK W P. Elevated CO₂ induces biochemical and ultrastructural changes in leaves of the C4 cereal sorghum [J]. Plant Physiology, 2000, 123(3): 1143-1152.