

C₄植物玉米的光合-光响应曲线模拟研究

李义博^{1,2} 宋 贺^{1,2} 周 莉³ 许振柱^{1*} 周广胜^{1,3*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049; ³中国气象科学研究院, 北京 100081

摘 要 光是植物光合作用最基本的一个决定因子, 准确分析光响应曲线及其参数是研究光合生理生态过程对环境变化响应的重要途径; 但相关模型及其模拟的准确性仍待改进。该研究基于C₄作物玉米(*Zea mays*)不同干旱处理试验资料, 比较研究了现有光响应模型(直角双曲线模型、非直角双曲线模型、直角双曲线修正模型、指数模型、二次函数模型以及新提出的改进模型)的适应性。结果表明, 改进的光响应模型具有较好的精确度, 可较准确地描述光响应曲线, 也能够准确拟合最大净光合速率、光饱和点、光补偿点以及暗呼吸速率4个关键光合参数。该结果为研究植物光合生理生态过程及其环境适应性提供了一个改进的模拟方法。

关键词 光响应模型; 改进模型; 干旱适用性; 光合参数; 玉米; C₄植物

引用格式: 李义博, 宋贺, 周莉, 许振柱, 周广胜 (2017). C₄植物玉米的光合-光响应曲线模拟研究. 植物生态学报, 41, 1289–1300. doi: 10.17521/cjpe.2017.0158

Modeling study on photosynthetic-light response curves of a C₄ plant, maize

LI Yi-Bo^{1,2}, SONG He^{1,2}, ZHOU Li³, XU Zhen-Zhu^{1*}, and ZHOU Guang-Sheng^{1,3*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093; ²College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049; ³Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081

Abstract

Aims A light response curve can reflect a plant's ability to utilize light, which is also a key tool in determining the relationship between photosynthetic capacity and environmental factors; however the model accuracies concerning the light response curve remain elusive. The objectives of this study were to compare and assess the model accuracies related to a light response curve and the effects of drought.

Methods A field rain shelter was used to control the soil water conditions. To obtain photosynthesis parameters from the light response curve and the drought effects, the relevant models (including the rectangular model, non-rectangular hyperbolic model, modified rectangular hyperbolic model, exponential model, quadratic function model, and a newly modified model) were applied to fit the light response curves. The validity of each model was tested by analyzing the differences between the fitted values obtained by the models and the measured values.

Important findings The newly modified model has been proved to performing relatively better in accurately describing the light response curve patterns, and credibly obtaining the crucial photosynthetic parameters such as the maximum net photosynthetic rate, light saturation point, light compensation point, and dark respiration rate, especially under high radiation conditions.

Key words light response curve; modified model; drought adaptation; photosynthetic parameter; maize; C₄ plants

Citation: Li YB, Song H, Zhou L, Xu ZZ, Zhou GS (2017). Modeling study on photosynthetic-light response curves of a C₄ plant, maize. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 1289–1300. doi: 10.17521/cjpe.2017.0158

光合作用是决定植物生长、发育和繁殖的关键环节, 同时也制约着陆地生态系统碳水循环等基本过程(Smith *et al.*, 2000; Beer *et al.*, 2010); C₄作物作为至关重要的农作物(如玉米(*Zea mays*)、甘蔗

(*Saccharum officinarum*)等), 主要分布在非洲南部、澳大利亚北部、亚洲东部和南部以及美洲大部分地区(Edwards *et al.*, 2010), 由于C₄植物中具有CO₂浓缩机制从而限制了光呼吸并提高羧化效率, 使得C₄

收稿日期Received: 2017-06-17 接受日期Accepted: 2017-12-02

* 共同通信作者 Co-author for correspondence (Email: xuzz@ibcas.ac.cn; gszhou@camscma.cn)

植物能够在低浓度CO₂下维持较高的光合速率;另一方面, CO₂在叶片细胞间隙的供应速率与通过气孔的水分蒸腾密切相关。较高的固碳能力和气孔调节能力, 使具有C₄光合途径的植物具有较高的水分利用效率(Raschke, 1975; Taylor *et al.*, 2014); 与C₃物种相比, C₄植物在强光、高温和干旱条件下具有明显的竞争优势(Moore, 1994; Ward *et al.*, 1999)。在未来气候变化情景下, 干旱发生的频率、时期和严重性将持续增加, 严重影响到农业生产和食品安全(Stratonovitch & Semenov, 2015), 并且CO₂的施肥效应对C₄植物不明显, 干旱对玉米(*Zea mays*)的影响更加显著(Lobell *et al.*, 2011)。所以分析干旱条件下玉米的光响应曲线对于深入理解C₄植物光合的特性及其环境影响, 提高对玉米干旱发生的认知及识别, 乃至对保障中国粮食安全都具有重要作用。

叶片光合作用对光的响应曲线及其模拟是研究植物光合作用与环境变化相互作用的重要手段(叶子飘, 2007; 李力等, 2016), 也是有效模拟冠层光合作用、陆地生态系统过程进而预测植被生产力的关键方法(Yuan *et al.*, 2007; Pinto *et al.*, 2016; Yao *et al.*, 2017)。光曲线模型是模拟光合作用对环境因子响应的重要方法, 通过分析光合有效辐射与净光合速率的关系, 可得出表观量子效率(AQE)、光补偿点(LCP)、最大净光合速率(P_{nmax})、光饱和点(LSP)和暗呼吸速率(R_d)等若干重要光合生理参数(Larocque, 2002), 这些参数有助于了解植物光合作用中光化学效率(Sharp *et al.*, 1984), 也能够指示植物的生长情况及抗逆性大小(许大全, 2002)。因此, 确定植物光响应曲线对于研究植物的光合特性具有重要意义。不同环境条件下最适模型的确定是定量研究植物对环境的适应性以及气体交换参数的基础(叶子飘和于强, 2008; 张利阳等, 2011)。目前, 常用的光响应曲线模型主要有: 直角双曲线模型(Baly, 1935; Kirschbaum & Farquhar, 1987)、非直角双曲线模型(Prioul & Chartier, 1977)、直角双曲线修正模型(Ye, 2007; Ye *et al.*, 2012)、指数方程(Bassman & Zwier, 1991; Prado & Moraes, 1997)、二次函数(段爱国等, 2010)等。其中, 非直角双曲线模型的使用频率最高(王圣杰等, 2011), 但拟合的最大净光合速率值偏高, 限制了模型的应用(叶子飘, 2010; 王荣荣等, 2013); 直角双曲线修正模型由于能够模拟光抑制的情况, 近年来被广泛应用(Ye, 2007; 李力等, 2016), 但未

进行模型的检验, 模型的准确性有待进一步确定(罗辅燕等, 2013)。这些模型对同一植物拟合所得的光合参数也有不同(吴爱姣等, 2015), 如何正确地模拟光响应曲线是准确获取相关参数的关键(闫小红等, 2013; Friedlingstein *et al.*, 2014)。

水分胁迫是制约植物/作物生长和发育的关键因素(Boyer, 1982; 刘宇锋等, 2005); 近年来, 我国受干旱影响日益严重, 每年农田受旱面积占农业灾害面积的62%以上(纪瑞鹏等, 2012), C₄作物玉米作为全球第一大粮食作物受干旱影响严重, 而研究玉米的光合特性对不同干旱程度的响应与适应可为灾害影响评估提供理论依据(郑江平和王春乙, 2006)。准确的光响应模型已成为解释光合信息及其对环境变化响应的重要手段(Lobo *et al.*, 2013)。已有模型研究大多通过拟合曲线获取关键光合参数, 但并未对所用模型的适用性进行研究(Chen *et al.*, 2011; 罗辅燕等, 2013)。本研究拟基于玉米不同干旱处理试验资料, 比较研究已有的5个常用光响应模型和本文提出的改进模型, 并在玉米拔节期到抽雄期探究其干旱的适应性, 以期为C₄植物玉米光合-光响应曲线模型的选择提供参考依据, 也为陆地生态系统过程模拟提供较准确的光合参数。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

该试验在辽宁省锦州市生态与农业气象中心(41.13° N, 121.17° E, 海拔27.4 m)进行。该区属温带季风型大陆性气候, 四季分明, 年极端最高气温41.8 °C, 年极端最低气温-31.3 °C; 1981–2010年年平均气温9.9 °C。年降水量为568 mm, 其中60%–70%的降水集中在夏季。年无霜期144–180天; 土壤为典型棕壤, pH值6.3, 有机质含量1.8%, 0–100 cm土壤容重为1.61 g·cm⁻³, 田间持水量22.3%, 凋萎湿度6.5%, 主要作物为玉米(于文颖等, 2015; 米娜等, 2017)。

1.2 材料和试验设计

试验于2016年5–7月在大型农田电动活动式防雨棚中开展, 采用降水模拟装置模拟自然降水。每个小区面积15 m² (长5 m, 宽3 m, 深2 m), 小区之间被0.15 m的水泥隔离层隔开, 以避免小区间土壤水分渗透。种植密度为5.3株·m⁻²。供试玉米为‘丹玉

405号’。

利用FAO (Allen *et al.*, 1998)对作物需水量的计算方法, 结合玉米多年(1981–2010年)的平均需水量, 设置3个水分处理, 3次重复, 设置T1为对照处理, 拔节期至抽雄期每7天模拟降水一次, 每次灌水24 mm; T2为大喇叭前期至抽雄期控水处理, 控水时间为7月14至25日, 控水12天。控水指不接受自然降水, 也无人工补水。T3为拔节期至抽雄期控水处理, 控水时间为6月30日至7月25日, 控水26天。

1.3 光响应曲线的测定

在抽雄期至吐丝期(7月下旬)进行光响应曲线的测定, 随机挑选3株长势一致健康的植株, 每株植株选取最上面刚完全展开的叶片进行测量。在自然光诱导1 h后(9:30–10:00), 利用便携式光合仪LI-6400 (LI-COR, Lincoln, USA)进行光曲线测定。由于仪器自动测量时, 会出现数值未稳定就强迫记录数值, 此时需要手动延时, 以保证记录的是稳定状态下的测量值。CO₂浓度控制在(390 ± 10) μmol·mol⁻¹, 空气相对湿度控制在(70 ± 5)%, 温度控制在(30 ± 2) °C。设置光合有效辐射(PAR)梯度为: 1 800、1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、100、50、20和0 μmol·m⁻²·s⁻¹, 测定不同处理下玉米净光合速率(P_n , μmol·m⁻²·s⁻¹)、气孔导度(G_s , mol·m⁻²·s⁻¹)、胞间CO₂浓度(C_i , μmol·mol⁻¹)、蒸腾速率(T_r , mmol·m⁻²·s⁻¹)等, 用不同模型拟合光曲线, 得到光合参数, 包括表观量子效率(AQE)、光补偿点(LCP, μmol·m⁻²·s⁻¹)、最大净光合速率(P_{nmax} , μmol·m⁻²·s⁻¹)、光饱和点(LSP, μmol·m⁻²·s⁻¹)和暗呼吸速率(R_d , μmol·m⁻²·s⁻¹)。

1.4 光响应模型

1.4.1 直角双曲线模型(Baly, 1935)

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

式中, I 为光量子通量密度(μmol·m⁻²·s⁻¹), α 为初始量子效率(μmol·μmol⁻¹), 即光响应曲线在 $I = 0$ 时的斜率, P_{nmax} 为最大净光合速率(μmol·m⁻²·s⁻¹), R_d 为暗呼吸速率(μmol·m⁻²·s⁻¹)。直线方程拟合弱光下(≤ 200 μmol·m⁻²·s⁻¹)的光响应, 获取光响应曲线的初始斜率, 即为AQE, 直线方程与 x 轴的交点即为LCP, 与直线 $y = P_{nmax}$ 交点所对应的 x 轴数值即LSP (叶子飘, 2010)。

1.4.2 非直角双曲线模型(Thornley, 1976)

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

式中, θ 为曲线的弯曲程度, 取值 $0 \leq \theta \leq 1$ 。AQE、LCP和LSP计算方法与直角双曲线模型一致。

1.4.3 指数方程函数(Bassman & Zwier, 1991)

$$P_n = P_{nmax} [1 - C_0 e^{(\alpha I / P_{nmax})}] \quad (3)$$

式中, P_n 、 α 、 I 、 P_{nmax} 、 R_d 的定义同前, e 为自然对数, C_0 为度量弱光下净光合速率区域为0的指标。计算LSP需假设光合速率为 $0.9P_{nmax}$ 或 $0.99P_{nmax}$ 所对应的光强(黄红英等, 2009)。

1.4.4 直角双曲线修正模型(Ye, 2007)

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} - R_d \quad (4)$$

式中, P_n 、 α 、 I 、 R_d 的定义同前, β 表示光抑制项, γ 表示光饱和项, 可以直接从式中求得LCP、LSP和 P_{nmax} 的解析解。

1.4.5 二次方程函数(郭水良等, 2004)

$$P_n = aI^2 + bI + c \quad (5)$$

式中, P_n 和 I 同前, a 、 b 、 c 均为系数。二次函数拟合光曲线作为纯粹的数学模型, 可根据二次函数的特性拟合AQE、LCP、 P_{nmax} 、LSP和 R_d 的解析解。

1.4.6 光响应曲线改进模型

该模型基于米氏方程和直角双曲线模型而改进。有研究表明, 模型的参数越多, 拟合效果越好, 故模型中选用了4个未知量, 但过多的参数也会增加模型的不确定性; 有文献报道, 运用多项式回归方程具有较高的拟合效果(高志奎等, 2007)。

$$P_n = \frac{a + bI}{1 + cI + dI^2} \quad (6)$$

式中, a 、 b 、 c 和 d 为系数。

$$\text{当 } PAR = 0 \text{ 时, } R_d = a, \quad (7)$$

$$\text{当 } P_n = 0 \text{ 时, } LCP = -\frac{a}{b} \quad (8)$$

方程(6)在任意光强下的导数为:

$$P'_n = \frac{-bdI^2 - 2adI - ac + b}{(1 + cI + dI^2)^2} \quad (9)$$

当 $PAR = 0$ 时, 光响应曲线在该点的斜率为初始量子效率 (Ye, 2007), $\alpha = b - ac$ (10)

由公式(9)可知, 当 $P'_n = 0$, 该方程(9)有解析解, 这说明 P_n 存在最大值:

$$LSP = \frac{2ad + \sqrt{4a^2d^2 - 4bd(ac - b)}}{2bd} \quad (11)$$

光饱和点的 P_n 即 P_{nmax} 。公式如下:

$$P_{nmax} = P_n(LSP) = \frac{a + bLSP}{1 + cLSP + dLSP^2} \quad (12)$$

1.5 数据分析

实验数据处理由Excel完成, 模型参数估计采用1stOp 5.0软件。将光合数据随机分为两部分: 一部分用于6个光响应曲线拟合, 分析拟合值的均方误差(MSE)和平均绝对误差(MAE), 余下的光合数据代入光响应曲线中, 求得测试值的MSE和MAE, 用于检验模型的准确性(Chen *et al.*, 2011)。同时将模型求出的光合参数与实测值进行比较, 综合判断模型拟合的精确度。

2 结果和分析

2.1 持续干旱下玉米光响应曲线特征分析

玉米叶片的 P_n 实测值与 PAR 的响应及其各模型拟合的光响应曲线如图1所示。在较低 PAR 水平下, 叶片的 P_n 随着 PAR 的增加而迅速增加, 当 PAR 到达光饱和点时, P_n 增加的幅度减小; 随着持续干旱时间的增加, 光饱和点逐渐提前, 不同模型的拟合效果差异明显, 改进模型能较好地反映光响应曲线的变化规律。在图1A中, P_n 随着光照强度的增加而一直增加, 之后光合-光响应曲线的变化趋于稳定, 各模型拟合差异不明显; 在图1B中, 当 PAR 小于 $600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时, 曲线模拟值与实测值差异不明显, 随着 PAR 的增加, 光合能力受到限制, 导致曲线弯曲程度增加, 各曲线模拟差异明显; 图1C中, 在 $800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 附近达到光饱和点, 超过光饱和点后, 随着 PAR 的增加, 曲线下降明显, 产生光抑制现象(Kumar & Murthy, 2007), 各模型在 PAR 超过 $600 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 后拟合效果差异明显。

2.2 不同光响应模型对持续干旱下玉米光合特征参数的比较

表1是6个光响应模型得出的玉米拔节期至抽雄期的光合生理参数值和实测值, 各模型模拟值与实测值差异较大。比较发现: 正常处理下, 以二次函数模型和改进模型模拟的 P_{nmax} 与实测值最为接近, LSP 除了直角双曲线修正模型和改进模型与实测值比较接近外, 其他模型与实测值相差较大, 指数函数和二次函数对 LCP 的预测最为接近实测值, 二次函数和改进模型模拟 R_d 最接近实测值; 持续干旱处理12天时, 以二次函数模型和改进模型模拟的 P_{nmax}

与实测值最为接近, LSP 除了直角双曲线修正模型、改进模型和二次函数模型与实测值比较接近外, 其他模型与实测值相差较大, 直角双曲线修正模型和改进模型对 LCP 的预测最接近实测值, 直角双曲线修正模型和改进模型模拟 R_d 最接近实测值; 持续干旱处理26天时, 以二次函数模型和改进模型模拟的 P_{nmax} 与实测值最为接近, LSP 除了直角双曲线模型和改进模型与实测值比较接近外, 其他模型与实测值相差较大, 改进模型对 LCP 的预测最接近实测值, 二次函数模型和改进模型模拟 R_d 最接近实测值。

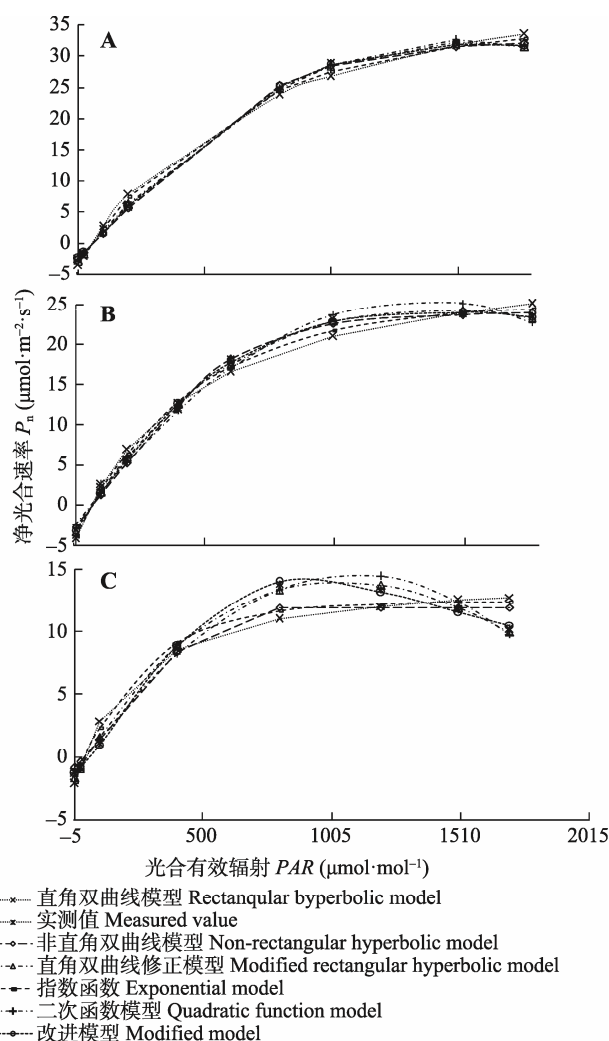


图1 玉米净光合速率与光合有效辐射的关系。A, 拔节期至抽雄期正常处理时光响应曲线。B, 拔节期至抽雄期干旱12天处理时光响应曲线。C, 拔节期至抽雄期干旱26天处理时光响应曲线。

Fig. 1 Comparison of measured and fitted values by six light response curves for maize under different drought treatment. A, Light response curves under control treatment. B, Light responses curves under continuous 12 days drought treatment. C, Light responses curves under continuous 26 days drought treatment.

表1 玉米拔节期至抽雄期6个光响应模型模拟的光合生理参数与实测值的比较
Table 1 Comparison between the fitted photosynthesis parameters by the models and the measured values

处理 Treatment	模型 Model	初始量子效率 α ($\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$)	最大净光合速率 P_{max} ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 R_d ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
拔节期至抽雄期正常处理 control treatment between jointing stage and tasseling stage	直角双曲线模型 Rectangular hyperbolic model	0.072	52.08	1 287.62	52.73	3.55
	非直角双曲线模型 Non-rectangular hyperbolic model	0.041	36.17	912.31	58.26	2.37
	直角双曲线修正模型 Modified rectangular hyperbolic model	0.049	32.22	1 536.90	57.42	2.76
	指数模型 Exponential model	0.057	34.74	161.57	56.43	2.62
	二次函数模型 Quadratic function model	0.047	32.56	1 512.69	57.23	2.61
	改进模型 Modified model	0.043	31.88	1 596.85	58.80	2.23
	实测值 Measured value	—	31.78	1 775.00	56.05	2.51
拔节期至抽雄期干旱12天处理 continuous 12 days drought treatment between jointing stage and tasseling stage	直角双曲线模型 Rectangular hyperbolic model	0.078	37.05	886.63	59.43	4.14
	非直角双曲线模型 Non-rectangular hyperbolic model	0.040	27.42	674.09	64.88	2.68
	直角双曲线修正模型 Modified rectangular hyperbolic model	0.053	24.41	1 390.46	66.07	3.35
	指数模型 Exponential model	0.055	25.07	117.81	21.66	1.15
	二次函数模型 Quadratic function model	0.042	25.60	1 340.60	59.19	2.42
	改进模型 Modified model	0.047	24.08	1 398.59	67.91	2.88
	实测值 Measured value	—	23.94	1 500.00	68.83	3.12
拔节期至抽雄期干旱26天处理 continuous 26 days drought treatment between jointing stage and tasseling stage	直角双曲线模型 Rectangular hyperbolic model	0.073	17.00	740.68	33.52	2.13
	非直角双曲线模型 Non-rectangular hyperbolic model	0.023	12.84	572.64	36.57	0.85
	直角双曲线修正模型 Modified rectangular hyperbolic model	0.036	14.04	1 033.40	47.55	1.65
	指数模型 Exponential model	0.046	12.43	58.52	41.03	1.16
	二次函数模型 Quadratic function model	0.029	14.61	1 094.81	46.37	1.32
	改进模型 Modified model	0.022	14.18	889.19	56.63	1.33
	实测值 Measured value	—	13.90	800.00	55.27	1.37

取测量净光合速率最大值作为最大净光合速率实测值; 暗呼吸速率为光强等于0时的实测值; 光补偿点根据测量曲线与x交点的目测值; 以达到平稳状态时的光强作为光饱和点, 最大净光合速率对应的光合有效辐射值为光饱和点。斜体表示实测值或估测值。
Maximum P_n is taken as P_{max} . R_d is the measured P_n when $PAR = LCP$ is the visual value obtained by the interaction point between light response curve and x-axis. LSP is known when the curve is in stable state, the PAR corresponding maximum value of P_n is LSP . Italic numbers are measured value or estimated value. α , intrinsic quantum yield; P_n , net photosynthetic rates; PAR , photosynthetically active radiation; LCP , light compensation point; LSP , light saturation point; R_d , rate of dark respiration; P_{max} , the maximum net photosynthetic rates.

2.3 持续干旱下玉米光响应模型的适用性分析

由表2可知, 所有模型的决定系数(R^2)均大于0.92, 拟合效果较好。在3个处理中, 改进模型的 R^2 最高。 MSE 和 MAE 能够反映拟合值与测量值之间的差异性, 其值越小, 表示拟合值与测量值越接近(Chen *et al.*, 2011)。在玉米拔节期至抽雄期正常处理下, 拟合 MSE 和拟合 MAE 由小到大顺序为: 改进模型<非直角双曲线模型<直角双曲线修正模型<二次函数模型<指数模型<直角双曲线模型; 实测 MSE 由小到大顺序为: 二次函数模型<非直角双曲线模型<改进模型<直角双曲线修正模型<直角双曲线模型<

指数模型; 实测 MAE 由小到大顺序为: 二次函数模型<改进模型<非直角双曲线模型<直角双曲线修正模型<直角双曲线模型<指数模型。在玉米拔节期至抽雄期持续干旱12天时, 拟合 MSE 和拟合 MAE 由小到大顺序为: 直角双曲线修正模型<改进模型<非直角双曲线模型<二次函数模型<指数模型<直角双曲线模型; 拟合 MAE 由小到大顺序为: 改进模型<直角双曲线修正模型<非直角双曲线模型<指数模型<二次函数模型<直角双曲线模型; 实测 MSE 由小到大顺序为: 改进模型<直角双曲线修正模型<非直角双曲线模型<二次函数模型<直角双曲线模型<指

表2 玉米拔节期至抽雄期6个光响应模型的适用性比较
Table 2 Comparison of precision of six light response curve models

处理 Treatment	模型 Model	R^2	拟合MSE Fitted MSE	拟合MAE Fitted MAE	实测MSE Test MSE	实测MAE Test MAE
拔节期至抽雄期正常处理 control treatment between jointing stage and tasseling stage	直角双曲线模型 Rectangular hyperbolic model	0.991 8	1.68	1.08	3.74	1.50
	非直角双曲线模型 Non-rectangular hyperbolic model	0.999 6	0.08	0.24	0.86	0.81
	直角双曲线修正模型 Modified rectangular hyperbolic model	0.999 4	0.12	0.29	1.01	0.82
	指数模型 Exponential model	0.997 0	0.74	0.69	4.05	1.87
	二次函数模型 quadratic function model	0.999 3	0.15	0.30	0.75	0.72
	改进模型 Modified model	0.999 7	0.05	0.19	0.91	0.80
拔节期至抽雄期干旱12天 处理 continuous 12 days drought treatment between jointing stage and tasseling stage	直角双曲线模型 Rectangular hyperbolic model	0.984 7	1.52	1.03	3.19	1.22
	非直角双曲线模型 Non-rectangular hyperbolic model	0.995 8	0.40	0.52	0.58	0.49
	直角双曲线修正模型 Modified rectangular hyperbolic model	0.997 3	0.25	0.45	0.49	0.61
	指数模型 Exponential model	0.993 0	0.71	0.73	5.42	2.05
	二次函数模型 Quadratic function model	0.992 7	0.74	0.76	0.71	0.57
	改进模型 Modified model	0.997 2	0.26	0.39	0.39	0.36
拔节期至抽雄期干旱26天 处理 continuous 26 days drought treatment between jointing stage and tasseling stage	直角双曲线模型 Rectangular hyperbolic model	0.920 5	2.71	1.34	4.31	1.83
	非直角双曲线模型 Non-rectangular hyperbolic model	0.961 0	1.24	0.90	3.31	1.45
	直角双曲线修正模型 Modified rectangular hyperbolic model	0.997 1	0.10	0.26	0.37	0.48
	指数模型 Exponential model	0.950 8	1.73	1.06	5.20	1.60
	二次函数模型 quadratic function model	0.992 0	0.31	0.48	0.61	0.71
	改进模型 Modified model	0.999 2	0.03	0.14	0.14	0.21

MSE, 均方误差; MAE, 平均绝对误差。
MSE, mean square error; MAE, mean absolute error.

数模型; 实测MAE由小到大顺序为: 改进模型<非直角双曲线模型<二次函数模型<直角双曲线修正模型<直角双曲线模型<指数模型。在玉米拔节期至抽雄期持续干旱26天时, 无论是拟合的MSE和MAE值, 还是实测的MSE和MAE值, 由小到大顺序均为: 改进模型<直角双曲线修正模型<二次函数模型<非直角双曲线模型<指数函数<直角双曲线模型。

图2表示用于验证模型的实测值与预测值之间的1:1线(图2A–2F), 改进模型的 R^2 最大(图2F)。综合分析, 实测值与二次函数模型和改进模型所得的预测值最接近(线性回归的斜率接近1, 截距也最接近0)。

3 讨论

在全球变化条件下, C_4 植物虽然能够利用低浓度的 CO_2 , 在强光、高温和干旱条件下具有明显的竞争优势(Moore, 1994; Ward *et al.*, 1999; Leakey *et al.*,

2006; Xu *et al.*, 2014), 但在 CO_2 浓度升高, 且水分条件较好时, 其 CO_2 的施肥效应不明显; 然而, 在水分亏缺条件下, 由于 CO_2 浓度升高导致了气孔导度降低, 从而提高了水分利用率, 这使得在未来全球变化条件下, C_4 植物对干旱的适应性更强, 值得进行深入探讨(Leakey *et al.*, 2006; Lobell *et al.*, 2011)。阐明干旱对 C_4 植物玉米光合生理生态特性的影响, 对指导制定玉米生产应对气候变化的适应管理策略, 乃至保障粮食安全都具有重要意义。

3.1 持续干旱处理对玉米光合特征参数的影响

分析光合-光响应曲线是理解光化学效率的重要方式, 被广泛用于研究植物生理生态过程及其环境的影响等方面: 光合-光响应曲线的参数能够反映植物光合机制对环境的响应(Akhkha, 2010)。 C_4 作物玉米对干旱的响应因干旱时期和干旱程度的不同而异(吴玮等, 2013)。表观量子效率(AQE)能够反映植物在弱光下对光能的吸收、传递和利用的能力

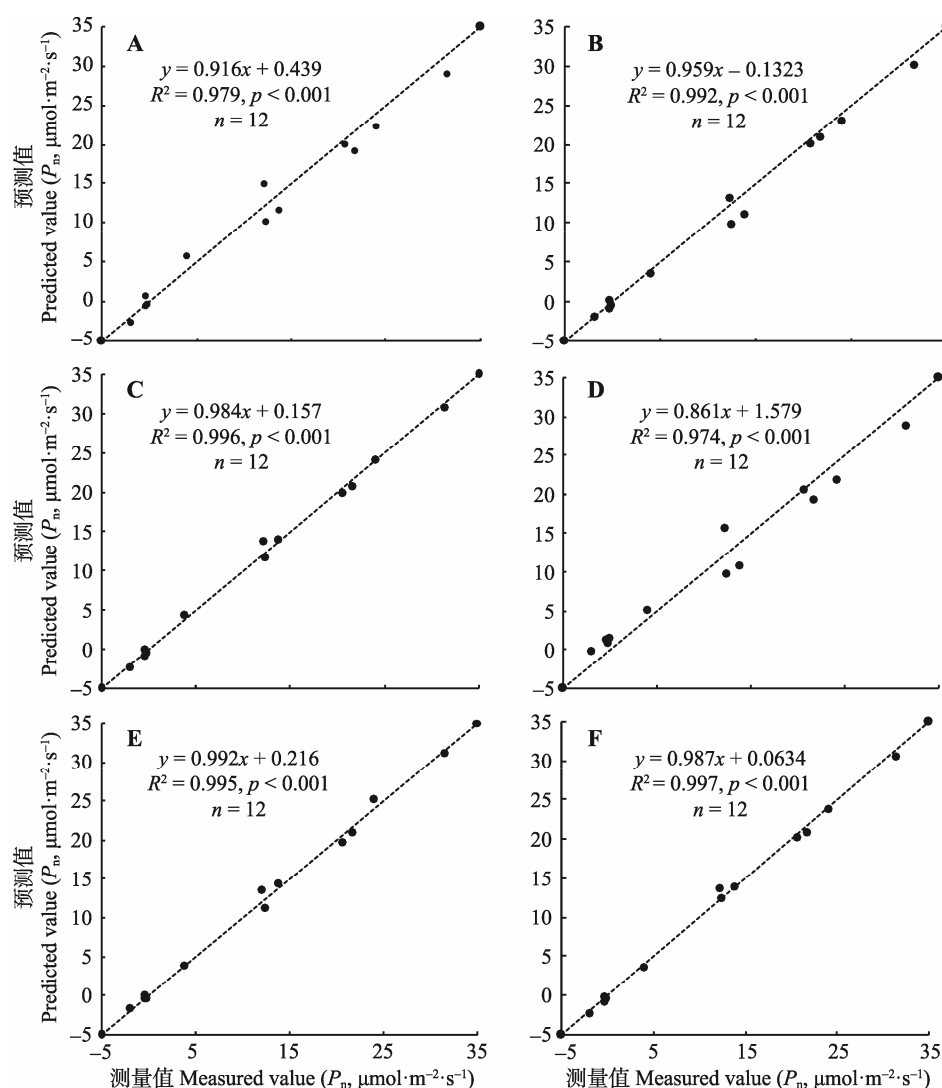


图2 实测值与预测值之间的线性回归, 虚线表示1:1线。A、B、C、D、E、F分别表示直角双曲线模型、非直角双曲线模型、直角双曲线修正模型、指数模型、二次函数模型和改进模型, 所有模型的斜率与1无显著差异, 截距与0无显著差异。

Fig. 2 Linear regression for measured values and predicted values, the dashed line is the 1:1 line. A, B, C, D, E and F represent rectangular hyperbolic, non-rectangular hyperbolic model, modified rectangular hyperbolic model, exponential model, quadratic function model and modified model, respectively. All of these slopes are not significantly different from 1, and all of these intercepts are not significantly different from 0.

(焦念元等, 1998)。较高的AQE具有较高的光能传递能力, 在自然环境下, 植物的AQE一般在0.04–0.07 $\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 之间(Long *et al.*, 2003); 本研究结果表明, 持续干旱12天与对照处理的AQE差异不明显, 表明在大喇叭前期到抽雄期干旱不影响玉米在弱光下对光的利用效率, 在此期间体现了玉米对于干旱较强的适应性; 而持续干旱26天后, 它比对照处理下降了37.3%, 表明持续干旱使得玉米在弱光下吸收、转化和利用光能的能力下降, 这与韩刚和赵忠(2010)的研究结果一致。 P_{nmax} 能够反映植物叶片的最大光合能力, 其值越大表明在强光下植物越不受光强的限制(闫小红等, 2013); 本研究表明, 持续干旱12天与

持续干旱26天后, P_{nmax} 较对照处理分别下降了24.7%和56.2%, 表明干旱限制了光合作用, 同时, 随着干旱时间的增加, 制约能力越明显(Prioul & Chartier, 1977; 叶子飘和于强, 2008)。光能利用效率的下降也可能是一种自我光保护机制, 用于消耗热量以保护光化学反应中心免遭逆境伤害(Zhu *et al.*, 2004)。植物叶片 R_d 是指在光强为0时的光合速率(Coley, 1983), 本研究中, AQE与 R_d 呈现相同的变化规律, 这与李力(2016)的研究结果一致。持续干旱26天后, 和对照比, R_d 下降了45.5%, 表明在干旱条件下玉米通过减少呼吸作用的消耗来维持自身代谢平衡, 对光强具有一定的适应性, 这与已有研究结果

doi: 10.17521/cjpe.2017.0158

(韩刚和赵忠, 2010; 王荣荣等, 2013)一致; 也可能是干旱限制了植物的生理活性, 从而减少对于能量的需求, 使 R_d 下降(Atkin & Macherel, 2009)。

LCP 和 LSP 分别代表植物对强光和弱光的利用能力(韩刚和赵忠, 2010)。 LCP 是植物净光合速率为0的光强, 即植物光合同化量与自身呼吸消耗量相等时的光强; LSP 能够反映植物利用光强的能力, 其值越大表明在强光下光合作用越不受抑制。Larcher (1997)认为, 典型阳生植物的 LCP 在9–27 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间, LSP 在360–900 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间, 本试验中, 3种处理下玉米的 LCP 和 LSP 都满足阳生植物特性, 但 LSP 随着干旱时间的增加而逐渐提前。当所处的环境不利于生长时, 植物通常减少 LSP 或增加 LCP 来确保正常的光合行为; 郎莹等(2011)的研究表明, 水分过高或过低都会使得叶片 LCP 增高, LSP 降低, 从而使得植物对光能的利用率降低。 LCP 至 LSP 对应的光强范围可在一定程度上代表净光合作用的有效时长, 韩刚和赵忠(2010)的研究表明, 随着干旱的加剧, 光能利用范围变窄。王荣荣等(2013)的研究表明, LCP 逐渐升高, LSP 下降会导致植物对光的适应性减弱。本试验中, 正常处理下 LCP 至 LSP 对应的光强范围最宽(56.1–1 775 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 其次为持续干旱12天(68.8–1 500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 范围最窄为持续干旱处理26天的(55.3–800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 表明随着干旱时间的增加, 净光合作用有效时间减少。本试验中, 干旱26天处理使得玉米的光合作用受到抑制, 使其抵御强光的能力下降。

3.2 不同光响应模型的适用性比较

由表2可知, 6个光响应模型均具有很好的拟合效果($R^2 > 0.92$), 直角双曲线模型、非直角双曲线模型、直角双曲线修正模型、指数模型、二次函数模型被广泛地用于植物对光照强度响应的研究(刘国华等, 2009; 吴芹等, 2011; 陈卫英等, 2012), 但这些模型只用于拟合, 并未进行验证(Chen *et al.*, 2011; 罗辅燕等, 2013)。直角双曲线模型和非直角双曲线模型虽被广泛应用, 但反映的是一条没有极值的渐近线(叶子飘, 2010), 所以无法预测光合速率随着光强增加而下降的特征(White & Critchley, 1999; 施曼等, 2014), 由表1可知, 拟合的 P_{nmax} 偏大, LSP 偏小, 与现有研究结果相似, 这是该模型自身存在的缺陷(Ye, 2007; 钟楚和朱勇, 2013; 李力等, 2016)。除了直角双曲线修正模型、二次函数模型和改进模型外,

其他模型对存在光抑制下的光响应曲线拟合较差(图1C), 表明该类模型存在一定的局限性。而二次函数模型在预测光响应曲线时, 会出现光补偿点、暗呼吸速率为负值的问题(梁文斌等, 2014)。

除了正常处理时实测的 MSE 和 MAE 和拔节期至抽雄期干旱12天处理拟合 MSE 外, 改进模型的拟合 MSE 、 MAE 和测试 MSE 和 MAE 值最小, 表明改进模型在6个模型中, 其准确度和精确度最高。在正常水分处理下, 改进模型和直角双曲线修正模型对 P_{nmax} 的拟合值分别为31.9和32.2 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 均比较接近实测值(31.8 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); 在干旱12天处理下, 改进模型和直角双曲线修正模型对于 P_{nmax} 的拟合值分别为24.1和24.4 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 均较接近实测值(23.9 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$); 在干旱26天处理下, 改进模型和直角双曲线修正模型对 P_{nmax} 拟合值分别为14.2和14.0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 也均比较接近其13.9 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的实测值。由于改进模型 MSE 和 MAE 小于直角双曲线修正模型, 改进模型模拟的 P_{nmax} 比直角双曲线修正模型更加接近实测值。 LSP 、 LCP 和 R_d 的模拟结果与 P_{nmax} 的相似: 改进模型优于其他模型。其中, 持续干旱26天时, 改进模型的拟合 MSE 、 MAE 和测试 MSE 和 MAE 值均为最小, 这说明, 本改进模型不仅能拟合正常水分处理时的光合特性, 而且在玉米遭受干旱胁迫时也同样适用。

一般情况下, 模型的未知参量越多, 拟合的效果越好。研究表明: 运用多项式回归方程拟合光响应相关性较高, 并且随着高次多项式的增加拟合效果具有增大的趋势(高志奎等, 2007), 但未知变量过多也会为解析不同因子的作用带来新的复杂性和不确定性。本研究提出的改进模型具有4个未知参数, 并且最高项次数为二次, 增加了拟合效果, 但在降低其复杂性方面, 增加模型的可用性方面, 仍待进一步改进。综合来看, 改进模型能够反映玉米叶片不同干旱时期的光响应曲线特征, 并且各参数与实测值最接近, 曲线能够反映在弱光下随着光照强度的增加而迅速上升时的情景, 即光合作用诱导期的光响应过程; 也能反映达到光饱和点之后, 曲线缓慢下降的变化趋势, 即光抑制现象。本研究可为正确模拟和预测作物产量或陆地植被生产力及其对水分条件变化的响应提供理论基础和参数支持。另外, 玉米作为一种最重要的 C_4 物种, 其在不同干旱程度下的光合-光响应特性的初步阐明, 有助于我们更

好地理解C₄植物对干旱的响应及其适应机制。

基金项目 国家自然科学基金(41330531)和国家公益性行业(气象)科研专项(GYHY201506019)。

致谢 感谢中国科学院植物研究所宋健、马全会、刘晓迪、于鸿莹和李浪以及锦州市生态与农业气象中心工作人员在实验工作中给予的帮助。

参考文献

- Akhkha A (2010). Modelling photosynthetic light-response curve in *Calotropis procera* under salinity or water deficit stress using non-linear models. *Journal of Taibah University for Science*, 3, 49–57.
- Allen RG, Pereira LS, Raes D, Smith M (1998). *Crop Evapotranspiration—Guidelines for Computing Crop Water Requirements—FAO Irrigation and Drainage Paper 56*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Atkin OK, Macherel D (2009). The crucial role of plant mitochondria in orchestrating drought tolerance. *Annals of Botany*, 103, 581.
- Baly EC (1935). The kinetics of photosynthesis. *Proceedings of the Royal Society of London Series B*, 117, 218–239.
- Bassman JH, Zwier JC (1991). Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoides* clones. *Tree Physiology*, 8, 145–159.
- Beer C, Reichstein M, Tomelleri E, Ciais P, Jung M, Carvalhais N, Rodenbeck C, Arain MA, Baldocchi D, Bonan GB (2010). Terrestrial gross carbon dioxide uptake: Global distribution and covariation with climate. *Science*, 329, 834–838.
- Boyer JS (1982). Plant productivity and environment. *Science*, 218, 443–448.
- Chen WY, Chen ZY, Luo FY, Peng ZS, Yu MQ (2012). Comparison between modified exponential model and common models of light-response curve. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1277–1285. (in Chinese with English abstract) [陈卫英, 陈真勇, 罗辅燕, 彭正松, 余懋群 (2012). 光响应曲线的指数改进模型与常用模型比较. 植物生态学报, 36, 1277–1285.]
- Chen ZY, Peng ZS, Yang J, Chen WY, Ouyang ZM (2011). A mathematical model for describing light-response curves in *Nicotiana tabacum* L. *Photosynthetica*, 49, 467–471.
- Coley PD (1983). Herbivory and defensive characteristics of tree species in a lowland tropical forest. *Ecological Monographs*, 53, 209–229.
- Duan AG, Zhang JG, He CY, Zeng YF (2010). Characteristic parameters of light response of photosynthesis of main tree species for vegetation restoration in dry season in Dry-Hot River Valley. *Scientia Silvae Sinicae*, 46(3), 68–73. (in Chinese with English abstract) [段爱国, 张建国, 何彩云, 曾艳飞 (2010). 干热河谷主要植被恢复树种干季光合光响应生理参数. 林业科学, 46(3), 68–73.]
- Edwards EJ, Osborne CP, Strömberg CAE, Smith SA, Consortium CG (2010). The origins of C₄ grasslands: Integrating evolutionary and ecosystem science. *Science*, 328, 587–591.
- Friedlingstein P, Meinshausen M, Arora VK, Jones CD, Anav A, Liddicoat SK, Knutti R (2014). Uncertainties in CMIP5 climate projections due to carbon cycle feedbacks. *Journal of Climate*, 27, 511–526.
- Gao ZK, Gao RF, He JP, Wang M, Zhong CF (2007). Analysis of photosynthetic simulation by a biochemical model or mathematical model in greenhouse eggplants. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 2265–2271. (in Chinese with English abstract) [高志奎, 高荣孚, 何俊萍, 王梅, 钟传飞 (2007). 温室茄子(*Solanum melongena* L.)光合数学模型光合生化模型模拟分析. 生态学报, 27, 2265–2271.]
- Guo SL, Fang F, Huang H, Qiang S (2004). Studies on the reproduction and photosynthetic ecophysiology of the exotic invasive plant, *Plantago virginica*. *Acta Phytoecologica Sinica*, 28, 787–793. (in Chinese with English abstract) [郭水良, 方芳, 黄华, 强胜 (2004). 外来入侵植物北美车前繁殖及光合生理生态学研究. 植物生态学报, 28, 787–793.]
- Han G, Zhang Z (2010). Light response characteristics of photosynthesis of four xerophilous shrubs under different soil moistures. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 4019–4026. (in Chinese with English abstract) [韩刚, 赵忠 (2010). 不同土壤水分下4种沙生灌木的光合光响应特性. 生态学报, 30, 4019–4026.]
- Huang HY, Dou XY, Sun BY, Deng B, Wu GJ, Peng CL (2009). Comparison of photosynthetic characteristics in two ecotypes of *Jatropha curcas* in summer. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 2861–2867. (in Chinese with English abstract) [黄红英, 窦新永, 孙蓓蓓, 邓斌, 吴国江, 彭长连 (2009). 两种不同生态型麻疯树夏季光合特性的比较. 生态学报, 29, 2861–2867.]
- Ji RP, Che YS, Zhu YN, Liang T, Feng R, Yu WY, Zhang YS (2012). Impacts of drought stress on the growth and development and grain yield of spring maize in Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 23, 3021–3026. (in Chinese with English abstract) [纪瑞鹏, 车宇胜, 朱永宁, 梁涛, 冯瑞, 于文颖, 张玉书 (2012). 干旱对东北春玉米生长发育和产量的影响. 应用生态学报, 23, 3021–3026.]
- Jiao NY, Zhao C, Ning TY, Hou LT, Fu GZ, Li ZJ, Chen MC (2008). Effects of maize-peanut intercropping on economic yield and light response of photosynthesis. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 19, 981–985. (in Chinese with English abstract) [焦念元, 赵春, 宁堂原, 侯连涛, 付国

- 占, 李增嘉, 陈明灿 (2008). 玉米-花生间作对作物产量和光合作用光响应的影响. *应用生态学报*, 19, 981–985.]
- Kirschbaum MU, Farquhar GD (1987). Investigation of the CO₂ dependence of quantum yield and respiration in *Eucalyptus pauciflora*. *Plant Physiology*, 83, 1032–1036.
- Kumar DP, Murthy SD (2007). Photoinhibition induced alterations in energy transfer process in phycobilisomes of PSII in the cyanobacterium, *Spirulina platensis*. *Journal of Biochemistry and Molecular Biology*, 40, 644–648.
- Lang Y, Zhang GC, Zhang ZK, Liu SS, Liu DH, Hu XL (2011). Light response of photosynthesis and its simulation in leaves of *Prunus sibirica* L. under different soil water conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 4499–4509. (in Chinese with English abstract) [郎莹, 张光灿, 张征坤, 刘顺生, 刘德虎, 胡小兰 (2011). 不同土壤水分下山杏光合作用光响应过程及其模拟. *生态学报*, 31, 4499–4509.]
- Larcher W (1997). (Translated by Zhai ZX (翟志席), Guo YH (郭玉海), Ma YZ (马永泽)). *Plant Eco-physiology* (植物生态生理学), China Agricultural University Press, Beijing. (in Chinese)
- Larocque GR (2002). Coupling a detailed photosynthetic model with foliage distribution and light attenuation functions to compute daily gross photosynthesis in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) stands. *Ecological Modelling*, 148, 213–232.
- Leakey AD, Uribealarea M, Ainsworth EA, Naidu SL, Rogers A, Ort DR, Long SP (2006). Photosynthesis, productivity, and yield of maize are not affected by open-air elevation of CO₂ concentration in the absence of drought. *Plant Physiology*, 140, 779–790.
- Li L, Zhang XX, Zheng R, Guo JQ (2016). Photosynthetic characteristics and photosynthesis-light response curve models of summer maize. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1310–1318. (in Chinese with English abstract) [李力, 张祥星, 郑睿, 郭建青 (2016). 夏玉米光合特性及光响应曲线拟合. *植物生态学报*, 40, 1310–1318.]
- Liang WB, Nie DL, Wu SZ, Bai WF, Shen SZ (2014). Photosynthetic light response curves of *Macropanax rosthornii* and their model fitting. *Nonwood Forest Research*, 32(4), 38–44. (in Chinese with English abstract) [梁文斌, 聂东伶, 吴思政, 柏文富, 沈素贞 (2014). 短梗大参光合作用光响应曲线及模型拟合. *经济林研究*, 32(4), 38–44.]
- Liu GH, Wang FS, Ding YL, Lin SY (2009). Study on the photosynthetic dynamic variation of 4 dwarf bamboos. *Journal of Fujian College of Forestry*, 29, 258–263. (in Chinese with English abstract) [刘国华, 王福升, 丁雨龙, 林树燕 (2009). 4种地被竹光合作用日变化及光合光响应曲线. *福建林学院学报*, 29, 258–263.]
- Liu YF, Xiao LT, Tong JH, Li XB (2005). Primary application on the non-rectangular hyperbola model for photosynthetic light-response curve. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 21(8), 76–79. (in Chinese with English abstract) [刘宇锋, 萧浪涛, 童建华, 李晓波 (2005). 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用. *中国农学通报*, 21(8), 76–79.]
- Lobell DB, Schlenker W, Costaroberts J (2011). Climate trends and global crop production since 1980. *Science*, 333, 616–620.
- Lobo FDA, Barros MPD, Dalmagro HJ, Dalmolin ÂC (2013). Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel—A critical look at the models. *Photosynthetica*, 51, 445–456.
- Long SP, Humphries AS, Falkowski PG (2003). Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Biology*, 45, 633–662.
- Luo FY, Chen WY, Chen ZY (2013). Applicability of modified exponential model in photosynthetic-CO₂ response curve of barley. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 650–655. (in Chinese with English abstract) [罗辅燕, 陈卫英, 陈真勇 (2013). 指数改进模型在大麦光合-CO₂响应曲线中的适用性. *植物生态学报*, 37, 650–655.]
- Mi N, Cai F, Zhang YS, Ji RP, Yu WY, Zhang SJ, Fang Y (2017). Effects of continuous drought during different growth stages on maize and its quantitative relationship. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 1563–1570. (in Chinese with English abstract) [米娜, 蔡福, 张玉书, 纪瑞鹏, 于文颖, 张淑杰, 方缘 (2017). 不同生育期持续干旱对玉米的影响及其与减产率的定量关系. *应用生态学报*, 28, 1563–1570.]
- Moore PD (1994). High hopes for C₄ plants. *Nature*, 367, 322–323.
- Pinto H, Powell JR, Sharwood RE, Tissue DT, Ghannoum O (2016). Variations in nitrogen use efficiency reflect the biochemical subtype while variations in water use efficiency reflect the evolutionary lineage of C₄ grasses at interglacial CO₂. *Plant, Cell & Environment*, 39, 514–526.
- Prado CH, Moraes JAPVD (1997). Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica*, 33, 103–112.
- Prioul JL, Chartier P (1977). Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO₂ fixation: A critical analysis of the methods used. *Annals of Botany*, 41, 789–800.
- Raschke K (1975) Stomatal action. *Annual Review of Plant Physiology*, 26, 309–340.
- Sharp RE, Matthews MA, Boyer JS (1984). Kok effect and the quantum yield of photosynthesis. *Plant Physiology*, 75, 95–101.
- Shi M, Cheng LX, Zhu ZL (2014). Model fitting and application of light response curves of *Carpinus betulus*. *Journal of Fujian College of Forestry*, 34, 349–355. (in Chinese

- with English abstract) [施曼, 程龙霞, 祝遵凌 (2014). 欧洲鹅耳枥光响应曲线模型拟合与应用. 福建林学院学报, 34, 349–355.]
- Smith SD, Human TE, Zitzer SF, Charlet TN, Housman DC, Coleman JS, Fenstermaker LK, Seemann JR, Nowak RS (2000). Elevated CO₂ increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem. *Nature*, 408, 79–82.
- Stratonovitch P, Semenov MA (2015). Heat tolerance around flowering in wheat identified as a key trait for increased yield potential in Europe under climate change. *Journal of Experimental Botany*, 66, 3599–3609.
- Taylor SH, Ripley BS, Martin T, De-Wet LA, Woodward FI, Osborne CP (2014). Physiological advantages of C₄ grasses in the field: A comparative experiment demonstrating the importance of drought. *Global Change Biology*, 20, 1992–2003.
- Thornley JHM (1976). *Mathematical Models in Plant Physiology*. Academic Press, London.
- Wang RR, Xia JB, Yang JH, Zhao YY, Liu JT, Sun JK (2013). Comparison of light response models of photosynthesis in leaves of *Periploca sepium* under drought stress in sand habitat formed from seashells. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 111–121. (in Chinese with English abstract) [王荣荣, 夏江宝, 杨吉华, 赵艳云, 刘京涛, 孙景宽 (2013). 贝壳砂生境干旱胁迫下杠柳叶片光合光响应模型比较. 植物生态学报, 37, 111–121.]
- Wang SJ, Huang DZ, Yan HX, Xu XH, Ma XC (2011). Applicability of four empirical models on photosynthesis light response of *Populus szechuanica* Schneid. *Journal of Beihua University (Natural Science)*, 12, 208–212. (in Chinese with English abstract) [王圣杰, 黄大庄, 闫海霞, 徐学华, 马向超 (2011). 4种经验模型在藏川杨光响应研究中的适用性. 北华大学学报: 自然科学版, 12, 208–212.]
- Ward JK, Tissue DT, Thomas RB, Strain BB (1999). Comparative responses of model C₃ and C₄ plants to drought in low and elevated CO₂. *Global Change Biology*, 5, 857–867.
- White AJ, Critchley C (1999). Rapid light curves: A new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. *Photosynthesis Research*, 59, 63–72.
- Wu AJ, Xu WZ, Guo YL, Chen J, Li S, Xu BC (2015). Photosynthetic light-response curves of *Lespedeza davurica* under different water and fertilization conditions. *Acta Agrestia Sinica*, 23, 785–792. (in Chinese with English abstract) [吴爱姣, 徐伟洲, 郭亚力, 陈吉, 李帅, 徐炳成 (2015). 不同水肥条件下达乌里胡枝子的光合-光响应曲线特征. 草地学报, 23, 785–792.]
- Wu Q, Zhang GC, Pei B, Xu ZQ, Zhao Y, Fang LD (2011). CO₂ response process and its simulation of *Prunus sibirica* photosynthesis under different soil moisture conditions. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 31, 1517–1524. (in Chinese with English abstract) [吴芹, 张光灿, 裴斌, 徐志强, 赵瑜, 方立东 (2011). 不同土壤水分下山杏光合作用CO₂响应过程及其模拟. 应用生态学报, 31, 1517–1524.]
- Wu W, Jing YS, Ma YP, E YH, Sun LL, Zheng TF (2013). Light response characteristics of summer maize at different growth stages under drought. *Journal of Applied Meteorological Science*, 6, 723–730. (in Chinese with English abstract) [吴玮, 景元书, 马玉平, 俄有浩, 孙琳丽, 郑腾飞 (2013). 干旱环境下夏玉米各生育时期光响应特征. 应用气象学报, 6, 723–730.]
- Xu DQ (2002). *Efficiency of Photosynthesis*. Shanghai Science and Technology Press, Shanghai. 13–15, 33. (in Chinese) [许大全 (2002). 光合作用效率. 上海科学技术出版社, 上海. 13–15, 33.]
- Xu ZZ, Shimizu H, Ito S, Yagasaki Y, Zou CJ, Zhou GS, Zheng YR (2014). Effects of elevated CO₂, warming and precipitation change on plant growth, photosynthesis and peroxidation in dominant species from North China grassland. *Planta*, 239, 421–435.
- Yan XH, Yin JH, Duan SH, Zhou B, Hu WH, Liu S (2013). Photosynthesis light response curves of four rice varieties and model fitting. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 604–610. (in Chinese with English abstract) [闫小红, 尹建华, 段世华, 周兵, 胡文海, 刘帅 (2013). 四种水稻品种的光合光响应曲线及其模型拟合. 生态学杂志, 32, 604–610.]
- Yao HS, Zhang YL, Yi XY, Zuo WQ, Lei ZY, Sui LL, Zhang WF (2107). Characters in light-response curves of canopy photosynthetic use efficiency of light and N in responses to plant density in field-grown cotton. *Field Crops Research*, 203, 192–200.
- Ye ZP (2007). A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica*, 45, 637–640.
- Ye ZP (2007). Application of light-response model in estimating the photosynthesis of super-hybrid rice combination-II Youming 86. *Chinese Journal of Ecology*, 26, 1323–1326. (in Chinese with English abstract) [叶子飘 (2007). 光响应模型在超级杂交稻组合-II优明86中的应用. 生态学杂志, 26, 1323–1326.]
- Ye ZP (2010). A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO₂. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 34, 727–740. (in Chinese with English abstract) [叶子飘 (2010). 光合作用对光和CO₂响应模型的研究进展. 植物生态学报, 34, 727–740.]
- Ye ZP, Yu Q (2008). Comparison of new and several classical models of photosynthesis in response to irradiance. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1356–1361. (in Chinese with English abstract) [叶子飘, 于强 (2008). 光合作用光响应模型的比较. 植物生态学报, 32, 1356–1361.]
- Ye ZP, Yu Q, Kang HJ (2012). Evaluation of photosynthetic

- electron flow using simultaneous measurements of gas exchange and chlorophyll fluorescence under photorespiratory conditions. *Photosynthetica*, 50, 472–476.
- Yu WY, Ji RP, Feng R, Zhao XL, Zhang YS (2015). Response of water stress on photosynthetic characteristics and water use efficiency of maize leaves in different growth stage. *Acta Ecologica Sinica*, 9, 2902–2909. (in Chinese with English abstract) [于文颖, 纪瑞鹏, 冯锐, 赵先丽, 张玉书 (2015). 不同生育期玉米叶片光合特性及水分利用效率对水分胁迫的响应. *生态学报*, 9, 2902–2909.]
- Yuan WP, Liu SG, Zhou GS, Zhou GY, Tieszen LL, Baldocchi D, Bernhofer C, Gholz H, Goldstein AH, Goulden ML, Hollinger DY, Hu YM, Law BE, Stoy PC, Vesala T, Wofsy SC (2007). Deriving a light use efficiency model from eddy covariance flux data for predicting daily gross primary production across biomes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 143, 189–207.
- Zhang LY, Wen GS, Wang SJ, Liu ZL (2011). Four light-response models to estimate photosynthesis of *Phyllostachys pubescens*. *Journal of Zhejiang A & F University*, 28(2), 188–193. (in Chinese with English abstract)
- [张利阳, 温国胜, 王圣杰, 刘兆玲 (2011). 毛竹光响应模型适用性分析. *浙江农林大学学报*, 28(2), 188–193.]
- Zheng JP, Wang CY (2006). Impact of chilling temperature and drought on maize physiological process in seedling stage. *Journal of Applied Meteorological Science*, 17, 119–122. (in Chinese with English abstract) [郑江平, 王春乙 (2006). 低温、干旱并发对玉米苗期生理过程的影响. *应用气象学报*, 17, 119–122.]
- Zhong C, Zhu Y (2013). Applicability analysis about different photosynthetic light-response models for tobacco. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 34, 74–80. (in Chinese with English abstract) [钟楚, 朱勇 (2013). 几种光合作用光响应模型对烟草的适用性分析. *中国农业气象*, 34, 74–80.]
- Zhu XG, Ort DR, Whitmarsh J, Long SP (2004). The slow reversibility of photosystem II thermal energy dissipation on transfer from high to low light may cause large losses in carbon gain by crop canopies: A theoretical analysis. *Journal of Experimental Botany*, 55, 1167–1175.

责任编辑: 赵平 责任编辑: 李敏



扫码向作者提问