

网络优先数字出版时间: 2015-11-26

网络优先数字出版地址: <http://www.cnki.net/kcms/detail/45.1075.N.20151126.1016.002.html>

4 种模型对黄枝油杉光合光响应曲线的拟合分析* Fitting Analysis for 4 Photosynthesis Light Response Curve Models of *Keteleeria calcarea*

柴胜丰¹, 唐健民¹, 杨雪², 谢伟玲³, 韦霄¹, 蒋运生^{1* *}

CHAI Sheng-feng¹, TANG Jian-min¹, YANG Xue², XIE Wei-ling³, WEI Xiao¹,
JIANG Yun-sheng¹

(1. 广西壮族自治区中国科学院广西植物研究所, 广西桂林 541006; 2. 广西大学农学院, 广西南宁 530004; 3. 广西师范大学生命科学学院, 广西桂林 541004)

(1. Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuang Autonomous Region and the Chinese Academy of Sciences, Guilin, Guangxi, 541006, China; 2. College of Agriculture, Guangxi University, Nanning, Guangxi, 530004, China; 3. College of Life Science, Guangxi Normal University, Guilin, Guangxi, 541004, China)

摘要:【目的】为找出黄枝油杉(*Keteleeria calcarea*)光合光响应曲线的最佳模型,以得到较为准确的光合特征参数。【方法】采用 Li-6400 便携式光合系统对黄枝油杉的光合光响应曲线进行测定,并通过 4 种模型(直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数模型和直角双曲线修正模型)对其光响应曲线进行拟合。【结果】直角双曲线模型和非直角双曲线模型的最大净光合速率(P_{nmax})拟合值高于实测值,而指数模型和直角双曲线修正模型的拟合值与实测值较为接近;在 4 种模型中,直角双曲线修正模型的 I_{sat} 拟合值(850.45 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)与实测值(800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)最为接近,其余 3 种模型求得的 I_{sat} 远低于实测值。直角双曲线修正模型对黄枝油杉的光响应曲线拟合得到的 P_{nmax} 、光饱和点(I_{sat})、光补偿点(I_c)和暗呼吸速率(R_d)分别为 5.06 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、850.45 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、7.86 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 0.816 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。【结论】直角双曲线修正模型的拟合效果最好,指数模型次之,非直角双曲线模型和直角双曲线模型的拟合效果最差。

关键词:黄枝油杉 光响应曲线 光响应模型 光合特性

中图分类号:S791, Q945 **文献标识码:**A **文章编号:**1002-7378(2015)04-0286-06

Abstract:【Objective】In order to find the best photosynthesis light response curve model and obtain a more accurate photosynthetic parameters, the photosynthetic characteristics of *Keteleeria calcarea* was studied. 【Methods】The photosynthesis light response curve was

收稿日期: 2015-06-11

修回日期: 2015-07-10

作者简介: 柴胜丰(1980-), 男, 博士, 副研究员, 主要从事植物保护生物学研究。

* 广西科技攻关项目(桂科能 1598025-49), 区林业科技项目(桂林科字 2012 第 26 号), 桂林市科技攻关项目(20130414)和广西植物研究所基本业务费项目(桂植业 12011)资助。

** 通讯作者: 蒋运生(1967-), 男, 研究员, 主要从事经济植物的引种驯化和珍贵乡土树种良种选育研究, E-mail: Jys@gx-ib.cn.

measured using the Li - 6400 portable photosynthesis system. 4 light response curve models, including rectangular hyperbolic model, non - rectangular hyperbolic model, exponential model and modified rectangular hyperbolic model, were applied to fitting its light response curve. 【Results】According to calculated photosynthetic parameters by 4 models, maximum net photosynthetic rate (P_{nmax}) estimated by rectangular hyperbola and non - rectangular hyperbola model were higher than that measured by exper-

iment, while P_{nmax} fitted by exponential model and modified rectangular hyperbolic model were similar with that measured by experiment. I_{sat} estimated by rectangular hyperbolic model, non-rectangular hyperbolic model and exponential model were far lower than the measured data, only I_{sat} estimated by modified rectangular hyperbolic model was the closest to the measured data. The modified rectangular hyperbola model was the best model for fitting photosynthesis light response curve of *Keteleeria calcarea*. The P_{nmax} , I_{sat} , I_c (compensation point) and R_d (respiration rate) were $5.06 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, $850.45 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, $7.86 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ and $0.816 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, respectively. **【Conclusion】** According to the relative errors of measured and fitted values of photosynthesis light response parameters, the sequence of fitting effect of the four light response models in descending order was modified rectangular hyperbola model > exponential model > non-rectangular hyperbola model > rectangular hyperbola model.

Key words: *Keteleeria calcarea*, light response curve, light response model, photosynthetic characteristic

0 引言

【研究意义】黄枝油杉 (*Keteleeria calcarea*) 为松科 (Pinaceae) 油杉属 (*Keteleeria*) 常绿大乔木, 是我国特有的珍稀濒危植物和中亚热带珍贵树种。多见于海拔 200~1100 m 的石灰岩山地, 能耐石山干旱的生存环境, 是石山绿化的优良树种^[1]; 木材较坚硬, 纹理直, 结构细, 是家具和建筑优良用材树种^[2]。仅分布在广西东北部、贵州东南部和湖南西南部的局部区域, 分布区狭窄, 呈小片分布。由于其野生资源的肆意砍伐及其种群自身更新能力弱等原因, 该物种栖息地面积逐渐缩小, 野外种群数量锐减, 有日趋灭绝的危险^[3]。目前, 该物种已列入《国家珍稀濒危植物保护名录》《中国珍贵树种名录》和《广西第一批重点保护野生植物名录》, 对这一濒危物种的光合特性进行研究, 可为其濒危机理的阐明和人工栽培提供理论依据。**【前人研究进展】**目前, 关于黄枝油杉的研究仅局限在资源状况^[1,4]、细胞学^[5]、繁殖^[6]、化学成分^[7]等方面, 而关于其光合特性的研究还未见相关报道。在植物光合光响应曲线拟合过程中, 常用的模型有直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数函数模型以及直角双曲线修正模型等, 只有采用合适的数学模型对光响应曲线进行拟合, 才能获得较为准确的光合响应参数。廖小锋等^[8]采用直角双曲线模型、非直角双曲线模型、二次多项式模型、指数模型和直角双曲线修正模型 5 种模型对野生小蓬竹的光合光响应曲线进行拟合, 结果表明直角双曲线修正模型的拟合效果最好; 在抛物线模型、直角双曲线模型、非直角双曲线模型、直角双曲线修正模型、分段函数模型 5 种模型中, 分段函数模型对 3 种不同类型植物的光合光响应曲线的

拟合效果最好^[9]; 改进的指数模型对紫茉莉光合光响应曲线的拟合效果最佳^[10]。可见不同植物的光合光响应曲线对不同模型的适应性存在差异。**【本研究切入点】**植物的光合光响应曲线表示净光合速率随着光照强度变化的反应曲线, 这种曲线的测定对于了解植物的光合能力非常重要, 通过曲线可以计算植物的最大净光合速率 (P_{nmax})、光饱和点 (I_{sat})、光补偿点 (I_c)、表观量子效率 (Apparent quantum efficiency, AQE)、暗呼吸速率 (R_d) 等。但不同模型选择的参数会有所不同, 采用不同模型计算得到的光合参数也存在一定差异^[8,11]。因此, 为了找出黄枝油杉光合光响应曲线的最佳模型, 以获得较为准确的光合参数, 选择合适的光响应模型进行计算尤为重要。**【拟解决的关键问题】**采用 4 种典型光响应模型对黄枝油杉的光响应曲线进行拟合, 并分别采用决定系数和相对误差对 4 个模型进行评价, 以筛选出光响应参数的最佳拟合模型, 从而得出最适于黄枝油杉光合光响应研究的模型。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地设在广西桂林市雁山区广西植物所内, 位于 $25^{\circ}11'N$, $110^{\circ}12'E$, 海拔高度 178 m, 属中亚热带季风气候区, 年均气温 $19.2^{\circ}C$, 最热月均温 $28.4^{\circ}C$, 最冷月均温 $7.7^{\circ}C$, 绝对高温 $40^{\circ}C$, 绝对低温 $-6^{\circ}C$, 冬季有霜冻, 月平均气温高于 $20^{\circ}C$ 的有 6~7 个月, $\geq 10^{\circ}C$ 的年积温为 $5955.3^{\circ}C$ 。年降雨量 1854.8 mm , 多集中于春夏 4~8 月, 占全年的 73%, 年均蒸发量 1461 mm , 年相对湿度 78.0%, 干湿季明显, 年日照时数约 1550 h, 有霜日 9~24 d。土壤为砂页岩及第四纪红土发育的酸性土壤, pH

值 4.7~6.0,质地为粘土^[12]。

1.2 供试材料

供试材料为约 50 年生黄枝油杉成年植株,胸径 35~40 cm,株高 15~20 m。选择长势良好、大小相近的 4 株植株作为待测株,选取冠层下部外围向阳枝条叶片作为待测样本。

1.3 光响应曲线的测定

试验在 9 月下旬晴朗天气的上午进行。采用 Li-6400 便携式光合系统(Li-Cor, Inc, 美国)对黄枝油杉叶片的净光合速率(P_n)进行测定,测量前将待测叶片在 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光强下进行光合诱导。使用开放气路,控制叶片温度为 28°C ,空气流速为 $0.5 \text{ L} \cdot \text{min}^{-1}$, CO_2 浓度为 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。设定光强梯度为 $1800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $100 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $50 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 、 $0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,测定时在每一光强下停留 3 min。由于黄枝油杉叶片呈细条形,面积较小,试验中选取相邻的 3 片叶放入叶室中进行测定,测完后取下所测叶片,采用 Li-3000 叶面积仪对其叶面积进行测定,并把叶面积输入光合仪,经过重新计算得到光合数据。

1.4 数据处理

数据用 Excel 软件进行初步处理,用 SPSS 软件进行统计分析,用 Sigma Plot 9.0 绘图。采用以下 4 种模型进行光合光响应曲线的模拟。

(1) 直角双曲线模型^[13]

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

式中: P_n 为净光合速率, α 为初始斜率, I 为光合有效辐射, $P_{n\max}$ 为最大净光合速率, R_d 为暗呼吸速率。

(2) 非直角双曲线模型^[13]

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

式中: P_n 、 α 、 I 、 $P_{n\max}$ 、 R_d 的定义同(1)式, θ 表示光响应曲线弯曲程度的参数,取值范围为 $0 < \theta < 1$ 。

(3) 指数模型^[14]

$$P_n(I) = P_{n\max}(1 - C_0 e^{-\alpha I/P_{n\max}}), \quad (3)$$

式中: P_n 、 $P_{n\max}$ 、 α 和 I 的定义同(1)式, C_0 为度量弱光下净光合速率趋于 0 的指标。

(4) 直角双曲线修正模型^[15]

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

式中: α 、 I 、 R_d 的定义同(1)式, β 为光抑制项, γ 为光饱和项。

由于模型(1)、(2)、(3)自身的收敛性,无法直接求出其 I_{sat} 的解析解。为了估算 I_{sat} ,在模型(1)和模型(2)中,需要根据拟合得到的光合参数求解直线方程, $P_{n\max} = \text{AQE} \times I_{\text{sat}} - R_d$,其中 AQE 为表观量子效率,表示植物在弱光条件下 ($\leq 150 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 直线方程的斜率。在模型(3)中,需要假设光合速率为 $0.99 P_{n\max}$ 所对应的光强为其光饱和点。模型(4)是一个具有极值的函数,可直接求出 $P_{n\max}$ 、 I_{sat} 和 I_c 的解析解。

为了更好地检验光合参数拟合值的精确度,定义相对误差(RE):

$$\text{RE} = |y_i - \hat{y}_i| / y_i, \quad (5)$$

式中: y_i 和 \hat{y}_i 分别为实测值和拟合值,RE 越小说明拟合效果越好。

2 结果与分析

2.1 光合光响应曲线的拟合及比较

由图 1 可知,光强为 $0 \sim 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,净光合速率随光合有效辐射的增加而迅速增加;光强为 $400 \sim 800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,净光合速率缓慢增加;光强为 $800 \sim 1800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,净光合速率稍有下降,表明黄枝油杉在高光强下发生了光抑制现象。采用 4 种模型对黄枝油杉的光响应曲线进行拟合,其中直角双曲线模型、非直角双曲线模型和指数模型拟合的光响应曲线都是一条渐近线,没有极值,不能较好地拟合高光强下 P_n 下降的现象,只有直角双曲线修正模型存在极值,能较好地拟合黄枝油杉的光抑制现象,因此直角双曲线修正模型拟合效果最佳。由 4 个方程拟合得到的决定系数(R^2)可知,4 种模型对黄枝油杉叶片光响应曲线拟合精度的大小顺序为直角双曲线修正模型 > 非直角双曲线模型 > 指数模型 > 直角双曲线模型(表 1)。 R^2 越大,说明模型拟合程度越高,但拟合的光合参数不一定最好,因此,还需进一步分析光响应参数的拟合结果。

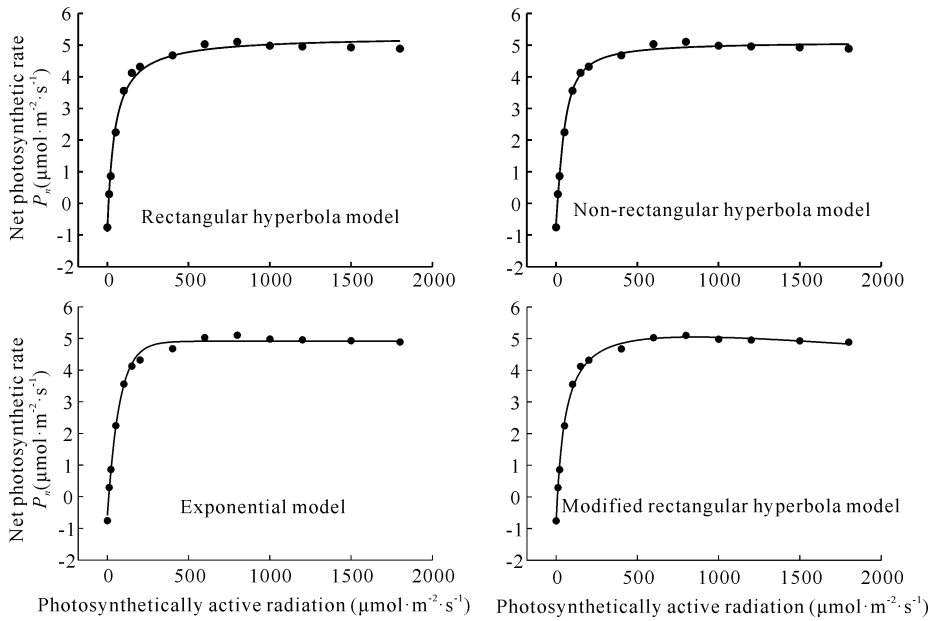


图1 4种模型对黄枝油杉光合光响应曲线的拟合

Fig. 1 The net photosynthetic rate-light response curve fitted with four models in *Keteleeria calcarea*

表1 不同光合光响应模型拟合的光合参数及其与实测值的比较

Table 1 Measured and fitted values of net photosynthetic rate-light response parameters of *Keteleeria calcarea* in the four models

模型 Model	初始斜率 Initial slope α	P_{nmax} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	I_{sat} ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	I_c ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	R_d ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	R^2
直角双曲线模型 Rectangular hyperbola model	0.140	6.18	226.96	7.52	0.901	0.9930
非直角双曲线模型 Non-rectangular hyperbola model	0.081	5.79	207.24	8.73	0.676	0.9976
指数模型 Exponential model	0.067	4.92	345.83	8.29	0.588	0.9958
直角双曲线修正模型 Modified rectangular hyperbola model	0.118	5.06	850.45	7.86	0.816	0.9978
实测值 Measured value	—	5.10	800	7.98	0.76	—

2.2 不同模型拟合的光响应参数的比较

由表1可知,直角双曲线模型和非直角双曲线模型拟合的 P_{nmax} 均大于实测值,而指数模型和直角双曲线修正模型拟合的 P_{nmax} 与实测值较为接近,以直角双曲线修正模型的拟合效果最佳。直角双曲线模型、非直角双曲线模型和指数模型的 I_{sat} 拟合值均远低于实测值,而直角双曲线修正模型求得的 I_{sat} ($850.45 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 与实测值 ($800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 最为接近。虽然4种模型拟合得到的 I_c 和 R_d 均与实测值接近,但仍以直角双曲线修正模型的拟合结果最优。

2.3 不同模型对光响应参数拟合效果的比较

为了判断光合参数的拟合值偏离实测值的大小,对黄枝油杉叶片光响应参数拟合值与实测值的

相对误差(RE)进行计算,RE越小,说明模型拟合值与实测值越接近。由表2可知, P_{nmax} 、 I_{sat} 、 I_c 和 I_c 均以直角双曲线修正模型的拟合效果最好,4个参数中以 P_{nmax} 和 I_c 的拟合效果最佳,RE分别为0.008和0.015。其余3个模型仅对1个或2个参数的拟合效果较好,而对其余参数拟合的效果较差。4个模型拟合的所有光响应参数RE的平均值表明,4个模型对黄枝油杉叶片光合光响应参数拟合效果优劣依次为直角双曲线修正模型>指数模型>非直角双曲线模型>直角双曲线模型,这与4个模型拟合精度的排序稍有差异。

2.4 光合特性

由表1可知,在直角双曲线修正模型的拟合下,黄枝油杉的 P_{nmax} 为 $5.06 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, I_{sat} 为

850.45 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, I_c 为 7.86 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, R_d 为 0.816 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。黄枝油杉的 I_{sat} 和 I_c 均较低, $P_{n\text{max}}$ 较小, 表明黄枝油杉的光合能力较弱, 表现出阴生植物特征。

表 2 光合光响应参数的拟合值与实测值的相对误差

Table 2 The relative errors of measured and fitted values of net photosynthetic rate-light response parameters

模型 Model	RE				
	$P_{n\text{max}}$	I_{sat}	I_c	R_d	平均值 Mean
直角双曲线模型 Rectangular hyperbola model	0.212	0.716	0.058	0.186	0.293
非直角双曲线模型 Non-rectangular hyperbola model	0.135	0.741	0.094	0.111	0.270
指数模型 Exponential model	0.035	0.568	0.039	0.226	0.217
直角双曲线修正模型 Modified rectangular hyperbola model	0.008	0.063	0.015	0.074	0.040

3 结论

本研究采用 4 种典型光响应模型对黄枝油杉的光响应曲线进行拟合, 其中, 直角双曲线模型和非直角双曲线模型拟合得到的曲线均为渐近线, 没有极值, 因此无法直接求出 $P_{n\text{max}}$, 而需采用非线性最小二乘法对其进行估算, 如果净光合速率在饱和和光强之后出现下降, 则估算的 $P_{n\text{max}}$ 必然大于实测值, 这与本试验结果相吻合。另外, I_{sat} 的计算需通过直线方程求解, 得到的结果远小于实测值, 这也在其他研究中已多次被验证^[16,17]。指数模型拟合的 $P_{n\text{max}}$ 与实测值较为接近, 但计算 I_{sat} 时, 需要假设光合速率为 $0.99P_{n\text{max}}$ 所对应的光强为 I_{sat} , 这一求解方式缺乏理论依据, 且得到的 I_{sat} 同样远小于实测值。只有直角双曲线修正模型的存在极值, 能直接计算出 $P_{n\text{max}}$ 和 I_{sat} , 而且能较好地拟合植物的光抑制现象。从 RE 平均值来看, 直角双曲线修正模型对黄枝油杉光合光响应曲线的拟合精度最高, 对 4 个光合参数的拟合效果最好, 其拟合效果最佳, 指数模型次之, 非直角双曲线模型和直角双曲线模型的拟合效果最差, 这与 4 个模型对荷花 (*Nelumbo nucifera*) 光合光响应曲线的拟合效果相一致^[18]。

本试验中, 黄枝油杉的 $P_{n\text{max}}$ 为 5.06 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, I_{sat} 为 850.45 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, I_c 为 7.86 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 与其他一些松科植物相比, 如思茅松 (*Pinus kesiya* var. *langbianensis*) 的 $P_{n\text{max}}$ 为 11.85 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, I_{sat} 为 1800 $\mu\text{mol} \cdot$

$\text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, I_c 为 7.8 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (文献[19]), 云南松 (*Pinus yunnanensis*) 的 $P_{n\text{max}}$ 为 9.41 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, I_{sat} 为 2000 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, I_c 为 20.27 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (文献[20]), 黄枝油杉的 $P_{n\text{max}}$ 较低, 这可能与适应岩溶生境有关, 黄枝油杉主要分布于石山, 土层稀薄, 土壤贫瘠, 且容易受到季节性干旱影响, 这种光合生理特性有利于其在恶劣的岩溶生境下正常生长。然而, 黄枝油杉 I_{sat} 亦大大低于其它松科植物, 表现出阴生植物特征, 这与黄枝油杉在群落中的位置并不相符 (群落中的优势种, 处于乔木层第一层, 高达 30 m 以上), 黄枝油杉是如何适应强光的, 还有待进一步研究。

参考文献:

- [1] 彭少麟. 广东珍稀濒危植物[M]. 北京: 科学出版社, 2003.
Peng S Y. Rare and Endangered Plants in Guangdong [M]. Beijing: Science Press, 2003.
- [2] 黄立铨. 石山绿化优良树种——黄枝油杉[J]. 广西植物, 1982, 2(2): 103-104.
Huang L Q. *Keteleeria calcarea* Cheng et L. K. Fu—A valuable tree for afforesting the limestone hills [J]. Guihaia, 1982, 2(2): 103-104.
- [3] 傅立国. 中国珍稀濒危植物[M]. 上海: 教育出版社, 1989.
Fu L G. Rare and Endangered Plants in China [M]. Shanghai: Education Press, 1989.
- [4] 沈燕, 曹基武, 刘春林, 等. 湖南濒危植物黄枝油杉的资源现状及人工栽培技术[J]. 福建林业科技, 2009, 36(3): 107-110.
Shen Y, Cao J W, Liu C L, et al. Resource status and artificial cultivation technology of endangered *Keteleeria calcarea* in Hunan [J]. Journal of Fujian Forestry Science and Technology, 2009, 36(3): 107-110.
- [5] 陈维新, 叶志云, 蔡玲. 黄枝油杉和矩鳞油杉的核型研究[J]. 植物分类学报, 1989, 27(1): 49-52.
Chen W X, Ye Z Y, Cai Y. A study on the karyotype in *Keteleeria calcarea* and *K. oblonge* [J]. Acta Phytotaxonomica Sinica, 1989, 27(1): 49-52.
- [6] 蒋柏生, 文桂喜, 唐芸, 等. 不同处理对濒危植物黄枝油杉扦插育苗的影响[J]. 广西植物, 2008, 28(4): 549-552.
Jiang B S, Wen G X, Tang Y, et al. Effects of different treatments on cuttage cultivation and growth of *Keteleeria calcarea* [J]. Guihaia, 2008, 28(4): 549-552.
- [7] 何道航, 庞义, 宋少云, 等. 黄枝油杉嫩枝中精油的化学

- 成分研究[J]. 生物质化学工程, 2006, 40(2): 8-10.
- He D H, Pang Y, Song S Y, et al. Chemical constituents of essential oil from twigs of *Keteleeria calcarea* [J]. Biomass Chemical Engineering, 2006, 40(2): 8-10.
- [8] 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): 124-128.
- 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.
- [9] 段爱国, 张建国. 光合作用光响应曲线模型选择及低光强属性界定[J]. 林业科学研究, 2009, 22(6): 765-771.
- Duan A G, Zhang J G. Selection of models of photosynthesis in response to irradiance and definition of attribute of weak light [J]. Forest Research, 2009, 22(6): 765-771.
- [10] 陈兰英, 黎云详, 钱一凡, 等. 改进指数模型对紫茉莉光合-光响应及 CO₂ 响应适应性研究[J]. 广西植物, 2013, 33(6): 839-845.
- Chen L Y, Li Y X, Qian Y F, et al. Applications studies of the modified exponential model on photosynthesis - light response and CO₂ response curves of *Mirabilis jalapa* [J]. Guihaia, 2013, 33(6): 839-845.
- [11] 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.
- Wang R R, Xia J B, Yang J H, et al. Comparison of light response models of photosynthesis in leaves of *Periploca sepium* under drought stress in sand habitat formed from seashells [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2013, 37(2): 111-121.
- [12] 柴胜丰, 韦霄, 蒋运生, 等. 濒危植物金花茶开花物候和生殖构件特征[J]. 热带亚热带植物学报, 2009, 17(1): 5-11.
- Chai S F, Wei X, Jiang Y S, et al. The flowering phenology and characteristics of reproductive modules of endangered plant *Camellia nitidissima* [J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2009, 17(1): 5-11.
- [13] Thornley J H M. Mathematical Models in Plant Physiology [M]. London: Academic Press, 1976: 86-110.
- [14] Bassman J, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltois* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clone [J]. Tree Physiology, 1991, 8: 145-159.
- [15] Ye Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa* [J]. Photosynthetica, 2007, 45: 637-640.
- [16] 闫小红, 胡文海, 王宁, 等. 美洲商陆光合光响应曲线及其模型拟合[J]. 井冈山大学学报: 自然科学版, 2013, 34(3): 28-33.
- Yan X H, Hu W H, Wang N, et al. Model fitting on light response curve of photosynthesis for *phytolacca americana* [J]. Journal of Jinggangshan University: Natural Science, 2013, 34(3): 28-33.
- [17] 余诚棋, 程鹏, 季琳琳, 等. 油茶光合作用光响应曲线的拟合[J]. 经济林研究, 2012, 30(1): 118-120.
- She C Q, Cheng P, Ji L L, et al. Light-response curves fitting of photosynthesis in *Camellia oleifera* [J]. Nonwood Forest Research, 2012, 30(1): 118-120.
- [18] 冷寒冰, 秦俊, 叶康, 等. 不同光照环境下荷花叶片光合光响应模型比较[J]. 应用生态学报, 2014, 25(10): 2855-2860.
- Leng H B, Qin J, Ye K, et al. Comparison of light response models of photosynthesis in *Nelumbo nucifera* leaves under different light conditions [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(10): 2855-2860.
- [19] 刘娟, 梁军生, 王健敏, 等. 思茅松干季光合生理日动态及光响应特征分析[J]. 林业科学研究, 2009, 22(5): 677-682.
- Liu J, Liang J S, Wang J M, et al. Diurnal change of photosynthetic characteristics and response to light intensity of *Pinus kesiya* Royle ex Gordon var. *langbianensis* [J]. Forest Research, 2009, 22(5): 677-682.
- [20] 梁军生, 陈晓鸣, 杨子祥, 等. 云南松与华山松人工混交林针叶光合速率对光 CO₂ 浓度的响应特征[J]. 林业科学研究, 2009, 22(1): 21-25.
- Liang J S, Chen X M, Yang Z X, et al. Photosynthesis rate in response to light intensity and CO₂ concentration in the mixed plantation of *Pinus yunnanensis* and *Pinus armandii* [J]. Forest Research, 2009, 22(1): 21-25.

(责任编辑: 陆雁)