

诺丽不同遮荫条件光响应模型筛选及其光合特性比较

王昌跃^{1,2}, 赵雅琦¹, 向宇慧^{1,3}, 姚继涛^{1,4}, 谭梦怡¹, 王鸿浩¹, 祖超¹, 李志刚¹, 杨建峰¹, 王灿^{1*}

1. 中国热带农业科学院香料饮料研究所/农业农村部香辛饮料作物遗传资源利用重点实验室/海南省热带香辛饮料作物遗传改良与品质调控重点实验室/万宁农业资源环境海南省野外科学观测研究站, 海南万宁 571533; 2. 云南农业大学热带作物学院, 云南普洱 665099; 3. 长江师范学院, 重庆 408100; 4. 黑龙江八一农垦大学农学院, 黑龙江大庆 163319

摘要: 光合作用是植物生长和发育的重要过程, 而光响应曲线可以描述植物在不同光照条件下的光合速率与光照强度之间的关系。诺丽作为一种热作植物, 明确其光合特性对于了解其生长和发育过程至关重要, 而目前关于诺丽光合方面的报道相对较少。为了深入研究诺丽的光合特性及其环境适应性, 本研究以 4 种 (CK、T₁、T₂、T₃) 处理的诺丽为研究对象, 采用 LI-6400 便携式光合仪测定光强日变化、净光合日变化、光响应曲线, 并采用 4 种常用光响应模型进行拟合, 筛选最佳模型后得出相应光合特征参数。结果表明: 光强日变化呈现单峰抛物线变化趋势, 在中午 12:00 时日光强达到最大, 而诺丽的净光合日变化则呈现倒“U”型变化, 在 6:00—10:00 时快速上升, 10:00—16:00 这一阶段缓慢下降, 到 16:00 时快速下降, 二者日变化存在一定同步性和非同步性变化; 不同处理之间, 净光合速率 (P_n) 和光强 (I) 均随着遮荫度的增加出现明显的下降趋势; 直角双曲线修正模型 (MRHM) 对诺丽光响应曲线拟合效果最好, 除 90% 遮荫度外, 其均方根误差 (RMSE)、平均绝对误差 (MAE) 较其他 3 个模型最小, 分别为 0.06~0.12 和 0.05~0.09; 随着遮荫度增加, 诺丽的光合表现量子效率 (AQE)、最大净光合速率 (P_{nmax})、光饱和点 (LSP) 和暗呼吸速率 (R_d) 逐步下降, 而光补偿点 (LCP) 逐步增加, 表明在弱光诱导下, 诺丽光合效率逐步下降, 过度遮荫时甚至大幅下降, 其高光效特性须在强光刺激下才能激活。本研究揭示了诺丽光合特性及其对不同荫蔽度的应对策略, 为深入了解诺丽生态适应性提供理论依据, 也为生产上诺丽开展林下种植或遮荫措施提供参考。

关键词: 诺丽; 光响应曲线; 光响应模型; 光合特性; 高光效

中图分类号: S184 文献标志码: A

Screening of Light Response Models and Comparison of Photosynthetic Properties of Noni under Different Shading Conditions

WANG Changyue^{1,2}, ZHAO Yaqi¹, XIANG Yuhui^{1,3}, YAO Jitao^{1,4}, TAN Mengyi¹, WANG Honghao¹, ZU Chao¹, LI Zhigang¹, YANG Jianfeng¹, WANG Can^{1*}

1. Spice and Beverage Research Institute, Chinese Academy of Tropical Agricultural Sciences / Key Laboratory of Genetic Resources Utilization of Spice and Beverage Crops, Ministry of Agriculture and Rural Affairs / Hainan Provincial Key Laboratory of Genetic Improvement and Quality Regulation for Tropical Spice and Beverage Crops / Wanning Agricultural Resources and Environment Hainan Field Scientific Observation and Research Station, Wanning, Hainan 571533, China; 2. College of Tropical Crops, Yunnan Agricultural University, Pu'er, Yunnan 665099, China; 3. Yangtze Normal University, Chongqing 408100, China; 4. College of Agriculture, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing, Heilongjiang 163319, China

Abstract: Photosynthesis plays a crucial role in the growth and development of plants, and the light response curve can describe the relationship between photosynthetic rate and light intensity under different light conditions. As a ther-

收稿日期 2024-06-12; 修回日期 2024-07-28

基金项目 国家重点研发计划项目 (No. 2023YFD1901403); 万宁市重点科研项目 (No. nlbzhzz2021); 重点原料植物海南联合育种合作项目 (No. Am20230493BC)。

作者简介 王昌跃 (2002—), 男, 本科生, 研究方向: 热带作物栽培与生理生态。*通信作者 (Corresponding author): 王灿 (WANG Can), E-mail: wangcan_1983@catas.cn。

mocrop plant, clarifying the photosynthetic characteristics of Noni is crucial for understanding its growth and development process, while there are relatively few reports on the photosynthetic aspects of Noni. In order to study the photosynthesis of Noni and its environmental adaptation, this study took Noni with four shade treatments (CK, T₁, T₂, T₃) as the research object, and measured the daily change of light intensity, daily change of net photosynthesis and light response curve by LI-6400 portable photosynthesizer, and used four commonly used light response models to fit, and then screened the optimal model to obtain the corresponding photosynthetic characteristic parameters. The daily change of light intensity showed a single-peak parabolic trend, and the daily light intensity reached the maximum at 12 : 00 noon, while the daily change of net photosynthesis of Noni showed an inverted U-shaped change, with a rapid increase from 6 : 00 to 10 : 00, and a slow decline from 10 : 00 to 16 : 00, and a rapid decline at 16 : 00. The daily changes of the two existed some synchronous and non-synchronous changes. The net photosynthetic rate (P_n) and light intensity (I) both showed obvious decreasing trends with the increase of shade between different treatments. The modified model of the right-angle hyperbola (MRHM) fit most effectively for the light response curve of Noni. With the exception of 90% shade, both the root mean square error (RMSE) and mean absolute error (MAE) were lower than those of the other three models, ranging from 0.06 to 0.12 and 0.05 to 0.09, respectively. With the increase of shade, the photosynthetic apparent quantum efficiency (AQE), maximum net photosynthetic rate (P_{nmax}), light saturation point (LSP) and dark respiration rate (R_d) of Noni gradually decreased, while the light compensation point (LCP) gradually increased, indicating that under the induction of low light, the photosynthetic efficiency of Noni gradually decreased, and the photosynthetic efficiency of Noni gradually decreased when over-shaded. This indicates that the photosynthetic efficiency of noni decreases gradually under low light induction, and even decreases dramatically under excessive shade, and its high photosynthetic efficiency can only be activated under strong light stimulation. This study reveals the photosynthetic characteristics of Noni and its response strategy to different shade, which would provide a theoretical basis for the deep understanding of Noni ecological adaptation, and also provide a reference for the production of Noni understory planting or shade measures.

Keywords: noni; light response curve; light response model; photosynthetic properties; high light efficiency

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2024.12.010

植物光合作用是将光能转换为可用于生命过程的化学能并进行有机物合成的生物过程,这一过程是植物获取能量的主要途径,也是植物生长和发育的物质基础^[1-2],光合作用在植物品种的选育和评价中同样扮演着重要角色。光响应曲线揭示了植物的净光合速率与光照强度之间的关系,而通过该曲线得到的参数能够反映出植物在不同光照条件下的生存能力和对环境条件的适应性。因此,利用光响应模型来拟合光响应曲线,并准确计算出植物的饱和光强(LSP)、光补偿点(LCP)、最大净光合速率(P_{nmax})、暗呼吸速率(R_d)和表观量子效率(AQE)等光合参数,是研究植物光合特性的重要手段^[1]。目前,用于拟合光响应曲线的常用模型包括直角双曲线模型^[3-4](Rectangular Hyperbola Model, RHM)、非直角双曲线模型^[5](Non-rectangular Hyperbola Model, NHM)、直角双曲线修正模型^[6-7](Modified Rectangular Hyperbola Model, MRHM)和指数模型^[8](Exponential Model, EM),由于这些模型在拟合不同植物的光合参数时效果各异,因此选择一个合适的光响应模型对于深

入研究植物的光合特性至关重要^[2]。

诺丽(*Morinda citrifolia* L.)又名海巴戟天、四季果,果肉富含众多功能性成分,具有重要医学预防及治疗效果^[9-10]。原产于南太平洋群岛,且多生长于滨海浅滩地区,诺丽对强光环境适应能力很强,但目前对遮荫下诺丽的光合特性尚不清楚,难以为林下间作诺丽及确定适宜遮荫度提供相关理论依据与技术参考。因此,本研究采用诺丽盆栽试验,设置4种不同遮荫度处理,在遮荫处理30 d后,测定不同遮荫度下的诺丽光合日变化曲线和光响应曲线,并采用MRHM、RHM、NHM和EM共4种常用光响应模型进行拟合,筛选出适合诺丽不同遮荫度拟合的光响应曲线模型,并通过最适模型来拟合获得光合特征参数,并开展对比分析,从而为深入了解诺丽的光合特性及其适应策略提供依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验地位于中国热带农业科学院香料饮料研

究所万宁兴隆（110°20'E，18°74'N）。选择生长良好，长势一致健壮的诺丽植株进行试验，不同遮荫条件采用相同颜色、相同材质遮荫网进行设置，共 4 个遮荫处理：（1）CK，未遮荫；（2）T₁，30%遮荫；（3）T₂，60%遮荫；（4）T₃，90%遮荫，每个遮荫处理选取 10 株长势良好的诺丽植株作为参试植株。

1.2 方法

在进行遮荫处理的试验中，挑选生长状况和光照条件相似、无病虫害的诺丽植株作为参试植株。对于每株诺丽植株，选取其第 2 轮自上而下生长的新梢上的 3 片稳定叶片作为测定叶片。净光合速率采用 LI-6400 便携式光合仪（美国 LI-

COR 公司）于晴朗天气测定，在正式开始测量之前，首先使用 1800 μmol/(m²·s)光强对叶片进行 30 min 的预处理，以诱导其光合作用，随后，将光合仪的光强设置为从 1800 μmol/(m²·s)逐渐降低至 0 μmol/(m²·s)的一系列梯度，以测定不同光强下叶片的净光合速率，绘制其光响应曲线。此外，于每天 6：00—18：00 之间，每隔 2 h 对倒 3 叶或倒 4 叶的稳定叶片进行光强和净光合速率的日变化测定。绘制其相对应的光合日变化曲线和光响应曲线。

采用 4 种光响应模型对不同遮荫条件下诺丽进行光响应曲线拟合，计算其光合参数。4 种光响应模型见表 1。

表 1 光响应模型
Tab. 1 Light-response model

模型 Model	表达式 Expression	备注 Remark
MRHM	$P_n = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \beta I} I - R_d \quad (1)$	P_n 为净光合速率 μmol/(m ² ·s)； α 为初始量子效率； I 为光合有效辐射强度 μmol/(m ² ·s)； P_{nmax} 为最大净光合速率 μmol/(m ² ·s)； R_d 为暗呼吸速率 μmol/(m ² ·s)；AQE 为 $I \leq 200$ μmol/(m ² ·s)时拟合方程的直线斜率,又称为表观量子效率； e 为自然对数的底， $e=2.718$ ；LCP 为光补偿点 μmol/(m ² ·s)； β 为光抑制系数； γ 为饱和系数 ^[11] 。
RHM	$P_n = \frac{\alpha P_{nmax}}{\alpha I + P_{nmax}} - R_d \quad (2)$	
NHM	$P_n = \frac{\alpha I + P_{nmax} - \sqrt{(\alpha I + P_{nmax})^2 - 4\theta \alpha P_{nmax}}}{2\theta} - R_d \quad (3)$	
EM	$P_n = P_{nmax} (1 - e^{-\alpha I / P_{nmax}}) - R_d \quad (4)$	

4 种拟合模型中，直角双曲线修正模型能够通过直接通过软件得到 LSP，其 LSP 和 P_{nmax} 的解析式（5）、式（6）如下：

$$LSP = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma) / \beta} - 1}{\gamma} \quad (5)$$

$$P_{nmax} = \alpha \left(\frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 - R_d \quad (6)$$

而其他 3 种模型采用公式计算得到 LSP 和 P_{nmax} 。计算直角双曲线模型和非直角双曲线模型 LSP 的公式为：

$$P_{nmax} = AQE \times LSP - R_d \quad (7)$$

式（7）中，AQE 为表观量子效率，通过求弱光条件下[$I \leq 200$ μmol/(m²·s)]的直线方程得到， P_{nmax} 通过非线性最小二乘法估算得到，求解直线方程式（7）得到 LSP。通过式（4）可以求取 LCP 的解析解，而 LSP 需假设光合速率为 $0.90P_{nmax}$ 或 $0.99P_{nmax}$ 所对应的光强为其 LSP。

利用光合计算软件光合计算 4.1.1(版权所有：井冈山大学生命科学学院/数理学院叶子飘)拟合光响应曲线，并计算光响应特征参数。同时增加均方根误差（RMSE）和平均绝对误差（MAE）与决定系数（ R^2 ）进行评价其拟合模型的拟合精度的高低及其判定模型的优劣程度，其相关公式如下^[12]：

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_i - y_m)^2} \quad (8)$$

$$MAE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n |y_i - y_m| \quad (9)$$

式中， y_i 代表观测值， y_m 代表拟合值， n 为观察数。其 R^2 越接近于 1，RMSE 和 MAE 值越小，模型拟合度越好。

1.3 数据处理

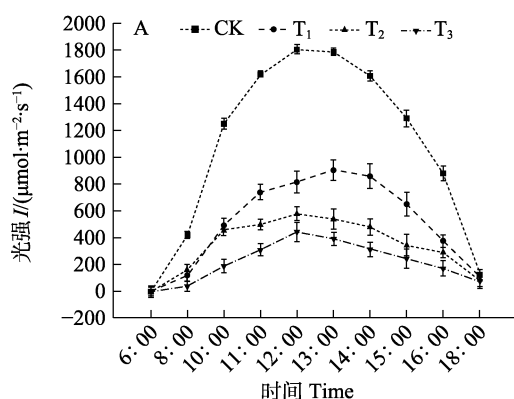
所有数据采用 Excel 2021 软件统计，利用 IBM SPSS Statistics 26.0 软件进行单因素 ANOVA 显著性差异分析，结果均以平均值±标准差表示。

采用 Origin 2021 软件绘制图表。

2 结果与分析

2.1 4 种遮荫度下的光强日变化及诺丽叶片净光合速率日变化

4 种不同遮荫处理下光强 (I) 日变化和诺丽叶片净光合速率 (P_n) 日变化如图 1 所示。由图 1A 可知, 不同遮荫度处理的光强日变化曲线在 6:00—18:00 这一时间段呈倒“U”型变化, 即日出时 (上午 6:00) 光强最低, 此后随时间增加而不断增强, 到 12:00—13:00 则到达峰值, 此后随时间增加又不断下降, 直至日落 (18:00)



降为最低。测定时该日光强最大值在 CK 时为 $1803 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 其他依次降低, 分别为 T_1 、 T_2 和 T_3 , 分别降低 49.8%、67.8% 和 75.4%。

图 1B 为净光合速率 (P_n) 日变化曲线, 整体上来看, 诺丽叶片 P_n 日变化曲线与光强变化基本一致, 但又略有不同, 首先在 6:00—10:00 阶段, 诺丽叶片 P_n 快速上升, 然后逐渐平缓下降, 到 16:00 时迅速下降。但 T_2 和 T_3 处理稍有不同, 在 12:00 时 P_n 有较为明显的最低点, 分别较 10:00 时最高处降低 29.3% 和 28.1%, 在 12:00—18:00 阶段, P_n 呈现缓慢上升然后下降的趋势, 其呈现出一定的“光合午休”现象。

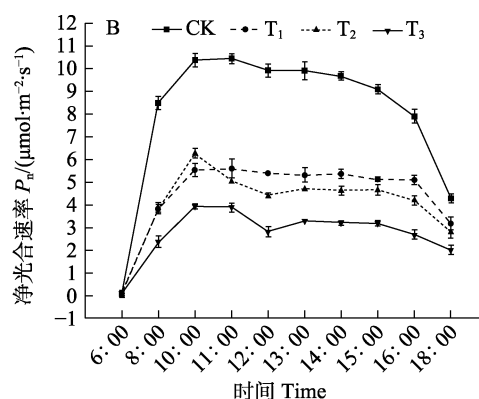


图 1 4 种遮荫处理下诺丽光强日变化曲线 (A) 和叶片净光合速率日变化曲线 (B)

Fig. 1 Four diurnal variation curve of noni light intensity (A) and diurnal variation curve of net photosynthesis rate of leaf (B)

2.2 4 种遮荫处理诺丽光响应曲线

根据 4 个不同遮荫度下的诺丽测定值绘制光响应曲线 (图 2)。除 T_3 外, 其他处理的光合-光响应曲线变化趋势基本一致, 大致可分为 3 个阶段: 在 $I \leq 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, P_n 迅速上升, 为快速上升阶段; 当 $I > 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 后, P_n 呈现缓慢上升; 当到达 LSP 后, 其 P_n 随着 I 的增强而逐渐趋向于平缓。而 T_3 处理下, P_n 随 I 的增加呈“S”型变化: $I < 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, P_n 处于较低水平且缓慢上升; I 在 $200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s}) \sim 500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 区间内 P_n 快速上升; 而 $I > 500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, P_n 又呈缓慢上升阶段; 当到达 LSP 后, 其 P_n 随着 I 的增强而逐渐趋向于平缓。在相同 I 下, 随着遮荫度增加, 诺丽 P_n 逐步下降, 表现为 $\text{CK} > T_1 > T_2 > T_3$ 处理, T_3 处理下诺丽净光合速率最低。

2.3 4 种光响应模型拟合效果比较

采用 4 种光响应模型对不同遮荫处理下诺丽光响应曲线进行拟合, 并采用 RMSE、MAE 和 R^2 等参数对拟合情况进行评价, 结果如图 3 所示。

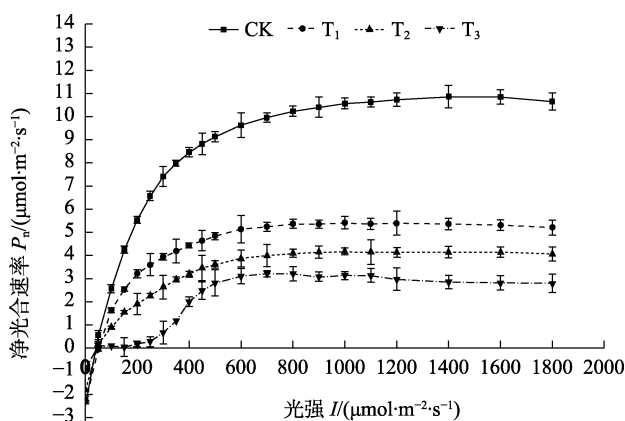


图 2 4 种遮荫处理光响应曲线

Fig. 2 4 Light response curves of shade treatment

除 T_3 外, CK 和 T_1 、 T_2 处理拟合值与测定值拟合度相对较好, 基本处于 1:1 对角线上。其中, MRHM 拟合效果最好, 其 RMSE、MAE 分别为 0.06~0.12 和 0.05~0.09, 为 4 个模型中最小; 其次为 NHM, 其 RMSE、MAE 分别为 0.10~0.17 和 0.07~0.14, EM 的 RMSE、MAE 分别为 0.12~0.16

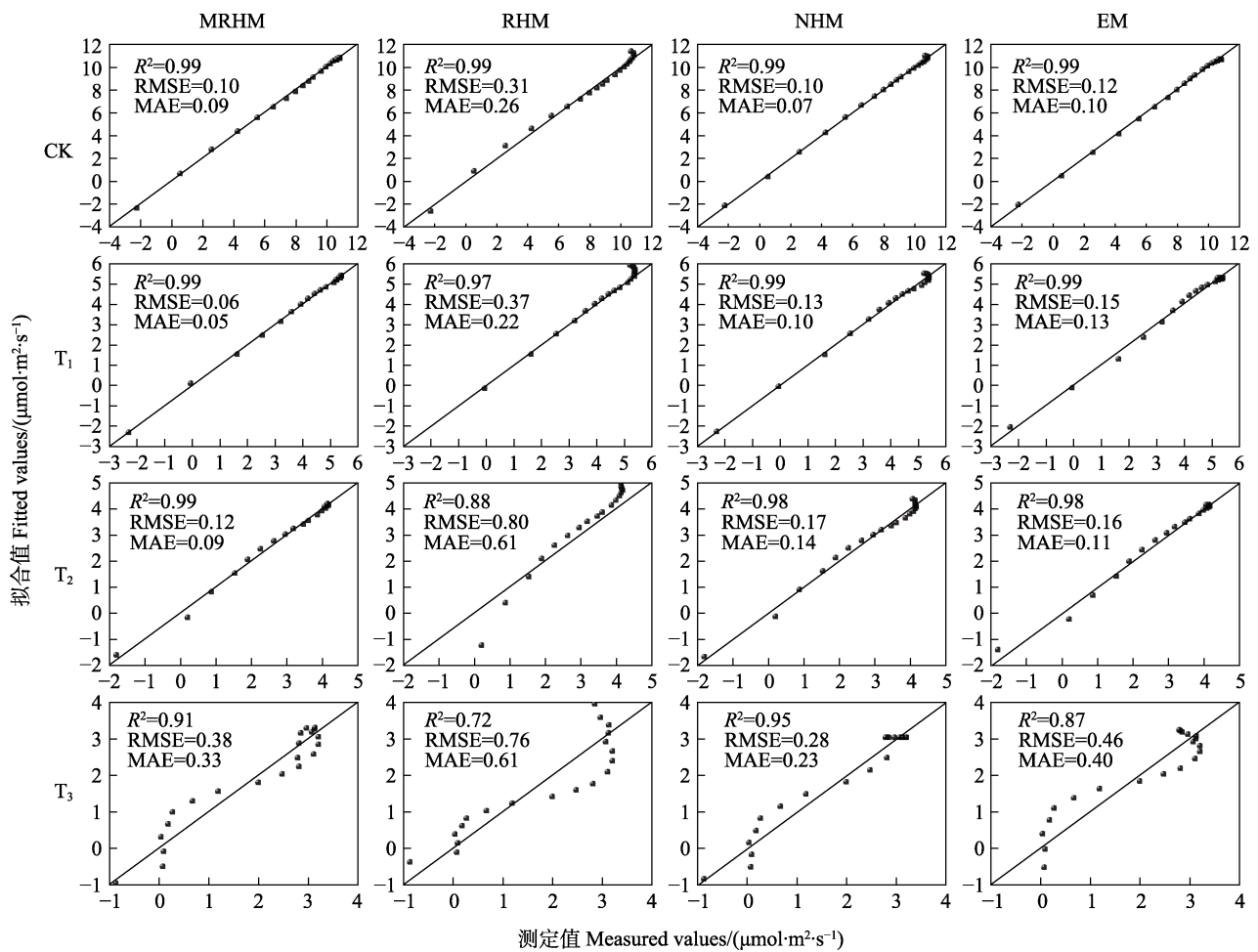


图 3 不同遮荫处理光响应模型优度比较

Fig. 3 Comparison of goodness of light response models under different shade treatments

和 0.10~0.13，最差的为 RHM，RMSE、MAE 分别为 0.31~0.80 和 0.22~0.61。而在 T₃ 处理下，NHM 拟合程度最好，其 RMSE、MAE 分别为 0.28 和 0.23，其次为 MRHM，其 RMSE、MAE 分别为 0.38、0.33，EM 的 RMSE、MAE 分别为 0.46、0.40，而 RHM 的 RMSE、MAE 分别为 0.76 和 0.61，为 4 个模型中最大，其模型拟合度较差。因此，整体上来看，可以选择 MRHM 作为模拟诺丽在不同遮荫度下光响应的最适模型。

2.4 不同遮荫度下诺丽光合特征参数比较

基于 2.3 的拟合结果，采用 MRHM 拟合诺丽光响应曲线后，获得相关光合特征参数见表 2。由表 2 可知，随着遮荫度的增加，诺丽的 AQE 值不断降低，与 CK 相比，T₁、T₂ 和 T₃ 分别下降了 25%、50% 和 75%，下降趋势较显著；P_{nmax} 变化趋势与 AQE 一样，随着遮荫度的增加逐渐下降，与 CK 相比，其分别下降了 49.95%、61.24%、69.47%；从 LSP 来看，不同遮荫度下的诺丽 LSP

表 2 不同遮荫处理下诺丽光合特征参数

Tab. 2 Characteristic parameters of Noni photosynthesis under different shade treatments

遮荫处理 Shade treatment	AQE	$P_{nmax}/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	LSP/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	LCP/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	$R_d/$ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
CK	0.04±0.01 ^a	10.81±0.09 ^a	1338.43±133.28 ^a	37.47±3.59 ^d	2.38±0.12 ^a
T ₁	0.03±0.01 ^b	5.41±0.06 ^b	1144.21±45.79 ^c	47.67±8.38 ^c	2.33±0.03 ^b
T ₂	0.02±0.01 ^c	4.19±0.03 ^c	1267.85±103.35 ^b	57.15±12.94 ^b	1.61±0.10 ^c
T ₃	0.01±0.02 ^d	3.30±0.10 ^d	1126.96±27.11 ^c	110.73±8.60 ^a	0.97±0.06 ^d

注：同列不同小写字母表示不同处理间差异显著 (P<0.05)。
Note: The different lowercase letters in the same column indicate significant difference among different treatments (P<0.05).

均大于 $1100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 尽管随着遮荫度的增加, LSP 呈现先下降后上升又下降的趋势, 但数值变化差异不大; 随着遮荫度增加, 各处理 LCP 值逐步增大, T_1 、 T_2 和 T_3 处理较 CK 分别增加了 27.22%、52.52%、195.52%, 其中 T_3 处理变化最大; R_d 随着遮荫度的增加而下降, 与 CK 相比, T_1 仅下降了 2.1%, 而 T_2 、 T_3 处理分别下降了 32.35%、59.24%, 下降趋势明显。

3 讨论

3.1 不同遮荫处理下的光强日变化与诺丽光合日变化

不同遮荫处理下的光强日变化与诺丽光合速率日变化具有一定同步性与非同步性。10:00 时 CK 处理下 I 达到诺丽 LSP, 故在未达到 LSP 前的 6:00—10:00 时, I 与诺丽 P_n 变化同步, 即随 I 增加, 诺丽 P_n 也快速升高, 并在 10:00 时达到最高; 此后, 10:00—15:00 时光照强度一直高于 LSP, 且在 12:00 时达到最高, 而诺丽 P_n 并未随 I 的持续增加或降低等出现明显变化, 即非同步性, 仅从 10:00—12:00 时 P_n 平缓下降, 并达到一个低点, 随后继续维持相对稳定或缓慢下降趋势; 15:00 时以后 I 已在 LSP 以下并快速降低, 此时 P_n 也随之快速下降。因此, 从诺丽光合日变化与光强日变化的关系可知, 植物光合日变化与其光合特性有着极为密切的关系, 当植物 LSP 高于光强日变化最高值时, 则光合速率日变化基本与光强日变化同步, 这在木薯等高光效植物上已有证实^[13-14]; 当植物 LSP 低于光强日变化最高值时, 若该植物对强光环境的适应性或强光利用能力相对较强, 在自然光强高于 LSP 的阶段, 光合速率仍能维持在较高水平, 不出现明显的午休现象。反之, 若植物强光环境下植物出现明显的光抑制, 则达到 LSP 以后阶段, 光合速率会大幅下降, 并在 12:00 时左右 (光强日变化最高值) 达到最低点, 此后随着 I 减弱, 其 P_n 又逐步提升, 最终光合日变化曲线呈现明显双峰变化曲线, 这在北方大豆^[15-16]、玉米^[17-18]、水稻^[19-20]等植物上常见。本研究中, CK 和 T_1 处理在光强超过 LSP 这一阶段并无显著变化, 而 T_2 和 T_3 处理在 12:00 时则出现了明显下降, 表明在长期弱光条件下, 光系统的电子传递链不能被充分激活^[21], 因而导致其光合效率下降, 利用强光的能力变弱。

3.2 不同光响应模型对诺丽不同遮荫处理光响应曲线拟合

目前, 光响应模型是研究植物的光合作用的重要手段, 其很大程度上推进了对植物光合特性的研究^[22]。光响应曲线是研究植物光合生理的重要内容之一, 是准确反映光反应过程的重要前提, 但由于植物光合特性存在差异, 选择的光响应模型也有所不同。刘强等^[23]拟合人工长白落叶松冠层发现修正直角双曲线模型在拟合不同类型曲线时表现出极高的稳定性, 能保证较好的模型拟合效果及光合生理指标估计精度; 肖丹丹等^[24]拟合 5 种榆属植物的光响应数据, 发现 4 种常用光响应模型中指数模型 (模型 IV) 为最优模型; 刘子凡等^[25]对 3 个不同生育时期木薯光响应拟合研究发现, 直角双曲线修正模型为拟合木薯光合—光响应曲线的最佳模型。本研究中采用 4 种光响应模型对诺丽光合—光响应曲线进行拟合, 除了 RHM 的 R^2 值在 T_2 、 T_3 处理和 EM 的 R^2 值在 T_1 处理下的拟合中偏低 (分别为 0.88、0.72 和 0.87) 外, 其余模型的 R^2 值拟合均大于 0.90, 说明其 4 种模型对诺丽光响应曲线拟合精度较高, 其中最好的是 MRHM 和 NHM 模型, 其 R^2 均大于 0.91; 从 RMSE 和 MAE 参数来看, MRHM 除了在 T_3 处理下 RMSE、MAE 略大于 NHM 外, 其余拟合的 RMSE、MAE 值均最小, 但是从模型拟合公式来看, MRHM 能拟合出作物生理过程中的 PSII 下调或光抑制的过程, 而 NHM 则不能。因此, MRHM 在模拟诺丽不同遮荫度光响应曲线时拟合度最佳, 可作为诺丽光响应曲线拟合的最适模型。

3.3 遮荫对诺丽光合特征值的影响

AQE 体现植物光合作用的光能利用效率, AQE 越高, 说明叶片光能转化效率越高, LSP 反映植物在强光条件下对光能的利用能力, 数值越高则说明能够有效地利用强光进行光合作用^[26]。对桉楠^[27]、木兰^[28]、杉木^[29]等植物研究发现, 随着遮荫度增加, 植物 AQE 和 LSP 均呈下降趋势, 这与植物对弱光环境的适应有关。在本研究中, 4 种不同遮荫条件下的诺丽 AQE 随着遮荫度的增加也呈不断降低的趋势, 说明诺丽叶片光能转化效率随遮荫度增加而不断降低, 这也体现在 P_n 随遮荫度的变化上; 而 4 种不同遮荫处理下的诺丽 LSP 均大于 $1100 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, 并未随遮荫度增加而降低, 这与诺丽原产于热带滨海地区, 适应高光强环境, 因而对强光利用能力较强有关。

LCP 是指光合作用中光合产物与呼吸作用消耗相持平时的光强, R_d 是在光照不足或完全没有光照的情况下, 植物维持基本代谢所需的能量消耗, 二者数值越低, 则表明植物消耗的有机物越少, 对弱光环境适应性更强^[30-31]。本研究中, 诺丽 R_d 值随遮荫度增加呈下降趋势, 与其他报道结果一致^[28-32]; 但 LCP 则相反, 其数值随遮荫度增加而增加, 且遮荫度越大, 增加幅度越大, 如 60% 遮荫和 90% 遮荫分别增加 52.53%、195.51%, 这是因为在长期弱光诱导下, 植物同化产物生产大幅降低, 为了减少碳消耗, 提高其生存率, 在满足弱光条件下植物光合基本碳需求后, 更多的碳可能投入到植物对光竞争有利的其他器官分生或生长中, 如弱光大豆株高明显增加^[33], 此时光合过程参与底物或者酶活的数量也会相应减少^[34], 需要较高光强激活光合系统, 才能提高光合能力, 从而导致 LCP 增大^[35]。杨兴洪等^[32]将遮荫棉花转入强光后测定也发现, 叶片 P_n 在光照转换以后的 4 d 内持续降低, 在第 6 天以后开始逐渐升高, 在 10~12 d 达到稳定值, 稳定时的 P_n 值虽较遮荫时增加了 60%, 但仍只有正常自然光照下的 40%。这一过程也证明, 植物适应弱光条件后, 参与光合过程的底物会相应减少, 当转至强光下, 不仅会形成一定光胁迫, 而且参与相关光合底物难以在短时期内快速生成, 导致初期转入强光后光合速率下降; 而适应一段时间后, 参与底物生成逐步增强, 使得光合速率不断增强, 但即使提高, 这些底物也难以达到正常水平, 因而在 12 d 后的稳定阶段, 棉花光合速率虽较遮荫条件下有所提升, 但仍低于正常水平(自然光照)。有研究报道, 构成光合系统 PSII 反应中心的核心蛋白 D_1 在强弱光转换时就起到了类似作用^[36]。因此, 弱光条件下, 适应弱光的光合系统活性下降、光合效率降低^[33], 是导致 LCP 增加的主要原因。

3.4 不同作物光合特征值比较

诺丽具有较强的光合利用效率, 对强光环境适应度较好。作为 C_4 植物的水稻^[37]、玉米^[38-39]和小麦^[40], 其具有较高的 P_{nmax} 、LSP, 说明其光合效率高, 利用强光能力强, 这与 C_4 植物具有特殊的维管束鞘细胞花环结构以提升胞间 CO_2 浓度以及具有更强的碳固定能力有关^[41]; 油菜^[42]、花生^[43]和大豆^[44]等油料作物也具有较强光合能力, 其 P_{nmax} 和 LSP 与水稻、玉米、小麦基本一致, 甚至更高。如油菜 P_{nmax} 为 27.4~35.3 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 、

LSP 为 1645~1850 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 这与油菜光合过程具有较高的 RuBP 羧化酶活性及类似 C_4 途径酶活性有关^[45]; 大豆的高光效也与光合系统存在高活性的有限的 C_4 途径循环有关^[46]。在热带作物中, 木薯 P_{nmax} 为 21.75~22.37 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, LSP 为 2140.25~2866.15 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 其超高的 LSP, 表明在强光下具有很好的适应性, 属于高光效植物, 且被证实具有 C_4 途径及高效的光合同化产物分配机制^[47]。而橡胶^[48]和芒果^[49]相关光合特征值处于中等水平, P_{nmax} 为 10.40~14.73 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, LSP 为 1049.90~1572.38 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 这与诺丽基本一致; 咖啡^[50]、茶叶^[51]等则相对较低, P_{nmax} 为 3.30~8.00 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, LSP 为 445.81~988.10 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 这与它们同属荫生植物, 适宜在林下生长, 长期适应弱光环境有关。通过上述对比, 高光效植物主要与其光合作用过程中碳固定效率有关^[52], 这使得 C_4 植物或者具有某些 C_4 途径的 C_3 植物具有明显的光合优势, 这是植物在不断适应外界环境条件下, 进化演替并占据优势的过程^[53], 也是当前作物育种应考虑的重要方向之一; 同时看到, 热带高温高热环境中的植物或作物, 在长期强光诱导下, 利用强光的能力较强, 如诺丽、橡胶和芒果等。但在弱光下, 其光合系统未被充分激活, 导致光合效率下降, 过度遮荫时光合效率甚至大幅下降, 严重抑制了自身生长, 因而在生产中要注意遮荫度的调控。当然, 在一定遮荫条件下, 相关作物果实品质形成如何, 仍须进一步研究确定, 因此生产中应综合考虑不同因素以确定适宜遮荫度。

4 结论

(1) 诺丽的光强日变化呈现单峰抛物线变化趋势, 而净光合日变化则呈现倒“U”型变化, 二者日变化存在一定同步性和非同步性变化。

(2) 4 种光响应模型中, MRHM 对诺丽光响应曲线拟合效果最好, 其拟合的 AQE、 P_{nmax} 、LSP、LCP 和 R_d 与实测值最为接近, 其 RMSE、MAE 较其他 3 个模型最小, 为诺丽的最适光响应模型。

(3) 随着遮荫度的增加, 诺丽光合 AQE、 P_{nmax} 、LSP 和 R_d 逐步下降, 而 LCP 逐步增加, 在弱光环境下, 诺丽光合效率逐步下降, 且过度遮荫时大幅下降, 这与弱光诱导下其光合系统未被激活有关。

(4) 诺丽同其他热带高温高热环境中作物一

样, 有较高的净光合速率和饱和光强, 具有高光效特性, 但须在强光刺激下才能激活, 在生产中要应避免过度遮荫, 造成长势产量下降。

参考文献

- [1] 叶子飘. 光合作用对光和 CO₂ 响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727-740.
YE Z P. A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO₂[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(6): 727-740. (in Chinese)
- [2] 杨振意, 薛立, 郭淑红, 张柔. 干旱对 4 种幼苗气体交换参数的影响[J]. 中南林业科技大学学报, 2012, 32(5): 67-72.
YANG Z Y, XUE L, GUO S H, ZHANG R. Effects of drought stress on leaf gas exchange parameters of four seedlings[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2012, 32(5): 67-72. (in Chinese)
- [3] 朱苑, 刘帆, 王传宽, 王兴昌. 帽儿山温带落叶阔叶林净生态系统碳交换的日变化及光响应特征[J]. 应用生态学报, 2020, 31(1): 72-82.
ZHU Y, LIU F, WANG C K, WANG X C. Diurnal variation and light response of net ecosystem carbon exchange in a temperate broad-leaved deciduous forest at Maoershan, Northeast China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(1): 72-82. (in Chinese)
- [4] BALY E C C. The kinetics of photosynthesis[J]. Proceedings of the Royal Society of London. Series B-Biological Sciences, 1935, 117(804): 218-239.
- [5] 李力, 张祥星, 郑睿, 郭建青. 夏玉米光合特性及光响应曲线拟合[J]. 植物生态学报, 2016, 40(12): 1310-1318.
LI L, ZHANG X X, ZHENG R, GUO J Q. Photosynthetic characteristics and photosynthesis-light response curve models of summer maize[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2016, 40(12): 1310-1318. (in Chinese)
- [6] BASSMAN J H, ZWIER J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa*×*P. deltoides* clones[J]. Tree Physiology, 1991, 8(2): 145-159.
- [7] 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(8): 1323-1326.
YE Z P. Application of light-response model in estimating the photosynthesis of super-hybrid rice combination-Ⅱ Youming 86[J]. Chinese Journal of Ecology, 2007(8): 1323-1326. (in Chinese)
- [8] YE P Z, YU Q, KANG J H. Evaluation of photosynthetic electron flow using simultaneous measurements of gas exchange and chlorophyll fluorescence under photorespiratory conditions[J]. Photosynthetica: International Journal for Photosynthesis Research, 2012, 50(3): 472-476.
- [9] 彭勇, 肖伟, 刘勇, 肖培根. 世界药用植物新宠——海巴戟果[J]. 国外医药(植物药分册), 2007(3): 93-96.
PENG Y, XIAO W, LIU Y, XIAO P G. The world's new favorite of medicinal plants: *Morinda officinalis*[J]. Foreign Medicine, 2007(3): 93-96. (in Chinese)
- [10] 王丽. 诺丽果的营养与保健功能[J]. 中国妇幼健康研究, 2017, 28(4): 139-140.
WANG L. Nutrition and health care functions of Noni fruit[J]. Chinese Journal of Maternal and Child Health, 2017, 28(4): 139-140. (in Chinese)
- [11] 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 (Agriculture and Life Sciences), 2012, 33(2): 51-57. (in Chinese)
- [12] 李玉洁, 赵娜, 曹月娥, 杨建军. 干旱区典型植物梭梭与怪柳的光响应曲线模型拟合[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(22): 179-182.
LI Y J, ZHAO N, CAO Y E, YANG J J. Simulation of light response curve model of typical plants *Haloxylon ammodendron* and *Tamarix chinensis* in arid area[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2019, 47(22): 179-182. (in Chinese)
- [13] 吕亚, 安飞, 宋雁超, 李开绵, 陈松笔. 木薯叶片光合作用日变化的差异蛋白分析[J]. 湖南农业大学学报(自然科学版), 2016, 42(3): 256-261.
LYU Y, AN F F, SONG Y C, LI K M, CHEN S B. Analysis the diurnal variation of proteins in photosynthesis from cassava leaves[J]. Journal of Hunan Agricultural University (Natural Science Edition), 2016, 42(3): 256-261. (in Chinese)
- [14] 李秀秀, 冉令之, 马琳, 秦晓春. 栽培型木薯 Ku50 的高光效生理特性分析[J]. 热带作物学报, 2023, 44(7): 1418-1425.
LI X X, RAN L Z, MA L, QIN X C. Physiological mechanism analysis of high light efficiency in cassava cultivar Ku 50[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2023, 44(7): 1418-1425. (in Chinese)
- [15] 李琪瑞. 超高产大豆光合特性及对氮肥的响应[D]. 延吉: 延边大学, 2021.
LI Q R. Photosynthetic characteristics of ultra-high-yielding soybean and its response to nitrogen fertilizer[D]. Yanji: Yanbian University, 2021. (in Chinese)
- [16] 田鑫, 钟程, 罗欢, 李雪飘. 两种野生大豆不同生育期光合特性及染色体核型比较[J]. 中国农学通报, 2021, 37(27):

- 32-38.
- TIAN X, ZHONG C, LUO H, LI X P. Photosynthetic characteristics and chromosome karyotypes of two wild soybean varieties: comparison at different growth stages[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2021, 37(27): 32-38. (in Chinese)
- [17] 陈婷, 谢孟河, 梅沛沛, 陈士林, 高红梅, 温智国. 不同密度条件下玉米植株光合日变化特征分析[J]. 河南科技学院学报(自然科学版), 2023, 51(3): 14-21.
- CHEN T, XIE M H, MEI P P, CHEN S L, GAO H M, WEN Z G. Analysis of photosynthetic diurnal variation characteristics of maize plants under different densities[J]. Journal of Henan University of Science and Technology (Natural Science Edition), 2023, 51(3): 14-21. (in Chinese)
- [18] 孟天天, 杜香玉, 张向前, 陈丽荣, 路战远, 兰慧青, 刘雅杰, 武迪. 灌水量对玉米大喇叭口期光合日变化及干物质积累的影响[J]. 灌溉排水学报, 2022, 41(增刊 2): 9-16.
- MENG T T, DU X Y, ZHANG X Q, CHEN L R, LU Z Y, LAN H Q, LIU Y J, WU D. Effect of irrigation amount on the diurnal changes of photosynthesis and dry matter accumulation of maize in the horn mouth stage[J]. Journal of Irrigation and Drainage, 2022, 41(Suppl. 2): 9-16. (in Chinese)
- [19] 单提波, 徐正进. 不同气孔密度水稻叶片光合及叶绿素荧光参数的日变化特征[J]. 沈阳农业大学学报, 2015, 46(2): 129-134.
- SHAN T B, XU Z J. Daily dynamics of photosynthesis and chlorophyll fluorescence parameters in rice with different stomata densities[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2015, 46(2): 129-134. (in Chinese)
- [20] 王建林, 齐华, 房全孝, 于贵瑞. 水稻、大豆、玉米光合速率的日变化及其对光强响应的滞后效应[J]. 华北农学报, 2007(2): 119-124.
- WANG J L, QI H, FANG Q X, YU G R. Diurnal changes of photosynthesis and its hysteresis to light in rice (*Oryza sativa* L.), soybean (*Glycine max* L. Merrill) and maize (*Zea mays* L.)[J]. North China Agricultural Journal, 2007(2): 119-124. (in Chinese)
- [21] BELL G E, DANNEBERGER T K, MCMAHON M J. Spectral irradiance available for turfgrass growth in sun and shade[J]. Crop Science, 2000, 40(1): 189-195.
- [22] 王复标, 杨小龙, 康华靖, 叶子飘. 不同环境条件下光合作用对光响应模型的研究进展[J]. 应用生态学报, 2023, 34(7): 1995-2005.
- WANG F B, YANG X L, KANG H J, YE Z P. A review on light response model of photosynthesis under different environmental conditions[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(7): 1995-2005. (in Chinese)
- [23] 刘强, 李凤日, 谢龙飞. 人工长白落叶松冠层光合作用-光响应曲线最优模型[J]. 应用生态学报, 2016, 27(8): 2420-2428.
- LIU Q, LI F R, XIE L F. Optimal model of photosynthesis-light response curve in canopy of planted *Larix olgensis* tree[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(8): 2420-2428. (in Chinese)
- [24] 肖丹丹, 左力辉, 王进茂, 梁海永, 史亚朋, 杨润蕾, 杨敏生. 5 种榆属植物光响应曲线模型对比分析[J]. 中国农业科技导报, 2016, 18(4): 124-131.
- XIAO D D, ZUO L H, WANG J M, LIANG H Y, SHI Y P, YANG R L, YANG M S. The light response curve model comparison analysis of 5 *Ulmus* plants[J]. China Agricultural Science and Technology Review, 2016, 18(4): 124-131. (in Chinese)
- [25] 刘子凡, 魏云霞, 黄洁. 木薯光合-光响应曲线的模型拟合比较[J]. 云南农业大学学报(自然科学), 2018, 33(4): 611-616.
- LIU Z F, WEI Y X, HUANG J. Model selection for fitting photosynthetic light response curves of cassava[J]. Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Sciences), 2018, 33(4): 611-616. (in Chinese)
- [26] 李雪琴, 卢艺苗, 黄爱梅, 袁荣斌, 李锦隆, 胡丹丹, 钟全林, 程栋梁. 亚热带 10 种蕨类植物光响应模型拟合及光合特性研究[J]. 生态学报, 2022, 42(8): 3333-3344.
- LI X Q, LU Y M, HUANG A M, YUAN R B, LI J L, HU D D, ZHONG Q L, CHENG D L. Light response model fitting and photosynthetic characteristics of ten different fern species in subtropics[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(8): 3333-3344. (in Chinese)
- [27] 代大川, 胡红玲, 陈洪, 胡庭兴, 张健, 铁得祥, 张成浩, 刘喜建. 遮阴对桢楠幼苗生长和光合生理特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2020, 48(4): 56-64, 74.
- DAI D C, HU H L, CHEN H, HU T X, ZHANG J, TIE D X, ZHANG C H, LIU X J. Effects of shading on growth and photosynthetic characteristics of *Phoebe zennan* seedlings[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition), 2020, 48(4): 56-64, 74. (in Chinese)
- [28] 刘金灿, 招礼军, 朱栗琼. 遮阴对三种木兰科幼苗生长和光合特性的影响[J]. 广西植物, 2020, 40(8): 1159-1168.
- LIU J C, ZHAO L J, ZHU L Q. Effects of shading on growth and photosynthetic characteristics of three Magnoliaceae seedlings[J]. Guihaia, 2020, 40(8): 1159-1168. (in Chinese)
- [29] 唐银, 杨培蓉, 吕宁宁, 刘子晗, 钟淑芳, 黄金华, 沈子宇, 郑雪燕, 许珊珊, 曹光球, 叶叶全. 遮阴对杉木幼苗生长及光合特性的影响[J]. 应用与环境生物学报, 2023, 29(5): 1084-1092.
- TANG Y, YANG P R, LYU N N, LIU Z H, ZHONG S F,

- HUANG J H, SHEN Z Y, ZHENG X Y, XU S S, CAO G Q, YE Y Q. Effects of shading on growth and photosynthetic characteristics of *Cunninghamia lanceolata* seedlings[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2023, 29(5): 1084-1092. (in Chinese)
- [30] 沈立明, 戴中武, 钟惠, 代晓雨, 翟俊文, 吴沙沙. 3 种独蒜兰属植物的光合特性[J]. 热带作物学报, 2021, 42(5): 1355-1360.
- SHEN L M, DAI Z W, ZHONG H, DAI X Y, ZHAI J W, WU S S. Photosynthesis characteristics of three *Pleione* species[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2021, 42(5): 1355-1360. (in Chinese)
- [31] 李英浩, 刘景辉, 赵宝平, 田露, 米俊珍, 王琦, 戴云仙. 干旱胁迫下腐植酸肥料对燕麦光响应曲线的影响[J]. 中国农业大学学报, 2020, 25(11): 34-44.
- LI Y G, LIU J H, ZHAO B P, TIAN L, MI J Z, WANG Q, DAI Y X. Effect of humic acid fertilizer on the light response curve of oat under drought stress[J]. Journal of China Agricultural University, 2020, 25(11): 34-44. (in Chinese)
- [32] 杨兴洪, 邹琦, 王玮. 遮荫棉花转入强光后光合作用的光抑制及其恢复[J]. 植物学报, 2001(12): 1255-1259.
- YANG X H, ZOU Q, WANG W. Photoinhibition in shaded cotton leaves after exposing to high light and the time course of its restoration[J]. Chinese Bulletin of Botany, 2001(12): 1255-1259. (in Chinese)
- [33] 冉令芝. 栽培木薯高光效生理机制的研究[D]. 济南: 济南大学, 2021.
- RAN L Z. Study on the physiological mechanism of high light efficiency of cultivated cassava[D]. Jinan: University of Jinan, 2021. (in Chinese)
- [34] 赵志鑫, 傅蒙蒙, 李曙光, 王亚琪, 余希文, 杨加银, 徐海风. 大豆对遮荫胁迫的光合生理和农艺特性响应研究进展[J]. 安徽农业科学, 2023, 51(6): 7-10.
- ZHAO Z X, FU M M, LI S G, WANG Y Q, YU X W, YANG J Y, XU H F. Research progress of the effects of shade stress on physiological and agronomic characteristics of soybean[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2023, 51(6): 7-10. (in Chinese)
- [35] 周琳耀, 莫伟平, 张静逸, 黄俊波, 贝学文, 付欣雨, 王惠聪, 黄旭明. 遮阴对荔枝光合特征及矿质营养积累的影响[J]. 果树学报, 2014, 31(2): 270-275.
- ZHOU L Y, MO W P, ZHANG J Y, HUANG J B, BEI X W, FU X Y, WANG H C, HUANG X M. Effects of shading on photosynthetic characteristics and mineral nutrition in Litchei[J]. Journal of Fruit Science, 2014, 31(2): 270-275. (in Chinese)
- [36] 徐婷婷. 光与低温复合胁迫下杨梅叶片光抑制的分子调控机理研究[D]. 杭州: 浙江农林大学, 2015.
- XU T T. The molecular mechanism study about photoinhibition of bayberry (*Myrica rubra* Sieb. et Zucc.) leaves under the combined stress of light and low temperature[D]. Hangzhou: Zhejiang A&F University, 2015. (in Chinese)
- [37] 闫小红, 尹建华, 段世华, 周兵, 胡文海, 刘帅. 四种水稻品种的光合光响应曲线及其模型拟合[J]. 生态学杂志, 2013, 32(3): 604-610.
- YAN X H, YIN J H, DUAN S H, ZHOU B, HU W H, LIU S. Photosynthesis light response curves of four rice varieties and model fitting[J]. Chinese Journal of Ecology, 2013, 32(3): 604-610. (in Chinese)
- [38] 贺正, 刘志, 苗芳芳, 贾彪. 宁夏引黄灌区滴灌玉米 4 种光响应曲线模型比较[J]. 玉米科学, 2020, 28(1): 124-131.
- HE Z, LIU Z, MIAO F F, JIA B. Comparison of four light response curve models of drip irrigation maize in ningxia yellow river irrigation district[J]. Journal of Maize Science, 2020, 28(1): 124-131. (in Chinese)
- [39] 李义博, 宋贺, 周莉, 许振柱, 周广胜. C₄ 植物玉米的光合-光响应曲线模拟研究[J]. 植物生态学报, 2017, 41(12): 1289-1300.
- LI Y B, SONG H, ZHOU L, XU Z Z, ZHOU G S. Modeling study on photosynthetic-light response curves of a C₄ plant, maize[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(12): 1289-1300. (in Chinese)
- [40] 郭宏娟, 张绪成, 尹嘉德, 侯慧芝, 薛云贵, 毛伟滔. 施氮深度对小麦光合及生长特性的影响[J]. 西北农业学报, 2022, 31(10): 1277-1286.
- GUO H G, ZHANG X C, YIN J D, HOU H Z, XUE Y G, MAO W T. Effect of nitrogen application depth on photosynthesis and growth characteristics of wheat[J]. Journal of Northwest Agricultural Sciences, 2022, 31(10): 1277-1286. (in Chinese)
- [41] 肖璞, 刘虎虎, 王翀, 陈永忠, 田云. 植物高光效研究进展[J]. 生物学杂志, 2020, 37(2): 88-91.
- XIAO P, LIU H H, WANG C, CHEN Y Z, TIAN Y. Advances on the high photosynthetic efficiency in plants[J]. Chinese Journal of Biology, 2020, 37(2): 88-91. (in Chinese)
- [42] 李凤阳. 不同肥密条件下早熟油菜光合特性研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2012.
- LI F Y. Studies on the photosynthesis of early-maturing variety of rapeseed with different fertilizer and density treatment[D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2012. (in Chinese)
- [43] 刘瑞显, 王晓婧, 杨长琴, 张国伟, 沈一, 刘永惠, 沈悦, 陈志德. 花生不同光响应曲线拟合模型的比较[J]. 花生学报, 2018, 47(4): 55-59, 65.
- LIU R X, WANG X J, YANG C Q, ZHANG G W, SHEN Y, LIU Y H, SHEN Y, CHEN Z D. The study on different

- model fitting comparison of photosynthesis light response curves for peanut[J]. *Journal of Peanut Science*, 2018, 47(4): 55-59, 65. (in Chinese)
- [44] 索荣臻, 王明玖, 刘雪骄, 王连生, 周莹. 3 个野生大豆与栽培大豆杂交后代品系的光合光响应曲线及模型拟合[J]. *大豆科学*, 2017, 36(4): 561-568.
- SUO R Z, WANG M J, LIU X J, WANG L S, ZHOU Y. Photosynthesis light response curves of three hybrid soybean strains and model fitting[J]. *Soybean Science*, 2017, 36(4): 561-568. (in Chinese)
- [45] 李俊. 油菜高光效生理特征体系的建立及其调控研究[D]. 长沙: 湖南农业大学, 2014.
- LI J. Morpho-physiological characterization and regulation for efficient photosynthesis in oilseed rape[D]. Changsha: Hunan Agricultural University, 2014. (in Chinese)
- [46] 杜维广, 盖钧镒. 大豆超高产育种研究进展的讨论[J]. *土壤与作物*, 2014, 3(3): 81-92.
- DU W G, GAI J Y. A discussion on advances in breeding for super high-yielding soybean cultivars[J]. *Soil and Crops*, 2014, 3(3): 81-92. (in Chinese)
- [47] 张杨. 木薯光合生理、结构及相关基因表达特征的初步研究[D]. 海口: 海南大学, 2012.
- ZHANG Y. Preliminary study on the physiology, structure and related gene expression characteristics of cassava[D]. Haikou: Hainan University, 2012. (in Chinese)
- [48] 胡欣欣. 橡胶树不同品系光合生理和叶片解剖结构研究[D]. 海口: 海南大学, 2019.
- HU X X. Study on photosynthetic physiology and leaf anatomy structure of different rubber tree lines[D]. Haikou: Hainan University, 2019. (in Chinese)
- [49] 陈华蕊, 陈业渊, 高爱平, 朱敏, 邓穗生, 尼章光. 芒果光合特性的研究[J]. *热带作物学报*, 2010, 31(5): 729-735.
- CHEN H R, CHEN Y Y, GAO A P, ZHU M, DENG H S, NI Z G. Photosynthetic characteristics of mango (*Mangifera indica* Linn)[J]. *Chinese Journal of Tropical Crops*, 2010, 31(5): 729-735. (in Chinese)
- [50] 杨雄, 白学慧, 马关润, 周华, 赵明珠, 萧自位. 小粒种咖啡光强和 CO₂ 响应曲线拟合模型筛选[J]. *热带农业科学*, 2022, 42(2): 69-76.
- YANG X, BAI X H, MA G R, ZHOU H, ZHAO M Z, XIAO Z W. Screening of light intensity and CO₂ response curve fitting model for small-grain coffee[J]. *Chinese Journal of Tropical Agriculture*, 2022, 42(2): 69-76. (in Chinese)
- [51] 刘东娜, 李兰英, 龚雪蛟, 黄藩, 尧渝, 胥亚琼, 高远, 罗凡. 茶树光响应曲线模型的筛选与光响应特征比较[J]. *江苏农业科学*, 2023, 51(23): 146-151.
- LIU D N, LI L Y, GONG X J, HUANG F, YAO Y, XU Y Q, GAO Y, LUO F. Screening of light response curve models and comparison of light response characteristics of tea plants[J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2023, 51(23): 146-151. (in Chinese)
- [52] SAGE R F. The evolution of C₄ photosynthesis[J]. *New Phytologist*, 2004, 161(2): 341-370.
- [53] HUBERD J M, QUICK W P. Characteristics of C₄ photosynthesis in stems and petioles of C₃ flowering plants[J]. *Nature*, 2002, 415(6870): 451-454.