

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

索荣臻¹,王明玖¹,刘雪骄¹,王连生²,周莹¹

(1. 内蒙古农业大学 草原与资源环境学院,内蒙古 呼和浩特 010018; 2. 绿源植物生物质研究所,内蒙古 通辽 028000)

摘要:以3个野生大豆与栽培大豆杂交后代品系0004、0005和9002为研究对象,并以父本野生大豆为对照,选用4种常用的光响应模型(直角双曲线模型、非直角双曲线模型、修正的直角双曲线模型和指数函数模型)对其进行光响应曲线的拟合,判断这些模型的适宜性,并比较3个杂交后代品系及其父本光合特性的差异。结果表明:这4种模型均可对试验材料进行拟合,决定系数 $R^2 > 0.98$ 。但由于直角双曲线模型、非直角双曲线模型和指数函数模型无法求取试验材料最大净光合速率及光饱和点,求得的拟合值不仅与实测值相差较大,也反映不出光抑制现象。而修正的直角双曲线模型则可以克服以上问题,更适用于本试验材料的研究。通过对4个供试材料光合参数的综合比较,认为品系9002具有较好的光合特性,对光的适应能力最强。

关键词:杂交大豆;光响应曲线;光响应模型;光合参数;光合特性

中图分类号:S565.1 **文献标识码:**A **DOI:**10.11861/j.issn.1000-9841.2017.04.0561

Photosynthesis Light Response Curves of Three Hybrid Soybean Strains and Model Fitting

SUO Rong-zhen¹, WANG Ming-jiu¹, LIU Xue-jiao¹, WANG Lian-sheng², ZHOU Ying¹

(1. College of Grassland, Resource and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Huhhot 010018, China; 2. Lyuyuan Plant Biomass Development and Utilization Institute, Tongliao 028000, China)

Abstract: In this experiment, three strains that were obtained by crossing *Glycine soja* Sieb. et Zucc. and *Glycine max* (L.) Men. were selected as the research objects and the male parent *Glycane sofa*. was used as control (CK). Four typical models of photosynthesis light response curve, such as rectangular hyperbolic model, non-rectangular hyperbolic model, modified rectangular hyperbolic model and exponential function model were adopted to fit the photosynthesis light response curves of the test materials. The aim was to determine the model's suitability used for hybrid soybeans and compare the differences in photosynthetic characteristics between the three strains and the male parent. The results showed that these four models could fit the photosynthesis light response curves of strain 0004, strain 0005, strain 9002 and CK ($R^2 > 0.98$). Because the rectangular hyperbola model, non-rectangular hyperbola model and exponential equation model were unable to calculate maximum net photosynthetic rate (P_n max) and saturation point (I_{sat}) of plants and the fitting values were different from the measured values, the phenomenon of photoinhibition could not reflected either. Only the modified rectangular hyperbolic model could solve the questions mentioned above very well, which was suitable for this study. Through the comparison of the photosynthetic parameters of the four tested materials, the strain 9002 showed the best photosynthetic characteristics and the strongest light adaptability.

Keywords: Hybrid soybeans; Light response curve; Light response model; Photosynthetic parameters; Photosynthetic characteristics

光合作用是植物生长发育及产量形成的基础^[1]。光是植物干物质积累的唯一来源,是最重要的环境因子。植物对光环境适应能力的大小决定着光合能力的高低。植物的光响应模型(或光响应曲线)反映光合有效辐射与植物净光合速率之间的关系,从中还可估算出重要的光合参数,例如光合速率、表观量子效率、光饱和点、光补偿点等^[2],因此,研究光响应曲线有助于透彻了解植物光合特性^[3]。1905年,Blackman提出了第一个光响应模

型^[4],随后直角双曲线模型^[5]、非直角双曲线模型^[6]、指数函数模型^[7-9]和修正的直角双曲线模型^[10-11]等模型被提出。选择适宜的数学模型来拟合光响应曲线,对正确反映植物的光合特性和光合能力具有重要意义。

野生大豆(*Glycine soja* Sieb. et Zucc.)是品质优良的牧草,在我国分布广泛。但近年由于人类活动对其栖息地造成了严重破坏,野生大豆种群消减的速度极快,已成渐危种。但将其作为栽培种质资源

收稿日期:2017-05-02
基金项目:国家重大科技专项(2016YFC0500605)。
第一作者简介:索荣臻(1994-),女,硕士,主要从事草地生态学研究。E-mail:suorongz@163.com。
通讯作者:王明玖(1961-),男,教授,博导,主要从事草地资源管理和草地生态学研究。E-mail:wangmj_0540@163.com。

加以利用,还有许多困难。因此,对野生大豆种质资源的保护以及利用刻不容缓^[12]。栽培大豆(*Glycine max* (L.) Men.)是我国四大粮食作物之一,是植物蛋白和食用油的重要来源,但我国大豆种植业却面临着质量差、产量低、效益差的现状^[13]。为了保护野生大豆资源,充分利用野生大豆的优良性状,通过与栽培大豆杂交,获取多样性的杂交后代,以此保留和固定野生大豆的遗传资源,是一条重要途径。这些遗传资源在改良国内大豆品质方面也可发挥重要作用。本研究通过利用通辽地区当地栽培品种(大白眉)与野生大豆进行杂交,得到了大量的分离植株,并获得了多个目标性状单株。通过逐年选育,已获得多个性状稳定的品系,并从这些稳定的品系中选择3个性状较好的品系,进行光响应曲线的研究。选用4种常用的模型分别对试验材料进行光响应曲线的拟合,探讨这几种模型对试验材料的适用性,比较材料之间的差异性,判断不同杂交大豆品系的光合能力,以期为光合特性的研究和新品种的选育提供基础依据。

1 材料与方法

1.1 材料

供试材料为内蒙古通辽地区草甸草原野生大豆(CK)及其与当地栽培品种大白眉杂交后代的3个已稳定品系,编号分别为0004、0005和9002。于2016年5月上旬将试验材料种植于通辽市科尔沁左翼后旗查金台牧场试验地,种植的行距为60 cm,株距为30 cm,小区面积为4 m×5 m,每品系3组重复,随机排列。管理条件一致。

1.2 方法

采用Li-6400光合测定仪在大豆盛花期测定3个杂交品系和CK的光响应曲线。选择生长健壮、健康无病虫害的植株顶部的成熟叶片进行测定,每个品系选择3个植株,每株选择3个叶片。样本室内气流速率控制在500 μmol·s⁻¹左右,温度设置与外界环境温度相同,叶室CO₂浓度为400 μmol·mol⁻¹。利用Li-6400光合作用系统红蓝光源,设定光照梯度为2 000,1 600,1 200,900,700,400,200,100,50,0 μmol·m⁻²·s⁻¹。将所测数据分别用直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数函数模型和修正的直角双曲线模型4种模型进行拟合,从中估算光饱和点(Isat)、最大净光合速率(Pn max)初始量子效率(α)、光补偿点(Ic)和暗呼吸速率(Rd)等光合参数。

1.3 光响应曲线模型

1.3.1 直角双曲线模型 直角双曲线模型^[7]的表达式为:

$$Pn(I) = \frac{\alpha I Pn_{max}}{\alpha I + Pn_{max}} - R_d$$
 (1)

式中:Pn代表净光合速率;I代表光合有效辐射;α为植物光响应曲线在I=0时的斜率,即初始量子效率;Pn_{max}为最大净光合速率;Rd为暗呼吸速率。式(1)没有极值,所以无法求出植物的光饱和点和Pn_{max}的解析解,导致直角双曲线模型只能拟合出没有极点的渐近线。植物的饱和光强需要由表观量子效率(apparent quantum efficiency, AQE)估算得出,而表观量子效率又由直线方程拟合弱光强条件下(≤ 200 μmol·m⁻²·s⁻¹)的光响应数据得到。Pn_{max}由非线性最小二乘法估算得出,而Isat需由直线方程式(2)求得^[15]:

$$Pn_{max} = AQE \times Isat - Rd$$
 (2)

1.3.2 非直角双曲线模型 非直角双曲线模型^[8]表达式为:

$$Pn(I) = \frac{\alpha I + Pn_{max} - \sqrt{(\alpha I + Pn_{max})^2 - 4\theta\alpha I Pn_{max}}}{2\theta} - R_d$$
 (3)

式中:式中各参数的定义同式(1),θ是曲角参数,反映光响应曲线的弯曲程度,0≤θ≤1。式(3)没有极值,无法求得Isat,所以需用式(2)对Isat进行估算。

1.3.3 修正的直角双曲线模型 修正的直角双曲线模型由Ye和Yu提出^[12-13],其表达式为:

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

式中:I、α、Rd的定义同式(1),β是光抑制项,γ是光饱和项。由于式(4)具有极值,因此,可直接求得Isat、Ic和Pn_{max}。其拟合的光响应曲线可表现出光抑制现象。

1.3.4 指数函数模型 1991年,指数函数模型被Bassman和Zwier提出,随后在1997年Prado和Moraes,在2000年Watling等,也提出了相关模型,所以指数函数模型形式多样。无论何种形式的指数函数模型都没有极值。本文选用Bassman和Zwier提出的指数函数模型^[9],其表达式为:

$$Pn(I) = Pn_{max} (1 - e^{-\alpha I / Pn_{max}}) - R_d$$
 (5)

式中:Pn、Pn_{max}、α、I、Rd的定义同式(1),e为自然对数的底。通过式(5)可以求得Ic,但却无法求出Isat。需通过假设光合速率为0.9 Pn_{max}或0.99 Pn_{max}所对应的光强为饱和光强^[5,15]来估算饱和光强,AQE的求解方法同前。

1.4 数据分析

数据的初步处理及作图采用Excel 2007完成,利用4种模型拟合试验材料的光响应曲线选用SPSS 21完成。

2 结果与分析

2.1 光响应曲线的拟合

分别以 4 种模型对 3 个大豆杂交后代品系及 CK 进行光响应曲线的拟合,所拟合曲线在任一光照强度下与实测点都较为接近。4 种模型所拟合的曲线在弱光条件(<500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 下变化趋势基本一致,拟合值之间的差异较小。随着光照强度逐渐增大,不同模型的拟合值间的差异也随之变大。直观来看,采用上述的任一模型都能很好地进行试验材料光响应曲线拟合。直角双曲线与非直角双曲线模型所拟合的曲线呈现出相同趋势,即随着光照强度的增加而呈递增。指数模型所拟合的

曲线随着光照强度的增加先递增而后逐渐趋于平缓。修正的直角双曲线模型与指数模型所拟合的曲线在前期变化一致,但是在达到饱和光强后修正的直角双曲线模型出现了下降趋势,体现出了光抑制现象(图 1 ~ 图 4)。在图 1 和图 2 中,修正的直角双曲线模型拟合曲线下降趋势不明显,在图 3 中甚至没有下降的趋势,这一现象是因为对大豆光响应曲线的研究较少,在确定光照梯度时参考了其他豆科植物光响应曲线测定的梯度设置,致使最大光照强度设置偏小,甚至没有达到品系 9002 的光饱和点,所以图中体现不出光抑制现象。恰好说明品系 9002 的光饱和点高于大部分豆科植物。

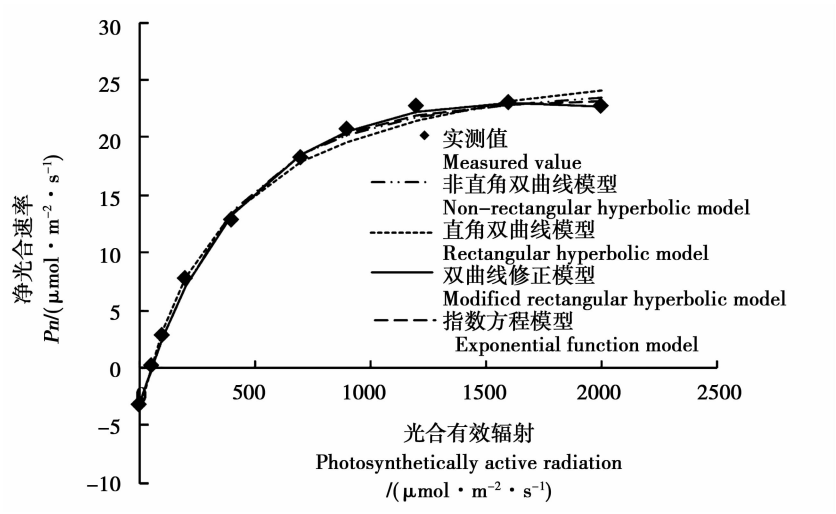


图 1 品系 0004 的光响应曲线

Fig. 1 Light response curves fitted by four models for strain 0004

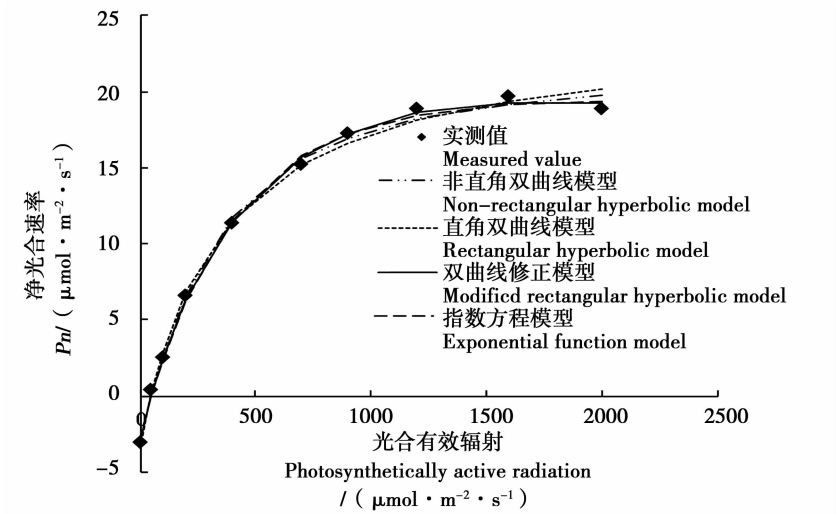


图 2 品系 0005 的光响应曲线

Fig. 2 Light response curves fitted by four models for strain 0005

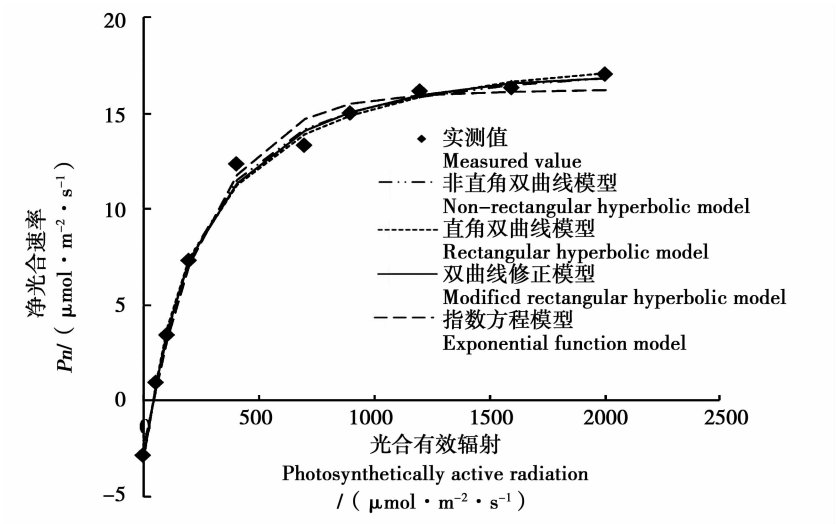


图 3 品系 9002 的光响应曲线

Fig. 3 Light response curves fitted by four models for strain 9002

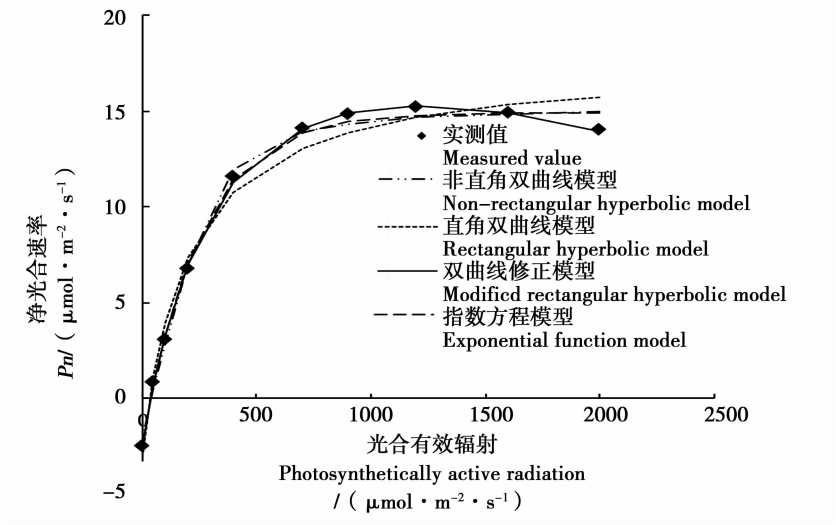


图 4 野生大豆的光响应曲线

Fig. 4 Light response curves fitted by four models for *Glycine soja* Sieb. et Zucc.

2.2 不同杂交后代品系光响应曲线参数的比较

通过 4 种模型拟合光响应曲线,得到了光合参数拟合值。4 个试验材料的表观量子效率均在 $0.0400 \leq AQE \leq 0.0600$ 范围内。由直角双曲线模型和非直角双曲线模型拟合得到的最大净光合速率的数值失真严重,偏差较大,且普遍高于实测值,而修正的直角双曲线模型和指数函数模型拟合的最大净光合速率数值与实测值偏差较小。由直角双曲线模型和非直角双曲线模型通过直线方程求解得到的光饱和点普遍小于实测值。4 个试验材料通过这两种模型得到的光饱和点拟合值小于实测值的 $1/2$,数值偏差大。假设指数函数模型的光饱和点是 P_n 为 $0.9P_{n_{max}}$ 所对应的光强,则除野生大豆的光饱和点与实测值相近外,其余都偏低。

在使用 4 种模型对低光强部分进行拟合时,指数函数模型所拟合的光补偿点和暗呼吸速率均低于实测值且与之相差较大,其它 3 种模型中这两项参数的拟合值更贴近实测值。直角双曲线模型拟合的暗呼吸速率及光补偿点与实测值相较偏高,而非直角双曲线的拟合值与实测值相较均偏低,修正的直角双曲线根据试验材料不同与实测值偏差不同。综合光补偿点与暗呼吸速率,直角双曲线模型、非直角双曲线模型、修正的直角双曲线模型对试验材料光响应曲线的低光强部分的均可进行很好地拟合。

这 4 种模型的决定系数 $R^2 > 0.98$,它们拟合的光合参数与实测值吻合度并不高,因此, R^2 只能代表模型拟合程度的高低,并非拟合结果与实测值完

全相符的保证。所以,从模型拟合的各参数来评价最适用本研究试验材料的光响应曲线模型为修正其适用性更具实际意义。综合各光合参数(表 1), 的直角双曲线模型。

表 1 4 种光响应曲线模型拟合不同杂交大豆光响应曲线的实测值与拟合结果

Table 1 Results of light response curves fitted by four models and the measured data for test materials

品系名称 Strains name	模型 Model	初始量子效率 Initial quantum yield /($\mu\text{molCO}_2\cdot\mu\text{mol}^{-1}\text{photons}$)	表观量子效率 Apparent quantum efficiency /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	最大净光 合速率 Maximum net photosynthetic rate /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光饱和点 Light saturation point /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光补偿点 Light compensation point /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 Dark respiration rate /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	决定系数 R^2
0004	直角双曲线 Rectangular hyperbolic model	0.0887	0.0567	33.0816	649.2857 *	47.4565	3.7329	0.9940
	非直角双曲线 Non-rectangular hyperbolic model	0.0597	0.0504	28.9855	633.8531 *	51.4553	2.9607	0.9968
	修正的直角双曲线 Modified rectangular hyperbolic model	0.0665	0.0504	23.0485	1666.0203	49.6970	3.0776	0.9991
	指数函数 Exponential function model	0.0568	0.0504	23.4090	1377.8139 **	20.3935	1.1299	0.9982
	测量数据 Measured data	—	—	≈ 22.9391	≈ 1600	≈ 54.1039	≈ 3.2761	—
0005	直角双曲线 Rectangular hyperbolic model	0.0795	0.0493	27.4476	622.2454 *	46.0613	3.2291	0.9952
	非直角双曲线 Non-rectangular hyperbolic model	0.0587	0.0458	24.9867	605.5589 *	49.4491	2.7479	0.9967
	修正的直角双曲线 Modified rectangular hyperbolic model	0.0621	0.0449	19.3150	1747.3769	48.0642	2.7463	0.9987
	指数函数 Exponential function model	0.0495	0.0435	19.5179	1421.2429 **	23.5480	1.1313	0.9975
	测量数据 Measured data	—	—	≈ 19.6879	≈ 1600.0000	≈ 52.8805	≈ 3.0449	—
9002	直角双曲线 Rectangular hyperbolic model	0.0994	0.0512	22.5065	499.7207 *	35.8985	3.0792	0.9959
	非直角双曲线 Non-rectangular hyperbolic model	0.0795	0.0506	21.3128	477.1936 *	38.8025	2.8332	0.9969

续表 1

品系名称 Strains name	模型 Model	初始量子效率 Initial quantum yield /($\mu\text{molCO}_2\cdot\mu\text{mol}^{-1}\text{photons}$)	表观量子效率 Apparent quantum efficiency /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	最大净光 合速率 Maximum net photosynthetic rate /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光饱和点 Light saturation point /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光补偿点 Light compensation point /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	暗呼吸速率 Dark respiration rate /($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	决定系数 R^2
CK	修正的直角双曲线 Modified rectangular hyperbolic model	0. 0936	0. 0506	17. 0598	2771. 6217	36. 5588	2. 9880	0. 9963
	指数函数 Exponential function model	0. 0583	0. 0471	16. 2433	1409. 9139 * *	20. 4708	1. 1498	0. 9926
	测量数据 Measured data	—	—	$\approx 17. 0304$	$\approx 2000. 0000$	$\approx 43. 4251$	$\approx 2. 8595$	—
	直角双曲线 Rectangular hyperbolic model	0. 1042	0. 0501	20. 5793	470. 4591 *	33. 5881	2. 9907	0. 9805
	非直角双曲线 Non-rectangular hyperbolic model	0. 0502	0. 0449	17. 3563	431. 4521 *	40. 7067	2. 0159	0. 9947
	修正的直角双曲线 Modified rectangular hyperbolic model	0. 0723	0. 0463	15. 2888	1202. 6451	37. 4186	2. 4645	0. 9994
	指数函数 Exponential function model	0. 0601	0. 0474	14. 9244	1205. 4790 * *	20. 2510	1. 1680	0. 9963
	测量数据 Measured data	—	—	$\approx 13. 9984$	$\approx 1200. 0000$	$\approx 41. 4333$	$\approx 2. 4462$	—

* 用方程 $Pn_{\max} = AQE \times Isat - Rd$ 求得光饱和点; * * 假定净光合速率为 0. 9, Pn_{\max} 所对应的光强为光饱和点。
* The light saturation point was obtained by $Pn_{\max} = AQE \times Isat - Rd$; * * It is assumed that the net photosynthetic rate of 0. 9 Pn_{\max} is corresponding to the light saturation point.

2.3 不同材料间光合特性的比较

综合分析各光合参数(表 1),3 个杂交品系最大净光合速率与光饱和点均大于 CK,证明这 3 个品系对强光的利用能力均优于其父本野生大豆。品系 9002 的光补偿点低于野生大豆,品系 0004、0005 均高于野生大豆,说明 3 个品系中品系 9002 对弱光的适应能力最强。3 个品系的暗呼吸速率均高于野生大豆,但相互之间差异不显著,说明光合产物消耗的差异也不显著。品系 0005 的表观量子效率最低,其次是 CK,品系 0004 与 9002 均高于 CK。综合各项参数,品系 9002 表现出较好的光合特性,其光饱和点明显高于其它品系和 CK,具有耐高光性。同时其光补偿点低于其它品系与 CK,表明品系 9002

对弱光的适应能力高于其它品系和 CK。其表观量子效率较高,表明光能利用效率较高。

3 结论与讨论

不同植物有不同的光合特性,因而在测定过程中需要不同的模型。本研究选用的直角双曲线模型、非直角双曲线模型、修正的直角双曲线模型和指数函数模型等是目前最常用的^[16-18]。但在许多研究中,由直角双曲线模型和非直角双曲线模型拟合的参数会出现光饱和点低于实测值,而最大净光合速率高于实测值的现象^[19-20],本研究得到的结果与上述结果一致,即实测值低于直角双曲线和非直角双曲线模型拟合的试验材料的最大净光合速率

且远高于光饱和点。光饱和点仅相当于实测值的 1/3。

从各模型的表达式可知,直角双曲线、非直角双曲线和指数函数模型没有极值,所以所拟合的曲线体现不出光抑制现象,也无法从中求出植物最大净光合速率及饱和光强的解析解^[21],而修正的直角双曲线模型解决了类似问题。从生理意义出发,修正的双曲线模型更贴合植物实际的光合进程,本研究也证实了这一点。指数函数模型作为常用的光响应曲线模型之一,更适用于海草、藻类等沉水植物光响应曲线的拟合。在本研究中,使用指数函数模型拟合的光合参数,例如最大净光合速率,与直角和非直角双曲线模型所拟合的参数相比更为接近实测值,但光补偿点和暗呼吸速率却与实测值有巨大偏差。指数函数模型在求取最大净光合速率时,是通过假定净光合速率达到 $0.9P_{n_{max}}$ 时的光强为饱和光强估算的。根据前人研究的结果,在研究过程中曾出现假定 $0.99P_{n_{max}}$ 时光强为光饱和点,从而无法求取光饱和点的案例^[5,22]。修正的直角双曲线模型克服了其它 3 种模型的不足,可以直接求出最大净光合速率、光饱和点,而且求取的各参数及拟合值与实测值吻合度较高。所以,对本研究选取的材料更适合使用修正的直角双曲线模型。

在研究光响应曲线时,由于选择的模型不同以及参数没有统一定义,常发现有参数混用的情况,导致各参数的可比性下降。例如 α 这个参数,在直角双曲线模型、非直角双曲线模型和指数函数模型中都有,有人在过程中认为 α 为表观量子效率,也有人认为 α 是初始量子效率,还有人认为指数函数模型中的 α 代表低光下的光化学量子效率,仅是迭代拟合时的一个系数。本文依照叶子飘^[14]的研究,将 α 视为初始量子效率,表观量子效率由直线方程拟合弱光强条件下 ($\leq 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 的光响应数据得出。一般情况下,自然界植物的表观量子效率在 $0.03 \sim 0.05$ ^[24],表观量子效率越大,说明其利用弱光的能力越强,品系 0004 及 9002 的表观量子效率均超过 0.05 且大于 CK,说明这两种杂交品系对弱光的利用效率不仅优于其父本 CK,在自然界也处于很高水平。

光饱和点反映了植物对强光的喜好程度,光补偿点揭示了植物对弱光的适应能力。对于以杂交父本为 CK 的 3 个杂交品系的光合特性而言,品系 9002 具有较好的光合特性,其光饱和点最高,光补偿点最低。品系 0004 和 0005 的光饱和点较为相近,均低于品系 9002 且高于 CK,光补偿点均高于品系 9002 和 CK。3 个杂交品系的光饱和点都远远高

于高光效大豆品种黑农 41 与黑农 40 的光饱和点(分别为 $1\,360$ 和 $1\,188 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)^[24]。品系 0004 和 0005 的最大净光合速率均比黑农 41 和黑农 40 大,品系 9002 的最大净光合速率虽比这两种高光效大豆品种低,但相差很少。所以综合各光响应参数,品系 0004、0005 和 9002 均表现出较好的光合特性,其中品系 9002 最优。基于本文研究,可对 3 个杂交品系的光合特性做进一步研究,为后续品种筛选及合理种植提供理论依据。

参考文献

[1] 王忠. 植物生理学[M]. 北京:中国农业出版社,2009. (Wang Z. Plant physiology[M]. Beijing:China Agriculture Press,2009.)

[2] 黄红英,窦新永,孙蓓育,等. 两种不同生态型麻疯树夏季光合特性的比较[J]. 生态学报,2009,29(6):2861-2867. (Huang H Y, Dou X Y, Sun B Y, et al. Comparison of photosynthetic in two ecotypes of *Jatropha curcas* in summer[J]. Acta Ecologica Sinica,2009,29(6):2861-2867.)

[3] 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.)

[4] Blackman F F, M A, D Sc. Optima and limiting factors[J]. Annals of Botany,1905,19(2):281-295.

[5] Baly E C. The kinetics of photosynthesis[J]. Proceedings of the Royal Society of London Series B (Biological Sciences), 1935,1:218-239.

[6] Thornley J H M. Mathematical models in plant physiology[M]. London:Academic Press(Inc.), 1976:86-110.

[7] Bassman J, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* \times *P. deltoids* clone[J]. Tree Physiology,1991,8:145-159.

[8] Prado C H B A, Moraes J A P V. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field condition[J]. Photosynthetica,1997,33(1):103-112.

[9] Watling 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,2000,3:1143-1152.

[10] Ye Z P. A new model for relationship between light irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa* [J]. Photosynthetica, 2007,45(4):637-640.

[11] Ye Z P, Yu Q. A coupled model of stomatal conductance and photosynthesis for winter wheat [J]. Photosynthetica, 2008, 4:637-640.

[12] 黄仁术. 野大豆的资源价值及其栽培技术[J]. 资源开发与市场,2008,24(9):771-772. (Huang R S. Resource value and cultivation techniques of *Glycine soja* [J]. Resource Development & Market,2008,24(9):771-772.)

[13] 张海泉,王铁军. 大豆育种工作的现状与展望[J]. 沈阳农业大学学报,2000,31(4):375-379. (Zhang H Q, Wang T

J. Advance and prospect on sybean breeging[J]. Journal of Shenyang Agricultureal University, 2000,31(4):375-379.)

[14] 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(6):727-740. (Ye Z P. Are- view on modeling of resonpes of photosynthesis to light and CO₂[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, (6):727-740.)

[15] 王满莲,冯玉龙,李新. 紫茎泽兰和飞机草的形态和光合特性对磷营养的响应[J]. 应用生态学报,2006,17(4): 4602-4606. (Wang M L, Feng Y L, Li X. Effects of soil phosphorus level on morphosynthetic characteristics of Ageratina adenophora and Chromolaena odorate [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, 17(4):4602-4606.)

[16] 张磊,刘维正,辛国胜,等. 3 种专用型甘薯光合光响应曲线及其模型拟合研究[J]. 中国农学通报,2015,31(15): 71-77. (Zhang L, Liu W Z, Xin G S, et al. Photosynthesis light response curves of three sweet-potato varieties and model fitting [J]. Chianese Agricutual Science Bulletin, 2015,31(15):71-77.)

[17] 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 Nelumbonu- cifera leaves under different light conditions[J]. Chinese Journal of Applied Ecology,2014,25(10):2855-2860.)

[18] 罗辅燕,陈卫英,陈真勇. 指数改进模型在大麦光合 CO₂ 响应曲线中的适用性[J]. 植物生态学报,2013, 37(7):650-655. (Luo F Y, Chen W Y, Chen Z Y. Applicability of modified exponential in photosynthetic-CO₂ reponse curve of barley[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2013,37(7):650-655.)

[19] 柴胜丰,唐健民,杨雪,等. 4 种模型对黄枝油杉光合光响应曲线的拟合分析[J]. 广西科学院学报,2015, 31(4):286-291. (Chai S F, Tang J M, Yang X, et al. Fitting analysis for 4 photosynthesis light response curve models of *Keteleeria calcarea* [J]. Journal of Guangxi Academy of Sciences,2015,31(4):286-291.)

[20] 肖丹丹,左力辉,王进茂,等. 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, et al. The light response curve model comparison analysis of 5 *Ulmus* plants [J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2016,18(4):124-131.)

[21] White A J, Critchley C. Rapid light curves: A new fluo-rescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus[J]. Photosynthesis Research,1999,59:63-72.

[22] 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拟合[J]. 生态学杂志,2013,32(3): 604-610. (Yan X H, Yin 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.)

[23] 邱国雄. 植物光合作用的效率[C]//余叔文. 植物生理和分子生物学. 北京:科学出版社,1992:236-243. (Qiu G X. The efficiency of plant photosynthesis[C]//Yu S W. Plant physiology and molecular biology. Beijing: Science Press, 1992:236-243.)

[24] 满为群,杜维广,郝迺斌. 大豆高光效育种研究[J]. 大豆科学,2009,28(3):382-387. (Man W Q, Du W G, Hao N B. Study on soybean breeding for high photosynthetic efficiency[J]. Soybean Science,2009,28(3): 382-387.)