

不同施肥处理下鸡心果光响应模型筛选及光合参数比较

李恒凯¹, 王海超¹, 裴志永^{1*}, 张钧尧¹, 王鑫平¹,
陈丛宇¹, 张艳², 顾义明², 包春明³

(¹内蒙古农业大学能源与交通工程学院, 呼和浩特 010018; ²兴安盟林业科学研究所, 内蒙古乌兰浩特 137400;

³兴安盟乌兰河地方级自然保护区管理局, 内蒙古乌兰浩特 137726)

摘要:【目的】筛选鸡心果的最适光响应曲线模型, 并对不同施肥处理下的光合参数进行比较分析, 为优化栽培管理和提升资源利用效率提供理论依据。【方法】试验设计4个处理: 对照(不施肥, CK); T₁, 0.67 kg A和2.66 kg B(A, 施乐镁大量元素水溶肥; B, 有机水溶肥料保根生根膨果液); T₂, 1 kg A和4 kg B; T₃, 1.33 kg A和5.34 kg B。采用LI-6800便携式光合测定仪测定光响应曲线及光合日动态, 分析光合气体交换参数, 并借助直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数模型和修正直角双曲线模型进行拟合, 从光响应参数拟合效果和模型拟合优度进行评价。【结果】各施肥处理的净光合速率(P_n)均随光照度的增强有较大提升, 同时施肥量越高, 鸡心果的 P_n 、蒸腾速率(T_r)和气孔导度(G_s)越高, 胞间CO₂浓度越低。各处理下的决定系数>0.99, 直角双曲线修正模型对暗呼吸速率(R_d)、光补偿点(LCP)和最大净光合速率(P_{nmax})具有较好的拟合效果, 均方根误差和平均绝对误差最接近0。随施肥量的增加, 鸡心果的初始量子效率(α)、 P_{nmax} 、光饱和点(LSP)和 R_d 依次提高, LCP依次降低。【结论】在本试验处理下, 直角双曲线修正模型的拟合效果最佳。T₃处理即1.33 kg施乐镁大量元素水溶肥和5.34 kg有机水溶肥料保根生根膨果液的光合参数优于其他处理, 为较优的施肥方案。

关键词: 鸡心果; 光响应曲线; 光响应模型; 光合参数; 施肥量

中图分类号: S661.1

文献标志码: A

文章编号: 1009-9980(2025)10-2357-16

Selection of light response models and comparative photosynthetic parameters of *Malus Jinxiu* under different fertilization treatments

LI Hengkai¹, WANG Haichao¹, PEI Zhiyong^{1*}, ZHANG Junyao¹, WANG Xinping¹, CHEN Congyu¹,
ZHANG Yan², GU Yiming², BAO Chunming³

(¹College of Energy and Transportation Engineering, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, Inner Mongolia, China; ²Xing'an League Forestry Science Research Institute, Ulanhot, Inner Mongolia Autonomous Region, Ulanhot 137400, Inner Mongolia, China; ³China Xing'an League Wulanhe Local Nature Reserve Administration, Ulanhot, Inner Mongolia Autonomous Region, Ulanhot 137726, Inner Mongolia, China)

Abstract: 【Objective】*Malus Jinxiu* is a key component of the characteristic forestry and fruit industry in Xing'an League, with considerable economic and ecological value. Due to its rich nutritional profile and unique medicinal properties, it is well-received by consumers and highly favored in the market. In addition to contributing to local income generation, the cultivation of *M. Jinxiu* also plays a vital role in maintaining regional biodiversity and promoting sustainable land use. However, despite the growing demand for *M. Jinxiu*, studies on its light response mechanisms remain relatively limited, particularly regarding the effects of different fertilization treatments on its photosynthetic response and overall physiological performance. Understanding how varying nutrient inputs influence photosynthetic efficiency is

收稿日期: 2025-03-19

接受日期: 2025-05-22

基金项目: 内蒙古自治区科技计划项目(2023YFDZ0015、2022YFDZ0021)

作者简介: 李恒凯, 男, 在读硕士研究生, 主要从事果树栽培与生理生态研究。E-mail: 313843172@qq.com

*通信作者 Author for correspondence. E-mail: peizhiyong@imau.edu.cn

essential for improving yield quality and ensuring optimal growth conditions. This study, therefore, aimed to identify the most suitable light response curve model for *M. Jinxiu* and to conduct a comparative analysis of its photosynthetic parameters under various fertilization treatments. By evaluating photosynthetic gas exchange characteristics and model fitting accuracy, the study sought to provide a scientific basis for precise nutrient management. The results would offer theoretical guidance and data support for optimizing cultivation strategies, enhancing plant productivity, and improving resource use efficiency in the context of ecological agriculture. **【Methods】** The experimental materials consisted of six-year-old dwarf *M. Jinxiu* trees grafted onto *Malus baccata* (L.) Borkh. rootstocks with GM256 as the interstock, grown in Group 10 of Ping'an Village, Horqin Right Front Banner, Xing'an League. And the trees had undergone three years of cultivation and acclimatization since their introduction, making them well-suited for studying long-term physiological responses under field conditions. To simulate realistic orchard management, a randomized block design was employed based on local fertilization practices. Four fertilization treatments were applied: T₁ (0.67 kg Shilomei macronutrient water-soluble fertilizer + 2.66 kg organic water-soluble fertilizer for root protection and fruit expansion), T₂ (1 kg + 4 kg), T₃ (1.33 kg + 5.34 kg), and a control group (CK) that received no fertilization. Each treatment was replicated to ensure statistical reliability. A Li-6800 portable photosynthesis system was used to measure the diurnal variation in net photosynthetic rate and the photosynthetic light response curves under each fertilization regime. Key photosynthetic gas exchange parameters, including net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rate (T_r), and intercellular CO₂ concentration (C_i), were recorded and analyzed. To better understand how different fertilization levels affect photosynthetic performance, the light response data were fitted using four mathematical models: the rectangular hyperbola, non-rectangular hyperbola, exponential, and modified rectangular hyperbola. The performance of each model was evaluated based on fitting accuracy indicators such as the coefficient of determination (R^2), root mean square error (RMSE), and mean absolute error (MAE). Additionally, the accuracy of fitted photosynthetic parameters—such as maximum net photosynthetic rate ($P_{n\max}$), light saturation point (LSP), dark respiration rate (R_d), light compensation point (LCP), and apparent quantum efficiency (α)—was compared across models and treatments. This comprehensive analysis intended to provide insights into the photosynthetic characteristics and light response adaptability of *M. Jinxiu* under varying nutrient conditions, offering a scientific basis for the refinement of fertilization strategies and sustainable orchard management practices. **【Results】** The diurnal variation of net photosynthetic rate (P_n) in *M. Jinxiu* under all fertilization treatments exhibited a parabolic trend, characterized by a rapid increase from 8:00 to 10:00, a gradual decline from 10:00 to 16:00, and a sharp drop after 16:00. A certain degree of synchronization was observed in the diurnal patterns across different fertilization treatments. The photosynthetic gas exchange parameters of the fertilized treatments displayed a bimodal curve pattern, whereas the control treatment (CK) showed a distinct unimodal curve. Increasing fertilization levels significantly enhanced the net photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (T_r), and stomatal conductance (G_s), with the T₃ treatment showing the most pronounced improvements in all three parameters. After fitting the light response curves of the four fertilization treatments, it was found that all treatments had coefficients of determination (R^2) greater than 0.99. Among the models tested, the non-rectangular hyperbola model achieved the highest fitting accuracy, while the rectangular hyperbola model had the lowest. The modified rectangular hyperbola model demonstrated superior parameter fitting for dark respiration rate (R_d), light compensation point (LCP), and maximum net photosynthetic rate ($P_{n\max}$), with root mean square error (RMSE) and mean absolute error (MAE) values closest to zero. The T₃ treatment exhibited

the highest light saturation point (*LSP*), reaching $1\ 884.874\ 2\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, and the largest $P_{n\ \text{max}}$ at $16.686\ 8\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. With increasing fertilization levels, key photosynthetic parameters such as initial quantum efficiency (α), $P_{n\ \text{max}}$, *LSP*, and R_d increased progressively, while *LCP* decreased. These results suggest that increased fertilization would enhance light use efficiency and reveal the response mechanism of *M. Jinxiu* photosynthetic parameters to fertilization, providing theoretical support for understanding its ecological adaptability. 【Conclusion】Based on the fitting performance of the four light response models, the modified rectangular hyperbola model demonstrated the best overall fit. Among the fertilization treatments, T₃-consisting of 1.33 kg of Shilomei macronutrient water-soluble fertilizer and 5.34 kg of organic water-soluble fertilizer for root protection, root development, and fruit expansion resulted in superior photosynthetic parameters compared with other treatments, indicating that it would be a relatively optimal fertilization scheme. However, the results suggest that this treatment still would fall short of meeting the optimal nutritional requirements of *M. Jinxiu*. Therefore, future studies should refine the fertilization gradient to further assess its impact on plant physiological growth.

Key words: *Malus Jinxiu*; Light response curve; Light response model; Photosynthetic parameters; Fertilization amount

植物的光合作用是将光能转化为化学能并合成有机物的生物过程,这一过程是植物获取能量的主要途径,也是其生长和发育所需物质的重要来源。光响应曲线是描述植物光合速率与光照度之间关系的重要工具,有助于深入理解植物在不同光照条件下的光合作用效率^[1]。通过拟合光响应曲线,可以定量分析植物的光合能力,进一步为植物栽培管理提供理论依据。目前,研究光合作用的光响应曲线常用的拟合模型主要包括直角双曲线模型(rectangular hyperbola model, RHM)、非直角双曲线模型(non-rectangular hyperbola model, NHM)、直角双曲线修正模型(modified rectangular hyperbola model, MRHM)和指数模型(exponential model, EM),这些模型在实际应用中各有其特点和适用范围。田俊凯等^[2]比较分析了祁连山中段5种典型植物的光合光响应曲线,发现直角双曲线修正模型在拟合强度抑制型曲线时表现较优,但在拟合饱和趋近型曲线时光饱和点拟合偏高,表明该模型的适用性存在一定局限。杨斯琪等^[3]通过拟合优度与参数效果筛选出双曲线模型为氮添加与刈割条件下羊草的最佳拟合模型,具有较高的精度与可靠性。李雪琴等^[4]指出,直角双曲线修正模型在拟合光饱和点上效果最好,而非直角双曲线模型在整体拟合精度上更优。王昌跃等^[5]研究不同遮阴条件下诺丽植物的光响应模型,发现在弱光条件诱导下诺丽的光合效率呈逐渐下降趋势,过度遮阴时下降幅度更为显著。在不

同植物的研究中光响应模型的选择和应用具有重要意义。不同模型在拟合光合光响应曲线时,针对不同环境条件的适用性存在差异,因此选择一个合适的光响应曲线拟合模型,是深入分析植物光合作用机制和优化农业生产管理的关键。

施肥作为调控作物生长环境的重要手段,在光合调控机制研究中也受到广泛关注^[6]。肥料中氮、磷、钾等营养元素的供应,可显著提高叶片叶绿素含量、气孔导度和净光合速率,从而增强植物的光能利用能力和光合效率^[7]。氮是光合作用相关酶和叶绿素合成的重要组成成分,可通过提高叶绿素含量和酶活性提升净光合速率^[8];磷参与能量代谢,在ATP合成中发挥核心作用,并影响光合产物的合成与运输^[9];钾则调控细胞渗透压与水分平衡,通过调节气孔开闭影响叶片的气体交换效率,从而间接影响光合能力^[10]。除大量元素外,多种微量元素在光合作用过程中亦发挥关键作用。不同作物或品种对施肥响应存在差异,不同生态区的作物在光合响应特征和光合潜力上也有所不同。

兴安盟昼夜温差大,日照充足,土地肥沃,具备优越的资源条件,适合发展特色林果产业。鸡心果(*Malus Jinxiu*)是一种小型水果,果皮鲜红或紫红,酸甜可口,富含维生素C和抗氧化物,兼具食用与观赏价值。近年来,兴安盟充分利用气候和地理优势,积极发展鸡心果产业,使其成为当地重要的特色农产品之一^[11-13]。

目前已有研究探讨了苹果树的光响应特性^[14-17],为深入研究鸡心果的光合机制提供了一定参考。但关于鸡心果光响应特性的研究较为有限,尤其是不同施肥处理对其光合响应的影响尚未得到系统的研究,限制了对鸡心果光合作用潜力、营养利用效率及其生长适应性的深入认识,不利于优化其栽培管理和提升其资源利用效率。因此,笔者在本研究中通过田间试验,设置4种施肥处理,使用Li-6800便携式光合仪测定不同施肥处理下鸡心果光合日动态曲线和光响应曲线,分析光合气体交换参数,并采用RHM、NHM、MRHM和EM四种常用光响应模型进行拟合,比较光响应参数,筛选出适合鸡心果不同施肥处理的光响应曲线,旨在阐明其对光照环境变化的生理适应机制,并在此基础上优化施肥模式以提升光合效能。这一研究不仅为当地鸡心果的栽培管理提供科学依据,也为其他果树的光合作用研究提供参考。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

本试验地位于内蒙古自治区兴安盟科尔沁右翼

前旗平安村(图1),属典型的大陆性季风气候。该地区气候寒冷干旱,春季干燥多风,夏季短暂温暖,冬季漫长严寒,降水集中于夏季,形成雨热同季的特征。区域内南北温差显著,年平均气温南部为5.8℃,北部为3.0℃,相差2.8℃,极端最高气温可达38.2℃,最低气温降至-38.7℃。该地区日照资源丰富,光照充足但无霜期较短,南部为146 d,北部为114 d,相差达32 d;降水偏少,年平均降水量为419.4 mm,蒸发量较大,年蒸发量高达1 835.6 mm,蒸发量显著大于降水量。该地区年平均风速为2.8 m·s⁻¹。土壤理化性质为:铵态氮含量(w,后同)28.15 mg·kg⁻¹,速效磷含量17.78 mg·kg⁻¹,速效钾含量146.28 mg·kg⁻¹,土壤有机质含量5.32%,pH 7.97。

1.2 试验材料

试材为兴安盟科尔沁右翼前旗平安村6年生矮化鸡心果树(基础为山丁子,矮化中间砧为GM256,引种栽培,3年生),地径为3~5 cm,果树定植密度为行距5 m,株距1.5 m,施肥周期为鸡心果生长季的4—9月,灌溉方式为滴灌。供试肥料为河南宝叶植物保护有限公司生产的两种产品,分别为施乐镁大量元素水溶肥(N-30%,P₂O₅-10%,K₂O-10%,Zn-

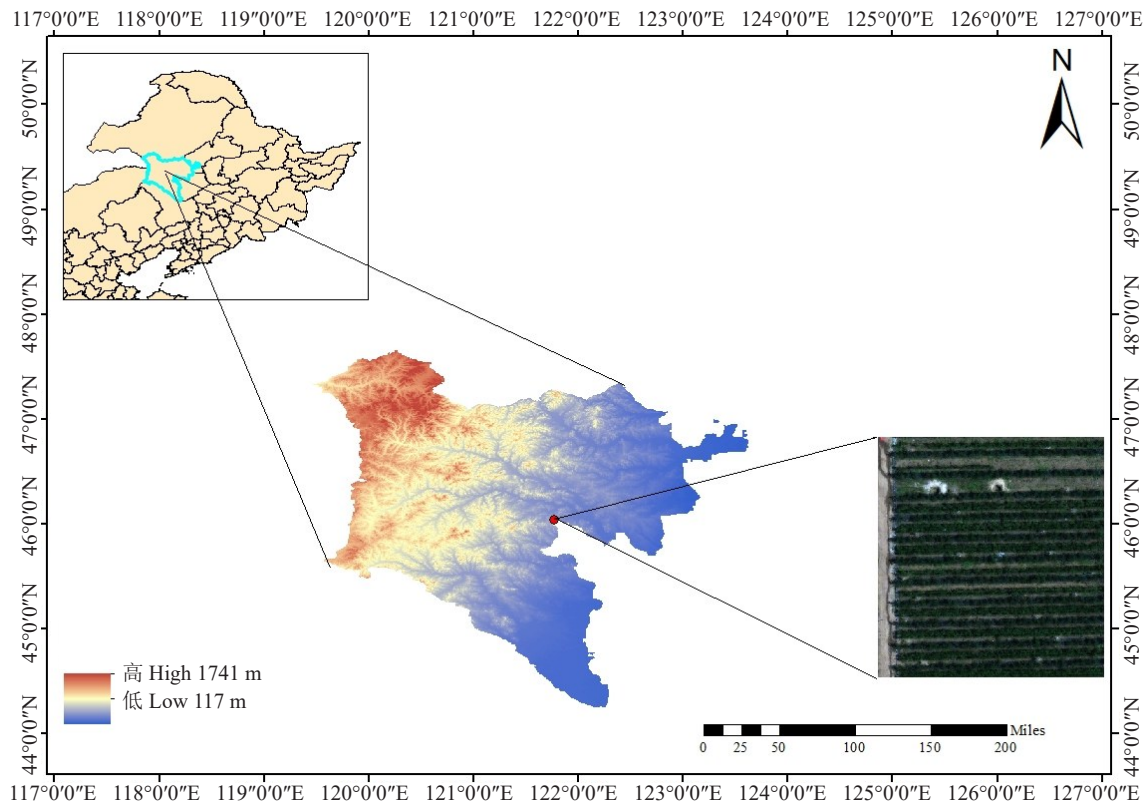


图1 试验区域示意图

Fig. 1 Diagram of the experimental area

0.1%, B-0.2%, MgO-0.2%及螯合铜、铁、锰、锌、钴等中微量元素)和有机水溶肥料保根生根膨果液(鱼蛋白、氨基酸、多肽、多糖及维生素等天然有机物质)。

1.2.1 试验设计 试验采用随机区组设计,以施肥量(T)为试验因素,共设4个处理(1个对照处理CK和3个施肥处理T₁、T₂和T₃),以单株为1个重复,每组平行10个重复,每个处理分别平行3次,合计120株样树。施肥采用施乐镁大量元素水溶肥(A)和有机水溶肥料保根生根膨果液(B)。根据当地果园施肥种类与用量(3 kg·666.7 m⁻² A, 12 kg·666.7 m⁻² B),设置为T₂处理的施肥量,在此基础上和向下浮动三分之一,具体施肥量如表1所示。自2024年4月30日开始施肥处理,此后按月进行,施肥频率保持一致,肥料随灌溉水施入试验区域。果树的修剪、覆膜等田间管理措施,均参照当地果园的统一管理执行。

表1 不同处理组施肥方案汇总

Table 1 Summary of fertilization schemes in different treatment groups

处理组 Treatment	每处理施肥量 Fertilizer amount per treatment/kg	
	A	B
对照(CK)	0.00	0.00
T ₁	0.67	2.66
T ₂	1.00	4.00
T ₃	1.33	5.34

1.2.2 光响应曲线的测定 在进行施肥处理的试验中,从每组重复挑选1株生长状况和所处光照条件相似、无病虫害的鸡心果植株作为参试植株进行试验测定。对于每株鸡心果植株,选取无遮挡、受光照条件好的3枚稳定叶片作为测定叶片。光响应曲线采用Li-6800便携式光合测定仪(LI-COR, Inc. USA),选取晴朗无风的天气,于2024年9月6日上午08:30—11:30测定。在正式开始测量之前,首先使用1800 μmol·m⁻²·s⁻¹光照度对叶片进行充分的光诱导30 min,以诱导其光合作用。随后,将LED红蓝光源的光合有效辐射梯度从高到低设置为1800、1500、1200、900、600、300、200、150、100、70、30、0,设置流速为500 μmol·s⁻¹,控制CO₂浓度为400 μmol·mol⁻¹,叶室温度为25℃,湿度设置为55%。观察光合速率和气孔导度数值稳定后测定,数据采集间隔为30 min。此外,于2024年9月8日08:00开始,每隔2 h选取3枚稳定叶片进行光合日动态的测定,分别测定叶片的净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度

(G_s)和胞间CO₂浓度(C_i)。每组进行3次重复试验,取平均值进行分析,并绘制其相对应的光合日动态曲线和光响应曲线。气象数据的监测由光合有效传感器SQ-500(USA)测定。

1.3 光响应曲线模型及数据处理

采用4种光响应模型对不同施肥处理下鸡心果植株进行光响应曲线拟合,计算其光响应参数。

(1)直角双曲线模型(RHM)。直角双曲线模型的表达式为:

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

式中,P_n为净光合速率;α为初始量子效率;I为光合有效辐射强度;P_{n max}为最大净光合速率;R_d为暗呼吸速率。

(2)直角双曲线修正模型(MRHM)。角双曲线修正模型的表达式为:

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I - R_d, \quad (2)$$

式中,β,γ为修正系数,β为光抑制项,γ为光饱和和项,其他参数意义同上,下同。

(3)非直角双曲线模型(NHM)。非直角双曲线模型的表达式为:

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

式中,θ为曲线弯曲程度的曲角参数,取值范围为0≤θ≤1,其他参数意义同上。

(4)指数模型(EM)。指数模型的表达式为:

$$P_n = P_{n \max} (1 - e^{-\alpha I / P_{n \max}}) - R_d, \quad (4)$$

式中:e为自然对数的底,e=2.718,其他参数意义同上。

4种拟合模型中,求解直角双曲线模型和非直角双曲线模型的光饱和点(LSP)表达式为:

$$LSP = (P_{n \max} + R_d) / AQE, \quad (5)$$

式(5)中,AQE为表观量子效率,通过求弱光条件下(I≤200 μmol·m⁻²·s⁻¹)的直线方程得到,P_{n max}通过非线性最小二乘法估算得到。

直角双曲线修正模型可以通过软件直接得到LSP,其LSP和P_{n max}的表达式如下:

$$LSP = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma) / \beta} - 1}{\gamma}, \quad (6)$$

$$P_{n \max} = \alpha \left\{ \frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right\}^2 - R_d, \quad (7)$$

指数模型无法通过公式直接求解LSP,需假设P_n为0.9P_{n max},将P_n代入(3)式中求出对应的LSP^[18]。

实测值中, $AQE = (P_{200} - P_0)/200$, P_n 的最大值即为 $P_{n\max}$, $P_{n\max}$ 所对应光强为 LSP , 取 $P_n=0$ 时, P_0 与 P_{200} 最小二乘拟合直线对应的光强为光补偿点 (LCP), $I=0$ 时的 P_n 记作 $R_d^{[19]}$ 。

(5) 模型评价。采用决定系数 (coefficient of determination, R^2)、均方根误差 (root mean square error, $RMSE$)、平均绝对误差 (mean absolute error MAE) 来评价模型拟合的精度。其中 R^2 利用光合作用软件 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) 计算, 计算 $RMSE$ 和 MAE 的表达式如下:

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

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

式中, y_i 代表实测值, y_m 代表拟合值, n 为样本数。其 R^2 越接近于 1, $RMSE$ 和 MAE 值越小, 模型拟合度越好。

通过模型拟合计算出 LSP 、 $P_{n\max}$ 和 R_d 等光合生理参数, 将其与实测值进行比较。

所有数据使用 Excel 2021 进行统计, 分析工作通过 IBM SPSS Statistics 软件完成, 图表由 Origin 2024 软件绘制。

2 结果与分析

2.1 光照度及温度日动态

图2为光照度 (I) 及温度的日动态曲线, 每日的光照度在 04:00—20:00 这一时间段呈单峰曲线型,

即 04:00 光照度最低, 随后随着时间的推移逐渐增加, 并在 12:00 左右达到峰值, 之后逐渐下降, 直至 20:00 降为 0。测定当日光照度的最大值为 $2\,090.978 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。温度与光照度日动态变化趋势基本一致, 在中午达到峰值, 测定当日温度的最大值为 25.3°C 。

2.2 光合日动态变化

叶片净光合速率 (P_n) 日动态曲线如图3所示, P_n 在不同施肥处理下存在较大差异, 尽管 T_1 、 T_2 和 T_3 的日变化曲线整体呈双峰趋势, 但双峰特征不明显, 峰值不突出, 尤其是午后第二峰较为平缓, 第一峰值明显高于第二峰值; 而 CK 的日动态为单峰曲线。在 08:00—10:00 期间 P_n 逐渐上升, 10:00—12:00 均达到峰值后开始下降, 14:00 起, 除 CK 外各处理均出现次峰, 随后继续下降。总体来看, 随施肥量的增加, P_n 呈上升趋势, 其中 T_3 的峰值最高, CK 的峰值最低, 不同施肥处理的峰值出现时间略有差异, 且施肥量较大的处理在峰值时段均能保持更高的 P_n , 下降速度较为缓慢。

图4显示了叶片气孔导度 (G_s) 的日变化趋势。08:00—10:00 期间, 所有施肥处理的 G_s 均呈上升趋势, CK 处理的 G_s 略有下降。随后, CK 和 T_3 的 G_s 继续上升, 而 T_1 和 T_2 的 G_s 在达到峰值后开始下降。至 12:00 时, CK 和 T_3 的 G_s 达到最大值后也开始下降。12:00—16:00 期间, CK 的 G_s 下降, 而 T_1 、 T_2 和 T_3 出现次峰。从 16:00 起, 所有处理的 G_s 均下降。总体来看, 增加施肥量显著提升了 G_s , CK 的 G_s 呈现明显的

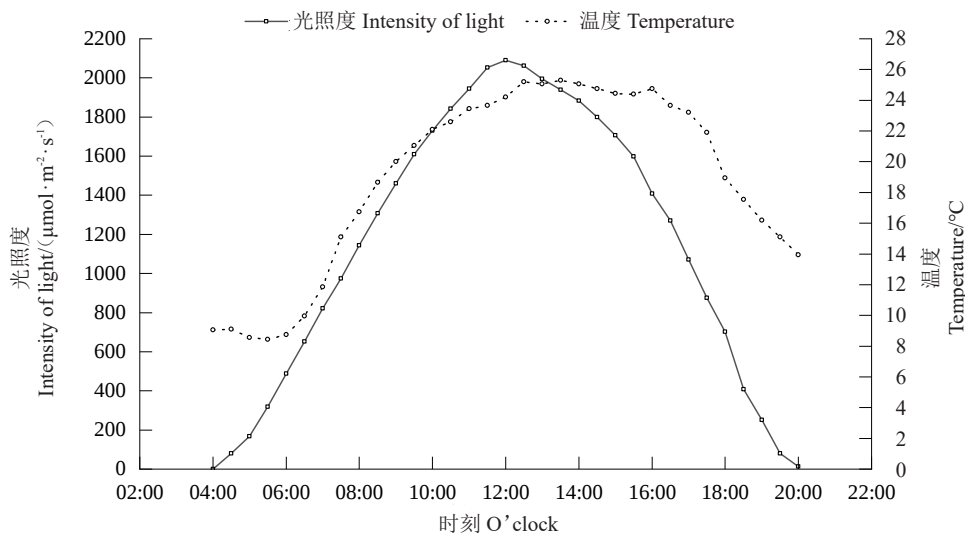


图2 光照度和温度日动态曲线

Fig. 2 Diurnal variation curve of light intensity and temperature

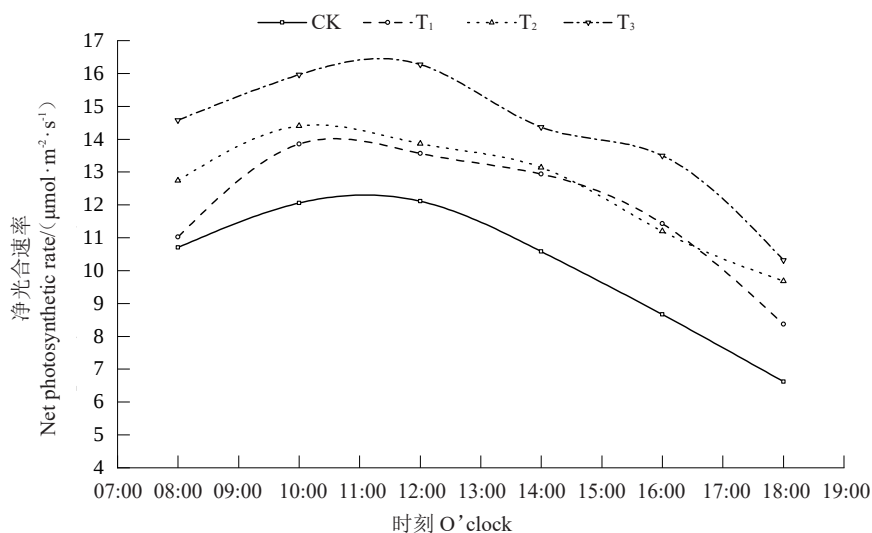


图3 叶片净光合速率日动态曲线

Fig. 3 Diurnal variation curve of leaf net photosynthetic rate

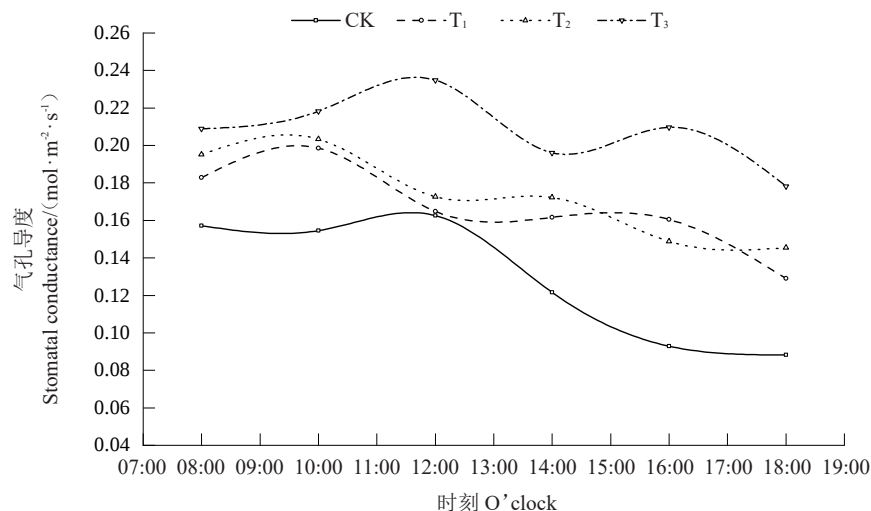


图4 叶片气孔导度日动态曲线

Fig. 4 Diurnal variation curve of leaf stomatal conductance

单峰趋势,而 T_1 、 T_2 和 T_3 的 G_s 则表现为双峰曲线,且峰值出现的时间和高度有所差异。

叶片蒸腾速率(T_r)日动态曲线如图5所示。自08:00起,所有处理的 T_r 逐渐上升,10:00左右,CK和 T_3 的 T_r 略有上升,而 T_1 和 T_2 的 T_r 开始下降。在12:00—14:00期间,CK和 T_3 的 T_r 出现下降, T_1 和 T_2 的 T_r 小幅回升。从14:00起,所有处理的 T_r 均呈现下降趋势,其中CK的 T_r 下降幅度较为显著, T_1 和 T_2 的下降幅度相对较缓, T_3 的 T_r 在此阶段略有回升,但从16:00开始也迅速下降。从整体趋势来看,不同施肥处理对叶片 T_r 的影响存在显著差异, T_1 、 T_2 和 T_3 的 T_r 表现出双峰曲线,而CK表现为单峰曲线。

图6显示了叶片胞间 CO_2 浓度(C_i)的日动态趋

势。在08:00时,各处理的 C_i 较高,可能由于光合作用速率较低, CO_2 在叶片间隙内积累所致。随着光强的增加, P_n 迅速上升,导致所有处理的 C_i 开始快速下降,CK和 T_3 的 C_i 在10:00出现第1次低谷,之后开始回升,并在12:00左右达到峰值,而 T_1 和 T_2 的 C_i 还在继续下降,并在12:00降至最低值。中午过后,CK和 T_3 的 C_i 逐渐下降,并在15:00形成第2次低谷,之后,CK和 T_3 的 C_i 逐渐回升,至傍晚时恢复至较高水平;而 T_1 和 T_2 的 C_i 从12:00开始呈现上升趋势。从整体来看,不同施肥处理之间的 C_i 变化幅度和最低点的出现时间略有差异, T_1 、 T_2 和 T_3 在大部分时间段的 C_i 均低于CK,随着施肥量的增加,光合作用效率得到提升,胞间 CO_2 的利用更加充分。

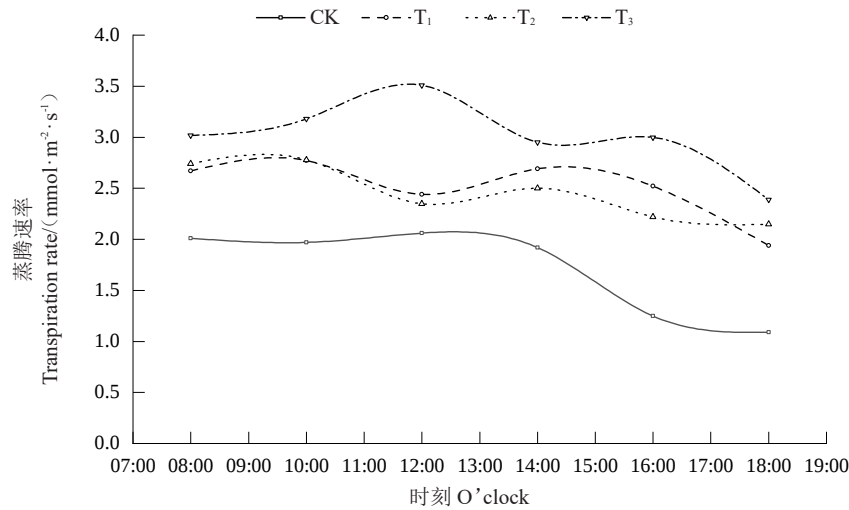


图5 叶片蒸腾速率日动态曲线

Fig. 5 The diurnal variation curve of leaf transpiration rate

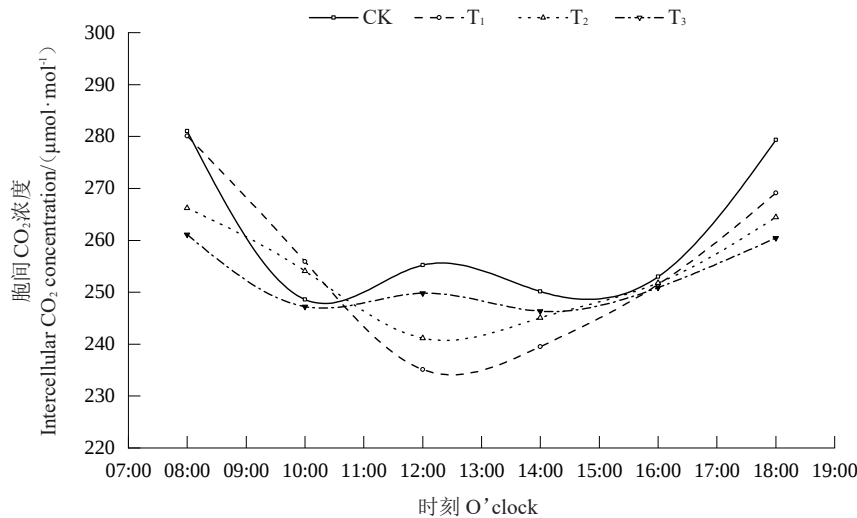


图6 叶片胞间 CO₂ 浓度日动态曲线

Fig. 6 The diurnal variation curve of leaf intercellular CO₂ concentration

2.3 光响应曲线特征

根据4个施肥处理下的鸡心果叶片测定值绘制光响应曲线。由图7可知,所有处理的光响应曲线变化趋势基本一致,大致可分为三个阶段:在 $I \leq 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, P_n 迅速上升,为快速上升阶段;当 $I > 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 后, P_n 呈现缓慢上升,为缓慢上升阶段;当到达 LSP 后,其 P_n 随着 I 的增强而逐渐趋向于平缓,为平缓阶段。在相同 I 下,随着施肥量的增加,鸡心果叶片 P_n 上升,表现为 $T_3 > T_2 > T_1 > CK$ 。

2.4 光响应曲线拟合

分别使用RHM、MRHM、NHM和EM对鸡心果在4个施肥处理下的光响应曲线进行拟合。根据

拟合曲线与实测曲线的偏差,比较了4种模型的拟合效果(图8)。结果表明,4种模型的拟合值与实测值存在一定偏差。在CK处理下,当光照度 $I < 70 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,RHM和MRHM的拟合值高于实测值;在 $70 \sim 1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内,实测值高于拟合值;而当 $I > 1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,拟合值再次高于实测值。对于NHM,当 $I < 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,实测值高于拟合值;在 $200 \sim 1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内,拟合值高于实测值;而当 $I > 1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,实测值再次高于拟合值。对于EM,当 $I < 70 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,拟合值高于实测值;在 $70 \sim 600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内,实测值高于拟合值;而在 $600 \sim 1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 范围内,拟合值高于实测值;当 $I > 1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$

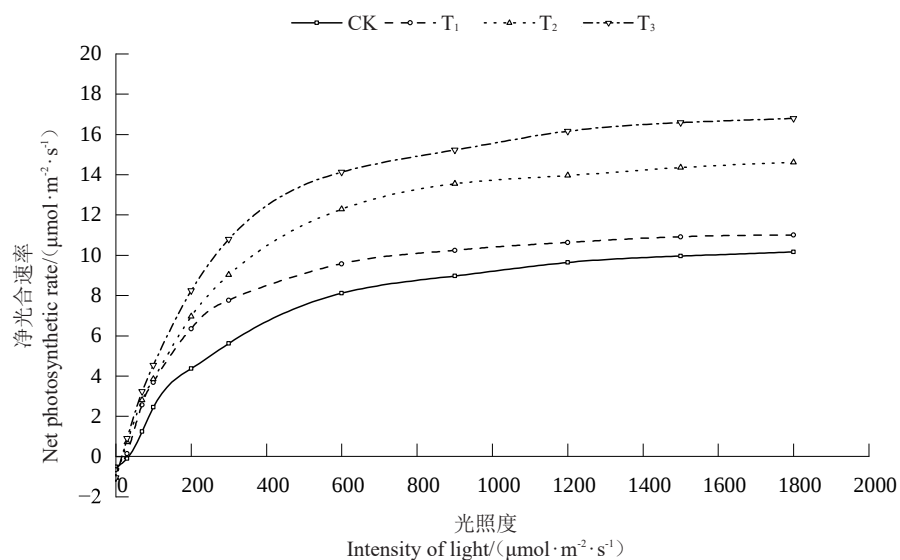


图7 4个施肥处理下光响应曲线

Fig. 7 Light response curves under four fertilizer gradients

时,实测值再次高于拟合值。在 T_1 处理下,拟合值与实测值最接近的模型为NHM,其次为MRHM,RHM的拟合值与实测值差异最大。在 T_2 处理下,

RHM在 $300\sim 900\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 范围内实测值较高;NHM的拟合值与实测值交替变化;MRHM在大多数光照度下实测值略高于拟合值;而EM的拟合值

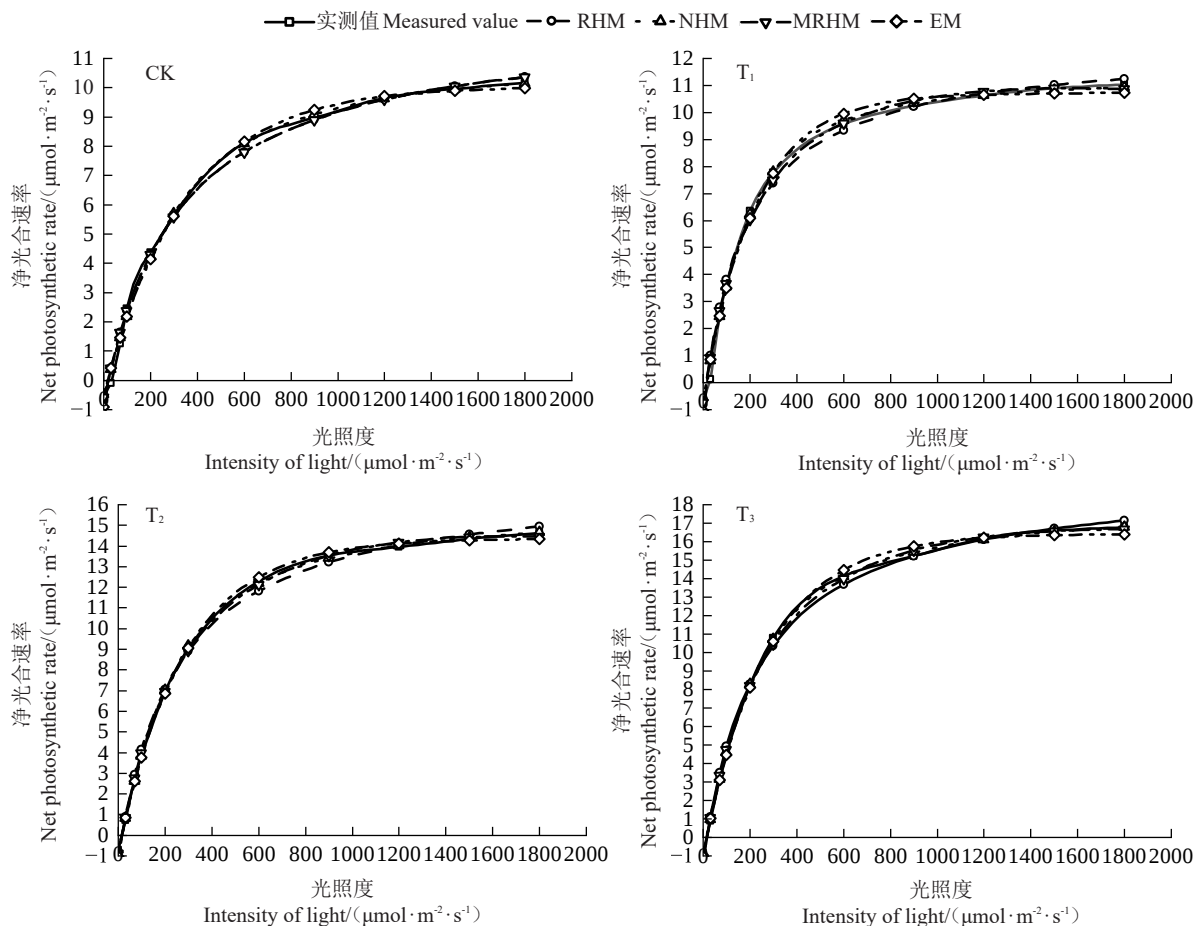


图8 4个处理下拟合的光响应曲线

Fig. 8 The fitted light response curve under the four treatments

则在光强适中的 $300\sim 900\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 区间内均高于实测值。在 T_3 处理下, RHM、MRHM 和 EM 的拟合值与实测值相差较小, 且拟合值与实测值最接近的模型是 MRHM。

比较不同模型拟合出的 $P_{n\max}$, 如表 2 所示, 发现在 T_2 处理下, MRHM 和 EM 拟合的 $P_{n\max}$ 与实测 $P_{n\max}$ 较为接近, RHM 和 NHM 的 $P_{n\max}$ 明显高于实测的 $P_{n\max}$ 。根据 LSP 拟合结果发现, 各处理使用 MRHM 拟合的 LSP 与实测值最接近, RHM、EM 和 NHM 的拟合 LSP 相较实测值明显较小。从 LCP 拟合结果来看, 在 T_1 、 T_2 和 T_3 处理下 4 种模型拟合结果大小依次为: $EM>RHM>MRHM>NHM$ 。从 R_d 的拟合结果来看, RHM 和 EM 的拟合结果普遍优于 MRHM 和 NHM。由不同处理间光响应参数数据的对比可以看出, 随着施肥量的增加, 鸡心果 α 、 $P_{n\max}$ 、 LSP 和 R_d 均逐渐升高, 而 LCP 均逐渐降低。

2.5 拟合效果比较

为进一步定量检验 4 种光响应模型的拟合效果, 使用 R^2 、 $RMSE$ 和 MAE 来评估模型的拟合精度,

如表 3 和图 9 所示。从 R^2 来看, 在 4 个施肥处理下, 4 个光响应模型的拟合度均在 0.99 以上, 拟合精度较高。 T_1 的 R^2 从 RHM 到 NHM 依次升高, 说明 NHM 对该处理拟合效果更好。在 T_2 处理下, 所有模型的 R^2 均接近 1, 说明各模型对该处理的拟合精度均较高, 其中 NHM 拟合效果最好。在 T_3 处理下, 4 种模型拟合效果为: $NHM>MRHM>EM>RHM$ 。在 CK 处理下, 各模型的 R^2 较为接近, NHM 的拟合效果更优。

从 $RMSE$ 来看, T_1 处理下, NHM 的 $RMSE$ 为 0.640 5, 表明该模型在此处理下预测精度较差, 拟合效果不理想。在 T_2 处理下, RHM 的 $RMSE$ 最小, 优于其他模型。在 T_3 处理下, NHM 的 $RMSE$ 明显低于其他三个模型, 表明该模型在该处理下拟合效果最佳。在 CK 处理下, 各模型的 $RMSE$ 均小于 0.01, 说明各模型对 CK 处理的拟合效果表现良好。

从 MAE 来看, 在 CK 和 T_1 处理下, NHM 的 MAE 最小, 表现最佳。在 T_2 和 T_3 处理下, MRHM 的 MAE 最小 (0.102 9 和 0.163 6), 说明在该处理下 MRHM 的

表 2 不同光响应模型拟合的光响应参数比较

Table 2 Comparison of photosynthetic parameters fitted by different light response models

处理 Treatment	模型 Model	初始量子效率 α	最大净光合速率 $P_{n\max}$ / ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	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 / ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
CK	实测值 Measured value	$\approx 0.024\ 2$	10.159 9	$\approx 1\ 800$	$\approx 16.371\ 9$	0.517 2
	RHM	0.040 3	13.061 6	413.658 9	18.034 7	0.687 8
	MRHM	0.035 3	10.089 6	1 571.388 6	16.970 9	0.576 5
	NHM	0.029 8	11.651 4	367.900 9	16.454 9	0.481 8
	EM	0.028 8	10.037 8	917.527 8	38.233 1	0.900 4
T_1	实测值 Measured value	$\approx 0.034\ 3$	11.011 0	$\approx 1\ 800$	$\approx 14.745\ 0$	0.656 7
	RHM	0.071 2	13.347 5	490.131 4	15.413 2	0.841 0
	MRHM	0.062 7	10.893 5	1 702.884 1	14.412 0	0.728 8
	NHM	0.047 6	12.055 3	442.153 7	13.709 2	0.563 7
	EM	0.047 6	10.722 0	1 039.818 6	23.207 8	1.050 3
T_2	实测值 Measured value	$\approx 0.038\ 1$	14.610 5	$\approx 1\ 800$	$\approx 13.855\ 5$	0.725 4
	RHM	0.073 2	18.210 1	505.847 8	14.898 4	1.062 7
	MRHM	0.063 4	14.471 0	1 838.875 5	14.211 6	0.874 8
	NHM	0.052 4	16.560 1	453.175 9	13.650 5	0.705 9
	EM	0.049 7	14.354 8	1 395.113 8	21.782 5	1.043 3
T_3	实测值 Measured value	$\approx 0.044\ 9$	16.797 7	$\approx 1\ 800$	$\approx 12.451\ 5$	0.808 4
	RHM	0.087 6	20.779 3	568.157 0	12.604 3	1.227 6
	MRHM	0.078 0	16.686 8	1 884.874 2	12.216 9	1.057 2
	NHM	0.063 6	19.001 0	501.371 9	12.017 3	0.851 7
	EM	0.059 3	16.431 6	1 608.684 6	18.188 4	1.043 9

注: 实测值的 α 值以 AQE 值计算。

Note: The α value of the measured data was calculated based on the AQE value.

表 3 4 种光响应模型的拟合优度

Table 3 The goodness of fit of the four light response models

处理 Treatment	模型 Model	决定系数 R^2	均方根误差 RMSE	平均绝对误差 MAE
CK	RHM	0.994 6	0.082 7	0.217 6
	MRHM	0.996 1	0.060 2	0.198 9
	NHM	0.996 9	0.047 2	0.160 9
	EM	0.996 0	0.061 0	0.202 0
T_1	RHM	0.991 2	0.151 5	0.301 0
	MRHM	0.993 4	0.113 4	0.238 3
	NHM	0.996 3	0.640 5	0.170 1
	EM	0.994 1	0.102 0	0.256 2
T_2	RHM	0.997 7	0.071 3	0.234 9
	MRHM	0.999 5	0.145 7	0.102 9
	NHM	0.999 7	0.087 9	0.787 6
	EM	0.999 2	0.237 7	0.139 5
T_3	RHM	0.997 9	0.876 5	0.246 0
	MRHM	0.999 1	0.365 0	0.163 6
	NHM	0.999 8	0.068 7	0.672 7
	EM	0.998 4	0.647 5	0.208 0

MAE 最低,而NHM的MAE较高(0.787 6和0.672 6)。

从整体情况来看,NHM的 R^2 均较大,RMSE 相对较低,但在部分处理 MAE 变化较为显著,EM 和MRHM 的 R^2 、RMSE 和 MAE 都比较接近,但MRHM 拟合结果更精确,对鸡心果的光响应曲线拟合效果最好,是表现最稳定的模型。因此,可以选择MRHM 作为鸡心果光响应过程的最优拟合模型。

3 讨 论

3.1 不同施肥处理对鸡心果光合气体交换参数的影响

光合作用是植物合成有机物、为生命体提供物质和能量基础的重要过程,受多种因素影响^[20-21]。本研究与多数前人研究一致^[22-24],发现通过合理的施肥处理能够显著提高植株的光合速率。光合速率的提升是作物产量增加的重要基础,这与植物对光照的利用能力密切相关。光合作用的日动态曲线通常呈

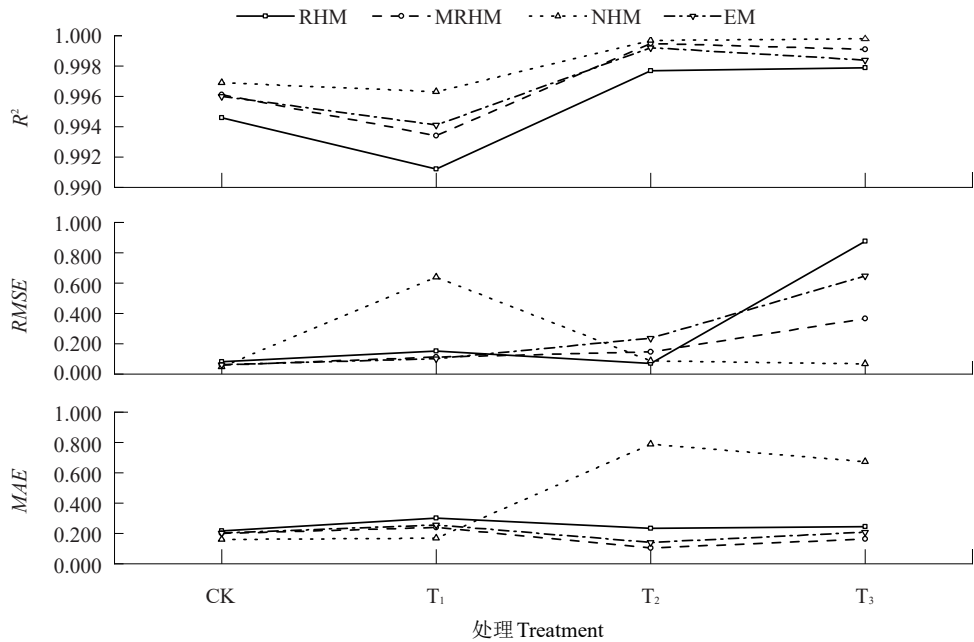


图 9 不同施肥处理光响应模型的拟合精度比较

Fig. 9 Comparison of the fitting accuracy of light response models under different fertilization treatments

现双峰或单峰趋势^[25-26],不同的变化特征反映了植物对环境的适应性。也有研究表明,“午休”现象越明显、净光合速率降幅越大,对强光或空气湿度的适应能力越差^[27]。这种现象的成因可归结为气孔限制和非气孔限制两类因素。如果在 P_n 下降的同时,气孔导度 G_s 和 C_i 均同步下降,则主要是由气孔限制引起的;而如果 G_s 下降但 C_i 反而升高,则说明主要由非

气孔限制导致^[28]。 CO_2 是植物叶片进行光合作用的关键原料,对 P_n 有直接影响。 CO_2 供应充足时,光合作用效率提高,促进 P_n 升高;而 CO_2 供应不足会限制碳同化过程,从而降低 P_n ^[29], C_i 的水平直接影响植物对 CO_2 的吸收、利用和转化能力。叶片通过气孔进行蒸腾作用, G_s 的变化直接影响 T_r 的快慢。研究表明, G_s 与 T_r 呈正相关^[30]。

在本研究中,各施肥处理的 P_n 日动态呈现弱双峰型变化趋势,两个峰值间差异较小,双峰特征不明显,且第一峰值明显高于第二峰值,而CK的 P_n 日动态为单峰型。 T_1 和 T_2 的第一个峰值的 G_s 和 C_i 随 P_n 降低而降低,表明 T_1 和 T_2 的光合“午休”主要是气孔因素造成的,属于气孔限制。这是由于气温过高,光照度较大,蒸腾作用较强,大气相对湿度较低,促使叶片通过关闭气孔来减少水分蒸发,从而避免过度失水,这与前人的研究结果相同^[31]。CK和 T_3 的第一个峰值 G_s 下降但 C_i 升高,则表明主要由非气孔因素导致,在高温和强光照条件下,光系统II可能受到过度能量的损伤,导致光抑制和电子传递效率下降。同时,高温也会影响 CO_2 羧化酶的活性,降低 CO_2 固定效率^[32]。此外,强光和高温下,ATP和NADPH的供应不足,也会影响三碳循环的正常进行,导致光合作用效率降低^[33-34]。总体而言,非气孔因素主要通过损伤光合结构和干扰碳代谢过程从而影响 P_n 。

植物 P_n 的变化趋势与 I 的变化规律呈现密切的相关性。当植物的 LSP 高于光照度日变化的最大值时,二者的趋势一致,这一现象在玉米^[35]、水稻^[36]和小麦^[37]等高光效植物中得到证实。而当植物的 LSP 低于 I 的最大值时,如果该植物对强光环境具有较强的适应性或利用能力, P_n 仍能保持较高水平,不会出现明显的“午休”现象。从各施肥处理 P_n 来看,两次的峰值都相对较高,表明鸡心果具有较好的高光适应能力和较高的光合作用效率,反映出鸡心果在光照变化中的良好协调性和适应性。相比之下,CK的 P_n 较低,下降较为明显,表明该处理的光合作用能力较弱。

不同施肥处理下, G_s 和 T_r 的日动态趋势均呈现出一定的规律性。在早晨 G_s 随着光照度的增加逐渐升高,叶片蒸腾作用增强,气孔逐渐打开以满足光合作用对 CO_2 的需求, T_r 和 G_s 均升高,并在光照较强的10:00左右达到第一个高峰。随后在中午强光和高温条件下,植物为了避免过度失水,气孔闭合程度加大, T_r 和 G_s 出现下降趋势,这种“午休”现象是植物对环境胁迫的适应性反应。下午时段,随着太阳角度的变化,光照度和温度逐渐降低,此时环境条件相对更加适宜,植物会重新打开部分气孔以促进气体交换,吸收更多的 CO_2 来维持光合作用,促使 T_r 和 G_s 在午后略有回升。从整体情况来看,随着施肥量的增大,各施肥处理下的 T_r 和 G_s 均高于CK,说明施肥

对这两个生理指标有一定的促进作用,即 $CK < T_1 < T_2 < T_3$,并且各组处理都呈现出不同的双峰曲线。由于施肥量不同会影响根系对水分和养分的吸收能力,从而影响植物的 T_r 和 G_s 的动态变化^[38-39]。较高的施肥量提高了根系的吸水能力,缓解了中午的水分胁迫^[340],导致下午峰值的出现时间有所延迟。CK未施肥,导致植株的营养水平较低,影响光合作用的效率和气孔调节的灵敏度。在早晨光照度逐渐增加的阶段,由于缺乏充足的养分支持,气孔开启较慢,光合及蒸腾速率的上升推迟,因此峰值出现时间比 T_1 和 T_2 较迟。

3.2 不同光响应模型对鸡心果光响应曲线的拟合

光响应模型已成为研究植物光合作用的重要工具,对植物光响应参数的了解起到了极大的推动作用^[41]。光响应曲线是分析植物光合生理的重要内容之一,是准确揭示光反应机制的关键^[42-44]。然而,由于植物光响应参数的多样性,不同植物适用的光响应模型也各不相同。刘强等^[45]研究发现,直角双曲线修正模型在拟合长白落叶松冠层数据时具有良好的精度与稳定性。肖丹丹等^[46]通过对5种榆属植物进行分析,认为指数模型拟合效果最佳。李雪飞等^[47]在研究丛生竹叶片光响应特性时,同样认为直角双曲线修正模型具有较优的拟合性能。本研究采用4种光响应模型对鸡心果光响应曲线进行拟合,所有模型的 R^2 均超过0.99,均表现出优异的拟合性。NHM的决定系数 R^2 明显高于其他3个模型,MRHM和EM的 R^2 相近,RHM的 R^2 拟合效果最差;从RMSE和MAE来看,MRHM在 T_1 处理下的RMSE高于EM,其余拟合的RMSE和MAE均小于EM。因此,MRHM在模拟鸡心果不同施肥处理下光响应曲线时拟合性最佳,可作为鸡心果光响应曲线拟合的最适模型。

3.3 不同光响应模型对鸡心果光响应的影响

α 表示植物光合作用中低光环境下光能转化的效率, α 值越高,表明叶片在光能转化方面的效率越高^[48]。 LSP 则反映植物在强光环境下的光能利用能力,其数值越高,表示植物能够在强光条件下更有效地进行光合作用^[49]。对灌浆期玉米等^[15]植物研究发现,随着施肥量的增加,植物的 α 、 $P_{n,max}$ 、 LSP 、 LCP 和 R_d 均呈上升趋势。在本研究中,4种不同施肥处理下的鸡心果 α 随着施肥量的增加也呈不断升高的趋势,说明鸡心果在施肥量增加的条件下能够更有效

地利用光能进行光合作用。施肥量的增加改善了植物的营养供应,增强了其光合作用的能力,从而提高了 α 。这一结果表明,适当的施肥能够优化鸡心果的生长条件,促进其光合作用效率的提高,进而增强其生物量的积累能力和生产力。而4种不同施肥处理下的鸡心果 LSP 均大于 $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,并随施肥量增加而增加,这与鸡心果原产于辽宁地区、长期适应高光照环境,因而具备较强的强光响应与利用能力有关。 LCP 表示光合作用中光合产物与呼吸作用消耗达到平衡时的光照度,而 R_d 是植物在光照不足或无光照条件下维持基本代谢所需的能量消耗。这两个指标的数值越低,说明植物消耗的有机物越少,适应弱光环境的能力越强^[50]。本研究中,随着施肥量的增加,鸡心果的 R_d 逐渐增大, LCP 逐渐减小。与其他报道结果一致^[51],表明施肥显著提升了鸡心果对光环境的适应能力,尤其提高了其对强光辐射的吸收与利用效率。

4 结 论

(1)不同施肥处理对鸡心果光合气体交换参数的日动态产生了显著影响,随施肥量的增加, T_i 和 G_s 显著上升, P_n 虽有所增加,但未达显著水平; C_i 呈下降趋势,但差异不显著。

(2)4种光响应模型中,MRHM对鸡心果光响应曲线拟合效果最好,其拟合的光响应参数 α 、 $P_{n \max}$ 、 LSP 、 LCP 和 R_d 与实测值最为接近,MRHM的 $RMSE$ 和 MAE 较其他3个模型小,为最适用于本试验条件的光响应模型。

(3)适当增加施肥量有助于鸡心果更有效地利用光能进行光合作用,随着试验施肥量的增加,鸡心果的光响应参数 α 、 $P_{n \max}$ 、 LSP 和 R_d 逐步上升, LCP 逐步降低。

(4) T_3 处理即1.33 kg施乐镁大量元素水溶肥和5.34 kg有机水溶肥料保根生根膨果液的光合参数优于其他处理,为本试验条件下较优的施肥方案,但仍低于鸡心果的最适营养需求,后续应细化施肥梯度,以进一步评估其对植物生理生长的影响。

参考文献 References:

- [1] 叶子飘. 光合作用对光和 CO_2 响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727-740.
YE Zipiao. A review on modeling of responses of photosynthe-

- sis to light and CO_2 [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(6): 727-740.
- [2] 田俊凯, 韩昊, 赵传燕, 董泽华, 常亚鹏. 祁连山中段5种典型植物光合光响应曲线拟合模型比较[J]. 植物资源与环境学报, 2023, 32(4): 92-94.
TIAN Junkai, HAN Hao, ZHAO Chuanyan, DONG Zehua, CHANG Yapeng. Comparison on photosynthetic light response curve fitting models of five typical plants in the middle part of Qilian Mountains[J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2023, 32(4): 92-94.
- [3] 杨斯琪, 鲍雅静, 叶佳琦, 吴帅, 张萌, 徐梦冉, 赵钰, 吕晓涛, 韩兴国. 氮添加和刈割条件下羊草光合- CO_2 响应过程及模型比较研究[J]. 草业学报, 2023, 32(9): 160-172.
YANG Siqi, BAO Yajing, YE Jiaqi, WU Shuai, ZHANG Meng, XU Mengran, ZHAO Yu, LÜ Xiaotao, HAN Xingguo. Comparison of photosynthetic- CO_2 response process and models of *Leymus chinensis* under differing nitrogen addition and mowing conditions[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2023, 32(9): 160-172.
- [4] 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 Xueqin, LU Yimiao, HUANG Aimei, YUAN Rongbin, LI Jinlong, HU Dandan, ZHONG Quanlin, CHENG Dongliang. Light response model fitting and photosynthetic characteristics of ten different fern species in subtropics[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(8): 3333-3344.
- [5] 王昌跃, 赵雅琦, 向宇慧, 姚继涛, 谭梦怡, 王鸿浩, 祖超, 李志刚, 杨建峰, 王灿. 诺丽不同遮阴条件光响应模型筛选及其光合特性比较[J]. 热带作物学报, 2024, 45(12): 2581-2591.
WANG Changyue, ZHAO Yaqi, XIANG Yuhui, YAO Jitao, TAN Mengyi, WANG Honghao, ZU Chao, LI Zhigang, YANG Jianfeng, WANG Can. Screening of light response models and comparison of photosynthetic properties of Noni under different shading conditions[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2024, 45(12): 2581-2591.
- [6] 程建峰, 陈根云, 沈允钢. 植物叶片特征与光合性能的关系[J]. 中国生态农业学报, 2012, 20(4): 466-473.
CHENG Jianfeng, CHEN Genyun, SHEN Yungang. Relational analysis of leaf characteristics and photosynthetic capacities of plants[J]. Chinese Journal of Eco-Agriculture, 2012, 20(4): 466-473.
- [7] 吴楚, 王政权, 孙海龙, 郭盛磊. 氮磷供给对长白落叶松叶绿素合成、叶绿素荧光和光合速率的影响[J]. 林业科学, 2005, 41(4): 31-36.
WU Chu, WANG Zhengquan, SUN Hailong, GUO Shenglei. Effects of different concentrations of nitrogen and phosphorus on chlorophyll biosynthesis, chlorophyll a fluorescence, and photosynthetic rate in *Larix olgensis* seedlings[J]. Scientia Silvae Sinicae, 2005, 41(4): 31-36.
- [8] 高娟. 施氮对蓄水坑灌苹果树叶片光合特性及果树生长的影响研究[D]. 太原: 太原理工大学, 2019.

- GAO Juan. Effects of nitrogen application on growth and photosynthetic characteristics of apple trees under water storage pit irrigation[D]. Taiyuan: Taiyuan University of Technology, 2019.
- [9] 李天乐. 水氮磷钾耦合对库尔勒香梨生长及土壤、植株营养动态的影响[D]. 阿拉尔: 塔里木大学, 2024.
- LI Tianle. Effects of water, nitrogen, phosphorus and potassium coupling on growth and nutrient dynamics of soil and plant of Korla fragrant pear[D]. Alar: Tarim University, 2024.
- [10] 吴翠云. 钾肥对骏枣叶片光合特性和果实品质及糖代谢影响的研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2016.
- WU Cuiyun. Effect of potassium on photosynthesis, fruit quality and sugar metabolism of jujube[D]. Beijing: China Agricultural University, 2016.
- [11] 娄琦, 李海鹏, 陈大光. 鸡心果高效栽培技术研究[J]. 农业开发与装备, 2021(11): 219-220.
- LOU Qi, LI Haipeng, CHEN Daguang. Research on efficient cultivation techniques of *Malus Jinxiu*[J]. Agricultural Development & Equipments, 2021(11): 219-220.
- [12] 彭海宽, 薛海峰, 池东. 苹果新品种“鸡心果”及其栽培技术[J]. 现代农业, 2017(10): 10-11.
- PENG Haikuan, XUE Haifeng, CHI Dong. New apple variety *Malus Jinxiu* and its cultivation techniques[J]. Modern Agriculture, 2017(10): 10-11.
- [13] 张学亮. ‘鸡心果’在铁岭市的发展优势及栽培技术[J]. 北方果树, 2022(6): 37-38.
- ZHANG Xueliang. Development advantages and cultivation techniques of *Malus Jinxiu* in Tieling city[J]. Northern Fruits, 2022(6): 37-38.
- [14] 巴黑提亚, 冉昇, 张胜军, 朱玲, 唐式敏. 不同矮化苹果品种果实发育期光合特性研究[J]. 安徽农学通报, 2024, 30(20): 21-27.
- BA Heitiya, RAN Bian, ZHANG Shengjun, ZHU Ling, TANG Shimin. Study on photosynthetic characteristics of different dwarfing apple varieties during fruit development[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2024, 30(20): 21-27.
- [15] 潘越, 郭靖, 韩政伟, 张浩, 张志刚, 李曦光. 不同配方叶面肥处理下苹果光响应模型选择及综合评价[J]. 西南农业学报, 2021, 34(4): 806-813.
- PAN Yue, GUO Jing, HAN Zhengwei, ZHANG Hao, ZHANG Zhigang, LI Xiguang. Selection and comprehensive evaluation of apple light response model under different foliar fertilizer treatments[J]. Southwest China Journal of Agricultural Sciences, 2021, 34(4): 806-813.
- [16] 覃寒晗. 钾镁配施对苹果植株生长及碳氮代谢和产量品质的影响[D]. 泰安: 山东农业大学, 2024.
- QIN Hanhan. Effects of combined potassium and magnesium on growth, carbon-nitrogen metabolism and yield quality in apple[D]. Tai'an: Shandong Agricultural University, 2024.
- [17] 段晓显. 水肥耦合对南疆沙区主干结果型苹果生长产量及品质的作用效能研究[D]. 西安: 西安理工大学, 2023.
- DUAN Xiaoxian. Effect of irrigation and fertilizer coupling on the growth, yield and quality of trunk bearing apple in southern Xinjiang sandy area[D]. Xi'an: Xi'an University of Technology, 2023.
- [18] 王军才, 刘济明, 李丽霞, 骆畅, 文爱华, 高攀. 不同氮素条件下米槁光响应曲线拟合模型的比较分析[J]. 西北林学院学报, 2016, 31(5): 49-54.
- WANG Juncai, LIU Jiming, LI Lixia, LUO Chang, WEN Aihua, GAO Pan. Comparison and analysis of fitting models of photosynthesis and light response curve of *Cinnamomum migao* under different nitrogen fertilizer conditions[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2016, 31(5): 49-54.
- [19] 黄红英, 窦新永, 孙蓓育, 邓斌, 吴国江, 彭长连. 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 Hongying, DOU Xinyong, SUN Beiyu, DENG Bin, WU Guojian, PENG Changlian. Comparison of photosynthetic characteristics in two ecotypes of *Jatropha curcas* in summer[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(6): 2861-2867.
- [20] 何茜, 苏艳, 晏紫伊, 李吉跃, 王军辉, 王力朋. 增施氮肥对欧洲云杉光合生理特性的影响[J]. 生态科学, 2015, 34(3): 109-115.
- HE Qian, SU Yan, YAN Ziyi, LI Jiyue, WANG Junhui, WANG Lipeng. Nitrogen fertilizer supply on the European spruce effect the photosynthetic physiological characteristics[J]. Ecological Science, 2015, 34(3): 109-115.
- [21] 王帅, 韩晓日, 战秀梅, 杨劲峰, 刘轶飞, 王月, 李娜. 不同氮肥水平下玉米光响应曲线模型的比较[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(6): 1403-1412.
- WANG Shuai, HAN Xiaori, ZHAN Xiumei, YANG Jinfeng, LIU Yifei, WANG Yue, LI Na. The comparative study on fitting light response curve model of photosynthesis of maize under different nitrogen fertilizer levels[J]. Journal of Plant Nutrition and Fertilizer, 2014, 20(6): 1403-1412.
- [22] 刘雪梅, 韩康宁, 杨海兴, 魏红霞, 颀建明, 张婧, 牛天航. 不同施肥模式对大棚松花菜生长生理、产量和品质的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2021, 56(4): 43-50.
- LIU Xuemei, HAN Kangning, YANG Haixing, WEI Hongxia, XIE Jianming, ZHANG Jing, NIU Tianhang. Effect of different fertilization modes on growth physiology, yield and quality of cauliflower in greenhouse[J]. Journal of Gansu Agricultural University, 2021, 56(4): 43-50.
- [23] 姜莉莉, 王开运, 武玉国, 王开元, 王红艳. 施用生物有机肥对番茄果实品质及土壤生物学特性的影响[J]. 华北农学报, 2020, 35(6): 141-147.
- JIANG Lili, WANG Kaiyun, WU Yuguo, WANG Kaiyuan, WANG Hongyan. Effect of application of bioorganic fertilizer on tomatoes fruit quality and soil biological characteristics[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2020, 35(6): 141-147.
- [24] 吴文林, 化青珠, 潘世龙, 王梓, 周瑜, 朱云峰, 钱远婷, 刘海涛. 不同施肥模式对黄帝菊开花株生长的影响[J]. 华北农学报, 2020, 35(6): 141-147.

- 2012, 27(增刊 1):304-308.
- WU Wenlin, HUA Qingzhu, PAN Shilong, WANG Zi, ZHOU Yu, ZHU Yunfeng, QIAN Yuanling, LIU Haitao. Effect of different fertilization patterns on growth of blossom strains of *Melampodium paludosum*[J]. Acta Agriculturae Boreali-Sinica, 2012, 27(Suppl. 1):304-308.
- [25] 张俊苗, 李文胜, 史进. 短枝条红型“红富士”苹果芽变光合特性的日变化研究[J]. 北方园艺, 2016(6):24-27.
- ZHANG Junmiao, LI Wensheng, SHI Jin. Study on diurnal variations of photosynthetic characteristics of a new spur and stripe ‘Red Fuji’ apple[J]. Northern Horticulture, 2016(6):24-27.
- [26] 张建光, 刘玉芳, 施瑞德. 不同砧木上苹果品种光合特性比较研究[J]. 河北农业大学学报, 2004, 27(5):31-33.
- ZHANG Jianguang, LIU Yufang, SHI Ruide. Comparative study on photosynthetic performance of several apple cultivars on different rootstocks[J]. Journal of Agricultural University of Hebei, 2004, 27(5):31-33.
- [27] 吴廷娟, 田梦平, 董诚明, 谢小龙. 不同地黄种质资源光合日动态特性的比较[J]. 北方园艺, 2020(5):115-120.
- WU Tingjuan, TIAN Mengping, DONG Chengming, XIE Xiaolong. Comparative study on photosynthetic characteristics of different *Rehmannia glutinosa* germplasm resources[J]. Northern Horticulture, 2020(5):115-120.
- [28] DIAO H Y, CERNUSAK L A, SAURER M, GESSLER A, SIEGWOLF R T W, LEHMANN M M. Uncoupling of stomatal conductance and photosynthesis at high temperatures: Mechanistic insights from online stable isotope techniques[J]. New Phytologist, 2024, 241(6):2366-2378.
- [29] CHOWDHURY S R, KUMAR A, SAHOO N. Diurnal changes in chlorophyll fluorescence and light utilization in *Colocasia esculenta* leaves grown in marshy waterlogged area[J]. Biologia Plantarum, 2009, 53(1):167-170.
- [30] 唐星林, 曹永慧, 顾连宏, 周本智. 基于 FvCB 模型的叶片光合生理对环境因子的响应研究进展[J]. 生态学报, 2017, 37(19):6633-6645.
- TANG Xinglin, CAO Yonghui, GU Lianhong, ZHOU Benzhi. Advances in photo-physiological responses of leaves to environmental factors based on the FvCB model[J]. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(19):6633-6645.
- [31] 黄滔, 唐红, 廖菊阳, 刘艳, 黄程前. 长果安息香夏季光合蒸腾日变化与其环境因子的关系[J]. 中南林业科技大学学报, 2015, 35(07):62-68.
- HUANG Tao, TANG Hong, LIAO Juyang, LIU Yan, HUANG Chengqian. Photosynthesis and transpiration characteristics of *Changiostyrax raxdolicarpa* and their relations with environmental factors[J]. Journal of Central South University of Forestry & Technology, 2015, 35(07):62-68.
- [32] OBERHUBER W, EDWARDS G E. Temperature dependence of the linkage of quantum yield of photosystem II to CO₂ fixation in C₄ and C₃ Plants[J]. Plant Physiology, 1993, 101(2):507-512.
- [33] KRALL J P, EDWARDS G E. Relationship between photosystem II activity and CO₂ fixation in leaves[J]. Physiologia Plantarum, 1992, 86(1):180-187.
- [34] GERST U, SCHÖNKNECHT G, HEBER U. ATP and NADPH as the driving force of carbon reduction in leaves in relation to thylakoid energization by light[J]. Planta, 1994, 193(3):421-429.
- [35] 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 Zheng, LIU Zhi, MIAO Fangfang, JIA Biao. Comparison of four light response curve models of drip irrigation maize in Ningxia Yellow River irrigation district[J]. Journal of Maize Sciences, 2020, 28(1):124-131.
- [36] 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]. 生态学报, 2013, 32(3):604-610.
- YAN Xiaohong, YIN Jianhua, DUAN Shihua, ZHOU Bing, HU Wenhui, LIU Shuai. Photosynthesis light response curves of four rice varieties and model fitting[J]. Chinese Journal of Ecology, 2013, 32(3):604-610.
- [37] 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 Hongjuan, ZHANG Xucheng, YIN Jiade, HOU Huizhi, XUE Yungui, MAO Weitao. Effect of nitrogen application depth on photosynthesis and growth characteristics of wheat[J]. Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica, 2022, 31(10):1277-1286.
- [38] 孙浩燕. 施肥方式对水稻根系生长、养分吸收及土壤养分分布的影响[D]. 武汉:华中农业大学, 2015.
- SUN Haoyan. Effects of fertilization methods on root growth, nutrition absorption of rice and soil nutrition distribution[D]. Wuhan:Huazhong Agricultural University, 2015.
- [39] 黄洁, 张扬, 沈玉芳, 李世清. 施肥对水分胁迫下冬小麦根系提水及养分利用的影响[J]. 麦类作物学报, 2010, 30(2):353-357.
- HUANG Jie, ZHANG Yang, SHEN Yufang, LI Shiqing. Effect of fertilization on winter wheat root hydraulic lift and nutrient use efficiency under water stress[J]. Journal of Triticeae Crops, 2010, 30(2):353-357.
- [40] 吴晓榕. 增密减肥对垄沟集雨种植春玉米产量与水氮利用的调控效应及其机制研究[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2023.
- WU Xiaorong. Regulation effects of increasing planting density and decreasing fertilizer rate on yield and efficient utilization of water and nitrogen of spring maize and its mechanisms under ridge-furrow rainwater harvesting planting system[D]. Yangling: Northwest A & F University, 2023.
- [41] 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 Fubiao, YANG Xiaolong, KANG Huajing, YE Zipiao. A review on light response model of photosynthesis under different environmental conditions[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(7): 1995-2005.
- [42] 康华靖, 李进省, 王复标, 彭春菊, 牛正文, 段世华, 叶子飘. 大豆叶绿素分子光能吸收特性[J]. 生态学报, 2025, 45(3): 1454-1463.
- KANG Huajing, LI Jinsheng, WANG Fubiao, PENG Chunju, NIU Zhengwen, DUAN Shihua, YE Zipiao. Investigation on the light energy absorption characteristics of chlorophyll molecules for soybean[J]. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(3): 1454-1463.
- [43] 王珣, 杨小龙, 叶子飘, 鲁雨婷, 马小飞. 不同温度下甜高粱叶片光合作用的气孔限制和非气孔限制特征分析[J]. 植物生理学报, 2022, 58(7): 1245-1253.
- WANG Xun, YANG Xiaolong, YE Zipiao, LU Yuting, MA Xiaofei. Stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis in Sorghum bicolor at different temperatures[J]. Plant Physiology Journal, 2022, 58(7): 1245-1253.
- [44] 王强, 张欣薇, 黄英金, 邵东, 杨小龙, 叶子飘, 钟平安. 光环境和温度对商陆净光合速率、蒸腾速率和瞬时水分利用效率的协同影响[J]. 植物生理学报, 2021, 57(1): 187-194.
- WANG Qiang, ZHANG Xinwei, HUANG Yingjin, SHAO Dong, YANG Xiaolong, YE Zipiao, ZHONG Ping'an. Synergistic effects of light environment and temperature on net photosynthetic rate, transpiration rate and instant water-use efficiency of *Phytolacca americana*[J]. Plant Physiology Journal, 2021, 57(1): 187-194.
- [45] 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 Qiang, LI Fengri, XIE Longfei. 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.
- [46] 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 Dandan, ZUO Lihui, WANG Jinmao, LIANG Haiyong, SHI Yapeng, YANG Runlei, YANG Minsheng. The light response curve model comparison analysis of 5 *Ulmus* plants[J]. Journal of Agricultural Science and Technology, 2016, 18(4): 124-131.
- [47] 李雪飞, 陈珑, 饶惠玲, 李键, 闫淑君, 吴承祯, 杨环玲. 5种丛生竹叶片光响应曲线拟合模型比较[J]. 植物资源与环境学报, 2022, 31(2): 88-90.
- LI Xuefei, CHEN Long, RAO Huiling, LI Jian, YAN Shujun, WU Chengzhen, YANG Huanling. Comparison on light response curve fitting models of five sympodial bamboo species[J]. Journal of Plant Resources and Environment, 2022, 31(2): 88-90.
- [48] 李合生. 现代植物生理学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2002.
- LI Hesheng. Modern plant physiology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2002.
- [49] 白雪卡, 刘超, 纪若璇, 沈超, 王襄平. 种源地气候对蒙古莢光响应特性的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(23): 8425-8433.
- BAI Xueqia, LIU Chao, JI Ruoxuan, SHEN Chao, WANG Xiangping. Effects of origin climate on light response characteristics of *Caryopteris mongholica*[J]. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(23): 8425-8433.
- [50] 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 Liming, DAI Zhongwu, ZHONG Hui, DAI Xiaoyu, ZHAI Junwen, WU Shasha. Photosynthesis characteristics of three *Pleione* species[J]. Chinese Journal of Tropical Crops, 2021, 42(5): 1355-1360.
- [51] 李佳, 刘济明, 文爱华, 邓明明, 熊雪, 柳嘉佳. 米槁幼苗光合作用及光响应曲线模拟对于旱胁迫的响应[J]. 生态学报, 2019, 39(3): 913-922.
- LI Jia, LIU Jiming, WEN Aihua, DENG Mingming, XIONG Xue, LIU Jiajia. Simulated photosynthetic responses of *Cinnamomum migao* during drought stress evaluated using Light-response Models[J]. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(3): 913-922.