

DOI: 10.20103/j.stxb.202208062237

杨斯琪, 鲍雅静, 叶佳琦, 吴帅, 张萌, 徐梦冉, 赵钰, 吕晓涛, 姜良超, 韩兴国. 氮沉降和刈割条件下羊草光响应模型比较及响应特性. 生态学报, 2023, 43(17): 7294-7306.

Yang S Q, Bao Y J, Ye J Q, Wu S, Zhang M, Xu M R, Zhao Y, Lü X T, Jiang L C, Han X G. Comparison of light response models and response characteristics of *Leymus chinensis* under nitrogen deposition and mowing conditions. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(17): 7294-7306.

## 氮沉降和刈割条件下羊草光响应模型比较及响应特性

杨斯琪<sup>1</sup>, 鲍雅静<sup>1,\*</sup>, 叶佳琦<sup>1,2</sup>, 吴帅<sup>1</sup>, 张萌<sup>1</sup>, 徐梦冉<sup>1</sup>, 赵钰<sup>1</sup>, 吕晓涛<sup>3</sup>, 姜良超<sup>4,5</sup>, 韩兴国<sup>4,5</sup>

1 大连民族大学环境与资源学院, 大连 116600

2 内蒙古大学生态与环境学院, 呼和浩特 010021

3 中国科学院沈阳应用生态研究所额尔古纳森林草原过渡带生态系统研究站, 沈阳 110016

4 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

5 中国科学院大学, 北京 100049

**摘要:** 草地覆盖全球陆地面积的 40% 左右, 在全球碳循环中发挥着重要作用。近年来, 人类活动, 如化石燃料燃烧和畜牧业的发展显著增加了氮在全球环境中的沉积。草地管理方式(如刈割)在介导氮沉降对草地植物的影响方面具有重要作用。因此, 筛选合适的模型对光响应过程进行拟合并计算相关参数对研究植物光合特性具有重要意义。依托 6 种氮添加( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ )梯度和两种草原管理方式(刈割和不刈割)交互处理的野外控制实验, 利用 Li-6400 便携式光合作用系统测定上述实验平台的优势种羊草(*Leymus chinensis*)的光合作用-光响应过程。采用直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数模型和直角双曲线修正模型 4 种光响应模型对羊草光响应曲线进行拟合, 从参数拟合效果和模型拟合优度筛选氮添加和刈割条件下羊草的最佳拟合模型并分析羊草的光合特性。结果表明: 指数模型对表观量子效率( $\alpha$ )、光饱和点(LSP)和最大净光合速率( $P_{\text{max}}$ )具有较好的参数拟合效果, 非直角双曲线模型的模型拟合优度最好。在所有处理中, 羊草均未表现出明显的光抑制现象, 具有一定的光合潜力和适应环境变化的能力。适度氮添加和刈割处理能提高羊草净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、 $P_{\text{max}}$ 、 $\alpha$  和 LSP 等, 提升了羊草的光能利用率并拓宽了光强利用范围, 但过度氮添加并不能进一步提高光合能力。综上, 指数模型和非直角双曲线模型较适用于氮添加和刈割条件下羊草的光响应曲线拟合, 施氮浓度为  $20 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  并刈割是最有利于提高羊草光合能力的草原管理措施。探讨了不同氮添加浓度和刈割处理对优势种羊草的交互影响, 从光合作用角度分析羊草的适应机制, 将对未来全球氮沉降增加情况下的草地管理方案提供科学依据。

**关键词:** 羊草; 光响应模型; 氮添加; 刈割; 光合特性

## Comparison of light response models and response characteristics of *Leymus chinensis* under nitrogen deposition and mowing conditions

YANG Siqi<sup>1</sup>, BAO Yajing<sup>1,\*</sup>, YE Jiaqi<sup>1,2</sup>, WU Shuai<sup>1</sup>, ZHANG Meng<sup>1</sup>, XU Mengran<sup>1</sup>, ZHAO Yu<sup>1</sup>, LÜ Xiaotao<sup>3</sup>, JIANG Liangchao<sup>4,5</sup>, HAN Xingguo<sup>4,5</sup>

1 College of Environment and Bioresources, Dalian Minzu University, Dalian 116600, China

2 School of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China

3 Erguna Forest-Steppe Ecotone Research Station, Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

4 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

5 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**基金项目:** 国家自然科学基金面上基金项目(31971464); 辽宁省创新人才支持计划项目(辽教函[2020]389)

**收稿日期:** 2022-08-06; **网络出版日期:** 2023-04-28

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: byj@dlmu.edu.cn

**Abstract:** Grasslands cover approximately 40% of the global land surface area and play an essential role in the global carbon cycle. In recent years, human activities such as fossil fuel combustion and livestock development have significantly increased nitrogen deposition in the global environment. Grassland management, such as mowing, plays an important role in mediating the effects of nitrogen deposition on grassland plants. In addition, It is important to select suitable models to fit the process of light response and calculate the relevant parameters for studying the photosynthetic characteristics of plants. Based on the field control experiments with the interaction of six nitrogen ( $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ) gradients and two grassland management modes (mowing and non-mowing) in the Inner Mongolia meadow steppe, the photosynthesis-light response process of *Leymus chinensis*, the dominant species of the experimental platform, was determined. Four light response models, namely rectangular hyperbola model, non-rectangular hyperbolic model, exponential model and modified rectangular hyperbolic model, were used to fit the light response curves of *L. chinensis*. The best fitting model of *L. chinensis* was screened from the fitting effect of parameters and the fitting accuracy of the model, and the effects of nitrogen addition and mowing on light response characteristics of *L. chinensis* were analyzed. The results showed that the exponential model had the best fitting effect on the apparent quantum efficiency ( $\alpha$ ), light saturation point (LSP) and maximum net photosynthetic rate ( $P_{n\max}$ ), while the non-rectangular hyperbolic model had the highest goodness of fit. In all treatments, *L. chinensis* did not show obvious photo inhibition, so it had a strongly photosynthetic potential and the ability to adapt to environmental changes. The net photosynthetic rate ( $P_n$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ),  $P_{n\max}$ ,  $\alpha$ , and LSP of *L. chinensis* were increased under proper nitrogen addition and mowing treatment, the utilization rate of light energy of *L. chinensis* was increased and the utilization range of light intensity was widened. However, the excessive nitrogen application could not further improve the photosynthetic capacity. In conclusion, the exponential model and non-right-angle hyperbolic model were more suitable for fitting the light response curves of *L. chinensis* under the conditions of nitrogen addition and mowing. Applying  $20 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$  and mowing was the best grassland management measure for improving photosynthetic capacity of *L. chinensis*. In this paper, the effects of different nitrogen concentration and cutting treatment on dominant species of *L. chinensis* were studied, and the adaptive mechanism of *L. chinensis* was analyzed from the angle of photosynthesis, to provide scientific basis for future grassland management under the condition of increasing global nitrogen deposition.

**Key Words:** *Leymus chinensis*; light response model; nitrogen addition; mowing; photosynthetic characteristic

光合作用是植物生命活动的基础,在整个生态系统固碳的过程中发挥重要作用,同时也是衡量环境对植物影响的重要指标之一<sup>[1]</sup>。光响应曲线能反映植物净光合速率随光照强度的变化趋势,现已成为研究植物光合生理生态学的重要手段之一。通过拟合光响应曲线可获得光合作用的最大光合速率、表观量子效率、光饱和点、光补偿点和暗呼吸速率等参数<sup>[2-3]</sup>。目前应用最广泛的模型为直角双曲线模型<sup>[4]</sup>、非直角双曲线模型<sup>[5]</sup>、指数模型<sup>[6]</sup>和直角双曲线修正模型<sup>[7]</sup>。而上述模型的拟合效果和模型适用性因推导机理不同在不同植物中产生差异<sup>[8-10]</sup>。

羊草(*Leymus chinensis*)是中国温带半干旱草原上最具优势的物种之一,具有适口性强、产量高、营养物质丰富等特点,并且还具抗寒、耐盐碱、耐牧、耐刈割等特性<sup>[11]</sup>。在植被恢复和环境治理方面,羊草是最理想的草种,目前在东北以及内蒙古等地区已经开展了大量对羊草的栽培工作,主要应用于恢复受到盐碱、干旱、滥割、滥牧等原因造成的草原退化<sup>[12]</sup>。但目前,关于羊草的研究多集中于生物量、生态化学计量、抗逆性等方面展开大量研究<sup>[13-16]</sup>,但关于其光响应特性的研究却鲜有报道,且已有研究多集中于不同氮、磷添加或水分条件下的响应<sup>[17-20]</sup>。此外,在这些研究中,作者均直接采用一种光响应模型进行拟合分析,并未讨论此模型是否适合羊草的光响应曲线拟合,这就可能造成羊草光合特性研究的偏差。

人类活动使大气氮沉降显著增加,研究指出全球的氮素临界负荷为  $100 \text{ Tg/a}$ ,而预计到 2050 年全球的大气氮沉降总量可能会达到  $195 \text{ Tg/a}$ <sup>[21]</sup>。土壤理化性质因氮沉降发生改变,植物生长和光合生理特性也会受

到影响<sup>[22-24]</sup>。刈割是一种人为的对草地进行资源索取与利用的技术手段,目前已成为了除放牧以外最重要和最普遍的草场管理方式<sup>[25]</sup>。近年来,氮沉降与刈割对植物生长的交互影响逐渐受到关注。研究表明,刈割改变了氮富集对土壤微生物<sup>[26]</sup>、养分利用效率<sup>[27]</sup>和土壤化学性质<sup>[23]</sup>等方面的影响,但缺乏不同光响应模型在氮添加和刈割处理下对植物光响应过程的适用性,并且目前关于氮添加和刈割处理对植物光合特性影响的研究相对较少<sup>[28-29]</sup>。因此,筛选适合氮添加和刈割处理下羊草光响应过程的拟合模型并探讨羊草光合特性对环境变化的响应,对进一步理解和研究羊草的光合作用特性具有重要意义,通过分析其对环境变化的响应机制可制定合理的草原管理措施。

本研究以在内蒙古草原进行为期 7 年野外氮添加控制试验平台的羊草为研究对象,在不同氮添加浓度和刈割处理下,分别测定其光合作用的光响应曲线,采用 4 种常用光响应模型(直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数模型和直角双曲线修正模型)进行拟合分析。本研究拟解决以下科学问题:1、筛选出氮添加和刈割下羊草的最适光响应拟合模型;2、探讨羊草光响应特性与氮添加和刈割的关系。研究结果将为深入了解羊草的光合生理生态特征与草原管理和植被恢复提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验设计

本研究地点位于中国科学院沈阳应用生态研究所额尔古纳森林草原过渡带生态系统定位研究站(50°12'N, 119°30'E, 海拔 523 m)。样地长期年平均降水量为 375 mm,年平均气温为-3℃<sup>[26]</sup>。该地区的天然大气氮沉降量为 1—2 g N m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup><sup>[30]</sup>。该生态系统的优势种有羊草(*Leymus chinensis*)、贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)和糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)等<sup>[26]</sup>,土壤类型为黑钙土。

加氮试验始于 2014 年 5 月底,采用随机完全区组设计。所施氮肥为硝酸铵(NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub>),有 6 种氮添加水平(0、2、5、10、20 g N m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>和 50 g N m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>)以及刈割(刈割与非刈割)交叉处理,共有 12 个处理,每个处理重复 8 次(共 96 个处理区)。每个样方的面积为 10 m×10 m,样方之间设 2 m 缓冲带。每年 5 月下旬施用一次氮肥。将肥料与沙子(每块 0.5 公斤)混合,用手均匀撒播。每年八月下旬在离土壤表面 10 cm 的高度进行刈割。收获的生物量从样方中移除。其中 2021 年封育地的羊草相对生物量为 66.81%,表层土壤(0—5 cm)的氮含量如下(表 1)。

表 1 不同氮添加和刈割处理样地的土壤氨态氮和硝态氮含量

Table 1 The contents of ammonia nitrogen and nitrate nitrogen in soils with different nitrogen addition and mowing treatments

处理 Treatment	土壤氨态氮/(mg/L) Soil ammonium nitrogen	土壤硝态氮/(mg/L) Soil nitrate nitrogen	处理 Treatment	土壤氨态氮/(mg/L) Soil ammonium nitrogen	土壤硝态氮/(mg/L) Soil nitrate nitrogen
AN00	1.187	1.954	MN00	0.905	1.460
AN02	0.688	2.080	MN02	0.688	1.762
AN05	0.693	2.589	MN05	0.931	1.896
AN10	2.473	2.376	MN10	1.815	1.891
AN20	3.583	2.128	MN20	6.610	1.826
AN50	9.861	4.352	MN50	37.102	7.619

A: 不刈割 Unmown; M: 刈割 Mown; N00: 0 g N m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>; N02: 2 g N m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>; N05: 5 g N m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>; N10: 10 g N m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>; N20: 20 g N m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>; N50: 50 g N m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>

### 1.2 光合-光响应曲线测定

于 2021 年 8 月采用 Li-6400 光合作用测定系统(Li-Cor, Inc., 林肯市, 内布拉斯加州, 美国)进行光合-光响应曲线测定。每个处理随机选取长势良好且相同叶位的羊草叶片,于晴朗无风天气的 9:00—11:30 之间测定羊草的光响应过程。光强梯度设置为 2000、1800、1600、1400、1200、1000、800、400、300、200、100、50、20 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>和 0 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>,设置每次改变光强后数据采集时间为 120—300 s,气体流速为 500 μmol/s,叶

室内 CO<sub>2</sub>浓度为 390 μmol/mol,空气相对湿度控制在 60%左右,温度设置为 25℃。净光合速率( $P_n$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间 CO<sub>2</sub>浓度( $C_i$ )、蒸腾速率( $T_r$ )等光合指标由仪器自动记录,并计算水分利用效率(Water use efficiency, WUE)为  $P_n/T_r$ 。

### 1.3 模型拟合

#### 1.3.1 直角双曲线模型

直角双曲线模型<sup>[31]</sup>的表达式为:

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

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

#### 1.3.2 非直角双曲线模型

非直角双曲线模型<sup>[32]</sup>的表达式为:

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

式中, $\theta$ 为非直角双曲线的曲角,其它参数意义同公式(1)。

#### 1.3.3 直角双曲线修正模型

直角双曲线修正模型<sup>[33]</sup>的表达式为:

$$P_n = \alpha I \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} R_d \quad (3)$$

式中, $\beta, \gamma$ 为修正系数,其它参数意义同公式(1)。

#### 1.3.4 指数模型

指数模型<sup>[9]</sup>的表达式为:

$$P_n = P_{nmax} (1 - e^{-\frac{\alpha I}{P_{nmax}}}) - R_d \quad (4)$$

式中, $e$ 为自然对数的底,其它参数意义同公式(1)。

### 1.4 模型评价

4种模型的拟合优度采用均方根误差(RMSE)、平均绝对误差(MAE)和决定系数( $R^2$ )进行评价。计算公式如下<sup>[34]</sup>:

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_{o,i} - y_{m,i})^2} \quad (5)$$

$$MAE = \frac{1}{n} \sum |y_{o,i} - y_{m,i}| \quad (6)$$

式中, $y_{o,i}$ 和  $y_{m,i}$ 分别为净光合速率的实测值和拟合值; $n$ 为样本数。

### 1.5 数据处理与分析

光合-光响应曲线的拟合均在叶子飘开发的光合计算软件(4.1.1版本)中完成。其中直角双曲线修正模型的光饱和点(LSP)和光补偿点(LCP)由软件直接得出。通过求解直线方程: $P_{nmax} = \alpha \times LSP - R_d$ 求出直角双曲线模型和非直角双曲线模型的光饱和点,其中  $\alpha$  为初始量子效率,表示植物在弱光条件下( $\leq 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )的直线方程的斜率。取  $0.99P_{nmax}$  对应的光照强度作为指数模型的光饱和点。实测值中,  $\alpha = \frac{P_{200} - P_0}{200 - 0}$ ,  $P_n$  的最大值即为  $P_{nmax}$ ,  $P_{nmax}$  所对应光强为 LSP, 取  $P_n = 0$  时  $P_0$  与  $P_{200}$  连线对应的光强为 LCP,  $I = 0$  时的  $P_n$  记作  $R_d$ <sup>[31]</sup>。

在 SPSS 23.0 统计软件单因素方差分析和 Duncan 多重比较, Origin 2021 中绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同光响应模型对光响应曲线的参数拟合效果及拟合优度

不同模型在不同氮添加浓度和刈割处理下对羊草叶片光合-光响应曲线的参数拟合效果上有一定差异(表2、图1)。指数模型的 $\alpha$ 拟合值与实测值无显著差异( $P>0.05$ ),拟合效果最好,而其他三种模型的拟合值均与实测值有显著差异( $P<0.05$ ),且均大于实测值(图1)。四种模型的LSP拟合值与实测值均具有显著差异( $P<0.05$ ),但指数模型的拟合值与实测值相对接近,直角双曲线模型和非直角双曲线模型的LSP拟合值均显著低于实测值( $P<0.05$ ),直角双曲线修正模型的LSP拟合值误差较大(图1)。此外,直角双曲线模型和非直角双曲线模型拟合的 $P_{\max}$ 均高于实测值(图1)。四种模型均能很好的拟合LCP和 $R_d$ ,与实测值均无显著差异( $P>0.05$ )。因此,4种模型对光响应参数的拟合准确度由高到低为指数模型、直角双曲线修正模型、非直角双曲线模型和直角双曲线模型。

表2 羊草光合-光响应曲线参数实测值与拟合值

Table 2 The measured data of photosynthesis-light response curves parameters of *L. chinensis* and the fitted values by models

光响应模型 Light response models	处理 Treatments	表观量子效率 $\alpha$ Apparent quantum efficiency $\alpha$	光饱和点 LSP Light saturation point $/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	光补偿点 LCP Light compensation point $/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	最大净光合速率 $P_{\max}$ Maximum net photosynthetic rate $/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	暗呼吸速率 $R_d$ Dark respiration rate $/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$
实测值 Measured value	AN00	0.030	2000	35.138	12.859	1.049
	AN02	0.050	2000	31.204	19.241	1.233
	AN05	0.042	2000	66.322	18.710	2.577
	AN10	0.048	2000	58.433	17.606	1.996
	AN20	0.033	2000	27.298	19.790	1.100
	AN50	0.040	2000	42.655	20.209	1.697
	MN00	0.059	1800	34.178	15.710	1.182
	MN02	0.053	2000	22.813	12.601	0.668
	MN05	0.056	2000	33.930	19.351	1.120
	MN10	0.042	2000	45.472	16.648	1.518
	MN20	0.039	2000	39.119	22.498	1.589
	MN50	0.057	2000	24.131	19.071	0.876
直角双曲线模型 Rectangular hyperbola model	AN00	0.049	355.224	25.609	16.407	1.177
	AN02	0.053	447.386	23.923	25.186	1.344
	AN05	0.039	516.397	52.356	26.843	2.695
	AN10	0.034	536.521	45.419	24.994	2.101
	AN20	0.051	432.528	21.189	25.527	1.247
	AN50	0.042	483.468	33.320	27.464	1.882
	MN00	0.046	398.428	27.085	20.673	1.400
	MN02	0.036	331.306	17.925	15.591	0.842
	MN05	0.040	591.220	30.533	27.102	1.395
	MN10	0.062	490.910	34.061	22.546	1.557
	MN20	0.054	549.400	32.943	31.365	1.873
	MN50	0.059	482.607	21.580	25.040	1.117
非直角双曲线模型 Non-rectangular hyperbola model	AN00	0.044	394.366	26.021	15.668	1.053
	AN02	0.040	476.653	23.736	24.189	1.217
	AN05	0.061	565.600	54.690	25.105	2.496
	AN10	0.050	591.805	47.237	23.024	1.891
	AN20	0.056	470.345	20.697	24.270	1.082

续表

光响应模型 Light response models	处理 Treatments	表观量子效率 $\alpha$ Apparent quantum efficiency $\alpha$	光饱和点 LSP Light saturation point $/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	光补偿点 LCP Light compensation point $/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	最大净光合速率 $P_{n\text{max}}$ Maximum net photosynthetic rate $/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	暗呼吸速率 $R_d$ Dark respiration rate $/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$
	AN50	0.043	537.327	33.965	25.436	1.646
	MN00	0.035	450.669	27.435	19.347	1.204
	MN02	0.055	365.072	17.627	14.967	0.731
	MN05	0.046	640.960	30.188	24.648	1.183
	MN10	0.051	512.154	34.395	21.874	1.480
	MN20	0.038	604.936	33.127	28.585	1.601
	MN50	0.029	516.333	21.000	23.806	0.978
指数模型 Exponential mode	AN00	0.050	965.310	33.412	12.476	1.066
	AN02	0.043	1395.887	25.428	19.037	1.047
	AN05	0.048	1441.911	29.667	18.746	1.121
	AN10	0.034	1475.788	31.885	17.716	1.098
	AN20	0.033	1378.522	24.120	19.469	1.040
	AN50	0.048	1467.879	25.563	20.137	1.072
	MN00	0.040	1155.102	28.805	15.572	1.065
	MN02	0.044	932.146	32.064	12.211	1.040
	MN05	0.036	1710.051	29.914	19.729	1.053
	MN10	0.033	1382.268	31.945	16.519	1.071
	MN20	0.049	1702.453	24.527	22.840	1.063
	MN50	0.046	1480.617	26.880	18.927	1.037
直角双曲线修正模型 Modified rectangular hyperbola model	AN00	0.048	3724.457	25.586	13.269	1.134
	AN02	0.035	3667.583	23.611	20.115	1.269
	AN05	0.041	2930.454	53.360	19.246	2.569
	AN10	0.061	2839.246	46.022	18.055	1.976
	AN20	0.050	3416.366	20.749	20.422	1.161
	AN50	0.055	2848.847	33.297	20.625	1.749
	MN00	0.044	2747.544	26.945	16.008	1.296
	MN02	0.036	4039.637	17.731	13.062	0.807
	MN05	0.054	2817.245	29.909	19.905	1.257
	MN10	0.048	4537.264	34.070	17.891	1.513
	MN20	0.051	2639.008	32.582	22.966	1.691
	MN50	0.040	3533.249	21.050	19.863	1.037

图 2 为 4 种光响应模型拟合的光响应曲线结果,可知在不同氮添加浓度和刈割处理下,羊草光响应曲线均能由直角双曲线模型、非直角双曲线模型和直角双曲线修正模型较好的拟合,但指数模型的拟合点普遍高于实测点。因此从宏观拟合情况来看,指数模型的拟合效果最差,其余三种模型的拟合效果较好。通过 RMSE、MAE 和  $R^2$  进一步评估 4 种光响应模型的拟合优度。由图 3 可知,指数模型的 RMSE、MAE 和  $R^2$  和其他三种模型均存在显著差异 ( $P < 0.05$ ),且 RMSE 和 MAE 的值比其他模型高, $R^2$  比其他模型低,因此其拟合优度最差。非直角双曲线模型的 RMSE 和 MAE 显著低于直角双曲线模型,直角双曲线修正模型的 RMSE 和 MAE 与非直角双曲线模型和直角双曲线模型无显著差异,且这三种模型的  $R^2$  间无显著差异。综合来看,4 种模型的拟合优度由高到低分别非直角双曲线模型、直角双曲线修正模型、直角双曲线模型和指数模型。

通过比较氮添加和刈割处理下 4 种模型对羊草光响应拟合值与实测值的差异和模型拟合优度可知,参数拟合程度并不代表模型拟合优度。总体上,指数模型的参数拟合效果最好,非直角双曲线模型的模型拟合优

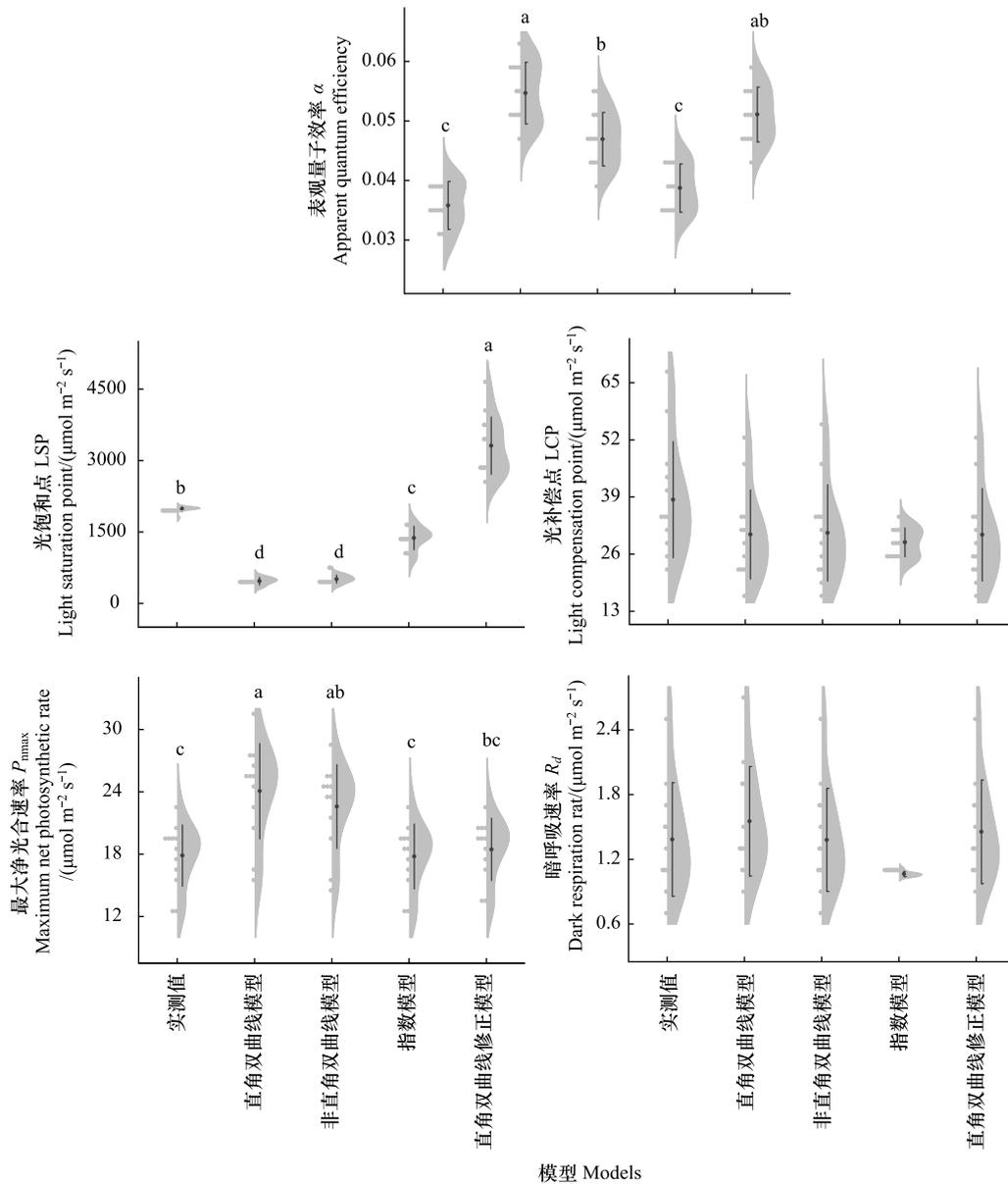


图1 4种光响应模型对羊草的光合参数拟合值与实测值对比

Fig.1 Comparison between the fitting values of photosynthetic parameters for four light response models and the measured values of *L. chinensis*

不同小写字母表示处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )

度最高,而直角双曲线模型和直角双曲线修正模型的拟合效果较差。

## 2.2 氮添加和刈割处理下羊草的光响应变化趋势及特征参数比较

根据上述不同光响应模型拟合效果及拟合优度分析结果,在比较氮添加和刈割处理下羊草光合作用光响应变化趋势时采用非直角双曲线模型的拟合值(图4)。结果显示不同处理的羊草光响应曲线具有明显差异,且波动范围较大(图4)。在光强 $\leq 400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时,所有处理下的 $P_n$ 均表现为随光合有效辐射(PAR)的增加而迅速上升而后趋于平缓的趋势,表现出强光下饱和趋近型光响应曲线的特点。氮浓度升高,羊草的 $P_n$ 逐渐增加,但各施氮组间相差不大,说明高浓度氮添加对羊草的光合作用影响较小。刈割扩大了羊草 $P_n$ 随氮添加浓度的波动范围。在所有处理中,羊草均能维持较高的 $P_n$ ,并未出现明显的光抑制现象。此外,PAR越大,各处理组之间的 $P_n$ 差值也越大,MN20处理下的羊草表现出最强的光合能力,N20是光能利用率最高的氮素临界值。

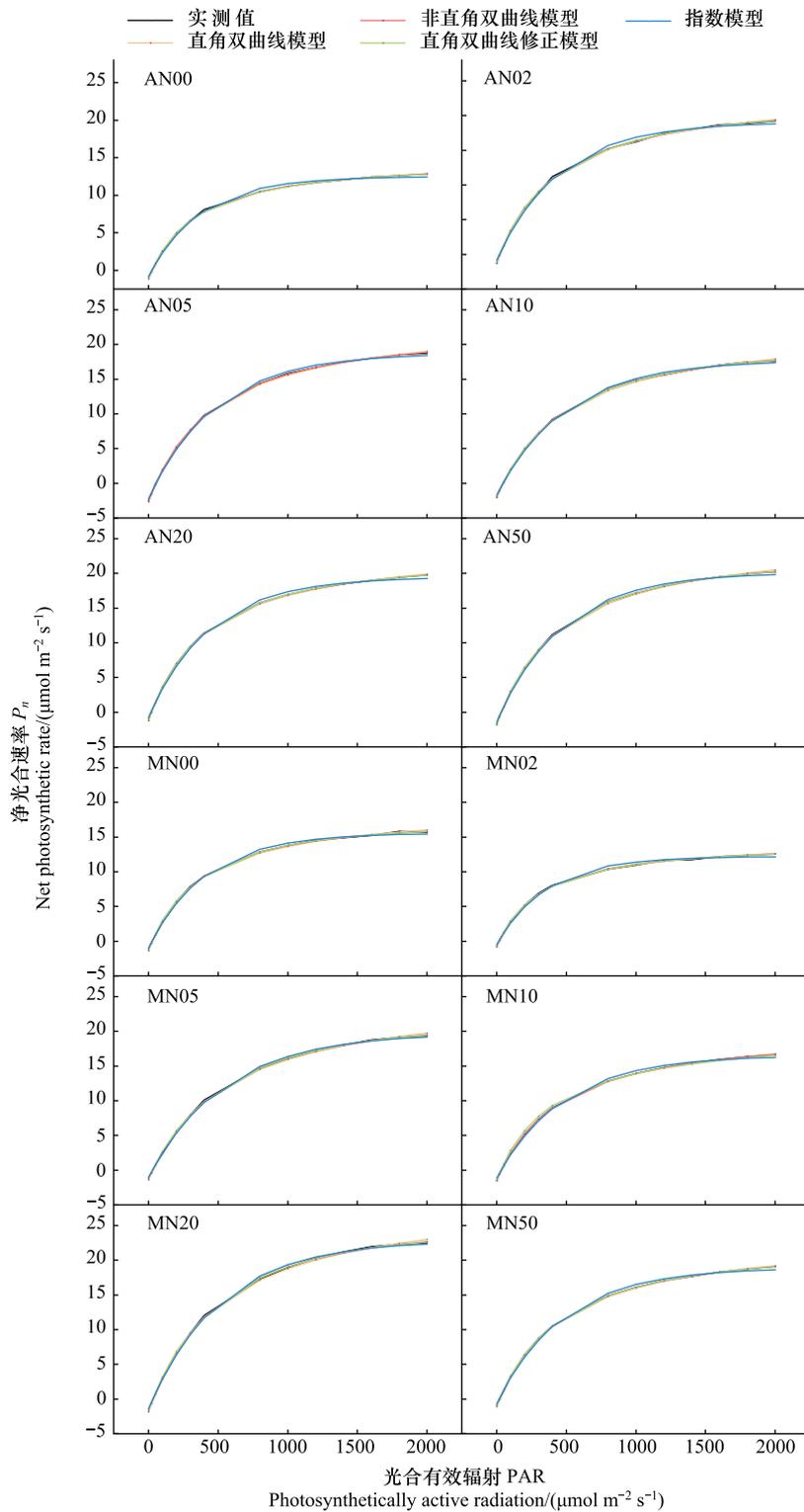


图2 氮添加和刈割处理下不同光响应模型对羊草光合作用光响应曲线的模拟

Fig.2 Simulation of photosynthesis-light response curves of *L. chinensis* by different light response models under nitrogen and mowing treatments

A: 不刈割 Unmown; M: 刈割 Mown; N0: 0 g N m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>; N2: 2 g N m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>; N5: 5 g N m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>; N10: 10 g N m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>; N20: 20 g N m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>; N50: 50 g N m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>

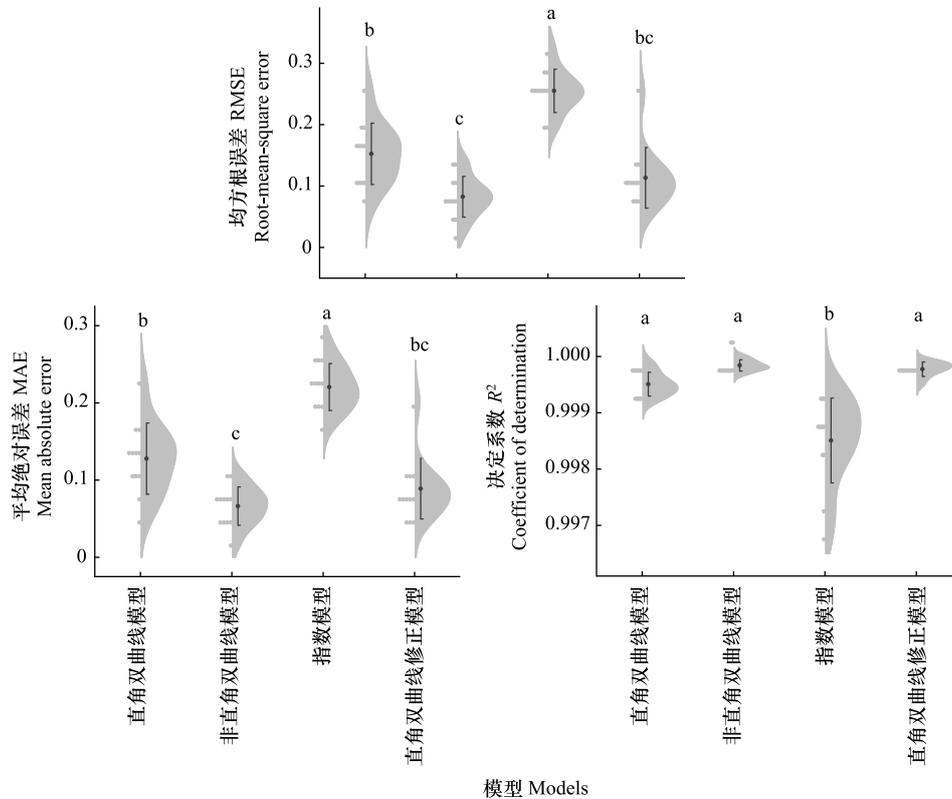


图3 4种光响应模型拟合优度对比

Fig.3 Comparison of goodness-of-fit on four light response models

图4为氮添加和刘割处理下羊草 $G_s$ 和 $T_r$ 的光响应过程。可知在不同处理下,羊草 $G_s$ 和 $T_r$ 的光响应均表现为随PAR增加而上升的趋势。MN20处理下的 $G_s$ 和 $T_r$ 明显高于其他处理,这与 $P_n$ 的响应结果一致。说明过量施氮并不利于气孔导度的增加。此外, $T_r$ 和 $P_n$ 的响应规律一致,因为光合作用的进行需要水分的连续供应,借助水分的运载能力不断吸收营养成分和矿物质元素<sup>[34]</sup>。

由图4中氮添加和刘割处理下羊草 $C_i$ 的光响应过程可见,在光强为0—400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时,所有处理下的 $C_i$ 均随PAR的增加而迅速下降,在光强为400—1000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时缓慢下降,在光强为1000—2000  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时趋于稳定。因为在初期 $P_n$ 的迅速上升消耗了大量 $\text{CO}_2$ ,导致 $C_i$ 的迅速下降,此时光合效率较高,当光强继续增加, $P_n$ 增长缓慢, $C_i$ 的下降趋势也减缓,直到趋于稳定。图4为氮添加和刘割处理下羊草WUE的光响应过程。与 $P_n$ 的响应相似,在低光强范围内(0—400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),WUE迅速上升,而随PAR的增加逐渐趋于稳定。极端环境下,植物能调整自身的光合作用机制,减少过量氮添加的负面影响,维持光合效率,保证正常生长。

通过比较四种模型的参数拟合效果,本文采用指数模型的拟合值进行光合参数分析(表1、表2)。表观量子效率( $\alpha$ )和光补偿点(LCP)能够反映植物利用弱光的能力<sup>[32]</sup>。非刘割和刘割处理下 $\alpha$ 的浮动范围分别为:0.033—0.044、0.034—0.044,LCP的浮动范围分别为:24.120—33.412  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、24.527—32.064  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。在所有加氮处理中,N20的 $\alpha$ 显著高于不加氮处理(N00)、LCP显著低于不加氮处理( $P < 0.05$ ) (表3),说明N20处理的羊草在弱光下的光合能力较强,而N00处理的羊草在弱光下的光合能力较弱。

最大净光合速率( $P_{\text{max}}$ )代表了植物在最适光强下的光合作用能力,反映了植物的最大光合潜力<sup>[35]</sup>。不刘割处理的 $P_{\text{max}}$ 范围为:12.476—20.137  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,刘割处理扩大了 $P_{\text{max}}$ 的浮动范围,为12.211—22.840  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。此外,只有N20处理的羊草 $P_{\text{max}}$ 显著高于不加氮处理( $P < 0.05$ ) (表3)。

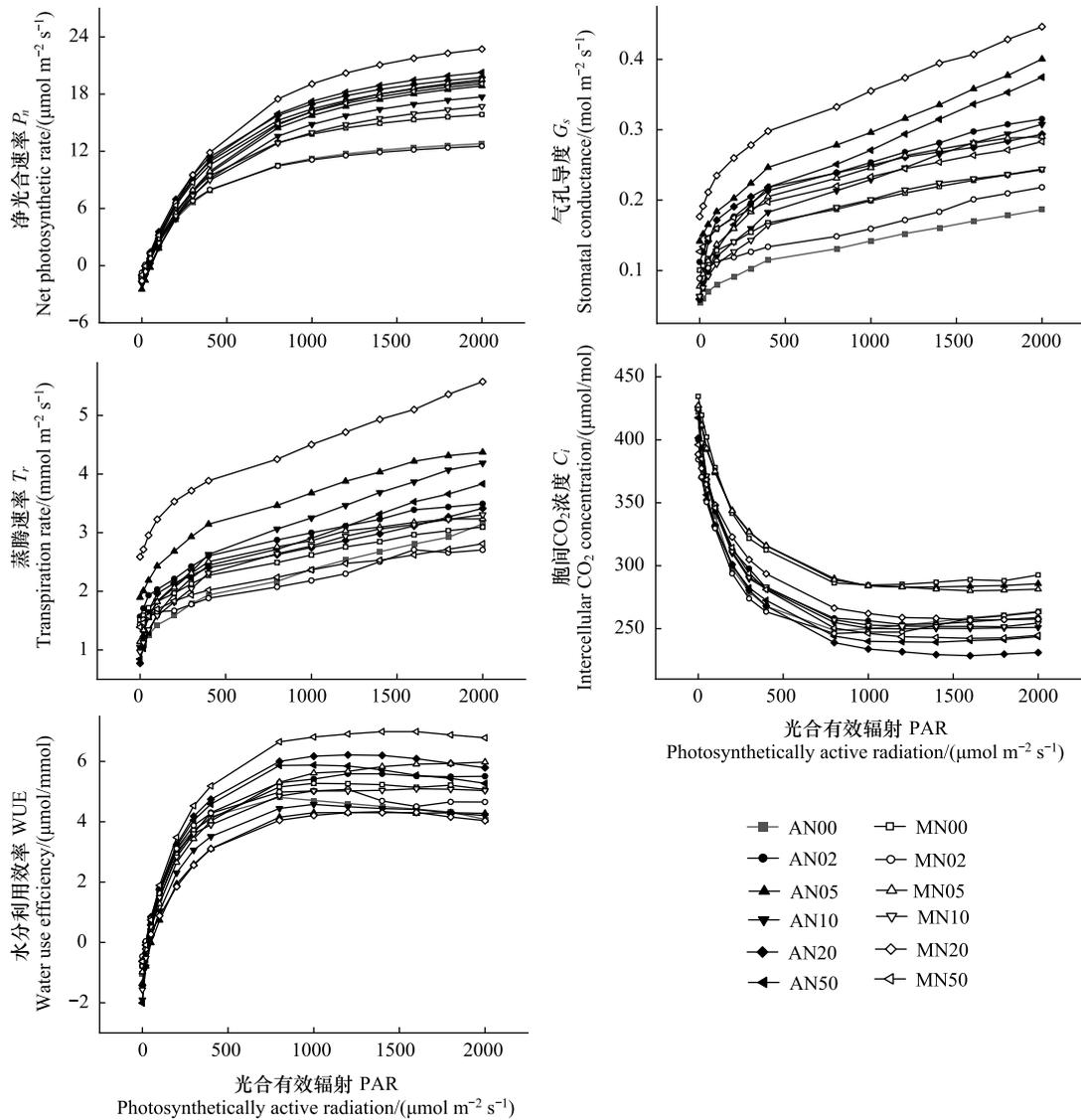


图 4 不同氮添加和刈割处理下羊草光合作用光响应曲线

Fig.4 Photosynthesis light response curves of *L. chinensis* under different nitrogen and mowing treatments

表 3 氮添加和刈割下羊草的光响应曲线参数比较

Table 3 Comparison of light response curve parameters of *L. chinensis* under nitrogen addition and mowing

处理 Treatments		表观量子效率 Apparent quantum efficiency $\alpha$	光饱和点 Light saturation point LSP/ $(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	光补偿点 Light compensation point LCP/ $(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	最大净光合速率 Maximum net photosynthetic rate $P_{n\text{max}}$ / $(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$	暗呼吸速率 Dark respiration rate $R_d$ / $(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$
刈割 Mowing	A	0.040±0.004a	1354.216±194.404a	28.346±3.848a	17.930±2.790a	1.074±0.031a
	M	0.038±0.004a	1393.773±307.588a	29.022±2.947a	17.633±3.690a	1.055±0.014a
氮添加 Nitrogen addition	N00	0.036±0.003b	1060.206±134.203b	31.108±3.258a	14.024±2.189b	1.065±0.001a
	N02	0.038±0.006ab	1164.017±327.915ab	28.746±4.692ab	15.624±4.827ab	1.044±0.004a
	N05	0.038±0.002ab	1575.981±189.604a	29.790±0.174ab	19.237±0.695ab	1.087±0.048a
	N10	0.035±0.001b	1429.028±66.128ab	31.915±0.042a	17.117±0.847ab	1.084±0.019a
	N20	0.044±0.001a	1540.487±229.053ab	24.323±0.287b	21.155±2.384a	1.052±0.016a
	N50	0.041±0.002ab	1474.248±9.007ab	26.221±0.931ab	19.532±0.856ab	1.054±0.024a

不同小写字母表示处理间差异显著 ( $P < 0.05$ )

光饱和点(LSP)是衡量植物利用强光能力的一个指标<sup>[36]</sup>。刈割和不刈割处理的羊草 LSP,均表现为随氮添加浓度增加而增加的趋势,且刈割处理(932.146—1710.051  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )的 LSP 浮动范围比非刈割处理(965.310—1475.788  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )的宽。N20 处理的羊草 LSP 相比 N0 有显著提高( $P<0.05$ )(表 3)。

暗呼吸速率( $R_d$ )表示植物正常生理活动中提供的必须能量<sup>[36]</sup>。非刈割处理下  $R_d$  的浮动范围为:1.040—1.121  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,刈割处理下  $R_d$  的浮动范围为:1.037—1.071  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ,可见刈割处理的羊草通过呼吸消耗的光合产物更少,能够积累更多的有机物。

### 3 讨论

植物光合作用的光响应曲线是描述光量子通量密度与植物净光合速率之间关系的曲线<sup>[37]</sup>,利用光响应模型拟合参数是评价光合效率和探究植物光合作用响应机制的重要手段<sup>[5]</sup>。在众多模型中,直角双曲线模型、指数模型和非直角双曲线模型是一条没有极值的渐进线,无法很好地模拟强光下的光抑制现象<sup>[33]</sup>,此时进行光响应参数拟合时,常出现  $P_{\text{max}}$  拟合值大于实测值、LSP 拟合值小于实测值的情况<sup>[38—40]</sup>。而叶子飘等为更好的拟合光抑制阶段的响应趋势,提出了直角双曲线修正模型,并且此模型可以直接算出 LSP,目前已经证明直角双曲线修正模型在达乌里胡枝子<sup>[41]</sup>、杠柳<sup>[42]</sup>、胡杨<sup>[43]</sup>、苦楮<sup>[44]</sup>等植物的光响应曲线拟合效果上好于其他模型。但在本研究中,4 种模型对光响应参数的拟合效果为:指数模型>直角双曲线修正模型>非直角双曲线模型>直角双曲线模型。此外,利用 RMSE、MAE 和  $R^2$  对 4 种模型进行拟合优度比较后发现,非直角双曲线模型对氮添加和刈割处理下的羊草光响应曲线模拟效果最好。这是因为在所有处理下,羊草均没有表现出明显的光抑制现象。俞芹等在对景宁木兰(*Magnolia sinostellata*)的研究中发现,指数模型对  $P_{\text{max}}$ 、LSP 求解较准确,LCP 采用直角双曲线修正模型的拟合结果较好,而直角双曲线模型拟合  $R_d$  的效果最佳<sup>[45]</sup>。李雪琴等对蕨类植物光响应模型的拟合比较中发现,直角双曲线修正模型拟合的 LSP 效果较好,但非直角双曲线模型的拟合精度最高<sup>[34]</sup>。因此,在对氮添加和刈割处理下的羊草进行光响应曲线拟合时,可以结合两种模型的优势。

氮素是组成植物叶绿素、Rubisco 酶及光合器官的重要元素,是影响植物光合生理过程的重要因子<sup>[46]</sup>。本研究结果显示,在光强为 0—400  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  时,随 PAR 增加  $P_n$  增加,这有利于  $\text{CO}_2$  同化,产生较多的干物质,且  $G_s$ 、 $T_r$  和 WUE 与  $P_n$  的响应类似,这是因为植物能根据植株自身状况在保持正常生理活动前提下,通过调节气孔的开闭程度,合理协调  $P_n$  与  $G_s$  之间的关系,从而调节 WUE 的变化,达到最多的碳固定量与最少的水分散失量,以适应外界环境条件变化<sup>[32,47]</sup>。同时, $C_i$  的响应趋势与  $G_s$  相反,说明  $P_n$  的增加主要受非气孔因素的影响,这与前人的研究结果一致<sup>[46]</sup>。随光强的进一步增加,各指标的响应过程因施氮浓度而异。随氮浓度升高, $P_n$  增加幅度变小,基本稳定在同一水平,说明在不刈割处理下,可能由于多年的连续氮素添加产生的累积效应,使氮对羊草光合的促进作用达到饱和,无法进一步提升光合能力。刈割扩大了羊草  $P_n$  的波动范围,尤其是在 MN20 处理下,羊草  $P_n$ 、 $G_s$  和  $T_r$  都比不刈割处理的高,可能是在较高氮素添加下,刈割去除了地上部分,促进新生植株对养分的吸收,减缓了高氮的抑制作用,从而提高光能利用效率。

表观量子效率( $\alpha$ )反映了植物在弱光下吸收、转换和利用光能能力<sup>[48]</sup>。研究表明,在适宜条件下一般植物  $\alpha$  在 0.03—0.05 之间<sup>[48]</sup>。前人研究表明,水稻、玉米和杂交象草的  $\alpha$  在不同氮添加浓度下分别为 0.020—0.045、0.028—0.043 和 0.049—0.069<sup>[29,37,49]</sup>。本研究发现羊草的  $\alpha$  在 0.033—0.044 之间,说明在弱光下羊草的光能利用效率相对较高。 $\alpha$  随施氮量的增加而增加,因为氮添加缓解了氮素限制,使羊草光合作用受抑制的程度有所降低,导致植物在弱光下吸收、转换和利用光能的能力得到提升。羊草  $P_{\text{max}}$  随着氮素含量的增加呈现先增后趋于平缓的趋势,这说明适量氮添加有利于提升羊草的光合潜能。刈割进一步提高了氮添加处理下羊草的光合潜能,在 MN20 处理时,氮添加和刈割的交互作用加强了羊草利用强光的能力,制造有机物的能力有所提升。LSP 和 LCP 代表了植物的光合有效范围<sup>[50]</sup>。研究发现,随氮添加浓度增加,羊草的耐阴能力和耐强光能力逐渐提升,由 N0 处理的 33.412—965.310  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  增长到 N50 处理的 25.563—1467.879  $\mu\text{mol}$

$\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。刈割普遍提升了氮添加处理下的光合有效范围,其中 MN20 的光合有效范围为 24.527—1702.453  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。 $R_d$ 随氮浓度升高呈现“ $\Lambda$ ”变化,表明羊草在养分贫瘠和高氮胁迫环境下通过减少呼吸的养分消耗提高生存能力。羊草光合机构对环境变化的适应能力较强,光合潜力较大。

光合作用的各个参数并不是独立存在的,植物利用各个参数间的协同互动应对环境变化,以保证正常生长。在合理的施氮范围内并刈割使羊草叶片的光合性能得到提升。MN20 处理虽然蒸腾速率较高和水分利用效率较低造成了水分耗散,但通过提高气孔导度、光能利用潜力并扩大光强适应范围等途径使羊草叶片的光合作用在所有处理中达到最优。

#### 4 结论

综上所述,非直角双曲线模型对氮添加和刈割处理下羊草叶片光响应曲线的拟合优度最高,指数模型的参数拟合效果最好。通过对羊草的光响应曲线和拟合参数分析可知,适度氮添加能促进羊草光合能力,但过度氮添加并没有进一步提高光合能力。刈割能拓宽光照生态幅,提升光能利用率和减少呼吸消耗光合产物,从而使氮添加下尤其是高氮(N20)添加下羊草的光合能力进一步提升。因此,在未来全球大气氮沉降逐渐增加的情况下,将有利于内蒙古草原羊草的生长发育,并且氮添加对羊草光合作用的影响受到刈割的影响。研究结果不仅有助于加强关于氮沉降对内蒙古草原生态系统碳固定的认识,还有助于未来全球变化情景下陆地生态系统管理措施的制定。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *New Phytologist*, 2012, 193(1): 30-50.
- [ 2 ] 蒋高明,何维明.一种在野外自然光照条件下快速测定光合作用-光响应曲线的新方法. *植物学通报*, 1999, 34(6): 712-718.
- [ 3 ] Cox P M, Huntingford C, Harding R J. A canopy conductance and photosynthesis model for use in a GCM land surface scheme. *Journal of Hydrology*, 1998, 212: 79-94.
- [ 4 ] Baly E C C. The kinetics of photosynthesis. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 1935, 117(804): 218-239.
- [ 5 ] Hardwick R C. *Mathematical models in plant physiology*. by J. H. M. thornley. london: academic press (1976), PP. 331, £ 9.80. *Experimental Agriculture*, 1977, 13(1): 112.
- [ 6 ] Bassman J H, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* x *P. deltoides* clones. *Tree Physiology*, 1991, 8(2): 145-159.
- [ 7 ] 叶子飘,于强.一个光合作用光响应新模型与传统模型比较. *沈阳农业大学学报*, 2007, 38(6): 771-775.
- [ 8 ] 张力文,钟国成,张利,杨瑞武,丁春邦,周永红.3种鼠尾草属植物光合作用-光响应特性研究. *草业学报*, 2012, 21(2): 70-76.
- [ 9 ] 周玉霞,巨天珍,王引弟,万子栋,方向文,高天鹏.4种光响应曲线模型对3种高寒草甸植物的实用性分析. *草地学报*, 2018, 26(2): 488-496.
- [ 10 ] 姬明飞,丁东粮,吴寿方,梁少华,邓建明.4种蒿属植物的光合光响应曲线及其拟合模型. *草业科学*, 2013, 30(5): 716-722.
- [ 11 ] 马俐.松嫩草原羊草草地的碳储量现状及其碳通量对刈割和氮添加的响应[D].哈尔滨:东北林业大学,2015.
- [ 12 ] 秦蕾.三种叶色羊草对氮添加和盐碱胁迫的光合生理响应[D].沈阳:辽宁大学,2020.
- [ 13 ] 高志强,谢腾龙,艾俊国,梅琳琳.施氮下丛枝菌根真菌对羊草化学计量特征的影响. *中国草地学报*, 2022, 44(3): 113-118.
- [ 14 ] 郭秀芳,屈璐璐,贾振宇,杨占坤,刘亚玲,蔚炜华.羊草耐盐碱性研究进展. *草原与草业*, 2022, 34(1): 11-13, 32.
- [ 15 ] 侯东杰,乔鲜果,郭柯.内蒙古围封草原枯落物累积对大针茅和羊草生长发育的影响. *生态学报*, 2022, 42(15): 6175-6183.
- [ 16 ] 李丹,图雅,史超逸,吴倩倩,张晓,时忠杰,杨晓晖,刘艳书.氮添加对锡林郭勒灌丛草原羊草(*Leymus chinensis*)化学计量特征的影响. *草地学报*, 2022, 30(3): 692-700.
- [ 17 ] 李林芝,张德罡,辛晓平,闫玉春,杨桂霞,李瑾,王旭.呼伦贝尔草甸草原不同土壤水分梯度下羊草的光合特性. *生态学报*, 2009, 29(10): 5271-5279.
- [ 18 ] 刘红梅,李洁,陈新微,杨殿林,皇甫超河.贝加尔针茅草原羊草光合特征对氮沉降的响应. *生态环境学报*, 2016, 25(6): 973-980.
- [ 19 ] 单立文,张强,朱瑞芬,孔晓蕾,陈积山.氮、磷添加下 AMF 对羊草和苜蓿生长与光合生理特性的影响. *草业学报*, 2020, 29(8): 46-57.
- [ 20 ] 张晓琳,翟鹏辉,黄建辉.降水和氮沉降对内蒙古半干旱草地羊草和大针茅叶片碳交换的影响. *草地学报*, 2019, 27(4): 977-986.
- [ 21 ] 张世虎,张悦,马晓玉,王聪,马群,杨雪纯,徐婷,马越,郑智.大气氮沉降影响草地植物物种多样性机制研究综述. *生态学报*, 2022, 42(4): 1252-1261.

- [22] Liu H Y, Wang R Z, Lü X T, Cai J P, Feng X, Yang G J, Li H, Zhang Y G, Han X G, Jiang Y. Effects of nitrogen addition on plant-soil micronutrients vary with nitrogen form and mowing management in a meadow steppe. *Environmental Pollution*, 2021, 289: 117969.
- [23] Wang R Z, Zhang Y H, He P, Yin J F, Yang J J, Liu H Y, Cai J P, Shi Z, Feng X, Dijkstra F A, Han X G, Jiang Y. Intensity and frequency of nitrogen addition alter soil chemical properties depending on mowing management in a temperate steppe. *Journal of Environmental Management*, 2018, 224: 77-86.
- [24] 李雪芬. 氮添加对紫花苜蓿生长特性及光合生理特性的影响. *北方园艺*, 2015(2): 158-164.
- [25] 田野, 张爽, 刘佳, 郗国萍, 李泽, 卫智军. 不同刈割时期和留茬高度对羊草割草地产量和品质的影响. *草原与草业*, 2020, 32(1): 35-40.
- [26] 杜鹏冲, 潘昱臻, 侯双利, 王智慧, 王洪义. 氮磷添加对呼伦贝尔草地凋落物分解的影响. *草业学报*, 2023, 32(2): 44-53.
- [27] Hu Y Y, Zhang Z W, Hou S L, Yang J J, Lü X T. Annual mowing mitigates the negative legacy effects of N enrichment on grassland nutrient use efficiency. *Journal of Plant Ecology*, 2021, 14(5): 959-969.
- [28] 梁志霞, 宋同清, 曾馥平, 彭晚霞, 杨钙仁, 谭秋锦. 氮素和刈割对桂牧 1 号杂交象草光合作用、产量和品质的影响. *生态学杂志*, 2013, 32(8): 2008-2014.
- [29] 梁志霞, 杜虎, 彭晚霞, 曾馥平, 杨钙仁, 谭秋锦, 宋同清. 氮肥、刈割强度对桂牧 1 号杂交象草光合特性的影响. *草业学报*, 2013, 22(4): 319-326.
- [30] Jia Y L, Yu G R, He N P, Zhan X Y, Fang H J, Sheng W P, Zuo Y, Zhang D Y, Wang Q F. Spatial and decadal variations in inorganic nitrogen wet deposition in China induced by human activity. *Scientific Reports*, 2014, 4: 3763.
- [31] 孙铭禹, 王岩, 范仁雪, 牟琳, 赵天宏. 臭氧浓度升高条件下大豆光合能力变化及光响应曲线的拟合模型比较. *大豆科学*, 2021, 40(4): 497-503.
- [32] 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干旱胁迫的响应. *生态学报*, 2019, 39(3): 913-922.
- [33] 杨世琼, 杨再强, 蔡霞, 王琳, 周晓东. 高温高湿胁迫下设施番茄光响应曲线的拟合. *生态学杂志*, 2018, 37(7): 2003-2012.
- [34] 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. *生态学报*, 2022, 42(8): 3333-3344.
- [35] Ye Z P, Suggett D J, Robakowski P, Kang H J. A mechanistic model for the photosynthesis-light response based on the photosynthetic electron transport of photosystem II in C3 and C4 species. *New Phytologist*, 2013, 199(1): 110-120.
- [36] 白雪卡, 刘超, 纪若璇, 沈超, 王襄平. 种源地气候对蒙古莜光响应特性的影响. *生态学报*, 2018, 38(23): 8425-8433.
- [37] 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. *植物营养与肥料学报*, 2014, 20(6): 1403-1412.
- [38] 陈志成, 王荣荣, 王志伟, 杨吉华, 王华田, 耿兵, 张永涛. 不同土壤水分条件下栎树光合作用的光响应. *中国水土保持科学*, 2012, 10(3): 105-110.
- [39] 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. *生态学杂志*, 2013, 32(3): 604-610.
- [40] 张方秋, 杨会肖, 徐斌, 潘文. 杜鹃红山茶的光响应特性及其最适模型筛选. *生态环境学报*, 2015, 24(10): 1599-1603.
- [41] 吴爱姣, 徐伟洲, 郭亚力, 陈吉, 李帅, 徐炳成. 不同水肥条件下达乌里胡枝子的光合-光响应曲线特征. *草地学报*, 2015, 23(4): 785-792.
- [42] 王荣荣, 夏江宝, 杨吉华, 赵艳云, 刘京涛, 孙景宽. 贝壳砂生境干旱胁迫下杠柳叶片光合光响应模型比较. *植物生态学报*, 2013, 37(2): 111-121.
- [43] 王海珍, 韩路, 徐雅丽, 牛建龙, 于军. 干旱胁迫下胡杨光合光响应过程模拟与模型比较. *生态学报*, 2017, 37(7): 2315-2324.
- [44] 唐星林, 曹永慧, 周本智, 周燕, 顾连宏. 不同 CO<sub>2</sub> 浓度下苦槠 (*Castanopsis sclerophylla*) 叶片光合光响应模型模拟比较. *生态学杂志*, 2017, 36(7): 2060-2067.
- [45] 俞芹, 王倩颖, 刘志高, 张明如, 张寿洲, 申亚梅. 光强与水分处理下景宁木兰光合光响应模型拟合比较. *生态学杂志*, 2018, 37(3): 898-905.
- [46] 孙旭生, 林琪, 赵长星, 翟延举, 吴钢, Jaleel C A. 施氮量对超高产冬小麦灌浆期旗叶光响应曲线的影响. *生态学报*, 2009, 29(3): 1428-1437.
- [47] 夏宣宣, 张淑勇, 张光灿, 方立东, 张松松, 李辉. 黄土丘陵区土壤水分对黄刺玫叶片光响应特征参数的影响. *生态学报*, 2016, 36(16): 5142-5149.
- [48] 李合生. *现代植物生理学*. 北京: 高等教育出版社, 2002.
- [49] 徐俊增, 彭世彰, 魏征, 侯会静. 不同供氮水平及水分调控条件下水稻光合作用光响应特征. *农业工程学报*, 2012, 28(2): 72-76.
- [50] 邓云鹏, 雷静品, 潘磊, 王晓荣. 不同种源栓皮栎光响应曲线的模型拟合及参数比较. *生态学杂志*, 2016, 35(2): 387-394.