植物营养与肥料学报 2014,20(6):1403-1412
Journal of Plant Nutrition and Fertilizer doi: 10.11674/zwyf.2014.0610

不同氮肥水平下玉米光响应曲线模型的比较

王 帅,韩晓日*,战秀梅,杨劲峰,刘轶飞,王 月,李 娜
(沈阳农业大学土地与环境学院,土壤肥料资源高效利用国家工程实验室,
农业部东北玉米营养与施肥科学观测试验站,辽宁沈阳 110866)

摘要:【目的】本研究采用7种模型对光响应曲线进行拟合,比较不同拟合模型的优劣,旨在优选出氮胁迫下最优的光合作用光响应模型,为研究玉米的氮素营养生理和栽培提供科学依据,为棕壤地区春玉米氮素高效管理提供理论依据。**【方法】**以郑单958玉米为研究对象,在棕壤长期定位肥料试验的基础上,采用LI-6400型便携式光合作用测定系统测定穗位叶在不同光强下的光合速率,从不同供氮水平研究灌浆期玉米穗位叶叶片的光合作用光响应特征,采用二次回归、直角双曲线、非直角双曲线以及直角双曲线修正等7种不同模型对光响应曲线进行拟合,通过拟合程度、拟合的表观量子效率(α)、最大净光合速率(Pn_{max})、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_{day})6个参数的对比,比较7种模型的差异。**【结果】**1)随氮肥水平的提高,产量、氮素含量、叶绿素含量有所提高,而施氮处理的净光合速率则表现出降低的趋势。2)本研究中的7种模型均能较好地对施高量氮肥(N_{180}处理)的玉米叶片Pn光响应进行拟合,决定系数除直角双曲线修正模型为0.992外,其余均为0.994。但是不同模型对光抑制现象明显的N_0、N_{120}处理的拟合效果差异较大,从决定系数比较来看,拟合效果优劣排序为直角双曲线修正模型、二次回归模型>非直角双曲线模型>指数模型>直角双曲线模型、动力学模型。3)直角双曲线修正模型和二次回归模型的Pn_{max}、LSP、LCP和R_{day}四个光合参数均与实测值较为接近,而其他模型除个别参数较为接近外,多数参数差别较大;另外由于直角双曲线模型、非直角双曲线模型和动力学模型的方程没有极值,不能直接得到光饱和点,使这三种模型损失了LSP这个重要的参数。4)随着施氮水平的提高,灌浆期玉米穗位叶α、Pn_{max}、LSP、LCP和R_{day}5个参数均逐渐升高。**【结论】**随着施氮水平的提高,灌浆期玉米穗位叶光合性能明显提升,光抑制程度减轻,α、Pn_{max}、LSP、LCP和R_{day}5个参数均升高;在不同氮肥水平下,无论是光饱和、非光饱和或光抑制情况下,直角双曲线修正模型和二次回归模型均能较好地对玉米光响应曲线进行拟合,拟合的光合参数信息较多,拟合的光合参数与实测值相近,因此直角双曲线修正模型和二次回归模型较适宜拟合玉米光响应曲线。

关键词:玉米;氮肥;光响应模型
中图分类号:S513.062.01 **文献标识码:**A **文章编号:**1008-505X(2014)06-1403-10

The comparative study on fitting light response curve model of photosynthesis of maize under different nitrogen fertilizer levels

WANG Shuai, HAN Xiao-ri*, ZHAN Xiu-mei, YANG Jin-feng, LIU Yi-fei, WANG Yue, LI Na
(*College of Land and Environment, Shenyang Agricultural University /National Engineering Laboratory of High Efficient Use on Soil and Fertilizer Resources/Experiment Station of Northeast Maize Nutrition and Fertilization, Ministry of Agriculture, Shenyang 110866, China*)

Abstract:【Objectives】 In this paper, seven different light response models were used to optimize the best model under nitrogen stress through comparing the advantages and disadvantages of different fitting models. This study could provide a scientific basis for the research of nitrogen nutrition physiology and cultivation of corn, and a theoretical basis for the N efficient management of spring corn in brown soil region. **【Methods】** On basis of a long-term experiment in brown soil, the photosynthesis of a maize (cultivar, Zhengdan958) ear leaves at the filling stage was measured under different levels of nitrogen treatments, and seven different light response models, including

收稿日期:2014-01-11 **接受日期:**2014-04-03
基金项目:国家自然科学基金(31071861);国家自然科学基金(31301842);国家科技支撑计划课题(2011BAD16B12)资助。
作者简介:王帅(1982—),男,辽宁铁岭人,博士,主要从事植物营养与施肥研究。E-mail: wangshuai080982@163.com
* 通信作者 E-mail: hanxiaori@163.com

quadratic regression model, rectangular hyperbola model, non-rectangular hyperbola model, rectangular hyperbola modified model etc., were used to selected the best model by comparing the fitting degree and the five parameters, apparent quantum efficiency (α), maximum net photosynthetic rate (Pn_{max}), light saturation point (LSP), light compensation point (LCP) and dark respiration rate (R_{day}). **【Results】** 1) With the increase of the nitrogen level, the yield, nitrogen content and chlorophyll content of corn are increased, while the net photosynthetic rate of the nitrogen treatments shows a reduced tendency. 2) In this study, the seven kinds of the models can be well applied to fitting the corn leaf Pn light response of high amount nitrogen fertilizer treatment N_{180}, the determination coefficient of the rectangular hyperbola correction model is 0.992, and the determination coefficients of the other models are 0.994. The fitted photo inhibition phenomena of the N_0 and N_{120} treatments are different, so the different models extend to handle different fitting effects, the decision coefficients are in order: The rectangular hyperbola modified model and the quadratic regression model > the non-rectangular hyperbola model > the exponential model > the rectangular hyperbola model and the dynamic model. 3) The photosynthetic parameters of Pn_{max}, LSP, LCP and R_{day} of the right angle hyperbolic correction model and quadratic regression model are close to the measured values, and the other models in addition to the individual parameter are relatively close to, and most of the parameters vary obvious. Because the right Angle hyperbolic model, the right Angle hyperbolic model and the dynamic model have not extrema, light saturation point could not get directly, and LSP values of these three models have been lost. 4) With the increase of the nitrogen level, the five parameters, α, Pn_{max}, LSP, LCP and R_{day}, are all increased. **【Conclusions】** With the increase of the nitrogen level, the photosynthetic performance of corn leaves at the filling stage are improved significantly, the degree of the photo inhibition is alleviated, and the five parameters, α, Pn_{max}, LSP, LCP and R_{day}, are all increased. Whether under the circumstances of saturation light, unsaturation light or light inhibition, the right angle hyperbolic modified model and quadratic regression model could fit light response curve of corn better under different nitrogen levels, the fitted photosynthetic parameters are closer to the measured ones, so the two models are more suitable for fitting the corn light response curve.

Key words: maize; nitrogen fertilization; light response model

玉米进行物质生产的基本生理过程就是光合作用[1],而叶片是玉米主要的光合器官,其较高的光合碳同化能力是作物获得高产的前提。在玉米生长发育过程中,氮素作为其吸收最多的矿质元素,是蛋白质(酶)及核酸的重要组成元素,主要通过影响叶绿素、Rubisco 及光合器官结构而直接影响 CO_2 同化[2],又通过影响植株生长发育而间接影响 CO_2 同化、光合产物积累和对光合作用的反馈调节[3],氮素亏缺会直接影响玉米的光合作用,造成产量和品质下降[4-5]。在水稻和小麦上的研究表明,适量施用氮素可以减少花后叶片中氮素的输出,延缓叶片衰老,有效改善叶片光合响应特性,调节 Light-Pn 曲线相关参数,维持高效的光合作用,进而提高产量[6-7]。

植物光合作用的光响应曲线描述了光量子通量密度与植物净光合速率之间的关系[8],通过光响应曲线模拟可以得到一些对于研究不同生理过程及生态环境变化对作物生理学影响非常重要的参数[9-10],如初始量子效率 α、最大净光合速率 Pn_{max}、暗呼吸速率 R_{day}、光饱和点 LCP 及光补偿点 LSP 等生理参数[11-12]。玉米的光响应可以反映玉米对不同光强的利用规律,在氮胁迫条件下进行研究,更能从生理机制方面反映出玉米对胁迫的适应及自身调节。目前,有关氮素与玉米光合作用的关系进行了很多研究[13],有关干旱胁迫以及不同株型与光响应曲线的关系也有较多报道[14-17],而有关氮素水平与玉米光响应曲线的关系研究国内报道较少。关于光响应曲线拟合的模型较多,如二次回归模型、指数模型、直角双曲线模型、非直角双曲线模型等,这些模型各有其特点,其中直角双曲线模型和非直角双曲线模型应用较多,由于直角双曲线模型和非直角双曲线模型不能直接给出饱和光强,也难以适应各种环境下的不同作物,我国学者叶子飘提出了直角双曲线修正模型[18-19],并有学者利用该模型拟合光响应曲线[20-21]。

本试验以郑单 958 玉米为研究对象,在棕壤长

期定位肥料试验的基础上,从不同供氮水平研究灌浆期玉米穗位叶叶片的光合作用光响应特征,采用二次回归、直角双曲线、非直角双曲线以及直角双曲线修正等 7 种不同模型对光响应曲线进行拟合,比较了 7 种模型的差异,旨在选出氮胁迫下最优的光合作用光响应模型,为研究玉米的氮素营养生理和栽培提供科学方法,为棕壤地区春玉米氮素高效管理提供理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验概况

大田试验于 2012 年在沈阳农业大学棕壤长期肥料定位试验基地进行。该基地始建于 1979 年,土壤为发育在第四纪黄土性母质上的简育湿润淋溶土(耕作棕壤),作物轮作方式为玉米—玉米—大豆。2012 年供试玉米品种为郑单 958,种植密度为 60000 plant/hm^2。

1.2　试验设计

棕壤长期肥料定位试验采用裂区设计,主区为有机肥处理,设不施有机肥(M_0)、低量有机肥(M_1)、高量有机肥(M_2);副区为无机肥处理,即 N_1、N_2、N_1PK、N_1P,另外设 2 个不施肥处理,共 18 个小区,小区面积 160 m^2,M_0、M_1、M_2 设 1 次重复,其他处理未设重复。本研究选取其中的 M_1、M_1N_1、M_1N_2 3 个处理,用 N_0、N_{120}、N_{180}表示,具体施肥量及土壤养分含量见表 1。玉米年份所施氮肥为尿素,有机肥为猪厩肥。

表 1　试验处理施肥量及土壤养分含量

Table 1　Fertilization quantity of the experimental treatments and soil nutrient content

处理 Treatment	施肥量 Fertilizer rate				土壤养分含量 Soil nutrient content		
	有机肥 Organic manure (kg/hm^2)	N (kg/hm^2)	P_2O_5 (kg/hm^2)	K_2O (kg/hm^2)	有机质 Organic matter (g/kg)	全氮 Total N (g/kg)	碱解氮 Alk.-hydr. N (mg/kg)
N_0	13.5×10^3	0	0	0	18.5	1.83	91.6
N_{120}	13.5×10^3	120	0	0	19.6	2.01	108.4
N_{180}	13.5×10^3	180	0	0	19.8	1.96	100.0

1.3　测定项目与方法

于 2012 年 7 月 21 日(灌浆期)上午 9:00～12:00,每小区选取 3 株生长一致、穗位叶无破损的玉米植株,用软毛刷刷去穗位叶表面的灰尘等杂物,然后应用 LI-6400 型便携式光合作用测定系统(Li-Cor Inc.,美国),测定叶片在每一光强下的净光合速率(Pn)等参数。测定时采用 Li6400-02B 红蓝人工光源测量叶室,通过开放式气路,设定温度为 25℃,CO_2 浓度为 400 μmol/mol(大气 CO_2 浓度),空气相对湿度为 50%～70%,设定光合有效辐射(PAR)梯度为 0、50、100、200、400、500、600、800、1000、1200、1500、1800、2000 μmol/(m^2·s),最大等待时间 200 s,最小等待时间 120 s。

1.4　光合作用光响应模型

1.4.1 直角双曲线模型　直角双曲线模型[22]的表达式为:

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

式中: Pn 为净光合速率[μmol/(m^2·s)];α 是表观量子效率;I 为光量子通量密度[μmol/(m^2·s)];Pn_{max}为最大净光合速率[μmol/(m^2·s)];R_d 是植物的暗呼吸速率[μmol/(m^2·s)]。

1.4.2 非直角双曲线模型　非直角双曲线模型[23]的表达式为:

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

式中: θ_{max}是非直角双曲线的凸度($0<\theta_{max}<1$),其它参数意义同上。

1.4.3 直角双曲线修正模型　直角双曲线修正模型[18]的表达式为:

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

式中: β 为修正系数;γ 是一个与光强无关的系数;其它参数意义同上。

1.4.4 二项式回归模型　二项式回归模型[24]的表达式为:

$$Pn = aI^2 + \alpha I - R_d$$

式中：a 为二次项系数，其它参数意义同上。

1.4.5 指数模型1　指数模型1[18,25]的表达式为：

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

参数意义同上。

1.4.6 指数模型2　指数模型2[26-27]的表达式为：

$$Pn = Pn_{max}[1 - C_0 e^{(-\alpha I/Pn_{max})}]$$

式中：C_0 为一度量弱光下净光合速率趋近于零的参数，其它参数意义同上。

1.4.7 动力学模型　动力学模型[27-28]表达式为：

$$Pn = \frac{Pn_{max}(I - I_c)}{K_m + (I - I_c)}$$

式中：K_m 是 Pn 为 Pn_{max} 的 1/2 时的 I 值，其它参数意义同上。

对于光强低于 200 μmol/(m^2·s) 以下的数据进行一次回归，其斜率即为表观量子效率（α，μmol/μmol）。

1.4.8 光响应曲线拟合参数　曲线拟合采用 SPSS 19.0 统计软件，应用非线性 Levenberg-Marquardt (L)估计原理求解模型参数，各模型参数初始值以及限制范围设定如下：

直角双曲线模型　$\alpha = 0.05$，$Pn_{max} = 30$，$R_{day} = 2$；$\alpha \leqslant 1$，$Pn_{max} \leqslant 50$；

非直角双曲线模型　$k = 0.5$，$Pn_{max} = 30$，$\alpha = 0.05$，$R_{day} = 2$；$k \leqslant 1$，$Pn_{max} \leqslant 50$，$\alpha \leqslant 0.125$；

直角双曲线修正模型　$\alpha = 0.01$，$\beta = 0.0001$，$\gamma = 0.001$，$R_{day} = 0.3$；$R_{day} \leqslant 1.5$，$\alpha \leqslant 1$，$\beta \leqslant 1$，$\gamma \leqslant 1$；

二项式回归模型　$a = -0.00001$，$\alpha = 0.05$，$R_{day} = 2$；$a < 0$，$\alpha \leqslant 0.125$；

指数模型1　$Pn_{max} = 30$，$\alpha = 0.05$，$R_{day} = 2$；$Pn_{max} \leqslant 50$，$\alpha \leqslant 0.125$；

指数模型2　$Pn_{max} = 30$，$\alpha = 0.05$，$C_0 = 0.5$；$Pn_{max} \leqslant 50$，$\alpha \leqslant 0.125$；

动力学模型　$Pn_{max} = 30$，$LCP = 40$，$K_m = 400$；$Pn_{max} \leqslant 50$。

1.5 数据处理

试验数据采用 SPSS 19.0 软件进行统计分析，采用 Microsoft Excel 2013 进行计算与作图。

2 结果与分析

2.1 不同氮肥水平对玉米产量及灌浆期穗位叶生育指标的影响

从表2可以看出，不同氮肥水平下玉米产量差异显著，N_{120}处理产量显著高于 N_0、N_{180}，其原因是经过33年的长期不同施肥处理造成了土壤肥力的显著差异，进而表现在产量上。施用氮肥均显著提高玉米的 SPAD 值，但不同施氮量间差异均不显著；不施氮肥处理净光合速率显著高于施氮处理，低量氮肥和高量氮肥处理间差异不显著；随施氮水平的提高灌浆期穗位叶叶片的氮含量也显著升高。结果表明，施用氮肥可以显著增加玉米灌浆期叶片的氮含量，提高叶绿素含量，加快光合速率，进而提高玉米的产量。

表2　氮肥对玉米产量及灌浆期穗位叶生育指标的影响

Table 2　Effects of the N fertilizer on maize yield and growth characteristics of ear leaves at the grain filling stage

处理 Treatment	SPAD 值 SPAD value	净光合速率 Pn [CO_2 μmol/(m^2·s)]	叶片氮含量(%) N content of leaves	产量 Yield (kg/hm^2)
N_0	36.7 ± 3.61 b	24.7 ± 0.42 a	1.90 ± 0.14 c	9827 ± 327 b
N_{120}	57.5 ± 2.34 a	19.6 ± 0.83 b	2.25 ± 0.11 b	11215 ± 361 a
N_{180}	58.3 ± 2.01 a	20.8 ± 1.57 b	2.47 ± 0.06 a	9720 ± 295 b

注(Note)：同列数据后不同字母表示处理间差异达5%显著水平 Values followed by different letters in a column are significant among treatments at the 5% level.

2.2 直角双曲线模型对光响应的拟合

N_0 处理的净光合速率(Pn)先随光合有效辐射(PAR)的增强而迅速增大，其增幅随 PAR 的增强而减缓，在达到光饱和点后 Pn 迅速下降；N_{120}处理的 Pn 先随 PAR 的增强而迅速增大，在达到光饱和点后 Pn 基本不再变化；N_{180}处理其 Pn 在试验的 PAR 范围内均呈现迅速增大的趋势。可见在不施氮和低量氮肥水平下，玉米叶片在较低光强下就出现光饱和。由直角双曲线模型拟合的 N_0、N_{120}和 N_{180} 3个处理玉米灌浆期穗位叶的光响应曲线可以看出(图

1)，拟合出的三条曲线均是随着 PAR 的增强而逐渐增大，N_{180}的拟合值与实测值较类似，而 N_0、N_{120}处理的拟合曲线与实测值差异较大，在 1500 至 2000 μmol/(m^2·s)之间，实测值有明显下降，而拟合值一直处于上升状态，类似的结果在其他研究中也存在[14, 23]。这种趋势上差异的出现是直角双曲线模型自身特性决定的，由于该方程是一个没有极值的函数，根据该方程所求得的 Pn 是随着 PAR 增大而增大的，所以不会出现下降的趋势，导致该模型无法拟合是当 PAR 达到光饱和点后 Pn 随 PAR 增强而减小的情况。

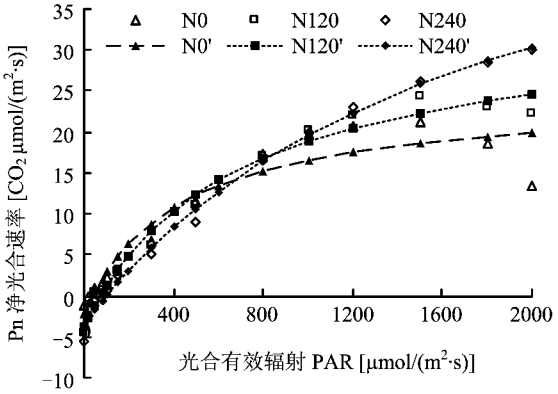

图 1　利用直角双曲线模型拟合的玉米光响应曲线

Fig. 1　Light response curve of corn fitted by the rectangular hyperbola model

[注(Note)：上角标“′”代表模拟值 The superscript sign (′) indicate simulation value.]

2.3　非直角双曲线模型对光响应的拟合

从图 2 可以看出，利用非直角双曲线对 N_{180}进行拟合的整体效果较好，但在模拟 N_0、N_{120}时，拟合值与实测值差异较大，当 PAR 在 800 ～ 1800 μmol/(m^2·s)之间时，拟合值小于实测值，在 PAR 大于 1800 μmol/(m^2·s)时，拟合值大于实测值。非直角双曲线模型拟合曲线同样无法拟合出实测值明显下降的趋势，因此该模型也无法拟合达到光饱和点后 Pn 随 PAR 增强而减小的情况。

2.4　直角双曲线修正模型对光响应的拟合

图 3 显示，利用直角双曲线修正模型对 3 个处理光响应曲线的拟合值在整个测定范围内均非常符合实际情况。在模拟 N_0、N_{120}时，也呈现出了先“上升”后“下降”的规律，符合实际情况。可以看出，直角双曲线修正模型能很好地拟合 PAR 达到光饱和点后 Pn 随 PAR 增加而降低的实际情况，克服了直角双曲线模型和非直角双曲线模型等模型不能直接

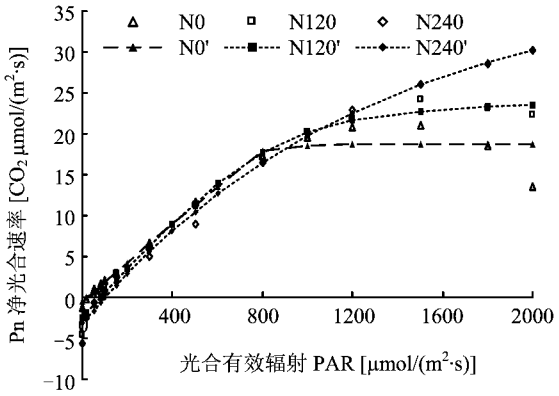

图 2　利用非直角双曲线模型拟合的玉米光响应曲线

Fig. 2　Light response curve of corn fitted by the non-rectangular hyperbola model

[注(Note)：上角标“′”代表模拟值 The superscript sign (′) indicate simulation value.]

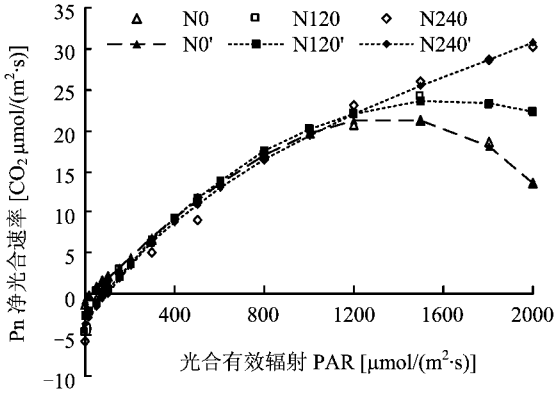

图 3　利用直角双曲线修正模型拟合的玉米光响应曲线

Fig. 3　Light response curve of corn fitted by the rectangular hyperbola modified model

[注(Note)：上角标“′”代表模拟值 The superscript sign (′) indicate simulation value.]

给出光饱和点的缺点。

2.5　二项式回归模型对光响应的拟合

利用二项式回归模型对 3 个处理光响应曲线的拟合值在整个测定范围内均较符合实际情况(图 4)，但整体效果比直角双曲线修正模型略差。在模拟 N_0、N_{120}时，呈现出了“先升后降”的趋势，可以很好地拟合光饱和点后 Pn 随 PAR 增加而减小的情况，并且可以直接给出光饱和点。

2.6　指数模型对光响应的拟合

指数模型 1 和指数模型 2 的方程形式不同，但不同光强梯度的净光合速率模拟值均相同，因此图 5 每个处理只有 1 条指数模型拟合曲线。从图 5 可以看出，拟合出的三条曲线都是随着 PAR 的增强而

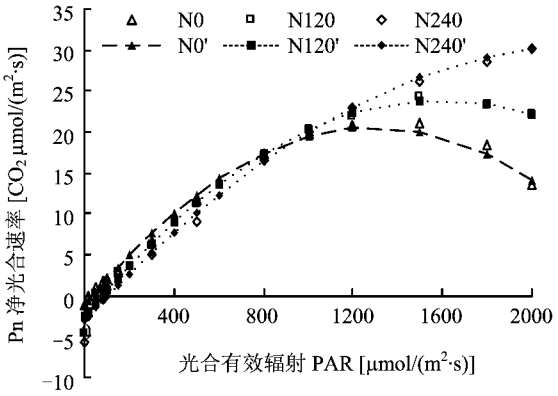

图4 利用二次回归模型拟合的玉米光响应曲线

Fig. 4 Light response curve of corn fitted by the quadratic regression model

[注(Note):上角标"′"代表模拟值 The superscript sign (′) indicate simulation value.]

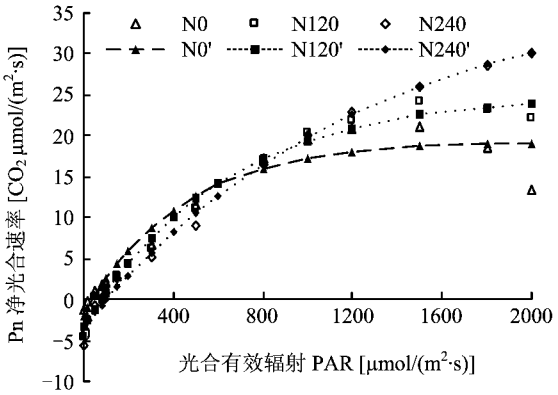

图5 利用指数模型拟合的玉米光响应曲线

Fig. 5 Light response curve of corn fitted by the exponential model

[注(Note):上角标"′"代表模拟值 The superscript sign (′) indicate simulation value.]

逐渐增大,N_{180}的拟合值与实测值较相近,而N_0、N_{120}处理的拟合值与实测值差异较大,在1500～2000 μmol/(m^2·s)之间,实测值有明显下降,而拟合值一直是上升状态,可见该模型也无法拟合光饱和点后Pn随PAR增强而下降的情况。

2.7 动力学模型对光响应的拟合

动力学模型和直角双曲线模型的方程形式不同,但不同光强梯度的净光合速率模拟值完全相同,因此动力学模型拟合曲线同图1,对光强低于200 μmol/(m^2·s)以下的数据进行直线回归,结果见图6,拟合直线斜率作为动力学模型的表观量子效率α。

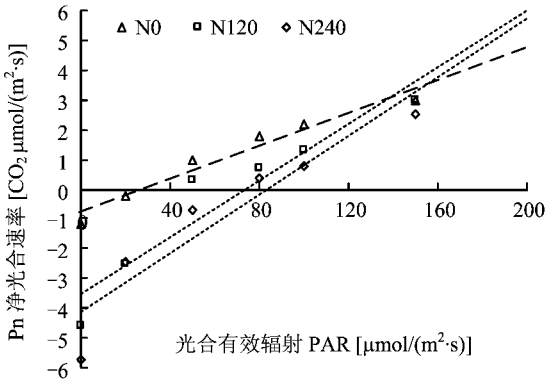

图6 利用一次回归模型拟合的玉米光响应曲线

Fig. 6 Light response curve of corn fitted by the one-dimensional linear regression model

2.8 几种光响应模型拟合参数对比

表3中7种不同光响应模型所得的N_0、N_{120}、N_{180} 3个处理的光合参数对比可见,直角双曲线修正模型和二次回归模型的拟合决定系数相对最高,说明这两种模型能较好在模拟光响应曲线;同时,直角双曲线修正模型和二次回归模型的最大净光合速率(Pn_{max})、光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_{day})四个光合参数均与实测值较为接近,而其他模型除个别参数较为接近外,多数参数差别较大;另外由于直角双曲线模型、非直角双曲线模型和动力学模型的方程没有极值,不能直接得到光饱和点,使这三种模型损失了LSP这个重要的参数。由不同处理间光合参数数据的对比可以看出,随着施氮水平的提高,灌浆期玉米穗位叶α、Pn_{max}、LSP、LCP和R_{day} 5个参数均逐渐升高。

3 讨论

试验结果表明,不同氮肥水平下,玉米产量以及穗位叶叶绿素含量、光合速率、氮素含量均差异较显著;可见试验的3个处理中玉米处于差异显著的生长状态,便于分析不同模型在不同肥力条件下的适用性。从氮肥对指标的影响看,随氮肥水平的提高,产量、氮素含量、叶绿素含量均有所提高,而施氮肥处理的净光合速率则表现出降低的趋势。

本研究中的7种模型均能较好地对施用高量氮肥的N_{180}处理的玉米叶片Pn光响应进行拟合,决定系数除直角双曲线修正模型为0.992外,其余均为0.994。但是不同模型对光抑制现象明显的N_0、N_{120}处理的拟合效果差异较大,从决定系数比较来看,拟合效果优劣的排序为直角双曲线修正模型、

表 3　各处理不同光响应模型拟合参数与实测值对比

Table 3　Comparison between the fitting values and measured ones of the treatments

光合参数 Parameter	模型 1 Model 1	模型 2 Model 2	模型 3 Model 3	模型 4 Model 4	模型 5 Model 5	模型 6 Model 6	模型 7 Model 7	实测值 Measured value
				N_0				
表观量子效率 α	0.062	0.023	0.028	0.034	0.049	0.045	0.027	—
最大净光合速率 Pn_{max}	26.76	19.16	21.60	20.58	21.25	19.35	24.62	21.20
光饱和点 LSP	—	—	1369.3	1296.2	1043.3	2029.0	—	≈1500
光补偿点 LCP	37.5	19.7	27.8	37.8	40.4	40.4	37.5	≈27.0
暗呼吸速率 R_{day}	2.14	0.46	0.78	1.26	1.90	1.90	2.14	1.28
决定系数 R^2	0.915	0.959	0.999	0.995	0.936	0.936	0.915	—
其他 Others		0.999 (θ)	0.000424(β) -0.000202 (γ)			1.098 (C_0)	467.9 (K_m)	
				N_{120}				
表观量子效率 α	0.056	0.030	0.035	0.033	0.046	0.040	0.048	—
最大净光合速率 Pn_{max}	37.79	27.05	23.68	23.91	28.43	25.07	34.04	24.25
光饱和点 LSP	—	—	1603.1	1596.2	1325.7	2935.1	—	≈1500
光补偿点 LCP	73.9	81.2	80.0	79.8	77.9	77.9	73.9	≈75.0
暗呼吸速率 R_{day}	3.75	2.40	2.69	2.58	3.36	3.36	3.75	4.11
决定系数 R^2	0.986	0.991	0.995	0.995	0.990	0.990	0.986	—
其他 Others		0.939 (θ)	0.000296 (β) 0.000067 (γ)			1.134 (C_0)	743.9 (K_m)	
				N_{180}				
表观量子效率 α	0.036	0.032	0.043	0.029	0.033	0.031	0.049	—
最大净光合速率 Pn_{max}	63.68	50.00	—	30.91	42.19	38.98	60.30	—
光饱和点 LSP	—	—	—	2317.5	3277.1	5963.2	—	—
光补偿点 LCP	99.2	101.7	94.5	102.3	100.9	100.9	99.2	≈85.0
暗呼吸速率 R_{day}	3.38	3.13	3.68	2.92	3.22	3.22	3.38	5.70
决定系数 R^2	0.994	0.994	0.992	0.994	0.994	0.994	0.994	—
其他 Others		0.547 (θ)	-0.000168 (β) 0.001154 (γ)			1.082 (C_0)	1868.1 (K_m)	

注(Note): 模型 1—直角双曲线模型 Model 1—Rectangular hyperbola model; 模型 2—非直角双曲线模型 Model 2—Non-rectangular hyperbola model; 模型 3—直角双曲线修正模型 Model 3—Rectangular hyperbola modified model; 模型 4—二项式回归模型 Model 4—Quadratic regression model; 模型 5—指数模型 1 Model 5—Exponential model1; 模型 6—指数模型 2 Model 6—Exponential model 2; 模型 7—动力学模型 Model 7—Kinetic model; α—Apparent quantum efficiency; Pn_{max}—Maximum net photosynthetic rate; LSP—Light saturation point; LCP—Light compensation point; R_{day}—Dark respiration rate.

二次回归模型 > 非直角双曲线模型 > 指数模型 > 直角双曲线模型、动力学模型。可见,无论是光饱和、非光饱和或光抑制情况下,直角双曲线修正模型和二次回归模型均能较好地对玉米光响应曲线进行拟合,尤其在光饱和以及光抑制情况下具有更大优势,这与多数研究结果相似[14, 18, 24, 27, 30]。直角双曲线模型、非直角双曲线模型和动力学模型的曲线均为一条渐近线[27, 31],没有极值,因此难以准确拟合光饱和及光抑制下的光响应特征。指数模型虽然能较好地模拟光饱和下玉米的光响应,但对非光饱和及

光抑制下的光响应曲线拟合较差。笔者认为在进行光响应曲线研究中,非饱和状态的叶片对模型选择要求不高,而出现光饱和以及光抑制情况下应该注意模型适用性的选择。

有研究认为,自然环境下长势良好的植物的 α 一般为 0.04 ~ 0.07 mol/mol[21]。非直角双曲线模型、直角双曲修正模型以及动力学模型拟合的 α 随施氮量的增加而增加,本研究认为随氮素营养的增加玉米光合作用受抑制的程度有所降低,导致 α 升高,因此,这三种模型拟合的 α 较为合理。此三种模型中,非直角双曲线模型拟合的 α 值普遍偏低,动力学模型拟合是在低光强下[PAR < 200 μmol/(m^2 · s)]Pn 与 PAR 线性回归所得,然而 Pn 随 PAR 的变化是非线性的(上凸曲线,图 6),因此拟合的 α 值也存在偏差,可见,动力学模型采用直线回归的方法来拟合 α 值的合理性有待进一步研究。

关于直角双曲线模型和非直角双曲线模型拟合 Pn_{max} 值较实测值偏大的报道较多[14, 18, 24, 27]。本研究结果表明,直角双曲线和动力学模型拟合的 Pn_{max} 较实测值明显偏高,而非直角双曲线模型和指数模型虽然对 N_0 拟合的 Pn_{max} 值偏差不大,但对 N_{120}、N_{180} 处理拟合的 Pn_{max} 值偏差较大。直角双曲线修正模型和二次回归模型对各氮肥处理的 Pn_{max} 拟合值均与实测值接近。

直角双曲线模型、非直角双曲线模型和动力学模型无法拟合光饱和点 LSP,两种指数模型拟合的 LSP 与实测值偏差均较大,直角双曲线修正模型和二次回归模型对各氮肥处理的 LSP 拟合较接近实测值,其中,直角双曲线修正模型在系数 β < 0 的情况下无法拟合 LSP。7 种模型拟合的光补偿点 LCP 相差不大,其中二次回归模型和指数模型拟合的 3 个处理的 LCP 值均略偏高,直角双曲线修正模型的 LCP 拟合结果与实测值最接近。

叶子飘等[29]认为,光合作用对光响应修正模型中的系数 β 为光抑制项,β 值越大,表示植物越容易受到光抑制;γ 为光饱和项,其单位与 β 相同,γ 值越大,表示植物越容易达到饱和。由表 1 的数据可以看出,随着施氮量的增加,β 值逐渐降低,γ 值逐渐增加;按照叶子飘的观点,β 值逐渐降低,玉米叶片越不容易受到光抑制,说明施用氮肥可以提高玉米叶片抵御光抑制的能力,这一点符合实际情况;但是本研究中随着施氮量的增加,γ 值逐渐增加,按照叶子飘的观点,植物就越容易发生光饱和现象,对应饱和光强的值就越小,这一点与随施肥量增加饱和光强增加的实际恰相反,本研究认为光响应修正模型中 γ 值的生物学意义有待进一步探讨。

4 结论

1)在不同施肥水平下,植株产量以及生育指标存在较显著差异,施用氮肥可以显著增加玉米灌浆期叶片及植株的氮含量,提高叶绿素含量,促进光合作用,提高玉米的产量。

2)从光响应曲线总体分析结果来看,随着施氮水平的提高,灌浆期玉米穗位叶光合性能明显提升,光抑制程度减轻,α、Pn_{max}、LSP、LCP 和 R_{day} 5 个参数均升高。

3)在对 7 种模型的模拟效果以及参数信息求解进行对比研究表明,直角双曲线修正模型和二次回归模型在光饱和、非光饱和和光抑制下均能较好地对玉米光响应曲线进行拟合,拟合的光合参数信息较多,拟合的光合参数与实测值相近;而指数模型对非光饱和和光抑制下的光响应曲线拟合较差,直角双曲线模型、非直角双曲线模型和动力学模型的曲线均为一条渐近线,没有极值,不能较好的反映光响应特征。

4)直角双曲线修正模型和二次回归模型在光合参数求解方面各有优缺点,直角双曲线修正模型虽然参数比较接近实测值,并且可以提供更多参数(β、γ 值),但在叶片光非饱和状态下(β < 0),光合参数求解缺失 Pn_{max}、LSP;二次回归模型虽然不存在参数缺失问题,但参数与实测值的偏差略大于直角双曲线修正模型。因此,在光响应曲线的模型选择上应根据不同模型的优缺点进行取舍,也可以在参数求解中用两种模型求解的平均值作为最终光合参数值。

参 考 文 献:

[1] 郑丕尧. 作物生理学导论[M]. 北京: 北京农业大学出版社, 1992.
Zheng P R. Introduction to plant physiology [M]. Beijing: Beijing Agricultural University Press, 1992.

[2] Rufty T W, Huber S C, Volk R J. Alterations in leaf carbohydrate metabolism in response to nitrogen stress[J]. Plant Physiology, 1988, 88: 725-730.

[3] Boot R G A, Schildwacht P M, Lambers H. Partitioning of nitrogen and biomass at a range of N_2 addition rates and their consequences for growth and gas exchange in to perennial grasses from inland dunes[J]. Physiologia Plantarum, 1992, 86: 152-160.

[4] 王帅，杨劲峰，韩晓日，等. 不同施肥处理对旱作春玉米光合特性的影响[J]. 中国土壤与肥料，2008，(6)：23-27.
Wang S, Yang J F, Han X R *et al.* Effect of fertilizer application on photosynthetic traits of spring maize[J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2008, (6): 23-27.

[5] 何萍，金继运，林葆，等. 不同氮、磷、钾用量下春玉米生物产量及其组分动态与养分吸收模式研究[J]. 植物营养与肥料学报，1998，4 (2)：123-130.
He P, Jin J Y, Lin B *et al.* Dynamics of biomass and its components and models of nutrients absorption by spring maize under different nitrogen, phosphorous and potassium application rates[J]. Plant Nutrition and Fertilizer Science, 1998, 4 (2): 23-130.

[6] 徐俊增，彭世彰，魏征，等. 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[J]. 农业工程学报，2012，28(2)：72-76.
Xu J Z, Peng S Z, Wei Z *et al.* Characteristics of rice leaf photosynthetic light response curve with different water and nitrogen regulation[J]. Transactions of the CSAE, 2012, 28(2): 72-76.

[7] 孙旭生，林琪，赵长星，等. 施氮量对超高产冬小麦灌浆期旗叶光响应曲线的影响[J]. 生态学报，2009，29(3)：1428-1437.
Sun X S, Lin Q, Zhao C X *et al.* Effects of nitrogen application rate on light-response curves of flag leaves in super-high yielding winter wheat at grain filling stage[J]. Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(3): 1428-1437.

[8] 潘瑞炽. 植物生理学(第4版)[M]. 北京：高等教育出版社，2001. 55-57.
Pan R Z. Plant physiology (The 4th edition) [M]. Beijing: Higher Education Press, 2001. 55-57.

[9] Gardiner E S, Krauss K W. Photosynthetic light response of flooded cherry bark oak (*Quercus pagoda*) seedlings grown in two light regimes [J]. Tree Physiology, 2001, 21 (15): 1103-1111.

[10] 徐玲玲，张宪洲，石培礼，等. 青藏高原高寒草甸生态系统表观量子产额和表观最大光合速率的确定[J]. 中国科学 D 辑，2004，34：125-130.
Xu L L, Zhang X Z, Shi P L *et al.* The determination of the apparent quantum yield and maximum photosynthetic rate of the Alpine Meadow ecosystem on Qinghai-Tibetan Plateau [J]. Science in China (Series D), 2004, 34: 125-130.

[11] Larocque G R. Coupling a detailed photosynthetic model with foliage distribution and light attenuation functions to compute daily gross photosynthesis in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) stands[J]. Ecological Modelling, 2002, 148(3): 213-232.

[12] 刘建栋，于强，金之庆，等. 冬小麦叶片光合作用农业气象数学模型研究[J]. 中国农业气象，2003，24(1)：22-25.
Liu J D, Yu Q, Jin Z Q *et al.* Study on an agrometeorological model to simulate the leaf photosynthesis of winter wheat in Huanghuaihai Region[J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2003, 24(1): 22-25.

[13] 王帅，杨劲峰，韩晓日，等. 不同施肥处理对旱作春玉米光合特性的影响[J]. 中国土壤与肥料，2008，(6)：23-27.
Wang S, Yang J F, Han X R *et al.* Effect of fertilizer application on photosynthetic traits of spring maize[J]. Soil and Fertilizer Sciences in China, 2008, (6): 23-27.

[14] 朱永宁，张玉书，纪瑞鹏. 干旱胁迫下3种玉米光响应曲线模型的比较[J]. 沈阳农业大学学报，2012，43(1)：3-7.
Zhu Y N, Zhang Y S, Ji R P. Fitting light response curve of photosynthesis of maize under drought stress [J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2012, 43(1): 3-7.

[15] 杜伟莉，高杰，胡富亮. 玉米叶片光合作用和渗透调节对干旱胁迫的响应[J]. 作物学报，2013，39(3)：530-536.
Du W L, Gao J, Hu F L. Responses of drought stress on photosynthetic trait and osmotic adjustment in two maize cultivars [J]. Acta Agronomica Sinica, 2013, 39(3): 530-536.

[16] 张仁和，薛吉全，浦军. 干旱胁迫对玉米苗期植株生长和光合特性的影响[J]. 作物学报，2011，37(3)：521-528.
Zhang R H, Xue J Q, Pu J. Influence of drought stress on plant growth and photosynthetic traits in maize seedlings [J]. Acta Agronomica Sinica, 2011, 37(3): 521-528.

[17] 郭江，郭新宇，王纪华. 不同株型玉米光响应曲线的特征参数研究[J]. 西北植物学报，2005，25(8)：1612-1617.
Guo J, Guo X Y, Wang J H. Characteristic parameters of light responses of corn varieties with different plant shapes acta bot [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2005, 25(8): 1612-1617.

[18] 叶子飘，于强. 一个光合作用光响应新模型与传统模型的比较[J]. 沈阳农业大学学报，2007，38(6)：771-775.
Ye Z P, Yu Q. Comparison of a new model of light response of photosynthesis with traditional models[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2007, 38(6): 771-775.

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

[20] 叶子飘，李进省. 光合作用对光响应的直角双曲线修正模型和非直角双曲线模型的对比研究[J]. 井冈山大学学报(自然科学版)，2010，31(3)：38-44.
Ye Z P, Li J S. Comparative investigation light response of photosynthesis on non-rectangular hyperbola model and modified model of rectangular hyperbola [J]. Journal of Jinggangshan University (Natural Science), 2010, 31(3): 38-44.

[21] 户桂敏，王文天，彭少麟. 不同氮磷比下入侵种五爪金龙和本地种鸭脚木的竞争表现[J]. 生态环境学报，2009，18(4)：1449-1454.
Hu G M, Wang W T, Peng S L. The competitive performance of *Ipomoea cairica* and *Schefflera octophflla* under different N/P ratios[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2009, 18(4): 1449-1454.

[22] Lewis J D, Olszy K D, Tingey D T. Seasonal patterns of photosynthetic light response in Douglas-fir seedlings subjected to elevated atmospheric CO_2 and temperature [J]. Tree

Physiology, 1999, 19(4-5): 243-252.

[23] 张中峰, 黄玉清, 莫凌, 等. 岩溶区4种石山植物光合作用的光响应[J]. 西北农学院学报, 2009, 24(1): 44-48.
Zhang Z F, Huang Y Q, Mo L *et al.* Photosynthsis light response characteristics of four limestone plants in Karst area[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2009, 24(1): 44-48.

[24] 刘宇锋, 萧浪涛, 童建华, 等. 非直线双曲线模型在光合光响应曲线数据分析中的应用[J]. 中国农学通报, 2005, 21(8): 76-79.
Liu Y F, Xiao L T, Tong J H *et al.* Primary application on the non-rectangular hyperbola model for photosynthetic light-response curve[J]. Chiniese Agricultural Science Bulletin, 2005, 21(8): 76-79.

[25] Xu H L. Effects of a microbial inoculant and organic fertilizers on the growth photosynthesis and yield of sweet corn[J]. Journal of Crop Production, 2000, 3: 185-214.

[26] Kupp M, Schulze E D. An empirical model of net photosynthesis and leaf conductance for the diurnal courses of CO_2 and H_2O exchange[J]. Australia Journal of Plant Physiology, 1985, 12: 513-526.

[27] 钟楚, 朱勇. 几种光合作用光响应模型对烟草的适用性分析[J]. 中国农业气象, 2013, 34(1): 74-80.
Zhong C, Zhu Y. Applicability analysis about different photosynthetic light-response models for tobacco[J]. Chinese Journal of Agrometeorology, 2013, 34(1): 74-80.

[28] Broadley M R, Escobar-Gutiérrez A J, Burns A *et al.* Nitrogen limited growth of lettuce is associated with lower stomatal conductance[J]. New Physiologist, 2001, 152(1): 97-106.

[29] 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 (Agricultural and Life Science Edition), 2012, 33(2): 51-57.

[30] 焦念元, 赵春, 宁堂原, 等. 玉米—花生间作对作物产量和光合作用光响应的影响[J]. 应用生态学报, 2008, 19(5): 981-985.
Jiao N Y, Zhao C, Ning T Y *et al.* Effects of maize-peanut intercropping on economic yield and light response of photosynthesis[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2008, 19(5): 981-985.

[31] 叶子飘, 于强. 光合作用光响应模型的比较[J]. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1356-1361.
Ye Z P, Yu Q. Comparison of a new model of light response of photosynthesis with traditional models[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2008, 32(6): 1356-1361.