

干热河谷紫色土区不同复合肥施肥量对玉米苗期光响应特性的影响

赵 丽¹, 贺玉晓², 魏雅丽³, 刘刚才⁴

(1. 西南科技大学环境与资源学院, 四川 绵阳 621010;

2. 河南理工大学资源环境学院, 河南 焦作 454000; 3. 四川农业大学资源学院, 四川 成都 625014;

4. 中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所, 中国科学院山地灾害与地表过程重点实验室, 四川 成都 610041)

摘要: 采用3种模型在不同复合施肥量下对玉米苗期光响应特性的影响进行模拟, 比较不同拟合模型的优劣, 旨在筛选出不同复合施肥量下最优的光合作用光响应模型, 并采用最优的光合作用光响应模型模拟玉米苗期的光合参数, 为研究紫色土区玉米种植的氮磷钾营养生理和科学施肥提供科学依据。以长城799玉米为研究材料, 在模拟小区定位施肥的基础上, 采用LI-6400型便携式光合测定仪测定苗期叶片在不同光强下的光合速率, 研究不同施肥量下玉米苗期叶片的光合作用响应特征, 采用直角双曲线、非直角双曲线和直角双曲线修正3种不同模型对光响应曲线进行拟合, 对比决定系数(R^2)、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(I_c)和暗呼吸速率(R_d)6个参数, 比较3种模型的差异。结果显示:(1) 3种模型均能较好地拟合玉米苗期叶片光响应曲线。从决定系数来看, 光合参数拟合值与实测值相关度较高($R^2 > 0.98$), 拟合效果优劣排序为直角双曲线修正模型 > 非直角双曲线模型 > 直角双曲线模型。(2) 直角双曲线修正模型对不同复合肥施肥量下玉米叶片的光响应的 Pn_{max} 、 LSP 、 I_c 和 R_d 4个光合参数的估计更准确。(3) 玉米苗期叶片的净光合速率、胞间 CO_2 浓度、气孔导度和蒸腾速率都随施肥量增加而升高, 用量过高时则下降。合理地提高施肥量能够提高玉米苗期叶片的叶绿素含量, 延长较高的光合持续期。因此, 直角双曲线修正模型可以直接得出饱和光强和最大净光合速率, 能够较好地拟合不同复合施肥量下玉米苗期叶片的光响应过程及其特征参数, 拟合值较符合植物实际的生理情况, 更接近实测值, 且确定的适宜施肥量为 $1.12 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} (\text{N} - \text{P}_2\text{O}_5 - \text{K}_2\text{O} = 0.190 - 0.190 - 0.190 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2})$ 和 $1.49 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2} (\text{N} - \text{P}_2\text{O}_5 - \text{K}_2\text{O} = 0.253 - 0.253 - 0.253 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2})$ 。

关键词: 玉米; 光合参数; 施肥量; 直角双曲线模型; 非直角双曲线模型; 直角双曲线修正模型

中图分类号: S513; Q945.11; S147.2 **文献标志码:** A

Light response characteristics of maize seedling under different amount of compound fertilizer in the purple soil at dry-hot valley

ZHAO Li¹, HE Yu-xiao², WEI Ya-li³, LIU Gang-cai⁴

1. School of Environmental and Resources Engineering, Southwest University of Science and Technology, Mianyang, Sichuan 621010, China;

2. Institute of Resources and Environment, He'nan Polytechnic University, Jiaozuo, He'nan 454000, China;

3. College of Resources, Sichuan Agricultural University, Chengdu, Sichuan 6250144, China;

4. Key Laboratory of Mountain Surface Processes and Ecological Regulation, Chinese Academy of Sciences, Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Conservancy, Chengdu, Sichuan, 610041, China

Abstract: In this study, three different light response models were used to simulate the effect of different compound fertilizers on the light response characteristics of maize at seedling stage. The optimal model was selected though comparing the advantages and disadvantages of different fitting models. This study could provide a scientific basis for the the research of nitrogen, phosphorus and potassium physiology and scientific fertilization of spring maize in the purple soil area

收稿日期: 2016-06-08 修回日期: 2016-07-11

基金项目: 国家自然科学基金项目“气候变化对紫色土容许土壤流失量的影响”(41471232); 西南科技大学博士基金“不同 N、P 施肥量对紫色土玉米生长期微生物特性及土壤肥力的影响”(14zx7108); 河南理工大学博士基金“干热河谷土壤水分胁迫对扭黄茅生理特性的影响机制”(B2014-070)

作者简介: 赵 丽(1981—), 女, 四川南充人, 博士, 讲师, 主要从事水土保持与生态恢复研究。E-mail: 2007-zhaoli@163.com。

通信作者: 刘刚才(1967—), 男, 四川资阳人, 博士, 研究员, 主要从事土壤侵蚀、水文水资源研究。E-mail: liugc@imde.ac.cn。

by using the optimal model to simulate the maize photosynthetic parameters. On the basis of plot fertilization test, the photosynthesis of a maize (cultivar, Changcheng799) leaves at the seedling stage was measured by LI-6400 portable photosynthesis system. The photosynthetic response characteristics of maize seedling leaves under different levels of compound fertilization treatments were studied, and three different light response models, including rectangular hyperbola model, non-rectangular hyperbola model and modified model of rectangular hyperbola were used to select the optimal model by comparing the fitting degree (R^2), apparent quantum efficiency (α), maximum net photosynthetic rate (Pn_{max}), light saturation point (LSP), light compensation point (I_c) and dark respiration rate (R_d). (1) The three kinds of the models can be well applied to fitting the maize leaf Pn light response of different compound fertilizer treatments, and the determination coefficient of the three different models were all greater than 0.98. The determination coefficients in order are: the rectangular hyperbola modified model > the non-rectangular hyperbola model > the rectangular hyperbola model. (2) The four parameters of maximum net photosynthetic rate (Pn_{max}), light saturation point (LSP), light compensation point (I_c) and dark respiration rate (R_d) are close to the measured values by the right angle hyperbolic model. (3) The net photosynthetic rate, intercellular CO_2 concentration, stomatal conductance and transpiration rate of maize on seedlings stage increased with the increasing of fertilizer application rate, but decreased by the extreme rate of fertilizer. Reasonable increase of the amount of fertilizer could increase the chlorophyll content of the maize leaves at seedling stage, and prolong the period of higher photosynthetic capacity. The results from the three models simulation show that the modified rectangular hyperbola model can best fit the light response of photosynthesis and accurately calculate main photosynthetic parameters, such as the maximum net photosynthetic rate and saturation light intensity. Thus, the modified rectangular hyperbola model can be applied to fit the light response curves of photosynthesis of maize under different compound fertilizers in dry-hot valley purple soil of Yuanmou. Therefore, the fertilization amounts ranged from $1.12 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ (N, 0.190; P_2O_5 , 0.190; K_2O , 0.190 $\text{t} \cdot \text{hm}^{-2}$) and $1.49 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ (N, 0.253; P_2O_5 , 0.253; K_2O , 0.253 $\text{t} \cdot \text{hm}^{-2}$) were the tolerable fertilization amounts.

Keywords: maize; photosynthetic parameter; fertilization; rectangular hyperbola model; non-rectangular hyperbola model; modified model of rectangular hyperbola

植物的光合作用光响应曲线描述的是光照强度 (PAR) 与净光合速率 (Pn) 之间关系的曲线, 通过曲线可以计算获得光合作用的最大光合速率 (Pn_{max})、表观量子效率 (φ_c)、光饱和点 (LSP)、光补偿点 (I_c) 和暗呼吸速率 (R_d) 等各种生理参数, 这些参数是植物光合生理生态学研究的重要手段和研究基础, 且能够根据光合作用光响应曲线和各种生理参数判定植物的光合运转状况、光合作用能力及其受环境变化的影响程度^[1-3]。施肥是一种收效快、效益高的促进作物生长发育的有效措施, 不同的施肥条件影响植株体内的生理代谢, 使光合作用发生相应的改变。研究表明, 合理的施肥量有助于提高玉米叶片的叶绿素含量和光合强度, 进而达到提高产量的目的^[4-8]。

20 世纪 80 年代以来, 国内外诸多的植物光合作用的机理模型中, 直角双曲线模型和非直角双曲线模型是应用最为广泛的^[9-14]。以往的研究表明, 直角和非直角双曲线模型在实际应用过程中, 拟合的饱和光强远低于实际测量值, 而最大光合速率远

大于实际测量值, 且无法拟合植物在光饱和点以后光合速率随光强的增加而降低的响应数据^[15-22]。为了解决上述模型存在的问题, 我国学者叶子飘^[3]提出了直角双曲线修正模型, 国内也有学者利用该模型拟合光响应曲线, 发现该模型能够比较准确地拟合植物光响应过程及其特征参数, 与实测数据的拟合度较高。近年来, 光合作用光响应模型的应用, 主要集中在农作物和草本、木本植物在温度、 CO_2 或水分胁迫下光合作用光响应的模拟方面, 以玉米为材料的不同施肥处理对其光合特性影响 (玉米的单叶光合、群体光合、株型与光合) 也作了较多分析^[23-25], 且多集中在玉米的生育后期, 但应用于玉米苗期光合作用在不同施肥处理、光照强度等生态因子影响下的光响应过程的拟合是否具有同样的优势还不是十分清楚。玉米苗期中的三叶期到拔节期这一时期是玉米一生中第一个转折点, 这时肥水充足可促进壮苗早发稳长和玉米上部叶片增大, 扩大光合作用面积, 延长下部叶片的功能期, 为促根、壮秆、增穗打好基础, 因此施肥对其影响显得十分关

键。

本文以试验小区栽种的玉米为材料,测定玉米三叶期到拔节期在不同施肥处理条件下光合作用的光响应过程,并采用直角双曲线模型、非直角双曲线模型和直角双曲线修正模型对其进行拟合分析,明确苗期玉米光合作用的光响应过程及其与不同施肥量的定量关系,探索不同光响应模型在不同施肥水平下拟合玉米光响应过程的适用性,深入了解苗期玉米的光合生理生态特征,为干热河谷区玉米种植合理施肥提供参考。

1 材料与方 法

1.1 试验区概况

试验于 2012 年 5—9 月在云南省元谋县直林乡境内元谋干热河谷沟蚀崩塌野外观测研究站进行,试验区面积 40 hm²,海拔 1 256~1 331 m,坡地平均坡度 20°左右。元谋县位于云贵高原北缘金沙江一级支流的龙川江下游河谷地带(101°35′~102°05′E, 25°25′~26°07′N),该区光热资源丰富,年日照时数 2 550~2 744 h,日照百分率为 60%;年均温 21.5℃,干燥炎热、降雨相对集中,6—10 月为雨季,年降水量 615.1 mm;年蒸发量 3 507.2~3 911.2 mm,为降水量的 5~6 倍左右^[26]。紫色土为该区分布面积最大的土壤类型之一,母质风化程度较低,土壤多为沙壤质,肥力高,宜种植多种粮食作物(水稻、小麦、玉

米、红薯、洋芋、豆类和高粱等)和经济作物(油菜、甘蔗、棉花、麻、蚕茧、柑桔和花生等)。

1.2 试验材料

供试作物为干热河谷区普遍种植的长城 799 玉米。供试肥料为硝酸钾型复合肥,是一种由氮磷钾三种元素按一定的比例配置而成的复合肥(N-P₂O₅-K₂O:17%-17%-17%)。土壤为沙壤质紫色土,供试土壤基本理化性质为 pH 值 8.12,全氮 0.47 g·kg⁻¹,全磷 0.30 g·kg⁻¹,有效氮 31.50 mg·kg⁻¹,有效磷 1.66 mg·kg⁻¹,有机质 9.45 g·kg⁻¹,容重 1.46 g·cm⁻³。

1.3 试验设计

试验在 10° 坡耕地上进行,根据小区面积(25 m² = 10 m × 2.5 m)及玉米的种植密度为 59 970 株·hm²,设计每个小区种植 157 株。采用平播、宽窄行种植(40 cm 苗带和 90 cm 宽行空白带),株距 25 cm,重复 3 次。5 月初地温稳定在 10℃ 以上播种,播种前整地浇水,保证田间持水量 60% 以上,整地时将有机复合肥作为基肥一次性施入,玉米生长期按一般大田水平进行田间管理。

试验设置 5 个施肥水平,分别为常规施肥量(0.75 t·hm⁻², CK)、常规施肥量的 0.5 倍(0.37 t·hm⁻², 0.5CK)、1.5 倍(1.12 t·hm⁻², 1.5CK)、2.0 倍(1.49 t·hm⁻², 2.0CK)、2.5 倍(1.87 t·hm⁻², 2.5CK),各个施肥水平中养分含量见表 1。

表 1 不同施肥水平施肥量及养分含量/(t·hm⁻²)

Table 1 The fertilization amount and nutrient content of different fertilization levels

施肥水平 Fertilization level	施肥量 Fertilization amount	养分总量 Nutrient content	N	P ₂ O ₅	K ₂ O
0.5CK	0.37	0.189	0.063	0.063	0.063
CK	0.75	0.384	0.128	0.128	0.128
1.5CK	1.12	0.570	0.190	0.190	0.190
2.0CK	1.49	0.759	0.253	0.253	0.253
2.5CK	1.87	0.954	0.318	0.318	0.318

1.4 光合作用光响应过程测定

使用 LI-6400 型便携式光合测定仪进行活体测定。每次测定是在晴天 9:30—12:00 光照充足且相对稳定的时间进行,测定部位为叶片中部,各处理重复 3 次,结果取其平均值。利用红蓝光源(LED)控制光合有效辐射强度(PAR, μmol·m⁻²·s⁻¹),设置光照强度分别为 0、20、50、100、200、500、1 000、1 500、2 000、2 500 μmol·m⁻²·s⁻¹。大气温度(25±1)℃,仪器自动记录净光合速率(Pn)、气孔导度(Gs)、胞间 CO₂ 浓度(Ci)和蒸腾速率(Tr)等光合生理参数。

1.5 光响应特性研究方法

绘制不同施肥量下玉米幼苗叶片的光合速率的光响应曲线(PAR-Pn)(图 1),根据实测数据的走势估计光饱和点(LSP, μmol·m⁻²·s⁻¹)、最大净光合速率(Pn_{max}, μmol·m⁻²·s⁻¹)。采用传统的弱光下(PAR≤200 μmol·m⁻²·s⁻¹) PAR 与 Pn 的线性回归法计算初始量子效率(α, mol·mol⁻¹),光补偿点(Pn 为 0 时的 PAR, I_c, μmol·m⁻²·s⁻¹)和暗呼吸速率(PAR 为 0 时的 Pn, R_d, μmol·m⁻²·s⁻¹)。

1.5.1 光响应模型优选方法 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,以及最大光合速率(Pn_{max})、表观量子效率(φ_c)、光饱和点(LSP)和光补偿点(I_c)等各种生理参数表达式见表 2。

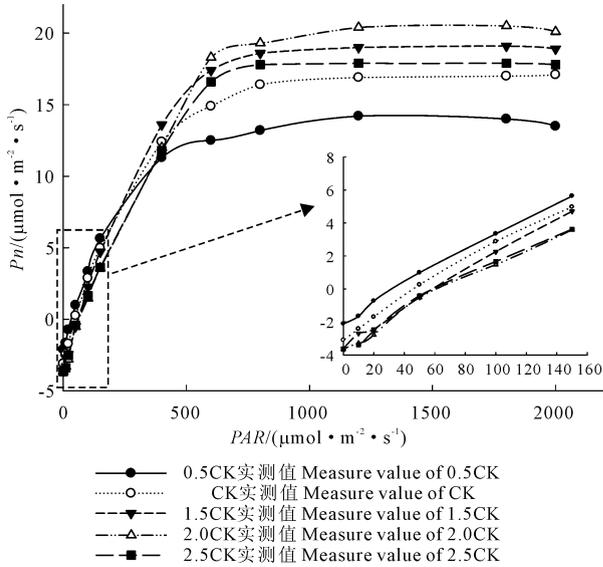


图 1 不同施肥水平下玉米叶片净光合速率光响应曲线

Fig.1 Photosynthetic rate - light response curves of maize leaves under different amount of fertilization

1.5.2 光响应特性研究方法 光合速率光响应曲线($Pn - light$)、胞间 CO_2 光响应曲线($Gi - light$)、蒸腾速率光响应曲线($Tr - light$)和气孔导度光响应曲

线($Gs - light$)均采用由 1.5.1 中优选的模型进行模拟绘制,并分析不同施肥量下的玉米苗期叶片光响应特性。

1.6 统计分析方法

用 SPSS、Sigmaplot 软件对光合速率光响应数据进行拟合及绘图。

2 结果与分析

2.1 施肥条件下玉米苗期叶片光响应模型的优选

图 1 为实测的玉米叶片净光合速率的光响应曲线。由图可知,在不同的施肥水平下,随着光合有效辐射(PAR)的增大,玉米叶片的光合速率(Pn)呈线性增加($PAR \leq 600 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$),称为诱导期初期。在随后的诱导后期,玉米叶片的光合速率(Pn)增加趋势较为缓慢,当达到光饱和点(LSP)后其 Pn 随着 PAR 的增加而缓慢降低,表明发生了光抑制现象,但不同的施肥水平下其变化幅度不同。从图 1 来看,施肥量为 0.5CK 时,玉米叶片净光合速率最低;施肥量为 2.0CK 时,玉米叶片净光合速率最高;净光合速率由低到高的施肥量顺序为 $0.5CK < CK < 2.5CK < 1.5CK < 2.0CK$,施肥量过高(2.5CK)或过低(0.5CK)时的净光合速率均低于适中的施肥水平(1.5CK和2.0CK)。由表3可见,与对照施肥量

表 2 三种模型的数学表达式及参数

Table 2 Mathematic expression of three models and their parameters

项目 Item	直角双曲线模型 ^[1-3] Rectangular hyperbolic model	非直角双曲线模型 ^[1-3] Nonrectangular hyperbolic model	直角双曲线修正模型 ^[1-3] Modified model of rectangular hyperbola
数学表达式 Mathematic expression	$Pn(I) = \frac{\alpha Pn_{max}}{\alpha I + Pn_{max}} - R_d$	$Pn(I) = \frac{\alpha I + Pn_{max} - \sqrt{(\alpha I + Pn_{max})^2 - 4I\alpha k Pn_{max}}}{2k} - R_d$	$Pn(I) = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} - R_d$
参数说明 Parameter specification	$Pn(I)$ - 光合速率; α - 初始量子效率; Pn_{max} - 光饱和时最大光合速率; R_d - 暗呼吸速率; I - 光合有效辐射强度。	k - 非直角双曲线的曲角; 其它参数的意义同前。	β - 修正系数; γ - 初始量子效率与植物最大光合速率之比,即 $\gamma = \alpha / Pn_{max}$; 其它参数的意义同前。
植物在光补偿点处的量子效率(φ_c) Quantum efficiency of plants in the light compensation point	$\varphi_c = \frac{\alpha Pn_{max}^2}{(\alpha I_c + Pn_{max})^2}$	$\varphi_c = \frac{\alpha}{2k} \left[1 - \frac{(\alpha I_c + Pn_{max}) - 2k Pn_{max}}{\sqrt{(\alpha I_c + Pn_{max})^2 - 4k\alpha I_c Pn_{max}}} \right]$	$\varphi_c = \alpha \frac{1 + (\gamma - \beta) I_c - \beta \gamma I_c^2}{(1 + \gamma I_c)^2}$
参数说明 Parameter specification	I_c - 为植物的光补偿点; φ_c 、 α 、 Pn_{max} 参数的意义同上。	I_c 、 φ_c 、 α 、 Pn_{max} 、 k 参数的意义同前。	I_c 、 φ_c 、 α 、 β 参数的意义同前。
光补偿点(I_c) Light compensation point	$I_c = \frac{R_d \times Pn_{max}}{\alpha (Pn_{max} - R_d)}$ 直线 $y = Pn_{max}$ 与弱光下的线性方程相交,交点所对应 X 轴的数值即光饱和点 LSP 。	$I_c = \frac{R_d \times Pn_{max} - kR_d^2}{\alpha (Pn_{max} - R_d)}$ 直线 $y = Pn_{max}$ 与弱光下的线性方程相交,交点所对应 X 轴的数值即光饱和点 LSP 。	——

表 3 玉米叶片光合作用光响应参数实测值与模型拟合值

Table 3 Comparison of the measured date of photosynthesis-light response parameters of maize leaves and results fitted by 3 models

模型 Model	处理 Treatment	Pn_{max}	α	I_c	LSP	R_d	Φ_c	R^2
实测值 Measured data	0.5CK	14.200	0.008	16.257	1285.000	2.120	—	—
	CK	18.300	0.010	26.595	1675.000	3.110	—	—
	1.5CK	19.100	0.011	30.963	1830.000	3.620	—	—
	2.0CK	20.500	0.012	34.751	1820.000	3.650	—	—
	2.5CK	17.900	0.011	29.484	1790.000	3.650	—	—
直角双曲线模型 Rectangular hyperbola modea	0.5CK	18.824	0.101	30.483	366.960	2.646	0.075	0.991
	CK	24.351	0.105	40.155	441.293	3.594	0.076	0.992
	1.5CK	28.068	0.112	47.042	456.629	4.436	0.079	0.984
	2.0CK	30.737	0.098	55.397	526.897	4.614	0.071	0.982
	2.5CK	27.096	0.102	53.285	478.433	4.527	0.071	0.981
非直角双曲线模型 Non-rectangular hyperbola model	0.5CK	16.634	0.025	85.769	760.919	2.091	0.027	0.999
	CK	20.967	0.059	49.886	445.556	2.915	0.063	0.986
	1.5CK	23.083	0.054	62.505	507.367	3.332	0.057	0.999
	2.0CK	23.853	0.042	77.038	649.201	3.224	0.046	0.998
	2.5CK	21.537	0.043	74.682	583.038	3.193	0.045	0.997
直角双曲线修正模型 Modified model of rectangular hyperbola	0.5CK	14.203	0.078	32.100	1299.500	2.311	0.070	0.996
	CK	17.518	0.080	45.993	1387.048	3.225	0.074	0.994
	1.5CK	20.016	0.078	54.633	1306.865	3.863	0.070	0.998
	2.0CK	21.515	0.065	66.053	1362.095	3.955	0.060	0.998
	2.5CK	19.025	0.069	63.224	1303.119	3.926	0.062	0.995

CK 的 I_c 值相比,以施肥量不足(0.5CK)的光补偿点 (I_c)下降幅度最大,下降 38.87%,相应的最大净光合速率(Pn_{max})和暗呼吸速率(R_d)分别下降 22.40% 和 31.83%。施肥过量(0.5CK)、施肥量适中(1.5CK 和 2.0CK)光补偿点 (I_c)分别上升 10.86%、16.42% 和 30.67%,相应的最大净光合速率(Pn_{max})和暗呼吸速率(R_d)分别上升 17.36%、16.40% 和 17.36%。方差分析表明,随着 PAR 的增加,适中的施肥水平 (1.5CK 和 2.0CK)下 Pn 、 I_c 和 R_d 与施肥量过高 (2.5CK)或过低(0.5CK)下 Pn 的差异性均达到极显著水平($P < 0.01$)。说明适中的施肥水平能够在促进玉米叶片气孔开放,控制叶片的蒸腾速率,提高叶绿素对光能的吸收利用能力,从而提高叶片的净光合速率,过量或少施肥都会抑制叶绿素对光能的吸收利用,加剧强光下玉米光合作用的光抑制现象,而且会造成氮磷元素的流失和农业生态环境的污染与破坏。

用直角双曲线模型、非直角双曲线模型和直角双曲线修正模型分别对玉米叶片光合作用光响应过程及其光合特征参数进行拟合,拟合结果见表 3、图 2~图 4。

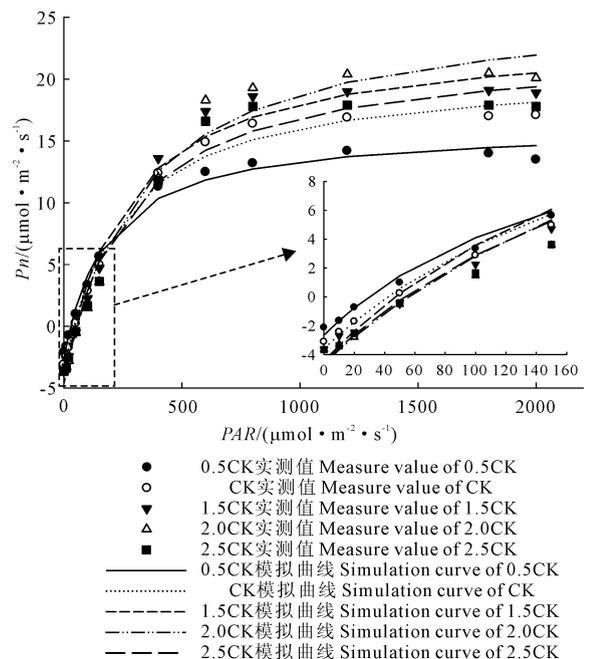


图 2 直角双曲线模型对玉米叶片光合速率光响应曲线的模拟

Fig.2 Photosynthetic rate - light response curves of maize leaves by simulation of rectangular hyperbolic model under different amount of fertilization

由直角双曲线模型拟合的玉米叶片的光响应曲线(图 2)可以看出,玉米叶片净光合速率 P_n 变化趋势是先随光合有效辐射 (PAR) 增强而迅速增大。由图 2 还可知,拟合曲线与测量点符合程度较差。拟合出的曲线变化趋势与实测值有一定的差距,即在 $1\ 200\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 至 $2\ 000\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 之间,实测值呈现下降趋势,直角双曲线模型拟合值一直是上升状态,拟合出的曲线是随着 PAR 增强而增大,与实测值差异较大的结果在其它作物的拟合中也存在^[27-28]。这种情况的出现是由于直角双曲线模型所用方程是一个没有极值的函数,根据该方程所得的净光合速率是随着光强增大而增大的,这一点从图 2 可以看出,所以不会出现“下降”的情况,导致该模型难以很好地拟合当净光合速率随光强增强而减小的情况^[27-29]。

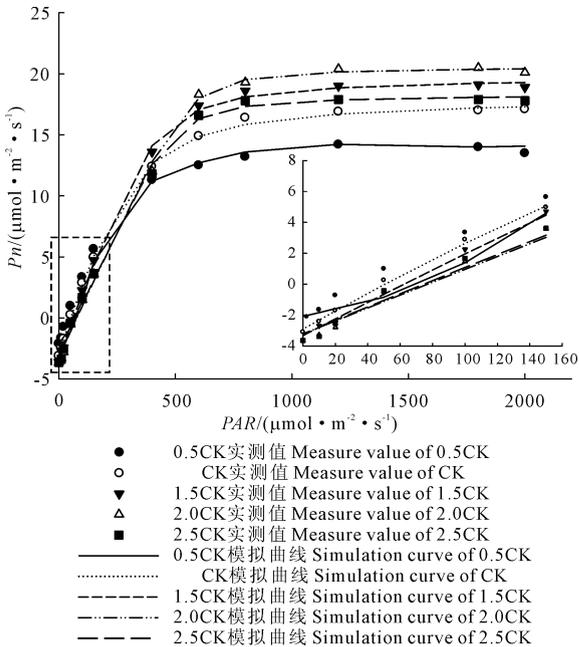


图 3 非直角双曲线模型对玉米叶片光合速率光响应曲线的模拟

Fig.3 Photosynthetic rate - light response curves of maize leaves by simulation of non-rectangular hyperbolic model under different amount of fertilization

图 3 表明非直线双曲线模型拟合玉米叶片光响应的效果较为理想,较直角双曲线模型更接近实测值。在低光强下, P_n 变化迅速呈直线上升趋势,当达到光饱和点 (LSP) 后其 P_n 随着 PAR 的增加基本不变。 $P_{n\max}$ 、 α 、 I_c 及 R_d 等的实测值与拟合值差异性均不显著 ($P > 0.05$), 拟合模型的决定系数也高于直角双曲线模型(表 3), 但 LSP 的拟合值偏小, 与实测值差异性极显著 ($P < 0.01$), I_c 的拟合值偏大,

与实测值差异性极显著 ($P < 0.01$)。该模型同样也不能很好地拟合曲线到达光饱和点后随 PAR 增加而下降的趋势。

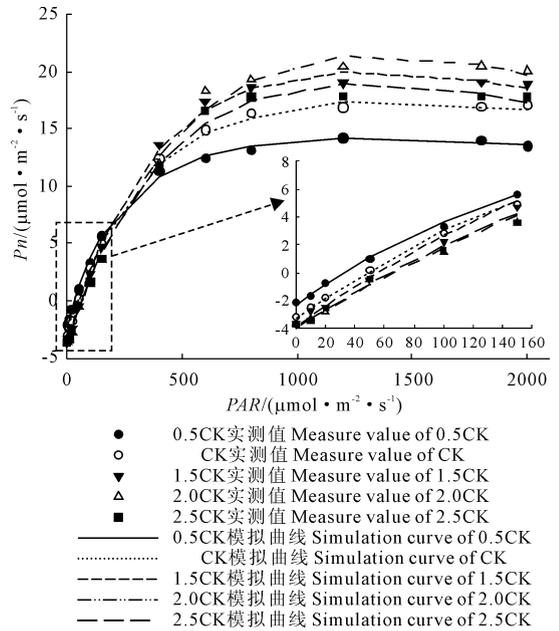


图 4 直角双曲线修正模型对玉米叶片光合速率光响应曲线的模拟

Fig.4 Photosynthetic rate - light response curves of maize leaves by simulation of modified rectangular hyperbolic model under different amount of fertilization

由直角双曲线修正模型拟合的玉米叶片光响应曲线可以看出(图 4), 该模型对各施肥水平下光响应曲线的拟合趋势, 均呈现 P_n 随 PAR 增大而先“上升”后“下降”的规律, 出现了植物光合作用的光抑制现象。对比实测点与由直角双曲线修正模型拟合点可知, 拟合与实测点符合得非常好, 这几个拟合的光响应曲线的决定系数 $R^2 > 0.99$ (表 3)。结合表 3 可以看出, 直角双曲线修正模型拟合的最大光合速率 ($P_{n\max}$) 更接近实测值, 根据方差分析, 直角双曲线修正模型的拟合值与实测值之间的差异性均不显著 ($P > 0.05$), 克服了直角双曲线模型和非直角双曲线模型拟合光响应曲线时 $P_{n\max}$ 远大于实验实测值的缺点, 同时, 解决了直角双曲线模型和非直角双曲线模型无法计算光饱和点的缺憾。

根据表 3, 对比三种模型对各施肥水平下光合参数 $P_{n\max}$ 、 I_c 、 LSP 的拟合值与实测值, 直角修正模型的拟合值分别比实测值升高或降低了 0.82% ~ 3.97%、7.41% ~ 40.15% 和 6.22% ~ 26.87%, 非直角双曲线模型的拟合值比实测值升高或降低了 2.68% ~ 9.45%、3.23% ~ 89.07% 和 51.44% ~ 78.12%, 而直角双曲线模型的拟合值比实测值升高

或降低了 18.14% ~ 34.35%、11.38% ~ 189.95%、44.69% ~ 73.60%，方差分析表明，修正模型对以上 3 个参数拟合值与实测值间的差异性均不显著，而非直角双曲线模型和直角双曲线模型对 LSP 拟合值均比实测值偏小，与实测值间的差异性达到了显著水平 ($P < 0.05$)，对以上 3 个参数的拟合中，以修正模型效果为最好，其次是非直角双曲线模型。对 α 和 R_d 的拟合中，3 种模型的拟合值均大于实测值，但差异性不显著 ($P > 0.05$)。

2.2 不同施肥量对玉米苗期叶片光响应特性的影响

气孔控制着植物体与外界环境的水、气交换；胞间 CO_2 浓度有助于提高叶肉细胞羧化效率；蒸腾作用是植物水循环的动力，而且当蒸腾作用正常进行时，气孔开放，有利于 CO_2 进入叶片进行光合作用。根据 2.1 的研究结果，采用直角双曲线修正模型对玉米苗期叶片气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率的光响应曲线进行模拟，进一步对不同施肥量下玉米苗期叶片光合作用状态进行分析，结果如图 5 ~ 图 7。

从图 5 ~ 图 7 可知，与习惯施肥量水平 CK 相比，施肥水平 1.5CK 和 2.0CK 下的气孔导度较高，有利于 CO_2 进入叶片进行光合作用，并促进玉米蒸腾作用，提高叶片的光合速率。施肥量为 0.5CK 和

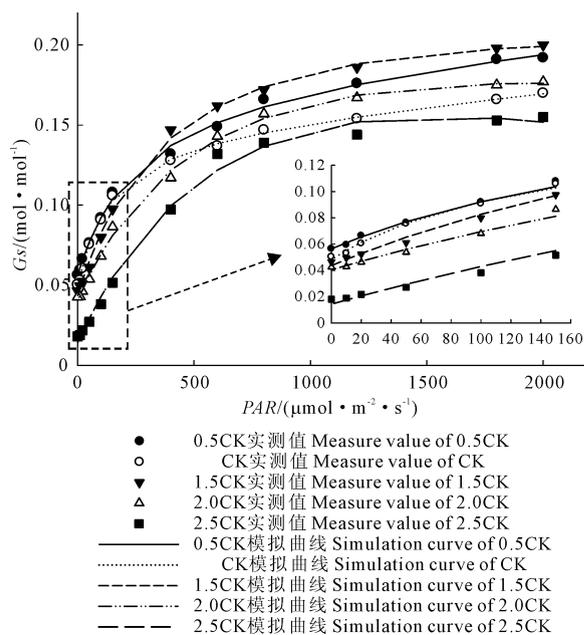


图 5 直角双曲线修正模型对不同施肥量下玉米叶片气孔导度光响应曲线的模拟

Fig.5 Stomatal conductance – light response curves of maize leaves by simulation of modified rectangular hyperbolic model under different amount of fertilization

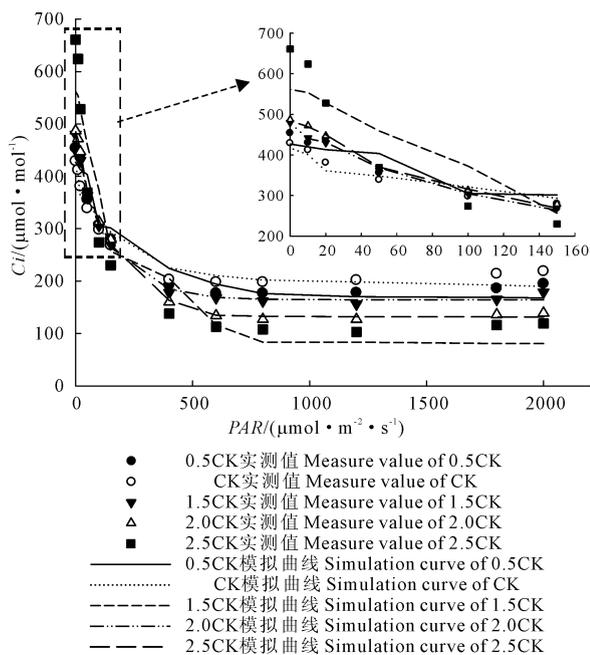


图 6 直角双曲线修正模型对不同施肥量下玉米叶片胞间 CO_2 浓度光响应曲线的模拟

Fig.6 Intercellular CO_2 concentration – light response curves of maize leaves by simulation of modified rectangular hyperbolic model under different amount of fertilization

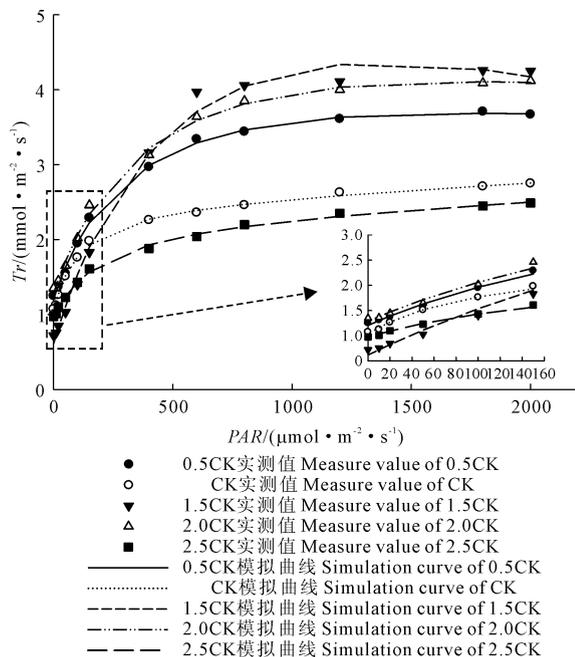


图 7 直角双曲线修正模型对不同施肥量下玉米叶片蒸腾速率光响应曲线的模拟

Fig.7 Transpiration rate – light response curves of maize leaves by simulation of modified rectangular hyperbolic model under different amount of fertilization

2.5CK 时的气孔导度、蒸腾速率、净光合速率和胞间 CO_2 浓度水平明显低于适中的施肥水平 (CK、1.5

CK、2.5CK),说明施肥不足及过量会导致气孔阻力上升,光合速率降低,进而导致胞间 CO_2 浓度的下降;另外施肥不足及过量会导致玉米叶片气孔密度变小,叶片的保水能力变差,降低叶片的蒸腾速率^[30]。

3 讨 论

在对 3 种模型的模拟效果及参数进行比较研究表明,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均能较好地对玉米苗期叶片光响应曲线进行拟合。从决定系数比较来看,拟合的光合参数与实测值相近 ($R^2 > 0.9$),拟合效果优劣排序为直角双曲线修正模型 > 非直角双曲线模型 > 直角双曲线模型。可见,在光饱和、非光饱和及光抑制情况下,直角双曲线修正模型和非直角双曲线模型均能较好地对玉米苗期叶片光响应曲线进行模拟,这与多数研究结果相似^[25,30]。直角双曲线模型和非直角双曲线模型的曲线均为一条渐近线,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^[31]。

有研究认为,自然环境下长势良好的植物的 α 一般为 $0.04 \sim 0.07 \text{ mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ^[32],非直角双曲线模型、直角双曲线修正模型以及直角双曲线模型拟合的 α 随施肥量的增加呈现先增加后降低的趋势^[33-34]。 α 值的高低与其叶片光能转化效率呈正比,本研究认为在氮、磷、钾素营养不足及过量的情况下,玉米苗期叶片光能转化效率降低,导致 α 降低,在施肥适量的情况下,玉米光合作用受抑制的程度有所降低, α 随之升高,因此,这三种模型拟合的 α 较为合理。

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^[11,13,28]。本研究结果表明,非直角双曲线模型拟合的 Pn_{\max} 较实测值略高,而直角双曲线模型拟合的 Pn_{\max} 较实测值明显偏高,直角双曲线修正模型对各施肥处理的 Pn_{\max} 拟合值均与实测值最为接近。

直角双曲线模型和非直角双曲线模型无法准确拟合光饱和点 LSP,两种模型拟合的 LSP 与实测值偏差均较大,直角双曲线修正模型对各施肥处理的 LSP 拟合较接近实测值。3 种模型拟合的光补偿点 I_c 相差较大,其中非直角双曲线模型拟合的 I_c 值均明显偏高,直角双曲线模型和直角双曲线修正模型的 I_c 拟合结果比实测值略大。总之,以直角双曲线修正模型对不同复合肥施肥量下玉米叶片的光响应参数的估计更准确,拟合值较符合植物实际的生理

情况,且该模型的决定系数也是三种曲线最高的 ($R^2 > 0.994$)。

直角修正模型中的光抑制项 β 和光饱和项 γ 对光响应曲线的弯曲度有一定的影响, γ 一定时,光响应曲线的弯曲程度随 β 增大而增大;相反, β 一定时, γ 越大,光响应曲线的弯曲程度越大^[35-36]。本研究中,施肥不足及过量施肥时光响应曲线的弯曲度大于适量施肥量,施肥不足及过量施肥(0.5CK 和 2.5CK)时 β 值大于适量施肥量(CK、1.5CK 和 2.0 CK)时的 β 值,而 β 值越低,玉米苗期叶片越不容易受到光抑制,说明施用适量肥料可以提高玉米叶片抵御光抑制的能力;相应的施肥不足及过量施肥时 γ 值小于适量施肥量时的 γ 值,且对应饱和光强的值也较小, γ 值越大,植物就越容易发生光饱和现象,对应饱和光强的值就越小,这一点符合实际情况。

4 结 论

1) 从光响应曲线总体分析结果来看,随着施肥水平的提高,苗期玉米叶片光合性能明显提升,光抑制程度减轻,这 5 个参数 Pn_{\max} 、 α 、 I_c 、LSP 和 R_d 均升高;在施肥量不足和过量时,苗期玉米叶片光合性能明显受到抑制。

2) 在对 3 种模型的模拟效果以及参数信息对比研究表明,直角双曲线修正模型能较好地对玉米光响应曲线进行拟合,拟合的光合参数与实测值相近;相比较而言,直角双曲线模型的拟合曲线为一条渐近线,没有极值,不能较好地反映光响应特征;非直角双曲线模型的拟合曲线较直角双曲线模型更接近实测值,但 LSP 的拟合值偏小,与实测值差异性显著 ($P < 0.05$),同样该模型也不能很好地拟合曲线到达光饱和点后随 PAR 增加而下降的趋势。

3) 在玉米苗期合理施用复合肥能提高玉米生育前期的净光合速率和叶绿素含量,延长较高的光合的持续期,过量及不足的复合肥会降低玉米的气孔导度和蒸腾速率。

4) 根据研究,建议干热河谷紫色土区玉米适宜复合肥施肥量为 $1.12 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ ($\text{N} - \text{P}_2\text{O}_5 - \text{K}_2\text{O} = 0.190 - 0.190 - 0.190 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$) 和 $1.49 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$ ($\text{N} - \text{P}_2\text{O}_5 - \text{K}_2\text{O} = 0.253 - 0.253 - 0.253 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$)。

参 考 文 献:

- [1] 叶子飘. 光合作用对光响应新模型及其应用[J]. 生物数学学报, 2008, 23(4): 710-716.
- [2] 郎 莹, 张光灿, 张征坤, 等. 不同土壤水分下山杏光合作用光

- 响应过程及其模拟[J].生态学报,2011,16(31):4599-4508.
- [3] 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.
- [4] 杨玉画,褚清河,杜慧玲.施肥比例及施肥量对玉米吸肥的影响及增产机理[J].山西农业科学,2004,32(4):33-36.
- [5] 盛晋华,刘克礼.不同营养条件下春玉米光合性能与产量分析[J].内蒙古农业科技,1999,10(5):9-12.
- [6] 张秋英,刘晓冰,金剑,等.水肥耦合对玉米光合特性及产量的影响[J].玉米科学,2001,9(2):64-67.
- [7] 李潮海,刘奎,周苏政,等.不同施肥条件下夏玉米光合对生理生态因子的响应[J].作物学报,2002,28(2):265-269.
- [8] 战秀梅,韩晓日,王帅,等.高产施肥条件下玉米的光合特性研究[J].杂粮作物,2008,28(4):251-254.
- [9] Miko U F K, Graham D F. Investigation of the CO₂ dependence of quantum yield and respiration in eucalyptus pauciflora[J]. Plant Physiology, 1987,83(4):1032-1036.
- [10] Wullschlegel S D. Biochemical limitation to carbon assimilation in C₃ plants-A retrospective analysis of A/Gi curves from 109 species[J]. Journal of Experimental Botany, 1993,44:907-920.
- [11] 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.
- [12] Thornley J H M. Dynamic model of leaf photosynthesis with acclimation to light and nitrogen[J]. Annals of Botany, 1998,81:431-430.
- [13] 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.
- [14] 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,2005,121(8):76-79.
- [15] 段爱国,张建国.光合作用光响应曲线模型选择及低光强属性界定[J].林业科学研究,2009,22(6):765-771.
- [16] 陈根云,俞冠路,陈悦,等.光合作用对光和二氧化碳响应的观测方法讨论[J].植物生理与分子生物学学报,2006,32(6):691-696.
- [17] 付为国,李萍萍,卞新民,等.镇江北固山湿地芦苇光合日变化的研究[J].西北植物学报,2006,26(3):496-501.
- [18] 高峻,孟平,吴斌,等.杏一丹参林药复合系统中丹参光合和蒸腾特性的研究[J].北京林业大学学报,2006,28(2):64-67.
- [19] Evans J G, Jakobsen I, Ögren E. Photosynthetic light-response curves. 2. Gradients of light absorption and photosynthetic capacity [J]. Planta, 1993,189:191-200.
- [20] Kyei-Boahen S, Lada R, Astatkie T, et al. Photosynthetic response of carrots to varying irradiances[J]. Photosynthetica, 2003,41:1-5.
- [21] Leakey A D B, Uribelarrea M, Ainsworth E A, et al. Photosynthesis, productivity, and yield of maize are not affected by open-air elevation of CO₂ concentration in the absence of drought[J]. Plant Physiology, 2006,140:779-790.
- [22] Yu Q, Zhang Y Q, Liu Y F, et al. Simulation of the stomatal conductance of winter wheat in response to light, temperature and CO₂ changes[J]. Annals of Botany, 2004,93:435-441.
- [23] 胡昌浩,潘子龙.夏玉米同化产物积累与养分吸收分配规律的研究[J].中国农业科学,1982,15(1):56-64.
- [24] 董树亭,高荣岐,胡昌浩,等.玉米花粒期群体光合性能与高产潜力研究[J].作物学报,1997,23(3):318-325.
- [25] 王帅,韩晓日,战秀梅,等.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.
- [26] 杨丹,熊东红,翟娟,等.元谋干热河谷冲沟形态特征及其成因[J].中国水土保持科学,2012,10(1):38-45.
- [27] 张中峰,黄玉清,莫凌,等.岩溶植物光合光响应曲线的两种拟合模型比较[J].武汉植物学研究,2009,27(3):340-344.
- [28] 朱永宁,张玉书,纪瑞鹏,等.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.
- [29] Evans J G, Jakobsen I, Ögren E. Photosynthetic light-response curves 2. Gradients of light absorption and photosynthetic capacity [J]. Planta, 1993,189:191-200.
- [30] 王帅.长期不同施肥对玉米叶片光合作用及光系统功能的影响[D].沈阳:沈阳农业大学,2014.
- [31] Yu Q, Zhang Y Q, Liu Y F, et al. Simulation of the stomatal conductance of winter wheat in response to light, temperature and CO₂ changes[J]. Annals of Botany, 2004,93:435-441.
- [32] 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.
- [33] Ye Z P. Nonlinear optical absorption of photosynthetic pigment molecules in leaves[J]. Photosynthesis Research, 2012,112(1):21-37.
- [34] Gardian Z, Tich J, Vcha F. Structure of PSI, PSII and antenna complexes from yellow-green alga Xanthonea debile[J]. Photosynthesis Research, 2011,108(1):25-32.
- [35] 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.
- [36] 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.