

doi:10.6041/j.issn.1000-1298.2019.11.017

宁夏引黄灌区滴灌玉米穗位叶光响应特征研究

贾彪 贺正

(宁夏大学农学院, 银川 750021)

摘要: 为提高宁夏引黄灌区滴灌水肥一体化下玉米光响应生理参数的计算精度, 探讨玉米吐丝期光合响应机制及光合响应特征, 以天赐 19 为试验材料, 设置 6 个施氮水平, 采用 Li-6400XT 型光合仪测定了 2017—2018 年玉米吐丝期穗位叶的光响应曲线。选用直角双曲线修正模型等 4 种常用模型对滴灌玉米光响应过程进行拟合分析, 评价和筛选出不同氮素水平下玉米吐丝期最优模型, 并利用最优模型计算玉米光响应参数。结果表明, 4 种模型拟合精度存在差异, 且直角双曲线、非直角双曲线和指数模型对氮亏缺处理(N0)的光响应曲线拟合度差, 直角双曲线修正模型对各处理拟合度最高, 可作为最优模型对玉米吐丝期光响应参数进行计算。玉米光合能力随施氮量增加呈先增后减趋势, 光补偿点、光饱和点、最大净光合速率、表观量子效率、暗呼吸速率在施氮 360 kg/hm² (N4) 条件下玉米穗位叶的光响应参数均高于其他处理, 在 450 kg/hm² (N5) 条件下出现下降趋势, 但降幅较小。由此可见, 利用光合参数可判断玉米吐丝期的氮素营养状况, 调控滴灌玉米最佳施氮量, 提高滴灌玉米光合能力, 进而提高产量。

关键词: 玉米; 穗位叶; 氮素; 光响应模型; 光响应特征; 引黄灌区

中图分类号: S127 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1298(2019)11-0153-08

Photoresponse Characteristics of Spike Leaves of Maize in Ningxia Yellow River Irrigation Area

JIA Biao HE Zheng

(School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan 750021, China)

Abstract: The objectives were to enhance calculation accuracy of physiological parameters of photoresponse, and assess photosynthesis mechanism and characteristics of maize under fertigation of drip irrigation in Ningxia Yellow River Irrigation Area. Using Tianci-19 (TC19) as experiment materials, the photoresponse curves of spike leaves of maize were measured by Li-6400XT gas exchange system under six nitrogen rates at silking stage of maize from 2017 to 2018. The rectangular hyperbola modified model and other four kinds of common models were used to analyze photoresponse process of spike leaves of maize, with the aim of evaluating and selecting optimal model to calculate the photoresponse parameters of maize. The results showed that there were differences in the fitting accuracy of the four models, and the right angle hyperbolic, non-orthogonal hyperbola and exponential models had poor fit to the nitrogen-deficient (N0) photoresponse curve, and the rectangular hyperbola modified model had the highest fitting degree to each rate which was used as the optimal model to calculate the photoresponse parameters of maize at silking stage. The photosynthesis ability of maize was increased and then decreased with the increase of nitrogen rates. The photoresponse parameters (compensation point, light saturation point, maximum net photosynthesis rate, apparent quantum efficiency and dark respiration rate) of N4 (360 kg/hm²) were all higher than those of other nitrogen rates, and there was a slight decreasing trend in N5 (450 kg/hm²). The conclusions can be drawn that the rectangular hyperbola modified model can be used to calculate the photoresponse parameters of maize, so as to diagnose the nitrogen nutrition status, regulate the optimal nitrogen application rate, improve the photosynthetic capacity at silking stage, and enhance the yield of maize.

Key words: maize; spike leaf; nitrogen; photoresponse model; photoresponse characteristics; Yellow River Irrigation Area

收稿日期: 2019-03-15 修回日期: 2019-06-02

基金项目: 国家自然科学基金项目(31560339)、宁夏高等学校科研项目(NGY2017025)、宁夏自然科学基金项目(2019AAC03068)、宁夏回族自治区科技重大专项(2018BBF0200404)、宁夏区重点研发计划项目(2018BBF02018)和宁夏大学草学一流学科建设项目(NXYLXK2017A01)

作者简介: 贾彪(1979—),男,副教授,博士,主要从事农业信息技术与精准农业研究,E-mail: jiabiao2008@163.com

0 引言

光合作用是作物生长发育的基础,玉米在不同生长条件下对光具有不同响应特征^[1],通过光合光响应特征可有效掌握玉米光合机构的运转状况^[2-3]。光响应曲线则描述了不同光强条件下光与净光合速率之间的关系,通过光响应曲线模型对光响应曲线进行拟合,进一步计算光响应参数,可反映植物生理过程和得到对生态环境变化响应的重要光合生理参数^[4-6]。为定量研究玉米净光合速率(P_n)对光合有效辐射(P_{AR})的响应,前人已建立了诸多光响应曲线模型^[7-8],目前较为通用的模型有直角双曲线模型、非直角双曲线模型、直角双曲线修正模型和指数模型4种^[9-12],通过这4种模型拟合 P_{AR} 和 P_n 间的动态变化关系,进一步分析计算可得到重要的光合生理参数,但模型参数计算的准确性主要取决于研究对象所选模型的类型。

植株氮浓度增加可调节光合色素结构、改善最大量子产率、减少非光化学猝灭,适量施氮肥可延迟植株叶片衰老、维持较高的光合速率^[13]。关于氮素与玉米光合作用的关系,目前已有大量报道^[14-17],但国内主要集中在东北地区,探讨玉米在干旱胁迫

^[18]、不同光质^[19]及不同叶位^[20]等条件下与光响应曲线的动态关系,而西北宁夏引黄灌区,基于水肥一体化技术的玉米光响应曲线关系及模型的适用性研究报道较少。本研究以宁夏引黄灌区主栽品种天赐19为研究对象,探讨在滴灌随水施肥条件下,追施不同氮素后玉米吐丝期其穗位叶光合作用及光响应特征,选取直角双曲线模型、非直角双曲线模型、直角双曲线修正模型和指数模型作为光响应曲线拟合模型,对不同施氮量下玉米光响应曲线进行拟合,分析比较模型的差异,确定不同氮素水平玉米吐丝期最优光响应曲线模型,并计算拟合出相应的光响应参数,为宁夏引黄灌区玉米光氮匹配和光合高效利用提供参考。

1 材料与方 法

1.1 试验地概况

试验1于2017—2018年在宁夏回族自治区平吉堡农场(38°26'42"N,106°1'45"E)进行,田间土壤类型为淡灰钙土,肥力中等。试验2于2018年在宁夏大学教学实验农场(38°13'3"N,106°14'12"E)进行,田间土壤类型为灌淤土,土壤肥力中等偏上。前茬作物均为玉米,0~20 cm土层肥力见表1。

表1 土壤基础肥力

Tab.1 Foundation fertility of soil

试验地	年份	有机质	全氮	全磷	碱解氮	速效磷	速效钾	pH值
		质量比/ (g·kg ⁻¹)	质量比/ (g·kg ⁻¹)	质量比/ (g·kg ⁻¹)	质量比/ (mg·kg ⁻¹)	质量比/ (mg·kg ⁻¹)	质量比/ (mg·kg ⁻¹)	
平吉堡农场	2017	11.45	0.80	0.51	37.37	19.04	102.52	8.12
	2018	12.82	0.75	0.48	36.82	17.37	95.31	7.65
宁夏大学农场	2018	14.83	0.92	0.53	39.44	20.63	111.25	8.57

1.2 试验设计

试验1:设置6个施氮水平,分别为0(N0)、90(N1)、180(N2)、270(N3)、360(N4)、450 kg/hm²(N5),随机区组设计,3次重复,共18个小区,小区面积66 m²(15 m×4.4 m),采用机械播种,宽窄行种植模式,宽行距70 cm,窄行距40 cm,株距20 cm。供试肥料均为水溶肥,其中氮肥为尿素(46% N),采用水肥一体化滴灌模式施入,遵循“随水施肥,少量多次”原则^[21-22],结合宁夏当地滴灌玉米推荐施肥模式,全生育期施肥8次,分别于苗期1次、拔节期3次、抽雄吐丝期1次、灌浆期3次。各生育时期施肥量分别占总施肥量的10%、45%、20%、25%。磷肥为磷酸二氢钾(52% P₂O₅,34% K₂O),钾肥为硫酸钾(52% K₂O),作为基肥采用秋季整地全层施肥一次性施入^[23],用量分别为138 kg/hm²和120 kg/hm²。试验品种为天赐19(TC19),中晚熟型

杂交种,生育期137 d左右,半紧凑株型。于4月底播种,9月底收获。

试验2:田间设计、供试品种、灌水施肥等同试验1。

本研究选试验1进行模型拟合,试验2对模型进行评价。

1.3 光响应曲线测定

玉米吐丝期的穗位叶光响应曲线采用Li-6400XT型光合仪(Li-Cor,美国)测定,天气晴朗,观测时段09:00—11:30,各小区随机选取3株长势一致植株进行,系统自动记录数据。选择红蓝光源,气体流速为500 μmol/s,叶室内CO₂浓度为(380±2) μmol/mol,叶片温度为(30±3)℃,设置12个梯度 P_{AR} 测定玉米叶片 P_n ,分别为2000、1500、1200、1000、750、500、250、150、100、60、20、0 μmol/(m²·s),最小等待时间和最大等待时间分别为120 s和180 s^[7,11]。

1.4 光响应曲线模型

玉米吐丝期的光响应过程采用 4 种光响应曲线拟合, 拟合方程式为:

直角双曲线模型

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

非直角双曲线模型

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

直角双曲线修正模型

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

指数模型

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

式中 α ——表观量子效率

I ——光量子通量密度, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$

P_{nmax} ——最大净光合速率, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$

R_d ——暗呼吸速率, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$

θ_{max} ——非直角双曲线的凸度, $0 < \theta_{max} < 1$

β ——修正系数

γ ——独立于 P_{AR} 的系数

4 种模型分别简称为模型 I、模型 II、模型 III、

模型 IV。

1.5 数据处理与模型检验

采用 SPSS 22.0 对玉米吐丝期的光响应实测数据进行分析, 采用 Origin 8.5 拟合与作图。选取决定系数 R^2 、均方根误差 R_{MSE} (RMSE) 及平均绝对误差 M_{AE} (MAE) 对模型精度进行评价^[5]。

2 结果与分析

2.1 不同氮素处理下玉米吐丝期穗位叶光响应动态特征

净光合速率在一定程度上能反映作物光合作用的强弱。由图 1 可知, 在玉米吐丝期, 两年间不同氮素处理下玉米穗位叶的光响应曲线随施氮量的变化动态相似。由图 1 能够清晰地看到, 当 $P_{AR} \leq 1500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 不同施氮量下玉米吐丝期 P_n 的光响应变化趋势一致, 穗位叶 P_n 对 P_{AR} 的响应较敏感, 即 P_n 随 P_{AR} 的增加而快速增大, 当 $P_{AR} > 1500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时达到光饱和点, N0 处理下 P_n 呈现较大的下降趋势, 随着 P_{AR} 的增加, 光抑制现象明显。N1、N2、N3 处理净光合速率缓慢上升趋于平稳, N4、N5 处理净光合速率表现出较高的上升趋势, 由此可说明适量施氮可提高玉米吐丝期穗位叶的光合能力。

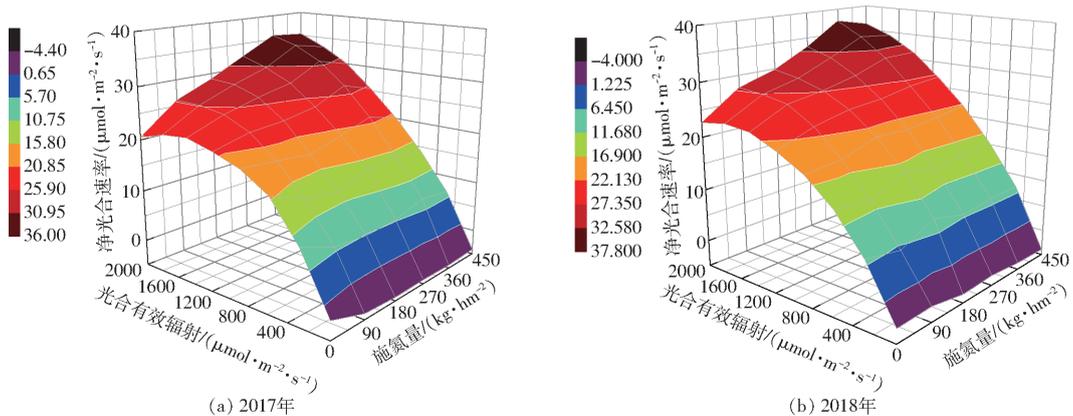


图 1 玉米吐丝期不同施氮量条件下 P_n 对 P_{AR} 响应

Fig. 1 Response of P_n to P_{AR} at silking stage of maize under different N rates

2.2 玉米穗位叶 4 种光响应曲线模型分析与评价

运用 4 种光响应曲线模型对不同氮素处理下滴灌玉米吐丝期穗位叶光响应动态进行拟合。由图 2 可知, 当 $P_{AR} \leq 1200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 4 种光响应曲线模型均呈较好的拟合效果, 拟合精度也较高 (表 2); 当 $P_{AR} > 1200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 模型 I 拟合效果较差, 且高氮处理 (N4 和 N5) 拟合值明显低于实测值, 其他 3 种模型拟合效果相对较好; 当 $P_{AR} > 1500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, 除模型 III 外, 其他 3 种模型拟合值高于实测值, 无法拟合光饱和后的 P_n 变化, 需通过计

算 4 种模型拟合参数值来分析模型拟合的优劣。

由 4 种模型评价参数 R_{MSE} 、 M_{AE} 与 R^2 值 (表 2) 可知, 各氮素处理间模型 I 拟合效果最差, 其他 3 种模型 $R^2 \geq 0.991$, $R_{MSE} \leq 6.553 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, $M_{AE} \leq 3.902\%$, 且模型 III 中各氮素处理 $R_{MSE} \leq 2.617 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, $R^2 \geq 0.994$, 模型拟合度由大到小依次为模型 III、模型 VI、模型 II、模型 I。这说明模型 III 相对拟合优度最高, 拟合效果最佳。

2.3 最优模型检验

采用试验 2 实测值对最优模型 III 进行检验和误

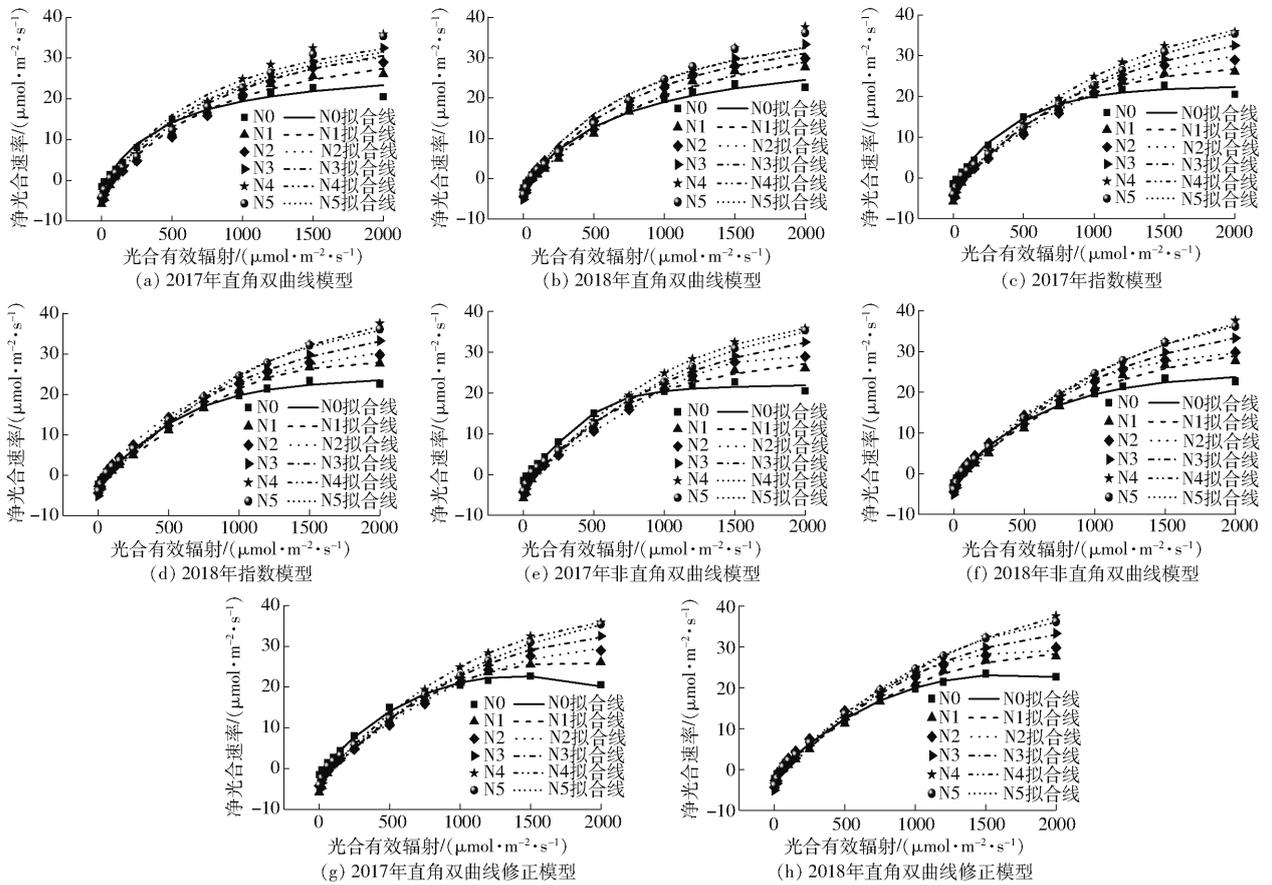


图2 不同氮素处理下4种光响应曲线模型拟合结果

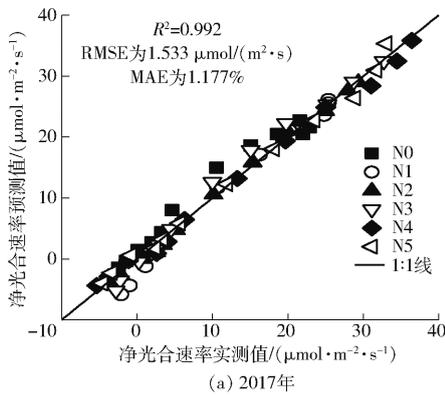
Fig. 2 Fitting results of photo response curves of maize by four models under different N rates

表2 模型拟合度分析

Tab. 2 Fitting analysis of models

模型	处理水平	2017年			2018年		
		$R_{MSE}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$M_{AE}/\%$	R^2	$R_{MSE}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	$M_{AE}/\%$	R^2
直角双曲线模型	N0	1.196	1.006	0.983	0.760	0.589	0.994
	N1	0.628	8.492	0.995	0.941	10.421	0.992
	N2	3.542	17.668	0.982	4.681	18.448	0.975
	N3	1.130	0.933	0.992	1.274	1.027	0.991
	N4	52.438	1.249	0.983	36.774	1.259	0.987
	N5	38.165	1.170	0.982	37.156	1.149	0.983
非直角双曲线模型	N0	0.581	0.385	0.996	0.521	0.438	0.997
	N1	0.610	2.712	0.995	0.146	3.140	0.999
	N2	0.647	0.053	0.996	2.746	0.650	0.991
	N3	0.645	0.514	0.997	0.724	0.592	0.997
	N4	0.317	2.818	0.998	0.625	3.174	0.997
	N5	6.553	0.779	0.992	5.487	0.748	0.998
直角双曲线修正模型	N0	0.436	0.341	0.998	0.324	0.262	0.999
	N1	0.597	1.245	0.996	0.326	0.909	0.997
	N2	2.058	0.789	0.996	1.116	0.883	0.994
	N3	0.696	0.545	0.997	0.741	0.579	0.997
	N4	0.238	1.878	0.999	0.432	1.344	0.998
	N5	2.476	0.721	0.997	2.617	0.685	0.998
指数模型	N0	0.754	0.628	0.993	0.512	0.397	0.997
	N1	0.527	3.902	0.996	0.604	2.029	0.995
	N2	2.880	0.856	0.995	4.940	0.736	0.994
	N3	0.618	0.476	0.998	0.678	0.538	0.997
	N4	0.255	2.422	0.999	0.447	2.366	0.998
	N5	5.046	0.717	0.998	4.021	0.670	0.998

差分析,由 1:1 线可知(图 3),2017、2018 年各施氮量下 P_n 的预测值与实测值 R^2 为 0.992 和 0.993, RMSE 为 1.533、1.532 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, MAE 为



1.177%、1.181%。由此可以看出,模型 III 对宁夏引黄灌区滴灌水肥一体化玉米吐丝期穗位叶的 P_n 拟合精度较高。

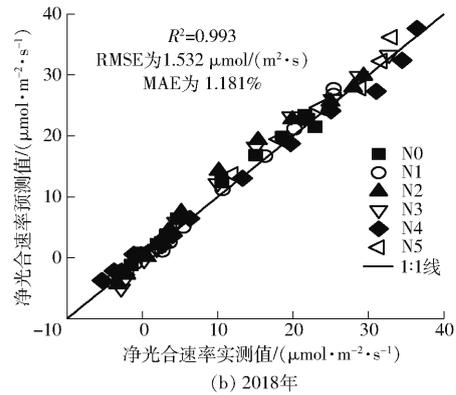


图 3 模型检验

Fig. 3 Model verification

2.4 模型 III 对玉米吐丝期的光响应拟合及特征参数计算

由表 3 可知,两年间最优模型 III 各处理玉米吐丝期光响应曲线参数随施氮量的增加均呈先升后降趋势,其中 N4 处理的净光合速率最大,N5 出现下降趋势,但降幅较小;两年间 N5 处理的最大净光合速率(P_{nmax})、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)、暗

呼吸速率(R_d)和模型表达式参数 α 、 β 、 γ 均低于 N4; P_{nmax} 和 LSP 能反映吐丝期玉米穗位叶最大光合潜力,是衡量玉米吐丝期利用强光能力的一个指标,表 3 各处理 P_{nmax} 在 22.279 ~ 39.472 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 之间。N4 处理的 P_{nmax} 较 N0 提高 70% 左右,N4 处理的光饱和点达到最大值,说明施氮肥有利于提高玉米对强光的适应性及光能利用效率,从而提高 P_n 值。

表 3 最优模型 III 所得光响应参数及模型公式

Tab. 3 Photo response parameters and formula from optimal model III

年份	处理	$P_{nmax}/$ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	LCP/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	LSP/ ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	模型 III 公式参数			
					$R_d/(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$	$\alpha/(\mu\text{mol} \cdot \mu\text{mol}^{-1})$	β	γ
2017	N0	22.279	32.330	1.438×10^3	1.467	0.029	2.46×10^{-4}	5.72×10^{-4}
	N1	26.692	52.006	1.750×10^3	1.500	0.031	3.15×10^{-4}	1.08×10^{-4}
	N2	29.129	85.773	1.932×10^3	2.813	0.031	2.79×10^{-4}	7.40×10^{-5}
	N3	35.894	93.500	2.109×10^3	3.455	0.042	2.40×10^{-5}	6.84×10^{-4}
	N4	38.090	96.618	2.311×10^3	4.148	0.047	1.35×10^{-4}	2.71×10^{-4}
	N5	37.905	94.915	2.264×10^3	2.857	0.043	1.92×10^{-4}	1.2×10^{-5}
2018	N0	23.223	48.118	1.736×10^3	1.787	0.028	2.17×10^{-4}	3.76×10^{-4}
	N1	28.119	54.987	1.815×10^3	1.549	0.037	3.17×10^{-4}	1.43×10^{-4}
	N2	29.651	68.976	1.884×10^3	2.739	0.034	2.23×10^{-4}	2.01×10^{-4}
	N3	36.134	83.111	2.011×10^3	2.824	0.038	2.56×10^{-4}	7.30×10^{-5}
	N4	39.472	102.932	2.461×10^3	3.949	0.051	2.93×10^{-4}	1.50×10^{-4}
	N5	37.915	90.887	2.163×10^3	2.794	0.044	1.87×10^{-4}	7.0×10^{-5}

3 讨论

光合作用是作物获取物质和能量的重要生理过程,氮素又是作物生长吸收最多的矿质元素,对作物器官建成、光合作用、碳/氮关系等有全面影响^[13-17]。研究表明,在不同光环境下,适量施氮可有效延缓玉米叶片衰老,改善玉米叶片光合特性,从而维持较高光合速率^[18-20,24]。本研究结果发现,在玉米吐丝期,当穗位叶 $P_{AR} > 1500 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时,

不施氮(N0)表现出光抑制现象,其他施氮素水平(N1~N5)的 P_n 均随着光强的增加呈增加趋势,N1和N2缓慢增加,N3和N4增幅较大,N5处理出现降低,略低于N4(图1)。说明适量施氮可提高滴灌玉米吐丝期穗位叶的光饱和点,进而改善玉米高光合能力和光合速率。氮肥缺失或过量均会出现光抑制,影响玉米光合作用。

光合作用模型能有效描述光合速率与光合有效辐射之间的动态变化关系^[25],是反映作物光合作用

响应机制、评价作物光合效率的一种重要手段^[8,26]。大量研究表明,目前所采用的作物光响应模型,根据其机理和推导方式不同,表现程度也不同^[7,9,11]。本研究结果发现,在滴灌玉米吐丝期, $P_{AR} < 1\ 200\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 的情况下,4种模型均能较好地拟合各氮素处理下光响应曲线(图2),但 $P_{AR} > 1\ 200\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,模型I拟合效果最差,当 $P_{AR} > 1\ 500\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,仅模型III可准确拟合出光响应曲线的光抑制现象,其他3种模型适应性较差,此研究结果与赵丽等^[27]在春玉米苗期研究结果相似,与王帅等^[10]在玉米灌浆中期研究结果一致。因为在 $P_{AR} > 1\ 500\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,模型I、II和IV拟合曲线均为一条无极值的渐近线,在实际应用中,模型I与模型II无法准确拟合光饱和点,难以准确拟合光饱和及光抑制下的光响应特征,拟合的饱和光强远低于实际测量值(图2);模型IV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。有研究表明,非光饱和状态下的玉米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^[10]。为明确其他3种模型拟合的差异,本研究通过 R^2 、RMSE和MAE得出3种模型的拟合优度(表2),得出最优模型III。进一步证明适量施氮对于改善玉米叶片光合特性的重要性,且模型III的拟合效果能充分反映不同氮素处理下玉米吐丝期的光合特性。

光响应模型参数可较好地反映作物的光合生理过程、光能利用率及光抑制程度等光合生理特性,对了解作物生长发育具有重要意义^[28-30]。模型参数 α 可反映作物弱光光合过程其光能转化效率的强弱,一般为 $0.04 \sim 0.07\ \mu\text{mol}/\mu\text{mol}$ ^[9],表3表明不同施氮下玉米的光能转化效率存在差异,两年间玉米吐丝期的 α 在 $0.028 \sim 0.051\ \mu\text{mol}/\mu\text{mol}$ 之间,高氮处理(N3、N4、N5)的 α 基本都在 $0.04\ \mu\text{mol}/\mu\text{mol}$ 以上,说明施氮提高了玉米弱光下的光能转化效率。 P_{nmax} 反映作物最大光合潜力,其值表示对强光的利用能力^[31],本研究表明,两年间最适施氮量下 P_{nmax} 较N0提高 $69.97\% \sim 70.97\%$,表明施氮提高了玉米对强光的利用能力。 R_d 是弱光下的一种适应机制,是作物维持生理活性的必须能量^[32],本研究中 R_d 在N0处理下最低,N4处理下达到最高,说明在

低氮条件下玉米通过降低 R_d 来减少碳损耗来维持自身代谢平衡。LCP和LSP分别代表作物适应和利用光照强度的最低和最高能力,文献[11,13]研究认为施氮可提高玉米灌浆期的LCP和LSP值,本研究表明,N4处理的LSP较N0处理提高了 41.74% 以上,说明适量施氮可提高玉米对强光的适应能力,从而保证玉米正常生长。

王帅等^[10]研究表明,玉米LSP在灌浆期间随施氮量的增加呈规律性递增,赵丽等^[27]研究认为随复合肥用量提高玉米LSP呈增加趋势,过量则抑制。本研究两年数据表明,不同施氮量下光响应参数LSP在玉米吐丝期变化范围最大,随施氮量的增加先升高后降低(表3),当LSP小于 $1.736 \times 10^3\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,严重缺氮,需施较多氮肥;当LSP在 $1.750 \times 10^3 \sim 2.109 \times 10^3\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 范围时处于低氮水平,需适量施氮;当LSP在 $2.163 \times 10^3 \sim 2.461 \times 10^3\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 范围时施氮过量,不再追施氮肥;当LSP大于 $2\ 311\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,处于最适施氮水平(表3)。故在实际生产中,可利用LSP来判断玉米叶片的氮素营养状况,建立基于光响应参数的玉米施肥推荐,保证玉米最适氮使用量,提高玉米光合作用能力,进而提高产量。

4 结论

(1)玉米吐丝期对强光的适应范围随施氮量增加呈增大趋势,光饱和点范围在 $1.438 \times 10^3 \sim 2.461 \times 10^3\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 之间;各氮素处理差异较大,对净光合速率影响由大到小依次为N4、N5、N3、N2、N1、N0。

(2)施氮量不超过 $360\ \text{kg}/\text{hm}^2$ 时,施氮可提高玉米叶片的 α 、 P_{nmax} 、LCP、LSP和 R_d 等光响应参数;达到 $450\ \text{kg}/\text{hm}^2$ 时,光响应参数呈现下降趋势,但降幅较小。

(3)直角双曲线修正模型克服了其他3种模型无法拟合低氮处理的光抑制现象,拟合优度高(测试集 R^2 不低于 0.994 ,RMSE不超过 $2.617\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,MAE不超过 1.344% ,验证集 R^2 不低于 0.992 ,RMSE不超过 $1.533\ \mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,MAE不超过 1.181%),可作为引黄灌区玉米吐丝期最优光响应曲线参考模型。

参 考 文 献

- [1] 许大全. 光合作用效率[M]. 上海:科学技术出版社,2002.
- [2] SOCIETY T R. The kinetics of photosynthesis[J]. Proceedings of the Royal Society of London, 1935, 149(868): 596-596.
- [3] ZHENG Y P, LI R Q, GUO L L, et al. Temperature responses of photosynthesis and respiration of maize (*Zea mays*) plants to experimental warming[J]. Russian Journal of Plant Physiology, 2018, 65(4): 524-531.

- [4] MINER G L, BAUERLE W L. Seasonal responses of photosynthetic parameters in maize and sunflower and their relationship with leaf functional traits[J]. *Plant Cell and Environment*, 2019, 42(5): 1561 – 1574.
- [5] 李力,张祥星,郑睿,等. 夏玉米光合特性及光响应曲线拟合[J]. *植物生态学报*, 2016, 40(12): 1310 – 1318.
LI Li, ZHANG Xiangxing, ZHENG Rui, et al. Photosynthetic characteristics and photosynthesis-light response curve models of summer maize[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, 40(12): 1310 – 1318. (in Chinese)
- [6] 贾彪,贺正. 基于手机图像反演的滴灌玉米光响应曲线特征参数研究[J/OL]. *农业机械学报*, 2019, 50(7): 229 – 236.
JIA Biao, HE Zheng. Inversion of light response curve characteristic parameters of maize based on cellphone images[J/OL]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2019, 50(7): 229 – 236. http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view_abstract.aspx?file_no=20190725&flag=1. DOI:10.6041/j.issn.1000-1298.2019.07.025. (in Chinese)
- [7] 叶子飘. 光合作用对光和 CO₂ 响应模型的研究进展[J]. *植物生态学报*, 2010, 38(6): 727 – 740.
YE Zipiao. A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO₂[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 38(6): 727 – 740. (in Chinese)
- [8] PRADO C H, MORAES J A P V D. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions[J]. *Photosynthetica*, 1997, 33(1): 103 – 112.
- [9] YE Z P, SUGGETT D J, ROBAKOWSKI P, et al. A mechanistic model for the photosynthesis-light response based on the photosynthetic electron transport of photosystem II in C3 and C4 species[J]. *New Phytol*, 2013, 199(1): 110 – 120.
- [10] 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.
WANG Shuai, HAN Xiaori, ZHAN Xiumei, et al. 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. (in Chinese)
- [11] YE Z P, ROBAKOWSKI P, SUGGETT D J. A mechanistic model for the light response of photosynthetic electron transport rate based on light harvesting properties of photosynthetic pigment molecules[J]. *Planta*, 2013, 237(3): 837 – 847.
- [12] 李义博,宋贺,周莉,等. C4 植物玉米的光合-光响应曲线模拟研究[J]. *植物生态学报*, 2017, 41(12): 1289 – 1300.
LI Yibo, SONG He, ZHOU Li, et al. Modeling study on photosynthetic-light response curves of a C4 plant, maize[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, 41(12): 1289 – 1300. (in Chinese)
- [13] 李耕,高辉远,刘鹏,等. 氮素对玉米灌浆期叶片光合性能的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2010, 16(3): 536 – 542.
LI Geng, GAO Huiyuan, LIU Peng, et al. Effects of nitrogen on photosynthetic characteristics of maize during grain filling stage[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizer*, 2010, 16(3): 536 – 542. (in Chinese)
- [14] RUFTY T W, HUBER S C, VOLK R J. Alterations in leaf carbohydrate metabolism in response to nitrogen stress[J]. *Plant Physiology*, 1988, 88(3): 725 – 730.
- [15] GU X, DING M, LU W, et al. Nitrogen topdressing at the jointing stage affects the nutrient accumulation and translocation in rainfed waxy maize[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2019, 42(6): 657 – 672.
- [16] TÓTH V R, MÉSZÁROS I, VERES S, et al. Effects of the available nitrogen on the photosynthetic activity and xanthophyll cycle pool of maize in field[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2002, 159(6): 627 – 634.
- [17] LAMPTEY S, LI L, XIE J, et al. Photosynthetic response of maize to nitrogen fertilization in the semiarid western Loess Plateau of China[J]. *Crop Science*, 2017, 57(5): 2739 – 2752.
- [18] MARKELZ R J C, STRELLNER R S, LEAKEY A D B. Impairment of C4 photosynthesis by drought is exacerbated by limiting nitrogen and ameliorated by elevated CO₂ in maize[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2011, 62(9): 3235.
- [19] LIU T D, ZHANG X W, XU Y, et al. Light quality modifies the expression of photosynthetic genes in maize seedlings[J]. *Photosynthetica*, 2016, 55(2): 1 – 9.
- [20] 陈传永,侯海鹏,李强,等. 种植密度对不同玉米品种叶片光合特性与碳、氮变化的影响[J]. *作物学报*, 2010, 36(5): 871 – 878.
CHEN Chuanyong, HOU Haipeng, LI Qiang, et al. Effects of planting density on photosynthetic characteristics and changes of carbon and nitrogen in leaf of different corn hybrids[J]. *Acta Agronomica Sinica*, 2010, 36(5): 871 – 878. (in Chinese)
- [21] 张兴风,刘泽人,黄兴法,等. 宁夏膜下滴灌玉米不同施肥模式的试验研究[J]. *节水灌溉*, 2016(8): 57 – 60.
ZHANG Xingfeng, LIU Zeren, HUANG Xingfa, et al. Experimental study on different fertilization modes of drip irrigation maize under Ningxia[J]. *Water Saving Irrigation*, 2016(8): 57 – 60. (in Chinese)
- [22] 刘学军,翟汝伟,李真朴,等. 宁夏扬黄灌区玉米滴灌水肥一体化灌溉施肥制度试验研究[J]. *中国农村水利水电*, 2018(9): 74 – 78.
LIU Xuejun, ZHAI Ruwei, LI Zhenpu, et al. Experimental study on integrated fertigation system of water and fertilizer for corn drip irrigation in Ningxia yellow river irrigation area[J]. *China Rural Water and Hydropower*, 2018(9): 74 – 78. (in Chinese)
- [23] 李哲,屈忠义,任中生,等. 河套灌区膜下滴灌高频施肥促进玉米生长及产量研究[J]. *节水灌溉*, 2018(10): 1 – 4.
LI Zhe, QU Zhongyi, REN Zhongsheng, et al. Study on high-frequency fertilization under the film drip irrigation in Hetao irrigation district to promote corn growth and yield[J]. *Water Saving Irrigation*, 2018(10): 1 – 4. (in Chinese)

- [24] KIM S H, SICHER R C, BAE H, et al. Canopy photosynthesis, evapotranspiration, leaf nitrogen, and transcription profiles of maize in response to CO₂ enrichment[J]. *Global Change Biology*, 2010, 12(3):588 – 600.
- [25] 阿里穆斯,于贵瑞. 植物光合作用模型参数的温度依存性研究进展[J]. *应用生态学报*, 2013, 24(12): 3588 – 3594.
ALIMUSI, YU Guirui. Research progress on temperature dependence of plant photosynthesis model parameters[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, 24(12): 3588 – 3594. (in Chinese)
- [26] 于强,叶子飘. 光合作用光响应模型比较[J]. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1356 – 1361.
YU Qiang, YE Zipiao. Comparison of photosynthesis photoresponse models[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(6):1356 – 1361. (in Chinese)
- [27] 赵丽,贺玉晓,魏雅丽,等. 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[J]. *干旱地区农业研究*, 2018, 36(1): 10 – 18.
ZHAO Li, HE Yuxiao, WEI Yali, et al. Light response characteristics of maize seeding under different amount of compound fertilizer in the purple soil at dry-hot valley[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2018, 36(1): 10 – 18. (in Chinese)
- [28] 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.
- [29] MASSAD R S, TUZET A, BETHENOD O. The effect of temperature on C4-type leaf photosynthesis parameters[J]. *Plant Cell & Environment*, 2010, 30(9):1191 – 1204.
- [30] 郭江,肖凯,郭新宇,等. 玉米冠层结构、光分布和光合作用研究综述[J]. *玉米科学*, 2005(2): 55 – 59.
GUO Jiang, XIAO Kai, GUO Xinyu, et al. Review on maize canopy structure, light distributing and canopy photosynthesis [J]. *Journal of Maize Sciences*, 2005(2): 55 – 59. (in Chinese)
- [31] SHARP R E, MATTHEWS M A, BOYER J S. Kok effect and the quantum yield of photosynthesis light partially inhibits dark respiration[J]. *Plant Physiology*, 1984, 75(1): 95 – 101.
- [32] LATHROP R G J R. Comparison of the A – Cc curve fitting methods in determining maximum ribulose 1.5-bisphosphate carboxylase/oxygenase carboxylation rate, potential light saturated electron transport rate and leaf dark respiration[J]. *Plant Cell & Environment*, 2009, 32(2):109 – 122.