

丁林凯, 阚飞, 李玲, 等. 陇中半干旱区玉米对光和 CO₂ 浓度的响应模型[J]. 江苏农业科学, 2019, 47(8): 86-91.

doi:10.15889/j.issn.1002-1302.2019.08.020

陇中半干旱区玉米对光和 CO₂ 浓度的响应模型

丁林凯, 阚飞, 李玲, 岳宁, 周琳琳, 魏国孝

(兰州大学资源环境学院, 甘肃兰州 730000)

摘要:为挑选出最适合陇中半干旱区玉米的光响应和 CO₂ 响应模型, 以甘肃省白银市会宁县种植的玉米为试验材料, 使用 Li-6400 型便携式光合仪测定玉米在不同光合有效辐射和 CO₂ 浓度下的光合数据, 采用应用较多的非直角双曲线模型、直角双曲线模型、指数模型、M-M 模型以及叶子飘建立的光响应模型(以下简称叶子飘模型)与 CO₂ 响应模型对光响应数据和 CO₂ 响应数据进行拟合。结果表明, 无论是光响应还是 CO₂ 响应, 叶子飘模型均能较好地拟合玉米的光响应和 CO₂ 响应数据, 可以较准确地描述玉米的光响应和 CO₂ 响应曲线, 并且对光响应过程中的最大净光合速率($P_{n,max}$)、光补偿点(I_c)、光饱和点(I_{sat})、暗呼吸速率(R_d)、CO₂ 响应过程中的光合能力($P_{n,max}$)、CO₂ 补偿点(C_{ic})、CO₂ 饱和点(C_{isat})、光呼吸速率(R_p)等光合参数的计算也较可靠。

关键词:光合作用; 叶子飘模型; 光合有效辐射; CO₂ 浓度; 响应曲线

中图分类号: S513.01 **文献标志码:** A **文章编号:** 1002-1302(2019)08-0086-06

光合作用指绿色植物吸收光能和水分, 固定 CO₂ 制造有机物, 并同时向外界释放氧气的过程^[1]。光合作用制造的有机物是植物的生命基础, 为生物圈的营养和活动提供能量, 是当今能源的主要来源^[2]。光是光合作用的主导因子, CO₂ 是光合作用的主要原料^[3-4]。研究光和 CO₂ 对植物光合作用的影响, 需要借助于植物光合作用对光照度和 CO₂ 浓度的响应曲线。

光响应曲线是反映植物净光合速率随光合有效辐射变化的曲线, 利用光响应曲线可以确定植物的量子效率、光补偿点、光饱和点、最大净光合速率和暗呼吸速率等植物生理特征, 使用光响应模型来拟合光合数据, 可以反映植物生长过程中的光化学反应过程^[5-7]。拟合植物光响应曲线通常用的模型有直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数方程和叶子飘模型等^[8-11]。由于植物品种、地域和气候的差异, 植物的生理特征会有所不同, 适合的模型也不一样。王秀伟等使用 7 个光响应模型对白桦和兴安落叶松的光合数据进行拟合比较^[12]; 王照兰等使用指数模型拟合扁蓊豆的光响应曲线, 对 4

个不同生态型扁蓊豆的光合特性进行了比较研究^[13]; 陆佩玲等在对冬小麦光合作用的光响应曲线进行拟合时, 发现非直角双曲线模型的拟合结果较为准确^[14]。

从理论上讲, 玉米属于 C₄ 植物, 而大气中 CO₂ 含量的增加对 C₄ 植物光合作用没有直接影响, 但是某些 C₄ 植物对 CO₂ 浓度的变化呈现出阳性反应^[15-16]。研究表明, 在水分亏缺的条件下可以通过提高 CO₂ 的含量来增加玉米等 C₄ 植物的光合作用强度^[17-18]。同研究小麦、水稻、棉花等 C₃ 植物的 CO₂ 响应的方法相似, 研究玉米的 CO₂ 响应也借助于 CO₂ 响应曲线和模型。CO₂ 响应曲线反映净光合速率随 CO₂ 浓度改变而变化的规律, 由 CO₂ 响应曲线可以确定植物的羧化效率、CO₂ 补偿点与饱和点, 以及光合能力和光呼吸速率等光合参数^[7]。目前, 被普遍应用于植物生理生态等方面研究的 CO₂ 响应模型有 Farquhar 生化模型、直角双曲线模型、Michealis-Menten 模型和叶子飘模型等^[19-22]。

玉米作为全球第一大粮食作物, 研究玉米的光合特性及对环境变化和灾害影响的响应可以为玉米的科学种植与管理提供理论依据, 而研究玉米的光合特性需要准确的光响应模型和 CO₂ 响应模型。本研究使用不同的模型对玉米的光和数据进行拟合, 通过比较模型的拟合结果对各模型进行适用性分析, 选出较为适合陇中半干旱区玉米的光响应和 CO₂ 响应模型, 为后续研究土壤水分条件对玉米光合作用的影响提供模型支持。

收稿日期: 2018-11-15

基金项目: 国家自然科学基金(编号: 41471023)。

作者简介: 丁林凯(1994—), 男, 山东聊城人, 硕士研究生, 研究方向为生态水文学。E-mail: dlingk17@lzu.edu.cn。

通信作者: 魏国孝, 博士, 教授, 研究方向为生态水文学。E-mail: gxwei@lzu.edu.cn。

[13] 郭景红, 李玉国, 赵海, 等. 杂交棉新陆早 70 号 F₁ · F₂ 代不同果枝层位纤维品质分析研究[J]. 安徽农业科学, 2016, 44(19): 18-20.

[14] 杨金霞, 刘欢, 李月珍, 等. 一膜六行不同处理对昌吉地区棉花产量及纤维长度的影响[J]. 新疆农业科技, 2017(2): 2-4.

[15] 姚炎帝, 刘旻, 赵海, 等. 2015 年新疆石河子垦区棉花产量影响因素分析[J]. 中国棉花, 2016, 43(5): 34-36.

[16] 孙长法, 田土星, 陈荣江, 等. 棉花新品种锦科杂 1 号产量构成因素分析[J]. 河南农业科学, 2012, 41(8): 66-69.

[17] 吴中强, 刘建喜, 侯东生. 特早熟杂交棉 F₂ 代产量及性状表现分析[J]. 新疆农业科技, 2009(2): 34-36.

[18] 李雪源. 科学地做好新疆杂交棉研究与推广[C]//中国农学会棉花分会. 中国棉花学会 2008 年年会论文汇编. 北京: 中国农学会棉花分会, 2008.

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

试验地位于兰州大学半干旱区流域地表过程与环境变化野外科学观测站(35°42'N,105°24'E),位于甘肃省白银市会宁县太平镇,海拔 1 951 m。会宁县地势由东南向西北倾斜,梁峁起伏、沟壑纵横,属于陇西黄土高原丘陵沟壑区;研究区位于亚欧大陆中部,气候为典型的暖温带半干旱季风气候;研究区位于分水岭的附近,水分较为充足;太阳辐射较强,光照充足,年平均太阳辐射总量为 543.92 ~ 606.68 kJ/cm²,年日照时数在 2 000 ~ 2 800 h,年日照百分率在 50% 以上;降水较少、蒸发较强导致当地气候干燥,平均年降水量在 370 mm 左右,多年平均气温为 6.4 ℃,年平均蒸发量超过 1 800 mm,年无霜期为 136 ~ 186 d。试验地为常规种植农田,种植作物为玉米,试验田长为 30 m,宽为 20 m,玉米植株株距为 40 cm,行距为 50 cm,均匀种植,玉米生长期保持自然生长状态,未进行灌溉、施肥等人为干预活动,测量当年玉米未覆盖地膜。

1.2 材料与测定

材料为试验区内常规种植农田中生长良好的玉米植株。测定时间为 2017 年 6 月 13 日 08:00—18:00,当天试验地点天气晴朗、无风,叶片温度在 28 ℃ 左右,测量时使用的仪器为美国 Li - cor 公司生产的 Li - 6400 型便携式光合仪和开放式气路的 Li - 6400 - 01 液化 CO₂ 钢瓶。测定玉米对光照度的响应曲线时,CO₂ 浓度控制在(395.0 ± 1.5) μmol/mol,采用内置红蓝光源控制光合有效辐射强度,设置光照度梯度为 1 800、1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、50、20、0 μmol/(m² · s),测量不同光和有效辐射强度下玉米叶片的净光合速率。测定玉米对 CO₂ 浓度的响应曲线时,设定叶片接收到的光合有效辐射强度为 1 200 μmol/(m² · s),参比室内 CO₂ 浓度梯度为 1 800、1 500、1 200、1 000、800、600、400、200、150、100、50、45、0 μmol/mol,测量不同 CO₂ 浓度下叶片的净光合作用速率。选取生长良好、叶片完整舒展的玉米进行测量,重复 3 次,以 3 次平均值代表实际值。

1.3 光合作用对光照度的响应模型

直角双曲线模型

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

非直角双曲线模型

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

指数方程

$$P_n = P_{n,max} (1 - e^{-\alpha I / P_{n,max}}) - R_d \quad (3)$$

叶子飘模型

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} - R_d \quad (4)$$

式中: P_n 为净光合速率; I 为光合有效辐射强度; α 为初始量子效率; θ 为反映光响应曲线弯曲程度的参数; 取值 $0 < \theta < 1$; $P_{n,max}$ 为最大净光合速率; R_d 为暗呼吸速率; β 与 γ 为系数; 其中 β 为修正系数。分别求 4 个公式对光合有效辐射 I 的一阶导数 P_n' , 在公式(1)、公式(2)、公式(3)中, 对于 I 取任何大于零的值, 恒有 $P_n' > 0$, 即公式(1)、公式(2)、公式(3)中 P_n

没有极值, 所以在使用公式(1)、公式(2)、公式(3)进行拟合时, 不能直接得到植物的饱和光照度 I_{sat} , 此时需要使用其他方法对饱和光照度进行估算。在利用直角双曲线模型和非直角双曲线模型对光响应曲线进行拟合时, 需要对光合有效辐射强度在 200 μmol/(m² · s) 以下时的光响应数据使用直线方程进行拟合, 得到表观量子效率(AQE), 利用最小二乘法估算最大净光合速率 $P_{n,max}$, 然后根据直线方程 $P_{n,max} = AQE \times I_{sat} - R_d$, 求解饱和光照度 I_{sat} [23]。在利用指数模型进行光响应曲线拟合时, 可以假设光合速率为 0.9 $P_{n,max}$ 时所对应的光照度为饱和光照度 [22]。在利用公式(4)进行计算时, 由于该式是一个有极值的函数, 将 $P_n' = 0$ 代入公式(4)的一阶导数中即可求得饱和光强 I_{sat} , 即:

$$I_{sat} = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma)/\beta} - 1}{\gamma} \quad (5)$$

将 I_{sat} 代入公式(4)中即可得到饱和光照度所对应的最大净光合速率 $P_{n,max}$:

$$P_{n,max} = \alpha \left(\frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 - R_d \quad (6)$$

1.4 光合作用对 CO₂ 浓度的响应模型

直角双曲线模型

$$P_n = \frac{\alpha P_{n,max} C_i}{\alpha C_i + P_{n,max}} - R_p \quad (7)$$

Michaelis - Menten 模型(后文简称为 M - M 模型)

$$P_n = \frac{P_{n,max} C_i}{C_i + K} - R_p \quad (8)$$

叶子飘模型

$$P_n = \alpha \frac{1 - b C_i}{1 + c C_i} C_i - R_p \quad (9)$$

式中: C_i 为胞间 CO₂ 浓度; α 为在 $C_i = 0$ 时 CO₂ 响应曲线的斜率, 即初始羧化效率; K 为 Michaelis - Menten 常数, 当 $K = P_{n,max}/\alpha$ 时, 模型(7)和模型(8)为同一个模型, 在对光合数据进行拟合时也发现这 2 个模型的拟合曲线和拟合得到的参数完全一致; R_p 为光呼吸速率; b 、 c 为系数。分别求 3 个公式对 CO₂ 浓度 C_i 的一阶导数 P_n' , 可知公式(1)、公式(2)均没有极值, 公式(3)有极值, 所以需要利用其他方法来估算饱和 CO₂ 浓度。在利用公式(7)、公式(8)对 CO₂ 响应曲线进行拟合时, 首先用直线方程拟合 CO₂ 浓度在 200 μmol/mol 以下时的 CO₂ 响应数据, 得到其斜率 CE(羧化效率), 然后根据直线方程 $P_{n,max} = CE \times C_{isat} - R_p$ 求解饱和 CO₂ 浓度 C_{isat} [7]。在使用模型(9)进行拟合时, 由于该式是一个有极值的函数, 所以将 $P_n' = 0$ 代入公式(9)的一阶导数中即可得到饱和 CO₂ 浓度 C_{isat} , 即:

$$C_{isat} = \frac{\sqrt{(b+c)/b} - 1}{c} \quad (10)$$

将 C_{isat} 代入公式(9)即可得到饱和 CO₂ 浓度对应的玉米光合能力 $P_{n,max}$:

$$P_{n,max} = \alpha \left(\frac{\sqrt{b+c} - \sqrt{b}}{c} \right) - R_p \quad (11)$$

1.5 数据分析与处理

采用 Excel 2010 进行数据的整理, 使用 SPSS 22 统计软件进行模型的拟合和各项光合参数的估计。使用 SigmaPlot

绘制玉米叶片光合作用对光照度和 CO_2 浓度的响应曲线。利用均方误差 (MSE) 和平均绝对误差 (MAE) 来检验模型的准确性。此外,对实测值和拟合值进行线性回归分析,观察线性回归的相关系数,用以比较模型的拟合度和可靠性。均方误差与平均绝对误差的公式为

$$MSE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (y_i - \hat{y}_i)^2;$$

$$MAE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n |y_i - \hat{y}_i|。$$

式中: y_i 代表实测值; \hat{y}_i 代表拟合值; n 表示数值个数。 MSE 和 MAE 越小,说明拟合值和实测值之间的差距越小,模型越准确^[24]。

2 结果与分析

2.1 光合作用—光照度响应曲线拟合

2.1.1 不同模型拟合光响应曲线的比较

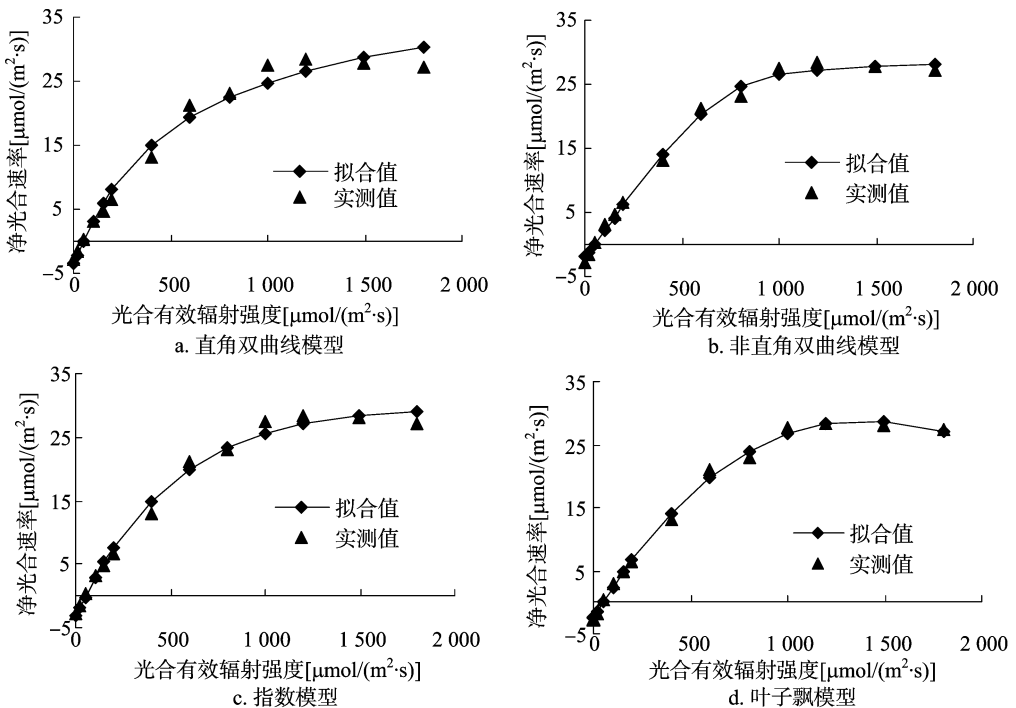


图1 不同模型拟合的玉米光响应曲线

当光能超过植物光合作用所能利用的数量时,光能转化为化学能的效率会随着光能的增加而下降,引起光合速率的下降,这就是光合作用的光抑制^[26]。当光照度增强到一定程度时,由于光抑制现象,玉米的光合速率会停止增长,并且出现明显的下降。从图1可以看出,常用的4个光响应模型中,叶子飘模型可以拟合玉米由于光能过剩而出现的光抑制现象。其他3种模型由于本身都为无极值函数,其曲线表现为无极值的渐近线,使用这3种模型求出的光合速率只能随着光照度的增加而增大,不能很好地拟合出玉米的光抑制现象。

2.1.2 不同模型对玉米光响应拟合参数的比较 玉米光合生理参数的实测值以及不同模型的拟合值见表1,植物的初始量子效率(α)应在0~0.125之间,从这点来看,4种模型都

4种模型拟合的曲线在光照度较低时都呈线性快速增长,当光照度上升达到一定程度时,净光合速率随光照度增长的速度逐渐减小,并且逐渐趋近于饱和,按照光照度可以大致分为线性增长阶段[0~200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]、过渡阶段[200~1000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]、平缓阶段[1000~2000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]^[25]。在线性增长阶段,曲线斜率较大,净光合速率快速增长,4种光响应模型的拟合点与实测点都比较接近,非直角双曲线较其他3种与实测值的接近程度差一些;在过渡阶段,光合曲线均呈现出由陡变缓的过程,非直角双曲线模型与叶子飘模型的拟合结果比较好,拟合得到的光响应曲线与实测值比较接近;在平缓阶段,直角双曲线模型拟合得到的曲线偏差最大,在光和有效辐射达到1500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 以上时,其曲线的斜率仍较大,与实际情况不符,指数方程拟合得到的曲线和直角双曲线模型拟合曲线相比较为接近实测值,但二者趋势相同,在高光合有效辐射强度下,与实际情况偏差较大。

在正常范围之内;叶子飘模型和指数模型拟合的最大净光合速率与实测值最为接近,直角双曲线模型与实测值相差最大;叶子飘模型和指数模型对饱和光照度的拟合也比较准确,其他模型的拟合结果与实测值差距较大;就光补偿点来看,直角双曲线模型、非直角双曲线模型和叶子飘模型的拟合结果都与实测值接近,指数模型的拟合结果与实测值差距很大;对暗呼吸速率的模拟结果,直角双曲线模型和叶子飘模型较为准确。

2.1.3 光响应模型的误差分析 从图2可以看出,对4种模型的拟合值与实测值进行线性分析,非直角双曲线模型和叶子飘模型的相关系数均大于0.995,从图像也可以直观地看出其相关程度比直角双曲线模型和指数模型要好很多。

表1 4种光响应模型拟合玉米光响应数据的结果和实测值

光合参数	初始量子效率	最大净光合速率 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	光补偿点 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	饱和光强 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]	暗呼吸速率 [$\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$]
实测值		≈28.45	≈49.65	≈1 345.09	2.90
直角双曲线模型	0.079 3	44.29	49.32	819.86	3.59
非直角双曲线模型	0.041 6	31.15	47.91	810.27	1.99
指数模型	0.059 3	30.13	19.02	1 229.09	1.11
叶子飘模型	0.052 2	28.77	50.02	1 397.43	2.54

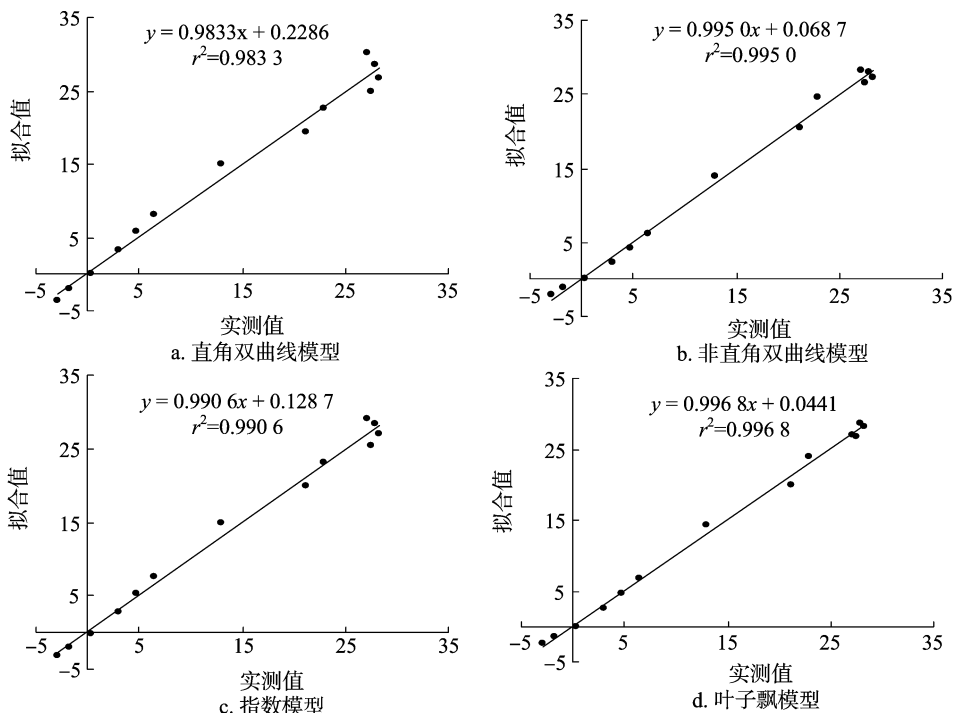


图2 拟合值与实测值的1:1关系

从表2可以看出,各模型拟合的决定系数 R^2 由大到小排序依次为叶子飘模型、非直角双曲线模型、指数模型、直角双曲线模型,除了直角双曲线模型外,其他3种模型的决定系数 R^2 均大于0.99,最小的直角双曲线模型也达到了0.9833,由此可知4种模型的拟合度都较高。但是拟合度并不能说明其拟合结果就与实测值相符,所以引入MSE与MAE来检验拟合结果的精确度^[27]。在选用的4种光响应模型中,叶子飘模型的MSE和MAE都最小,其次是非直角双曲线模型,指数模型和直角双曲线模型比较大,说明叶子飘模型和非直角双曲线的拟合值和实测值比较接近,而另外2种模型的拟合值相对较差。另外,对拟合值和实测值建立回归方程进行测试,并绘制实测值与拟合值的1:1关系图,直观地比较不同模型的拟合度和可靠性。

表2 4种光响应模型的均方误差和平均绝对误差

光响应模型	R^2	MSE	MAE	1:1图相关系数
直角双曲线模型	0.983 3	2.40	1.28	0.983
非直角双曲线模型	0.995 0	0.72	0.76	0.995
指数模型	0.990 6	1.35	0.94	0.991
叶子飘模型	0.996 8	0.46	0.56	0.997

2.2 光合作用- CO_2 浓度响应曲线拟合

2.2.1 CO_2 响应曲线及拟合参数的比较

从图3可以看出,3种 CO_2 响应模型的曲线在 CO_2 浓度较低时都快速增长,当 CO_2 浓度上升到一定程度时,净光合速率增长的速度逐渐变缓。直角双曲线模型和M-M模型的曲线形状非常相似,通过对比模型拟合出的净光合速率发现,二者拟合出的拟合值完全一致。对前文中提到的2个模型的公式进行比较发现,当 $K = P_{n,\text{max}}/\alpha$ 时,直角双曲线模型和M-M模型的公式完全相同。由此笔者所在课题组认为,这2个模型在本质上是相同的。这样 CO_2 响应模型的比较就简单了许多,只需要将直角双曲线模型和叶子飘模型进行比较。在 CO_2 浓度较低(0~200 $\mu\text{mol}/\text{mol}$)时,3种模型拟合的净光合速率都呈直线趋势上升,而且实测点都近似于落在拟合的曲线上;当 CO_2 浓度较高(200~1 800 $\mu\text{mol}/\text{mol}$)时,由于实测的净光合速率表现为上下波动,3种模型拟合的曲线均不能全部穿过实测点,所以不能由此直观地比较出3条曲线的优劣,需要结合模型拟合的光合参数和模型的误差分析进行比较。此外,当 CO_2 浓度增加到一定程度时,气孔导度降低、光合酶系统活力降低、光合产物的积累导致暗呼吸增强等原因造成净光合速率达到一个饱和值甚至出现抑制光合作用的现象,如前述直角双曲线模型和M-M模型是没有极值的渐进线,无法反映出高 CO_2 浓度时的饱和甚至抑制的现象,而叶子飘模型可以反映出这种现象,从这点来看叶子飘模型要优于其他2种模型。

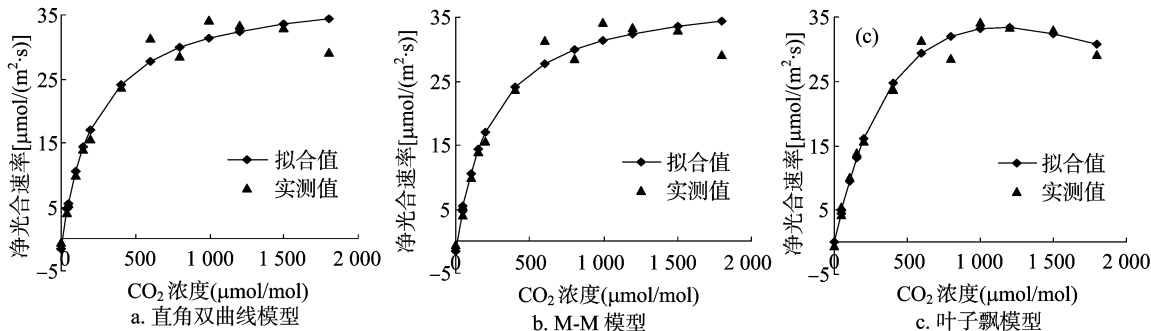


图3 不同模型拟合玉米的CO₂响应曲线

3种CO₂响应模型得出的玉米的光合生理参数的拟合值和实测值见表3,经过比较,叶子飘模型拟合出的玉米光合能力P_{n,max}、CO₂补偿点、饱和CO₂浓度比直角双曲线模型和M-M模型要更接近实测值。从CO₂补偿点来看,通过查阅

资料发现,玉米的CO₂补偿点在0~5 μmol/mol之间^[28],表明直角双曲线模型、M-M模型拟合的CO₂补偿点有些偏高,而叶子飘模型要优于其他2种模型。

表3 3种CO₂响应模型拟合玉米CO₂响应数据的结果和实测值

CO ₂ 响应模型	初始羧化效率	光合能力 [μmol/(m ² ·s)]	CO ₂ 补偿点 (μmol/mol)	饱和CO ₂ 浓度 (μmol/mol)	光呼吸速率 [μmol/(m ² ·s)]
实测值		33.80	0.533	1 026.35	
直角双曲线模型	0.174 0	40.73	9.874	525.12	1.647
M-M模型		40.73	9.847	525.12	1.647
叶子飘模型	0.112 8	33.34	0.670	1 156.41	0.076

2.2.2 CO₂响应模型的误差分析与光响应模型的误差分析类似,CO₂响应模型的误差分析也从R²、MSE、MAE以及1:1关系图4个方面进行分析比较。由于直角双曲线模型和M-M模型在本质上完全一样,其拟合值和拟合参数也完全一致,所以仅对直角双曲线模型和叶子飘模型进行分析比较。叶子飘模型r²为0.988 4,直角双曲线模型r²为0.970 1,二者的拟合度都比较高,前者稍微优于后者(图4)。比较2种模型的MSE和MAE发现,叶子飘模型的MSE和

MAE均要小于直角双曲线模型(表4),说明叶子飘模型的拟合结果更精确。最后比较二者的1:1关系图,净光合速率小于25 μmol/(m²·s)时,二者的实测值与模拟值的相关性都很好,净光合速率超过25 μmol/(m²·s)以后,可以明显地看出,叶子飘模型的实测值与模拟值相关性更好,从相关系数也可以看出,叶子飘模型的拟合度和可靠性比直角双曲线和M-M模型更好。

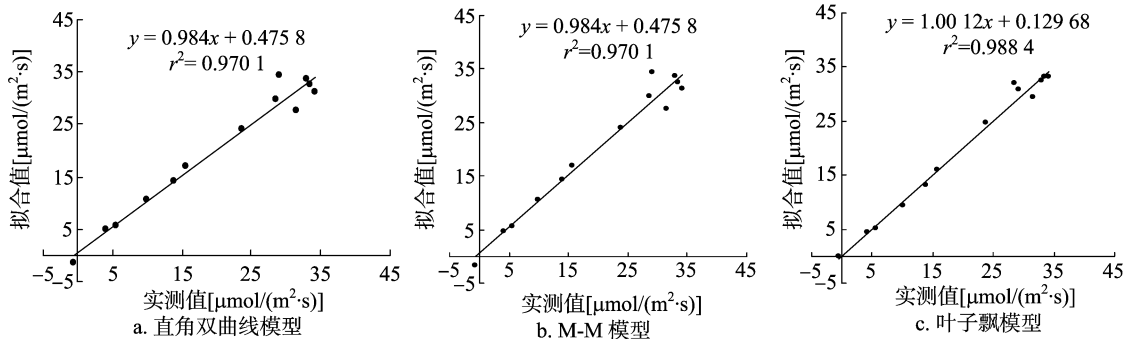


图4 不同模型拟合值与实测值的1:1关系

表4 3种CO₂响应模型的均方误差和平均绝对误差

CO ₂ 响应模型	r ²	MSE	MAE	1:1图相关系数
直角双曲线模型	0.970 1	4.51	1.52	0.970
M-M模型	0.970 1	4.51	1.52	0.970
叶子飘模型	0.988 4	2.19	1.27	0.988

3 结论与讨论

采用不同的光响应模型和CO₂响应模型对玉米的光响应曲线和CO₂响应曲线进行拟合,在评价模型拟合结果的优

劣时,不仅仅是要比较决定系数的大小,还要考虑其他的拟合参数结果和玉米本身的一些生理特性,包括光响应模型拟合的初始量子效率、最大净光合速率、光补偿点、饱和光强度、暗呼吸速率等,CO₂响应模型拟合的初始羧化效率、光合能力、CO₂补偿点、饱和CO₂浓度、光呼吸效率等。

非直角双曲线模型、直角双曲线模型、M-M模型和指数模型都属于没有极值的渐近线,没有办法使用模型公式直接计算出各模型对应的饱和光强度和饱和CO₂浓度,需要结合其他方法计算出I_{sat}和C_{sat}。计算结果发现,直角双曲线模型拟合玉米的I_{sat}和C_{sat}、非直角双曲线模型和指数模型拟合的

I_{sat} 、 $M-M$ 模型拟合的 C_{isat} 都远小于实测值,相关研究表明,对其他植物进行拟合时也存在这种情况^[29]。而且由于指数模型求 I_{sat} 时是假定净光合速率为 $0.9 P_{n,\text{max}}$ 对应的光照度为饱和光照度得到的,在相关文献中还会假设 $0.99 P_{n,\text{max}}$ 、 $0.6 P_{n,\text{max}}$ 对应的光照度为饱和光照度,这样得到的饱和光照度很大程度上受到人为主观因素的影响,不能客观地反映玉米的饱和光照度^[22,30]。由于各种因素的限制,玉米的净光合速率不能随着光照度和 CO_2 浓度的增加而无限增长,在达到一定光照度和 CO_2 浓度时甚至会由于对叶片内部结构造成破坏和抑制一些必要的生理过程等原因而造成净光合速率的减小,表现为光抑制和 CO_2 抑制现象,但是直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数模型和 $M-M$ 模型都没有极值,无法拟合光抑制和 CO_2 抑制的现象。通过拟合结果发现,叶子飘模型建立的光响应模型和 CO_2 响应模型不仅各项拟合参数与实测值非常接近,经过模型的误差分析可知其精确度和可靠性也较高,对 2 个模型公式求一阶导数得出它们存在极值,表明它们可以反映出玉米在光照度和 CO_2 浓度过高时出现的抑制现象,叶子飘模型建立的 2 个模型在陇中半干旱区玉米的光合-光响应曲线和光合- CO_2 曲线拟合中表现较好。

研究光和 CO_2 响应模型对陇中地区玉米的适用性,对于探索玉米生长过程中最适合的光照度和 CO_2 浓度有很大帮助,在今后的研究中,还可以利用这些模型研究在不同生态条件,如水分条件、温度条件、土壤矿质等下玉米的光合参数及其可能产生的生理生态学意义。

参考文献:

- [1] 李合生. 现代植物生理学[M]. 3版. 北京:高等教育出版社, 2012:144-145.
- [2] 潘瑞炽. 植物生理学[M]. 4版. 北京:高等教育出版社,2001: 55-56.
- [3] 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.
- [4] 吴芹, 张光灿, 裴斌, 等. 不同土壤水分下山杏光合作用 CO_2 响应过程及其模拟[J]. 应用生态学报, 2013, 24(6): 1517-1524.
- [5] 江晓东, 梁红丽, 李伟燕, 等. 长江下游地区不同播期玉米光合特性研究[J]. 江苏农业科学, 2018, 46(6): 78-81.
- [6] Sharp R E, Mathews 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.
- [7] 叶子飘. 光合作用对光和 CO_2 响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727-740.
- [8] Baly E C. Kinetics of photosynthesis[J]. Nature, 1934, 134(3398): 933.
- [9] Prioul J L, Chartier P. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO_2 fixation: a critical analysis of the methods used[J]. Annals of Botany, 1977, 41(4): 789-800.
- [10] Bassman J H, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoides* clones[J]. Tree Physiology, 1991, 8(2): 145-159.
- [11] 白羽祥, 杨焕文, 徐照丽, 等. 不同钾肥水平下烟草光响应曲线的拟合[J]. 江苏农业科学, 2016, 44(7): 140-143.
- [12] 王秀伟, 毛子军. 7个光响应曲线模型对不同植物种的实用性[J]. 植物研究, 2009, 29(1): 43-48.
- [13] 王照兰, 杨持, 杜建材, 等. 不同生态型扁蓊豆光合特性和光适应能力[J]. 生态学杂志, 2009, 28(6): 1035-1040.
- [14] 陆佩玲, 于强, 罗毅, 等. 冬小麦光合作用的光响应曲线的拟合[J]. 中国农业气象, 2001, 22(2): 12-14.
- [15] Zong Y Z, Shangguan Z P. Nitrogen deficiency limited the improvement of photosynthesis in maize by elevated CO_2 under drought[J]. Agricultural Sciences in China, 2014, 13(1): 73-81.
- [16] Leakey A D. Rising atmospheric carbon dioxide concentration and the future of C_4 crops for food and fuel[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2009, 276(1666): 2333-2343.
- [17] Allen L H, Kakani V G, Vu J C V, et al. Elevated CO_2 increases water use efficiency by sustaining photosynthesis of water-limited maize and sorghum[J]. Journal of Plant Physiology, 2011, 168(16): 1909-1918.
- [18] 李义博, 宋贺, 周莉, 等. C_4 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.
- [19] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species[J]. Planta, 1980, 149(1): 78-90.
- [20] Thornley J M. 植物生理的数学模型[M]. 王天铎, 译. 北京: 科学出版社, 1983: 108-115.
- [21] Harley P C, Thomas R B, Reynolds J F, et al. Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO_2 [J]. Plant, Cell & Environment, 2010, 15(3): 271-282.
- [22] 叶子飘, 高峻. 丹参羧化效率在其 CO_2 补偿点附近的变化[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2008, 36(5): 160-164.
- [23] 叶子飘, 于强. 光合作用光响应模型比较[J]. 植物生态学报, 2008, 32(6): 1356-1361.
- [24] 陈卫英, 陈真勇, 罗辅燕, 等. 光响应曲线的指数改进模型与常用模型比较[J]. 植物生态学报, 2012, 36(12): 1277-1285.
- [25] 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.
- [26] 许大全, 张玉忠, 张荣铎. 植物光合作用的光抑制[J]. 植物生理学通讯, 1992, 28(4): 237-243.
- [27] 徐斌, 朱报, 潘文, 等. 广东含笑的光响应特性及其最适模型研究[J]. 林业科学研究, 2017, 30(4): 604-609.
- [28] 曹卫星. 作物栽培学总论[M]. 2版. 北京: 科学出版社, 2011: 68-75.
- [29] 张琳琳, 王增辉, 武志海, 等. 吉林省水稻光合光响应曲线的模型[J]. 吉林农业大学学报, 2015, 37(5): 520-523, 529.
- [30] 王满莲, 冯玉龙, 李新. 紫茎泽兰和飞机草的形态和光合特性对磷营养的响应[J]. 应用生态学报, 2006, 17(4): 602-606.