网络出版时间:2025-08-07 DOI:10.13207/j.jnwafu.2026.02.001

宁夏玉米品种的光合特性及叶片水分利用效率分析

吕明玥[1],马纪龙[1],谢铁娜[2],运彬媛[1],姬丽[1],
马建军[3],李虹[3],岳翔[3],王金涛[1],贾彪[1]

(1 宁夏大学 农学院,宁夏 银川 750021;2 宁夏大学 科学技术研究院,宁夏 银川 750021;
3 宁夏回族自治区农业环境保护监测站,宁夏 银川 750002)

[摘 要] 【目的】探究宁夏引黄灌区不同玉米品种间光合特性的差异,解析玉米关键生育时期光响应特征,评价玉米品种的区域适用性。【方法】以适宜宁夏地区种植的银玉 238(YY238)、天赐 19(TC19)、先玉 1225(XY1225)、晋单 73(JD73)、德科 622(DK622)、郑单 958(ZD958)和登海 605(DH605)等 7 个玉米品种为材料,采用 Li-6400XT 型光合仪,于玉米拔节期测定自然条件下 7 个主栽玉米品种的光合生理参数,并采用直角双曲线模型(RH)、非直角双曲线模型(NRH)、指数模型(EM)、直角双曲线修正模型(MRH)等 4 种模型拟合其光响应曲线,得出 5 个光合特征参数($P_{n\,max}$、R_d、光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)和表观量子效率(AQY)),比较各玉米品种在拔节期的光响应特征,对宁夏常用玉米品种的光合特性及叶片水分利用效率进行分析。【结果】①YY238、TC19 和 XY1225 的净光合速率(P_n)分别为 29.84,29.61 和 28.99 μmol/(m^2 · s),高于其他玉米品种,光合性能较强。②相比 RH、NRH 和 EM 模型,MRH 模型拟合的各玉米品种间的光合参数与实测值最接近,拟合度最高(0.983≤R^2≤0.996,0.886≤RMSE≤1.931,0.709≤MAE≤1.482),可作为宁夏常用玉米品种光响应曲线模型。③7 个品种玉米的最优光响应曲线 MRH 模型的光合特征参数 $P_{n\,max}$ 分别为 30.92,29.96,29.22,28.79,28.77,26.95 和 28.34 μmol/(m^2 · s),可以作为高光效玉米品种筛选的主要参考指标。④以 P_n、G_s、T_r、C_i 和 WUE 等 5 个指标对 7 个玉米品种进行主成分分析,可将 7 个品种玉米划分为高光效型品种(YY238),中光效、低水分利用效率型品种(TC19、DK622、JD73、XY1225、DH605)和高水分利用效率型品种(ZD958)3 类。【结论】构建 MRH 模型后,计算相应的光合特征参数并结合主成分分析方法,能够对宁夏玉米品种的光合特性及叶片水分利用效率进行准确分析,可用于宁夏引黄灌区玉米品种区域适宜性筛选及光合能力提升研究。

[关键词] 玉米;光合特性;光响应曲线;水分利用效率;主成分分析;宁夏引黄灌区

[中图分类号] S513.01 [文献标志码] A [文章编号] 1671-9387(2026)02-0001-10

Analysis of photosynthetic characteristics and leaf water use efficiency of maize varieties in Ningxia

LÜ Mingyue[1], MA Jilong[1], XIE Tiena[2], YUN Binyuan[1], JI Li[1], MA Jianjun[3],
LI Hong[3], YUE Xiang[3], WANG Jintao[1], JIA Biao[1]

(1 *School of Agriculture, Ningxia University, Yinchuan, Ningxia* 750021, *China*;
2 *Institute of Science and Technology, Ningxia University, Yinchuan, Ningxia* 750021, *China*;
3 *Agricultural Environmental Protection Monitoring Station, Ningxia Hui Autonomous Region, Yinchuan, Ningxia* 750002, *China*)

Abstract:【Objective】 This research aims to explore the differences in photosynthetic characteristics among different maize varieties in the Ningxia Yellow Irrigation District, and analyze the light response characteristics of maize during the critical reproductive period, to evaluate the regional applicability of

[收稿日期] 2024-09-21 [修回日期] 2025-03-06
[基金项目] 宁夏自然科学基金项目(2023AAC03075,2023AAC03151);国家自然科学基金项目(32360432)
[作者简介] 吕明玥(1997—),女,宁夏吴忠人,硕士,主要从事作物高产优质栽培技术研究。E-mail:Y19995318613@163.com
[通信作者] 贾彪(1979—),男,甘肃镇原人,教授,主要从事智慧农业研究。E-mail:jiabiao2008@nxu.edu.cn

maize varieties.【Method】With 7 maize varieties including YY238, TC19, XY1225, JD73, DK622, ZD958, and DH605 which are suitable for planting in Ningxia area as the materials, the Li-6400XT photosynthesis system was used to measure the photosynthetic characteristics of 7 main maize varieties under natural conditions during the nodulation period. The light response curves of the 7 maize varieties were fitted with 4 models, namely, the right-angle hyperbola model (RH), the non-right-angle hyperbola model (NRH), the exponential model (EM), and the modified model for the right-angle hyperbola (MRH), to derive the 5 photosynthetic characteristic parameters ($P_{n\,max}$, R_d, LCP, LSP, and AQY). The light response characteristics of maize varieties at the nodulation stage were compared, and the photosynthetic characteristics and leaf water use efficiency of maize varieties commonly used in Ningxia were analyzed.【Result】①The net photosynthetic rates (P_n) of YY238, TC19 and XY1225 were 29.84, 29.61 and 28.99 μmol/(m^2 · s), respectively, which were higher than those of the other maize varieties, showing stronger photosynthetic performance. ② Compared with the RH, NRH and EM models, the photosynthetic parameters of different maize varieties fitted by the MRH model were the closest to the measured values, showing the highest degree of fit ($0.983 \leqslant R^2 \leqslant 0.996$, $0.886 \leqslant RMSE \leqslant 1.931$, and $0.709 \leqslant MAE \leqslant 1.482$), and it can be used as a commonly used maize light response curve model in Ningxia. ③The photosynthetic characteristic parameter of the optimal light response curve was $P_{n\,max}$, which was 30.92, 29.96, 29.22, 28.79, 28.77, 26.95, and 28.34 μmol/(m^2 · s) for the 7 maize varieties respectively. It could serve as a main reference index for high light-efficiency maize variety screening. ④According to the principal component analysis of 7 maize varieties based on five indicators, including P_n, G_s, T_r, C_i and WUE, the 7 varieties can be classified into three categories, namely, high light-efficiency varieties (YY238), medium-light-efficiency varieties with higher water-use efficiency (TC19, DK622, JD73, XY1225, and DH605), and high-water-use-efficiency varieties (ZD958).【Conclusion】By constructing the MRH model, calculating the corresponding photosynthetic characteristic parameters and combining them with the principal component analysis method, the photosynthetic characteristics and leaf water use efficiency of Ningxia maize varieties can be accurately analyzed. It can be used for regional suitability screening and photosynthetic capacity improvement of maize varieties in the Ningxia Yellow Irrigation District.

Key words: maize; photosynthetic characteristics; light response curve; water use efficiency; principal component analysis; Ningxia Yellow Irrigation District

光合作用是提供作物生长的主要能量来源，为品种区域适应性评价和产量提高奠定了基础[1-3]。作物光合作用强弱与品种有关，不同品种的光合特性存在差异，且具有稳定的遗传性[4]。前人研究发现，净光合速率(P_n)可作为作物生长状况的一个重要指标，用于准确分析品种间光合参数的差异性[5]，而探究 P_n 变化的最有效手段之一是光响应曲线模型，通过建立不同类型光响应曲线模型能够定量描述不同光强下的各类光合参数，如最大净光合速率($P_{n\,max}$)、光补偿点(LCP)和暗呼吸速率(R_d)等[6-8]。目前，主流的光响应曲线模型主要有直角双曲线模型(rectangular hyperbola equation, RH)、非直角双曲线模型(non-rectangular hyperbola equation, NRH)、直角双曲线修正模型(modified model of rectangular hyperbola, MRH)和指数模型(exponential model, EM)等4种，其中被广泛应用的模型为非直角双曲线模型[9-11]。然而，实际应用中发现非直角双曲线模型并不能估算作物的饱和光强，且该模型估算的最大净光合速率($P_{n\,max}$)与实测值有偏差[12]。因此，叶子飘等[13]将直角双曲线模型改进为直角双曲线修正模型，提高了光合模型拟合精度；陈卫英等[14]也改进了指数模型，较好地克服了原有指数模型的缺陷，准确地拟合了作物光响应过程及其特征参数。为进一步探索改进模型的精度，闫小红等[15]应用4种光响应模型对4个水稻品种光响应曲线进行拟合，仅有直角双曲线修正模型可计算出 $P_{n\,max}$ 等重要的光合参数。贺正等[16]选用4种模型对滴灌玉米抽雄-吐丝期的光响应过程拟合分析，发现经叶子飘改进的直角双曲线修正模型可更加精确地计算出玉米光响应参数。郭江等[17]仅采用直

角双曲线修正模型拟合不同株型玉米吐丝期的光响应曲线特征发现,所得的光合参数间存在一定的差异性。由此可见,修正的光合曲线模型可用于玉米不同品种地域适应性评价。然而目前作物品种筛选方法以主成分分析法为主,如宋晓等[18]基于主成分分析,在 27 个小麦品种中筛选出了 10 个高产及氮素高效利用品种;廖兰等[19]采用主成分分析,将 9 个小麦品种划分为 3 类,以便于研究小麦蛋白结构和功能;郭敏杰等[20]运用主成分分析对冀北花生品种进行评价发现,利用表型性状对品种进行分类,所得结果与系谱关系的结果表现一致。但单一使用主成分分析法,所得到的评价结果无法说明品种的光合特性变化。因此,将光合特征参数分析法与主成分分析法相结合对不同玉米品种光合特性、叶片水分利用效率及区域适应性进行评价,既探讨了玉米光合特性对不同光照强度的响应机制,又分析了不同玉米品种光合特征差异,同时还评价了玉米品种的区域适宜性。基于此,本研究拟采用 4 种模型拟合 7 个玉米品种的光响应曲线,并通过主成分分析对 7 个玉米品种 5 个光合特征参数进行分类,为玉米品种区域适宜性筛选、光合能力提升及产量提高提供理论参考。

1　材料与方法

1.1　试验地概况

试验于 2023 年在宁夏平吉堡玉米科技小院(38°25′53″ N,106°02′35″ E)进行。该试验地位于宁夏平吉堡农场,海拔为 1 112 m,年降水量 180～200 mm(积雨 82.1 mm),年平均气温 8.5 ℃(>10 ℃活动积温为 2 795.5 ℃ · d),属于中温带大陆性气候。土壤类型为淡灰钙土,试验地 0～20 cm 土层土壤基础肥力状况为:pH 8.13,有机质含量 14.15 g/kg,全氮含量 0.73 g/kg ,全磷含量 0.60 g/kg,碱解氮含量 36.00 mg/kg,速效磷含量 16.31 mg/kg,速效钾含量 105.54 mg/kg。

1.2　试验设计

选用适宜宁夏地区种植的 7 个玉米品种:银玉 238(YY238)、天赐 19(TC19)、先玉 1225(XY1225)、晋单 73(JD73)、德科 622(DK622)、郑单 958(ZD958)和登海 605(DH605),各品种特征见表 1。试验采用随机区组排列,每个品种重复 3 次,共 21 个试验小区,小区面积为 115.5 m^2(15 m×7.7 m),种植密度为 9×10^4 株/hm^2。

表 1　试验用玉米品种特征

Table 1　Characteristics of maize varieties used in the experiment

品种名称 Cultivars	简称 Acronyms	生育期/d Reproductive period	株型 Strain	株高/cm Plant height	熟期 Maturity
银玉 238 Yinyu 238	YY238	148.5	紧凑 Compact	277	中晚熟 Medium-late maturity type
天赐 19 Tianci 19	TC19	140	半紧凑 Semi-compact	294	中晚熟 Medium-late maturity type
先玉 1225 Xianyu 1225	XY1225	138	紧凑 Compact	266	中晚熟 Medium-late maturity type
晋单 73 Jindan 73	JD73	135	紧凑 Compact	317	中晚熟 Medium-late maturity type
德科 622 Deke 622	DK622	129.5	半紧凑 Semi-compact	296	中晚熟 Medium-late maturity type
郑单 958 Zhengdan 958	ZD958	129	紧凑 Compact	246	中晚熟 Medium-late maturity type
登海 605 Denghai 605	DH605	130	紧凑 Compact	259	中晚熟 Medium-late maturity type

于 2023 年 4 月 23 日进行人工点播,宽窄行(宽行为 70 cm,窄行为 40 cm)种植,采用滴灌水肥一体化种植模式,滴灌带布设在窄行中间。供试肥料均为水溶肥,玉米不同生育期灌水和施肥情况见表 2。氮肥为尿素(总氮≥46.4%),磷肥为磷酸一铵(磷含量≥61%,氮含量≥12%),钾肥为硫酸钾(钾含量≥52%),其中磷钾肥作为基肥一次性施入,用量分别为 138 和 120 kg/hm^2。

1.3　光合参数的测定

于玉米拔节期(6 月 10 日前后),选择晴天无云天气,在上午 10:00－12:00 进行。采用 Li-6400XT 型光合仪(Li-Cor,USA)测定玉米最上部全展叶的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)等光合参数。

光响应曲线测定:仪器参数设定时选择红蓝光源,气体流速为 500 μmol/s,叶室内 CO_2 浓度为(380±2) μmol/mol,叶片温度为(30±3) ℃。将 PAR 共设置 15 个梯度,分别为 2 000,1 600,1 400,1 200,1 000,800,600,400,300,200,150,100,50,25,0 μmol/(m^2 · s),测定不同 PAR 下玉米叶片的

P_n[21],每小区选取 3 株具有代表性的玉米植株进行 3 次重复试验,结果取平均值。

表 2 玉米不同生育期灌水和施肥情况

Table 2 Irrigation and fertilization at different growth stages of maize

生育期 Reproductive period	处理时间(月-日) Processing time (mm-dd)	灌水量/mm Irrigation amount	灌水次数 Frequency of irrigation	施氮肥比例/% Nitrogen fertilizer apportionment	施氮肥次数 Nitrogen application frequency
苗期 Seedling stage	05-03	20	1	10	1
拔节期 Jointing date	06-10	60	3	45	3
抽雄-吐丝期 Heading-silking stage	07-19	100	2	20	1
灌浆期 Filling stage	08-20	90	3	25	3
成熟期 Maturity	09-23	20	1	—	—

1.4 光响应曲线模型与叶片水分利用效率计算

采用叶子飘开发的光合分析软件 4.1.1 版(版权所有:井冈山大学生命科学学院(理学院)叶子飘)[22]对光响应曲线进行拟合,并计算相应的光响应参数:光补偿点(LCP)、光饱和点(LSP)、表观量子效率(AQY)、最大净光合速率($P_{n\,max}$)和暗呼吸速率(R_d)[23]。直角双曲线模型(RH)、非直角双曲线模型(NRH)、直角双曲线修正模型(MRH)和指数模型(EM)的拟合方程式如下。

直角双曲线模型(RH):

$$P_n=\frac{\alpha I P_{n\,max}}{\alpha I+P_{n\,max}}-R_d。\tag{1}$$

非直角双曲线模型(NRH):

$$P_n=(\alpha I+P_{n\,max}-\sqrt{(\alpha I+P_{n\,max})^2-4\theta_{max}\alpha I P_{n\,max}})/2\theta_{max}-R_d。\tag{2}$$

直角双曲线修正模型(MRH):

$$P_n=\alpha\frac{1-\beta I}{1+\gamma I}I-R_d。\tag{3}$$

指数模型(EM):

$$P_n=P_{n\,max}(I-e^{-\alpha I/P_{n\,max}})-R_d。\tag{4}$$

式中:α 为表观量子效率;I 为光量子通量密度,$\mu mol/(m^2\cdot s)$;$P_{n\,max}$ 为最大净光合速率,$\mu mol/(m^2\cdot s)$;R_d 为暗呼吸速率,$\mu mol/(m^2\cdot s)$;β 为修正系数;γ 为独立于 PAR 的系数;θ_{max} 为非直角双曲线的凸度,$0<\theta_{max}<1$。

以光合有效辐射为横坐标,净光合速率为纵坐标,制作光合-光响应曲线。用光强低于 200 $\mu mol/(m^2\cdot s)$的数据直线回归求得响应曲线的初始斜率,即表观量子效率(AQY)和光补偿点(LCP)[24]。计算玉米叶片水分利用效率(WUE)。

$$WUE=P_n/T_r。\tag{5}$$

1.5 数据处理

采用 SPSS 26.0 对玉米光响应实测数据进行分析,采用 Origin 2022 软件进行数据整理。选取决定系数 R^2、均方根误差 RMSE 及平均绝对误差 MAE 对模型精度进行验证[25],测定数据的 60%作为建模样本,构建光合-光响应模型;测定数据的 40%作为测试样本,对模型进行精度验证[26]。

2 结果与分析

2.1 不同玉米品种的光合特征参数分析

对参试的 7 个玉米品种光合特征参数进行分析,结果见表 3。

表 3 不同玉米品种的光合特性参数

Table 3 Photosynthetic characteristics parameters of different maize varieties

品种 Cultivars	P_n/($\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$)	G_s/($\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$)	C_i/($\mu mol\cdot mol^{-1}$)	T_r/($\mu mol\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$)
YY238	29.84±0.71 a	0.22±0.00 b	195.59±8.46 d	9.16±0.37 a
TC19	29.61±0.84 a	0.22±0.00 b	228.00±7.23 c	8.91±0.41 ab
JD73	28.50±0.67 ab	0.18±0.00 d	294.62±7.24 b	8.51±0.43 abc
XY1225	28.99±0.85 ab	0.19±0.00 c	254.58±5.56 c	8.59±0.46 abc
DK622	27.95±0.70 bc	0.18±0.00 d	305.90±6.59 a	8.25±0.47 abc
ZD958	25.95±0.70 d	0.16±0.00 e	311.96±9.57 a	7.83±0.56 c
DH605	26.81±0.91 cd	0.23±0.00 a	298.20±8.63 b	8.00±0.66 bc

注:同列数据后标不同小写字母表示不同品种间差异显著($P<0.05$)。P_n 为净光合速率;G_s 为气孔导度;C_i 为胞间 CO_2 浓度;T_r 为蒸腾速率。

Note: Different lowercase letters after the data in the same column indicate significant differences among varieties ($P<0.05$). P_n is net photosynthetic rate; G_s is stomatal conductance; C_i is intercellular CO_2 concentration; T_r is transpiration rate.

由表 3 可知,部分玉米品种间的 P_n、G_s、C_i 和 T_r 存在显著差异。YY238 的 P_n 最大,为 29.84 μmol/(m² · s);其次为 TC19(29.61 μmol/(m² · s)),其中 ZD958、DH605 与 JD73、XY1225 之间存在显著差异($P<0.05$)。DH605 的 G_s 最大,且显著高于其他玉米品种,是 ZD958 的 1.44 倍;其余玉米品种之间 G_s 差异显著($P<0.05$)。ZD958 和 DK622 的 C_i 分别为 311.96 和 305.90 μmol/(m² · s),显著高于其他玉米品种($P<0.05$);YY238 的 C_i 相比其他品种差异较大。7 个不同玉米品种的 T_r 差异较小,其中 YY238 的 T_r 最大,为 9.16 μmol/(m² · s),仅比 ZD958 提高 16%。

2.2　不同玉米品种光响应曲线分析

2.2.1　光响应曲线　由图 1 可见,在 PAR 为 0～250 μmol/(m² · s)时,7 个玉米品种叶片的 P_n 均随 PAR 的增强而基本呈线性上升趋势。当 PAR＞250 μmol/(m² · s)时,各玉米品种叶片 P_n 随 PAR 增加表现不一,ZD958 和 DH605 的光响应曲线在 PAR＞1 400 μmol/(m² · s)时基本趋于平稳,而 JD73 和 TC19 的光响应曲线直到 PAR 为 1 800 μmol/(m² · s)时才趋于平稳。当PAR＞1 600 μmol/(m² · s)时,7 个玉米品种均处于一个平台期,无明显光抑制现象。此外,7 个玉米品种的 P_n 差异较明显,YY238 和 TC19 的 P_n 明显高于其他 5 个玉米品种。

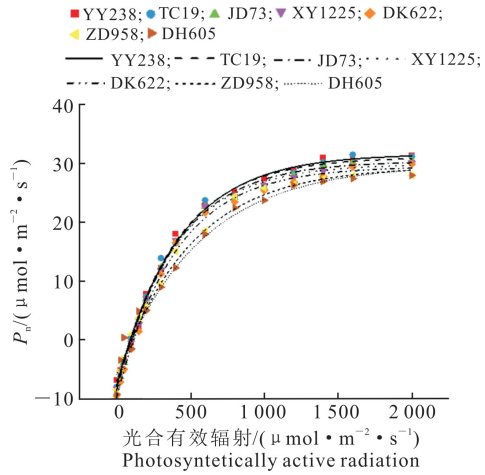


图 1　7 个玉米品种叶片光合-光响应曲线

Fig. 1　Photosynthesis-light response curve of leaves of seven maize varieties

2.2.2　4 种光响应曲线模型的模拟评价　采用测定数据的 60%作为建模样本,构建光合-光响应曲线模型,结果见图 2。

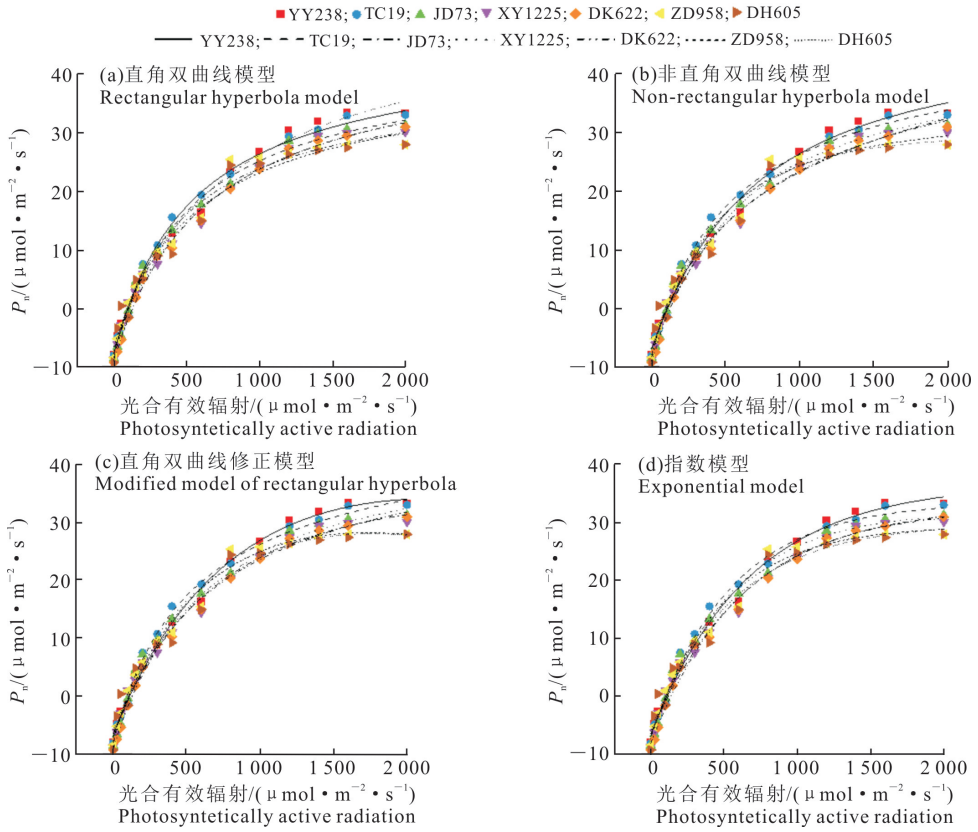


图 2　7 个玉米品种的 4 种光响应曲线模型拟合结果

Fig. 2　Model fitting results of 4 light response curves for 7 maize varieties

由图 2 可知,选用 RH(直角双曲线模型)、NRH(非直角双曲线模型)、MRH(直角双曲线修正模型)

和EM(指数模型)4种光响应曲线模型对7个不同玉米品种拔节期叶片光响应曲线进行拟合,当PAR达到1 200 μmol/(m²·s)时,4种光响应曲线模型均呈较好的拟合效果。当在PAR≤200 μmol/(m²·s)的弱光下,叶片的P_n随着PAR的增加迅速增大,此阶段4种模型反映的状态基本一致;当PAR>200 μmol/(m²·s)时,YY238和TC19的初始斜率高于其他5个品种,P_n增加的幅度减小,各玉米品种下P_n对PAR的响应差异明显;当PAR>1 200 μmol/(m²·s)时,EM模型拟合效果较差,且XY1225和TC19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PAR>1 400 μmol/(m²·s)时,MRH模型拟合程度最好,其他3种模型拟合值均高于实测值,且无法拟合光饱和后的P_n变化。因此,从建模结果来看MRH模型表现最佳。

选用参数R^2、RMSE、MAE值来评价4种模型,结果(表4)表明,MRH模型对各玉米品种不同PAR下P_n变化的拟合效果最优,R^2均在0.983以上,精度较高。此外,所得到的MRH模型的RMSE在0.886~1.931,MAE在0.709~1.482,误差上限值在4种模型中最低,因此MRH模型为本研究的最优模型。

表4 7个玉米品种4种模型拟合度分析

Table 4 Analysis of the fitting degree of 4 model for 7 maize varieties

模型 Model	品种 Cultivars	R^2	RMSE	MAE
直角双曲线模型(RH) Rectangular hyperbola model	YY238	0.993	1.148	0.972
	TC19	0.996	0.920	0.729
	JD73	0.995	0.923	0.778
	XY1225	0.990	1.284	1.145
	DK622	0.996	0.886	0.709
	ZD958	0.984	1.618	1.180
	DH605	0.972	2.078	1.760
非直角双曲线模型(NRH) Non-rectangular hyperbola model	YY238	0.994	1.139	0.946
	TC19	0.995	0.916	0.723
	JD73	0.995	0.879	0.758
	XY1225	0.990	1.220	1.018
	DK622	0.995	0.847	0.656
	ZD958	0.984	1.581	1.209
	DH605	0.974	2.030	1.589
直角双曲线修正模型(MRH) Modified model of rectangular hyperbola	YY238	0.995	1.047	0.805
	TC19	0.995	0.918	0.733
	JD73	0.996	0.916	0.792
	XY1225	0.992	1.271	1.116
	DK622	0.996	0.886	0.709
	ZD958	0.987	1.419	1.021
	DH605	0.983	1.931	1.482
指数模型(EM) Exponential model	YY238	0.994	1.086	0.831
	TC19	0.993	1.180	0.941
	JD73	0.992	1.216	0.982
	XY1225	0.989	1.337	1.129
	DK622	0.994	1.068	0.905
	ZD958	0.986	1.480	1.073
	DH605	0.975	1.979	1.554

注:R^2为拟合方程的决定系数;RMSE为均方根误差;MAE为平均绝对误差。表5同。

Note: R^2 is the coefficient of determination of the fitting equation; RMSE is the root mean square error; MAE is the mean absolute error. The same table 5.

2.2.3 最优模型验证 采用测定数据的40%作为测试样本,对模型进行精度验证。不同玉米品种拔节期光合-光响应曲线拟合最优模型验证结果见表5。由表5可知,各玉米品种叶片P_n拟合方程的决定系数(R^2)值均较高。YY238和TC19的RMSE分别为1.572和1.651,MAE分别为1.250和1.353。由此可以看出,直角双曲线修正模型(MRH)对不同玉米品种拔节期叶片的P_n拟合精度较高。

表5 7个玉米品种直角双曲线修正模型(MRH)的验证结果

Table 5 Validation results of the modified model of right-angle hyperbola (MRH) for 7 maize varieties

品种 Cultivars	R^2	RMSE	MAE
YY238	0.988	1.572	1.250
TC19	0.988	1.651	1.353
JD73	0.986	1.685	1.464
XY1225	0.987	2.111	1.927
DK622	0.984	1.681	1.468
ZD958	0.983	1.890	1.590
DH605	0.976	1.682	1.441

2.2.4　最优模型光响应特征参数比较　由表 6 可知,7 个玉米品种的 $P_{n\,max}$ 间存在明显差异,其中 YY238 的 $P_{n\,max}$ 最大,为 30.92 μmol/(m^2 · s);ZD958 的 $P_{n\,max}$ 最低,仅为 26.95 μmol/(m^2 · s),两品种间差异达显著水平($P<0.05$)。部分玉米品种的 R_d 间也存在差异显著($P<0.05$),DK622 和 ZD958 的 R_d 显著高于其他品种,且均接近 DH605 的 2 倍。DK622 和 TC19 的 LSP 均超过 2 000 μmol/(m^2 · s),分别为 2 270 和 2 030 μmol/(m^2 · s),显著高于其他玉米品种;而 XY1225 和 ZD958 的 LSP 仅为 1 700 μmol/(m^2 · s),均为最低。从各品种玉米的 LCP 来看,ZD958、DK622 和 DH605 与其余品种间差异达显著水平($P<0.05$),YY238 的 LCP 最低,仅为 90.31 μmol/(m^2 · s)。从各品种玉米的 AQY 来看,JD73 的 AQY 最大,为 809 μmol/mol;TC19 的 AQY 次之,为 798 μmol/mol,因此这 2 个玉米品种叶片光能转化效率较高。

表 6　7 个玉米品种最优模型光响应特征参数

Table 6　Optimal model light response characteristic parameters of 7 maize varieties

品种 Cultivars	$P_{n\,max}$/(μmol · m^{-2} · s^{-1})	R_d/(μmol · m^{-2} · s^{-1})	LSP/(μmol · m^{-2} · s^{-1})	LCP/(μmol · m^{-2} · s^{-1})	AQY/(μmol · mol^{-1})
YY238	30.92 a	7.95 b	1 740 c	90.31 b	722 b
TC19	29.96 a	8.58 b	2 030 a	93.17 b	798 a
JD73	29.22 a	9.24 b	1 840 b	94.57 b	809 a
XY1225	28.79 ab	8.75 b	1 700 c	94.26 b	749 b
DK622	28.77 ab	10.30 a	2 270 a	108.20 a	762 b
ZD958	26.95 b	10.24 a	1 700 c	109.15 a	762 b
DH605	28.34 ab	5.45 c	1 820 b	102.53 a	457 c

注:$P_{n\,max}$ 为最大净光合速率;R_d 为暗呼吸速率;LSP 为光饱和点;LCP 为光补偿点;AQY 为表观量子效率。

Note: $P_{n\,max}$ is maximum net photosynthetic rate; R_d is dark respiration rate; LSP is light saturation point; LCP is light compensation point; AQY is apparent quantum yield.

2.3　不同玉米品种光合与水分利用特性分析

主成分分析法(PCA)可根据成分重要程度将多变量筛选降维。本研究利用 PCA 对宁夏引黄灌区拔节期 7 个主栽玉米品种的 P_n、G_s、T_r、C_i 和叶片 WUE 等 5 个指标进行主要成分的筛选,结果见图 3。由图 3 可知,这 5 个参数中,第 1 主成分的方差贡献率为 90.4%,第 2 主成分的方差贡献率为 7.2%,二者累计方差贡献率达到 97.6%,即影响不同品种玉米光合特性的主要参数是叶片 P_n 和 WUE,可将这 2 个参数作为筛选玉米光合特性和叶片水分利用的主要依据。

从图 3 还可以看出,叶片 WUE 位于 ZD958 附近,这说明其在 ZD958 中相对较高;P_n 和 G_s 在 DK622 附近,说明其在 DK622 中相对较高;T_r 在 DH605 附近,说明其在 DH605 中相对较高。因此,根据光合与水分特性将这 7 个玉米品种划分为 3 类,Ⅰ类为高光效型品种,有 YY238;Ⅱ类为中光效、低水分利用效率型品种,有 TC19、DK622、JD73、XY1225 和 DH605;Ⅲ类为高水分利用效率型品种,有 ZD958。

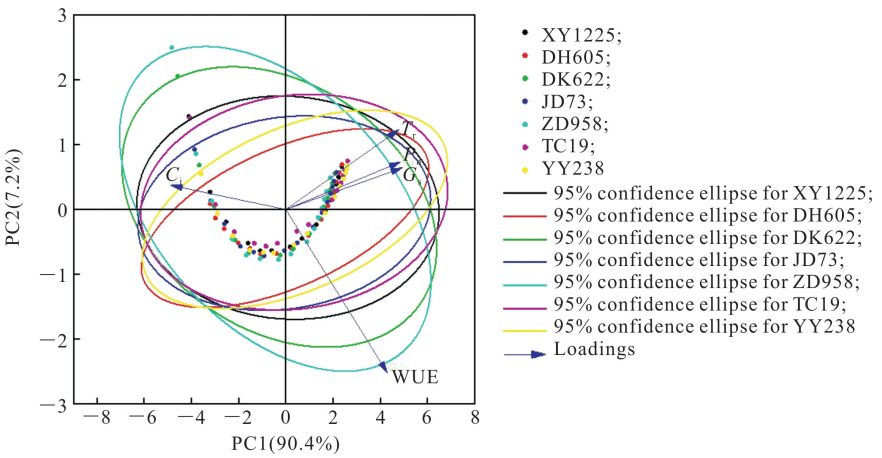


图 3　7 个玉米品种光合参数的主成分分析

Fig. 3　Principal component analysis of photosynthetic parameters for 7 maize varieties

3 讨 论

3.1 不同玉米品种的光合特征参数分析

光合作用是作物获取物质和能量的重要生理过程,对作物生长发育至关重要,选用光能利用率高的品种,对生产能力的提升起到决定性作用[27-28]。本研究结果表明,宁夏引黄灌区 7 个主栽玉米品种的光合特征参数存在显著性差异,其中 YY238、TC19 的 P_n 和 T_r 高于其他品种,而 C_i 则较低,这与吴胜男等[25]的研究结果相似。张迎辉等[29]研究表明,随光强的增高,彩叶树叶片净光合速率呈先快速上升后缓慢升高趋势。本研究中,7 个玉米品种的光响应曲线均存在快速响应和平稳阶段 2 个过程,但这 2 个过程对应的 PAR 范围有所差异:PAR 为 0~250 μmol/(m² · s)时,随着 PAR 的增强玉米叶片 P_n 基本呈线性上升趋势;在 PAR > 1 600 μmol/(m² · s)时,7 个玉米品种均处于一个平台期,无明显光抑制现象,且 YY238 和 TC19 的 P_n 明显高于其他 5 个品种,这说明 7 个玉米品种对强光的利用能力也存在一定差异性。这一结果与张贵合等[30]在马铃薯和冯国郡等[31]在高粱不同品种光响应曲线的研究结果相类似,即同一作物不同品种间净光合速率存在较明显差异。因此,比较不同玉米品种光合参数可为筛选高光效品种提供一种非常重要的技术手段。

3.2 不同玉米品种光响应曲线拟合及特征参数分析

光响应曲线模型及其特征参数也是判断作物光合性能强弱的有效手段。刘瑞显等[32]根据不同花生品种的光合特性选择了对应的拟合模型。徐德冰等[33]对蓝莓的光合响应曲线拟合模型进行研究发现,选择不同拟合模型将直接影响蓝莓的光合特性参数。本研究中,PAR 达到 1 200 μmol/(m² · s)时 4 种模型对各玉米品种的拟合效果均较好,R^2 都能达到 0.97 以上;当 PAR>1 400 μmol/(m² · s)时,与各玉米品种实测值曲线趋势最接近的是直角双曲线修正模型(MRH),其他 3 种模型的适应性较差,此研究结果与赵丽等[34]在玉米苗期的研究结果相似。本研究还发现,与其他 3 种模型拟合的各玉米品种光合响应特征参数相比,直角双曲线修正模型(MRH)的光合响应特征参数的实测值偏离最小,这也与刘瑞显等[32]、贺正等[16]的研究结果基本一致。除此之外,本研究通过最优模型(MRH)计算玉米的 $P_{n\,max}$、LSP、LCP、R_d 和 AQY 等光合参数发现,YY238 和 TC19 的 $P_{n\,max}$ 分别为 30.92 和 29.96 μmol/(m² · s),表明这 2 个品种有较高的强光利用能力;而 DH605 的 R_d 最低,说明 DH605 能通过降低 R_d 来减少碳损耗,从而维持自身的代谢平衡。LSP 代表植物适应强光的能力,LSP 越高的植物可在越强的光下正常生长发育[35]。本研究中,DK622 的 LSP 达到 2 270 μmol/(m² · s),说明其对强光的适应能力较好。LCP 和 AQY 是反映作物利用弱光能力的重要参数,即可代表作物的耐阴性能力[36]。本研究发现,YY238 和 XY1225 耐弱光能力较强,而 ZD958 耐弱光能力较弱,其他玉米品种的 LCP 和 AQY 也均存在差异,这与徐田军等[37]的研究结果相似。上述研究结果表明,玉米光合特征参数在品种间表现出了耐阴性、耐强光性和光合潜能较高的特性。

3.3 不同玉米品种光合与水分利用特性分析

作物品种间的光合性状差异可通过叶片 P_n、G_s、T_r、C_i 和 WUE 等 5 个指标的主成分分析进行分类[38],该分析方法在郭春芳等[28]和吴胜男等[25]的研究中均有提及,并取得了良好效果。本研究通过对 7 个不同玉米品种光合参数进行主成分分析发现,PC1 和 PC2 的累计方差贡献率为 97.6%,PC1 中载荷值最大指标为 P_n,PC2 中载荷值最大指标为 WUE,且 5 个指标相互间不重叠,表明玉米品种光合与水分利用特性差异明显。因此,通过 PC1 筛选出高光效型玉米品种 YY238。同时考虑到水分利用效率对干旱环境的适应能力,WUE 高的玉米品种更能适应干旱环境且具有更高的生长潜力[28],即 PC2 筛选出 TC19 等 5 个中光效、低水分利用效率型玉米品种及 ZD958 高水分利用效率型玉米品种。因此,筛选玉米高光效型品种,既要考虑光合速率,又要考虑水分利用效率对干旱环境的适应能力,二者有机结合,为干旱地区玉米栽培和生产实践提供参考。

4 结 论

1)对比参试的 7 个玉米品种光合特征参数发现,YY238、TC19 和 XY1225 的净光合速率(P_n)分别为 29.84,29.61 和 28.99 μmol/(m² · s),高于其他玉米品种,光合能力较强。

2)运用 4 种光响应曲线模型拟合不同玉米品种的光响应曲线,发现 MRH 模型拟合的各项光合参数与实测值最为接近。说明 MRH 模型具有较高的拟合精度和适用性。

3)通过叶片 P_n、G_s、T_r、C_i 和 WUE 等 5 个指标的主成分分析,将 7 个玉米品种划分为 3 个类群,

Ⅰ类有 YY238,为高光效型玉米品种;Ⅱ类包括 TC19、DK622、JD73、XY1225、DH605,为中光效、低水分利用效率型玉米品种;Ⅲ类有 ZD958,为高水分利用效率型玉米品种。

综上所述,构建 MRH 模型后,计算相应的光合特征参数并结合主成分分析方法,能够对宁夏玉米品种的光合特性与叶片水分利用效率进行准确分析。该结果可为宁夏引黄灌区玉米品种区域适宜性筛选及光合能力提升提供理论参考。

[参考文献]

[1] 高军,杨静静,侯金星. 不同密度和施肥方式对玉米光合生理的影响[J]. 现代农业科技,2023(23):11-17.
GAO J,YANG J J,HOU J X. Effects of different densities and fertilization methods on photosynthetic physiology of maize[J]. Modern Agricultural Science and Technology,2023(23):11-17.

[2] 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 L,ZHANG X X,ZHENG R,et al. Photosynthetic characteristics and photosynthesis-light response curve models of summer maize[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2016,40(12):1310-1318.

[3] 张玲,王凤立,卓志兵,等. 玉米抽雄期近穗位叶片与穗部性状及产量的相关性研究[J]. 现代农业科技,2023(17):11-15.
ZHANG L,WANG F L,ZHUO Z B,et al. Correlation between near ear position leaf and ear traits and yield in maize during tasseling stage[J]. Modern Agricultural Science and Technology,2023(17):11-15.

[4] 颜为,李晓靖,赵瑞君,等. 不同玉米品种产量和氮素利用效率研究[J]. 玉米科学,2023,31(5):119-127.
YAN W,LI X J,ZHAO R J,et al. Yield and nitrogen utilization efficiency of different maize varieties[J]. Journal of Maize Sciences,2023,31(5):119-127.

[5] 李倩,王明,王雯雯,等. 华山新麦草光合特性对干旱胁迫的响应[J]. 生态学报,2012,32(13):4278-4284.
LI Q,WANG M,WANG W W,et al. Response of photosynthetic characteristics of *Psathyrostachys huashanica* Keng to drought stress[J]. Acta Ecologica Sinica,2012,32(13):4278-4284.

[6] 袁小康,邬定荣,王培娟,等. 油茶开花期冻害分级指标构建[J]. 中国农业气象,2023,44(7):633-641.
YUAN X K,WU D R,WANG P J,et al. Establishment of freezing injury index of *Camellia oleifera* during flowering period[J]. Chinese Journal of Agrometeorology,2023,44(7):633-641.

[7] SALAS FERNANDEZ M G,STRAND K,HAMBLIN M T,et al. Genetic analysis and phenotypic characterization of leaf photosynthetic capacity in a sorghum (*Sorghum* spp.) diversity panel[J]. Genetic Resources and Crop Evolution,2015,62(6):939-950.

[8] DIAS-FILHO M B. Photosynthetic light response of the C4 grasses *Brachiaria brizantha* and *B. humidicola* under shade[J]. Scientia Agricola,2002,59(1):65-68.

[9] KUBISKE M E,PREGITZER K S. Effects of elevated CO_2 and light availability on the photosynthetic light response of trees of contrasting shade tolerance[J]. Tree Physiology,1996,16(3):351-358.

[10] 卜建超,周童晖,刘凤山,等. 不同光合-光响应曲线模型对调亏灌溉条件下巨菌草的适应性[J]. 北方园艺,2023(12):122-128.
BU J C,ZHOU T H,LIU F S,et al. Adaptability of *Cenchrus* sp. under regulated deficit irrigation of different photosynthesis-light response curve models[J]. Northern Horticulture,2023(12):122-128.

[11] 李雪飞,陈珑,饶惠玲,等. 5 种丛生竹叶片光响应曲线拟合模型比较[J]. 植物资源与环境学报,2022,31(2):88-90.
LI X F,CHEN L,RAO H L,et al. Comparison on light response curve fitting models of five sympodial bamboo species[J]. Journal of Plant Resources and Environment,2022,31(2):88-90.

[12] 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.

[13] 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 new and several classical models of photo-synthesis in response to irradiance[J]. Journal of Plant Ecology,2008,32(6):1356-1361.

[14] 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.
CHEN W Y,CHEN Z Y,LUO F Y,et al. Comparison between modified exponential model and common models of light-response curve[J]. Chinese Journal of Plant Ecology,2012,36(12):1277-1285.

[15] 闫小红,尹建华,段世华,等. 四种水稻品种的光合光响应曲线及其模型拟合[J]. 生态学杂志,2013,32(3):604-610.
YAN X H,YIN J H,DUAN S H,et al. Photosynthesis light response curves of four rice varieties and model fitting[J]. Chinese Journal of Ecology,2013,32(3):604-610.

[16] 贺正,刘志,苗芳芳,等. 宁夏引黄灌区滴灌玉米 4 种光响应曲线模型比较[J]. 玉米科学,2020,28(1):124-131.
HE Z,LIU Z,MIAO F F,et al. Comparison of four light response curve models of drip irrigation maize in Ningxia Yellow River Irrigation District[J]. Journal of Maize Sciences,2020,28(1):124-131.

[17] 郭江,郭新宇,王纪华,等. 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,et al. Characteristic parameters of light responses of corn varieties with different plant shapes[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica,2005,25

(8):1612-1617.

[18] 宋晓,张珂珂,黄晨晨,等.基于主成分分析的氮高效小麦品种的筛选[J].河南农业科学,2020,49(12):10-16.
SONG X,ZHANG K K,HUANG C C,et al. Selection of nitrogen-efficient wheat varieties based on principal component analysis[J]. Journal of Henan Agricultural Sciences,2020,49(12):10-16.

[19] 廖兰,陈林萍,倪莉.基于主成分分析和聚类分析研究改性小麦蛋白的结构和功能特性[J].中国食品学报,2018,18(7):263-271.
LIAO L,CHEN L P,NI L. Studies on structural and functional characteristics of wheat gluten based on PCA and HCA[J]. Journal of Chinese Institute of Food Science and Technology,2018,18(7):263-271.

[20] 郭敏杰,邓丽,李玉荣,等.基于主成分和聚类分析的冀花高油酸花生品种综合评价[J].中国油料作物学报,2022,44(6):1210-1217.
GUO M J,DENG L,LI Y R,et al. Comprehensive evaluation of Jihua peanut varieties with high oleic acid based on principal component and cluster analysis[J]. Chinese Journal of Oil Crop Sciences,2022,44(6):1210-1217.

[21] 刘慧芳,贺正,贾彪,等.基于机器学习的滴灌玉米光合响应特征[J].中国农业科学,2019,52(17):2939-2950.
LIU H F,HE Z,JIA B,et al. Photosynthetic response characteristics of maize under drip irrigation based on machine learning[J]. Scientia Agricultura Sinica,2019,52(17):2939-2950.

[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.
YE Z P,GAO J. Change of carboxylation efficiency of *Salvia miltiorrhiza* in the vicinity of CO_2 compensation point[J]. Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition),2008,36(5):160-164.

[23] 宋锋惠,罗青红,史彦江,等.新疆杂交榛良种光合作用对生态因子的响应[J].生态学杂志,2013,32(5):1148-1154.
SONG F H,LUO Q H,SHI Y J,et al. Photosynthetic responses of hybrid hazel fine breeds to ecological factors in Xinjiang,Northwest China[J]. Chinese Journal of Ecology,2013,32(5):1148-1154.

[24] 王志军,谢宗铭,田又升,等.膜下滴灌水稻黄化叶片光合特性及叶绿素荧光参数分析[J].西北农业学报,2015,24(2):59-65.
WANG Z J,XIE Z M,TIAN Y S,et al. Analysis of photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence kinetic parameters of rice yellowish leaves under condition of drip irrigation with plastic film mulching[J]. Acta Agriculturae Boreali Occidentalis Sinica,2015,24(2):59-65.

[25] 吴胜男,孙凯,张海,等.甘薯不同品种(系)的光合特性比较与聚类分析[J].分子植物育种,2023,21(21):7153-7160.
WU S N,SUN K,ZHANG H,et al. Comparison of photosynthetic characteristics and cluster analysis in different sweet potato varieties(lines)[J]. Molecular Plant Breeding,2023,21(21):7153-7160.

[26] 苏春桃,杨浩,高秀梅,等.高光效甘薯种质筛选及光合特性分析[J].热带作物学报,2020,41(12):2462-2466.
SU C T,YANG H,GAO X M,et al. Screening of high-light-efficiency sweet potato germplasm and analysis of photosynthetic characteristics[J]. Chinese Journal of Tropical Crops,2020,41(12):2462-2466.

[27] 杨丽冉,和明珠,周大鹏,等.9个茶树品种的光合特性研究[J].热带作物学报,2023,44(1):143-153.
YANG L R,HE M Z,ZHOU D P,et al. Photosynthetic characteristics of nine tea (*Camellia sinensis*) cultivars[J]. Chinese Journal of Tropical Crops,2023,44(1):143-153.

[28] 郭春芳,孙云,陈常颂,等.茶树品种光合与水分利用特性比较及聚类分析[J].作物学报,2008,34(10):1797-1804.
GUO C F,SUN Y,CHEN C S,et al. Comparison and cluster analysis of photosynthetic characters and water use efficiency in tea(*Camellia sinensis*) cultivars[J]. Acta Agronomica Sinica,2008,34(10):1797-1804.

[29] 张迎辉,王雪梅,连巧霞.5个彩叶树种光响应曲线特性研究[J].热带作物学报,2019,40(9):1737-1741.
ZHANG Y H,WANG X M,LIAN Q X. Light response curve of photosynthesis of five colored-leaf trees[J]. Chinese Journal of Tropical Crops,2019,40(9):1737-1741.

[30] 张贵合,郭华春.马铃薯不同品种(系)的光合特性比较与聚类分析[J].作物学报,2017,43(7):1067-1076.
ZHANG G H,GUO H C. Comparison of photosynthetic characteristics and cluster analysis in potato varieties(lines)[J]. Acta Agronomica Sinica,2017,43(7):1067-1076.

[31] 冯国郡,章建新,李宏琪,等.甜高粱高光效种质的筛选和生理生化指标的比较[J].吉林农业大学学报,2013,35(3):260-268,277.
FENG G J,ZHANG J X,LI H Q,et al. Selection of high photosynthetic efficiency germplasm and comparative analysis of physiological indexes of sweet sorghum[J]. Journal of Jilin Agricultural University,2013,35(3):260-268,277.

[32] 刘瑞显,王晓婧,杨长琴,等.花生不同光响应曲线拟合模型的比较[J].花生学报,2018,47(4):55-59,65.
LIU R X,WANG X J,YANG C Q,et al. The study on different model fitting comparison of photosynthesis light response curves for peanut(*Arachis hypogaea* L.)[J]. Journal of Peanut Science,2018,47(4):55-59,65.

[33] 徐德冰,王明月,祖蕾,等.适合蓝莓的光合响应曲线拟合模型研究[J].中国农机化学报,2017,38(10):33-37.
XU D B,WANG M Y,ZU L,et al. Study on photosynthetic response curves fitting model for blueberry[J]. Journal of Chinese Agricultural Mechanization,2017,38(10):33-37.

[34] 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 L,HE Y X,WEI Y L,et al. Light response characteristics of maize seedling 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.

(下转第23页)

cepts and the novel "gene expression's CT difference" formula[J]. Journal of Molecular Medicine, 2006, 84(11): 901-910.

[27] SIDDIQUE A B, ISLAM S S. Effect of light and dark on callus induction and regeneration in tobacco (*Nicotiana tabacum* L.)[J]. Bangladesh Journal of Botany, 2015, 44: 643-651.

[28] 钟思彤，张亚真，孔祥瑞，等. 高等植物捕光叶绿素 a/b 结合蛋白的研究进展[J]. 农业生物技术学报，2024，32(2)：444-457.
ZHONG S T, ZHANG Y Z, KONG X R, et al. Advances of light-harvesting chlorophyll a/b binding protein (CAB) in higher plants [J]. Journal of Agricultural Biotechnology, 2024, 32(2): 444-457.

[29] JAHAN M S, HASAN M M. Light-harvesting complexes communicate growth and physiology of plants[J]. Indian Journal of Plant Physiology, 2018, 23(1): 1-6.

[30] PENG H, GAO J, SONG X. Transcriptome analyses reveal photosynthesis-related genes involved in chloroplast development of the EMS-induced maize mutant[J]. Plant Biotechnology Reports, 2022, 16(5): 565-578.

[31] WEI S S, WANG X Y, SHI D Y, et al. The mechanisms of low nitrogen induced weakened photosynthesis in summer maize (*Zea mays* L.) under field conditions[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2016, 105: 118-128.

[32] JENSEN P E, BASSI R, BOEKEMA E J, et al. Structure, function and regulation of plant photosystem I[J]. Biochimica et Biophysica Acta-Bioenergetics, 2007, 1767(5): 335-352.

[33] ANTOSHVILI M, CASPY I, HIPPLER M, et al. Structure and function of photosystem I in *Cyanidioschyzon merolae*[J]. Photosynthesis Research, 2019, 139: 499-508.

[34] QIN X C, SUGA M, KUANG T Y, et al. Structural basis for energy transfer pathways in the plant PSI-LHCI supercomplex[J]. Science, 2015, 348(6238): 989-995.

[35] WU J H, CHEN S, WANG C, et al. Regulatory dynamics of the higher-plant PSI-LHCI super complex during state transitions[J]. Molecular Plant, 2023, 16(12): 1937-1950.

[36] DENG Y X, LU S F. Biosynthesis and regulation of phenylpropanoids in plants[J]. Critical Reviews in Plant Sciences, 2017, 36(4): 257-290.

[37] JIN S X, KANAGARAJ A, VERMA D, et al. Release of hormones from conjugates: chloroplast expression of β-glucosidase results in elevated phytohormone levels associated with significant increase in biomass and protection from aphids or whiteflies conferred by sucrose esters[J]. Plant Physiology, 2011, 155(1): 222-235.

[38] LAUKKANEN H, RAUTIAINEN L, TAULAVUORI E, et al. Changes in cellular structures and enzymatic activities during browning of Scots pine callus derived from mature buds [J]. Tree Physiology, 2000, 20(7): 467-475.

[39] GUO H H, GUO H X, ZHANG L, et al. SELTP-assembled battery drives totipotency of somatic plant cell[J]. Plant Biotechnology Journal, 2019, 17(7): 1188-1190.

[40] WANG Y L, HE S J, LONG Y, et al. Genetic variations in *ZmSAUR*15 contribute to the formation of immature embryo-derived embryonic calluses in maize[J]. Plant Journal, 2022, 109(4): 980-991.

[41] ZHOU W K, LOZANO-TORRES J L, BLILOU I, et al. A jasmonate signaling network activates root stem cells and promotes regeneration[J]. Cell, 2019, 177(4): 942-956.

[42] MA L L, LIU M, YAN Y Y, et al. Genetic dissection of maize embryonic callus regenerative capacity using multi-locus genome-wide association studies[J]. Frontiers in Plant Science, 2018, 9: 561.

[43] XIE M, CHEN H Y, HUANG L, et al. A B-ARR-mediated cytokinin transcriptional network directs hormone cross-regulation and shoot development[J]. Nature Communications, 2018, 9(1): 1604.

（责任编辑：屈李纯）

（上接第 10 页）

[35] 丁宇晖，杨再强，徐超，等. 低温胁迫对设施三七叶片光响应曲线拟合的影响[J]. 东北林业大学学报，2020，48(3)：41-49.
DING Y H, YANG Z Q, XU C, et al. Effect of low temperature stress on light response curve fitting of *Panax notoginseng* leaves[J]. Journal of Northeast Forestry University, 2020, 48(3): 41-49.

[36] 王复标，杨小龙，康华靖，等. 不同环境条件下光合作用对光响应模型的研究进展[J]. 应用生态学报，2023，34(7)：1995-2005.
WANG F B, YANG X L, KANG H J, et al. A review on light response model of photosynthesis under different environmental conditions[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2023, 34(7): 1995-2005.

[37] 徐田军，吕天放，赵久然，等. 玉米生产上 3 个主推品种光合特性、干物质积累转运及灌浆特性[J]. 作物学报，2018，44(3)：414-422.
XU T J, LÜ T F, ZHAO J R, et al. Photosynthetic characteristics, dry matter accumulation and translocation, grain filling parameter of three main maize varieties in production[J]. Acta Agronomica Sinica, 2018, 44(3): 414-422.

[38] 方宝华，滕振宁，刘洋，等. 超高产杂交稻的光响应曲线及其模型拟合[J]. 中国稻米，2017，23(4)：1-5.
FANG B H, TENG Z N, LIU Y, et al. Photosynthesis light response curves of super high-yielding hybrid rice and model fitting[J]. China Rice, 2017, 23(4): 1-5.

（责任编辑：屈李纯）