doi:10.6041/j.issn.1000-1298.2015.11.019

环境因子对温室甜瓜蒸腾的驱动和调控效应研究*

张大龙 张中典 李建明

(西北农林科技大学园艺学院,陕西杨凌 712100)

摘要:为探明温室环境对甜瓜蒸腾的驱动和调控机理,以土壤相对含水率、空气温度、相对湿度和光辐射量为试验 因素,按四因素五水平二次回归正交旋转组合设计,测定了不同环境因子组合下甜瓜叶片蒸腾速率和气孔导度。 利用水量平衡法控制土壤含水率,用Li-6400型光合仪叶室控制温度、相对湿度和光辐射量,定量分析了瞬时尺度 上土壤和气象环境因子对甜瓜叶片蒸腾速率影响的的主效应、单因子效应、边际效应和交互作用,建立了环境因子 驱动的蒸腾速率模型。研究结果表明:除相对湿度外,土壤相对含水率、空气温度和光辐射量对蒸腾速率均为正效 应,其中土壤相对含水率和空气温度的单因子效应趋近线性函数,光辐射量和相对湿度的单因子效应分别为开口 向上和向下抛物线函数;土壤相对含水率和空气温度的边际效应随编码值的递增变化较平缓,且在试验编码范围 内均为正效应,光辐射量和相对湿度对蒸腾的边际效应随编码值的增加分别呈显著递增和递减趋势,其正负效应 临界编码值分别为-0.69和-1.49;环境因子对蒸腾的影响存在交互作用,表现为协同促进或拮抗调控作用,大气 水汽压亏缺是环境影响蒸腾的重要中转因子,在瞬时尺度叶片蒸腾的调控中起主导作用。

关键词:温室 甜瓜 蒸腾 环境因子 正交试验 中图分类号: \$152.7; \$625.5⁺1 文献标识码:A 文章编号: 1000-1298(2015)11-0137-08

Co-ordination of Environmental Factors in Driving and Regulating Transpiration Rate of Greenhouse Grown Muskmelon

Zhang Dalong Zhang Zhongdian Li Jianming

(College of Horticulture, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: Based on the experimental factors like soil moisture, air temperature, relative humidity and solar radiation, a composite quadratic orthogonal regressive rotation design of four factors and five levels was adopted to characterize the co-ordination of environmental factors in driving and regulating transpiration rate of greenhouse grown muskmelon. Soil moisture was maintained by using weighing method, and environmental factors were controlled by the chamber of a portable photosynthesis system (Li - 6400; LI-COR). Transpiration rate and stomatal conductance were measured under different combinations of environmental factors. Characterizations of main effect, single effect and marginal effect for each environmental factors were positively correlated with transpiration rate except relative humidity. Correlation between transpiration rate and soil moisture, temperature can be described in a linear function, respectively. But solar radiation and relative humidity exhibited parabolic functions with transpiration rate. Soil moisture and temperature showed a stable positive marginal effect on transpiration rate with increasing treatment levels, while solar radiation and relative humidity showed linear functions with a positive and negative slope, respectively. Marginal effects of solar radiation and relative humidity were divided into positive and negative with threshold treatment levels of -0.69 and -1.49.

*国家自然科学基金资助项目(31471916)和"十二五"国家科技支撑计划资助项目(2014BAD14B06)

作者简介:张大龙,博士生,主要从事园艺作物模型研究,E-mail: zdl880626@gmail.com

通讯作者:李建明,教授,博士生导师,主要从事设施园艺研究, E-mail: lijianming66@163.com

收稿日期: 2015-06-17 修回日期: 2015-08-19

Considering the tight coordination between environmental factors in regulating transpiration rate, a quantitative framework was presented to characterize and quantify pathways of each environmental factor. Vapour pressure deficit (VPD) was an important intermediary factor in modulating driving force of other environment factors, which performed a dominant role in determining leaf transpiration rate at the instantaneous scale.

Key words: Greenhouse Muskmelon Transpiration Environmental factors Orthogonal experiment

引言

作物蒸腾过程是土壤-植物-大气连续体中水分 迁移与能量转换的重要环节,是一个复杂的植物生 理过程和水分运动物理过程,它与外界环境因子之 间关系密切^[1-2]。系统探索环境因子对作物蒸腾的 驱动和调控机理,对于建立不同尺度上作物耗水模 型和实现作物灌溉智能化具有重要理论价值和实践 意义。

在作物蒸腾过程中,各生理生态因子并不是孤 立的,各因子之间相互作用、相互影响,共同作用于 植物蒸腾,存在着错综复杂的相关性^[3-4],具体表现 为因子之间的互补性、适度性、复合性、协同性。前 人对温室作物蒸腾耗水过程以及其与气象环境因 子、土壤水分因子的关系进行了大量研究,对于指导 节水灌溉生产具有一定意义,但大部分研究局限于 作物某一栽培季节和某一生产地区^[5-6]。在温室环 境中,温度和光辐射量等环境因子波动剧烈^[7-8],冬 季亚低温弱光和夏季高温强光是生产中常见问题, 而且由于温室具有环境调控设备,使得温度与光辐 射变化趋势不一致^[9-10]。因此,温室环境因子的组 合和变化比大田环境更为复杂,而作物蒸腾与温室 环境因子的定量研究往往具有地域和季节限制,普 适性较差,因而限制了其应用推广性。

二次正交旋转组合设计同时具有正交性和旋转 性^[11]。该方法能保证与试验中心点距离相等的球 面上各点预测值的方差相等,具有取点分散均匀、试 验次数少、计算简便的优点,可以对多指标进行综合 评价。为了克服不同栽培季节温室环境因子对作物 蒸腾影响的错综复杂性,使试验处理能尽量涵盖各 环境因子的波动范围和兼顾各种环境因子组合,本 研究以甜瓜为试验材料,利用正交旋转设计模拟自 然环境变化,将土壤、植物、大气作为一个物理连续 体,从整体和相互作用上来定量研究环境因子对蒸 腾的驱动和调控作用,以期揭示环境因子对植株蒸 腾的影响机理以及各因子之间的协同调控效应,为 建立具有较强普适性的环境因子驱动的甜瓜蒸腾模 型奠定理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选用的厚皮甜瓜品种为"一品天下 208",由杨凌 千普农业公司提供。栽培盆高 48 cm,直径 35 cm。栽 培基质由菜园土与腐熟牛粪按照 2:1(体积比)配制 而成,每盆装基质 16 kg。基质容重为1.26 g/kg,田 间持水率为 27.1%(质量分数)。每盆底部放置托 盘盛装下渗的土壤重力水,盆内用地膜覆盖防止土 面蒸发。

试验在西北农林科技大学试验温室内进行。试 验地年均温 12.9℃,无霜期 220 d,日照时数 2 196 h,年 降水量 660 mm,年蒸发量 993 mm。试验温室长度 45 m,宽度 7.8 m,高度 3.5 m,南北走向,覆盖无滴 聚乙烯薄膜。土质为塿土,肥力中等。

1.2 试验设计

试验因子为土壤相对含水率、空气温度、空气相 对湿度和光辐射量4因子。采用四元二次正交旋转 组合设计 1/2 实施^[12],各因子水平设计及编码见 表1。环境因子编码组合如表2所示,共计23个处 理组合。幼苗于2015年4月2日四叶一心期间定 植于相同规格的花盆内,根据水量平衡法^[6]进行水 分处理,定植40d后于伸蔓期选择长势一致的健壮 植株进行可控环境下蒸腾试验。

表 1 试验因素编码 Tab.1 Designed levels and codes of experimental factors

田孝			编码		
凶系	- 1. 682	- 1	0	1	1.682
土壤相对含水率/%	50	58.1	70	81.9	90
空气温度/℃	8	14.5	24	33.5	40
相对湿度/%	55	63.1	75	86.9	95
光辐射量/	200	463.6	950	1 236. 4	1 500
($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)	200		830		

在每一试验植株中部选 3 片生长健壮的成熟 叶片,应用美国 Li - cor 公司生产的 Li - 6400 型光 合作用系统,按照表 2 测定不同环境因子组合下叶 片气体交换参数蒸腾速率和气孔导度。利用 LED 光源控制光合有效辐射强度,通过安装高压浓缩 CO₂小钢瓶控制叶室 CO₂浓度为 400 μmol/mol,气体 流速为400 μmol/s。每个叶片重复3次,取平均值 进行分析。

	1 a. 2	Experimer	ital uesign	
处理号	土壤相对 含水率 x ₁	温度 x ₂	相对 湿度 x ₃	光辐射量 x4
1	1	1	1	1
2	1	1	- 1	- 1
3	1	- 1	1	- 1
4	1	- 1	- 1	1
5	- 1	1	1	- 1
6	- 1	1	- 1	1
7	- 1	- 1	1	1
8	- 1	- 1	- 1	- 1
9	1.682	0	0	0
10	-1.682	0	0	0
11	0	1.682	0	0
12	0	- 1. 682	0	0
13	0	0	1.682	0
14	0	0	- 1. 682	0
15	0	0	0	1.682
16	0	0	0	- 1.682
17	0	0	0	0
18	0	0	0	0
19	0	0	0	0
20	0	0	0	0
21	0	0	0	0
22	0	0	0	0
23	0	0	0	0

表 2 试验方案设计 Tab.2 Experimental design

1.3 数据处理

根据四元二次正交旋转组合设计原理,采用 DPS 7.05 进行数据回归及通径分析。

2 结果与分析

2.1 回归模型建立

对不同环境组合下甜瓜蒸腾速率测定结果进行 回归分析,求得四元二次回归方程为

$$Y = 1.897 + 0.405x_1 + 0.803x_2 - 0.296x_3 +$$

 $0.\ 527x_4 - 0.\ 026x_1^2 + 0.\ 020x_2^2 - 0.\ 099x_3^2 +$

$$0.\ 377x_4^2 - 0.\ 270x_1x_2 + 0.\ 097x_1x_3 + 0.\ 075x_1x_4 + \\$$

对所得回归方程进行显著性检验与方差分析, 分析结果分别见表 3。回归方程模型的 F = 28.06, 大于 $F_{0.01}(7,15) = 4.14$,回归是极显著的。失拟检 验的统计量 $F_1 = 2.835$,小于 $F_{0.05}(7,8) = 3.5$,说明 失拟项在 α = 0.05 水平上不显著,所以认为模型是 合适的,可用于甜瓜蒸腾速率的预测。其中,一次项 均达到极显著水平,说明土壤含水率、空气温度、相 对湿度和光辐射量均对蒸腾有重要作用。在交互项 中,x₁x₂和 x₃x₄均达到极显著水平,说明土壤含水率 和空气温度、相对湿度和光辐射量对蒸腾速率的调 控存在明显的交互作用。

表 3 蒸腾速率回归方程的方差分析 Tab. 3 Variance analysis of regress equation of transpiration

	-			
方差来源	平方和	自由度	F	显著性
模型	21.317	14	28.806	**
x_1	2.247	1	42.513	**
<i>x</i> ₂	8.805	1	166. 584	**
<i>x</i> ₃	1.201	1	22.720	**
x_4	3.799	1	71.880	**
x_{1}^{2}	0.012	1	0.232	0.642
x_{2}^{2}	0.005	1	0.102	0.756
x_{3}^{2}	0.167	1	3.160	0.113
x_4^2	2.271	1	42.961	**
$x_{1}x_{2}$	1.166	1	22.065	*
$x_{1}x_{3}$	0.152	1	2.877	0.128
$x_{1}x_{4}$	0.090	1	1.702	0. 228
$x_{2}x_{3}$	0.090	1	1.702	0. 228
$x_{2}x_{4}$	0.152	1	2.877	0.128
x ₃ x ₄	1.166	1	22.065	**

注:*表示 P < 0.05, **表示 P < 0.01。

2.2 因子效应分析

2.2.1 环境因子对蒸腾作用的主效应分析

由于式(1)中应用的是无量纲线性编码代换, 偏回归系数已标准化,根据其绝对值可判断因子的 重要程度,系数正负号表示因子作用方向。式(1) 中一次项 x₁、x₂、x₄的系数均为正值,说明土壤含水 率、空气温度和光辐射量对蒸腾都有促进效应,由大 到小为空气温度、光辐射量、土壤含水率,一次项 x₃ 为负值,说明相对湿度对蒸腾为抑制作用。交互项 系数 x₁x₂和 x₃x₄为正值,说明土壤含水率与温度、相 对湿度与光辐射量对蒸腾速率的增加具有协同促进 作用。

2.2.2 环境因子对蒸腾作用的单因子效应分析

由于试验设计满足正交性,模型中各项偏回归 系数彼此独立,因此可对回归模型进行降维,得到 各因子对蒸腾速率影响的一元二次偏回归模型。仅 考虑单一因素对因变量的影响,将分析因素以外的 其他因素固定为零水平,对式(1)进行降维处理得 到各单因子对植株蒸腾速率的影响模型为

$$\begin{cases} Y_1 = 1.897 + 0.405x_1 - 0.026x_1^2 \\ Y_2 = 1.897 + 0.803x_2 + 0.020x_2^2 \\ Y_3 = 1.897 - 0.296x_3 - 0.099x_3^2 \\ Y_4 = 1.897 + 0.527x_4 + 0.377x_4^2 \end{cases}$$
(2)

对上述单因子效应模型作图(图1),除相对湿 度对蒸腾速率为负效应外,土壤含水率、空气温度和 光辐射量均表现为正效应。由于土壤含水率、空气 温度对蒸腾速率影响的二次项系数均不显著,因此 其单因子效应趋近于线性函数,其中蒸腾速率随土 壤含水率与温度的上升而上升,表现出正相关关系。 空气相对湿度的单效应函数则与之相反,对蒸腾速 率表现出抑制作用,其负效应随相对湿度的增高而 增高。光辐射量对蒸腾速率影响的二次项系数为极 显著水平,其单因子效应函数为开口向上的抛物线 函数:蒸腾速率随光辐射量的增强缓慢升高,超过编 码值零水平后,蒸腾速率大幅提升,并且其正效应超 过土壤含水率与空气温度。



2.2.3 环境因子对蒸腾作用的边际效应分析

分别对上述单因素效应函数式求导得到甜瓜蒸腾量随土壤含水率 x₁、空气温度 x₂、相对湿度 x₃和光辐射量 x₄编码变化的边际函数,并作图如图 2 所示。

 $\begin{cases} Y'_1 = 0.\ 052x_1 + 0.\ 405 \\ Y'_2 = 0.\ 040x_2 + 0.\ 803 \\ Y'_3 = -0.\ 198x_3 - 0.\ 296 \\ Y'_4 = 0.\ 754x_4 + 0.\ 527 \end{cases}$ (3)

图 2 表明,土壤含水率和空气温度的边际效应 随编码值的递增变化较平缓,且在试验编码范围内 均为正效应。光辐射量对蒸腾的边际效应随编码值 的增加呈递增趋势,相对湿度的边际效应则随编码 值的增加呈递减趋势。边际效应方程与X轴相交 之处为最适宜编码值,相对湿度与光辐射量的最适 宜编码值分别为 - 1.49和 - 0.69。在最适宜编码 值之前,相对湿度边际蒸腾速率为正效应,说明随着 编码值的增加,边际蒸腾速率的累加值增大,超过最 适宜编码值 - 1.49后,边际蒸腾速率为负效应,说 明边际蒸腾速率随编码值升高而递减;光辐射量对 蒸腾的边际效应则与之相反。



2.2.4 环境因子对蒸腾的交互作用及通径分析

蒸腾作用散失的主要途径是气孔,气象环境条件 对蒸腾的影响主要表现在调控叶内水分蒸发所需能量 及叶片与周围环境之间的水汽压梯度,土壤水分能态 对蒸腾的影响则是通过调控气孔开度。大气蒸发驱动 力和水汽传输导度可分别用水汽压亏缺(VPD)和气孔 导度(gs)表示,气象和土壤环境主要通过影响这两个 因子调控蒸腾速率^[13-14]。影响植物蒸腾的各环境因 子并不是孤立的,它们共同作用于蒸腾,且相互影响。 通径分析在多元回归的基础上将相关系数分解为直接 通径系数(某一自变量对因变量的直接作用)和间接通 径系数(该自变量通过其他自变量对因变量的间接作 用)。根据通径分析可量化各环境因子对蒸腾速率的 效应,如表4所示。环境因子对蒸腾调控的交互作用 及作用力如图3所示。

表 4 甜瓜蒸腾速率与环境因子的相关和通径分析

	Tab.4	Path and cor	relation analy	ysis of muski	nelon transj	piration with	environment	tal factors	
变量	与 Tr 的	通径系数				间接通径系数	(
	相关系数		合计	SW	Т	RH	PAR	VPD	\mathbf{gs}
SW	0.038 12	0.088 21	-0.05009		- 0. 266 56	0.002 25	- 0. 023 3	0.10058	0. 136 94
Т	0.64012*	2. 197 22	- 1. 557 11	-0.0107		0.62909	- 0. 027 65	-1.4783	- 0. 669 55
RH	- 0. 637 36 *	- 1. 077 83	0.44048	-0.00018	- 1. 282 44		- 0. 015 47	1.30017	0.4384
PAR	0. 609 92 *	0. 273 67	0.33626	-0.007 51	-0.22201	0.06094		0.072 54	0.4323
VPD	0. 726 95 * *	- 1. 605 29	2. 332 23	-0.005 53	2.023 41	0.87297	- 0. 012 37		- 0. 546 25
gs	- 0. 194 73	0.90294	- 1. 097 67	0.013 38	- 1. 629 29	-0.52332	0.07041	0.97115	

注:*表示 P < 0.05, **表示 P < 0.01。Tr 为蒸腾速率, mmol/(m²·s);SW 为土壤相对含水率,%;T 为温度,℃;RH 为相对湿度,%;PAR 为光合有效辐射, µmol/(m²·s); VPD 为水汽压亏缺, kPa;gs 为气孔导度, µmol/(m²·s)。





由表 4 和图 3 可知, VPD 对蒸腾综合作用力最 大,是分析其他环境因子作用路径的重要中转因子。 气孔导度与蒸腾速率未表现出显著性相关,说明瞬 时尺度上环境因子为蒸腾速率主导控制因子。温度 与相对湿度对 VPD 效应最大,是蒸腾速率的主要驱 动因子,也是气孔导度的重要调控因子。光辐射量 和土壤水分主要通过影响气孔导度,与 VPD 协同调 控蒸腾速率。另外,气象环境因子之间对蒸腾速率 调控存在密切交互作用,主要表现为相对湿度和空 气温度之间的协同和拮抗作用。

3 讨论

本研究将作物-水分关系视作一个"土壤-植物-大气"的连续体(SPAC系统),用连续的、系统的、 动态的观点和定量的方法研究 SPAC系统中蒸腾速 率的物理学和生理学机理及其调控理论。从整体和 相互作用上来定量研究环境因子对蒸腾的驱动和调 控作用,有利于进一步明确连续体内水分运转的定 量关系和调控机制,对于温室高效节水灌溉具有一 定理论和实践意义。水分动态运输的复杂性表现在 多层次方面,系统外部环境条件多变,系统内部的结 构与层次是可以分解和划分的,而且都是开放系统, 互相之间存在着频繁的物质与能量交换。

温室内环境因子波动剧烈且存在交互作用,在 可控模拟环境下,对空气温度、相对湿度、光辐射量 和土壤相对含水率进行四元二次正交旋转组合设 计,使试验处理能尽量涵盖各环境因子的波动范围 和各种环境因子组合,可以对温室甜瓜蒸腾与环境 因子之间的复杂关系给予简便、清晰、合理的分 析。在本研究中,试验因子均对蒸腾速率有显著影 响,但作用机理和途径存在差异。除相对湿度对蒸 腾作用为负效应外,空气温度、光辐射量和土壤相对 含水率均促进蒸腾作用。在试验环境因子范围内, 土壤相对含水率、空气温度对蒸腾速率影响的单因 子效应趋近于线性函数,相对湿度的效应函数则与 之相反,对蒸腾速率表现出抑制作用。这一过程是 气孔导度与大气-叶片水汽饱和差综合调控的结果, 水汽压亏缺随空气温度和光辐射强度的升高而升 高,蒸腾速率相应升高。与植物光合作用的温度和 光响应曲线不同,蒸腾速率并未表现出响应的饱和 点,说明在大气蒸发需求强烈的条件下,虽有气孔限 制的调节作用,气象环境因子的驱动力为蒸腾主导 因子。这一推论在蒸腾影响因子的通径分析中得到 证实,蒸腾速率与 VPD 的相关系数大于与气孔导度 的相关系数。

本研究中, VPD 对蒸腾综合作用力最大, 而关 于蒸腾调控的主导环境因子一直未有定论,主要取 决于试验环境和植株生物学差异。本试验采用人工 控制环境,光源为 LED 红蓝光源,与自然光辐射存 在较大差异,而且为瞬时尺度和稳态环境下蒸腾-气 孔响应机制。植株生物学差异也影响环境因子对叶 片蒸腾的驱动和调控作用,气孔水汽扩散导致界面 层湿润,阻隔气孔导度与大气偶联程度进而影响叶-气界面层导度水汽移动的驱动力。界面层厚度与叶 片表面结构密切相关,有学者很早就采用 Jarvis 等 提出的无量纲脱耦联系数($0 \leq \Omega \leq 1$) 描述冠层蒸 腾与大气的相互关系:当Ω→0,气孔对蒸腾的控制 逐渐增强;Ω→1,叶片表面逐渐增厚的界面层削弱 水汽压亏缺的驱动作用,气孔对蒸腾的控制取决于 光辐射量的强度^[7,15]。脱耦系数受气孔和界面层导 度的协同调控,不是植物固有特征,很难赋予其明确 的脱耦系数,因此环境因子对蒸腾的调控和驱动机 理因叶片形态和结构而异,量化甜瓜叶片蒸腾-气孔 -大气系统脱耦系数特征将是下一步研究工作重点。

与瞬时尺度上大气蒸发能力为甜瓜蒸腾速率的 决定因子的结论不同,以往研究发现影响温室甜瓜 单株水平上日蒸腾耗水量的主导决策因子为植株总 叶面积^[16],环境因子主要通过影响单株总叶面积调 控蒸腾耗水量。研究结论不同的主要原因是蒸腾影 响因子研究的时间和空间尺度不一样。植物气孔气 态失水与 SPAC 系统液态供水是一个协调统一的过 程,植物通过一系列阻抗维持蒸腾失水和从土壤到 叶片的有效供水之间的平衡关系^[17]。在稳态条件 下,水分在植物体内的液态运输与通过叶-气界面水 分蒸发符合平衡方程^[18],即

$$T_r = g_s A_L D = -k_s A_s (\Psi_L - \Psi_s)$$
(4)

 Ψ_{L} ——叶片水势 Ψ_{s} ——土壤水势

在瞬时和较短时间尺度上,植物形态参数叶 片总面积 A_L和茎截面积 A_s较为稳定,作物蒸腾 调控主要为生物物理机制,气孔导度与水力导度 协同调控水分运输。在较长时间尺度上,作物叶 片总面积和茎横截面积是一个发育的过程,因此 植株发育参数对单株水平上长期耗水量具有重 要影响。

与现有研究植物蒸腾速率与气孔导度正相关 的结论不同,本研究中,蒸腾速率与气孔导度为负 相关系数,这主要与环境因子的试验取值范围有 关。以往研究多为某一生长期自然环境,难以反 应植物气孔、蒸腾对复杂环境因子变化的响应。 在适宜栽培环境下,蒸腾速率随气孔导度增大而 增大。温室环境变化复杂,例如冬季亚低温弱光 与夏季高温强光照下,环境-气孔-作物蒸腾速率 的耦合行为存在很大差异,气孔导度与蒸腾速率 之间的简单相关系数难以全面描述其复杂响应机 制。人工模拟环境可以将不同栽培季节环境的融 合,较为全面的综合反映了气孔和作物蒸腾在极 端环境和适宜环境内的响应行为。植物通过气孔 对蒸腾速率调控,维持植物蒸腾失水与 SPAC 系统 中从土壤到叶片有效供水之间的动态平衡,但这 种平衡易受到大气蒸发需求和土壤水分变化的影 响^[19],以本研究中气孔导度-蒸腾系统对温度的响 应为例(图4),在不同温度范围,气孔导度与蒸腾 速率存在不同响应机制。气孔导度对温度的响应 呈现明显的2个阶段:低温至适温范围内,大气蒸 发能力较弱,蒸腾速率也较弱,甜瓜为提高光合能 力而逐渐增大气孔开度;温度超过阈值以后,大气 蒸发需求强烈,植物可能脱水^[20-21],植物的蒸腾 速率与叶片水势需要通过气孔调节保持在临界值 以下,气孔关闭使植物在实际最小叶片水势小于 理论临界值,避免植物脱水,气孔导度与温度呈现 开口向下的二次函数关系。与气孔导度的响应模 式不同,蒸腾速率随温度升高而稳步升高,无临界 阈值,呈现对数函数模式。在温度阈值范围内,气 孔导度与蒸腾速率呈现良好的正相关关系,当温 度超过阈值后,强烈的大气蒸发能力与气孔关闭 的保护行为是导致蒸腾速率与气孔导度之间负相 关关系的主要原因。

环境因子和气孔通过各种通路调控蒸腾,而 且各因子之间存在密切交互作用,其相互协同或 拮抗作用体现了蒸腾调控的前馈和反馈的复杂机 制^[22],本研究较为全面的量化了各路径效应。植 株蒸腾是一个生物物理因素综合调控的过程,水



分在植物体内运输的水力导度与叶-气界面的气 孔导度相互协调,相互制约^[23-27]。从物理学角度 看,水分在土壤-植物-大气连续体的传输过程中, 叶片与空气的液-汽界面处的驱动力最大,蒸腾在 此受控于气孔和界面层的汽相导度,如果水力导 度受限制的同时气孔开放不受制约,过度蒸腾将 使叶片干枯,最理想的情况是气孔导度与水力导 度维持平衡。单纯以气孔导度的变化难以完整描 述水分通量的调节规律,近年来叶片水力特性与 气孔行为响应环境变化并协同调控蒸腾的机制成 为植物水分关系的研究热点,但主要集中于树 木^[28-30],在园艺作物中鲜见报道。由于试验条件 限制,本研究未同步测量叶片实时水力参数。综 合分析植株蒸腾速率、水汽蒸发潜能、植物水势、 土壤水分、气孔行为和水力导度的相互关系,探究 气孔导度和水力导度如何协同响应温室内水汽应 力、调节冠层蒸腾,是下一步的研究重点。

本研究中甜瓜蒸腾对环境的响应的研究基于人 工模拟控制环境,与作物实际生长的自然环境存在 较大差异。试验中人工模拟的环境为稳定状态,叶 片蒸腾速率也是在气孔导度达到稳定状态后测得。 在作物生长的温室环境中,这种稳定状态是不存在 的,各环境因子的日变化进程均呈现剧烈的波动趋 势,植物气孔对环境波动的响应具有迟滞性的特 点^[31-33],导致瞬时尺度上植物气孔导度、蒸腾速率 和光合速率对环境波动的响应不同步^[34-36]。因此 模拟环境下,蒸腾的驱动与调控机理与作物实际生 长环境仍存在较大差异。此外,作物蒸腾存在叶片、 单株、群体的空间尺度和瞬时、时、日、月等时间尺 度,各环境因子对作物蒸腾的调控具有时间和空间 尺度效应,不同尺度水平上的蒸腾响应环境因子的 机理也存在较大差异^[37-39]。本研究局限于叶片水 平和瞬时尺度,实现不同尺度蒸腾影响因子的相互 转化和研究尺度的提升具有重要的研究价值和实践 意义。

4 结论

(1)试验环境因子均对甜瓜蒸腾速率具有显著 影响,除相对湿度外,土壤相对含水率、空气温度和 光辐射量对蒸腾速率均为正效应,由大到小为空气 温度、光辐射量、土壤相对含水率,相对湿度对蒸腾 为抑制作用。土壤相对含水率和空气温度的单因子 效应趋近线性函数,光辐射量和相对湿度的单因子 效应分别为开口向上和向下抛物线函数。

(2)土壤相对含水率和空气温度的边际效应随 编码值的递增变化较平缓,且在试验编码范围内均 为正效应。光辐射量和相对湿度对蒸腾的边际效应 随因子水平的增加分别呈递增和递减趋势。空气相 对湿度对蒸腾速率表现出抑制作用,其负效应随相 对湿度的增高而增高。

(3)环境因子对蒸腾的影响存在交互作用,表 现为协同促进或拮抗调控作用。大气水汽压亏缺是 环境影响蒸腾的重要中转因子,在瞬时尺度叶片蒸 腾的调控中占主导因子。空气温度与相对湿度对水 汽压亏缺效应最大,是蒸腾速率的主要驱动因子,也 是气孔导度的重要调控因子。光辐射量和土壤相对 含水率主要通过影响气孔导度间接调控蒸腾速率。

参考文献

- 1 Chen L, Zhang Z, Li Z, et al. Biophysical control of whole tree transpiration under an urban environment in northern China [J]. Journal of Hydrology, 2011, 402(3):388-400.
- 2 Tognetti R, Giovannelli A, Lavini A, et al. Assessing environmental controls over conductances through the soil-plant-atmosphere continuum in an experimental olive tree plantation of southern Italy[J]. Agricultural & Forest Meteorology, 2009, 149(8):1229 – 1243.
- 3 Gao Q, Zhao P, Zeng X, et al. A model of stomatal conductance to quantify the relationship between leaf transpiration, microclimate and soil water stress[J]. Plant Cell & Environment, 2002, 25(11):1373-1381.
- 4 Clausnitzer F, Köstner B, Kai S, et al. Relationships between canopy transpiration, atmospheric conditions and soil water availability—analyses of long-term sap-flow measurements in an old Norway spruce forest at the Ore Mountains/Germany [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2011, 151(8):1023-1034.
- 5 戴剑锋,金亮,罗卫红,等. 长江中下游 Venlo 型温室番茄蒸腾模拟研究[J]. 农业工程学报,2006,22(3):99-103. Dai Jianfeng, Jin Liang, Luo Weihong, et al. Simulation of greenhouse tomato canopy transpiration in Yangtze River Delta[J]. Transactions of the CSAE, 2006, 22(3): 99-103. (in Chinese)
- 6 张大龙,李建明,吴普特,等. 温室甜瓜营养生长期日蒸腾量估算模型[J]. 应用生态学报,2013,24(7):1938-1944. Zhang Dalong, Li Jianming, Wu Pute, et al. Estimation model for daily transpiration of greenhouse muskmelon in its vegetative growth period[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2013, 24 (7): 1938-1944. (in Chinese)
- 7 Liu H, Cohen S, Lemcoff J H, et al. Sap flow, canopy conductance and microclimate in a banana screenhouse [J]. Agricultural & Forest Meteorology, 2015, 201:165 - 175.
- 8 Fitz-Rodríguez E, Kubota C, Giacomelli G A, et al. Dynamic modeling and simulation of greenhouse environments under several scenarios: a web-based application [J]. Computers & Electronics in Agriculture, 2010, 70(1):105-116.
- 9 Xu R, Dai J, Luo W, et al. A photothermal model of leaf area index for greenhouse crops [J]. Agricultural & Forest Meteorology, 2010, 150(4):541-552.
- 10 Linker R, Kacira M, Arbel A. Robust climate control of a greenhouse equipped with variable-speed fans and a variable-pressure fogging system[J]. Biosystems Engineering, 2011, 110(2):153-167.
- 11 任露泉. 试验优化设计与分析 [M]. 北京: 高等教育出版社, 2003.
- 12 袁志发,周静芋.实验设计与分析[M].北京:高等教育出版社,2000.
- 13 Bunce J A. Does transpiration control stomatal responses to water vapour pressure deficit? [J]. Plant Cell & Environment, 1997, 20(1):131-135.
- 14 Peak D, Mott K A. A new, vapour-phase mechanism for stomatal responses to humidity and temperature [J]. Plant Cell & Environment, 2011, 34(1):162-178.
- 15 赵平.整树水力导度协同冠层气孔导度调节森林蒸腾[J].生态学报,2011,31(4):1164-1173.
 Zhao Ping. On the coordinated regulation of forest transpiration by hydraulic conductance and canopy stomatal conductance[J].
 Acta Ecologica Sinica, 2011, 31(4):1164-1173. (in Chinese)
- 16 张大龙,常毅博,李建明,等. 大棚甜瓜蒸腾规律及其影响因子[J]. 生态学报,2014,34(4):953-962. Zhang Dalong, Chang Yibo, Li Jianming, et al. The critical factors of transpiration on muskmelon in plastic greenhouse[J]. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(4):953-962. (in Chinese)
- 17 刘利民,齐华,罗新兰,等. 植物气孔气态失水与 SPAC 系统液态供水的相互调节作用研究进展[J]. 应用生态学报,2008, 19(9):2067-2073.

Liu Limin, Qi Hua, Luo Xinlan, et al. Coordination effect between vapour water loss through plant stomata and liquid water supply in soil-plant-atmosphere continuum (SPAC): a review [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2008, 19(9): 2067 -

2073. (in Chinese)

- 18 Martínez-Vilalta J, Poyatos R, Aguadé D, et al. A new look at water transport regulation in plants [J]. New Phytologist, 2014, 204(1):105 115.
- 19 Verhoef A, Egea G. Modeling plant transpiration under limited soil water: comparison of different plant and soil hydraulic parameterizations and preliminary implications for their use in land surface models[J]. Agricultural & Forest Meteorology, 2014, 191(3):22-32.
- 20 Cochard H. Unraveling the effects of plant hydraulics on stomatal closure during water stress in walnut [J]. Plant Physiology, 2002, 128(1):282-290.
- 21 Brodribb T J, Holbrook N M. Stomatal closure during leaf dehydration, correlation with other leaf physiological traits [J]. Plant Physiology, 2003, 132(4):2166-2173.
- 22 Buckley T N. The control of stomata by water balance [J]. New Phytologist, 2005, 168(2);275-292.
- 23 Meinzer F C. Co-ordination of vapour and liquid phase water transport properties in plants [J]. Plant Cell & Environment, 2002, 25(2):265-274.
- 24 Brodribb T J, Jordan G J. Internal coordination between hydraulics and stomatal control in leaves [J]. Plant Cell & Environment, 2008, 31(11):1557-1564.
- 25 McCulloh K A, Woodruff D R. Linking stomatal sensitivity and whole-tree hydraulic architecture [J]. Tree Physiology, 2012, 32(4):369-372.
- 26 Zhu L W, Zhao P, Wang Q, et al. Stomatal and hydraulic conductance and water use in a eucalypt plantation in Guangxi, southern China [J]. Agricultural & Forest Meteorology, 2015, 202; 61-68.
- 27 Manzoni S, Vico G, Katul G, et al. Hydraulic limits on maximum plant transpiration and the emergence of the safety-efficiency trade-off[J]. New Phytologist, 2013, 198(1):169 - 178.
- 28 Domec J, Noormets A, King J S, et al. Decoupling the influence of leaf and root hydraulic conductances on stomatal conductance and its sensitivity to vapour pressure deficit as soil dries in a drained loblolly pine plantation [J]. Plant Cell & Environment, 2009, 32(8):980-991.
- 29 Mott K A. Leaf hydraulic conductivity and stomatal responses to humidity in amphistomatous leaves [J]. Plant Cell & Environment, 2007, 30(11):1444-1449.
- 30 Sack L, Holbrook N M. Leaf hydraulics [J]. Annual Review of Plant Biology, 2006, 57:361-381.
- 31 Tuzet A, Perrier A, Leuning R. A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration [J]. Plant Cell & Environment, 2003, 26(7):1097-1116.
- 32 Ramos A M T, Prado C P C. Role of hysteresis in stomatal aperture dynamics [J]. Physical Review E, 2013, 87(1):347-360.
- 33 Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change [J]. Nature, 2003, 424 (6951):901-908.
- 34 Lawson T, Blatt M R. Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency [J]. Plant Physiology, 2014, 164(4):1556-1570.
- 35 Simonin K A, Burns E, Choat B, et al. Increasing leaf hydraulic conductance with transpiration rate minimizes the water potential drawdown from stem to leaf[J]. Journal of Experimental Botany, 2014, 66(5):1303-1315.
- 36 Schymanski S J, Or D, Zwieniecki M A. Stomatal control and leaf thermal and hydraulic capacitances under rapid environmental fluctuations[J]. Plos One, 2013, 8(1):e54231.
- 37 Zhao L, Zhao W. Canopy transpiration obtained from leaf transpiration, sap flow and FAO-56 dual crop coefficient method [J]. Hydrological Processes, 2015,29(13):2983 - 2993.
- 38 Kume T, Otsuki K, Du S, et al. Spatial variation in sap flow velocity in semiarid region trees: its impact on stand-scale transpiration estimates [J]. Hydrological Processes, 2012, 26(8):1161-1168.
- 39 刘国水,刘钰,蔡甲冰,等.农田不同尺度蒸散量的尺度效应与气象因子的关系[J].水利学报,2011,42(3):284-289. Liu Guoshui, Liu Yu, Cai Jiabing, et al. Study on scale effect of farmland evapotranspiration and relationship with meteorological factors[J]. Journal of Hydraulic Engineering, 2011,42(3):284-289. (in Chinese)