

覆膜和水分亏缺对春小麦光合特性影响及模型比较

段 萌 杨伟才 毛晓敏

(中国农业大学水利与土木工程学院, 北京 100083)

摘要: 为揭示西北干旱地区覆膜条件下水分亏缺对春小麦光合生理特征的影响及光响应模型的适用性,以春小麦为试验材料,分别设置充分灌溉不覆膜(W1M0)、充分灌溉覆膜(W1M1)、亏缺灌溉不覆膜(W2M0)和亏缺灌溉覆膜(W2M1)4个处理,测定春小麦灌浆期的光响应曲线,通过对5种常用的光响应模型进行分析比较,探讨覆膜条件下水分亏缺对春小麦光合特性的影响并对光响应模型的适用性进行评价。结果表明,水分亏缺会降低春小麦叶片的最大净光合速率(P_{max})、表观量子效率(AQY)、暗呼吸速率(R_d),而光补偿点(LCP)升高。而在水分亏缺条件下覆膜处理能够有效减缓春小麦光合速率的下降,同时提高了春小麦叶片的最大净光合速率(P_{max})、表观量子效率(AQY)、暗呼吸速率(R_d)等表征春小麦光合特性的生理指标。其中,5种模型的模拟效果在W2M0处理下具有明显差别,只有叶子飘模型拟合值与实测值最为相符,尤其在高光强条件下拟合效果更为贴切,决定系数(R^2)大于0.9;而直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数模型和动力学模型拟合效果较差,在高光强条件下光合速率仍然是增加的,并未下降, R^2 只有0.7左右;叶子飘模型在不覆膜亏水条件下适用性较好。从决定系数的均值比较来看,对于4个处理拟合效果优劣排序为叶子飘模型、指数模型、非直角双曲线模型、直角双曲线模型和动力学模型。

关键词: 春小麦; 覆膜; 水分亏缺; 光合特征; 光响应曲线; 光响应模型

中图分类号: S274.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1298(2018)01-0219-09

Effects of Water Deficit on Photosynthetic Characteristics of Spring Wheat under Plastic Mulching and Comparison of Light Response Curve Models

DUAN Meng YANG Weicai MAO Xiaomin

(College of Water Resources and Civil Engineering, China Agricultural University, Beijing 100083, China)

Abstract: In order to investigate the response of photosynthetic characteristics of spring wheat under water deficit and plastic mulching conditions in Northwest China, field experiment was conducted with four treatments, including full irrigation without mulching (W1M0), full irrigation with mulching (W1M1), deficit irrigation without mulching (W2M0) and deficit irrigation with mulching (W2M1). The light response curves were monitored with five different light response curve models which were compared. The influences of field mulching and water deficit on photosynthesis of spring wheat were discussed and the applicability of the light response models were evaluated. The results showed that water deficit can reduce the main characteristic parameters, including maximum net photosynthesis rate (P_{max}), apparent quantum efficiency (AQY), dark respiration rate (R_d), while light compensation point (LCP) was increased. However, treatments of mulching can slow down the decrease of spring wheat photosynthetic rate effectively. There were obvious differences for treatment W2M0 in the simulation results of the five models, where only Ye Zi - Piao model could well fit the actual values, and especially for the high photosynthetic active radiation section, with the coefficient of determination (R^2) greater than 0.9, while the fitting effects of the rectangular hyperbolae model, the non-rectangular hyperbolae model, the exponential model and the kinetics model were poor, which were only about 0.7. Their determination coefficients were in the descending order as Ye Zi - Piao model, non-rectangular hyperbolae model, exponential model, rectangular hyperbolae model and kinetics model.

Key words: spring wheat; plastic mulching; water deficit; photosynthetic characteristics; light response curve; light response models

收稿日期: 2017-05-19 修回日期: 2017-06-27

基金项目: 国家高技术研究发展计划(863计划)项目(2013AA102904)和国家自然科学基金项目(91425302)

作者简介: 段萌(1986—),女,博士生,主要从事水文水资源研究,E-mail: dm2015cau@163.com

通信作者: 毛晓敏(1971—),女,教授,博士生导师,主要从事水文水资源与农业水土工程研究,E-mail: maoxiaomin@cau.edu.cn

0 引言

植物的光响应曲线是反映净光合速率随着光照强度变化的特征曲线,这种曲线的测定对于了解植物的光合能力具有重要意义^[1]。许大全^[2]指出,光合速率对光强变化的响应包括3个不同部分的曲线:第一部分,在弱光下,光合速率随光强的增高而急剧升高,二者呈线性关系,表明光是光合作用的唯一限制因素;第二部分,在中等光强下,光合速率随光强的增高而比较缓慢地升高,两者呈曲线关系,这时,光合作用不仅受光能供应的限制,而且也受一些叶片自身因素,如 Rubisco 活性和光合中间产物磷酸丙糖代谢等的限制;第三部分,在强光下,光合速率随光强的增高而极缓慢升高或不再增高,两者也呈直线关系,这时,光对光合作用来说是饱和的、过量的,这时的光合速率为光饱和的光合速率。由于在光合作用的光响应曲线上没有一个明显的转折点,饱和光强很难准确地确定,只能说出一个大致的范围。自 1905 年,BLACKMAN^[3]提出了第一个光合作用光响应模型之后,为了定量研究光合速率人们相继提出了不同的光响应模型,最常用的有 BALY^[4]提出的直角双曲线模型、THORNLEY^[5]的非直角双曲线模型、BASSMAN 等^[6-7]的指数函数模型、BROADLEY 等^[8]提出的动力学模型,还有我国学者叶子飘^[9]提出的直角双曲线的修正模型,又称为叶子飘模型等。

在干旱和半干旱地区,水分不足经常是影响植物光合作用的一个限制因素。然而,水分过多同样不利于植物光合作用的进行。土壤水分过多导致植物根区通气不良,进一步妨碍根系正常生理活动,间接影响光合作用,同时雨水直接淋在叶片上,使叶肉细胞处于低渗状态,也会导致光合速率和量子效率下降。地膜覆盖具有集雨保墒、提高土壤表层温度的作用,能显著提高作物产量和水分利用效率。但地膜覆盖增加地表温度的同时,也增加土壤水分的无效蒸发。适宜的覆盖模式能够通过阻碍土壤中水汽与空气的对流交换,减少土壤水分的无效蒸发,增加土壤含水量^[10]。研究表明,适宜的土壤温度可以促进植物根系健康生长,有利于水分和养分的吸收,并且提高作物的抗逆能力^[11]。但地膜覆盖的增温保墒效果主要表现在作物的苗期,而对作物生长后期增温和保水效果减弱,甚至出现降低的现象,少有文献记载解释这一现象。覆膜栽培技术措施是西北旱作区主要的抗旱减灾栽培技术措施,以往有关覆膜栽培的研究更加关注其保墒效果,而对作物本身的生理调节机制研究关注不足,本文拟通过大田试

验方法,研究覆膜和土壤水分胁迫双重因素下春小麦生长的光合机理,并利用人工光源设定模拟光辐射强度,研究覆膜条件下水分胁迫对春小麦光合作用光响应的变化,通过对常用的 5 种光响应曲线模型进行比较研究,探讨光响应特征参数的变化规律,以期揭示春小麦的光合生理规律。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

本试验于 2016 年 3—8 月在中国农业大学石羊河流域农业与生态节水试验站进行,该试验站位于甘肃省武威市凉州区东河乡王景寨村,地处北纬 37°52′、东经 102°52′,平均海拔 1 581 m。是典型的大陆性温带干旱荒漠气候,光热资源丰富,多年平均气温 8℃,多年平均积温 3 550℃ (>0℃)。年均日照时数 3 000 h 左右,无霜期 150 d 以上,多年平均降水量为 164.4 mm,多年平均蒸发量 2 000 mm,干旱指数 15~25,地下水埋深 40~50 m^[12]。试验区土壤质地为砂壤土,平均田间持水量 27%、饱和含水量 35%、凋萎点 12% 和土壤容重 1.38 g/cm³ 左右。

1.2 试验材料与设计

春小麦品种为永良 4 号,于 2016 年 3 月 30 日播种,播种方式为穴播,播种量 390 kg/hm²,行距 15 cm,穴距 12 cm。以含 N 46% 的尿素为氮源,以含 16% P₂O₅ 的过磷酸钙为磷源,播前普施 75 kg/hm² 尿素和 120 kg/hm² 的过磷酸钙为底肥。2016 年 7 月 15 日收获。

试验设置 2 个水分处理和 2 种田间管理方式,分别为 100% (W1)、减少一次灌浆期灌水 (W2) 以及覆膜与不覆膜对照,分别为 W1M0 (充分灌溉不覆膜)、W1M1 (充分灌溉覆膜)、W2M0 (亏缺灌溉不覆膜) 和 W2M1 (亏缺灌溉覆膜) 共计 4 个处理 (表 1)。每个处理 3 次重复,采用随机区别排列设计。

表 1 灌溉制度设置
Tab. 1 Irrigation treatments design

处理	小区编号	灌水定额/mm			灌溉定额/ mm
		04-29	05-28	06-19	
W1M0	5、8、1	105	105	105	315
W1M1	2、6、11	105	105	105	315
W2M0	10、3、7	105	105	0	210
W2M1	4、9、12	105	105	0	210

1.3 测定项目与方法

光合作用光响应过程的测定在小麦灌浆期选择晴朗的天气连续进行测定,每个小区选取 3 株生长健壮的成熟叶片,使用 LI-6400 型便携式光合作用测定系统 (LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA) 在

09:00—11:00 之间进行测定。每次测定前对待测叶片在 $1\,200\,\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 的光强下诱导 $10\,\text{min}$ ，测定时气源 CO_2 浓度控制在 $(390\pm 2)\,\mu\text{mol}/\text{mol}$ ，叶温控制在 $(31\pm 0.8)\,^{\circ}\text{C}$ ，叶室相对湿度为 $(46.3\pm 4.4)\%$ 。

测定不同土壤水分下的光合作用的光响应过程。覆膜与不覆膜处理在同一天进行光响应曲线的测定，每个水分处理水平下测定 $1\,\text{d}$ 。利用 LI-6400 型红蓝光源将光合有效辐射梯度设置为 $2\,000$ 、 $1\,800$ 、 $1\,500$ 、 $1\,200$ 、 $1\,000$ 、 800 、 600 、 400 、 200 、 150 、 100 、 50 、 20 、 $0\,\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 共 14 个梯度，测定不同光强所对应净光合速率。光强由高到低设置有助于减少促使气孔开放和光合诱导所需平衡时间，每个梯度下控制测定时间为 $180\,\text{s}$ 。仪器自动记录净光合速率 (Net photosynthetic rate, P_n ; $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)、蒸腾速率 (Transpiration rate, T_r ; $\text{mmol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)、气孔导度 (Stomatal conductance, G_s ; $\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)、胞间 CO_2 浓度 (Intercellular CO_2 concentration, C_i ; $\mu\text{mol}/\text{mol}$) 等气体交换参数及光合有效辐射 (Photosynthetic active radiation, PAR; $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)、大气 CO_2 浓度 (Atmosphere CO_2 concentration, C_a ; $\mu\text{mol}/\text{mol}$)、大气温度的 (Air temperature, T_c ; $^{\circ}\text{C}$)、叶温 (Leaf temperature, T_l ; $^{\circ}\text{C}$)、饱和水汽压差 (Vapor pressure deficit, VPD; hPa) 和空气相对湿度 (Atmosphere relative humidity, RH; %) 等环境因子。

绘制光合作用的光响应曲线 (P_n -PAR 曲线)，对 PAR 小于 $200\,\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 条件下的 P_n -PAR 数据进行线性回归，求得光合作用的表观量子效率 (Apparent quantum yield, AQY; mol/mol)、光补偿点 (Light compensation points, LCP; $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$) 和暗呼吸速率 (Dark respiration rate, R_d ; $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)。

土壤水分采用土壤水分测定仪 (Diviner 2000 型, Sentek Pty Ltd, Australia) 和取土干燥法相结合进行测定。TRIME-PICO 管式 TDR 系统测定土壤体积分含水率，每 $7\sim 10\,\text{d}$ 测定一次，灌水及降雨前后加测。每个小区分别在行间各埋设一根 trime 管，埋深为 $1.8\,\text{m}$ ，每次测量时测点垂向间距为 $20\,\text{cm}$ ，分别测量地面以下 10 、 30 、 50 、 70 、 90 、 110 、 130 、 $150\,\text{cm}$ 共 8 个深度，即分别是地面以下 $0\sim 20\,\text{cm}$ 、 $20\sim 40\,\text{cm}$ 、 $40\sim 60\,\text{cm}$ 、 $60\sim 80\,\text{cm}$ 、 $80\sim 100\,\text{cm}$ 、 $100\sim 120\,\text{cm}$ 、 $120\sim 140\,\text{cm}$ 、 $140\sim 160\,\text{cm}$ 深度土层的平均土壤体积分含水率。干燥法用土钻进行取土，土层深度分别为地面以下 $0\sim 20\,\text{cm}$ 、 $20\sim 40\,\text{cm}$ 、 $40\sim 60\,\text{cm}$ 、 $60\sim 80\,\text{cm}$ 、 $80\sim 100\,\text{cm}$ 。利用干燥法测土壤体积分含水率，对 TDR 系统测定的土壤体积分含水率进行校正。地温的测定通过土壤温度传感器进行土壤温度动态

变化的记录，分别测量地面以下 10 、 20 、 40 、 80 、 120 、 $160\,\text{cm}$ 共计 6 个土壤深度，利用数采每 $30\,\text{min}$ 自动记录数据。

1.4 光合作用光响应模型

1.4.1 直角双曲线模型

直角双曲线模型理论公式为^[13]

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

式中 I ——光合有效辐射, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$
 $P_{\max}$ ——光饱和时的最大净光合速率, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$
 α ——光响应曲线在 $I=0$ 时的斜率, 即光响应曲线的初始斜率, 也称为表观量子效率或初始量子效率

若模型拟合较好, 则光补偿点 (LCP)^[14] 为

$$L_{cp} = \frac{R_d P_{\max}}{\alpha (P_{\max} - R_d)} \tag{2}$$

直线 $y = P_{\max}$ 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。式 (1) 是一个没有极值的函数, 该函数反映了直角双曲线是一个达不到极点的渐进趋势线, 即无法通过式 (1) 直接求出 LSP。

1.4.2 非直角双曲线模型

非直角双曲线模型理论公式为^[5]

$$P_n(I) = \frac{\alpha I + P_{\max} - \sqrt{(\alpha I + P_{\max})^2 - 4\theta\alpha I P_{\max}}}{2\theta} - R_d \tag{3}$$

式中 θ ——光响应曲线曲角, $0 < \theta \leq 1$

若模型拟合较好, 则光补偿点 (LCP)^[14] 为

$$L_{cp} = \frac{R_d P_{\max} - \theta R_d}{\alpha (P_{\max} - R_d)} \tag{4}$$

直线 $y = P_{\max}$ 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。

1.4.3 指数模型

1991 年 BASSMAN 和 ZWIER 首次提出指数函数模型, 随后 PRADO 和 MORAES 在 1997 年, WATLING 等在 2000 年也提出相关指数模型。虽然指数函数模型形式较多, 但它们的本质是一样的, 都是没有极值的函数。本文选取 BASSMAN 和 ZWIER 提出的指数函数模型^[7], 指数模型理论公式为^[7,15]

$$P_n(I) = P_{\max} (1 - e^{-\alpha I / P_{\max}}) - R_d \tag{5}$$

若模型拟合较好, 则光补偿点 (LCP) 为

$$L_{cp} = \frac{-P_{\max}}{\alpha \ln \left(1 - \frac{R_d}{P_{\max}} \right)} \tag{6}$$

1.4.4 叶子飘模型

叶子飘模型理论公式为^[9,16-17]

$$P_n(I) = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I - R_d \tag{7}$$

式中 β ——修正系数
 γ ——与光强无关的系数
如果 $\beta = 0$, 且 $\gamma = \alpha/P_{\max}$, 则式(7)可表示为

$$P_n(I) = \frac{\alpha I P_{\max}}{\alpha I + P_{\max}} - R_d \tag{8}$$

$$P_{\max} = \alpha \left(\frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 - R_d \tag{9}$$

$$L_{cp} = \frac{\alpha - \gamma R_d - \sqrt{(\gamma R_d - \alpha)^2 - 4\alpha\beta R_d}}{2\alpha\beta} \tag{10}$$

由叶子飘模型可以确定最大净光合速率 ($P_{\max}$, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)、光补偿点 (LCP , $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 等光响应参数。

1.4.5 动力学模型

植物光合作用的光响应也可以看作是以光为底物的酶促反应,符合酶动力学关系的 Michaelis - Menten 方程。参照 BROADLEY 等^[18] 的方法进行拟合,其动力学模型理论公式为

$$P_n(I) = \frac{P_{\max}(I - I_c)}{K_m + I - I_c} \tag{11}$$

式中 K_m —— P_n 为 $P_{\max}$ 的 1/2 时的 I 值
 I_c ——当 P_n 为零 (光补偿点) 时的光强

1.5 植物的水分利用效率

水分利用效率 (Water use efficiency, WUE) 可以通过净光合速率 P_n 和蒸腾速率 T_r 来获得^[19], 其计算公式为

$$W_{UE} = P_n / T_r \tag{12}$$

1.6 数据分析方法

采用 Excel 2010 进行数据的整理和绘图。植物光响应模型中的有关系数,曲线拟合采用 SPSS 统计软件 (SPSS 19.0, SPSS Ltd., USA) 进行,应用序列二次规划法 (Sequential quadratic programming) 或 Levenberg - Marquardt 迭代法估计原理求解模型参数。各模型参数初始值以及限制范围设定如下:

直角双曲线模型: $\alpha = 0.05 \text{ mol/mol}$, $P_{\max} = 30 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, $R_d = 2 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; $\alpha \leq 1 \text{ mol/mol}$, $P_{\max} \leq 50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

非直角双曲线模型: $\theta = 0.5$ 时, $P_{\max} = 30 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, $\alpha = 0.05 \text{ mol/mol}$, $R_d = 2 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; $\theta \leq 1$, $P_{\max} \leq 50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, $\alpha \leq 0.125 \text{ mol/mol}$ 。

叶子飘模型: $\alpha = 0.01 \text{ mol/mol}$, $\beta = 0.0001$, $\gamma = 0.001$, $R_d = 0.3 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; $\alpha \leq 1 \text{ mol/mol}$, $\beta \leq 1$, $\gamma \leq 1$, $R_d \leq 1.5 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

指数模型: $P_{\max} = 30 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, $\alpha = 0.05 \text{ mol/mol}$, $R_d = 2 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; $P_{\max} \leq$

$50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, $\alpha \leq 0.125 \text{ mol/mol}$ 。
动力学模型: $P_{\max} = 30 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, $L_{CP} = 40 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, $K_m = 400 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$; $P_{\max} \leq 50 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

2 结果与分析

2.1 土壤温度和 1 m 土层贮水量的变化

图 1a 为春小麦生育期内 4 个处理 0 ~ 40 cm 土层温度均值。结果表明,全生育期内与不覆膜 M0 小区相比较,覆膜的小区土壤温度明显增高,而覆膜处理的小区中水分亏缺 W2 小区较充分灌溉 W1 处理的小区土壤温度高,说明覆膜栽培技术在水分亏缺条件下对作物土壤温度具有更好的增温效果。从土壤温度的时空动态变化趋势来看,随着生育时期的推进,在灌浆期控水处理后,覆膜对土壤温度的增温效果从大到小顺序为 W2M1、W1M1、W2M0、W1M0,说明在亏水条件下覆膜具有更好的增温效果。这主要是由于覆膜能够通过阻碍土壤中的水汽与空气的对流交换,减少土壤水分的无效蒸发,同时具有一定的保墒作用。

图 1b 为春小麦生育期内 4 个处理 1 m 土层贮水量的变化情况。从 0 ~ 100 cm 土层含水量来看,从春小麦苗期到抽穗期,充分灌溉的处理,灌水前不覆膜处理的小区较覆膜小区土壤贮水量的变化剧烈,而灌水后覆膜处理的小区 1 m 土层贮水量明显高于不覆膜处理的小区。这主要是由于作物生长前期,冠层覆盖度低,田间蒸发以地面蒸发为主,而地膜覆盖具有明显的保墒效果,能够有效抑制土壤的蒸发。而春小麦灌浆期到成熟期这一规律不明显,覆膜的保水效果减弱,这可能是由于作物生长后期,

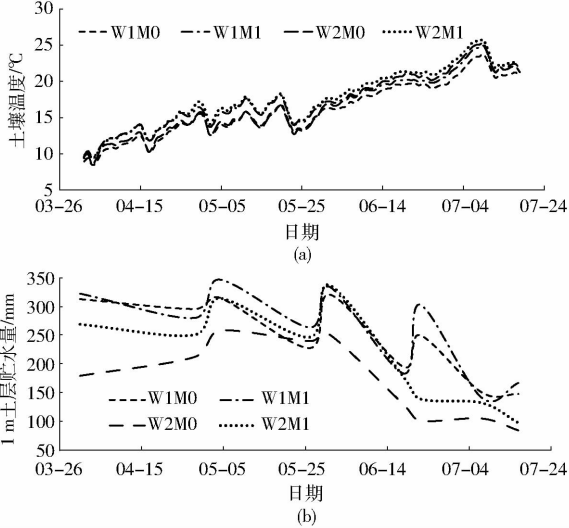


图 1 春小麦生育期内土壤温度和 1 m 土层贮水量的变化
Fig.1 Variations of soil water storage of 1 m depth and soil temperature in growth periods of spring wheat

随着冠层覆盖度的增加,田间蒸发以作物蒸腾为主。而水分亏缺条件下覆膜处理较不覆膜处理春小麦的影响较小,1 m 土层贮水量变化较平缓,这可能是由于覆膜处理的春小麦前期促进了其根系的生长,使其生育期提前,从而提高了作物的抗逆性。

2.2 覆膜对水分亏缺条件下春小麦光合生理特性的影响比较

图 2a 是 4 个处理下的光响应过程,可以看出水分亏缺条件下春小麦的光合速率明显低于充分灌溉下的光合速率,而覆膜处理明显提高了亏水条件下春小麦的光合速率,其中 W1M0 较 W1M1 处理的春小麦光合速率高的主要原因可能是由于地膜具有增温作用,温度的升高抑制了植物光合速率的增加。水分利用效率是指植物消耗单位水分所生产的干物质的量,反映了植物耗水与同化物质生产之间的关系。图 2b 是 4 个处理下植物水分利用效率,在低光强下,不覆膜处理的春小麦 WUE 较高,其中 W2M0 处理的植物水分利用效率最高,而随着光强的增加,增加趋势减弱,逐渐降至最低,而 W1M0 处理的水分利用效率最高。而覆膜处理的植物在光强为 1 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时水分利用效率无显著差异,而

在光强高于 1 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,W2M1 处理的植物水分利用效率逐渐高于 W2M0 处理。可以看出,适度的水分亏缺有利于植物水分利用效率的提高。

叶片在进行光合作用时,气孔的开放会引起叶片水分的散失。气孔开度的调节使光合作用受到通过气孔的 CO_2 扩散作用与光合电子传递的双向限制,较高的叶片气孔导度和较高的细胞间隙 CO_2 浓度对提高 CO_2 同化率的影响不大,但能显著地增加叶片的蒸腾作用^[20]。由图 2c 可知,4 种处理的春小麦气孔导度从大到小顺序为 W1M0、W2M1、W1M1、W2M0。可以看出,在水分胁迫下,植物通过降低气孔导度来调节水分利用效率和光合速率之间的关系。而细胞间隙 CO_2 浓度的变化反映了叶肉细胞光合作用能力的大小,可以作为判断影响光合速率变化主要原因的依据。由图 2d 可知,各处理的 C_i 在 PAR 为 100 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 左右时基本相同;在 PAR 为 100 ~ 1 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,各处理 C_i 从大到小的趋势为 W1M0、W1M1、W2M1、W2M0;在 PAR 大于 1 600 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,W2M0 的 C_i 升高的趋势明显,而其他处理的增加较平缓。

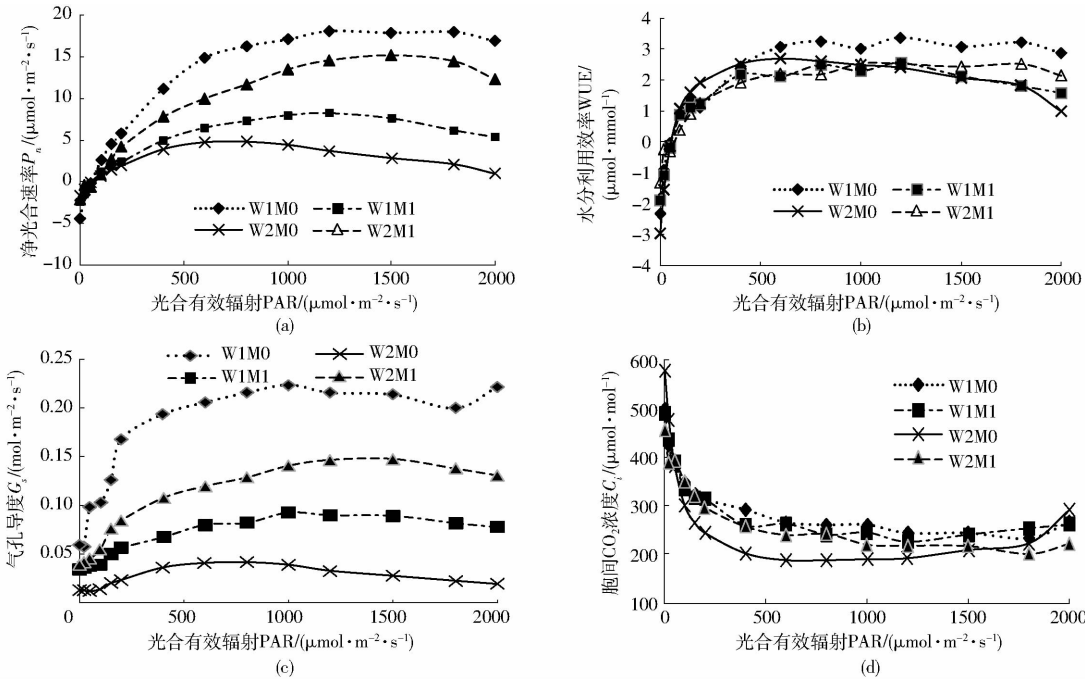


图 2 覆膜对水分亏缺条件下春小麦光合生理特性的影响比较

Fig. 2 Comparison of photosynthetic physiological characteristics of spring wheat under different conditons

2.3 5 种模型对春小麦光合速率光响应的模拟

5 种模型的春小麦净光合速率光响应曲线如图 3 所示。由图 3a 看出,在 PAR 大于 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 时,各模型模拟曲线的差别明显,在 PAR 达到 1 200 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 左右时,净光合速率趋于饱和即光饱和点。PAR 在 200 ~ 1 500 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 范围内

指数模型拟合较差。图 3b 是充分灌溉下覆膜的春小麦光响应模拟曲线,可以看出,指数模型模拟值比实测值偏高而非直角双曲线模型模拟值偏低,其余 3 种模型模拟效果略好。图 3c 是水分亏缺不覆膜处理,由图可以看出,指数模型模拟值较实测值依旧偏高,而另外 4 种模型模拟的光响应曲线是一条平

滑曲线,无法模拟出叶片随着光照强度的增加而下降的趋势。图 3d 是水分亏缺覆膜处理,可以看出

5 种模型模拟效果较好,模型模拟值与实测值吻合度较高。

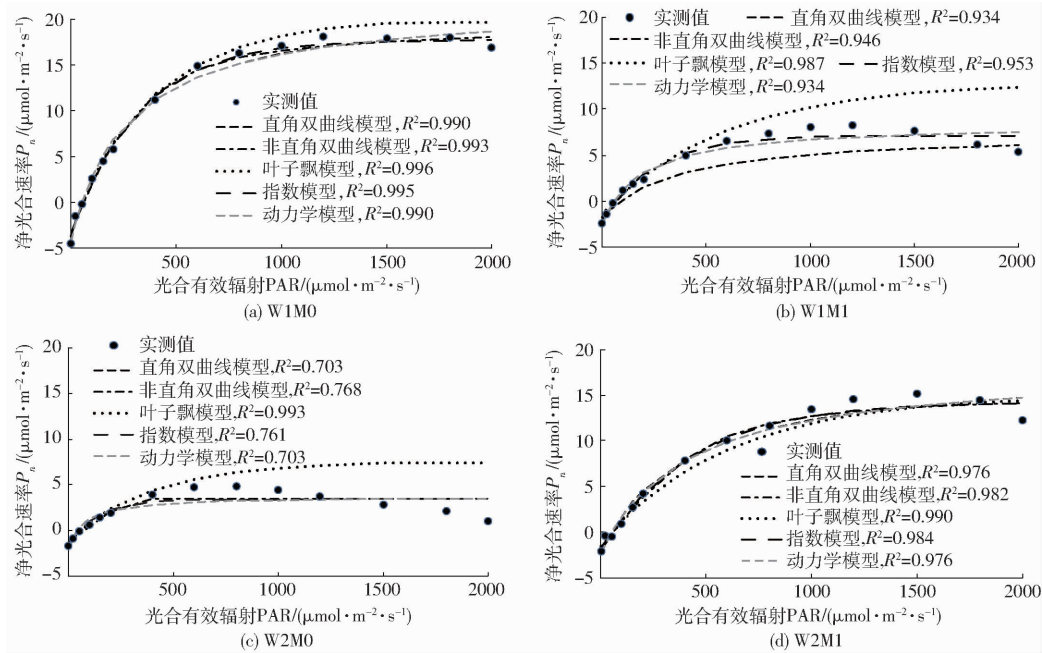


图 3 5 种模型的春小麦净光合速率光响应曲线

Fig. 3 Light response curves of net photosynthetic rate to spring wheat by five models

决定系数表示自变量或误差对结果的相对决定程度。方程拟合精度可用决定系数 R^2 或相关系数来判定^[21]。当 R^2 越接近 1 时,表示该模型的相关参考价值越高;相反,越接近 0 时,表示参考价值越低。5 种光响应模型拟合春小麦光响应数据所得光合参数与实测值的比较如表 2 所示,从中可以看出 W1M0、W1M1、W2M1 处理的春小麦 5 种光响应曲线模型拟合结果较好,其决定系数均达到 0.9 以上。而对于 W2M0 处理只有叶子飘模型模拟的决定系数达到 0.99,其他模型拟合的决定系数在 0.7 左右。但是仅凭借决定系数是不足以来评价模型拟合的优劣,还需要其他参数来判断模型模拟结果的准确度。

最大光合速率是植物达到光饱和时的光合速率,其值等于最大净光合速率加上呼吸速率。由于气体交换无法直接测量出最大光合速率,所以只能通过光响应模型进行估计^[22]。在一定环境条件下,叶片的最大光合速率表示了叶片的最大光合能力,最大净光合速率 ($P_{\max}$) 反映了植物的最大同化能力。从表 2 可以看出,覆膜处理对于水分亏缺时的春小麦能够明显提高其 $P_{\max}$ 值,而对于充分灌溉条件下,覆膜处理的春小麦 $P_{\max}$ 值小于不覆膜处理的 $P_{\max}$ 值,这可能是由于覆膜处理降低了植物的光合速率,同时有效抑制了作物的奢侈蒸腾,同时提高了作物的水分利用效率。对最大净光合速率 ($P_{\max}$) 拟合结果从大到小顺序为指数模型、动力学模型、非直

角双曲线模型、直角双曲线模型、叶子飘模型。而对于水分亏缺条件下的春小麦处理,叶子飘模型模拟效果最好。

表观量子效率 (AQY) 反映了植物在弱光强下吸收、转换和利用光能能力的指标,是光合作用光能转化效率的指标之一。从表 2 可以看出,亏水条件下春小麦的 AQY 明显下降,但是覆膜处理能够提高亏水条件下春小麦的 AQY。对于 5 种光响应曲线模型拟合的 AQY 值,在充分灌水条件下,不覆膜处理的 AQY 远高于覆膜处理的 AQY 值,这可能是由于覆膜处理加速了植物的生育进程,从而使春小麦的生长过早衰退。而在亏水灌溉条件下,覆膜处理的 AQY 略高于不覆膜处理的 AQY 值,这可能是覆膜处理减少了土壤水分的无效蒸发,增加土壤含水量,同时提高了春小麦的光合利用能力。叶子飘等^[23]指出用 AQY 来评价一种植物的光能利用效率,并不是一个理想的指标。用光补偿点处的光量子产率作为衡量植物在低光强下的光能利用率会更合理,因为在特定环境下植物的光补偿点是一定的。对覆膜处理春小麦光表观量子效率拟合结果从大到小顺序为叶子飘模型、非直角双曲线模型、动力学模型、指数模型、直角双曲线模型。

暗呼吸速率 (R_d) 是植物在无光条件下的呼吸速率,在暗呼吸时会释放相当多的能量,其中大部分以热的形式散失,小部分经氧化磷酸化的作用,形成用于植物的生理活动^[24-25]。因此,暗呼吸速率与叶

表 2 5 种光响应模型拟合春小麦光响应数据所得光合参数与实测值的比较

Tab.2 Comparison of measured data of spring wheat with results fitted by five models						
经验模型	处理	最大净光合速率 $P_{\max}$ / ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	表观量子效率 AQY/ ($\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$)	暗呼吸速率 R_d / ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP/ ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	决定系数 R^2
实测值	a(W1M0)	21.481	0.049	3.136 6	64.143	
	b(W1M1)	9.092	0.024	1.860 2	77.508	
	c(W2M0)	4.824	0.017	1.284	73.776	
	d(W2M1)	14.798	0.030	1.775 2	59.973	
直角双曲线模型	a(W1M0)	26.015	0.098	4.317	52.815	0.990
	b(W1M1)	11.056	0.060	2.652	58.148	0.934
	c(W2M0)	5.781	0.077	2.056	41.439	0.703
	d(W2M1)	20.511	0.051	2.361	52.316	0.976
非直角双曲线模型	a(W1M0)	22.715	0.059	3.425	60.731	0.993
	b(W1M1)	9.296	0.026	1.923	91.535	0.946
	c(W2M0)	4.733	0.017	1.284	75.529	0.768
	d(W2M1)	16.904	0.030	1.697	57.741	0.982
叶子飘模型	a(W1M0)	17.957	0.073	3.709	57.097	0.996
	b(W1M1)	7.994	0.027	1.821	73.665	0.987
	c(W2M0)	4.744	0.028	1.556	63.506	0.993
	d(W2M1)	14.167	0.030	1.606	55.835	0.990
指数模型	a(W1M0)	21.389	0.067	3.591	58.673	0.995
	b(W1M1)	9.362	0.037	2.226	68.698	0.953
	c(W2M0)	5.178	0.038	1.748	56.121	0.761
	d(W2M1)	16.294	0.038	2.005	56.303	0.984
动力学模型	a(W1M0)	21.699	0.055	3.495	52.911	0.990
	b(W1M1)	8.404	0.028	2.076	57.967	0.934
	c(W2M0)	3.724	0.020	1.246	41.359	0.703
	d(W2M1)	18.151	0.034	2.015	52.587	0.976

片的生理活性有关。从表 2 可以看出,无论是覆膜和不覆膜处理的春小麦水分亏缺可以使其暗呼吸速率下降,但覆膜处理能够减缓这一降幅。这说明亏水能够使春小麦叶片的生理活性降低,而覆膜处理能够减缓这一降幅,增加作物的抗逆性。5 种模型中,只有非直角双曲线模型和叶子飘模型模拟规律较好,而其他 3 种模型模拟规律较差。

光是影响光合作用的重要环境因子,植物的光补偿点(LCP)反映了植物克服其自身同化阻力的能力,光补偿点越低其利用低光强的能力越强。而光饱和点(LSP)反映了植物利用强光的能力,表明光合机构暗反应过程对同化力最大需求量。研究指出植物的光合速率从不饱和状态到饱和状态是个逐渐变化的过程,故对于饱和光强应该是一个范围,而不应该是一个确切的点^[26]。表 2 中没有列出光饱和点(LSP)是因为 5 种光响应模型都是无极值的函数,无法准确计算出 LSP 值,所以在这里不一一列出进行比较。从表 2 可以看出,W1M0 处理的 LCP 值较 W1M1 低,这说明不覆膜处理的春小麦其光能利用力更强,而在亏水条件下,覆膜处理能够有效提高春小麦的光能利用能力。对春小麦光补偿点

(LCP)拟合结果从大到小顺序为非直角双曲线模型、指数模型、叶子飘模型、动力学模型、直角双曲线模型。而对于水分亏缺条件下的春小麦处理,各模型模拟效果较差。

3 讨论

水分是光合作用的重要原料,水分严重不足时可以导致光合作用无法正常进行。研究表明,干旱胁迫可以导致植物的光合速率下降;其中,轻度的水分亏缺对光合速率无显著影响(甚至使光合速率增高)^[27],而重度的水分亏缺可以使光合速率显著降低。土壤水分是影响植物体内水分状况的重要因素,地膜覆盖技术通过减少裸地面积,有效减少水分蒸发,从而提高了土壤水含量和土壤温度,具有集雨提墒和提高土壤含水量的特点。在水分亏缺的条件下,地膜覆盖能够有效提高耕层的土壤含水量,抑制了土壤水分的蒸腾,进一步显著提高了植物的光合速率。从文中可以看出,W2M1 处理的光合速率显著提高,这可能是由于地膜覆盖后土壤蒸腾受到抑制,田间贮水量增加,从而提高了植物的光合速率。而在亏水条件下,随着光合速率的下降,最大净光合

速率 (P_{max})、表观量子效率 (AQY)、暗呼吸速率 (R_d) 降低, 光补偿点 (LCP) 升高。前人研究表明, 水分不足经常是植物光合作用的一个限制因素。然而, 水分过多同样不利于光合作用的进行。干旱胁迫下植物光合作用的下降有气孔因素即气孔关闭引起的 CO_2 供应受阻, 也有非气孔因素, 即叶肉细胞光合活性下降。气孔是植物与外界进行气体交换的重要通道, 是水汽和 CO_2 进出的门户, 植物的光合作用和蒸腾作用都是由气孔的气体交换完成的, 它控制了植物体内水分的消耗。在水分胁迫下, 植物通过降低气孔导度来增加 WUE, 同时随着气孔的关闭, 光合速率下降。但随着气孔的关闭, 细胞间隙 CO_2 浓度并没有持续降低, 而是在低光强下呈线性递减, 后逐渐趋于平缓, 这说明, 植物光合速率的下降, 是气孔导度和细胞间隙 CO_2 浓度协同作用的结果。

植物的光响应曲线是表征植物的光合作用随光照强度改变的反应曲线, 曲线的测定对于判定植物的光合能力具有重要意义; 同时, 通过光响应曲线可以得到表征植物光合能力的指标, 包括最大净光合速率、表观量子效率、暗呼吸速率、光补偿点和光饱和点等。但由于不同的模型选择的参数不同, 使得不同模型计算的参数指标存在一定的差异。为此, 本文采用 5 种常用的光响应模型对覆膜条件下水分亏缺春小麦光合生理进行比较研究, 寻找适合覆膜和水分两种因素影响下春小麦的光合光响应模型。结果表明, 同一种模型对单因素或双因素条件下的春小麦光合光响应曲线拟合结果差异较大, 而不同的模型对同一种处理下的春小麦光合光响应曲线拟合结果也不尽相同。从拟合结果可以看出, 对于 4 种处理下的春小麦, 只有叶子飘模型拟合的决定系数较好, R^2 在 0.99 左右, 这主要是由于该模型可以反映光合速率在强光条件下下降的情况。研究表明, 模型的决定系数不能作为评价模型拟合程度的判定唯一标准, 还需要进一步根据拟合所得到的参数进行分析比较。而直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数模型, 虽然它们能够较好地拟合光响应曲线, 但是它们都是没有极值的函数, 因此无法直接

获得植物的最大净光合速率和饱和光强等指标。而修正的直角双曲线模型克服了这一问题, 它不但能直接求得最大净光合速率、光补偿点和饱和光强等参数, 而且其参数拟合效果较好。在前人的研究中, 光响应曲线中的暗呼吸速率和表观量子效率是通过拟合光强在 PAR 小于 $200\ \mu mol/(m^2 \cdot s)$ 得到的, 而最大净光合速率、光补偿点和光饱和点往往是通过肉眼估计方法得到的, 只能给出一个大致的范围, 所以对模型的模拟准确度的估计存在一定的主观性和误差。

4 结 论

(1) 地膜覆盖可以有效减少裸地面积, 通过阻碍土壤中的水汽与空气的对流交换, 从而减少田间土壤水分的无效蒸发, 使得田间贮水量增加, 起到保墒作用; 地膜覆盖能够增加土壤温度, 使得深层土壤水分通过毛管作用和土壤水分运移达到土壤表层, 起到提墒作用; 水分亏缺能够降低植物的光合作用、气孔导度, 而地膜覆盖能够提高在水分亏缺条件下的春小麦光合速率和气孔导度。在水分亏缺条件下, 覆膜使得细胞间隙 CO_2 浓度提高, 说明光合速率下降主要是非气孔限制因子引起的。

(2) 水分亏缺条件下, 春小麦叶片的最大净光合速率 (P_{max})、表观量子效率 (AQY)、暗呼吸速率 (R_d) 下降, 而光补偿点 (LCP) 升高; 而覆膜能够有效减缓春小麦光合速率的下降, 同时提高了春小麦叶片的最大净光合速率 (P_{max})、表观量子效率 (AQY)、暗呼吸速率 (R_d) 等表征春小麦光合特性的生理指标。

(3) 5 种模型中只有叶子飘模型能够较好拟合 4 种处理的光响应曲线, 决定系数达到 0.99 左右; 而对于亏缺灌溉不覆膜处理 (W2M0) 直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数模型和动力学模型拟合效果较差, 决定系数只有 0.7 左右; 对于充分灌溉不覆膜处理 (W1M0) 5 种模型模拟的拟合决定系数达 0.99 以上, 拟合效果较好; 在充分灌溉覆膜 (W1M1) 和亏缺灌溉不覆膜 (W2M0) 处理 5 种模型拟合的决定系数在 0.9 以上。

参 考 文 献

1 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探讨 [J]. 植物生理与分子生物学学报, 2006, 32(6): 691 - 696.
CHEN Genyun, YU Guanlu, CHEN Yue, et al. Exploring the observation methods of photosynthetic responses to light and carbon dioxide [J]. Journal of Plant Physiology and Molecular Biology, 2006, 32(6): 691 - 696. (in Chinese)
2 许大全. 光合作用学 [M]. 北京: 科学出版社, 2013: 189 - 191.
3 BLACKMAN F F. Optima and limiting factors [J]. Annals of Botany, 1905, 19(74): 281 - 295.
4 BALY E C. The kinetics of photosynthesis [J]. Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences, 1935, 1: 218 - 239.
5 THORNLEY J H M. Mathematical models in plant physiology [M]. London: Academic Press, 1976: 86 - 110.

- 6 BASSMAN J, ZWIER J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoids* clone[J]. *Tree Physiology*, 1991, 8: 145 – 159.
- 7 PRADO C H B A, MORAES J A P V. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of *Cerrado vegetation* under field condition[J]. *Photosynthetica*, 1997, 33(1): 103 – 112.
- 8 BROADLEY M R, ESCOBAR-GUTIÉRREZ A J, BURNS A, et al. Nitrogen-limited growth of lettuce is associated with lower stomatal conductance[J]. *New Phytologist*, 2001, 152(1): 97 – 106.
- 9 YE Z P. A new model for relationship between light intensity and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*[J]. *Photosynthetica*, 2007, 45(4): 637 – 640.
- 10 何海兵, 武立权, 杨茹, 等. 干旱区控制灌溉下水稻光合特性与蒸腾效率研究[J/OL]. *农业机械学报*, 2016, 47(9): 186 – 193. http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view_abstract.aspx?file_no=20160927&flag=1&journal_id=jcsam. DOI:10.6041/j.issn.1000-1298.2016.09.027.
HE Haibing, WU Liquan, YANG Ru, et al. Photosynthesis characteristics and transpiration efficiency of rice plants under controlled irrigation technology in arid region[J/OL]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2016, 47(9): 186 – 193. (in Chinese)
- 11 翟夏斐, 李强, 李付翠, 等. 秸秆和地膜覆盖模式下土壤水热动态分析[J]. *土壤*, 2014, 46(4): 716 – 724.
ZHAI Xiafei, LI Qiang, LI Fucui, et al. Soil water and heat dynamic analysis under straw and plastic film mulching modes[J]. *Soil*, 2014, 46(4): 716 – 724. (in Chinese)
- 12 LI S, KANG S Z, LI F S, et al. Evapotranspiration and crop coefficient of spring maize with plastic mulch using eddy covariance in northwest China[J]. *Agricultural Water Management*, 2008, 95: 1214 – 1222.
- 13 LEWIS J D, OLSZYK D, TINGEY D T. Seasonal patterns of photosynthetic light response in Douglas-fir seedlings subjected to elevated atmospheric CO₂ and temperature [J]. *Tree Physiology*, 1999, 19: 243 – 252.
- 14 陈建. 四种灌木植物光合效率对土壤水分的响应过程与机制[D]. 泰安: 山东农业大学, 2008.
- 15 XU H L. Effects of a microbial inoculant and organic fertilizers on the growth photosynthesis and yield of sweet corn[J]. *Journal of Crop Production*, 2000, 3: 185 – 214.
- 16 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.
YE Zipiao, YU Qiang. Comparison of a new model of light response of photosynthesis with traditional models[J]. *Journal of Shenyang Agricultural University*, 2007, 38(6): 771 – 775. (in Chinese)
- 17 叶子飘. 光响应模型在超级杂交稻组合-Ⅱ优明 86 中的应用[J]. *生态学杂志*, 2007, 26(8): 1323 – 1326.
YE Zipiao. Application of light response model in estimating the photosynthesis of super-hybrid rice combination-Ⅱ Youming 86 [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(8): 1323 – 1326. (in Chinese)
- 18 BROADLEY M R, ESCOBAR-GUTIÉRREZ A J, BURNS A, et al. Nitrogen-limited growth of lettuce is associated with lower stomatal conductance[J]. *New Phytologist*, 2001, 152(1): 97 – 106.
- 19 李发永, 劳东青, 孙三民, 等. 滴灌对间作枣棉光合特性与水分利用的影响[J/OL]. *农业机械学报*, 2016, 47(12): 119 – 129. http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view_abstract.aspx?file_no=20161216&flag=1&journal_id=jcsam. DOI:10.6041/j.issn.1000-1298.2016.12.016.
LI Fayong, LAO Dongqing, SUN Sanmin, et al. Effects of drip irrigation on photosynthetic characteristics and water use efficiency of jujube- cotton intercropping system [J/OL]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2016, 47(12): 119 – 129. (in Chinese)
- 20 TESKEY R O, FITES J A, SAMUELSON L J, et al. Stomatal limitations to net photosynthesis in *pinustaeda* L. under different environmental conditions[J]. *Tree Physiology*, 1986, 2: 131 – 142.
- 21 张小全, 徐德应. 18 年生杉木不同部位和叶龄针叶光响应研究[J]. *生态学报*, 2001, 21(3): 409 – 414.
ZHANG Xiaoquan, XU Deying. Light responses of 18-year-old China fir shoots in relation to shoot ages and positions within crown [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(3): 409 – 414. (in Chinese)
- 22 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.
WANG Xiuwei, MAO Zijun. Practicability of 7 light responsive curve models to different plant species[J]. *Bulletin of Botanical of Botanical Research*, 2009, 29(1): 43 – 48. (in Chinese)
- 23 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 Zipiao, YU Qiang. Comparison of new and several classical models of photosynthesis in response to irradiance [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2008, 32(6): 1356 – 1361. (in Chinese)
- 24 ZHANG S Y, ZHOU Z F, XIA J B, et al. The responses of *Euonymus fortunei* var. *radicans* Sieb. leaf photosynthesis to light in different soil moisture[J]. *Acta Botanica Boreali- Occidentalia Sinica*, 2007, 27(12): 2514 – 2521.
- 25 COLEY P D. Herbivory and defensive characteristics of tree species in a low land tropical forest [J]. *Ecological Monographs*, 1983, 53(2): 209 – 233.
- 26 钱莲文, 张新时, 杨智杰, 等. 几种光合作用光响应典型模型的比较研究[J]. *武汉植物学研究*, 2009, 27(2): 197 – 203.
QIAN Lianwen, ZHANG Xinshi, YANG Zhijie, et al. Comparison of different light response models for photosynthesis [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2009, 27(2): 197 – 203. (in Chinese)
- 27 梁银丽, 康绍忠. 节水灌溉对冬小麦光合速率和产量的影响[J]. *西北农业大学学报*, 1998, 26(4): 16 – 19.
LIANG Yinli, KANG Shaozhong. Effects of water-saving irrigation on photosynthesis and yield of winter wheat [J]. *Journal of Northwest Sci-Tech University of Agriculture and Forestry*, 1998, 26(4): 16 – 19. (in Chinese)