

干旱处理对毛竹光响应的影响:基于4种模型比较分析

倪霞^{1,2}, 曹永慧¹, 周本智^{1*}, 鲁小珍², 周燕³

(1. 中国林业科学研究院亚热带林业研究所, 国家林业局钱江源森林生态系统定位观测研究站, 浙江 杭州 311400;

2. 南京林业大学, 江苏 南京 210037; 3. 浙江省建德市新安江林场, 浙江 建德 311600)

摘要: [目的] 采用4种模型对干旱处理下毛竹叶片光响应曲线进行拟合比较, 分析各模型的优缺点, 以选出适合毛竹光响应曲线拟合的最佳模型, 并量化干旱处理对毛竹光合光响应的影响。 [方法] 主要采用 Li-6400 便携式光合仪测定干旱处理下毛竹的光响应曲线, 并通过4种模型对其进行拟合。 [结果] 研究表明: (1) 在干旱和对照处理下各模型的决定系数 R^2 均大于 0.995, 说明拟合精度较高。综合各参数可以看出, 直角双曲线修正模型拟合效果最佳, 相对误差 RE 平均值为 0.07, 而指数模型参数拟合效果最差, RE 平均值为 0.767; (2) 通过直角双曲线修正模型拟合各光合参数, 在干旱环境下, 暗呼吸速率 R_d 、光补偿点 LCP 和水分利用效率 WUE 较高, 分别为对照环境的 1.57 倍、1.66 倍和 1.06 倍, 而净光合速率 P_{max} 、光饱和点 LSP 和表观量子效率 AQY 分别比对照环境降低 3.6%、17.6% 和 4.8%。 [结论] 从整体拟合效果来看, 这4种模型拟合顺序为: 直角双曲线修正模型 > 直角双曲线模型 > 非直角双曲线模型 > 指数模型。通过在干旱和对照间毛竹各光合参数的比较发现, 毛竹对干旱环境有一定的适应能力。

关键词: 光响应模型; 毛竹; 净光合速率; 光响应参数

中图分类号: S795.7

文献标识码: A

文章编号: 1001-1498(2017)03-0465-07

Light Response of *Phyllostachys edulis* under Drought Stress: Based on 4 Models

NI Xia^{1,2}, CAO Yong-hui¹, ZHOU Ben-zhi¹, LU Xiao-zhen², ZHOU Yan³

(1. Research Institute of Subtropical Forestry, Chinese Academy of Forestry, Qianjiangyuan Forestry Ecosystem Research Station, State Forestry Administration, Hangzhou 311400, Zhejiang, China; 2. Nanjing Forestry University, Nanjing 210037, Jiangsu, China;

3. Xin'anjiang Forest Center of Jiande City, Zhejiang Province, Jiande 311600, Zhejiang, China)

Abstract: [Objective] In order to find out the best light-response curve model of photosynthesis and quantify the effects of drought stress on photosynthetic light response, the photosynthetic characteristics of *Phyllostachys edulis* under drought stress were investigated, and the advantages and disadvantages of each model were analyzed in the paper. [Method] The light-response curves of photosynthesis were measured using Li-6400 portable photosynthesis system. The light-response curves were fitted by four light response curve models of photosynthesis. [Result] (1) The coefficient of determination R^2 of each model was greater than 0.995 in drought and control conditions, which indicated that the fitting accuracy was high. According to each parameters, the best fitting model was the modified rectangular hyperbolic model, with the average RE value was 0.07, while the worst fitting model was index model, with the average RE value was 0.767. (2) Estimating several photosynthetic parameters by the modified rectangular hyperbolic model, the R_d , LCP and WUE under drought stress were 1.57 times, 1.66 times and 1.06 times higher

收稿日期: 2016-08-11

基金项目: 2014 年度引进国际先进林业科学技术项目(2014-4-57); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(RISF2013002); 浙江省自然科学基金项目(LY13C160002)

作者简介: 倪霞(1992—), 女, 江苏盐城人, 硕士研究生, 主要从事植物生理生态研究。

* 通讯作者: 周本智(1969—), 男, 安徽宿松人, 研究员, 博导, 主要从事森林生态与气候变化研究。E-mail: benzhi_zhou@126.com

than that of the control environment, respectively. However, under drought stress, P_{nmax} , LSP and AQY decreased by 3.6%, 17.6% and 4.8%, respectively. [**Conclusion**] The fitted results show that the modified rectangular hyperbolic model > rectangular hyperbolic model > non-rectangular hyperbolic model > index model. When comparing the photosynthetic parameters under drought and control conditions, *Ph. edulis* has good photosynthetic adaptive response to drought stress.

Keywords: light response model; *Phyllostachys edulis*; net photosynthetic rate; photosynthetic parameter

毛竹 (*Phyllostachys edulis* (Carr.) H. de Lehaie) 又叫孟宗竹、楠竹, 作为典型的常绿乔木状竹类 C_3 植物, 是我国竹类资源中面积最大、加工利用范围最广、经济价值较高的生态型竹种^[1-5]。光合作用是毛竹制造有机物、产生生产力、积累生物量和碳汇的唯一途径^[6], 但其光合能力的变化受到林分年龄、生长季节、天气条件、立地条件等诸多因素的影响^[7-8]。随着气候变化的影响, 干旱胁迫对毛竹光合影响及其引起的生产力和生物量影响十分显著, 给毛竹林经营和发展带来严重影响, 因此, 开展干旱胁迫下毛竹光合作用研究具有重要意义。

一般情况下, 采用的拟合植物光响应曲线的模型有直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数模型和直角双曲线修正模型等, 根据光响应曲线模型可拟合得到最大净光合速率、光补偿点和光饱和点等光合参数, 这对判断植物光合速率以及在逆境下植物的光适应性等情况具有重要的生理意义^[9-10]。有研究者指出, 不同模型适用于不同程度的干旱环境。王荣荣等^[10]对干旱胁迫下杠柳 (*Periploca sepium* Bunge) 光合模型比较研究发现, 直角双曲线模型和指数模型较适用于水分条件适宜的情况下, 非直角双曲线模型适合水分条件较差的情况, 而直角双曲线修正模型对干旱胁迫不敏感, 适合各种不同水分条件, 尤其是重度干旱胁迫。鲁肃等^[11]对水分胁迫下油蒿 (*Artemisia ordosica* Krach) 的研究表明, 直角双曲线修正模型更能适合于水分含量较低的情况, 而直角双曲线模型和非直角双曲线模型在土壤体积含水量 (VWC) 为 12%~16% 内拟合精度较高。赵丽等^[12]对土壤水分胁迫下扭黄茅 (*Heteropogon contortus* (L.) Beauv ex Roem et Schult.) 光合拟合发现, 直角双曲线修正模型对不同水分胁迫下扭黄茅的光响应参数的估计更准确, 拟合值较符合植物实际的生理情况。郎莹等^[13]对不同土壤水分下山杏 (*Prunus sibirica* L.) 光合模拟表明, 当土壤相对含水量在 56.3%~80.9% 内, 直角双曲线模型、非直角双曲线模型和直角双曲线修正模型都能较好地拟

合山杏的光合速率光响应过程; 而当土壤相对含水量超出 56.3%~80.9% 范围, 只有直角双曲线修正模型能较好拟合光合作用的光响应过程。

目前, 有关干旱胁迫下毛竹光合模型适用性的研究报道鲜少^[6], 因此采用不同模型对干旱处理下毛竹叶片光合参数进行拟合比较分析, 可以为科学合理选择适用模型提供参考。本研究以毛竹林为对象, 设置干旱处理样地和对照样地, 分别测定干旱和对照条件下毛竹叶片的光响应曲线, 并采用直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数模型和直角双曲线修正模型这 4 种模型拟合光合参数。本研究的目标是: 1、4 个常用模型分别在植物正常环境 (无水分胁迫) 和水分胁迫环境下的表现, 为环境胁迫条件下植物光合模型模拟提供参考; 2、通过这些模型拟合曲线获得的参数, 阐明干旱处理对毛竹光合光响应的影

1 研究区概况

本试验在国家林业局钱江源森林生态系统定位观测研究站浙江庙山坞林区进行。浙江庙山坞自然保护区位于杭州市富阳区境内 (119°56'~120°02' E, 30°03'~30°06' N), 由中国林业科学研究院亚热带林业研究所试验林场基础上建立, 年降水量 1427.2mm, 年均气温 16.1℃, 无霜期 237 d, 土壤为微酸性红壤^[14-15]。气候属亚热带湿润季风气候, 四季分明, 降水充沛, 温暖湿润。

2 材料与方法

2.1 样地设置

2014 年 7 月下旬在研究区内毛竹林中选择立地条件、地形、毛竹生长状况等相似的区块作为试验地点, 设置 6 块面积为 10 m × 10 m 的正方形样地, 其中 3 块进行截雨处理, 作为干旱处理样地, 另外 3 块不作处理为对照样地, 干旱和对照样地成对出现。干旱样地的截雨处理如下: 在样地上方 1.5 m 左右的位置搭建 PVC 防水板材的遮雨棚 (面积为 11m ×

11 m),长边与等高线垂直,短边平行于等高线,保证坡度、地形和林分条件与对照样地尽可能一致。为防止周围土壤中的水分通过水平输送到达干旱样地,在干旱样地周边均挖深约 50 cm 的沟槽,并在沟槽内部铺上塑料薄膜,在槽周边包上 50 cm 深的铁皮,尽量减少外界干扰。

2.2 光响应曲线测定

2015年9月中旬开始,采用 Li-6400 便携式光合仪(LiCOR Inc, USA),在天气晴朗的每天上午 9:00~12:00 进行毛竹叶片光响应曲线测定。从每块样地中选取 2 度竹,并选取其中部向阳成熟功能叶片进行离体测定,离体测定的处理方法如下:用镰刀采下枝条后,迅速将枝条插入水中,并在水下在距切口末端约 3 cm 处用修枝剪再次剪切,以防止空气进入而阻碍水分吸收。利用开放气路,空气流速为 $500 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$,叶室温度为 25°C ,大气 CO_2 浓度为 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。利用系统红蓝光源,测定光强梯度为 1 500、1 200、1 000、800、500、200、150、120、80、50、20、0 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 光合有效辐射,每个叶片在各光强梯度下读数重复 3 次,每个处理选取 3 片叶进行重复测定。根据实测数据绘制干旱处理下毛竹叶片的光响应曲线,再根据实测数据点所呈现的趋势来估计暗呼吸速率(R_d)、光补偿点(LCP)、最大净光合速率(P_{nmax})和光饱和点(LSP),作为光合参数的实测值。叶片水分利用效率(WUE)计算公式: $WUE = P_n/T_r$,其中 P_n 为净光合速率, T_r 为蒸腾速率。

2.3 模型拟合

主要采用以下 4 种模型拟合光响应曲线^[15]。

2.3.1 直角双曲线模型 直角双曲线模型的表达式为^[16]:

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

式中, P_n 为净光合速率, I 为光强, α 为光响应曲线的初始斜率,也称为初始量子效率, P_{nmax} 为最大净光合速率, R_d 为暗呼吸速率。

2.3.2 非直角双曲线模型 非直角双曲线模型的表达式为^[17]:

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

式中, P_n 为净光合速率, I 为光强, θ 为曲线的曲率; α 为植物光合作用对光响应曲线在 $I=0$ 时的斜率,

即光响应曲线的初始斜率,也称为初始量子效率; P_{nmax} 为最大净光合速率, R_d 为暗呼吸速率。

2.3.3 指数模型 由 Bassman 和 Zwier 给出的植物光合作用对光响应的指数方程的表达式则为^[18]:

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

式中, P_n 为净光合速率, I 为光强; α 为光响应曲线的初始斜率,也称为初始量子效率; P_{nmax} 为最大净光合速率, R_d 为暗呼吸速率。估算 LSP 时,假设 P_n 为 $0.9 P_{nmax}$ 所对应的光强为饱和光强。

2.3.4 直角双曲线修正模型 植物光合作用对光响应的直角双曲线修正模型的表达式为^[19]:

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

式中, P_n 为净光合速率, α 为光响应曲线的初始斜率, β 和 γ 为系数, I 为光强, LCP 为光补偿点。

暗呼吸速率(R_d)的表达式为:

$$R_d = -\alpha LCR$$

光饱和点(LSP)的表达式为:

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

最大净光合速率(P_{nmax})的表达式为:

$$P_{nmax} = \alpha \frac{1 - \beta LSP}{1 + \gamma LSP} (LSP - LCP) \quad (6)$$

$I=0$ 处的量子效率定义为内禀量子效率(ϕ_0):

$$\phi_0 = \alpha [1 + (\gamma + \beta)LCP] \quad (7)$$

$I=LCP$ 处的量子效率(ϕ_c):

$$\phi_c = \alpha \frac{1 + (\gamma - \beta)LCP - \beta\gamma LCP^2}{(1 + \gamma LCP)^2} \quad (8)$$

ϕ_c 代表表观量子效率(AQY)^[20]。

光响应曲线上 $I=0$ 和 $I=LCP$ 两点连线斜率的绝对值(ϕ_{c0}):

$$\phi_{c0} = \alpha \quad (9)$$

2.4 数据处理

采用 Excel 2013 进行数据的初步处理和绘图,并用 SPSS17.0 软件进行单因素方差分析。

3 结果与分析

3.1 基于 4 种模型的毛竹叶片光响应参数比较

利用 4 种模型对毛竹叶片 P_n 光响应过程进行拟合,由表 1 可以看出,在干旱和对照处理下,只有指数模型和直角双曲线修正模型拟合出的最大净光合速率 P_{nmax} 与实测值的偏差较小,但指数模型拟合出的光饱和点 LSP 却远小于实测值。此外,直角双曲线模型和非直角双曲线模型拟合的最大净光合速

率 P_{nmax} 均大于实测值,而拟合的光饱和点 LSP 都远小于实测值。因此总体而言,利用直角双曲线修正模型拟合 P_{nmax} 和 LSP 效果最佳。指数模型拟合的暗呼吸速率 R_d 和光补偿点 LCP 均远大于实测值,而其它3种模型拟合值与实测值偏差较小。在干旱和对照处理下各模型的决定系数 R^2 均大于0.995,说明拟合精度较高。由4种模型拟合得到的决定系数 R^2 可得,其拟合精度的顺序依次为:直角双曲线修正模型 > 非直角双曲线模型 > 直角双曲线模型 > 指数模型。

3.2 4种模型的拟合效果分析

为了更加清晰地了解各模型拟合值与实测值之间的偏差大小,故进一步计算出毛竹叶片各光响应参数拟合值和实测值之间的相对误差 RE , 相对误差

越小,则说明该模型拟合干旱胁迫下毛竹叶片光响应曲线的效果越好。综合各参数可以看出(表2),直角双曲线修正模型拟合效果最佳, RE 平均值为0.07,而指数模型参数拟合效果最差, RE 平均值为0.767。总体而言,直角双曲线修正模型拟合的各参数值与实测值较为接近,最大净光合速率 P_{nmax} 、光饱和点 LSP 、光补偿点 LCP 和暗呼吸速率 R_d 各参数的 RE 平均值分别为0.010、0.145、0.066和0.060;其次为直角双曲线模型,各参数的 RE 平均值为0.204、0.742、0.043和0.189。通过比较毛竹叶片 P_n 光响应参数 RE 的平均值发现,4种模型的整体拟合效果与拟合精度的排序稍有不同,其拟合效果顺序为:直角双曲线修正模型 > 直角双曲线模型 > 非直角双曲线模型 > 指数模型。

表1 毛竹叶片的光响应参数实测值与模型拟合值

Table 1 Measured and fitted values of net photosynthetic rate-light response parameters of *Ph. edulis* leaves

光响应模型 Light response model	处理 Treatment	光响应参数 Light response parameter					R^2
		暗呼吸速率 R_d /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	最大净光合速率 P_{nmax} /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光饱和点 LSP /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	初始量子效率 α /($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	
实测值 Light response	对照 Control	0.44	6.43	8.67	1232.93	-	-
	干旱 Drought	0.77	11.68	8.31	1125.23	-	-
直角双曲线模型 Rectangular hyperbolic model	对照 Control	0.55	6.45	10.22	308.04	0.090	0.999
	干旱 Drought	0.86	10.71	10.22	299.96	0.088	0.997
非直角双曲线模型 Non-rectangular hyperbolic model	对照 Control	0.42	6.09	9.82	292.78	0.071	1.000
	干旱 Drought	0.75	10.95	9.87	287.83	0.072	0.998
指数模型 Index model	对照 Control	1.03	19.06	8.58	226.54	0.057	0.996
	干旱 Drought	1.06	21.19	8.27	227.56	0.054	0.996
直角双曲线修正模型 Modified rectangular hyperbolic model	对照 Control	0.49	6.19	8.77	1483.98	0.083	1.000
	干旱 Drought	0.77	10.58	8.38	1222.61	0.078	0.999

表2 毛竹叶片光响应参数的模型拟合值与实测值的相对误差

Table 2 Relative errors of measured and fitted values of net photosynthetic rate-light response parameters of *Ph. edulis* leaves

光响应模型 Light response model	处理 Treatment	相对误差 RE			
		暗呼吸速率 R_d	光补偿点 LCP	最大净光合速率 P_{nmax}	光饱和点 LSP
直角双曲线模型 Rectangular hyperbolic model	对照 Control	0.243	0.003	0.179	0.750
	干旱 Drought	0.135	0.083	0.230	0.733
非直角双曲线模型 Non-rectangular hyperbolic model	对照 Control	0.961	0.052	0.133	0.763
	干旱 Drought	0.018	0.062	0.188	0.744
指数模型 Index model	对照 Control	1.334	1.964	0.010	0.816
	干旱 Drought	0.398	0.814	0.005	0.798
直角双曲线修正模型 Modified rectangular hyperbolic model	对照 Control	0.112	0.038	0.011	0.204
	干旱 Drought	0.007	0.094	0.009	0.087

注: 相对误差 = |拟合值 - 实测值| / 实测值。Note: $RE = |y_t - y(\hat{\cdot})_t| / y_t$, y_t 和 $y(\hat{\cdot})_t$ represented the measured value and the fitted value.

3.3 干旱处理对毛竹叶片光合特性的影响

3.3.1 干旱处理对毛竹光响应曲线的影响 由图1可以看出,在干旱和对照条件下,毛竹光响应曲线

均呈现随着光强的增加,净光合速率 P_n 先逐渐上升后趋于平缓的趋势。当 $PAR < 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, P_n 则会随着光强的增强而迅速增加; 当 $PAR >$

800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, P_n 增速逐渐减小, 并且逐渐达到光饱和点, 干旱和对照条件下均出现相对应的最大净光合速率。干旱条件影响毛竹叶片 P_n 的反应, 使其 P_n 值低于对照处理, 当 P_n 处在较稳定的光强(1 000 ~ 1 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)时, 干旱条件下 P_n 比对照条件下平均降低了 4.2%。

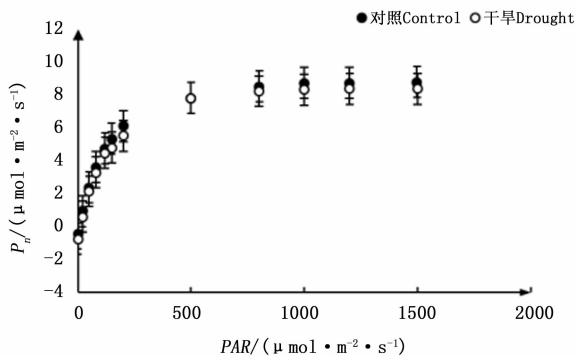


图1 干旱处理下毛竹叶片的光响应曲线

Fig.1 Light response curves of *Ph. edulis* leaves under different light regimes

根据干旱处理下基于4种模型的拟合值与实测值的相对误差, 分别采用直角双曲线模型和指数模型对 LCP 和 P_{nmax} 进行拟合分析, R_d 和 LSP 的拟合则采用直角双曲线修正模型。由表1可以看出, 干旱和对照处理下毛竹的光响应拟合参数有所差异, 在干旱环境下, 毛竹叶片 R_d 、 LCP 、 LSP 和 P_{nmax} 这些光合参数的变化具有一定的规律性。 R_d 、 LCP 在干旱环境下较高, 分别为对照环境的 1.57 倍和 1.66 倍, 说明在干旱环境下, 毛竹为了适应干旱环境会通过降低呼吸作用来降低对光合产物的消耗, 并且随着干旱的发生, 毛竹叶片利用弱光的能力减弱。而干旱环境下 P_{nmax} 和 LSP 均有所下降, 分别比对照环境降低了 3.6% 和 17.6%, 说明干旱环境下, 毛竹叶片最大光合能力受到限制, 并且利用强光的能力也有所降低。

水分利用效率 WUE 的大小可反映植物对逆境适应能力的强弱^[21]。由图2-A可以看出, 当 $PAR < 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 水分利用效率 WUE 随着光强的增强而增加, 当 $PAR > 500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 水分利用效率 WUE 随着光强的增强而有所下降。由图2-B可以看出, 蒸腾速率 T_r 随着光强的增强而不断增加, 干旱条件下毛竹蒸腾速率 T_r 低于对照条件。干旱条件影响了毛竹叶片 WUE 的反应, 使得对照条件下 WUE 值低于干旱处理条件。当 P_n 处在较

稳定的光强(1 000 ~ 1 500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)时, 干旱条件下 WUE 是对照条件的 1.06 倍, 说明毛竹在干旱条件下具有较好的适应能力, 这可能是由于干旱条件导致毛竹蒸腾速率下降幅度较大引起的。

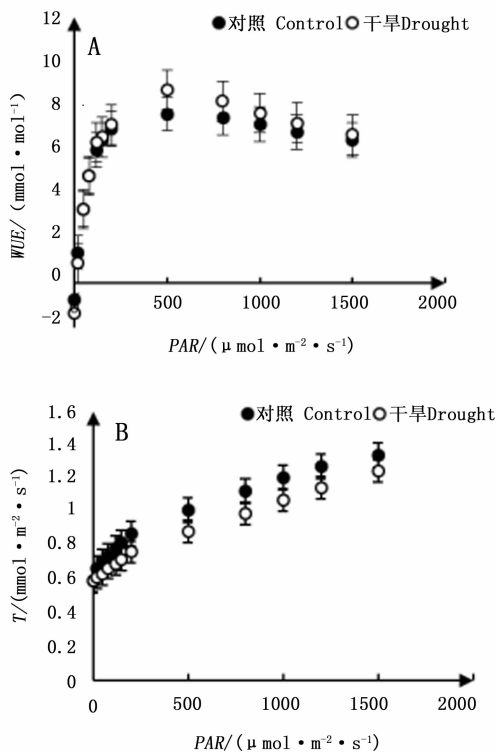


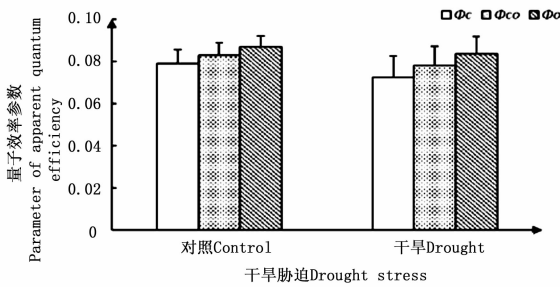
图2 干旱处理下毛竹水分利用效率和蒸腾速率响应曲线

Fig.2 Response curves of water use efficiency and transpiration rate of *Ph. edulis* under drought stress

3.3.2 干旱处理下毛竹量子效率参数的变化 表观量子效率是衡量植物在弱光环境下光合能力的指标^[22], 本研究采用直角双曲线修正模型求解表观量子参数 Φ_e 、 Φ_{co} 和 Φ_o 。由图3可以看出, 在干旱环境和对照环境下, 毛竹叶片 Φ_e 、 Φ_{co} 和 Φ_o 均表现为 $\Phi_e < \Phi_{co} < \Phi_o$, 有研究者指出这是由于净光合速率 P_n 在低光强下会存在 Kok 效应^[23]。毛竹在干旱环境和对照环境下的 Φ_e 分别为 0.083 和 0.087, 干旱条件下 Φ_e 比对照条件低 4.8%, 其差异不显著, 说明目前干旱环境对毛竹叶片将光能转化为净能量能力的影响还不明显。

4 讨论

光合作用光响应曲线的测定及其模拟是研究植物光合生理的重要手段之一, 方便了解植物光合能力和利用效率及不同环境对其影响程度^[24-25]。但在具体应用中, 直角双曲线模型、非直角双曲线模型



注: Φ_c , 光补偿点处的量子效率; Φ_{co} , 光补偿点与暗呼吸速率处连线的斜率; Φ_o , 内禀量子效率。

Note: Φ_c , quantum yield at light compensation point (LCP); Φ_{co} , absolute values of slope between photosynthetically active radiation (PAR) = 0 and PAR = LCP; Φ_o , intrinsic quantum yield.

图3 毛竹叶片的3个量子效率参数对干旱处理的响应

Fig. 3 Response of three apparent quantum yield parameters of *Ph. edulis* leaves to drought stress.

和指数模型曲线存在的相同问题,这3种模型根据公式无法直接得到 P_{nmax} 和 LSP ,并且这3种方法估算的光合参数值与实测值之间差异较大。直角双曲线修正模型与其它3种不同的是,可以直接求得 P_{nmax} 和 LSP ,并且估算的光合参数值与实测值较接近。为了更直观地看出各光合参数拟合效果,本试验还对各光合参数的拟合值与实测值之间的相对误差进行了定量分析,从而发现在干旱环境下,直角双曲线修正模型对毛竹叶片 R_d 、 LCP 、 P_{nmax} 和 LSP 等光合参数的拟合效果最佳,这与黄枝油杉 (*Keteleeria calcarea* Cheng et L. K. Fu) [26]、玉米 (*Zea mays* L.) [27]、荷花 (*Nelumbo nucifera* Gaertn.) [28]、人工长白落叶松 (*Larix olgensis* Henry) [29]、水稻 (*Oryza sativa* L.) [30] 和扭黄茅 [12] 等研究得出直角双曲线修正模型的拟合效果最佳的结论一致。

水分是影响植物生长发育主要的限制因子,研究表明,干旱处理会影响植物各光合生理指标的变化。本研究中,毛竹在干旱环境下,随着光强的增强,其光合速率比对照环境有所降低,这与槐树 (*Sophora japonica* L.) [31]、菊花 (*Dendranthema morifolium* (Ramat.) Tzvel.) [32]、红叶石楠 (*Photinia glabra* × *P. fraseri* Red Robin) [33] 等植物在干旱胁迫下光合速率的变化一致。干旱处理下毛竹光合速率下降,可能是由于受到干旱胁迫的影响,导致毛竹在干旱处理下气孔导度减小,胞间二氧化碳浓度降低和蒸腾速率下降引起的,也有可能是由于干旱胁迫使得光合同化产物积累降低引起的。干旱环境下,毛

竹叶片的 R_d 和 LCP 增高, LSP 下降,说明干旱处理下,毛竹叶片会通过减少呼吸作用对光合产物的消耗而积累干物质的生理适应特性,并且利用强光和弱光的能力均有所下降。采用直角双曲线修正模型求解表观量子效率发现,干旱环境下毛竹叶片表观量子效率比对照环境低,但两者差异性不显著,说明毛竹在受到外界干旱环境影响时,也会对这干旱环境表现出一定的适应能力。本研究中发现干旱环境下毛竹光合参数 P_n 、 LSP 和 AQY 均下降,这与应叶青等 [34] 对水分胁迫下毛竹幼苗研究所得结论相一致。

5 结论

利用直角双曲线模型、非直角双曲线模型、指数模型和直角双曲线修正模型这4种经验模型拟合发现,干旱处理下毛竹拟合效果最佳的是直角双曲线修正模型。干旱条件下 P_{nmax} 、 LSP 和各量子参数比对照条件均有所下降,而 R_d 、 LCP 和 WUE 比对照条件有所升高,表明随着干旱的发生,毛竹叶片会减弱对光能的利用能力,提高水分利用率,以适应干旱环境。但至于本试验中毛竹在干旱环境下适应性如何,还需结合其它光合生理指标进一步分析。

参考文献:

- [1] 杨鹏飞,白京兆. 毛竹林高效培育[M]. 福州:福建科学技术出版社,2006:9.
- [2] 王雪芹. 毛竹林地土壤养分动态变化及微生物特性研究[D]. 杭州:浙江大学,2011.
- [3] 周本智,傅懋毅. 庐山坞自然保护区毛竹林细根生产和周转研究[J]. 江西农业大学学报,2008,30(4):23.
- [4] 黄真娟. 安吉毛竹光和特性及固氮释氧和降温增湿效应研究[D]. 浙江农林大学,2014.
- [5] 金爱武. 现代毛竹培育技术及其传播:问题和办法[M]. 北京:中国农业出版社,2006:8.
- [6] 张利阳,温国胜,王圣杰,等. 毛竹光响应模型适用性分析[J]. 浙江农林大学学报,2011,28(2):187-193.
- [7] 施建敏,郭起荣,杨光耀. 毛竹光合动态研究[J]. 林业科学研究,2005,18(5):551-555.
- [8] 张小全,徐德应. 杉木中龄林不同部分和叶龄针叶光合特性的日变化和季节变化[J]. 林业科学,2000,36(3):19-26.
- [9] 钱莲文,张新时,杨智杰,等. 几种光合作用光响应典型模型比较研究[J]. 武汉植物学研究,2009,27(2):197-203.
- [10] 王荣荣,夏江宝,杨吉华,等. 贝壳砂生境干旱处理下杠柳叶片光合光响应模型比较[J]. 植物生态学报,2013,37(2):111-121.
- [11] 鲁肃,张宇清,吴斌,等. 水分胁迫下油蒿光合光响应过程及其模拟[J]. 北京林业大学学报,2014,36(1):55-61.

- [12] 赵 丽,贺玉晓,魏雅丽,等. 干热河谷区土壤水分胁迫下扭黄茅光合作用光响应过程及其模拟[J]. 中国农学通报,2016,32(17):115-121.
- [13] 郎 莹,张光灿,张征坤,等. 不同土壤水分下山杏光合作用光响应过程及其模拟[J]. 生态学报,2011,31(16):4499-4508.
- [14] 孔维健,周本智,安艳飞,等. 庙山坞自然保护区次生常绿阔叶林水文生态特征[J]. 南京林业大学学报:自然科学版,2010,34(4):87-92.
- [15] 叶子飘. 光合作用对光和CO₂响应模型的研究进展[J]. 植物生态学报,2010,34(6):727-740.
- [16] Baly E C. The kinetics of photosynthesis[J]. Proceedings of the Royal Society of London Series B (Biological Sciences), 1935, 117:218-239.
- [17] Thornley J H M. Mathematical models in plant physiology[M]. London: Academic Press, 1976:86-110.
- [18] Bassman J H, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoides* [J]. Tree Physiology, 1991, 8(2):145-59.
- [19] Ye Z P. A new model for relationship between irradiance and the rate for photosynthesis in *Oryza sativa* [J]. Photosynthetica, 2007, 45(4):637-640.
- [20] 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.
- [21] 胡元斌,金爱武,金晓春,等. 施肥对毛竹林幼竹生长期光合特性的影响[J]. 江西农业学报, 2010, 22(9):75-78.
- [22] Olsson T, Leverenz J W. Non-uniform stomatal closure and the apparent convexity of the photosynthetic photon flux density response curve[J]. Plant Cell & Environment, 2006, 17(6):701-710.
- [23] 叶子飘,王建林. 基于植物光响应修正模型的水稻 Kok 效应研究[J]. 扬州大学学报: 农业与生命科学版, 2009, 30(3):5-10.
- [24] 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.
- [25] 蒋高明,何维明. 一种在野外自然光照条件下快速测定光合作用——光响应曲线的新方法[J]. 植物学通报, 1999, 16(6):712-718.
- [26] 柴胜丰,唐健民,杨 雪,等. 4种模型对黄枝油杉光合光响应曲线的拟合分析[J]. 广西科学院学报, 2015, 31(4):286-291.
- [27] 王 帅,韩晓日,战秀梅,等. 不同氮肥水平下玉米光响应曲线模型的比较[J]. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(6):1403-1412.
- [28] 冷寒冰,秦 俊,叶 康,等. 不同光照环境下荷花叶片光合光响应模型比较[J]. 应用生态学报, 2014, 25(10):2855-2860.
- [29] 刘 强,李凤日,谢龙飞. 人工长白落叶松冠层光合作用——光响应曲线最优模型[J]. 应用生态学报, 2016, 27(8):2420-2428.
- [30] 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.
- [31] 柴胜丰,蒋运生,韦 霄,等. 干旱胁迫对槐树幼苗生长和生理生态特征的影响[J]. 浙江林业科技, 2008, 28(2):43-47.
- [32] 孔德政,于红芳,李永华,等. 干旱胁迫对不同品种菊花叶片光合生理特性的影响[J]. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2010, 38(11):103-108.
- [33] 吕春华,陈 芬,王伟伟,等. 干旱胁迫对小红叶石楠光合及其他生理作用的影响[J]. 江苏林业科技, 2015, 42(1):11-15.
- [34] 应叶青,郭 璟,魏建芬,等. 水分胁迫下毛竹幼苗光合及叶绿素荧光特性的响应[J]. 北京林业大学学报, 2009, 31(6):128-133.

(责任编辑:金立新)