

DOI: 10.5846/stxb201802140372

李佳, 刘济明, 文爱华, 邓明明, 熊雪, 柳嘉佳. 米槁幼苗光合作用及光响应曲线模拟对干旱胁迫的响应. 生态学报, 2019, 39(3): - .
Li J, Liu J M, Wen A H, Deng M M, Xiong X, Liu J J. Simulated photosynthetic responses of *Cinnamomum migao* during drought stress evaluated using Light-response Models. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(3): - .

米槁幼苗光合作用及光响应曲线模拟对干旱胁迫的响应

李 佳, 刘济明*, 文爱华, 邓明明, 熊 雪, 柳嘉佳

贵州大学, 贵阳 550025

摘要:为阐明米槁光合作用对干旱胁迫的响应规律与适应机制,以一年生米槁幼苗为研究对象,进行盆栽试验研究设置 3 种不同土壤含水量梯度,利用 Li-6400 便携式光合作用系统测定干旱胁迫下的光合生理指标及光响应过程,光响应曲线模拟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进行拟合并对比,以期选出适用于干旱环境下的光响应模型。结果表明(1)光响应曲线模型对干旱胁迫下米槁幼苗的光合作用拟合中直角双曲线、非直角双曲线和指数模型适用于低光合有效辐射(PAR),但拟合光响应参数与实测值相差大,只有直角双曲线修正模型能够很好的拟合各个处理且拟合参数比较精确米槁幼苗。(2)光合作用的表观量子效率(Φ)小于一般植物的光合量子效率,则其对弱光的光能利用效率相对较低。(3)在较强的光合有效辐射条件下,严重干旱胁迫下的米槁净光合速率 P_n 显著下降,出现了明显的光抑制现象;中度胁迫下净光合速率(P_n)、最大净光合速率(P_{nmax})、光补偿点(LSP)最大,米槁具有较宽的抗旱适应范围,有一定的抗旱性;严重胁迫下 P_n 、 P_{nmax} 、LSP降低,蒸腾速率(T_s)与气孔导度(G_s)下降幅度更大,但仍具有较高的水分利用效率(WUE),米槁在严重的干旱胁迫下光合机构受到一定的损伤,但自身可以通过生理调节来积极适应不良环境,减少光合机构伤害。(4)综合来看,在人工管理或种植米槁时,为了适应米槁生长发育,建议土壤含水量保持在 23.05%到 14.92%之间。

关键词:米槁;干旱胁迫;光合作用;光响应模型;光响应参数

Simulated photosynthetic responses of *Cinnamomum migao* during drought stress evaluated using Light-response Models

LI Jia, LIU Jiming*, WEN Aihua, DENG Mingming, XIONG Xue, LIU Jiajia

College of Guizhou, Guiyang 550025, China

Abstract: The objective of this study was to elucidate the response and adaptation mechanisms of *Cinnamomum migao* seedlings to drought stress. Using pot experiments, we examined the effects of three relative water levels on the growth of 1-year-old *C. migao* seedlings by measuring photosynthetic physiological indices and light responses under drought stress. The responses were analyzed in terms of four different light response curve models: rectangular hyperbola, non-rectangular hyperbola, exponential, and modified rectangular hyperbola. The following results were obtained. (1) According to the values of photosynthetic parameters calculated using the four models, the rectangular hyperbola, non-rectangular hyperbola, and exponential models were suitable for low photosynthetically active radiation. However, only the modified rectangular hyperbola model provided a good fit for each treatment and the fitting parameters were more accurate. (2) The apparent quantum efficiency (Φ) of photosynthesis of drought-stressed plants was smaller than that of normal plants, and therefore the utilization efficiency of these plants is lower. (3) The net photosynthetic rate (P_n) of severely stressed *C. migao* plants

基金项目:贵州省科技计划(黔科合SY[2015]3023-1)

收稿日期:2018-02-14; 网络出版日期:2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: karst0623@163.com

decreased significantly under strong photosynthetically active radiation, whereas values for the net photosynthetic rate (P_n), maximum net photosynthetic rate (P_{nmax}), and light compensation point were the highest under conditions of moderate stress. *C. migao* has a wide range of stress tolerance. Under severe stress, P_n , P_{nmax} , and LSP decreased, and transpiration rate (T_r) and stomatal conductance (G_s) decreased more significantly; however, the plants still had a higher water-use efficiency. Although *C. migao* plants suffer damage under severe drought stress, they can adjust to the adverse environments through physiological modification and by reducing damage to their photosynthetic apparatus. (4) In order to facilitate growth and developmental adaptation in *C. migao* during management, it is recommended that the soil moisture content be maintained at levels between 23.05% and 14.92%.

Key Words: *Cinnamomum migao*; drought stress; photosynthesis; light response model; light response parameter

干旱胁迫在全球陆地面积达到 60% 以上,已经严重影响大部分植物和作物正常的生长发育,大大降低其产量^[1]。水分是植物生长过程中必不可少的环境因子,它参与细胞内的多种代谢活动,水分胁迫能够造成植物生长与生理生态发生显著变化^[2-3]。因此,研究植物耐旱能力是植物生理生态学的重点问题^[4]。干旱情况下植物生长受到抑制很大程度上取决于植物的光合作用。植物的光合能力是植物能够生长发育的一个关键指标,也是植物在生长环境下生理状况的综合体现,可以衡量不同植物间的差异性,以及受环境胁迫的影响^[3]。植物长期遭受土壤水分胁迫时,最直接的影响就是光合速率的下降^[4],已有研究表明植物的光响应曲线是反映这种现象的重要指标之一^[5]。光响应曲线的模拟可得出多个基础生理参数(包括表观量子效率、最大净光合速率、光补偿点、光饱和点以及暗呼吸速率)^[6-9],这些参数是能直接或间接反映出植物生理生态学过程。目前,国内外多采用直角双曲线、非直角双曲线模型和指数模型对植物的光响应过程进行拟合^[6]。但在使用这 3 种光响应模型时,求得的光饱和点低于实测值,最大净光合速率大于实测值,且无法拟合光抑制情况下的光响应曲线^[7-8]。叶子飘等^[8,10]提出了一种直角双曲线修正模型,此模型可以克服上述 3 种模型的缺陷,但此模型目前主要应用于农作物和草本植物的光合作用光响应模拟,在木本植物方面应用较少。

米槁属于樟科樟属是贵州省苗族特色中药。其干燥的果实也是贵州十大苗药之一,具有散寒祛湿、行气止痛,临床用于治疗胸腹疼痛、胸闷腹胀、哮喘等^[11]。是一些治疗心绞痛、冠心病、胃脘疼痛等苗药制剂的主要原料,如胃止痛软胶囊、米槁心乐滴丸、心胃止痛胶囊等药物均已成为贵州省民族医药行业的拳头产品,产生了较好的经济和社会效益^[12]。米槁作为主要的苗药植物在个体水平光合及水分生理特性的研究至今甚少报道,而国内外对樟科植物研究主要集中于药用成分分析与药用价值的开发^[13-14],对其光合生理特性方面有待深入研究。Challabathula 等^[15]认为光抑制现象是区别耐旱型与敏感型的主要反应现象,耐旱型植物会采用不同策略来保护或维持光合装置的结构完整性以便在水分充分时重新激活光合作用。文爱华等^[16]从叶片内部组织结构探讨了米槁对干旱胁迫的响应,认为其具有抗旱性。所以本试验从光响应方面进行探究干旱胁迫对米槁的影响。选用一年生的米槁幼苗进行盆栽控水以模拟不同的干旱处理,测量干旱胁迫下米槁幼苗光合作用曲线与气体交换指标,借鉴前人广泛研究的 4 种模型对其进行拟合比较,筛选出最适米槁幼苗叶片光合作用的光响应模型,为米槁的种植保护和管理提供一定的科学性建议和理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验设计

从贵州省罗甸县的米槁基地带回的一年生的幼苗,将其带回贵州大学南校区林学院的花圃进行盆栽(底部内径 24 cm,盆口内径 29 cm,高 27 cm),盆栽土壤都经过相同的消毒杀菌处理。米槁选取长势良好、较为一致且健康的幼苗。

米槁作为多年生木本植物,属于亚热带植物,所以实验选择 6—10 月进行实验。选取长势良好、较为一致(初始苗高约为 0.814 cm,初始地径约为 0.166 cm)的无病虫害米槁盆栽幼苗(已生长 8 个月)移入隔绝降水

的透明大棚作为水分胁迫的实验材料。至 6 月 15 日各个处理组均达到设定的水分条件,至 10 月 25 日胁迫处理结束,期间不施肥并随时拔除杂草。总共处理 120 d。利用环刀法测得田间持水量为 27.12%,设置 3 个水分梯度:对照(W1)处理为田间持水量的 75%—85%(土壤含水量为 20.34%—23.05%);中度胁迫(W2)为田间持水量的 55%—65%(土壤含水量为 14.92%—17.63%);重度胁迫(W3)为田间持水量的 30%—40%(土壤含水量为 8.14%—10.85%)。采用盆栽称重控水法确定盆栽总重量,并根据植株长势适当增减控制重量。每个处理选取正常生长的盆栽苗 3 株(3 盆),每 20 天对光合指标进行测定。

1.2 光合作用光响应过程测定

在每个试验植株中选择 3 片生长健壮的成熟叶片,采用 Li-6400(美国 Li-cor 公司)光合作用测定系统进行测定。在连续晴朗无风(微风)的天气内,于 9:00—11:30 之间进行光响应测定,取受光方向一致的上部叶片,每个处理设置 3 盆,每盆 3 片长势相同的叶片,共 9 片。每个叶片重复 3 次记录,取平均值进行分析。测定净光合速率(Net photosynthetic rate, P_n)、气孔导度(Stomatal conductance, G_s)、胞间 CO_2 浓度(Intercellular CO_2 concentration, C_i)、蒸腾速率(Transpiration rate, T_r)等光合指标,气体流速设置为 $500 \mu\text{mol/s}$,叶室中 CO_2 浓度控制在 $(380 \pm 2) \mu\text{mol/mol}$ 、空气相对湿度处于 $(65 \pm 5)\%$,叶片温度控制为 $(20 \pm 0.5)^\circ\text{C}$,在该条件下采用 $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光强活化 10 min。在上述设置的条件下,对光合测定系统的 02B-LED 红蓝光源进行设定,米槁属阳性植物,其叶片光饱和点较高, $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以内都为其可以接受的有效光合辐射范围。所以使光合有效辐射 PAR 从 $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 逐渐降低到 $0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (设置值分别为 2000、1800、1500、1200、1000、800、500、300、200、100、80、50、0),采用自动程序测量,每个设置值下停留 200—150 s。光合测定仪自动记录净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率等光合参数,最终选取平均数进行分析。根据测得数据计算水分利用效率(Water use efficiency, WUE) = P_n / T_r [17]。

根据得到的不同光合有效辐射下的净光合速率,绘制光合速率的光响应(P_n —PAR)曲线,根据实测数据点的走势估计最大净光合速率(Maximum net photosynthetic rate, $P_{n\text{max}}$)、光饱和点(Light saturation point, LSP)、光补偿点(Light compensation point, LCP)和暗呼吸速率(Dark respiration rate, Rd)等参数(干旱 9—10);同时采用传统弱光下(PAR $\leq 200 \mu\text{mol/mol}$) PAR 与 P_n 的线性回归法,估算出光响应参数作为实测值与 4 种模型拟合值比较分析。

1.3 光合作用光响应过程模拟

1.3.1 直角双曲线模型

直角双曲线模型表达式为 [18]:

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

式中, P_n 为净光合速率, α 为初始量子效率, $P_{n\text{max}}$ 为最大净光合速率, Rd 为暗呼吸速率, I 为光合有效辐射,用 PAR 表示。

植物在光补偿点处的量子效率(Φ_c),内禀量子效率(Φ_0)和光合作用光响应曲线上 $I=0$ 与 $I=I_c$ 两点连线斜率的绝对值(Φ_{c0})的数学表达式为 [19]:

$$\Phi_c = P'_n(I = I_c) = \alpha P_{n\text{max}}^2 / (\alpha I_c + P_{n\text{max}})^2 \quad (2)$$

$$\Phi_0 = P'_n(I = 0) = \alpha \quad (3)$$

$$\Phi_{c0} = |Rd/I_c| \quad (4)$$

式中, I_c 为光补偿点,用 LCP 表示。

采用以下公式来计算光补偿点 [19]:

$$I_c = P_{n\text{max}} Rd / [\alpha(P_{n\text{max}} - Rd)] \quad (5)$$

式中,直线 $y = P_{n\text{max}}$ 与弱光下的线性方程相交,交点所对应 X 轴的数值即为光饱和点(LSP)。

1.3.2 非直角双曲线模型

非直角双曲线模型的表达式^[20]：

$$P_n = \frac{\alpha I + P_{n\max} - \sqrt{(\alpha I + P_{n\max})^2 - 4\theta\alpha I P_{n\max}}}{2\theta} - Rd \quad (6)$$

式中。 θ 为非直角双曲线的曲角^[21]，其他参数含义同公式(1)。

Φ_c 、 Φ_0 与 Φ_{c0} 的数学表达式分别为^[22]：

$$\Phi_c = P'_n(I = I_c) = \frac{\alpha}{2\theta} \left[1 - \frac{(\alpha I_c + P_{n\max}) - 2\theta P_{n\max}}{\sqrt{(\alpha I_c + P_{n\max})^2 - 4\theta\alpha I_c P_{n\max}}} \right] \quad (7)$$

$$\Phi_0 = P'_n(I = 0) = \alpha \quad (8)$$

$$\Phi_{c0} = |Rd/I_c| \quad (9)$$

LSP 为直线 $y = P_{n\max}$ 与弱光下的线性方程的交点对应 X 轴的数值，LCP 表达式为：

$$I_c = (RdP_{n\max} - \theta Rd^2) / [\alpha(P_{n\max} - Rd)] \quad (10)$$

1.3.3 指数模型

指数模型表达式^[23]：

$$P_n = P_{n\max} (1 - e^{-\alpha I/P_{n\max}}) - Rd \quad (11)$$

式中光响应参数含义同公式(1)。

Φ_c 、 Φ_0 与 Φ_{c0} 的数学表达式分别为^[24]：

$$\Phi_c = P'_n(I = I_c) = \alpha e^{-\alpha I_c/P_{n\max}} \quad (12)$$

$$\Phi_0 = P'_n(I = 0) = \alpha \quad (13)$$

$$\Phi_{c0} = |Rd/I_c| \quad (14)$$

估算 LSP 时，假设 P_n 为 $0.90P_{n\max}$ 所对应的光强为饱和光强(LSP)。LCP 的表达式为：

$$I_c = (P_{n\max} / -\alpha) \ln [(P_{n\max} - Rd) / P_{n\max}] \quad (15)$$

1.3.4 直角双曲线修正模型

直角双曲线修正模型表达式为^[21]：

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I - Rd \quad (16)$$

$$P_{n\max} = \alpha \left(\frac{\sqrt{\beta + \gamma} - \sqrt{\beta}}{\gamma} \right)^2 - Rd \quad (17)$$

$$LSP = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma) / \beta} - 1}{\gamma} \quad (18)$$

式中， α 、 β 、 γ 是独立与 I 的系数，其他参数含义同公式(1)。

Φ_c 、 Φ_0 与 Φ_{c0} 的数学表达式分别为：

$$\Phi_c = P'_n(I = I_c) = \alpha [1 + (\gamma - \beta) I_c - \beta \gamma I_c^2] / (1 + \gamma I_c)^2 \quad (19)$$

$$\Phi_{c0} = |Rd/I_c| = \alpha \quad (20)$$

$$\Phi_0 = P'_n(I = 0) = \alpha [1 + (\gamma + \beta) I_c] \quad (21)$$

$$Rd = P_n(I = 0) = -\alpha I_c \quad (22)$$

1.4 数据处理与分析

测定数据在 Excel 软件中初步处理，SPSS 19.0 系统软件中的非线性回归功能拟合数据，进行数据分析，利用 Origin 8.0 系统绘制图形。

2 结果与分析

2.1 净光合速率的光响应变化趋势

净光合作用的大小能够在一定程度上反映光合作用的强弱。在不同干旱处理下米槁幼苗净光合速率对光响应的立体曲线如图 1,能够清晰的看到 $PAR \leq 800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,米槁幼苗在干旱胁迫下净光合速率(P_n)的光响应变化趋势相一致, P_n 随 PAR 的增加而升高,超过一定的光照强度(达到光饱和点)后 W1 与 W2 处理下 P_n 开始略微减少并逐渐趋于平稳,下降浮动并不是很大,说明中度水分胁迫对米槁的影响较弱,米槁叶片可以进行光合作用。W3 处理在达到光饱和后具有明显的下降趋势,随着 PAR 的加剧,光抑制现象明显。相同光强条件下,随土壤相对含水量的减少 P_n 先增后减,如在 $PAR = 1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 下不同干旱胁迫的 P_n 分别为 $4.8357 (W1)$ 、 $5.1238 (W2)$ 、 $4.3263 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1} (W3)$,表现为 $W2 > W1 > W3$,米槁能够很好的适应中度干旱胁迫环境。

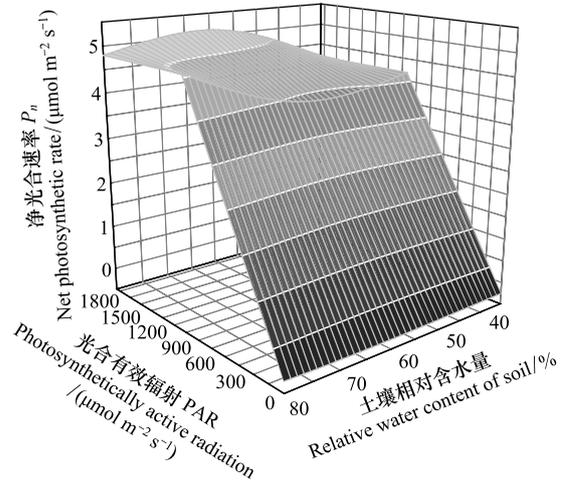


图 1 不同干旱胁迫下净光合速率对光和有效辐射的响应
Fig.1 Net photosynthetic rate (P_n)-light response curves of *Cinnamomum migao* under drought stresses

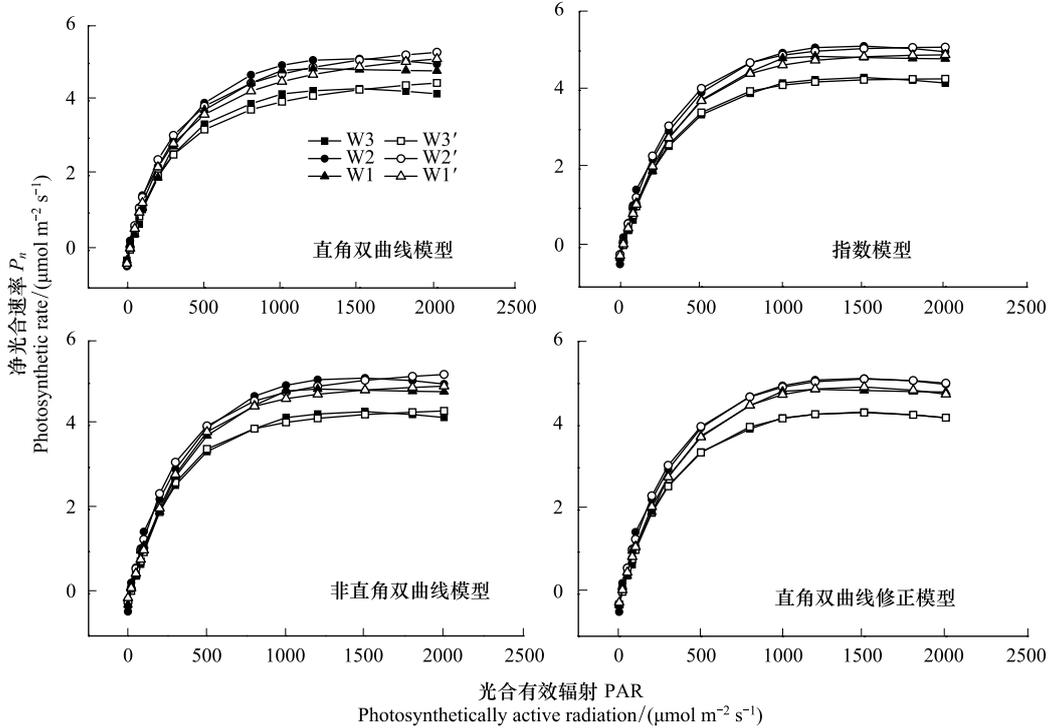


图 2 干旱胁迫下不同光响应模型对米槁幼苗光合作用光响应曲线的模拟

Fig.2 Simulation of photosynthesis light response curves of *Cinnamomum migao* by four models under different drought stresses!

W1: 对照, control; W2: 中度干旱胁迫, moderate drought stress; W3: 重度干旱胁迫, severe drought stress; W1', 对照拟合模型曲线, Fitted model curve of control; W2', 中度干旱胁迫拟合模型曲线, Fitted model curve of moderate drought stress; W3', 重度干旱胁迫拟合模型曲线, Fitted model curve of severe drought stress

2.2 光响应曲线模型参数拟合效果分析

由图 2 可知,4 种光响应模型都能较好的拟合,但是在 $PAR < 1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, P_n 有下降的趋势,可知在较高 PAR 下出现了光抑制现象。面对这种光现象在 4 种光响应模型(图 2)中只有直角双曲线修正模型在较高 PAR 下能够很好的拟合 P_n 下降趋势,其他 3 种模型在高 PAR 的拟合点都要比实测值要高,这是因为直角双曲线、非直角双曲线和指数模型拟合的光响应曲线在高 PAR 都是一条没有极值的渐近线,不能很好的拟合各处理在饱和和光强后的 P_n 变化过程。分析比较 4 种光响应曲线的宏观拟合情况,直角双曲线模型的拟合效果最差,指数和直角双曲线修正模型拟合的最好,但是只有直角双曲线修正模型在高 PAR 几乎与实测曲线完全拟合,这是其他 3 种模型没能做到的,因此拟合效果最佳。

所有模型均能较好地拟合米槁幼苗光响应过程(图 2), $R^2 > 0.99$, 其中只有直角双曲线修正模型拟合度最高(R^2 均 = 0.999), 并且拟合的参数 LSP、LCP 和 $P_{n\text{max}}$ 与实测值最为接近(表 1), 其余 3 种模型拟合的 LSP 均小于实测值、LCP 均高于实测值、 $P_{n\text{max}}$ 也都高于实测值。以拟合情况较好的指数模型为例,随着干旱胁迫的加剧拟合的 LSP 分别比实测值低 64.1%、74.7%、74.4%; LCP 分别是实测值的 2.20 倍、1.78 倍、1.24 倍; $P_{n\text{max}}$ 分别比实测值高 0.2462、0.1592、0.1997。指数模型的拟合效果也较好 $R^2 > 0.997$ (表 1), 但得到的光合参数与实测值相差较大,因此, R^2 大不能说明米槁幼苗在不同处理下的实际情况,它只能宏观的表现拟合的曲线是否相近。综合比较 4 种模型对米槁幼苗光响应参数的拟合度,表现为直角双曲线修正模型 > 指数模型 > 非直角双曲线模型 > 直角双曲线模型。由此可见,直角双曲线修正模型适用于干旱条件下米槁幼苗 P_n -PAR 响应过程与特征参数的拟合。

表 1 米槁幼苗光合作用对干旱胁迫的光响应特征参数实测值与模拟拟合值比较

Table 1 Comparison with measured values of light parameters of *Cinnamomum migao* and the fitted values by models

光响应模型 Light response model	处理 Treatment	光响应参数 Light response parameters						R^2	
		量子效率/(mol/mol) Quantum yield			光饱和点 LSP/ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	光补偿点 LCP/ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	最大净光合速率 $P_{n\text{max}}/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$		暗呼吸速率 $Rd/(\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1})$
		Φ_c	Φ_0	Φ_{e0}					
实测值 Measured value	W1	-	-	-	1200	6.3546	4.8636	0.069	-
	W2				1500	5.9953	5.1238	0.076	
	W3				1500	12.6264	4.3263	0.137	
指数模型 Exponential model	W1	0.0144	0.015	0.0147	431.0083	13.9484	5.11	0.205	0.998
	W2	0.0164	0.017	0.0167	380.0865	10.6510	5.283	0.178	0.997
	W3	0.0142	0.015	0.0146	387.0886	15.5962	4.526	0.228	0.999
直角双曲线模型 Rectangular hyperbola model	W1	0.0191	0.022	0.0205	415.5651	17.0757	5.1231	0.350	0.991
	W2	0.0212	0.025	0.0232	395.0486	16.2816	5.2980	0.378	0.994
	W3	0.0177	0.021	0.0193	424.3442	18.7856	4.3267	0.368	0.993
非直角双曲线模型 Non-rectangular hyperbola model	W1	0.0169	0.017	0.0170	745.7821	5.4225	7.349	0.092	0.998
	W2	0.0475	0.048	0.0478	636.0504	4.3768	16.463	0.209	0.995
	W3	0.0208	0.021	0.0209	748.7911	8.6168	8.008	0.180	0.996
直角双曲线修正模型 Modified rectangular hyperbola model	W1	0.0153	0.0178	0.0156	1421.6124	9.0718	4.9116	0.141	0.999
	W2	0.0186	0.0221	0.0191	1505.1278	7.9377	5.0934	0.152	0.999
	W3	0.0155	0.0165	0.0160	1452.4268	12.9498	4.3490	0.201	0.999

W1:对照,control;W2:中度干旱胁迫,moderate drought stress;W3:重度干旱胁迫,severe drought stress; Φ_c :植物在光补偿点处的量子效率,quantum yield of plants at the light compensation point; Φ_0 :内禀量子效率,internal quantum efficiency; Φ_{e0} :光合作用光响应曲线上 $I=0$ 与 $I=I_c$ 两点连线斜率的绝对值,the absolute value of the slope of the line connecting $I=0$ and $I=I_c$ on the photosynthesis light response curve;LSP:光饱和点,Light saturation point;LCP:光补偿点,Light compensation point; $P_{n\text{max}}$:最大净光合速率,Net photosynthetic rate; Rd :暗呼吸速率,Dark respiration rate

2.3 干旱胁迫下米槁光合作用的光响应特征及其参数

2.3.1 光响应特征参数拟合分析

量子效率(Φ)反映植物在弱光条件下的光合能力。米槁幼苗在干旱胁迫下量子效率均表现为 $\Phi_0 > \Phi_{e0} >$

Φ_c 随着干旱胁迫的加剧呈现“ \wedge ”变化。其中 Φ_0 和 Φ_c 的差值很小,可能来自与植物在弱光下净光合速率对光合有效辐射的非线性响应有关^[24]。米槁幼苗 P_{nmax} 和 LSP 随着干旱胁迫的增加呈现先增后减的趋势,在中度胁迫(W2)时数值最大,说明米槁幼苗制造有机物的能力有所提升,光合速率也最快。LCP 的变化则相反,呈现出先减后增,可能是随着土壤水分降低,米槁幼苗先通过提高弱光利用与转化的能力,同时减少呼吸消耗,积累有机物去防御并适应干旱胁迫。但是在高度胁迫时,LCP 又有所增加, Rd 也呈现出逐渐增加的趋势,说明在严重干旱胁迫下,米槁幼苗利用弱光能力变弱,在强 PAR 下极易达到光饱和并且出现光抑制现象。

2.3.2 气孔导度和蒸腾速率的光响应

图 3 可知,不同处理下,米槁叶片 T_r 和 G_s 都呈现出随 PAR 增加而上升的趋势。相同土壤含水量下, T_r 和 G_s 对 PAR 的变化不敏感,并没有在强 PAR 下使其显著增加。随着水分的降低 T_r 和 G_s 都在逐渐降低,这与 P_n 的研究结果一致,植株的生活力越强, T_r 和 G_s 越高,减弱气孔导度从而减小 P_n ,保持植物的生命力。不同处理的变化趋势呈正相关,随着 PAR 增强, P_n 增大, G_s 增大,植物叶片对 CO_2 需求增加,单位面积叶片蒸腾失水增多。一般地, P_n 越高, T_r 也越高,因为光合作用的生成需要水分以及通过水分运载的矿质营养成分的不断供应^[21]。在 PAR 值为 $1500 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 时, T_r 和 G_s 开始下降。与 P_n 的变化相一致,同样说明超过 $1500 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 米槁幼苗逐渐出现了光抑制现象。

2.3.3 胞间 CO_2 浓度的光响应

图 3 是胞间 CO_2 浓度的光响应过程,在 PAR 值为 $100 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 之前, C_i 下降幅度极大,在 $100-1500 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 时 C_i 下降缓慢。这是因为在 PAR 增大的初始阶段,叶片 P_n 急速增加,消耗 CO_2 量较大,导致 C_i 的急速下降,PAR 超过一定强度之后,光合作用增幅变缓, C_i 趋于缓慢。在 $1500 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 时出现了最小值,随后开始缓慢上升。这说明植物达到了光饱和点时光合速率最大,消耗 CO_2 最多,导致 C_i 最小,米槁叶片光合作用由气孔限制转变为非气孔限制的转折点。超过光饱和点后,随着 PAR 升高,植株开始出现光抑制现象,这时气孔关闭, C_i 又开始升高。随着干旱的加剧, C_i 的数值越高。

2.3.4 水分利用效率

由图 3 可知,米槁幼苗的水分利用效率(WUE)在不同干旱胁迫下不具有显著差异,基本相似。在 $PAR < 500 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 的低光强下,WUE 明显增加。此后 WUE 随 PAR 的增加而逐渐趋于稳定,维持在一定的水平上。这也就表明米槁叶片 WUE 对 PAR 的适应范围在 $500-2000 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 之间。在有利于光合作用的 W2 处理下,WUE 达到相对高的水平,在此处理下是维持米槁叶片最佳 P_n 和 WUE 的最佳土壤水分含量。在其他两个处理下,米槁叶片 WUE 也具有较高的水平,表明米槁叶片 WUE 对土壤含水量的适应范围较广。

3 讨论

光合作用是植物生长发育的基础,是一个复杂的生理过程,其中光合速率是一个重要的生理生态指标。光合作用模型就是描述光合速率与光合有效辐射相互关系,对探究植物光合作用响应机制和评价光合效率具有重要意义^[8]。许多国内外学者提出了不同的光响应模型并进行了拟合,由于推导机理和方式的不同,各个模型都存在一定的优缺点^[25]。本研究中拟合的 4 种模型中非直角双曲线模型和指数模型都能很好的拟合 $PAR < 1500 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ 的光响应过程,但只有直角双曲线修正模型能够拟合出高 PAR 下 P_n 的下降,直角双曲线模型拟合的最差。这与王海珍^[25]、郎莹^[7]、吴芹^[24]、陈志成^[26] 等的研究相一致,产生这样的原因是因为直角双曲线模型、非直角双曲线模型和指数模型是一条没有极值的渐进线,不能拟合曲线的歪曲程度。同时这 3 种模型拟由于其缺点使它模拟的光响应特征参数与实测值偏差较大,虽然 3 种模型的拟合度 $R^2 > 0.99$,但无法直接求解 P_{nmax} 、LSP,而是利用非线性最小二乘法进行估算或采用 $P_n = 0.9P_{nmax}$ 所对应的光强为饱和光强^[19],从而致使拟合值 P_{nmax} 大于实测值而 LSP 低于实测值。有学者^[7,24-25] 研究表明这 3 种模型适用于土壤水分含量较好的状况下,本研究中对于此现象并没有表现的很明显,可能是因为干旱处理组选择的少,还没有达到极端干旱的水平。对于米槁在不同干旱胁迫条件下,只有直角双曲线修正模型能够很好的拟合各个处理

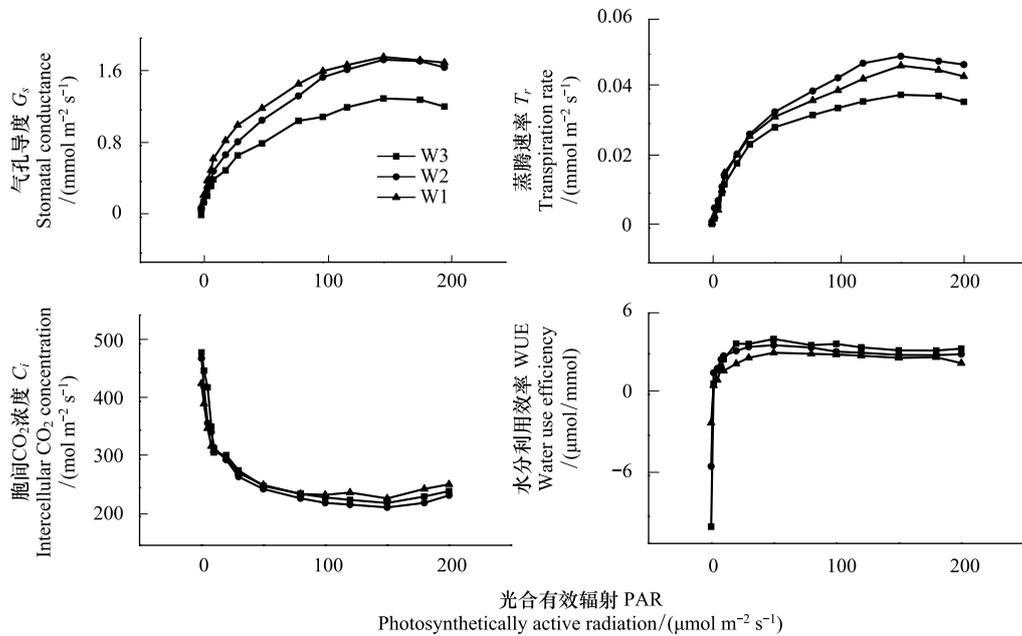


图3 不同干旱胁迫下米槁幼苗光合作用参数

Fig.3 Photosynthetic parameters of *Cinnamomum migao* bran under different drought stress

下的光响应 (R^2 均=0.999),并且拟合的参数 LSP、LCP 和 P_{nmax} 与实测值最为接近。比较 4 种模型对米槁幼苗光响应参数的拟合度,表现为直角双曲线修正模型>指数模型>非直角双曲线模型>直角双曲线模型。由此可见,直角双曲线修正模型在干旱胁迫下对米槁 LSP、LCP 和 P_{nmax} 的拟合效果优于其他 3 种模型,且整体拟合程度最高,表明直角双曲线修正模型适用于干旱条件下米槁幼苗 P_n -PAR 响应过程与特征参数的拟合。

光响应及其参数特征显示,在 $PAR > 500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时, P_n 随 PAR 增加而迅速增加;在光强为 $500—1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 间, P_n 增加缓慢;在 $PAR > 1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, P_n 有下降的趋势,则在高 PAR 下出现了光抑制现象。在中度胁迫下, P_n 始终维持一个较高的水平,说明米槁幼苗具有一定耐旱性。米槁幼苗 P_{nmax} 和 LSP 随着干旱胁迫的增加呈现先增后减的趋势,在中度胁迫(W2)时数值最大,说明米槁幼苗随着干旱胁迫的加剧,利用强光的能力加强和光合有效范围加大,制造有机物的能力有所提升,光合速率也最快。LCP 的变化则相反,呈现出先减后增,但是在高度胁迫时,LCP 又有所增加, R_d 也呈现出逐渐增加的趋势,说明在严重干旱胁迫下,米槁利用弱光能力变弱,在强 PAR 下极易达到光饱和并且出现光抑制现象。

光合作用的表观量子效率 (Φ) 是反映植物对光能的利用效率的重要指标,传统的和常用的确定方法,是利用直线方程拟合弱光强下 ($PAR \leq 200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 的光响应数据得到的直线斜率表示。较多研究表明,在适宜生长条件下测定的一般植物的表观量子效率在 0.03—0.05 之间^[27]。例如在不同干旱胁迫下胡杨^[25]、酸枣^[28]、山杏^[7] 量子效率分别在 0.036—0.055、0.023—0.067 和 0.0207—0.0403 之间。但是米槁幼苗的量子效率 (Φ) 小于 0.03,小于一般植物的光合量子效率,与陈建对椴木的研究结果一致^[27],说明米槁幼苗在弱光下的光能利用效率相对较低。

在 $PAR > 500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 条件下米槁幼苗叶片的净光合速率、气孔导度和蒸腾速率明显增加,而胞间 CO_2 浓度降低。净光合速率的增加有利于 CO_2 同化,产生较多的干物质。在不同的干旱胁迫条件下,W2 处理的米槁 P_n 值最大,中度干旱胁迫对米槁的光合作用有促进作用。结果还显示 G_s 的变化与 P_n 和 T_r 的变化趋势基本一致。这是因为植物能针对外界环境条件变异与植株自身状况,通过调节气孔的开闭程度,在保持植株正常生理活动前提下,达到最大 CO_2 固定量与最小水分散失量^[29]。 G_s 和 C_i 的光响应相反,也证实了之前的想法,米槁幼苗 P_n 的增加是受非气孔限制因素制约的。随着 PAR 的逐渐增加,超过 $1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 光响应的各个参数逐渐趋向于稳定,米槁幼苗逐渐出现光抑制现象。PAR 在 $500—1500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 间,米槁叶片都能

够维持较高的 P_n 和 WUE 水平,表明米槁既有较高的耐荫性,又能适应较强的阳光辐射,是光适应生态幅较宽的植物。植物 WUE 是植物生长发育所需水分供应的重要指标之一^[30],当植物受到不利于光合作用的干旱胁迫(W3)时,米槁叶片 P_n 下降, T_r 与 G_s 下降幅度更大,但在高 PAR 下米槁具有较高的 WUE,说明米槁幼苗在遭受干旱胁迫后,能够通过自身生理调节来适应外界不利的环境变化,减轻光合生理机制的损坏,维持一定的光合作用和较好的水分利用效率。

4 结论

光响应曲线模型对干旱胁迫下米槁的光合作用拟合,直角双曲线、非直角双曲线和指数模型适用于低 PAR,但拟合光响应参数与实测值相差大,只有直角双曲线修正模型能够很好的拟合各个处理且拟合参数比较精确。米槁幼苗光合作用的表观量子效率(Φ)小于一般植物的光合量子效率,其对弱光的光能利用效率相对较低。严重干旱胁迫的米槁在较高的光合有效辐射下表现出明显的光抑制现象。中度胁迫下 P_n 、 P_{nmax} 、LSP 最大,说明米槁幼苗能够很好的适应此环境,具有一定的抗旱性;严重胁迫下 P_n 、 P_{nmax} 、LSP 降低, T_r 与 G_s 下降幅度更大,但仍具有较高的 WUE,米槁幼苗在严重的干旱胁迫下光合机构受到一定的损伤,但自身可以通过生理调节来积极适应不良环境变化,减少光合机构伤害。综合来看,米槁幼苗具有一定的耐旱性,且自身有较好的调节机制来应对恶劣环境,在人工管理或种植米槁时,为了适应米槁生长发育,建议土壤含水量保持在 23.05%到 14.92%之间。

参考文献(References):

- [1] Rabara R C, Tripathi P, Reese R N, Rushton D L, Alexander D, Timko M P, Shen Q J, Rushton P G. Tobacco drought stress responses reveal new targets for Solanaceae crop improvement. *BMC Genomics*, 2015, 16: 484.
- [2] Sofo A, Dichio B, Montanaro G, Xiloyannis C. Photosynthetic performance and light response of two olive cultivars under different water and light regimes. *Photosynthetica*, 2009, 47(4): 602-608.
- [3] Flexas J, Bota J, Galmés J, Medrano H. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiologia Plantarum*, 2006, 127(3): 343-352.
- [4] Guo W H, Li B, Huang Y M, Zhao H X, Zhang X S. Effects of different water stresses on eco-physiological characteristics of *Hippophae rhamnoides* seedlings. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(10): 1238-1244.
- [5] 陆燕元, 马焕成, 李昊民, 邓西平. 土壤干旱对转基因甘薯光合曲线的响应. *生态学报*, 2015, 35(7): 2155-2160.
- [6] Junior U M D S, Gonçalves J F D C, Fearnside P M. Measuring the impact of flooding on Amazonian trees: photosynthetic response models for ten species flooded by hydroelectric dams. *Trees*, 2013, 27(1): 193-210.
- [7] 郎莹, 张光灿, 张征坤, 刘顺生, 刘德虎, 胡小兰. 不同土壤水分下山杏光合作用光响应过程及其模拟. *生态学报*, 2011, 31(16): 4499-4508.
- [8] 叶子飘, 于强. 一个光合作用光响应新模型与传统模型比较. *沈阳农业大学学报*, 2007, 38(6): 771-775.
- [9] 许大全. 光合作用效率. 上海: 上海科学技术出版社, 2002: 33-33.
- [10] 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. *扬州大学学报: 农业与生命科学版*, 2009, 30(3): 5-10.
- [11] 邱德文, 杜茂瑞. 贵州苗药大果木姜子研究及产业化. *贵州中医学院学报*, 2003, 25(1): 48-51.
- [12] 赵立春, 邱明华, 邱德文, 何颖. 苗药大果木姜子果实挥发油化学成分研究. *西北药学杂志*, 2009, 24(05): 353-354.
- [13] 张小波, 周涛, 郭兰萍, 黄璐琦, 江维克, 杨占南, 马超一. 苗药大果木姜子挥发油成分变化及其地理分布. *生态学报*, 2011, 31(18): 5299-5306.
- [14] 周涛, 杨占南, 江维克, 艾强, 郭培果. 民族药大果木姜子果实挥发油成分的变异及其规律. *中国中药杂志*, 2010, 35(7): 852-856.
- [15] Challabathula D, Zhang Q W, Bartels D. Protection of photosynthesis in desiccation-tolerant resurrection plants. *Journal of Plant Physiology*, 2018, doi: 10.1016/j.jplph.2018.05.002.
- [16] 文爱华, 刘济明, 高攀, 李丽霞, 王军才, 骆畅. 自然干旱胁迫对米槁幼苗叶片显微结构及叶绿素含量的影响. *北方园艺*, 2015, (14): 62-66.
- [17] 何春霞, 李吉跃, 郭明, 王玉涛, 陈崇. 4 种乔木叶片光合特性和水分利用效率随树高的变化. *生态学报*, 2008, 28(7): 3008-3016.
- [18] 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. *Tree Physiology*, 1999, 19(4/5): 243-252.
- [19] Lang Y, Wang M, Zhang G C, Zhao Q K. Experimental and simulated light responses of photosynthesis in leaves of three tree species under different soil water conditions. *Photosynthetica*, 2013, 51(3): 370-378.
- [20] Thornley J H M. *Mathematical Models in Plant Physiology*. London: Academic Press, 1976; 86-110.
- [21] 叶子飘, 于强. 光合作用光响应模型比较. *植物生态学报*, 2008, 32(6): 1356-1361.
- [22] Lang Y, Wang M, Zhang G C, Zhao Q K. Experimental and simulated light responses of photosynthesis in leaves of three tree species under different soil water conditions, *Photosynthetica*, 2013, 51(3): 370-378.
- [23] Bassman J H, Zwier J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoides* clone. *Tree Physiology*, 1991, 8(2): 145-159.
- [24] 吴芹, 张光灿, 裴斌, 徐志强, 赵瑜, 方立东. 不同土壤水分下山杏光合作用 CO₂ 响应过程及其模拟. *应用生态学报*, 2013, 24(6): 1517-1524.
- [25] 王海珍, 韩路, 徐雅丽, 牛建龙, 于军. 干旱胁迫下胡杨光合光响应过程模拟与模型比较. *生态学报*, 2017, 37(7): 2315-2324.
- [26] 陈志成, 王荣荣, 王志伟, 杨吉华, 王华田, 耿兵, 张永涛. 不同土壤水分条件下栎树光合作用的光响应. *中国水土保持科学*, 2012, 10(3): 105-110.
- [27] 陈建, 张光灿, 张淑勇, 王梦军. 辽东櫟木光合和蒸腾作用对光照和土壤水分的响应过程. *应用生态学报*, 2008, 19(6): 1185-1190.
- [28] 王荣荣, 夏江宝, 杨吉华, 刘京涛, 赵艳云, 孙景宽. 贝壳砂生境酸枣叶片光合生理参数的水分响应特征. *生态学报*, 2013, 33(19): 6088-6096.
- [29] 林保花, 刘金祥, 肖生鸿, 杨允菲. 粤西乡土香根草光合生理生态特征日动态分析. *应用生态学报*, 2006, 17(11): 2041-2045.
- [30] 叶子飘, 张海利, 黄宗安, 杨小龙, 康华靖. 叶片光能利用效率和水分利用效率对光响应的模型构建. *植物生理学报*, 2017, 53(6): 1116-1122.