

光强与水分处理下景宁木兰光合光响应模型拟合比较

俞 芹¹ 王倩颖¹ 刘志高¹ 张明如¹ 张寿洲² 申亚梅^{1*}

(¹浙江农林大学风景园林与建筑学院, 浙江临安 311300; ²深圳市中国科学院仙湖植物园, 广东深圳 518040)

摘 要 采用 5 种数学模型(直角双曲线模型、非直角双曲线模型、二次函数模型、指数模型、直角双曲线修正模型)对不同光照与水分处理下景宁木兰(*Magnolia sinostellata*)幼苗光响应过程进行拟合分析,以期筛选出光照与水分胁迫下景宁木兰适宜的光响应模型。结果表明:(1)5 种拟合模型对景宁木兰光响应过程拟合精度为:指数模型>直角双曲线修正模型>直角双曲线模型>非直角双曲线模型>二次函数模型。(2)光合参数的拟合效果表现为:指数模型对景宁木兰最大净光合速率(P_{nmax})、光饱和点(LSP)进行求解较准确,直角双曲线修正模型对光补偿点(LCP)求解最佳,而暗呼吸速率(R_d)的结果采用非直角双曲线模型较为合理。(3)景宁木兰幼苗能适应一定的弱光及流动水环境,而深度遮阴及积水环境抑制景宁木兰幼苗的光合速率。

关键词 光响应模型; 净光合速率; 光合参数; 光照强度; 土壤水分

Comparison of the light response models of photosynthesis in leaves of *Magnolia sinostellata* under different light intensity and moisture conditions. YU Qin¹, WANG Qian-ying¹, LIU Zhi-gao¹, ZHANG Ming-ru¹, ZHANG Shou-zhou², SHEN Ya-mei^{1*} (¹College of Landscape Architecture, Zhejiang A&F University, Lin'an 311300, Zhejiang, China; ²Fairylake Botanical Garden, Shenzhen & Chinese Academy of Sciences, Shenzhen 518004, Guangdong, China).

Abstract: Five light response models of photosynthesis (exponential, rectangular hyperbolic, non-rectangular hyperbolic, quadratic function, and modified rectangular hyperbola) were applied to analyze the light response curves of *Magnolia sinostellata* seedlings under different light intensity and moisture conditions. The results showed that: (1) The fitting accuracy of those models followed the order: exponential > modified rectangular hyperbola > rectangular hyperbola > non-rectangular hyperbola > quadratic function. (2) The light response parameters in fitting effect indicated that the exponential model could result in more accurate maximum net photosynthetic rate (P_{nmax}) and light saturation point (LSP). The rectangular hyperbolic model was the best one at figuring out light compensation point (LCP). The non-rectangular hyperbolic model was more reasonable to figure out dark respiration rate (R_d). (3) *M. sinostellata* seedlings could adapt to the environment with weak light and flowing water, but not for strong shading and water-logging environment.

Key words: light response model; net photosynthetic rate; photosynthetic parameter; light intensity; soil moisture.

光照和水分是决定植被生长、分布的重要环境因子(夏江宝等, 2007), 也是影响植物光合过程的

外界因素(叶子飘, 2010)。植物在生长过程中, 外界光照强度超过其光补偿点时, 光合速率增加, 以维持植株正常生长; 光照强度达到光饱和点时, 光合速率逐渐变缓; 光照强度高于光饱和点时, 植物产生光抑制现象, 不利于植物生长发育。耐阴植物所需光

国家自然科学基金项目(31400599)、浙江省十三五林木新品种选育重大科技专项(2016C02056-12)和国家林业局林业公益性行业项目(201504322)资助。

收稿日期: 2017-06-29 接受日期: 2017-12-25

* 通讯作者 E-mail: yameishen@zafu.edu.cn

强低于阳性植物,当光照强度低于或高于植物生长所需光照水平时,植物均受到伤害,其光合特性随之发生变化(许大全,2013)。与此同时,干旱、水湿处理会改变植物根部生长环境,导致植物地上部分光合作用发生变化。对于大部分濒危植物而言,其光合能力、水分利用率等生理代谢较弱,在群落中的竞争能力较差(王强等,2014),生长环境日益恶化将加剧物种的濒危速度。

光合-光响应曲线能直观反映出植物光合过程的变化,对这一过程进行拟合可得到光饱和点(LSP)、光补偿点(LCP)、最大净光合速率(P_{nmax})、暗呼吸速率(R_d)等重要的光响应特征参数(Larocque,2002)。目前,已有大量研究者建立了许多光响应模型并利用不同的数学模型对植物光合-光响应过程进行拟合,但各模型均存在一定的优缺点,如直角双曲线模型、非直角双曲线模型及指数模型均是不存在极值的渐进线,其中前两种模型拟合得到的 LSP 小于实测值, P_{nmax} 偏高;指数模型拟合的 R_d 小于实测值, LCP 偏高(Chen *et al.*, 2011),且不能准确地拟合高光强下植物的净光合速率,尤其当植物出现光抑制现象时,上述拟合曲线仍随 PAR 的增大而上升;而直角双曲线修正模型能够很好地拟合植物光抑制部分的曲线,该模型已在 C_3 植物的光响应曲线研究中广泛应用(叶子飘等,2009)。同时,各模型均有其自身适用范围,即使是同一植物应用不同拟合模型所得的光合参数间也存在差异(段爱国等,2010,叶子飘,2010,郎莹等,2011,陈卫英等,2012)。许多研究在选择光响应模型时,并没有考虑所选模型的适合度,而直接进行拟合(吴爱姣等,2015),选择合适的数学模型对多因子复合处理下植物光响应过程进行研究尚缺乏报道。

景宁木兰(*Magnolia sinostellata*)为木兰科木兰属新种,2016年被世界植物保护联盟(BGCI)列入濒危植物保护红皮书。该物种为落叶灌木,自然分布区极其狭窄,仅分布于浙江丽水山区阴坡、水沟等区域,属于浙江省濒危物种。由于景宁木兰群落内上层优势树木的遮阴及土壤含水量变化改变了其适宜的生长空间环境,制约了景宁木兰生长发育,造成其生长势减弱(余泽智等,2015)。本研究采用人工控制光强和水分条件的方法模拟景宁木兰野外生存环境,并运用不同的数学模型对其光响应过程进行拟合,通过定量分析及比较,筛选出适用于不同光照和水分处理下景宁木兰的最适光响应模型,为景宁

木兰的育种提供参考,也为解决木兰属物种的生境危机提供重要的策略依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料及试验设计

本试验于浙江省临安市浙江农林大学温室内进行。2015年12月10日将1年生景宁木兰幼苗移栽至花盆中(壤土:珍珠岩:泥炭为3:3:4)。次年6月28日选取长势一致、无病虫害的幼苗进行不同光照强度和水分处理。利用遮阳网设置3个光强梯度:单层遮阴(L_1 ,75%全光照),双层遮阴(L_2 ,50%全光照),三层遮阴(L_3 ,35%全光照),遮阳网边缘距地面20 cm,以保持遮阴棚内空气流通。基质含水量设2个水平:90%±5%田间持水量(W_1)、流动水(W_2),分别采用整盆称重法和滴灌系统控制水分,每天18:00利用水分测定仪监测土壤水分含量,并补充当天失去的水分,将土壤水分控制在设定范围内。以100%全光照正常水分管理为对照(CK),设计6个复合处理: L_1W_1 、 L_1W_2 、 L_2W_1 、 L_2W_2 、 L_3W_1 、 L_3W_2 。所有盆栽苗均随机摆放,叶片之间无重叠。每个处理3个重复,每个重复4株幼苗。

1.2 光响应过程测定

试验材料胁迫处理约45 d后,在天气晴朗的上午09:00—11:30,不同复合处理下随机选取3株幼苗,每株幼苗取中上部1~2片成熟叶,用LI-6400光合测定仪(Li-COR, Lincoln, USA)测定其光响应过程。叶室温度控制在(25±0.5)℃,CO₂浓度稳定在380 μmol·mol⁻¹。设置13个光合有效辐射强度(PAR):1800、1500、1200、800、600、400、200、150、100、80、50、30、0 μmol·m⁻²·s⁻¹,重复测定3次。

1.3 数据处理

利用Excel 2011进行数据处理,SPSS 22.0进行光响应过程的非线性回归分析,Origin 9.1进行绘图。采用以下5种模型进行光响应曲线拟合。

1.3.1 直角双曲线模型直角双曲线模型表达式(Lewis *et al.*, 1999):

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

该模型光补偿点(LCP)计算公式为:

$$LCP = \frac{R_d \times P_{nmax}}{\alpha(P_{nmax} - R_d)} \tag{2}$$

直线 $y = P_{nmax}$ 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),通过模型拟

合得出参数 α 、 $P_{n\max}$ 、 R_d 及决定系数 R^2 。

1.3.2 非直角双曲线模型非直角双曲线模型表达式 (Thornley, 1976) :

$$P_n(I) = \frac{\alpha \times I + p_{n\max} - \sqrt{(\alpha \times I + p_{n\max})^2 - 4 \times I \times \alpha \times K \times P_{n\max}}}{2K} - R_d$$

(3)

该模型光补偿点 (LCP) 计算公式为:

$$LCP = \frac{R_d \times P_{n\max} - K \times R_d^2}{\alpha (P_{n\max} - R_d)}$$

(4)

直线 $y = P_{n\max}$ 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, 通过模型拟合得出参数 α 、 K 、 $P_{n\max}$ 、 R_d 及决定系数 R^2 。

1.3.3 二次函数模型二次函数模型表达式 (张利阳等, 2011) :

$$P_n(I) = \alpha (I - I_c)^2 + P_{n\max}$$

(5)

通过模型拟合得出参数 α 、 $P_{n\max}$ 、 I_c 及决定系数 R^2 , $I = 0$ 时, P_n 值的相反数为 R_d 。

1.3.4 指数模型指数模型表达式 (Bassman, 1991) :

$$P_n(I) = P_{n\max} (1 - C_0 e^{-\alpha I / P_{n\max}})$$

(6)

通过模型拟合得出参数 α 、 $P_{n\max}$ 、 C_0 及决定系数 R^2 , $I_c = P_{n\max} \ln(C_0) / \alpha$, $I_m = P_{n\max} \ln(100C_0) / \alpha$, I_c 、 I_m 分别为光补偿点、光饱和点。

1.3.5 直角双曲线修正模型直角双曲线修正模型表达式 (叶子飘等, 2007) :

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

(7)

暗呼吸速率 (R_d) :

$$R_d = -\alpha I_c$$

(8)

光饱和点 (I_m) :

$$I_m = \frac{\sqrt{(\beta + \gamma + (1 + \gamma I_c) / \beta - 1)}}{\gamma}$$

(9)

最大净光合速率 $P(I_m)$

$$P(I_m) = \alpha \frac{1 - \beta I_m}{1 + \gamma I_m} (I_m - I_c)$$

(10)

通过模型拟合得出参数 α 、 β 、 γ 、 R_d 及决定系数 R^2 。

以上各式中, $P_n(I)$ 为净光合速率, I 为光合有效辐射即本文中的 PAR , I_c 为光补偿点, α 为初始量子效率, $P_{n\max}$ 为最大净光合速率, R_d 为暗呼吸速率, K 为曲线凸度, α 、 β 、 γ 是独立于 I 的系数。直角双

曲线模型、非直角双曲线模型、指数模型光饱和点 (I_m) 由 $0 \sim 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ PAR 与 P_n 作回归方

程: $P_n = AI - B$, 则 $I_m = \frac{P_{n\max} + B}{A}$ 。

2 结果与分析

2.1 景宁木兰光合速率-光响应过程

在低光照范围内 ($PAR \leq 200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 各复合处理 P_n 随 PAR 的增加而迅速上升, P_n 对 PAR 响应敏感 (图 1)。随 PAR 持续增强, 各复合处理下 P_n 对 PAR 表现出不同的响应规律。 $PAR > 800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 各复合处理 P_n 缓慢增加至光饱和点, 达到最大光合速率。在 P_n 较稳定的光照强度范围内, 如 $PAR = 1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, 与 CK 处理 P_n ($4.40 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 相比, L_2W_2 处理 P_n ($4.69 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 增加 6.18%, L_3W_2 处理 P_n 与 CK 处理相接近, 而 L_1W_1 、 L_1W_2 、 L_2W_1 处理, 与 CK 处理相比, 分别下降 35.41%、43.55%、35.72%, 其中 L_3W_1 处理 P_n ($1.72 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 最低, 低于 CK 处理 63.33%, 表明 L_2W_2 处理提高景宁木兰幼苗 P_n , 有利于幼苗生长, 而 L_3W_1 条件下, 景宁木兰幼苗 P_n 值始终低于其余各复合处理 P_n , 幼苗光合作用受到抑制。

2.2 不同模型对不同处理景宁木兰光响应拟合

采用 5 种数学模型对不同复合处理下景宁木兰光响应过程进行拟合 (图 2)。结果显示, 指数模型 (图 2A) 对景宁木兰光响应过程拟合值与实测值走势相一致, 拟合效果最佳。直角双曲线模型 (图 2B) 和非直角双曲线模型 (图 2C) 均是不存在极值的拟

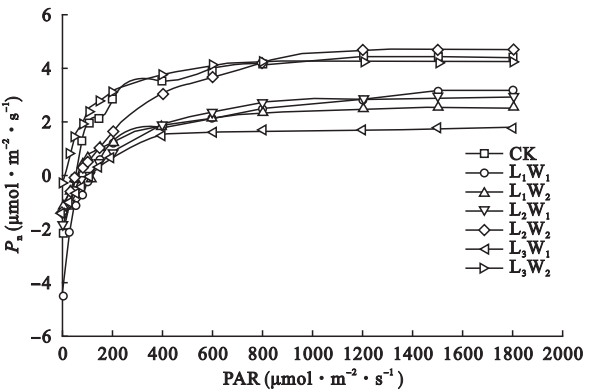


图 1 不同光照强度及水分下景宁木兰光合速率响应曲线
Fig.1 Photosynthetic rate-light response curves of *Magnolia sinostellata* under different light intensities and moisture conditions

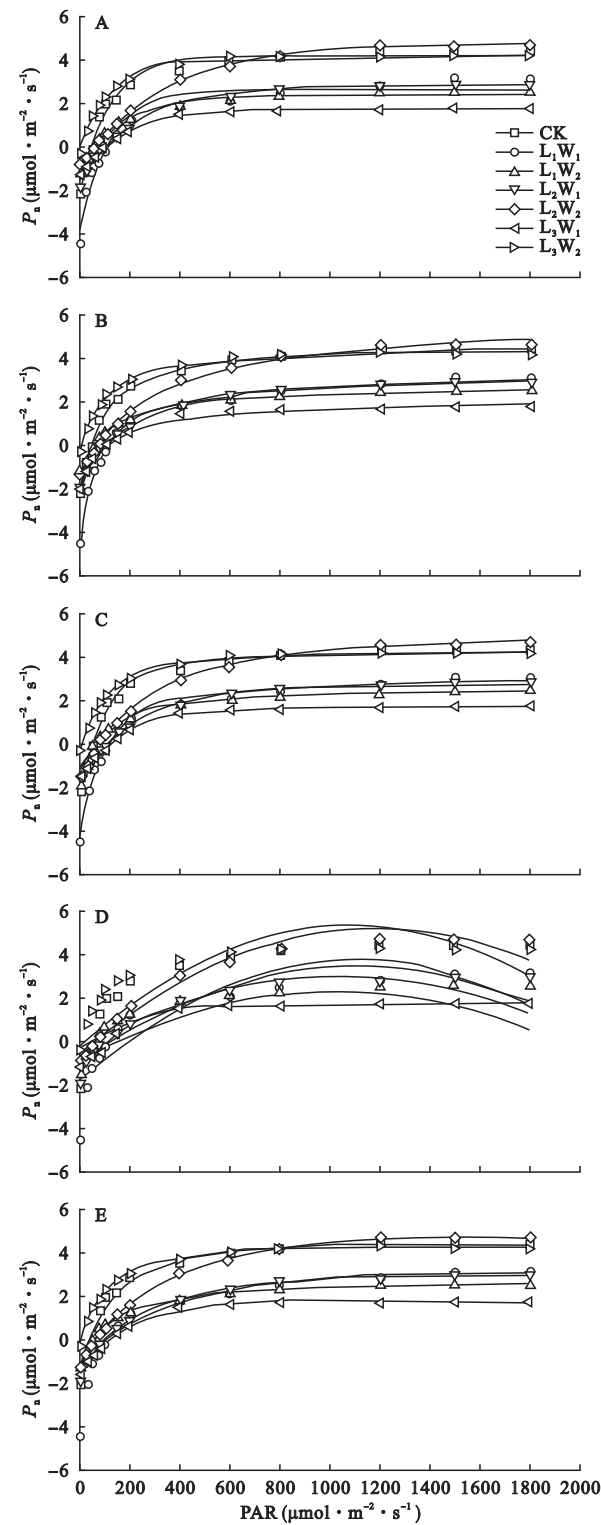


图2 不同光响应模型对景宁木兰光合速率光响应曲线拟合图

Fig.2 Simulation of photosynthetic rate-light response curves of *Magnolia sinostellata* by five models under different light intensities and moisture conditions

A, 指数模型。B, 直角双曲线模型。C, 非直角双曲线模型。D, 二次函数模型。E, 直角双曲线修正模型。

合方程,故各复合处理下拟合曲线 P_n 均随 PAR 的增强而上升,拟合值大于实测值。二次函数模型(图2D)拟合值与实测值不相符,在 $PAR>1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,各处理的拟合曲线均呈迅速下降趋势,偏离实测值走势程度最大,拟合效果最差。直角双曲线修正模型(图2E)是存在极值的方程,各复合处理下,拟合曲线与实测值点走势相吻合,但在 $PAR>1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 时, L_3W_1 处理的拟合曲线有下降趋势,与实测值点不相符。

同时,由各拟合模型决定系数 (R^2) 可知(表1),在各复合处理下,二次函数模型 R^2 的平均值(0.84)最小,可见该模型拟合精度最低,其余4种模型在各复合处理条件下的 R^2 均大于0.97,拟合精度均较高。

2.3 景宁木兰光响应参数拟合比较

2.3.1 暗呼吸速率 (R_d) 在 L_3W_2 处理下,二次函数拟合 R_d 值小于0(表1),表明该函数不适于 R_d 值计算。其余4种模型拟合值均大于实测值。表2进一步显示,利用非直角双曲线模型求解 R_d 与实际测量值最接近, RE 平均值仅为0.08,其次是直角双曲线模型(0.11)、指数模型(0.15)、直角双曲线修正模型(0.16)。

2.3.2 光饱和点 (LSP) 指数模型对复合处理景宁木兰 LSP 拟合值与实测值相接近(表1)。直角双曲线模型、非直角双曲线模型 LSP 拟合值均小于实测值,其中直角双曲线模型拟合下,除 L_3W_1 、 L_3W_2 处理外,其他复合处理拟合所得 LSP 低于实测值的1/2。二次函数对 LSP 拟合值,除 L_3W_2 处理 ($604.37 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 与实测值 ($600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 较接近外,其余复合处理 LSP 拟合值均小于 LSP 实测值,而直角双曲线修正模型 LSP 拟合值均大于 LSP 实测值。表2结果表明,指数模型对 LSP 拟合效果最好, RE 均值为0.35,而直角双曲线修正模型(0.90)对 LSP 求解最差。

2.3.3 光补偿点 (LCP) 指数模型、直角双曲线模型对 LCP 拟合值均小于实测值(表1)。直角双曲线修正模型 LCP 拟合值与实测值最接近。非直角双曲线模型 LCP 拟合值为实测值的33.34%。二次函数对 LCP 拟合值出现负值,与实际情况不符合,该模型求解结果不正确。表2进一步表明,直角双曲线修正模型对 LCP 求解最佳, RE 均值为0.34,而非直角双曲线模型(9.40)对 LCP 求解最差。

2.3.4 最大净光合速率(P_{nmax})直角双曲线模型和非直角双曲线模型拟合所得 P_{nmax} 均大于实际测量值,其中非直角双曲线模型对 L_1W_2 处理下景宁木兰拟合 P_{nmax} 高达 $17.42\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,比实测值大 $14.87\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (表 1)。表 2 进一步显示,指数模型对景宁木兰 P_{nmax} 拟合值与实测值最接近, RE 均值为 0.04,其相对误差均值小于直角双曲线修正模型(0.15)、二次函数(0.18)。

表 1 景宁木兰 P_n 光响应参数实测值与模型拟合值
Table 1 Values of net photosynthetic rate-light response parameters and the results fitted by five models of *Magnolia sinos-tellata*

模型	处理	暗呼吸速率 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光饱和点 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	光补偿点 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	最大净光合速率 ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	决定系数 R^2
指数模型	CK	2.18	584.80	48.81	4.19	0.983
	L_1W_1	3.95	663.54	109.87	2.65	0.969
	L_1W_2	0.96	853.23	57.52	2.42	0.989
	L_2W_1	1.62	1206.27	106.78	2.87	0.993
	L_2W_2	0.99	1615.15	64.20	4.72	0.999
	L_3W_1	1.53	920.34	110.29	1.76	0.998
	L_3W_2	0.10	586.19	3.00	4.18	0.992
	CK	2.40	42.60	381.54	7.26	0.986
直角双曲线模型	L_1W_1	4.35	105.25	438.99	7.65	0.993
	L_1W_2	1.12	51.99	424.31	3.99	0.998
	L_2W_1	1.84	96.67	517.76	5.41	0.995
	L_2W_2	1.18	58.58	583.78	7.15	0.996
	L_3W_1	1.65	102.69	483.92	3.85	0.988
	L_3W_2	0.32	6.16	308.31	4.94	0.997
	CK	2.26	19.12	455.61	15.55	0.991
	L_1W_1	3.96	35.22	533.95	16.10	0.98
非直角双曲线模型	L_1W_2	1.05	10.18	1043.70	17.42	0.997
	L_2W_1	1.68	29.96	785.70	14.76	0.994
	L_2W_2	0.99	28.19	837.51	14.00	0.999
	L_3W_1	1.46	77.83	358.66	4.53	0.998
	L_3W_2	0.21	1.65	506.21	15.41	0.997
	CK	0.09	600.86	9.82	5.30	0.779
	L_1W_1	1.77	610.53	195.13	3.77	0.771
	L_1W_2	0.22	581.43	40.56	2.97	0.82
二次函数模型	L_2W_1	0.92	612.94	128.22	3.47	0.905
	L_2W_2	0.54	649.24	60.42	5.22	0.962
	L_3W_1	0.83	571.08	151.77	2.30	0.822
	L_3W_2	-1.19	604.37	-191.88	4.93	0.816
	CK	2.00	1319.14	55.84	4.37	0.971
	L_1W_1	1.50	1715.71	121.64	2.58	0.833
	L_1W_2	1.11	3250.27	50.15	2.83	0.988
	L_2W_1	1.50	1537.69	97.99	3.15	0.993
直角双曲线修正模型	L_2W_2	1.05	2956.68	62.38	6.05	0.999
	L_3W_1	1.50	1422.19	101.31	2.38	0.995
	L_3W_2	0.27	1325.38	5.82	4.39	0.999
	CK	2.12	≈ 1000	85.63	4.41	-
	L_1W_1	4.49	1500	157.19	3.17	-
	L_1W_2	1.05	≈ 1200	90.58	2.56	-
	L_2W_1	1.90	≈ 1500	137.81	2.94	-
	L_2W_2	1.03	≈ 1200	77.31	4.70	-
实测值	L_3W_1	1.52	≈ 580	136.4	1.78	-
	L_3W_2	0.25	≈ 600	15.16	4.24	-

表 2 景宁木兰 P_n 光响应参数的模型拟合值与实测值得相对误差 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)

Table 2 Relative errors of measured and fitted values of net photosynthetic rate-light response parameters of *Magnolia sinostellata*

光响应模型	处理	暗呼吸速率	光饱和点	光补偿点	最大净光合速率
指数模型	CK	0.03	0.42	0.43	0.05
	L ₁ W ₁	0.12	0.56	0.30	0.16
	L ₁ W ₂	0.09	0.29	0.36	0.05
	L ₂ W ₁	0.15	0.20	0.23	0.02
	L ₂ W ₂	0.04	0.35	0.17	0.004
	L ₃ W ₁	0.01	0.59	0.19	0.01
	L ₃ W ₂	0.60	0.02	0.80	0.02
直角双曲线模型	CK	0.13	0.96	3.46	0.65
	L ₁ W ₁	0.03	0.93	1.79	1.41
	L ₁ W ₂	0.07	0.96	3.68	0.56
	L ₂ W ₁	0.03	0.94	2.76	0.84
	L ₂ W ₂	0.14	0.95	6.55	0.52
	L ₃ W ₁	0.08	0.82	2.55	1.16
	L ₃ W ₂	0.28	0.99	19.34	0.17
非直角双曲线模型	CK	0.07	0.98	4.32	2.53
	L ₁ W ₁	0.12	0.98	2.40	4.08
	L ₁ W ₂	0.002	0.99	10.52	5.80
	L ₂ W ₁	0.12	0.98	4.70	4.02
	L ₂ W ₂	0.04	0.98	9.83	1.98
	L ₃ W ₁	0.04	0.87	1.63	1.54
	L ₃ W ₂	0.16	1.00	32.39	2.63
二次函数模型	CK	0.96	0.40	0.89	0.20
	L ₁ W ₁	0.61	0.59	0.24	0.19
	L ₁ W ₂	0.79	0.52	0.55	0.16
	L ₂ W ₁	0.52	0.59	0.07	0.18
	L ₂ W ₂	0.48	0.46	0.22	0.11
	L ₃ W ₁	0.45	0.02	0.11	0.29
	L ₃ W ₂	5.76	0.007	13.67	0.16
直角双曲线修正模型	CK	0.06	0.32	0.35	0.01
	L ₁ W ₁	0.67	0.14	0.23	0.19
	L ₁ W ₂	0.06	1.71	0.45	0.11
	L ₂ W ₁	0.21	0.03	0.29	0.07
	L ₂ W ₂	0.02	1.46	0.19	0.29
	L ₃ W ₁	0.01	1.45	0.26	0.34
	L ₃ W ₂	0.08	1.21	0.62	0.04

相对误差 = |拟合值 - 实测值| / 实测值。

3 讨 论

植物的净光合速率降低,其物质积累能力受到抑制,进而对植物叶片内其他生理过程如抗氧化酶活性、PSII 电子传递效率、叶绿素含量等产生影响,最终影响植物的生长(马怀宇等,2012;王强等,2014)。本研究表明,在所设定的光照范围内,各处理下景宁木兰幼苗 P_n 值均未出现下降趋势即景宁木兰没有发生光抑制现象。在低光量子通量时 ($PAR=400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),CK 处理 ($LCP=85.63$

$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 表现为阳生植物,而 L_3W_2 处理 ($LCP=15.16 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 表现为阴生植物,说明景宁木兰具有某种内在调节机制,增加光合器官对弱光和流动水复合处理的适应性,这与濒危植物崖柏 (*Thuja sutchuenensis*) 的研究结果相一致(刘建锋等,2011)。与 CK 相比,景宁木兰幼苗在 L_2W_2 条件下 P_n 增加了约 $0.29 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,表明在适度的遮阴及流动水处理下,有利于提高景宁木兰净光合速率,这与苹果 (*Malus pumila*) (马慧丽等,2014) 的研究结果相一致,在 L_3W_1 处理下,景宁木兰 P_n 值低于 CK 处理,说明深度遮阴与积水环境不利于景宁木兰幼苗进行光合作用,可能由于试验处理期间,景宁木兰受到长期遮阴及积水胁迫处理,光照过弱导致景宁木兰气孔导度降低,影响 Mg^{2+} 、N、P 元素的吸收与运输,抑制叶绿素的合成;叶肉细胞中 Rubisco 酶活性受损,从而影响景宁木兰光合作用的进行,进而阻碍其生长发育,具体作用机理还有待进一步研究。

在众多的拟合模型中,直角双曲线模型、非直角双曲线模型是光响应过程研究中应用较多的两种模型,但这两种模型曲线是不存在极值的渐近线,其适应性和拟合精度均受到一定的限制(韩刚等,2010,江浩等,2011)。利用上述两种模型对景宁木兰幼苗进行光响应拟合,无法直接得出 $P_{n\max}$,当光响应曲线在光抑制部分时,利用非线性最小二乘法进行估算的 $P_{n\max}$ 则大于实测值, LSP 拟合值小于实测值。在水稻 (*Oryza sativa*) (闫小红等,2013)、杜鹃红山茶 (*Camellia azalea*) (张方秋等,2015)、栎树 (*Koeleruteria paniculata*) (陈志成等,2012) 等乔灌木及农作物的研究中均得到类似结果,说明这两种模型拟合所得的 LSP 偏小、 $P_{n\max}$ 偏大是模型自身缺陷所致,不会因植物种类的不同而发生改变。指数模型方程均是不存在极值的模型表达式,所以只能拟合不存在 PSII 动力学下调的光合过程 (White *et al.*, 1999),而直角双曲线修正模型表达式与此相反,能够准确地拟合发生光抑制现象的光响应曲线。在杠柳 (*Periploca sepium*) (王荣荣等,2013)、达乌里胡枝子 (*Lespedeza davurica*) (吴爱姣等,2015) 中,直角双曲线修正模型是进行光响应过程拟合的最佳模型。而本研究中,在所设定的光照范围内,景宁木兰幼苗没有出现明显的光抑制现象,因此直角双曲线修正模型拟合精度低于指数模型。二次函数与直角双曲线修正模型相似,可以处理植物光抑制条件下的数

据,但存在光合参数 LCP 、 R_d 均为负值的问题,与叶子飘等(2007)研究结果相同。 LSP 和 LCP 是判断植物需光性的一对重要指标,代表植物叶片对强光和弱光的利用能力(韩刚等,2010)。指数模型所求得 L_2W_2 处理下,景宁木兰幼苗 LSP 为 $1615.15 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,符合喜阳植物的特性, LCP 为 $64.20 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,说明遮阴处理后景宁木兰幼苗叶片对光能利用范围变大。而 L_3W_2 下景宁木兰幼苗的 LCP 为 $3.003 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,这与遮荫处理下濒危植物珙桐(*Davidia involucre*)的表现一致(姜瑞芳,2016),进一步表明景宁木兰对弱光有一定的适应性。通常耐阴树种随着 PAR 的降低,其 P_{max} 呈现微弱下降趋势(王强等,2014),而景宁木兰光合能力较强,随着 PAR 的降低,其 P_{max} 呈大幅度下降,可见景宁木兰应该是阳性树种。其种群内,黄山松(*Pinus taiwanensis*)、阔叶箬竹(*Indocalamus latifolius*)等为优势种植物(余泽智等,2015),该物种生长明显处于劣势,其生长空间环境已不能满足阳性树种生长的需求,从而影响了景宁木兰生存与发展规律。本研究中,景宁木兰在深度遮阴与积水环境处理,叶片的光合速率受到抑制,但其对弱光和流动水环境具有一定的适应性,但该环境是否影响成年苗的开花结实、种子传播以及种群的更新复壮等,还有待于进一步研究。

为准确地对景宁木兰幼苗光合生理过程进行进一步的判断,在对5个模型定性分析和 R^2 分析的基础上,并根据光响应参数的相对误差(RE)进行定量分析,以此来确定不同光合参数求解的最佳模型,结果表明:直角双曲线修正模型对 LCP 的求解优于其他4种模型, R_d 的结果采用非直角双曲线模型较为合理,指数模型对 P_{max} 、 LSP 的求解精确度比其他各模型求解的精确度高。在山杏(*Armeniaca sibirica*)的研究发现,非直角双曲线模型对其光合参数 LCP 、 R_d 的拟合精度最高,直角双曲线修正模型对 LSP 和 P_{max} 的拟合较好(郎莹等,2011);直角双曲线修正模型对中华蚊母树(*Distylium chinense*)光合参数 LCP 、 LSP 、 P_{max} 的拟合效果最佳,非直角双曲线对 R_d 拟合效果最佳(刘泽彬等,2015)。说明不同植物利用不同光响应模型进行拟合时,其拟合效果不尽相同,光合参数的求解也不同,因此,在研究植物光合作用,选用光合模型时,应根据植物所处生境条件、植物种类等选择最佳拟合模型。

4 结 论

指数模型是不同光照与水分处理下景宁木兰光响应过程进行拟合的最佳模型,利用该模型可以更好地了解景宁木兰实际光合生理情况,为景宁木兰育种及其濒危机制研究奠定了基础。在所设定的光照范围内,各复合处理下景宁木兰幼苗均未出现光抑制现象。 L_2W_2 处理可促进景宁木兰幼苗净光合速率上升; L_3W_1 处理净光合速率最低,表明深度遮阴及积水环境抑制景宁木兰幼苗生长发育。

致 谢 实验过程中得到孟冬博士,郑钢老师,以及李军、王型力、范李节同学的帮助,在此表示感谢。

参考文献

- 陈卫英,陈真勇,罗辅燕,等. 2012. 光响应曲线的指数改进模型与常用模型比较. 植物生态学报, **36**(12): 1277-1285.
- 陈志成,王荣荣,王志伟,等. 2012. 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, **10**(3): 105-110.
- 段爱国,张建国,何彩云,等. 2010. 干热河谷主要植被恢复树种干季光合光响应生理参数. 林业科学, **46**(3): 68-73.
- 韩刚,赵忠. 2010. 不同土壤水分下4种沙生灌木的光合光响应特性. 生态学报, **30**(15): 4019-4026.
- 江浩,周国逸,黄钰辉,等. 2011. 南亚热带常绿阔叶林林冠不同部位藤本植物的光合生理特征及其对环境因子的适应. 植物生态学报, **35**(5): 567-576.
- 姜瑞芳. 2016. 珙桐幼苗生长与光合特性的主要影响因子(硕士学位论文). 北京: 北京林业大学.
- 郎莹,张光灿,张征坤,等. 2011. 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, **31**(16): 4499-4508.
- 刘建锋,杨文娟,江泽平,等. 2011. 遮荫对濒危植物崖柏光合作用和叶绿素荧光参数的影响. 生态学报, **31**(20): 5999-6004.
- 刘泽彬,程瑞梅,肖文发,等. 2015. 不同淹水时间下中华蚊母树光响应特征及其模型比较. 应用生态学报, **26**(4): 1083-1090.
- 马怀宇,吕德国,刘国成,等. 2012. 不同灌水方式对‘寒富’苹果叶片光合光能和抗氧化酶活性的影响. 生态学杂志, **31**(10): 2534-2540.
- 马慧丽,吕德国. 2014. 光照条件对‘寒富’苹果叶片结构和光合特性的影响. 应用生态学报, **25**(7): 1927-1932.
- 王强,金则新,郭水良,等. 2014. 濒危植物长叶榲桲的光合生理生态特性. 生态学报, **34**(22): 6460-6470.
- 王荣荣,夏江宝,杨吉华,等. 2013. 贝壳砂生境干旱胁迫下杠柳叶片光合光响应模型比较. 植物生态学报, **37**(2): 111-121.
- 吴爱姣,徐伟洲,郭亚力,等. 2015. 不同水肥条件下达乌里

- 胡枝子的光合-光响应曲线特征. 草地学报, **23**(4): 785-792.
- 夏江宝, 张光灿, 刘 刚, 等. 2007. 不同土壤水分条件下紫藤叶片生理参数的光响应. 应用生态学报, **18**(1): 30-34.
- 许大全. 2013. 光合作用学. 北京: 科学出版社.
- 闫小红, 尹建华, 段世华, 等. 2013. 四种水稻品种的光合光响应曲线及其模型拟合. 生态学杂志, **32**(3): 604-610.
- 叶子飘. 2010. 光合作用对光和 CO₂ 响应模型的研究进展. 植物生态学报, **34**(6): 727-740.
- 叶子飘, 于 强. 2007. 一个光合作用光响应新模型与传统模型的比较. 沈阳农业大学学报, **38**(6): 771-775.
- 叶子飘, 赵则海. 2009. 遮光对三叶鬼针草光合作用和叶绿素含量的影响. 生态学杂志, **28**(1): 19-22.
- 余泽智, 陈翔翔, 卢 璐, 等. 2015. 景宁玉兰种群分布与群落结构研究. 浙江林业科技, **35**(3): 47-52.
- 张方秋, 杨会肖, 徐 斌, 等. 2015. 杜鹃红山茶的光响应特性及其最适模型筛选. 生态环境学报, **24**(10): 1599-1603.
- 张利阳, 温国胜, 王圣杰, 等. 2011. 毛竹光响应模型适用性分析. 浙江农林大学学报, **28**(2): 187-193.
- Bassman JH, Zwier JC. 1991. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoides* clones. *Tree Physiology*, **8**: 145-159.
- Chen ZY, Peng ZS, Yang J, et al. 2011. A mathematical model for describing light-response curves in *Nicotiana tabacum* L. *Photosynthetica*, **49**: 467-471.
- Larocque GR. 2002. Coupling a detailed photosynthetic model with foliage distribution and light attenuation functions to compute daily gross photosynthesis in sugar maple (*Acer saccharum* Marsh.) stands. *Ecological Modelling*, **148**: 213-232.
- Lewis JD, Olszyk D, Tingey DT. 1999. Seasonal patterns of photosynthetic light response in Douglas-fir seedlings subjected to elevated atmospheric CO₂ and temperature. *Tree Physiology*, **19**: 243-252.
- Thornley JHM. 1976. Mathematical Models in Plant Physiology. London: Academic Press.
- White AJ, Critchley C. 1999. Rapid light curves: A new fluorescence method to assess the state of the photosynthetic apparatus. *Photosynthesis Research*, **59**: 63-72.
-
- 作者简介 俞 芹,女,1991 年生,硕士研究生,从事园林植物遗传育种研究。E-mail: 1247557909@qq.com
责任编辑 张 敏
-