

燕麦叶片光合速率、气孔导度对光强和 CO₂ 的响应与模拟

王建林

(青岛农业大学, 山东 青岛 266109)

摘要:为指导燕麦生产,并了解燕麦在陆地生态系统水-碳循环过程中的作用,用 LF6400 便携式光合测定仪,人工控制光强和 CO₂ 浓度,在锡林郭勒盟对燕麦叶片光合速率、气孔导度进行了研究,结果表明:燕麦叶片光合速率随光强的增强而增大,可以用米氏方程对其进行描述,在自然 CO₂ 浓度下,燕麦叶片的潜在最大光合速率为 18.63 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;在饱和光强下,光合速率随 CO₂ 浓度的增大而增大,也可以用米氏方程对其进行描述,CO₂ 浓度 时,潜在最大光合速率达到 110.28 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;气孔导度随光强的增强而增大,随 CO₂ 浓度的增大而减小;气孔限制值随光强的增强而增大,气孔限制值随 CO₂ 浓度的增大迅速增大,而 $[\text{CO}_2] > 200 \mu\text{mol}/\text{mol}$ 时,气孔限制值基本保持恒定。

关键词:燕麦;光合作用;气孔导度;光强;CO₂ 浓度

中图分类号:S512.601 **文献标识码:**A **文章编号:**1000-7091(2009)03-0134-04

Response of Photosynthetic Rate and Stomatal Conductance of Oat to Light Intensity and CO₂ Concentration and Its Modeling

WANG Jian-lin

(Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China)

Abstract: The response of photosynthetic rate and stomatal conductance of oat to light intensity and CO₂ concentration was studied using LF6400 in Inter Mongol China. Generally, photosynthetic rate increased with light intensity (PPFD), which could be expressed by Michaelis-Menten function. The maximum photosynthetic rate ($P_{\max,i}$) was 18.63 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ under natural CO₂ concentration. The photosynthetic rate increased with CO₂ concentration, which could be expressed by Michaelis-Menten function too. The maximum photosynthetic rate ($P_{\max,c}$) was 110.28 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ under saturated light intensity (PPFD) while $[\text{CO}_2]$. The response of stomatal conductance to light intensity could be expressed by Michaelis-Menten function too, because stomatal conductance increased with light intensity (PPFD), but the stomatal conductance will decrease with increase of CO₂ concentration. The stomata limitation increased with light intensity (PPFD) and CO₂ concentration, but when $[\text{CO}_2] > 200 \mu\text{mol}/\text{mol}$, stomata limitation kept constant.

Key words: Oat; Photosynthetic rate; Stomatal conductance; Light intensity; CO₂ concentration

植物的光合作用是生态系统生产力形成与演化的基础,也是全球碳循环及其他物质循环的最重要环节^[1]。气孔是水汽和 CO₂ 进出的门户,是连接生态系统碳循环和水循环的结合点。因此,模拟植物的光合作用和气孔导度是研究陆地生态系统与气候间相互作用关系的基础^[2]。光是植物光合作用的能量来源,CO₂ 是植物光合作用的物质来源,又是 C₃ 植物光合作用的主要限制因子^[3],因此,人们对植物

(尤其 C₃ 植物)的光合作用能否适应未来大气高 CO₂ 浓度十分关注^[4]。为此,研究植物光合作用、气孔导度对光强和 CO₂ 的响应特征对研究生态系统碳循环和水循环尤为重要。

燕麦俗称莜麦,是我国主要的粮饲兼用作物,由于具有耐旱、耐瘠薄的特点,广泛分布于西北、华北及东北等生态薄弱地区。在世界 8 大粮食作物中,燕麦总产量居第 5 位,并且燕麦的蛋白质、脂肪、维

收稿日期:2009-02-28

基金项目:国家自然科学基金(30871485);山东省中青年科学家奖励基金(2005BSB01177)

作者简介:王建林(1976-),男,河北唐山人,副教授,博士,硕士生导师,主要从事植物生理生态方面研究。

生素、矿物元素、纤维素等五大营养指标均居首位^[5],燕麦作为一种营养价值极高的特色作物正在被全世界接受。但由于长期以来燕麦种植粗放、生长条件恶劣等因素的影响,使得燕麦的产量一直不高。由于植物干物质的90%~95%来自光合作用,因此燕麦叶片光合作用的强弱直接决定产量的高低,但目前有关燕麦光合作用、气孔导度的研究报道较少^[6,7]。鉴于此,本研究在我国最大的燕麦生产省区——内蒙古,以当地主栽的燕麦品种为对象阐述了光合作用和气孔导度对光和CO₂的响应特征,为指导燕麦生产、增加产量提供一定的理论依据,同时也有助于了解燕麦在陆地生态系统水-碳循环过程中的作用。

1 材料和方法

1.1 试验区概况

野外试验地点位于内蒙古自治区锡林郭勒盟的内蒙古典型草原生态系统野外观测站(43°53'N, 117°27'E,海拔1 189 m)。该地属大陆性温带半干旱草原气候,年平均气温为-1.1~0.2℃,年降雨为182~645 mm,多年平均为313 mm,90%的降水集中于5-9月份。植被类型为温带半干旱典型草原。土壤类型为暗栗钙土,土层深度在1 m左右,腐殖层厚20~30 cm。土壤粘粒平均为21%,砂粒为60%。燕麦种植期间不施肥不灌水,自然生长。

1.2 测定方法

在燕麦灌浆期(2004年7月30日至8月3日)用LF6400便携式光合测定仪(美国Li-cor公司生产)对旗叶的净光合速率和气孔导度以及相应的生态环境要素进行了测定。在光合速率和气孔导度对环境变量响应机制的测定过程中,光合测定仪的流速设定为500 μmol/s,叶室温度为25℃,在光量子通量密度(PPFD)为1 800,1 500,1 200,1 000,800,500,300,100,50,20,0 μmol/(m²·s)等11个水平下测定其对光强的响应,CO₂为大气自然浓度((360±1) μmol/mol);在参比室CO₂浓度为0,50,100,200,400,600,800,1 000 μmol/mol等8个水平下测定其对CO₂浓度的响应,期间光强控制为1 400 μmol/(m²·s)。在测定期间的田间气温为(22.4±2.7)℃,叶室控制温度为(25.0±0.4)℃,叶室相对湿度为(36.3±7.7%)。

1.3 数据处理

野外试验所得的数据采用Microsoft office excel 2003软件进行统计分析和绘图,并利用SPSS 13.0进行回归分析和显著性分析。

2 结果与分析

2.1 叶片光合速率对光强和CO₂浓度的响应

2.1.1 光合速率对光强的响应 图1为光合速率与光强的关系。从图1可以看出,在一定光强范围内,光合速率随着光强的增强而增大,当光强超过一定范围后,这种增大的趋势逐渐减弱。采用Michaelis-Menten方程^[8]可以很好地模拟光合速率P_n(μmol/(m²·s))对光强(PPFD, μmol/(m²·s))的响应特征(R²=0.9967)。

$$P_n = \frac{\alpha \cdot PPFD \cdot P_{max,i}}{PPFD + P_{max,i}} - R_d \quad (1)$$

式中 α为表征光合作用最大光能转化率的表观量子效率,拟合结果为0.098 3 μmol/μmol, P_{max,i}为光合速率对光强响应的表观最大光合速率,拟合结果为18.63 μmol/(m²·s), R_d为暗呼吸速率,拟合结果为2.36 μmol/(m²·s)(图1)。

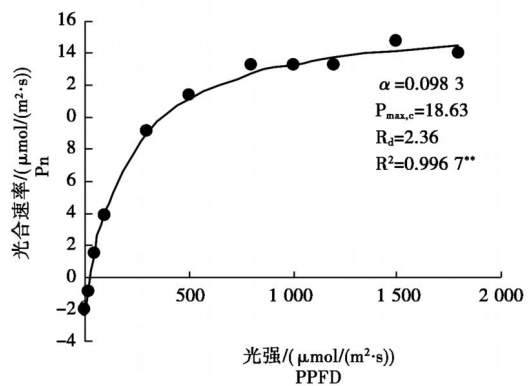


图1 燕麦旗叶光合速率对光强的响应

Fig.1 Response of lag leaf photosynthetic rate in oat to PPFD

2.1.2 光合速率对叶面CO₂浓度的响应 图2表示了光合速率与叶面CO₂浓度的关系。从图2可以看出,光合速率都随着CO₂浓度的提高而增大,但CO₂浓度的升高,这种增大的趋势会逐渐减弱。由于CO₂是光合作用的底物,所以光合作用对CO₂浓度的响应也遵循Michaelis-Menten模型的形式,净光合速率P_n(μmol/(m²·s))对叶面CO₂浓度C_s(μmol/mol)的响应可以用Michaelis-Menten方程模拟^[8],模拟效果达到极显著水平(R²=0.998 8):

$$P_n = \frac{C_s P_{max,c}}{C_s + P_{max,c}} - R_l \quad (2)$$

式中 α是表观最大羧化效率,拟合结果为0.093 9 mol/(m²·s), P_{max,c}是CO₂达到饱和时的表观最大光合作用速率,拟合结果为110.28 μmol/(m²·s), R_l为光呼吸速率,拟合结果为4.64 μmol/(m²·s)(图2)。

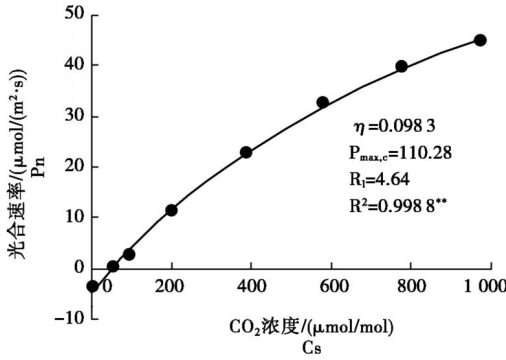


图2 燕麦旗叶光合速率对 CO₂ 浓度的响应

Fig. 2 Response of oat leaf photosynthetic rate in oat to CO₂ concentration

2.2 叶片气孔导度对光强和 CO₂ 浓度的响应

2.2.1 气孔导度对光强的响应 图3为气孔导度与光强的关系。从图3可以看出,气孔导度随着光强的增强而增大,但光强达到一定强度以后,这种增大的趋势会逐渐减弱。虽然关于植物气孔导度对光环境的响应函数迄今有很多报道^[9,10],但由于气孔的开闭与光合作用的光反应一致,故一般采用光合作用速率-光响应的双曲线形式来表述气孔导度 g_{sw} (mol/(m²·s)) 对光强的响应特征(式3)。

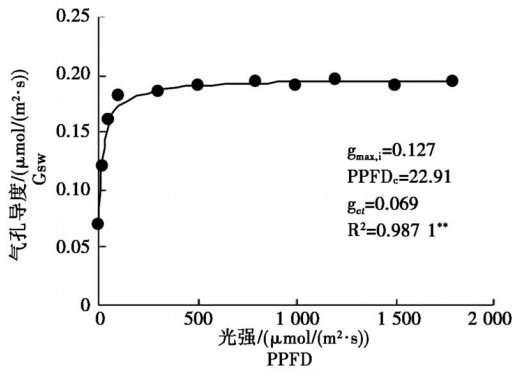


图3 燕麦叶片气孔导度对光强的响应

Fig. 3 Response of leaf stomatal conductance in oat to PPFD

$$g_{sw} = g_{max,i} \frac{PPFD/PPFD_c}{1 + PPFD/PPFD_c} + g_{ct} \quad (3)$$

式中 $g_{max,i}$ 为气孔导度对光强响应的潜在最大气孔导度,拟合结果为 0.127 mol/(m²·s), $PPFD_c$ 为气孔导度达到最大气孔导度 1/2 时的 PPFD,拟合结果为 22.91 μmol/(m²·s), g_{ct} 为角质层导度,拟合结果为 0.069 mol/(m²·s),拟合方程的决定系数达到了极显著水平 ($R^2 = 0.9871^{**}$)。

2.2.2 气孔导度对叶面 CO₂ 浓度的响应 图4表示了气孔导度与 CO₂ 浓度的关系,从图4可以看出,气孔导度随着 CO₂ 浓度的提高而减小。虽然有关气孔对大气 CO₂ 浓度或胞间 CO₂ 浓度的响应早有许多报道^[11,12]。Jarvis^[13]曾提出分段函数形势的关系式来表示大气 CO₂ 浓度 C_a 与气孔导度的关系,但对于

不同的植物和生长条件,分段函数的自变量 C_a 的取值范围不确定,所以该关系式在实践中并不便于使用。在本研究中采用王建林等^[14]提出的双曲线方程来表述气孔导度对叶面 CO₂ 浓度的响应特征(式4)。

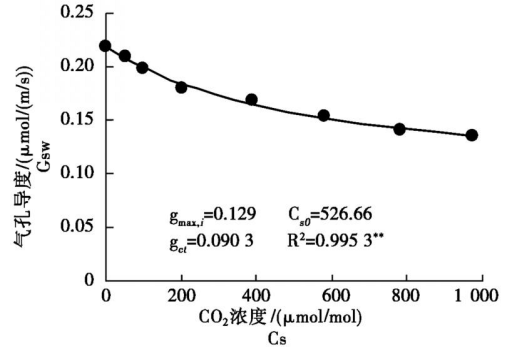


图4 燕麦叶片气孔导度对 CO₂ 浓度的响应

Fig. 4 Response of leaf stomatal conductance in oat to CO₂ concentration

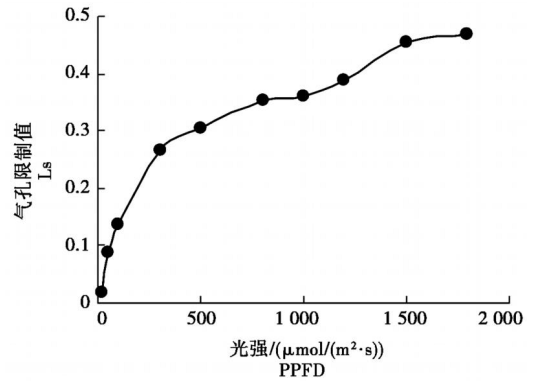


图5 燕麦叶片气孔限制值对光强的响应

Fig. 5 Response of stomata limitation in oat to PPFD

$$g_{sw} = \frac{g_{max,c}}{1 + C_s/C_{s0}} + g_{ct} \quad (4)$$

式中 $g_{max,c}$ 为气孔导度对 CO₂ 浓度响应的潜在最大气孔导度,拟合结果为 0.129 mol/(m²·s), C_{s0} 为实验常数,拟合结果为 526.66 μmol/mol, g_{ct} 为角质层导度,拟合结果为 0.0903 mol/(m²·s),拟合方程的决定系数达到了极显著水平 ($R^2 = 0.9953^{**}$)。

2.3 气孔限制值随光强和 CO₂ 浓度的变化

由于气孔随环境变化反应敏感,因此环境的变化常常导致气孔对气体交换的限制。本研究中采用 Berry 和 Downton^[15]方法计算气孔限制值 (L_s) :

$$L_s = (C_s - C_i) / (C_s - C_i) - 1 - C_i/C_s \quad (5)$$

式中 C_i 、 C_s 和 分别为细胞间隙 CO₂ 浓度、叶面 CO₂ 浓度及 CO₂ 补偿点。图5、图6分别表示了气孔限制值随 PPFD 和 CO₂ 浓度的变化情况。可以看出,随着 PPFD 的增强,叶片光合速率也逐渐增大,而光合速率的增大必然造成细胞间隙 CO₂ 的大量消耗, C_i 降低,气孔限制值增大;随着叶面 CO₂ 浓

度的增大,气孔限制值的变化明显分成两个阶段:在 $[CO_2] < 200 \mu mol/mol$ 时,气孔限制值随 CO_2 浓度的增大迅速增大,而 $[CO_2] > 200 \mu mol/mol$ 时,气孔限制值基本保持恒定。

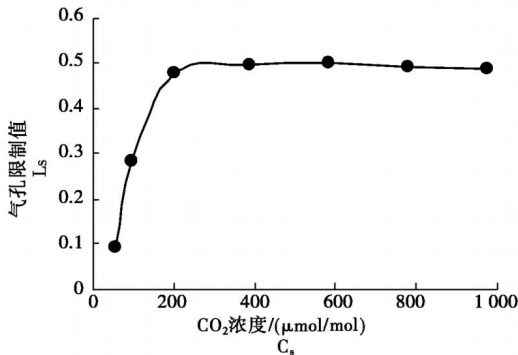


图6 燕麦叶片气孔限制值对CO₂浓度的响应

Fig.6 Response of stomata limitation
in oat to CO₂ concentration

3 结论与讨论

对内蒙古草原上种植的燕麦叶片光合特性进行了研究,结果表明:燕麦叶片光合速率随光强的增强而增大,可以用米氏方程对其进行描述,在自然 CO_2 浓度下,燕麦叶片的潜在最大光合速率为 $18.63 \mu mol/(m^2 \cdot s)$;在饱和光强下,光合速率随 CO_2 浓度的增大而增大,也可以用米氏方程对其进行描述, CO_2 浓度 时,潜在最大光合速率达到 $110.28 \mu mol/(m^2 \cdot s)$;气孔导度随光强的增强而增大,随 CO_2 浓度的增大而减小;气孔限制值随光强的增强而增大,气孔限制值随 CO_2 浓度的增大迅速增大,而 $[CO_2] > 200 \mu mol/mol$ 时,气孔限制值基本保持恒定。从气孔限制值随环境的变化情况看,光合速率随光强和 CO_2 浓度的增大都会引起气孔内外 CO_2 浓度比值的变化。

本研究通过人工控制光量子通量密度和 CO_2 浓度,基于气体交换对叶片光合作用和气孔导度进行了研究。对于试验数据采用米氏方程进行模拟。由于米氏方程是不考虑过量胁迫与伤害提出的,因此,在本研究中也未能考虑光抑制以及 CO_2 伤害的情况。从以上分析表明,米氏方程能很好地模拟作物叶片光合作用对光量子通量密度、 CO_2 浓度以及气孔导度对光量子通量密度的响应特征。但从图2可以发现,用米氏方程模拟得到的潜在最大光合速率很高,这主要是由于米氏方程是反应底物与反应速率的关系,未考虑过量胁迫与伤害以及现实中无法达到的底物浓度要求。即在现实中 CO_2 浓度不能趋近无穷大,因此潜在最大光合速率只在数学上成立,并不代表该种作物可以达到的最大值。从本研究所

设定的光量子通量密度和 CO_2 浓度的变化范围看,光量子通量密度为 $0 \sim 1800 \mu mol/(m^2 \cdot s)$, CO_2 浓度在 $0 \sim 1000 \mu mol/mol$,具有较大的跨度,基本可以包括现实中所能达到的光量子通量密度和 CO_2 浓度范围。因此认为该试验结果在客观条件允许的范围内是适用的。但本研究是在人工控制条件下基于气体交换对叶片进行短期胁迫下进行的,因此对于该试验的结果是否适用于大气 CO_2 浓度升高引起的全球变化条件下作物的反应尚不能确定,有待进一步深入研究。

参考文献:

[1] 于强,谢贤群,孙菽芬,等.植物光合生产力与冠层蒸散模拟研究进展[J].生态学报,1999,19(5):744-753.

[2] Baldocchi D D. The carbon cycle under stress [J]. Nature, 2005, 437:483-484.

[3] 彭长连.水稻光合作用对加富 CO_2 的响应[J].植物生理学报,1998,24(3):272-278.

[4] 韦彩妙,孔国辉,林植芳,等.提高 CO_2 浓度对两种亚热带树苗叶片水分状况的影响[J].应用生态学报,1997,8(1):12-16.

[5] 杨克理,田长叶.燕麦优质高产栽培技术与综合开发利用问答[M].北京:中国农业出版社,2000.

[6] 董祥开,衣莹,刘恩财,等.氮素对燕麦冠层结构及光合特性的影响[J].华北农学报,2008,23(3):133-137.

[7] 金路路,齐华,衣莹,等. CO_2 浓度增加对燕麦光合特性的影响[J].杂粮作物,2007,27(1):33-36.

[8] Thornley J H M. 植物生理的数学模型[M].北京:科学出版社,1983:107-129.

[9] Yu G R, Nakayama K, Matsuoka N, et al. A combination model for estimating stomatal conductance of maize (*Zea mays* L.) leaves over a long term [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 1998, 92:9-28.

[10] Seen D L, Chehbouni A, Njoku E, et al. An approach to couple vegetation functioning and soil-vegetation-atmosphere transfer models for semiarid grasslands during the HAPEX-Sahel experiment [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 1997, 83:49-74.

[11] Raschke K. Temperature dependence of CO_2 assimilation and stomatal aperture interruptions in leaf sections of *Zea Mays* [J]. Planta, 1970, 91:336-363.

[12] Zeiger E. The biology of stomatal guard cells [J]. Annual Review of Plant Physiology, 1983, 34:411-475.

[13] Jarvis P J. The interpretation of the variations in water potential and stomatal conductance found in canopies in the field [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, 1976, 273:593-610.

[14] 王建林,于贵瑞,王伯伦,等.北方粳稻光合速率、气孔导度对光强和 CO_2 浓度的响应[J].植物生态学报,2005,29(1):16-25.

[15] Berry J A, Downton W J S. Environmental regulation of photosynthesis [C]// Govindjee. Photosynthesis, Vol. . New York:Academic Press, 1982:263-343.