

DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2023.03.010

# 不同降雨时间格局下喀斯特垂直异质生境中 桢楠幼苗光响应曲线的拟合及分析

刘俊婷, 罗杰, 李若溪, 王佳敏, 刘锦春

西南大学 生命科学学院/三峡库区生态环境教育部重点实验室/重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 重庆 400715

**摘要:** 喀斯特地区的垂直异质生境影响着植物的光合作用。以桢楠(*Phoebe zhennan*)幼苗为研究对象, 探讨了不同降雨时间格局下喀斯特垂直异质生境对桢楠幼苗光响应曲线的影响。结果表明: ① 直角双曲线修正模型最适用于拟合不同降雨时间格局下喀斯特垂直异质生境中桢楠幼苗的光响应曲线, 拟合精度高, 且能准确反映出光抑制现象; ② 垂直异质生境显著影响桢楠幼苗的最大净光合速率和表观量子效率。相同降雨时间间隔下, 半石半土生境中的桢楠幼苗表现出最高的光合潜能, 反映出岩溶裂隙层具有一定的生境功能。垂直异质生境间桢楠幼苗的光补偿点和暗呼吸速率差异无统计学意义。③ 降雨时间格局的延长对桢楠幼苗的光合潜能及弱光利用能力差异无统计学意义, 降雨时间格局和垂直异质生境的交互作用不影响桢楠幼苗的光响应参数。

**关键词:** 桢楠; 石灰岩; 岩溶裂隙; 光响应; 光合潜能

**中图分类号:** Q948 **文献标志码:** A

**文章编号:** 1673-9868(2023)03-0122-09

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



## Fitting and Analysis of Light Response Curve of *Phoebe zhennan* Seedlings in Karst Vertical Heterogeneous Habitats Under Different Rainfall Time Patterns

LIU Juntong, LUO Jie, LI Ruoxi, WANG Jiamin, LIU Jinchun

School of Life Sciences, Southwest University/Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education)/Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region, Chongqing 400715, China

**Abstract:** Vertical heterogeneity of habitats in karst areas affects plant photosynthesis. The effects of karst vertical heterogeneous habitats on the photosynthesis of *P. zhennan* seedlings under different rainfall time patterns were discussed in this study. The results showed that: ① MRH model was the most suitable for fitting the light response curves of *P. zhennan* seedlings, with high fitting accuracy and could accurately

收稿日期: 2021-07-27

基金项目: 国家自然科学基金项目(31500399); 中央高校基础业务费基金项目(XDJK2020B037).

作者简介: 刘俊婷, 硕士研究生, 主要从事喀斯特地区的植被恢复与重建等研究.

通信作者: 刘锦春, 博士, 教授.

reflect the photoinhibition phenomenon. ② Vertical heterogeneity significantly affected the maximum net photosynthetic rate and apparent quantum efficiency of *P. zhennan* seedlings. Under the same rainfall time interval, *P. zhennan* seedlings in  $S_{1/2}$  showed the highest photosynthetic potential, reflecting that the karst fissure layer has a certain habitat function. There was no significant differences in light compensation point and dark respiration rate between vertical heterogeneous habitats. ③ The extension of rainfall time pattern had no significant effect on the photosynthetic potential and weak light utilization ability of *P. zhennan* seedlings. The interaction of rainfall time pattern and vertical habitat did not affect the light response parameters of *P. zhennan* seedlings.

**Key words:** *Phoebe zhennan*; limestone; karst fissure; light response; photosynthetic potential

喀斯特(岩溶)地区是全球最主要的生态脆弱带之一,占据了约12%的世界陆地总面积<sup>[1-2]</sup>. 喀斯特地区土壤资源极其匮乏,稀少的土壤与裸露的基岩镶嵌而布<sup>[3-4]</sup>. 西南喀斯特地区降雨酸度大,以碳酸盐为主要成分的成土母岩渗漏性强、不耐溶蚀<sup>[5]</sup>,使得岩体上存在着大量岩溶裂隙<sup>[6]</sup>,降雨后会导致表层土壤沿其流失. 因此,岩溶裂隙层厚度不同,裂隙土壤小生境中的水分、养分、氧气、空间等便也存在差异<sup>[7]</sup>,使其在垂直方向表现出异质性<sup>[8]</sup>. 在全球气候变化的背景下,西南喀斯特地区呈现出降雨总量不变、全年雨日明显减少的趋势<sup>[9]</sup>. 单次降雨强度增大,土壤易被冲散,水土流失更为严重,加剧了土壤小生境的垂直异质性,进一步影响着植物的生长.

植物光合光响应曲线揭示了净光合速率与光合有效辐射之间的对应关系. 通过光合光响应曲线获得的生理参数(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)<sup>[10-15]</sup>,能直接或间接反映出植物的生理生态学过程. 目前,最常用的3种光合光响应数学模型分别是直角双曲线模型<sup>[16]</sup>、非直角双曲线模型<sup>[17]</sup>和指数模型<sup>[18]</sup>,但通过这3种光响应模型求得的光饱和点低于实测值,而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<sup>[11-12]</sup>. 叶子飘等<sup>[12,19]</sup>提出了1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,但目前主要应用于农作物和草本植物的光合光响应的模拟,在木本植物方面应用较少<sup>[20]</sup>.

桫欏(*Phoebe zhennan*)为樟科楠属的常绿乔木,是珍贵的用材树种,在中国被称为“金丝楠木”,具有非常重要的经济价值<sup>[21-23]</sup>. 由于历年来对桫欏的滥砍滥伐,其原生林几乎被毁,且由于桫欏后期生长缓慢和遗传多样性较低等原因,导致现存资源有限且分布零散<sup>[24]</sup>. 研究表明桫欏喜湿耐荫,适宜在山腰山谷中生存. 我们在野外调查中发现,重庆市大足区及永川区的喀斯特环境中均存在长势良好的桫欏林,而当地有关部门也正在喀斯特地区尝试推广桫欏的种植. 因此,本研究以桫欏幼苗为研究对象,探讨不同降雨时间格局下,喀斯特垂直异质生境中桫欏幼苗的光合光响应曲线的拟合及光响应参数特征,以期为桫欏在喀斯特地区的种植及保护提供参考.

## 1 材料与方法

### 1.1 实验材料

供试植物为1年生桫欏幼苗,供试土壤与岩石分别为黄色石灰土与喀斯特石灰石,二者均取自具有典型喀斯特地貌的重庆沙坪坝区中梁山. 黄色石灰土的理化性质:pH值为 $7.4 \pm 0.14$ ,有机质 $0.34\% \pm 0.02\%$ ,全氮 $0.28 \pm 0.03$  g/kg,全磷 $0.39 \pm 0.02$  g/kg,全钾 $23.7 \pm 3.22$  g/kg,田间持水量 $39.80\% \pm 2.23\%$ .

### 1.2 实验方法

采用双因素随机区组实验,共设置垂直小生境和降雨时间格局两个处理. 垂直小生境处理分为无石全土( $S_0$ )、半石半土( $S_{1/2}$ )和多石少土( $S_{3/4}$ ). 为模拟这3种水平,自制容器以保证各生境总体积相同( $54\text{ cm} \times 39\text{ cm} \times 24\text{ cm}$ ).  $S_0$ 生境为全土; $S_{1/2}$ 生境上半部分设置土壤层,下半部分设置岩溶裂隙层;

$S_{3/4}$  生境上 1/4 为土壤层, 下 3/4 为岩溶裂隙层. 依据重庆市年平均最长连续无有效降水日数为 19 d<sup>[25]</sup>, 将降雨时间格局处理分为 2 d 降雨间隔( $I_{2d}$ )和 19 d 降雨间隔( $I_{19d}$ ). 为模拟这 2 种水平, 根据重庆市沙坪坝区日平均降雨量及容器底面积大小, 将  $I_{2d}$  的 4 个季度单次施水量分别设置为 600, 3 000, 2 900, 1 100 mL, 将  $I_{19d}$  设置为 4 000, 20 300, 19 500, 7 600 mL, 两种水平的总施水量相同. 实验在重庆市北碚区西南大学生态园实验基地(29°49'N, 106°25'E)大棚内进行, 海拔高度 249 m, 大棚顶部透明, 周围开放. 桉楠幼苗于 2019 年 7 月 15 日移栽, 8 月 14 日进行水分处理. 实验共设置 18 个重复.

### 1.3 光响应曲线测定

处理 1 年 8 个月后, 在每一处理中选取 3 株长势一致的幼苗, 于 2021 年 3 月 23—25 日使用 Li-6400 便携式光合仪(美国 Li-COR 公司)自上午 8:30 起测定其光响应曲线. 测定时采用内置红蓝光源(6400-02B Red Blue Light Source, Li-COR), 气体流速设置为 500  $\mu\text{mol/s}$ , 光合有效辐射(PAR, 以  $I$  表示)从高到低依次设置为 1 500, 1 200, 1 000, 800, 600, 400, 200, 150, 100, 50, 20, 0  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ , 选用自动测量模式进行测量, 每一设定值下停留 120~200 s. 每天测定一组重复中的 6 株, 每株选取上部受光方向一致、位置相近并且成熟健康的 1 片叶子进行测量.

### 1.4 光响应曲线拟合

分别选用直角双曲线模型(RHM)、非直角双曲线模型(NRHM)、直角双曲线修正模型(MRHM)和指数模型(EM)拟合桉楠幼苗的光响应曲线, 各模型的计算公式<sup>[16-18, 26]</sup>分别为

直角双曲线模型:

$$P_n = \frac{\alpha I P_{n\max}}{\alpha I + P_{n\max}} - R_d$$

非直角双曲线模型:

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

直角双曲线修正模型:

$$P_n = \alpha \frac{1 - \beta I}{1 + \gamma I} I - R_d$$

指数模型:

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

式中,  $P_n$  表示净光合速率,  $I$  表示光合有效辐射,  $\alpha$  表示初始量子效率,  $P_{n\max}$  表示最大净光合速率,  $R_d$  表示暗呼吸速率,  $\theta$  表示非直角双曲线模型中曲线的弯曲程度;  $\beta$ ,  $\gamma$  是直角双曲线修正模型中的 2 个修正系数,  $\beta$  表示光抑制项,  $\gamma$  表示光饱和项,  $e$  表示自然常数. 实验数据使用光合计算软件(4.1.1 版)处理, 用各模型拟合光响应曲线及最大净光合速率( $P_{n\max}$ )、光补偿点( $I_c$ )、暗呼吸速率( $R_d$ )这些光响应参数, 通过求算光合有效辐射  $I \leq 200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  下光响应曲线的直线拟合方程的斜率<sup>[27]</sup>, 得到表观量子效率(AQE, 以  $E_{AQ}$  表示).

为了对光响应曲线拟合模型的拟合效果进行定量的评估, 本研究引入了决定系数( $R^2$ )、均方根误差( $E_{RMS}$ )和平均绝对误差( $E_{MA}$ )来检验各模型的拟合优度<sup>[28-30]</sup>.  $R^2$  越接近 1,  $E_{RMS}$  和  $E_{MA}$  越小, 拟合精度越高. 使用光合计算软件(4.1.1 版)直接得出  $R^2$ , 使用如下计算公式得出  $E_{RMS}$  和  $E_{MA}$ :

$$E_{RMS} = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (Y_{o,i} - Y_{m,i})^2}$$

$$E_{MA} = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n |Y_{o,i} - Y_{m,i}|$$

式中,  $n$  表示实测值个数,  $Y_{o,i}$  表示净光合速率的实测值,  $Y_{m,i}$  表示净光合速率的模型拟合值.

### 1.5 数据处理

用拟合优度最高的模型拟合各处理中 3 个重复的光响应曲线, 分别计算其最大净光合速率、光补偿点、

暗呼吸速率及表观量子效率. 使用 SPSS 26.0 对相同降雨时间格局下不同小生境中桉楠幼苗的光响应参数进行单因素方差分析(One-Way ANOVA); 对相同小生境中不同降雨时间格局下桉楠幼苗的光响应参数进行  $t$  检验; 对不同降雨时间格局下不同小生境中桉楠幼苗的光响应参数进行双因素方差分析(Two-Way ANOVA), 用 Origin 2021 作图.

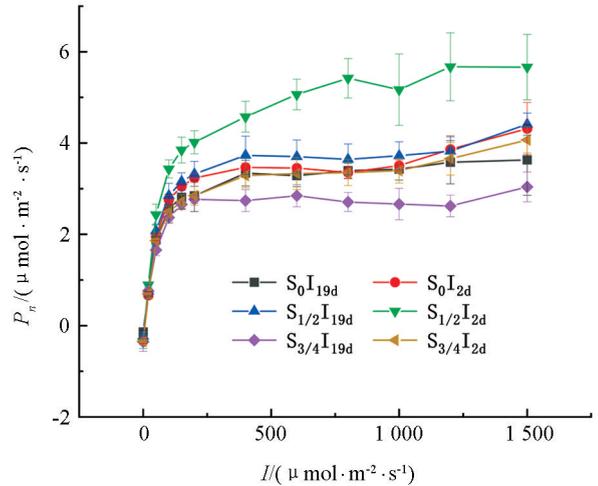
## 2 结果与分析

### 2.1 不同降雨时间格局下垂直异质生境中桉楠幼苗光响应过程

当光合有效辐射  $I \leq 600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时, 随  $I$  增加, 各处理下桉楠幼苗的净光合速率( $P_n$ ) 均不断升高, 当  $I$  达到约  $600 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  后, 低频降雨下多石少土( $S_{3/4}I_{19d}$ ) 这一处理中的桉楠幼苗开始出现光抑制现象, 其  $P_n$  随  $I$  的增加而降低, 其他各处理的  $P_n$  仍随  $I$  的增加而升高. 在相同光合有效辐射时, 高频降雨下半石半土( $S_{1/2}I_{2d}$ ) 这一处理中的桉楠幼苗的  $P_n$  最大, 低频降雨下多石少土( $S_{3/4}I_{19d}$ ) 这一处理中的桉楠幼苗的  $P_n$  最小, 其他 4 种处理( $S_0I_{19d}$ ,  $S_0I_{2d}$ ,  $S_{1/2}I_{19d}$ ,  $S_{3/4}I_{2d}$ ) 的  $P_n$  相差不大.  $S_0I_{2d}$ ,  $S_{1/2}I_{19d}$ ,  $S_{3/4}I_{19d}$ ,  $S_{3/4}I_{2d}$  在  $I > 1200 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时  $P_n$  还有所增加, 可能是在所设定的测量光有效辐射范围内尚没有光饱和现象出现(图 1).

### 2.2 光响应模型拟合优度评估

直角双曲线模型(RHM)、非直角双曲线模型(NRHM)、直角双曲线修正模型(MRHM)和指数模型(EM)对桉楠光响应过程的拟合结果见表 1 和图 2. 结果表明, 无论是哪种处理, 由 NRHM 拟合出的光响应曲线的  $R^2$  都是最大的,  $E_{\text{RMS}}$  和  $E_{\text{MA}}$  相对较小, 说明 NRHM 的拟合精度最高; MRHM, EM 的拟合精度也较高,  $R^2$  均在 0.87 以上, 多数  $E_{\text{RMS}}$  和  $E_{\text{MA}}$  略高于 NRHM; 相比于其他 3 种模型, RHM 的  $R^2$  最小, 其最大值只有 0.762 3,  $E_{\text{RMS}}$  和  $E_{\text{MA}}$  较大, 拟合精度较差(表 1).



$S_0$  表示无石全土生境,  $S_{1/2}$  表示半石半土生境,  $S_{3/4}$  表示多石少土生境;  $I_{2d}$  表示 2 d 降雨间隔,  $I_{19d}$  表示 19 d 降雨间隔.

图 1 不同降雨时间格局下垂直异质生境中桉楠幼苗光合速率光响应过程

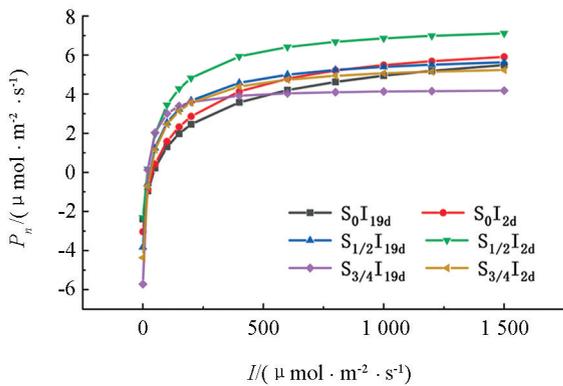
表 1 4 种光响应模型的拟合精度

处理	光响应模型	决定系数( $R^2$ )	均方根误差( $E_{\text{RMS}}$ )	平均绝对误差( $E_{\text{MA}}$ )
$S_0I_{19d}$	RHM	0.403 8	1.849 4	1.627 5
	NRHM	0.920 9	0.314 8	0.249 5
	MRHM	0.873 5	0.301 1	0.244 7
	EM	0.897 7	0.358 5	0.299 2
$S_0I_{2d}$	RHM	0.617 2	1.781 5	1.580 2
	NRHM	0.964 2	0.225 1	0.166 7
	MRHM	0.939 4	0.274 8	0.213 3
	EM	0.950 5	0.262 8	0.196 4
$S_{1/2}I_{19d}$	RHM	0.653 3	1.694 3	1.425 0
	NRHM	0.974 4	0.192 4	0.145 6
	MRHM	0.967 7	0.213 6	0.184 3
	EM	0.963 1	0.237 2	0.168 7

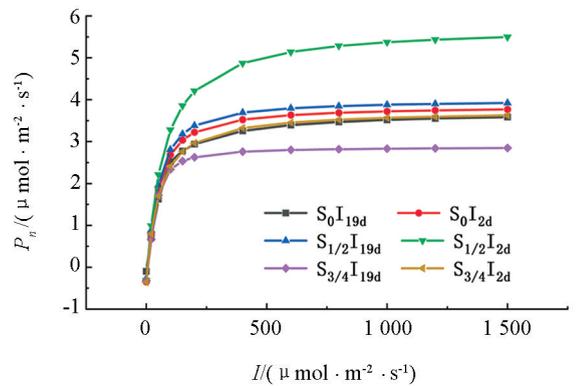
续表 1

处理	光响应模型	决定系数( $R^2$ )	均方根误差( $E_{RMS}$ )	平均绝对误差( $E_{MA}$ )
$S_{1/2} I_{2d}$	RHM	0.762 3	1.382 1	1.083 6
	NRHM	0.980 5	0.249 1	0.194 6
	MRHM	0.978 1	0.270 4	0.213 2
	EM	0.958 6	0.376 2	0.322 8
$S_{3/4} I_{19d}$	RHM	0.538 8	1.868 3	1.375 0
	NRHM	0.966 6	0.159 4	0.124 6
	MRHM	0.958 4	0.180 8	0.151 1
	EM	0.965 4	0.164 0	0.125 2
$S_{3/4} I_{2d}$	RHM	0.626 1	1.760 7	1.451 6
	NRHM	0.972 5	0.184 8	0.145 0
	MRHM	0.960 0	0.205 9	0.141 7
	EM	0.947 5	0.259 3	0.203 7

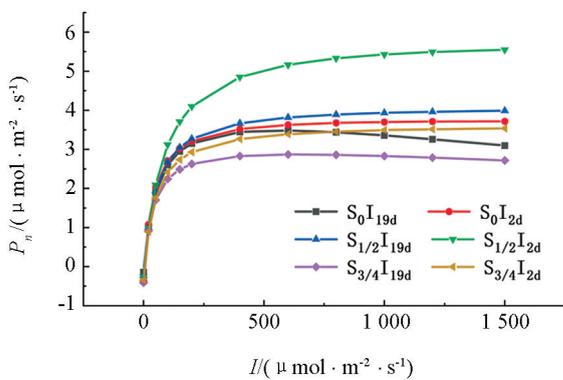
注: RHM 代表直角双曲线模型, NRHM 代表非直角双曲线模型, MRHM 代表直角双曲线修正模型, EM 代表指数模型。



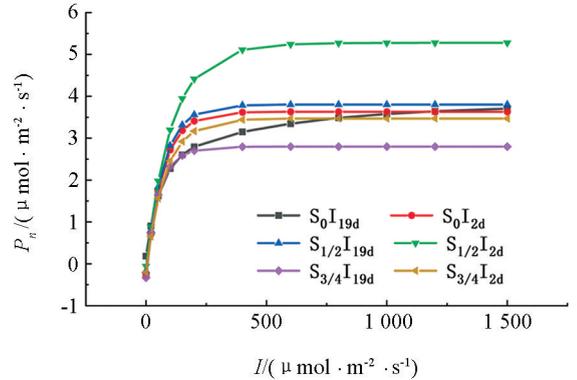
(a) 直角双曲线模型(RHM)



(b) 非直角双曲线模型(NRHM)



(c) 直角双曲线修正模型(MRHM)



(d) 指数模型(EM)

$S_0$  表示无石全土生境,  $S_{1/2}$  表示半石半土生境,  $S_{3/4}$  表示多石少土生境;  $I_{2d}$  表示 2 d 降雨间隔,  $I_{19d}$  表示 19 d 降雨间隔。

图 2 不同光响应模型对桉楠光合速率光响应曲线的模拟

然而, 在评估各光响应模型的拟合优度时, 不能仅仅考虑其拟合精度, 还要比较其拟合效果。由图 2 可知, 由实测值绘得的光响应曲线并非一直呈现上升趋势, 在光合有效辐射达到一定程度后, 净光合速率开始随着光合有效辐射的增加而下降, 即表现出光抑制现象。但 RHM, NRHM, EM 3 种模型在达到光饱

和之后的拟合点均高于实测值,拟合曲线无限上升,无法拟合出光抑制现象,只有MRHM具有最高的拟合优度.

### 2.3 光响应曲线特征参数比较

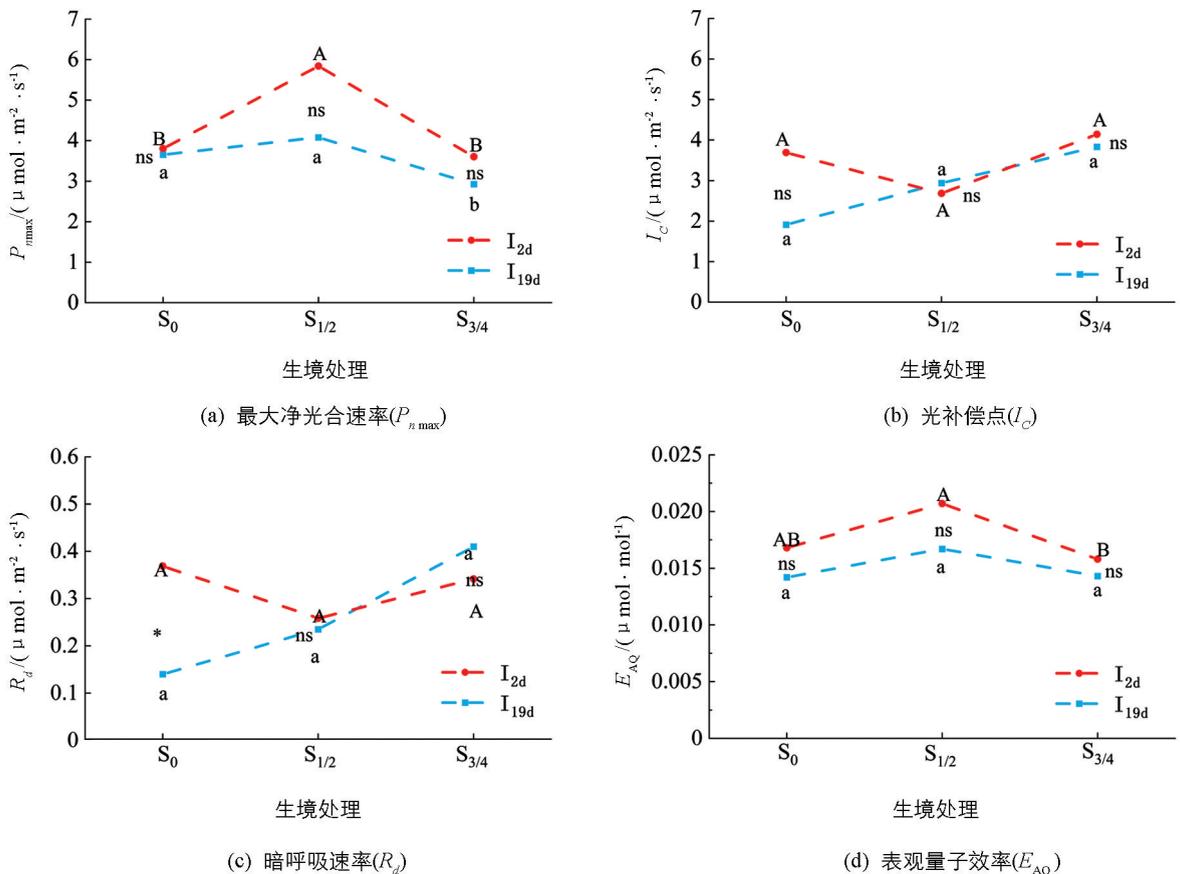
因直角双曲线修正模型(MRHM)拟合优度最佳,故使用其来分析拟合降雨时间格局下喀斯特垂直异质生境中桉楠幼苗的光响应曲线,得出各处理的光响应参数并作统计学检验分析.

#### 2.3.1 最大净光合速率( $P_{nmax}$ )

多重比较结果表明,在 $I_{2d}$ 降雨处理下, $S_{1/2}$ 与 $S_0$ 和 $S_{3/4}$ 的 $P_{nmax}$ 差异均具有统计学意义( $p < 0.05$ ),具体表现为 $S_{1/2} > S_0 > S_{3/4}$ .在 $I_{19d}$ 降雨处理下, $S_{3/4}$ 与 $S_0$ 和 $S_{1/2}$ 差异具有统计学意义( $p < 0.05$ ),具体表现为 $S_{1/2} > S_0 > S_{3/4}$ (图3a).

$t$ 检验结果表明,无论是在哪种小生境中, $I_{2d}$ 降雨处理与 $I_{19d}$ 降雨处理下桉楠幼苗的 $P_{nmax}$ 差异均无统计学意义(图3a).

双因素方差分析结果表明,降雨时间格局和垂直异质生境对桉楠幼苗 $P_{nmax}$ 无交互作用( $p > 0.05$ )(表2).



大写字母不同表示 $I_{2d}$ 降雨处理下垂直异质生境间的差异有统计学意义( $p < 0.05$ ),小写字母不同表示 $I_{19d}$ 降雨处理下垂直异质生境间的差异有统计学意义( $p < 0.05$ );\*表示相同小生境中不同降雨时间间隔的差异有统计学意义( $p < 0.05$ ),ns表示相同小生境中不同降雨时间间隔的差异无统计学意义( $p > 0.05$ ).

图3 不同降雨时间格局下垂直异质生境对桉楠幼苗光响应曲线特征参数值的影响(MRHM)

#### 2.3.2 光补偿点( $I_C$ )及暗呼吸速率( $R_d$ )

单因素方差分析结果表明,无论是在 $I_{2d}$ 降雨还是在 $I_{19d}$ 降雨处理下,不同小生境之间桉楠幼苗的 $I_C$ 和 $R_d$ 差异均无统计学意义(图3b,3c).

$t$ 检验结果表明,无论是在哪种小生境中, $I_{2d}$ 降雨与 $I_{19d}$ 降雨处理下桉楠幼苗的 $I_C$ 差异无统计学意义.在 $S_0$ 小生境中, $I_{2d}$ 降雨处理与 $I_{19d}$ 降雨处理下桉楠幼苗的 $R_d$ 差异具有统计学意义,具体表现为 $I_{2d} > I_{19d}$ ,在

$S_{1/2}$  与  $S_{3/4}$  小生境中差异无统计学意义(图 3b, 3c).

双因素方差分析结果表明, 降雨时间格局和垂直异质生境对桉楠幼苗  $I_C$  及  $R_d$  无交互作用(表 2).

### 2.3.3 表观量子效率 ( $E_{AQ}$ )

单因素方差分析结果表明, 在  $I_{2d}$  降雨处理下,  $S_{1/2}$  小生境与  $S_{3/4}$  小生境中桉楠幼苗的  $E_{AQ}$  差异有统计学意义( $p < 0.05$ );  $S_0$  与  $S_{1/2}$  之间,  $S_0$  与  $S_{3/4}$  之间差异无统计学意义, 具体表现为  $S_{1/2} > S_0 > S_{3/4}$ . 在  $I_{19d}$  降雨处理下, 不同小生境之间桉楠幼苗  $E_{AQ}$  差异无统计学意义(图 3d).

$t$  检验结果表明, 无论是在哪种小生境中,  $I_{2d}$  降雨处理与  $I_{19d}$  降雨处理下桉楠幼苗  $E_{AQ}$  差异均无统计学意义(图 3d).

双因素方差分析结果表明, 降雨时间格局和垂直异质生境对桉楠幼苗  $E_{AQ}$  无交互作用(表 2).

表 2 桉楠光响应参数的双因素方差分析 ( $F$  值)

光响应参数	降雨	生境	降雨 * 生境
最大净光合速率( $P_{nmax}$ )	9.496*	6.915*	2.096
光补偿点( $I_C$ )	0.787	0.507	0.785
暗呼吸速率( $R_d$ )	0.691	0.377	0.718
表观量子效率( $E_{AQ}$ )	6.370*	5.105*	1.064

注: \* 表示  $p < 0.05$ , 差异有统计学意义.

## 3 讨论

### 3.1 光响应曲线拟合模型的比较与评价

光合作用是植物生长发育的基础, 光响应曲线揭示了净光合速率与光合有效辐射之间的对应关系, 由其反映出的光响应参数是评价光合作用的重要指标. 数学模型被广泛应用于光响应曲线的拟合中, 不同模型的推导机理不同, 拟合结果也不同. 从精度上来看, NRHM 的  $R^2$  最大,  $E_{RMS}$  和  $E_{MA}$  相对较小, 拟合精度最高; MRHM, EM 次之; RHM 的精度最低,  $R^2$  最小,  $E_{RMS}$  和  $E_{MA}$  较大, 不适用于不同降雨时间格局下垂直异质生境中桉楠幼苗光响应曲线的拟合. 从拟合效果上看, RHM, NRHM, EM 在定义的范围均均是严格单调的, 没有最大值, 无法准确描述出高光合有效辐射下曲线实际的降低走势. 而 MRHM 通过引入光抑制项  $\beta$  和光饱和项  $\gamma$  解决了其他 3 种模型无法拟合光抑制过程的缺陷<sup>[31-33]</sup>, 拟合精度高, 由拟合曲线计算出的光响应参数值均非常合理. 由此可见, 直角双曲线修正模型(MRHM)是本研究中桉楠光响应曲线的最适拟合模型, 在部分  $C_3$  和  $C_4$  植物中也发现这一模型的拟合优度最佳<sup>[34]</sup>.

### 3.2 垂直异质生境对桉楠幼苗光响应参数的影响

植物扎根于土壤小生境, 从中吸收水分、养分供叶片进行光合作用, 所以不同土壤小生境大多在水分、矿质元素两因素的差异性上影响其植株的光合作用, 可概括为两个方面: 一是因土壤板结、岩溶裂隙增大入渗等原因导致土壤小生境中水分亏缺. 此状况下运输到叶片中的水分便也不充足, 引起气孔关闭, 进入叶片的  $CO_2$  减少, 而水和  $CO_2$  均为光合作用的原料. 叶片缺水时, 淀粉水解增强<sup>[35]</sup>, 糖类不断积聚, 光合产物的输出变得缓慢, 抑制了光合作用的速率; 同时叶片缺水, 叶绿体中电子传递速率降低, 与光合磷酸化解耦联, 影响同化力的形成<sup>[36]</sup>; 除此之外, 缺水也会影响叶片的生长, 光合面积扩展便也受到抑制, 叶片吸收光能减少, 这些都会导致光合速率的降低. 二是因土壤稀薄等原因导致土壤小生境中矿质营养亏缺. 例如, 土壤中氧气含量不充足时, 会阻碍根部的有氧呼吸, 而根部是吸收矿质元素的机制之一, 即主动吸收是借助根部细胞代谢提供的能量来进行的<sup>[35]</sup>. 根部的有氧呼吸被抑制, 吸收矿质元素的功能便也被抑制, 矿质元素的缺乏, 会在诸多方面对植物的光合作用产生影响. 比如 N, Mg 是叶绿素的组分, Mn, Zn, Cu 等元素是其合成过程中某些酶的活化剂<sup>[35]</sup>. 缺乏这些矿质元素时, 叶绿素合成受阻, 植物对光能的收集、传递、转换便受到抑制, 光合能力降低. 若严重缺氧, 根通过无氧呼吸产生的酒精等毒害物质还会导致植物烂根, 阻碍其发挥吸收、运输水分与养分的功能. 所以, 妨碍了根系的活动, 会间接对光合作用产生负

面影响. 上述结果均会导致植物光合速率的降低.

光补偿点、暗呼吸速率和表观量子效率均能反映植物对弱光的利用能力. 结果表明, 除  $I_{2d}$  降雨下,  $S_{3/4}$  小生境中桉楠幼苗的表观量子效率显著低于  $S_{1/2}$  小生境外, 垂直异质小生境对桉楠幼苗利用弱光的能力没有显著影响. 但所有处理中, 桉楠幼苗的表观量子效率均较小, 低于一般植物  $0.03 \leq E_{AQ} \leq 0.05$  的水平<sup>[37]</sup>, 说明桉楠幼苗在弱光下的光能利用效率相对较低.

### 3.3 不同降雨时间格局对桉楠幼苗光响应参数的影响

实验结果表明, 延长降雨时间间隔并没有显著影响桉楠幼苗的光合潜能和利用弱光的能力, 这可能是由于 2 种降雨格局下降雨总量相同而致. 仅在  $S_0$  小生境中, 不同降雨时间间隔下桉楠幼苗的暗呼吸速率差异有统计学意义, 具体表现为  $I_{2d} > I_{19d}$ , 说明随降雨时间间隔的延长, 全土生境中的桉楠幼苗利用弱光的能力增强, 但随着岩溶裂隙层的增厚, 其漏失水养的负面影响使这种差异在其他 2 种小生境中不复存在.

## 4 结论

不同数学模型对不同降雨时间格局下喀斯特垂直异质生境中桉楠幼苗净光合速率的光响应过程及参数的拟合存在一定差异, MRHM 更适用于拟合该生境中桉楠幼苗的光响应曲线, 不但与实测值相差很小, 而且可以准确地拟合出达到饱和和光合有效辐射之后的光抑制现象, 具有较高的拟合优度. 垂直异质生境显著影响桉楠幼苗的最大净光合速率, 反映出岩溶裂隙层具有一定的生境功能. 各生境中桉楠幼苗在不同降雨时间间隔下的光合潜力及弱光利用能力差异无统计学意义, 这表明桉楠能较好地适应生境水分亏缺, 可作为西南喀斯特地区石漠化山地植被恢复重点考虑的树种.

### 参考文献:

- [1] 陈洪松, 聂云鹏, 王克林. 岩溶山区水分时空异质性及植物适应机理研究进展 [J]. 生态学报, 2013, 33(2): 317-326.
- [2] 段启辉, 刘俊婷, 李素慧, 等. 重庆喀斯特地区适生植物种子大小分布及吸水特征 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2021, 43(7): 68-73.
- [3] 李阳兵, 侯建筠, 谢德体. 中国西南岩溶生态研究进展 [J]. 地理科学, 2002, 22(3): 365-370.
- [4] 李阳兵, 王世杰, 谭秋, 等. 喀斯特石漠化的研究现状与存在的问题 [J]. 地球与环境, 2006, 34(3): 9-14.
- [5] 罗旭玲, 王世杰, 白晓永, 等. 西南喀斯特地区石漠化时空演变过程分析 [J]. 生态学报, 2021, 41(2): 680-693.
- [6] JONES R J. Aspects of the Biological Weathering of Limestone Pavement [J]. Proceedings of the Geologists' Association, 1965, 76(4): 421-433.
- [7] 李周, 赵雅洁, 宋海燕, 等. 不同水分处理下喀斯特土层厚度异质性及对两种草本叶片解剖结构和光合特性的影响 [J]. 生态学报, 2018, 38(2): 721-732.
- [8] 张军以, 戴明宏, 王腊春, 等. 西南喀斯特石漠化治理植物选择与生态适应性 [J]. 地球与环境, 2015, 43(3): 269-278.
- [9] 冯新灵, 罗隆诚, 冯自立. 中国近 50 年降水变化趋势及突变的 Hurst 指数试验 [J]. 干旱区地理, 2009, 32(6): 859-866.
- [10] SANTOS JUNIOR U M, CARVALHO GONÇALVES J F, FEARNESIDE P M. Measuring the Impact of Flooding on Amazonian Trees: Photosynthetic Response Models for Ten Species Flooded by Hydroelectric Dams [J]. Trees, 2013, 27(1): 193-210.
- [11] 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.
- [12] 叶子飘, 于强. 一个光合作用光响应新模型与传统模型比较 [J]. 沈阳农业大学学报, 2007, 38(6): 771-775.
- [13] 许大全. 光合作用效率 [M]. 上海: 上海科学技术出版社, 2002.
- [14] 祝浩翔, 王朝英, 谢英赞, 等. 基质对桉楠幼苗生长及光合生理的影响 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2021, 43(5): 27-34.
- [15] 张静, 宋海燕, 赵雅洁, 等. AM 宿主植物金银花对喀斯特干湿交替的光合响应 [J]. 西南师范大学学报(自然科学版),

2018, 43(10): 43-49.

- [16] SOCIETY T R. The Kinetics of Photosynthesis [J]. Proceedings of the Royal Society of London, 1935, 149(868): 596-596.
- [17] THORNLEY J. Mathematical Models in Plant Physiology: A Quantitative Approach to Problems in Plant and Crop Physiology [J]. Mathematical Models in Plant Physiology, 1976(1): 307-311.
- [18] BASSMAN J H, ZWIER J C. Gas Exchange Characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoides* and *Populus trichocarpa* × *P. deltoides* Clones [J]. Tree Physiology, 1991, 8(2): 145-159.
- [19] 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.
- [20] 李佳, 刘济明, 文爱华, 等. 米槁幼苗光合作用及光响应曲线模拟对干旱胁迫的响应 [J]. 生态学报, 2019, 39(3): 913-922.
- [21] 王彬, 胡红玲, 胡庭兴, 等. 干旱胁迫对桉楠幼树生长及光合特性的影响 [J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2019, 47(2): 79-87, 96.
- [22] 胡婧楠, 刘桂华. 2 种楠木幼树光合生理特性的初步研究 [J]. 安徽农业大学学报, 2010, 37(3): 541-546, 79.
- [23] 方霞, 柏志靓, 周生财, 等. 大叶桉楠和小叶桉楠光合生理特性比较 [J]. 园艺学报, 2019, 46(5): 964-974.
- [24] 丁鑫, 肖建华, 黄建峰, 等. 珍贵木材树种楠木的野生资源调查 [J]. 植物分类与资源学报, 2015, 37(5): 629-639.
- [25] 刘明翰, 秦年秀, 陈燕连, 等. 1960-2016 年西南地区无有效降水日数变化特征 [J]. 人民珠江, 2020, 41(4): 21-29.
- [26] YE Z P. A New Model for Relationship Between Irradiance and the Rate of Photosynthesis in *Oryza Sativa* [J]. Photosynthetica, 2007, 45(4): 637-640.
- [27] 许大全. 光合作用测定及研究中一些值得注意的问题 [J]. 植物生理学通讯, 2006, 42(6): 1163-1167.
- [28] 许建民, 史和娣, 史培华, 等. 不同光质条件下马铃薯光响应曲线拟合模型的比较 [J]. 浙江农业学报, 2020, 32(5): 753-761.
- [29] WALTHAN T, FENG C, FENG L. Cone Karst and Tower Karst [J]. Cave and Karst Science, 2008, 35(3): 77-88.
- [30] 李玉洁, 赵娜, 曹月娥, 等. 干旱区典型植物梭梭与怪柳的光响应曲线模型拟合 [J]. 江苏农业科学, 2019, 47(22): 179-182.
- [31] SHARP R E, MATTHEWS M A, BOYER J S. Kok Effect and the Quantum Yield of Photosynthesis Light Partially Inhibits Dark Respiration [J]. Plant Physiology, 1984, 75(1): 95-101.
- [32] 叶子飘. 光合作用对光和 CO<sub>2</sub> 响应模型的研究进展 [J]. 植物生态学报, 2010, 34(6): 727-740.
- [33] 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.
- [34] 叶子飘, 康华靖, 陶月良, 等. 以“光合助手”计算光合参数的一些问题 [J]. 植物生理学通讯, 2010, 46(1): 67-70.
- [35] 王小菁, 李玲, 张盛春. 植物生理学 [M]. 北京: 高等教育出版社, 1979.
- [36] 刘贤德, 沈允钢. 光合作用各部分反应间的动态衔接与协调 [J]. 生命科学, 2005, 17(4): 341-345.
- [37] 陈建, 张光灿, 张淑勇, 等. 辽东椴木光合和蒸腾作用对光照和土壤水分的响应过程 [J]. 应用生态学报, 2008, 19(6): 1185-1190.

责任编辑 周仁惠