

doi:10.6041/j.issn.1000-1298.2016.06.018

黄瓜气孔导度、水力导度的环境响应及其调控蒸腾效应

张中典 张大龙 李建明 张智 焦晓聪 张军

(西北农林科技大学园艺学院, 陕西杨凌 712100)

摘要:以营养生长期温室黄瓜为研究对象,通过四元二次正交旋转组合设计,分析稳态流条件下土壤相对含水率、空气温度、空气湿度和光合有效辐射对气孔导度、土壤植物系统总水力导度的影响及其调控蒸腾效应。结果表明,4个环境因子对气孔导度、总水力导度均有正效应,对其影响最大的环境因子分别是空气湿度、空气温度;土壤相对含水率与光合有效辐射、空气温度与空气湿度对气孔导度和总水力导度存在明显的交互作用;空气湿度对气孔导度、总水力导度的单因子效应为开口向上的抛物线函数,其他环境因子的单因子效应皆趋近于线性递增函数;各因子的边际效应分析表明,空气湿度是气孔导度的主要调控途径,除光合有效辐射外,其他因子均可有效调控总水力导度。采用通径分析方法研究了环境因子、气孔导度、总水力导度调控蒸腾效应,结果表明,空气温度、光合有效辐射和气孔导度均主要通过增强总水力导度对蒸腾作用产生间接正效应,其次是对蒸腾作用的直接正效应;土壤相对含水率主要通过增强总水力导度和气孔导度对蒸腾作用产生间接正效应;空气湿度的直接影响为负效应,但其主要影响途径为通过增强总水力导度和气孔导度对蒸腾作用的正效应;气孔导度与总水力导度响应环境因子变化并相互作用,协同调控蒸腾作用。

关键词: 温室黄瓜; 环境响应; 气孔导度; 水力导度; 蒸腾; 旋转组合设计

中图分类号: Q945.17⁺2; Q948.112 文献标识码: A 文章编号: 1000-1298(2016)06-0139-09

Environmental Response of Stomatal and Hydraulic Conductances and Their Effects on Regulating Transpiration of Cucumber

Zhang Zhongdian Zhang Dalong Li Jianming Zhang Zhi Jiao Xiacong Zhang Jun

(College of Horticulture, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China)

Abstract: The effects of environmental factors, such as soil moisture (SW), air temperature (T), air relative humidity (RH) and photosynthetic active radiation (PAR) on stomatal conductance (G_s) and total hydraulic conductance of soil-plant system (K_t) under steady flow condition were analyzed, and regulation effects of these impact factors on plant transpiration were investigated. Greenhouse cucumber was used as the experimental material, based on the design of composite quadratic orthogonal regressive rotation where the artificial climate box was adopted, the main effects, single effects and marginal effects of four environmental impact factors on G_s and K_t were interpreted. The results showed that all environmental factors exerted positive effect on G_s and K_t , interaction effect was also found between SW and PAR, T and RH on G_s and K_t . The single effect of RH can be described by a parabolic function and those of other impact factors were described as linear function, which were increased with increase of G_s and K_t . The marginal effects of each impact factor on G_s and K_t showed that RH was the main regulating path for G_s , and all the impact factors except PAR efficiently regulated K_t . The regulating effects of the four environmental factors, G_s and K_t on transpiration were analyzed with paths and correlation analyses. The results showed that T , PAR and G_s mainly exerted indirect positive effect on transpiration by

收稿日期: 2015-12-05 修回日期: 2016-01-26

基金项目: 国家自然科学基金项目(31471916)和陕西省农业科技创新与攻关项目(2015NY089)

作者简介: 张中典(1991—),男,博士生,主要从事设施作物生理生态研究,E-mail: bond0810@163.com

通信作者: 李建明(1966—),男,教授,博士生导师,主要从事设施作物生理生态研究,E-mail: lijianming66@163.com

strengthening K_t , which was followed by the direct positive effect on transpiration. SW mainly exerted indirect positive effect on transpiration by strengthening both K_t and G_s . RH exerted direct negative effect, while its main effect path was exerting indirect positive effect on transpiration by promoting G_s and K_t . Both G_s and K_t were remarkably responded to the four environmental impact factors and interactively regulated the transpiration synergistically.

Key words: greenhouse cucumber; environmental response; stomatal conductance; hydraulic conductance; transpiration; composite regressive rotation design

引言

植物蒸腾作用是一个生物物理过程,不仅受环境因子的物理作用控制,同时也受植物生理作用的调节。植物气孔导度和水力导度是 SPAC 系统水分传输模拟模型的重要参数,分别表征水分传输过程中植物对气态失水和液态供水的调控效应,理论分析和试验表明,植物气孔导度和水力导度对蒸腾具有协同调控作用,二者通过对环境因子的响应共同维持光合能力最大化和水分传输安全性间的平衡^[1]。由于植物对气态水和液态水的调节方式有很大差异,二者对环境因子的响应也有所不同。在温室作物生产过程中,根据植物的生理需求来调控环境是提高水分利用效率的重要途径^[2],研究环境因子对植物蒸腾作用、气孔导度、水力导度的影响规律有助于解释作物的水分利用机制以及优化环境管理。

前人针对环境因子对蒸腾作用的驱动和调控效应做了大量研究,涉及细胞、叶片、单株、农田、区域以及全球的空间尺度和从瞬时到年际的时间尺度,研究表明各因子之间存在着错综复杂的相关性^[3-4],具体表现为因子之间的互补性、适度性、复合性、协同性,不同时空尺度的研究有助于理解植物水分利用机制和提高水分生产力。气孔导度对环境因子的响应研究多以建立模型为目的,考虑光照、气温、空气湿度、土壤水分等环境因子对气孔导度的综合影响以及气孔导度与光合速率、叶水势的相互影响关系^[5],并研究气孔导度由叶片到全球的空间尺度提升方法^[6]。随着高压流速仪(HPFM)、木质部脆弱性曲线等研究技术的进步,针对木质部结构、气穴和栓塞对水力导度的影响也有较为深入的研究^[7],初步建立了基于变化水力导度的水分传输模型^[8-9],提高了模型的机理性,并结合叶水势等指标预测土壤水分条件对光合作用^[10]、植株缺水死亡的影响^[11]。

以往研究多针对单一环境因子的效应,或孤立地分析对气孔导度或水力导度的影响,不能反映环境因子对二者影响的差异及其调控蒸腾效应。另外,在自然环境条件下的研究中环境因子具有特定

的组合形式,研究结果具有较大的地区局限性^[12],蒸腾规律的普适性较差。本文以黄瓜营养生长期为研究对象,通过土壤水分、空气温度、空气湿度、光合有效辐射4个环境因子的正交旋转组合设计,分析环境因子对气孔导度、土壤植物系统总水力导度的影响效应,采用通径分析方法研究环境因子、气孔导度、水力导度调控蒸腾的效应,解释土壤植物系统水分传输对环境因子的响应机制,为建立模型和温室环境管理提供参考。

1 材料与方 法

1.1 试验材料

选用的黄瓜品种为“博耐 3000”,在西北农林科技大学试验温室内进行前期栽培。温室长 45 m、宽 7.8 m、高 3.5 m,南北走向,覆盖无滴聚乙烯薄膜。栽培盆高 48 cm、直径 35 cm。栽培基质为菜园土与腐熟牛粪体积配比为 2:1,每盆装基质 16 kg。基质容重为 1.26 g/cm³,田间持水率为 27.1% (质量分数)。每盆底部放置托盘装下渗的土壤重力水,盆表面用地膜覆盖以抑制土面蒸发,采用水量平衡法控制土壤水分^[13]。

1.2 试验设计

试验因子为土壤相对含水率(SW,相对于田间持水率,%),空气温度(T ,℃)、空气相对湿度(RH,%)和光合有效辐射(PAR, $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$) 4 因子。采用四元二次正交旋转组合设计 1/2 实施,各因子水平设计及编码见表 1,环境因子编码组合如表 2 所示,共计 23 个处理组合,通过人工气候箱控制环境。幼苗于 2015 年 7 月 12 日两叶一心时定植于相同规格的盆内,前期控制土壤相对含水率为 80% ~ 85%,植株长到第 8 片真叶展开时(营养生长期),选取长势一致的健壮植株,控水至表 1 所示的 5 个土壤含水率水平,然后转入人工气候箱,按照表 2 的处理控制气候箱环境,进行可控环境下的各项试验。每个处理设 3 个重复,共 69 株。预试验表明转入人工气候箱内处理 1 h 后各指标趋于稳定,测定叶水势、叶片气体交换参数等指标,主要测定结果见表 2。

表1 试验因素水平及编码

Tab. 1 Designed levels and codes of experimental factors

编码	因素			
	土壤相对含水率 $x_1/\%$	空气温度 $x_2/^\circ\text{C}$	空气湿度 $x_3/\%$	光合有效辐射量 $x_4/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
-1.682	50	10.7	41	80
-1	58	16.5	51	144
0	70	25.0	65	240
1	82	33.5	79	336
1.682	90	39.3	89	400

表2 试验方案设计与测定结果

Tab. 2 Experimental design and measurement results

处理 序号	土壤相对 含水率/ $\%$	空气温度/ $^\circ\text{C}$	空气湿度/ $\%$	光合有效辐射量/ $(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	气孔导度/ $(\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	总水力导度/ $(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{MPa}^{-1})$	蒸腾速率/ $(\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
1	82	33.5	79	336	0.826	4.544	4.627
2	82	33.5	51	144	0.101	3.071	2.663
3	82	16.5	79	144	0.205	1.851	1.585
4	82	16.5	51	336	0.250	3.517	3.088
5	58	33.5	79	144	0.467	3.522	3.012
6	58	33.5	51	336	0.065	1.992	1.940
7	58	16.5	79	336	0.112	1.118	0.920
8	58	16.5	51	144	0.003	0.047	0.052
9	50	25.0	65	240	0.063	1.596	0.887
10	90	25.0	65	240	0.134	1.967	1.535
11	70	10.7	65	240	0.003	0.560	0.110
12	70	39.3	65	240	0.213	3.498	3.921
13	70	25.0	41	240	0.047	1.355	1.109
14	70	25.0	89	240	0.869	3.357	3.300
15	70	25.0	65	80	0.053	1.059	0.673
16	70	25.0	65	400	0.132	1.880	1.560
17	70	25.0	65	240	0.110	1.625	1.260
18	70	25.0	65	240	0.115	1.628	1.280
19	70	25.0	65	240	0.118	1.635	1.263
20	70	25.0	65	240	0.106	1.678	1.255
21	70	25.0	65	240	0.121	1.635	1.231
22	70	25.0	65	240	0.112	1.668	1.236
23	70	25.0	65	240	0.102	1.658	1.257

1.3 测定项目与方法

(1) 叶水势 Φ_l : 将试验植株转入气候箱 1 h 后, 在每一试验植株中部选 3 片生长健壮的成熟叶片, 打孔取样后采用 Psypro 露点水势仪的 C-52-SF 叶室测定叶水势, 取平均值进行分析。

(2) 叶片气体交换参数: 采用 Li-6400 型光合作用系统测定当前环境下的叶片气体交换参数, 包括气孔导度 G_s 、蒸腾速率 T_r 等项目, 测定叶片同叶水势取样叶片, 取平均值进行分析。

(3) 土壤水势 Φ_s : 采用 Psypro 露点水势仪的 PST-55 型传感器测定土壤水势。

(4) 土壤植物系统总水力导度 K_t : 表示水分在土壤至叶片传输途径中总阻力的倒数。植物在气候箱特定的环境下处理一段时间后, 植物体内的水分传输趋于稳定, 根据蒸发通量法 (EFM) 原理, 可以采用植物体水分传输的稳态流方程计算总水力导度^[14]为

$$K_t = \frac{T_r}{\Phi_s - \Phi_l - \rho gh} \quad (1)$$

式中 ρ ——水的密度, kg/m^3
 g ——重力加速度, N/kg h ——株高, m

2 结果与分析

2.1 环境因子对气孔导度、水力导度的影响

2.1.1 回归方程建立

以土壤相对含水率 (X_1)、空气温度 (X_2)、空气湿度 (X_3)、光合有效辐射 (X_4) 的编码值为自变量, 以气孔导度 (G_s) 和总水力导度 (K_t) 为因变量建立回归方程, 即

$$\begin{aligned} G_s = & 0.10720 + 0.06256X_1 + 0.09096X_2 + 0.18844X_3 + \\ & 0.04466X_4 + 0.00199X_1^2 + 0.00535X_2^2 + 0.12909X_3^2 - \\ & 0.00013X_4^2 + 0.00344X_1X_2 + 0.01056X_1X_3 + \\ & 0.06644X_1X_4 + 0.06644X_2X_3 + 0.01056X_2X_4 + \\ & 0.00344X_3X_4 \end{aligned} \quad (2)$$

$$K_t = 1.58153 + 0.50729X_1 + 0.84478X_2 + 0.42286X_3 + 0.29734X_4 + 0.13955X_1^2 + 0.22706X_2^2 + 0.34267X_3^2 + 0.02924X_4^2 - 0.13138X_1X_2 - 0.17463X_1X_3 + 0.22488X_1X_4 + 0.22488X_2X_3 - 0.17463X_2X_4 - 0.13138X_3X_4 \quad (3)$$

对所得回归方程进行显著性检验与方差分析,分析结果见表3。从中可以看出, G_s 和 K_t 回归方程的检验结果均为极显著,可以用于分析环境因子对 G_s 、 K_t 的影响。2个方程交互项中, X_1X_4 和 X_2X_3 达到显著水平,说明土壤水分与光合有效辐射、空气温度与空气湿度对 G_s 、 K_t 均存在明显的交互作用。

表3 气孔导度与总水力导度回归方程的方差分析

Tab.3 Variance analysis of regress equation of stomatal conductance and total hydraulic conductance

变异来源	气孔导度			总水力导度		
	平方和	F	P	平方和	F	P
X_1	0.0389	6.9090	**	2.556	12.0587	**
X_2	0.0822	14.6033	**	7.0883	33.4415	**
X_3	0.3527	62.6774	**	1.776	8.3789	**
X_4	0.0198	3.5200	0.0874	0.8781	4.1429	0.0666
X_1^2	0	0.0081	0.9298	0.225	1.0617	0.3250
X_2^2	0.0003	0.0587	0.8130	0.5957	2.8106	0.1218
X_3^2	0.1926	34.2221	**	1.3568	6.4014	*
X_4^2	0	0	0.9953	0.0099	0.0466	0.8330
X_1X_2	0.0003	0.0489	0.8291	0.7097	3.3481	0.0945
X_1X_3	0.0026	0.4614	0.5110	0.7097	3.3481	0.0945
X_1X_4	0.1027	18.2563	**	1.1769	5.5523	*
X_2X_3	0.1027	18.2563	**	1.1769	5.5523	*
X_2X_4	0.0026	0.4614	0.5110	0.7097	3.3481	0.0945
X_3X_4	0.0003	0.0489	0.8291	0.7097	3.3481	0.0945
模型	1.0889		**	23.0259		**

注: *表示在 $P < 0.05$ 水平差异显著; **表示在 $P < 0.01$ 水平差异极显著,下同。

2.1.2 环境因子影响效应分析

(1) 主效应分析

由于式(2)、(3)中应用的是无量纲线性编码代码,偏回归系数已标准化,根据其绝对值可判断因子的重要程度,系数正负号表示因子的作用方向。式(2)、(3)中一次项系数均为正值,说明土壤相对

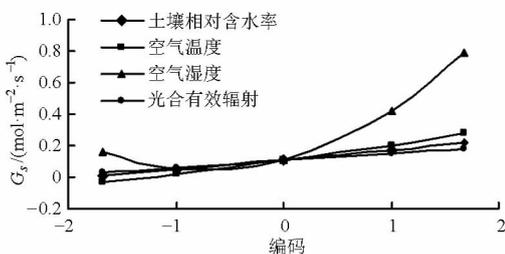


图1 环境因子对气孔导度和总水力导度的单因子效应

Fig.1 Effect of single environmental factor on stomatal conductance and total hydraulic conductance

含水率、空气温度、空气湿度、光合有效辐射均对 G_s 、 K_t 有促进作用,但作用效应有差异。环境因子对 G_s 的影响效应由大到小依次为:空气湿度、空气温度、土壤相对含水率、光合有效辐射,环境因子对 K_t 的作用由大到小依次为:空气温度、土壤相对含水率、空气湿度、光合有效辐射。

(2) 单因子效应分析

由于试验设计满足正交性,模型中各项偏回归系数彼此独立,可对回归方程进行降维,得到各因子影响 G_s 、 K_t 的一元二次偏回归方程

$$\begin{cases} G_{s1} = 0.10720 + 0.06256X_1 + 0.00199X_1^2 \\ G_{s2} = 0.10720 + 0.09096X_2 + 0.00535X_2^2 \\ G_{s3} = 0.10720 + 0.18844X_3 + 0.12909X_3^2 \\ G_{s4} = 0.10720 + 0.04466X_4 - 0.00013X_4^2 \end{cases} \quad (4)$$

$$\begin{cases} K_{t1} = 1.58153 + 0.50729X_1 + 0.13955X_1^2 \\ K_{t2} = 1.58153 + 0.84478X_2 + 0.22706X_2^2 \\ K_{t3} = 1.58153 + 0.42286X_3 + 0.34267X_3^2 \\ K_{t4} = 1.58153 + 0.29734X_4 + 0.02924X_4^2 \end{cases} \quad (5)$$

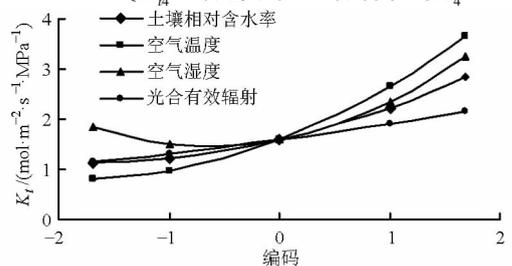
对上述单因子效应模型作图(图1)可以看出,在试验设定的范围内,由于土壤相对含水率、空气温度和光合有效辐射对 G_s 、 K_t 影响的二次项系数均不显著,因此其单因子效应趋近于线性递增函数。空气湿度对 G_s 、 K_t 影响的二次项系数均达到显著水平,其单因子效应近似为开口向上的抛物线函数。

(3) 边际效应分析

分别对上述单因素效应函数式求导得到黄瓜 G_s 、 K_t 随环境因子编码值变化的边际函数,如图2所示。

$$\begin{cases} G'_{s1} = 0.06256 + 0.00398X_1 \\ G'_{s2} = 0.09096 + 0.01070X_2 \\ G'_{s3} = 0.18844 + 0.25818X_3 \\ G'_{s4} = 0.04466 - 0.00026X_4 \end{cases} \quad (6)$$

$$\begin{cases} K'_{t1} = 0.50729 + 0.27910X_1 \\ K'_{t2} = 0.84478 + 0.45412X_2 \\ K'_{t3} = 0.42286 + 0.68534X_3 \\ K'_{t4} = 0.29734 + 0.05848X_4 \end{cases} \quad (7)$$



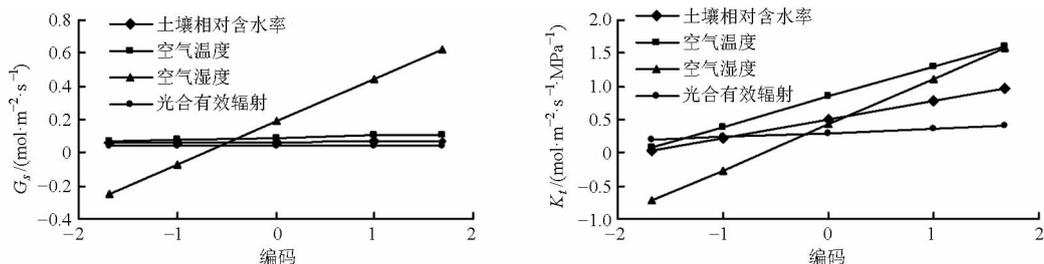


图 2 环境因子对气孔导度和总水力导度的边际效应

Fig.2 Marginal effect of environmental factors on stomatal conductance and total hydraulic conductance

土壤相对含水率、空气温度、空气湿度对 G_s 的边际效应随编码值的增加而增大,而对光合有效辐射的边际效应表现为减小趋势。除空气湿度外,土壤相对含水率、空气温度、光合有效辐射对 G_s 的边际效应随编码值的增长变化较为平缓,其函数直线基本平行于 x 轴。各环境因子对 K_t 的边际效应均随编码值的增加而增大。除光合有效辐射外,土壤相对含水率、空气温度、空气湿度对 K_t 的边际效应随编码值的增长变化较为明显。

2.2 通径分析

环境因子一方面通过能量的输送与转换直接作用于植物蒸腾作用,另一方面通过影响植物的生理

过程对蒸腾作用产生间接影响,主要表现为植物气孔导度和水力导度对环境因子的响应,因此综合研究环境因子对蒸腾作用的直接影响和间接影响有助于阐明土壤植物系统水分传输对环境因子的响应机制。通径分析在多元回归的基础上将相关系数分解为直接通径系数(某一自变量对因变量的直接作用)和间接通径系数(该自变量通过其他自变量对因变量的间接作用)^[15]。将土壤相对含水率、空气温度、空气湿度、光合有效辐射、气孔导度、总水力导度作为影响蒸腾作用的因子,根据通径分析量化各因子对蒸腾速率的效应如表 4 所示,主要影响途径如图 3 所示。

表 4 环境因子、气孔导度与总水力导度调控蒸腾作用的通径分析

Tab.4 Path and correlation analysis of transpiration with environmental factors, stomatal conductance and total hydraulic conductance

作用因子	与 T_r 的相关系数	直接作用	间接作用					合计	
			SW	T	RH	PAR	G_s		
SW	0.353	0.020		0	0	0	0.032	0.302	0.334
T	0.642 **	0.095	0		0	0	0.046	0.501	0.547
RH	0.302	-0.045	0	0		0	0.095	0.252	0.347
PAR	0.235	0.036	0	0	0		0.022	0.176	0.198
G_s	0.780 **	0.146	0.004	0.030	-0.029	0.006		0.624	0.633
K_t	0.981 **	0.808	0.007	0.059	-0.014	0.008	0.113		0.173

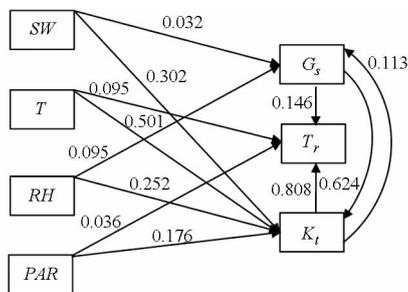


图 3 环境因子、气孔导度与总水力导度对蒸腾作用的主要调控途径

Fig.3 Main paths of environmental factors, stomatal conductance and total hydraulic conductance for regulating transpiration

从分析结果可以看出,总水力导度、气孔导度、空气温度与蒸腾作用有显著的相关性,总水力导度

与蒸腾作用的相关性最高,其次是气孔导度。除空气湿度外,各因子对蒸腾作用的直接作用均为正效应,总水力导度的正效应最高。环境因子间对蒸腾作用的影响相互独立,环境因子对蒸腾作用的影响主要分为对蒸腾作用的直接影响以及通过总水力导度、气孔导度对蒸腾作用的间接影响。空气温度、光合有效辐射和气孔导度均主要通过增强总水力导度对蒸腾作用产生间接正效应,其次为对蒸腾作用的直接正效应;土壤相对含水率的主要影响途径为通过增强总水力导度和气孔导度对蒸腾作用产生间接正效应;空气湿度的直接影响为负效应,但其主要影响途径为通过增强总水力导度和气孔导度对蒸腾作用的正效应;总水力导度对蒸腾作用的影响主要为直接正效应,其次是通过气孔导度的间接正效应,水

力导度与气孔导度协同调控蒸腾作用。

3 讨论

3.1 环境因子对气孔导度、水力导度的影响

由于植物生长在多相环境体系中,植物自身因素及其周围环境因素均对气孔导度和植物体水分传导产生较大的影响。气孔作为水分、CO₂进出植物体的门户,其快速变化保证了处于不断变化环境之中的植物能够达到最优化的CO₂吸收和水分散失。为了明确环境因子对气孔的影响,一些研究者建立了气孔导度对环境因子响应的经验性模型。这些模型以Jarvis模型为代表,模型假定气孔对每个环境因子的响应彼此独立,建立各个环境因子对气孔导度的响应函数,然后将这些函数连乘得到总的气孔导度对各种环境因子的响应函数。这种模型由于参数容易获得、模拟精度较高而被广泛应用于不同尺度蒸腾作用的模拟,模型主要考虑了光照强度、温度、水汽压亏缺、叶水势、土壤水分等因子^[16]。根据Jarvis模型的假设条件,建立此类模型的关键是选择合适的因子,既要求连乘的各因子对气孔导度的影响相互独立,又要考虑模型表达的简洁、实用。本文对环境因子影响气孔导度效应的研究表明,土壤相对含水率与光合有效辐射、空气温度与空气湿度对黄瓜气孔导度存在明显的交互作用,建议考虑采用空气水汽压亏缺来综合空气温度与空气湿度的影响,而如何表达土壤相对含水率与光合有效辐射对气孔导度的交互作用还有待进一步研究。

前人关于环境因子影响植物水力导度的研究主要集中在根系和叶片部分。在根系方面,一般认为根系导水率在较短时间尺度内波动不大,土壤环境条件也较为稳定,根系导水率主要受土壤水分、养分、土壤含盐量、土壤温度等条件的长期影响^[17]。相对而言,叶片的导水率受环境影响波动更大,受到更多关注,主要研究了叶片导水率对光照、空气温度的响应^[18-19]。叶片导水率对环境因子的响应并不能完全代表环境因子对土壤植物系统总水力导度的影响,因为除了根系和叶片外,木质部导水率还会因气穴和栓塞的产生而降低,其降低程度可以用木质部脆弱性曲线表示。研究表明,木质部栓塞受外界蒸腾需求和叶片气孔导度的综合调节^[20-23]。因此,以土壤植物系统总水力导度来综合根系、叶片、木质部栓塞对水流的影响有助于解释植物对土壤植物系统液态水流的整体调控效应。

不同环境条件下,气孔导度的改变决定了光合同化能力,水力导度的调节决定了水分传输的安全性,研究气孔导度和水力导度对环境因子响应的差

异可以为优化温室环境管理提供理论依据。本研究表明,气孔导度和总水力导度对环境因子响应的相似性表现在各环境因子的单因子效应上。在各因子的设定范围内,土壤相对含水率、空气温度、光合有效辐射对气孔导度、总水力导度的单因子效应趋近于线性递增函数;以往研究普遍认为随空气湿度的升高气孔导度单调递增^[16],本研究发现空气湿度对气孔导度、总水力导度的单因子效应为开口向上的抛物线函数,并且在试验设定的范围内存在最低值,预示着在空气湿度较低的区间内,随空气湿度的降低气孔导度有继续增加的可能。原因可能是黄瓜在空气湿度过低情况下为保持光合能力而进行的一种生理调节,即在空气湿度降低的过程中,尽管蒸腾需求逐渐增大,但总水力导度增加较快,导致叶水势的相对增长,因此导致了气孔导度的增大,也有可能是因为采用二次多项式拟合环境因子影响气孔导度效应产生的一段失拟,需要根据气孔导度对空气湿度的单因子响应试验进一步探讨。

气孔导度和总水力导度对环境因子响应的差异主要表现在各环境因子的相对重要性上。对黄瓜气孔导度、总水力导度影响最大的环境因子分别是空气湿度、空气温度,其原因可能是气孔导度作用在叶气界面,对空气水分状况的响应更为敏感,而水力导度作用于土壤植物系统的液态水流,不同温度可以改变水孔蛋白和酶的活性,并改变水流的粘滞性^[19],从而对总水力导度有较大的影响。从各因子的边际效应分析结果来看,空气湿度对气孔导度的边际效应明显高于其他因子,是主要的调控途径,而空气湿度、空气温度、土壤水分对总水力导度均有较高的边际效应,其调控途径更为多元。

3.2 环境因子、气孔导度与水力导度对蒸腾的调控效应

从物理学角度看,水分在土壤植物大气连续体的传输过程中,叶片与空气的液气界面处驱动力最大,蒸腾在此受控于气孔和界面层的气相导度,如果水力导度受限制的同时气孔开放不受制约,过度蒸腾将使叶片干枯,最理想的情况是气孔导度与水力导度维持平衡^[24]。在此过程中,水势参与气孔的调节,维持水分供应与根茎木质部水力性能之间的和谐,避免水力功能失调和出现木质部空穴化或光合非气孔性限制^[25]。所以,综合研究气孔导度、总水力导度对环境因子的响应规律及其调控蒸腾效应有助于理解环境因子对植物水分利用的影响机理。本研究对影响蒸腾作用的各项环境因子、气孔导度、总水力导度进行通径分析,进一步从统计分析的角度表明了各因子之间的相互影响关系以及主要影响途

径。分析结果表明,气孔导度和总水力导度均和蒸腾作用有较强的相关性,二者之间也有较大的相互促进作用,表明了气孔导度和总水力导度相互影响、相互协调,共同调控蒸腾作用。4个环境因子通过总水力导度对蒸腾作用产生的间接效应均大于通过气孔导度的效应或其他途径,表明水力导度响应环境因子变化从而调控蒸腾作用的重要性。总地来看,蒸腾作用的影响因素复杂,涉及多个因子和多个生理过程,其中,总水力导度对温室黄瓜蒸腾作用的影响最大,在蒸腾模型中除了考虑气孔导度对环境因子的响应外,考虑总水力导度的变化及其与气孔导度的相互关系将有助于提高蒸腾模型的机理性与模拟精度。

在本研究中,空气湿度的直接影响为负效应,但对其主要影响途径为增强总水力导度和气孔导度对蒸腾作用的正效应,由于间接正效应大于直接负效应而导致空气湿度总体表现为对蒸腾作用的正相关性,但由于相关系数不显著,因此并不能严格说蒸腾随相对湿度的增高而升高。而以往研究一般认为,空气湿度与蒸腾作用存在显著的负相关关系^[26],与本研究结果有较大差异,主要原因在于试验方法的差异和空气湿度对蒸腾影响机制的复杂性。在分析自然条件下蒸腾作用日进程与环境因子相关关系的研究中,空气湿度与蒸腾作用的日变化趋势相反,二者容易表现出显著的负相关关系^[27-28]。自然条件下各环境因子之间存在复杂的相关关系,分析结果不能去除其他因子的影响而单独反映空气湿度对蒸腾的影响效应,而且不同天气条件下空气湿度与蒸腾的相关性有差异。常毅博^[29]较为全面地研究了不同遮阴和不同加湿条件下温室黄瓜单株蒸腾速率与环境因子的相关性,结果表明,正常光照和湿度条件下蒸腾速率与空气湿度呈显著负相关,但在轻度遮阴或空气加湿条件下二者相关性不显著。空气湿度对蒸腾作用的影响可分为2个方面:随空气湿度的升高,一方面会降低大气的蒸发能力,对蒸腾作用产生直接的负效应;另一方面会通过促进气孔导度、总水力导度而提高蒸腾作用,因此当间接正效应大于直接负效应时,存在蒸腾作用随相对湿度增高而升高的可能性。张义等^[30]分析了苹果叶片蒸腾速率与环境因子的相互关系,结果表明空气湿度与蒸腾速率呈开口向下的二次曲线关系。曹生奎等^[31]对胡杨的研究也表明空气湿度与蒸腾速率表现出线性和二次曲线两种关系。总之,空气湿度与蒸腾的关系并不符合简单的线性增加或降低的关系,容易导致空气湿度与蒸腾的相关性较差。本研究通过四元二次正交旋转组合设计充分考虑了环境因子的各

种组合形式,也容易减弱单一因子与蒸腾的相关性。

3.3 本研究的局限性

本研究采用人工气候箱控制环境,采用不同环境因子的正交旋转组合设计克服了外界试验中各因子组合的局限性,可以模拟自然条件下的各种环境组合情况,提高了研究结果的普适性。但由于试验条件限制,气候箱可以控制的最大光合有效辐射为 $440 \mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 左右,本研究的光照范围属于弱光区,会在一定程度上影响试验结果。以往研究一般认为光合有效辐射与气孔导度、水力导度、蒸腾作用有较好的相关性^[28,32-33],与本研究结果差异较大,主要原因在于不同的光照强度对蒸腾的影响机制与效应也有所差异,从而可能表现不同的相关性。弱光条件下植物的气孔导度和蒸腾速率较低且气孔对光照强度的响应缓慢^[34],一些研究表明间歇性遮光会使蕾期棉花蒸腾速率和气孔导度增加^[35-36],说明弱光条件下光照与气孔导度、蒸腾的相关性减弱,气孔导度和蒸腾作用主要受其他环境因子影响。研究结果仅适用于试验设定的环境范围,对于冬季温室生产管理中经常出现的低温弱光情况有指导意义,但仍需要进一步研究更大光照区间内的蒸腾作用调节规律以满足其他条件下生产管理的需要。

本研究主要侧重于瞬时尺度条件下气孔导度、水力导度对环境因子的响应规律及其调控蒸腾效应,不同的时间尺度下环境因子对蒸腾作用的影响规律可能不同^[37]。在较长时间尺度下,植物形态结构、生理作用对环境因子,尤其是对土壤水分条件会发生适应性改变^[38]。不同生长时期的蒸腾规律也有差异^[33],需要进一步研究。另外,由于本研究采用人工气候箱进行环境处理,环境较为稳定,植物体内的水分传输近似为稳态流,在计算总水力导度时可以忽略植物的水容。在外界的生长条件下,环境因子总是处在剧烈的波动中,植物体内很少有稳态流,植物水容对瞬时尺度的蒸腾作用具有重要的调节作用,瞬态流条件下水力导度的计算也需要考虑水容的作用^[39-40],因此,进一步研究瞬态流条件下的蒸腾作用调节规律有助于提高研究结果的实用性。

4 结论

(1)土壤相对含水率、空气温度、空气湿度、光合有效辐射对温室黄瓜气孔导度、土壤植物系统总水力导度均有促进作用,但影响效应大小和单因子效应不同,且环境因子之间存在交互作用。对气孔导度、总水力导度影响最大的环境因子分别是空气湿度、空气温度。空气湿度对气孔导度、总水力导度的单因子效应为开口向上的抛物线函数,其他因子

的单因子效应皆趋近于递增的线性函数。土壤相对含水率与光合有效辐射、空气温度与空气湿度交互影响气孔导度和总水力导度。

(2)根据环境因子对气孔导度、总水力导度的边际效应分析,随编码值的增大,除空气湿度外的环境因子对气孔导度的边际效应变化较为平缓,空气湿度是调控气孔导度的主要途径;土壤相对含水率、空气温度、空气湿度对总水力导度边际效应的增长均较为明显,是调控总水力导度的有效途径。

(3)蒸腾作用影响因子的通径分析表明,环境因子的主要影响途径可分为直接效应以及通过气孔导度、总水力导度的间接效应,各因子的主要影响途径不同。空气温度、光合有效辐射对蒸腾的主要影响途径为通过增强总水力导度的间接正效应及其直接正效应。土壤相对含水率和空气湿度主要通过增强总水力导度和气孔导度对蒸腾作用产生间接正效应。气孔导度与水力导度响应环境因子变化并相互作用,协同调控蒸腾作用。

参 考 文 献

- 1 MEINZER F C. Coordination of vapor and liquid phase water transport properties in plants[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2002, 25(2): 265-274.
- 2 李刚. 温室切花百合气孔导度、蒸腾速率及光合速率模拟研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2012.
LI Gang. Modeling stomatal conductance, transpiration and photosynthesis of cut lilium grown in greenhouses[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2012. (in Chinese)
- 3 GAO Q, ZHAO P, ZENG X, et al. A model of stomatal conductance to quantify the relationship between leaf transpiration, microclimate and soil water stress [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2002, 25(11): 1373-1381.
- 4 CLAUSNITZER F, KÖSTNER B, KAI S, et al. Relationships between canopy transpiration, atmospheric conditions and soil water availability analyses of long-term sap-flow measurements in an old Norway spruce forest at the Ore Mountains, Germany[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, 151(8): 1023-1034.
- 5 JARVIS P G, MCNAUGHTON K G. Stomatal control of transpiration: scaling up from leaf to region[J]. *Advances in Ecological Research*, 1986, 15(4): 1-49.
- 6 张宝忠, 许迪, 刘钰, 等. 多尺度蒸散发估测与时空尺度拓展方法研究进展[J]. *农业工程学报*, 2015, 31(6): 8-16.
ZHANG Baozhong, XU Di, LIU Yu, et al. Review of multi-scale evapotranspiration estimation and spatio-temporal scale expansion [J]. *Transactions of the CSAE*, 2015, 31(6): 8-16. (in Chinese)
- 7 SPERRY J S, LOVE D M. What plant hydraulics can tell us about responses to climate change droughts[J]. *New Phytologist*, 2015, 207(1): 14-27.
- 8 SPERRY J S, ADLER F R, CAMPBELL G S, et al. Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model[J]. *Plant, Cell & Environment*, 1998, 21(21): 347-359.
- 9 MACKAY D S, AHL D E, EWERS B E, et al. Physiological tradeoffs in the parameterization of a model of canopy transpiration [J]. *Advances in Water Resources*, 2003, 26(2): 179-194.
- 10 OGÉE J, BRUNET Y, LOUSTAU D, et al. MuSICA, a CO₂, water and energy multilayer, multileaf pine forest model: evaluation from hourly to yearly time scales and sensitivity analysis[J]. *Global Change Biology*, 2003, 9(5): 697-717.
- 11 WELL N G, FISHER R A, XU C, et al. Evaluating theories of drought-induced vegetation mortality using a multimodel—experiment framework[J]. *New Phytologist*, 2013, 200(2): 304-321.
- 12 张大龙, 张中典, 李建明. 环境因子对温室甜瓜蒸腾的驱动和调控效应研究[J]. *农业机械学报*, 2015, 46(11): 1-14.
ZHANG Dalong, ZHANG Zhongdian, LI Jianming. Co-ordination of environmental factors in driving and regulating transpiration rate of greenhouse grown muskmelon[J]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2015, 46(11): 1-14. (in Chinese)
- 13 张大龙, 李建明, 吴普特, 等. 温室甜瓜营养生长期日蒸腾量估算模型[J]. *应用生态学报*, 2013, 24(7): 1938-1944.
ZHANG Dalong, LI Jianming, WU Pute, et al. Estimation model for daily transpiration of greenhouse muskmelon in its vegetative growth period[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2013, 24(7): 1938-1944. (in Chinese)
- 14 TSUDA M, TYREE M T. Plant hydraulic conductance measured by the high pressure flow meter in crop plants[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(345): 823-828.
- 15 袁志发, 周静芊. 实验设计与分析[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000.
- 16 DAMOUR G, SIMONNEAU T, COCHARD H. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2010, 33(9): 1419-1438.
- 17 杨启良, 张富仓, 刘小刚, 等. 植物水分传输过程中的调控机制研究进展[J]. *生态学报*, 2011, 31(15): 4427-4436.
YANG Qiling, ZHANG Fucang, LIU Xiaogang, et al. Research progress on regulation mechanism for the process of water transport in plants[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(15): 4427-4436. (in Chinese)
- 18 张志亮, 刘国东, 张富仓, 等. 植物叶片导水率的研究进展[J]. *生态学杂志*, 2014, 33(6): 1663-1670.
ZHANG Zhiliang, LIU Guodong, ZHANG Fucang, et al. Research progress of plant leaf hydraulic conductivity[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2014, 33(6): 1663-1670. (in Chinese)
- 19 SACK L, HOLBROOK N M. Leaf hydraulics[J]. *Annual Review of Plant Biology*, 2006, 57: 361-381.

- 20 DOME C J, NOORMETS A, KING J S, et al. Decoupling the influence of leaf and root hydraulic conductances on stomatal conductance and its sensitivity to vapour pressure deficit as soil dries in a drained loblolly pine plantation[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2009, 32(8): 980–991.
- 21 SPERRY J S, HACKE U R, COMSTOCK J P. Water deficits and hydraulic limits to leaf water supply[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2002, 25(2): 251–263.
- 22 BUCKLEY T N. The control of stomata by water balance[J]. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 275–292.
- 23 COCHARD H, BRÉDA N, GRANIER A. Whole tree hydraulic conductance and water loss regulation in *Quercus* during drought: evidence for stomatal control of embolism? [J]. *Annales Des Sciences Forestières*, 1996, 53(2–3): 197–206.
- 24 刘利民, 齐华, 罗新兰, 等. 植物气孔气态失水与 SPAC 系统液态供水的相互调节作用研究进展[J]. *应用生态学报*, 2008, 19(9): 2067–2073.
LIU Limin, QI Hua, LUO Xinlan, et al. Coordination effect between vapour water loss through plant stomata and liquid water supply in soil-plant-atmosphere continuum (SPAC): a review [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2008, 19(9): 2067–2073. (in Chinese)
- 25 BUNCE J A. Does transpiration control stomatal responses to water vapour pressure deficit? [J]. *Plant*, 1997, 20(1): 131–135.
- 26 孔俊杰, 贾黎明, 李广德. 影响树木蒸腾耗水的外部因子研究进展[J]. *世界林业研究*, 2007, 20(1): 16–21.
KONG Junjie, JIA Liming, LI Guangde. Advances in the researches of exterior effect factors on tree water consumption[J]. *World Forestry Research*, 2007, 20(1): 16–21. (in Chinese)
- 27 夏永秋, 邵明安. 黄土高原半干旱区柠条 (*Caragana korshinskii*) 树干液流动态及其影响因子[J]. *生态学报*, 2008, 28(4): 1376–1382.
XIA Yongqiu, SHAO Ming'an. The sap flow dynamics of *Caragana korshinskii* and the influence of environmental factors in semi-arid region of the Loess Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(4): 1376–1382. (in Chinese)
- 28 王力, 王艳萍. 黄土塬区苹果树干液流特征[J]. *农业机械学报*, 2013, 44(10): 152–158.
WANG Li, WANG Yanping. Characteristics of stem sap flow of apple trees in loess tableland[J]. *Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery*, 2013, 44(10): 152–158. (in Chinese)
- 29 常毅博. 温室黄瓜营养生长期蒸腾规律及其模型研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2015.
CHANG Yibo. Estimation model for daily transpiration of greenhouse cucumber in vegetative period[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2015. (in Chinese)
- 30 张义, 谢永生, 郝明德, 等. 地表覆盖及生理生态因子对苹果树光合特性的影响[J]. *水土保持通报*, 2010, 30(1): 125–130.
ZHANG Yi, XIE Yongsheng, HAO Mingde, et al. Effects of different surface mulch models and physiological ecology factors on apple photosynthesis[J]. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2010, 30(1): 125–130. (in Chinese)
- 31 曹生奎, 冯起, 司建华, 等. 胡杨光合蒸腾与影响因子间关系的研究[J]. *干旱区资源与环境*, 2012, 26(4): 155–159.
CAO Shengkui, FENG Qi, SI Jianhua, et al. Relationships of photosynthesis and transpiration of *Populus euphratica* with their affecting factors[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2012, 26(4): 155–159. (in Chinese)
- 32 唐凤德, 武耀祥, 韩士杰, 等. 长白山阔叶红松林叶片气孔导度与环境因子的关系[J]. *生态学报*, 2008, 28(11): 5649–5655.
TANG Fengde, WU Yaoliang, HAN Shijie, et al. Relationship of stomatal conductance of leaf with environmental factors in broad-leaves Korean pine forest at Changbai Mountain[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(11): 5649–5655. (in Chinese)
- 33 倪广艳, 赵平, 朱丽薇, 等. 苗木整树蒸腾对干湿季土壤水分的水力响应[J]. *生态学报*, 2015, 35(3): 652–662.
NI Guangyan, ZHAO Ping, ZHU Liwei, et al. Hydraulic responses of whole tree transpiration of *Schima superba* to soil moisture in dry and wet seasons[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(3): 652–662. (in Chinese)
- 34 战吉成, 黄卫东, 王秀芹, 等. 弱光下生长的葡萄叶片蒸腾速率和气孔结构的变化[J]. *植物生态学报*, 2005, 29(1): 26–31.
ZHAN Jicheng, HUANG Weidong, WANG Xiuqin, et al. Leaf transpiration and stomatal structure of young grape plants grown in a low light environment[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(1): 26–31. (in Chinese)
- 35 刘贤赵, 康绍忠. 间歇性遮光对棉花蒸腾特性及水分利用效率的影响[J]. *土壤与环境*, 2000, 9(1): 38–41.
LIU Xianzhao, KANG Shaozhong. Effect of intermittent shade on transpiration characteristics and water use efficiency of cotton leaves [J]. *Soil and Environment Science*, 2000, 9(1): 38–41. (in Chinese)
- 36 刘贤赵, 康绍忠. 不同光照条件下作物蒸腾量计算的研究[J]. *水利学报*, 2001(6): 45–50.
LIU Xianzhao, KANG Shaozhong. Study on computation of crop transpiration under the conditions of different light densities[J]. *Journal of Hydraulic Engineering*, 2001(6): 45–50. (in Chinese)
- 37 魏新光, 陈滇豫, 汪星, 等. 山地枣林蒸腾主要影响因子的时间尺度效应[J]. *农业工程学报*, 2014, 30(17): 149–156.
WEI Xinguang, CHEN Dianyu, WANG Xing, et al. Time scale effect on main factors that influence jujube transpiration in hillside jujube orchard [J]. *Transactions of the CSAE*, 2014, 30(17): 149–156. (in Chinese)
- 38 SPERRY J S. Hydraulic constraints on plant gas exchange[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2000, 104(1): 13–23.
- 39 黄明斌. 滞后效应对 SPAC 中水流运动的影响研究述评[J]. *水土保持通报*, 1995, 15(4): 1–6.
HUANG Mingbin. Overview of hysteretic effect on water movement in the SPAC [J]. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 1995, 15(4): 1–6. (in Chinese)
- 40 黄明斌, 邵明安. 土壤-植物系统中稳态水流阻力和瞬态水流阻力的差异性[J]. *土壤学报*, 1996, 33(4): 360–365.
HUANG Mingbin, SHAO Ming'an. Hydraulic resistance difference between steady water flow and unsteady water flow in the soil plant system[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 1996, 33(4): 360–365. (in Chinese)