

温室环境因子驱动甜瓜水分传输机理分析与模拟

张大龙¹ 宋小明¹ 杜清洁¹ 焦晓聪¹ 李俊² 李建明¹

(1. 西北农林科技大学园艺学院, 陕西杨凌 712100; 2. 威宁彝族回族苗族自治县农牧局, 毕节 553100)

摘要: 利用人工气候室控制空气温度、相对湿度和光合有效辐射量, 根据水量平衡法控制土壤含水率, 按照四因素五水平的二次回归正交旋转组合设计, 对甜瓜蒸腾量进行模拟, 并探讨各因子调控水分传输的机制。基于 Jarvis 模型建立环境因素驱动的多元非线性气孔导度模型, 结合水汽扩散原理建立蒸腾量模型, 模型预测精度良好。探究因素交互作用及其耦合调控效应, 结果表明: 除相对湿度对蒸腾表现为抑制作用, 土壤含水率、空气温度和光合有效辐射均对蒸腾具有促进作用; 土壤含水率与空气温度的单因素效应相似, 随因素水平增加, 蒸腾量线性升高; 光合有效辐射量驱动蒸腾的单因素效应为开口向下的二次函数, 当因素水平超过阈值后, 蒸腾量逐渐下降。环境因素在驱动和调控蒸腾过程中均存在密切耦合和反馈效应, 土壤含水率与温度对蒸腾调控的耦合效应趋近于平滑曲面, 蒸腾量随两因素水平的升高而升高, 在试验水平内两因素对蒸腾表现为协同促进效应; 空气相对湿度减弱了水汽扩散驱动力, 进而抑制温度和土壤含水率对蒸腾的驱动作用, 且这种抑制作用随相对湿度的升高而更明显。

关键词: 甜瓜; 蒸腾; 环境因素; 正交设计; 耦合作用; 水力导度

中图分类号: S152.7; S625.5⁺1 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-1298(2017)02-0232-08

Mechanism Analysis and Simulation of Water Transport Driven by Environmental Factors for Greenhouse Muskmelon

ZHANG Dalong¹ SONG Xiaoming¹ DU Qingjie¹ JIAO Xiaocong¹ LI Jun² LI Jianming¹

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

2. Agricultural and Animal Husbandry Bureau of Weining County, Bijie 553100, China)

Abstract: Water transport through soil – plant – atmosphere continuum was a complex process, which was regulated at a variety of organizational and time scales. Quantification of the relationship between environmental factors, biophysical regulation and transpiration was critical for improving water use efficiency. Taking soil moisture, air temperature, relative humidity and photosynthetic active radiation as experimental factors, a composite quadratic orthogonal regressive rotation design of four factors and five levels was applied to characterize the co-ordination between environmental factors that driving and regulating transpiration of muskmelon. Soil moisture was maintained by weighing method and environmental factors were controlled by growth chambers. Transpiration and physiological parameters were determined under different combinations of environmental factors. According to stomatal behavior and vapour diffusion, a transpiration rate model was developed. Stomatal conductance was simulated by using Jarvis model with multiple environmental factors as model inputs. The proposed transpiration model had satisfactory performance with only meteorological input requirements, and thus it was an effective approach for calculating crop transpiration for greenhouse grown muskmelon. Characterization of main effect, single effect and marginal effect of environmental factors was determined. All of the environmental factors were positively correlated with transpiration rate except relative humidity. Correlation between transpiration and soil moisture, temperature can be described in linear functions with positive slopes. Whereas photosynthetic active radiation exhibited parabolic functions with transpiration rate. Relative humidity was negatively linked with transpiration. The present results demonstrated that environmental factors were tightly coupled with water transport. Coupling effects between two environmental factors were

收稿日期: 2016-09-10 修回日期: 2016-11-27

基金项目: 国家自然科学基金项目(31471916)和“十二五”国家科技支撑计划项目(2014BAD14B06)

作者简介: 张大龙(1988—),男,博士生,主要从事园艺作物模型研究, E-mail: zdl880626@gmail.com

通信作者: 李建明(1966—),男,教授,博士生导师,主要从事设施园艺研究, E-mail: lijianming66@163.com

quantified by regression model, with other factors were uniformity maintained at a constant level. Individual contribution of soil moisture and air temperature in improving transpiration was enhanced by their coupling effects, which may be attributed to the larger driving force for water transport caused by the enhanced water potential gradients between soil and atmosphere. Therefore, transpiration was maximized, with increased soil moisture and air temperature. Relative humidity was negatively linked with vapor pressure deficit, thus the driving force of water flow at leaf-atmosphere interface was suppressed with the relative humidity. Physiological roles of soil moisture or air temperature in promoting water flow were significantly suppressed when coupled with relative humidity. Photosynthetic active radiation was not significantly correlated with other environmental factors in mediating water transport through soil - plant - atmosphere continuum. Coordination between hydraulic conductivity and stomatal sensitivity performed significant roles in maintaining a balance between vapour and liquid phase water transport. Hydraulic conductivity and stomatal conductance followed similar patterns with the increase of soil moisture, temperature and photosynthetic active radiation. Hydraulic conductivity and stomatal conductance were at maximum values when leaves were exposed to optimal ranges of environmental factors. It was demonstrated that the response of plant transpiration to environmental factors was not only determined by its individual function, coupling effects between environmental factors and physiological regulatory systems also performed significant roles in modulating water driving force. These observations provided novel information for improving water use efficiency of greenhouse grown muskmelon. Mechanism of environmental factors in regulating plant transpiration was explored under controlled environment by using growth chamber, which needed a further examination under greenhouse growth condition.

Key words: muskmelon; transpiration; environmental factors; orthogonal design; coupling effect; hydraulic conductance

引言

现代农田水利学把土壤-植物-大气当作一个物理上统一的连续体系 (SPAC 系统) 进行动态、定量研究。SPAC 系统外部环境条件多变, 但系统内部的结构与层次是可以分解和划分的, 而且都是开放系统, 互相之间存在着频繁的物质与能量交换。对于温室生产系统, 作物生长环境发生很大变化, 温室结构和建筑材料均会影响到作物生长微环境, 温室环境因子的动态变化因小气候效应比大田栽培环境更为复杂, 进而调控温室内 SPAC 系统水热动态^[1]。此外, 由于温室内具有环境调控设备, 可以实现作物周年栽培, 不同栽培季节植物水热动态响应存在较大差异。近年来, 国内外学者对设施栽培条件下蔬菜的耗水规律及与气象环境因子、土壤环境因子和植株发育参数等的定量关系进行了大量研究^[2-5], 为优化灌溉措施提供了重要的理论依据。但是, 作物蒸腾与温室环境因子的定量研究多具有地域和季节限制, 普适性较差, 因而限制了其应用推广性。

环境因素对植物蒸腾的驱动和调控作用是一个复杂的网络系统, 各因素之间存在着错综复杂的交互作用^[6], 具体表现为因素之间的互补性、适度性、复合性和协同性。近年来, 温室环境因素协同调控植物蒸腾的机理已受到重视, 但大量研究将各因变量的变化范围视作连续点, 变量间的协同作用基于数据点之间的数量关系, 简单相关系数很难全面描

述环境因素之间的协同作用。将因素之间对蒸腾调控的协同调控作用由点向面尺度的提升对作物水分生理研究具有重要意义。气孔和水力导度系统如何协同响应环境变化并调控植物蒸腾成为植物与水分关系的研究热点, 但在这方面研究主要集中于树木^[7], 在温室作物中鲜见报道, 限制了对植物蒸腾的完整理解与描述。

环境因素的复杂动态变化和植物自身多尺度调控网络系统, 是目前植物蒸腾与环境关系研究所面临的难题。二次正交旋转组合设计同时具有正交性和旋转性, 能保证与试验中心点距离相等的球面上各点预测值方差相等, 具有取点分散均匀、试验次数少、计算简便的优点, 可以对多指标进行综合评价^[8]。为使试验能尽量涵盖各环境因素的波动范围并兼顾环境因素组合, 本文以甜瓜为试验材料, 利用正交旋转组合设计和人工气候室模拟温室环境变化, 探讨各调控因素之间的协同和反馈机理, 从整体和相互作用上定量研究环境因素对蒸腾的驱动和调控作用, 以期揭示环境因素对植株蒸腾的影响机理以及各因素之间的协同调控效应。

1 材料与方法

1.1 试验材料

选用厚皮甜瓜品种“一品天下 208”, 由杨凌千普农业公司提供。栽培盆高 20 cm、直径 15 cm。栽培基质由菜园土与腐熟牛粪按照 2:1 (体积比) 配制而

成,每盆装基质 5 kg,其容重为 1.26 g/cm^3 田间持水率为 27.1% (质量百分数)。每盆底部放置托盘盛装下渗的土壤重力水,盆内用地膜覆盖防止土面蒸发。

1.2 试验设计

试验因素为土壤质量含水率、空气温度、空气相对湿度和光合有效辐射量。采用四元二次正交旋转组合设计 $1/2$ 实施^[8],各因素水平及编码见表 1。因素编码组合如表 2 所示,共 23 个处理,每个处理 15 个重复。试验因素 0 水平数值的设定参照甜瓜生长最适环境,上、下限数值主要参照甜瓜响应环境的饱和点、补偿点和设施内气象数据波动范围设定。2015 年 3—9 月份,分期播种育苗,四叶一心期间选择长势一致的健壮植株定植于相同规格的花盆内。将土壤含水率按照表 2 控制在设计水平。利用人工气候室按照表 2 进行温度、相对湿度和光照处理,室

内配置空气温度、相对湿度、 CO_2 浓度和光合有效辐射量传感器,系统各环境变量由计算机自动控制和记录。处理 10 d 后测定甜瓜平均日蒸腾量及相关生理生态指标。

表 1 试验因素水平

Tab.1 Levels and codes of experimental factors

编码	试验因素			
	土壤质量	空气	空气相对	光合有效辐
	含水率	温度	湿度 $R_H/$	射量 $P_{AR}/$
	$\theta/\%$	$T/^\circ\text{C}$	%	($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)
-1.682	50.0	8.0	55.0	200.0
-1	58.1	14.5	63.1	436.6
0	70.0	24.0	75.0	850.0
1	81.9	33.5	86.9	1 236.4
1.682	90.0	40.0	95.0	1 500.0
变化间距	11.9	9.5	11.9	386.4

表 2 试验方案设计

Tab.2 Experimental design

处理序号	$\theta/\%$	$T/^\circ\text{C}$	$R_H/\%$	$P_{AR}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$	处理序号	$\theta/\%$	$T/^\circ\text{C}$	$R_H/\%$	$P_{AR}/(\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1})$
1	81.9	33.5	86.9	1 236.4	13	70.0	24.0	95.0	850.0
2	81.9	33.5	63.1	463.6	14	70.0	24.0	55.0	850.0
3	81.9	14.5	86.9	463.6	15	70.0	24.0	75.0	1 500.0
4	81.9	14.5	63.1	1 236.4	16	70.0	24.0	75.0	200.0
5	58.1	33.5	86.9	463.6	17	70.0	24.0	75.0	850.0
6	58.1	33.5	63.1	1 236.4	18	70.0	24.0	75.0	850.0
7	58.1	14.5	86.9	1 236.4	19	70.0	24.0	75.0	850.0
8	58.1	14.5	63.1	463.6	20	70.0	24.0	75.0	850.0
9	90.0	24.0	75.0	850.0	21	70.0	24.0	75.0	850.0
10	50.0	24.0	75.0	850.0	22	70.0	24.0	75.0	850.0
11	70.0	40.0	75.0	850.0	23	70.0	24.0	75.0	850.0
12	70.0	8.0	75.0	850.0					

1.3 测量指标

日蒸腾量:采用称量法计算甜瓜单株日蒸腾量。用上海友声衡器有限公司生产的精度为 0.1 g 的 BS 系列精密电子计重秤每天 08:00 根据水量平衡^[9]计算植株单位叶面积日蒸腾量($\text{g}/(\text{cm}^2\cdot\text{d})$)。

蒸腾速率和气孔导度:在每一试验植株中部选 3 片生长健壮的成熟叶片,用美国 Li-cor 公司生产的 Li-6400 型光合作用系统,按照表 2 测定不同环境因子组合下叶片气体交换参数。利用 LED 光源控制光合有效辐射强度,通过安装高压浓缩 CO_2 小钢瓶控制叶室 CO_2 浓度(摩尔比)为 $400 \mu\text{mol}/\text{mol}$,气体流速为 $400 \mu\text{mol}/\text{s}$ 。每个叶片重复测量 3 次,取平均值进行分析。

叶水势和茎水势:采用 PSYPRO 露点水势仪同步测定相同叶片的叶水势,用打孔器取叶,放入 C-52 样品室测其水势,每 5 min 记录一次数据,连续记录取平均值后作为该时刻的叶水势。茎水势测定采

用 TSUDA 等^[10]的方法。

叶片水力导度:叶片水力导度 K_{leaf} 根据光合仪测定的叶片蒸腾速率 E 和茎-叶水势差 $\Psi_{\text{stem}} - \Psi_{\text{leaf}}$ 计算^[11],即

$$K_{\text{leaf}} = \frac{E}{\Psi_{\text{stem}} - \Psi_{\text{leaf}}} \quad (1)$$

1.4 数据处理

根据四元二次正交旋转组合设计原理,采用 DPS 7.05 进行数据分析,用 Origin 8.0 进行绘图。

2 结果与分析

2.1 蒸腾模型建立

根据叶-气界面水汽扩散原理,植物蒸腾速率(T_r)可表示为叶片内外的饱和水汽压差(V_{PD})与水汽扩散阻力(r)之比^[12],即

$$T_r = \frac{V_{PD}}{r} = \frac{V_{PD}}{r_s + r_b} = \frac{V_{PD}}{\frac{1}{g_s} + \frac{1}{g_b}} \quad (2)$$

式中 r_s ——气孔阻抗 g_s ——气孔导度
 r_b ——叶片边界层阻抗
 g_b ——边界层导度

基于温室内风速接近于 0 的特点,采用陈新明等^[13]的方法,对与风速有关的空气动力学项进行修正,得到计算空气边界层的公式

$$\frac{1}{g_b} = \frac{4.72 \left(\ln \frac{Z-d}{Z_0} \right)^2}{1 + 0.54u_2} = 4.72 \left(\ln \frac{Z-d}{Z_0} \right)^2 \quad (3)$$

其中 $Z_0 = 0.13h_c$ $d = 0.64h_c$

式中 Z ——风速测量高度
 Z_0 ——地面粗糙度 d ——零平面位移
 u_2 ——2 m 高处风速
 h_c ——作物冠层高度,取 0.12 m

引用 JARVIS^[14] 非线性模型,对气孔导度进行模拟

$$g_s = g_s(P_{AR})f_1(V_{PD})f_2(T)f_3(C_{CO_2})f_4(\Psi) \quad (4)$$

式中 Ψ ——叶水势

C_{CO_2} ——二氧化碳浓度

采用双曲线形式模拟气孔导度与光合有效辐射量的关系^[15],即

$$g_s(P_{AR}) = \frac{P_{AR}}{\alpha_1 + P_{AR}} \quad (5)$$

式中 α_1 ——经验系数

采用气孔导度对叶片与空气间的水汽压差 V_{PD} 呈递减曲线的响应函数模拟二者关系^[16],即

$$f_1(V_{PD}) = \frac{1}{\alpha_2 + V_{PD}} \quad (6)$$

式中 α_2 ——经验系数

根据二次曲线关系模拟气孔导度与温度的关系^[17]

$$f_2(T) = \alpha_3 T^2 + \alpha_4 T + \alpha_5 \quad (7)$$

式中 $\alpha_3, \alpha_4, \alpha_5$ ——经验系数

CO_2 浓度对气孔导度影响显著,但其波动范围较小,本研究中其浓度维持在 $(400 \pm 50) \mu\text{mol}/\text{mol}$,为固定因子,因此 $f_3(C_{CO_2})$ 为 1。

叶水势与土壤水分状态密切相关,为了使模型中参数更容易获取,直接用土壤含水率 θ 来模拟^[18],即

$$f_4(\Psi) = \exp(\alpha_6 \theta) \quad (8)$$

式中 α_6 ——经验系数

经验系数 $\alpha_1 \sim \alpha_6$ 采用非线性最小二乘法估算。应用 SPSS 统计软件中的非线性估算,最终得到各参数估计值: $\alpha_1 = 307.8$, $\alpha_2 = -60.7$, $\alpha_3 = -1.7$, $\alpha_4 = 165.7$, $\alpha_5 = -1307$, $\alpha_6 = 0.1$ 。将式(5)~(8)代入式(4)得到气孔导度模型,将气孔导度模型

式(4)与空气边界层模型式(3)相结合代入式(2)得到蒸腾模型 ($R^2 = 0.75, P < 0.01$)。根据同期温室栽培环境下植株生长及耗水数据对基于水汽扩散原理的蒸腾模型进行检验,模拟结果的平均相对误差为 14.5%,可以较好地估算单位叶面积日蒸腾量。

2.2 环境因素对蒸腾作用的单因素效应

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,因此可对回归模型进行降维,得到单因素影响蒸腾的一元二次偏回归模型。仅考虑单一因素对因变量的影响,将分析因素以外的其他因素固定为 0 水平,降维处理得到各因素对植株蒸腾耗水的影响模型

$$\begin{cases} Y_1 = 0.153 + 0.057x_1 + 0.003x_1^2 \\ Y_2 = 0.153 + 0.096x_2 + 0.006x_2^2 \\ Y_3 = 0.153 - 0.036x_3 - 0.010x_3^2 \\ Y_4 = 0.153 + 0.025x_4 - 0.033x_4^2 \end{cases} \quad (9)$$

式中 x_1, x_2, x_3, x_4 ——土壤含水率、空气温度、相对湿度和光合有效辐射量编码值

Y_1, Y_2, Y_3, Y_4 ——蒸腾速率对土壤含水率、空气温度、相对湿度和光合有效辐射量单因素效应函数

上述单因素效应模型如图 1 所示,除相对湿度对蒸腾速率为负效应外,土壤含水率、空气温度和光合有效辐射量均表现为正效应。由于土壤含水率、空气温度对蒸腾速率影响的二次项系数均不显著,因此其单因素效应趋近于线性函数,其中蒸腾速率随土壤含水率与温度的上升而上升,表现出正相关关系。空气相对湿度的效应函数则与之相反,对蒸腾速率表现出抑制作用,而且其负效应随相对湿度的增高而增强。光合有效辐射量对蒸腾速率影响的二次项系数为极显著水平,其单因素效应函数为开口向上的抛物线函数。

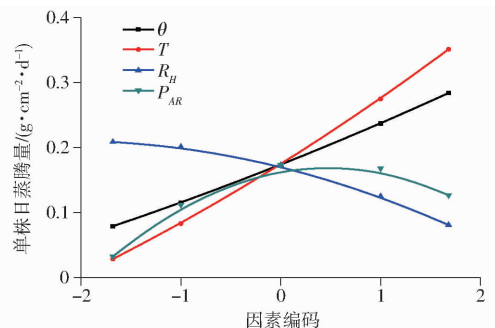


图 1 环境对蒸腾调控的单因素效应

Fig. 1 Effect of single environmental factors on transpiration

2.3 环境因素对蒸腾调控的边际效应

分别对上述单因素效应函数求导得到甜瓜蒸腾量随土壤含水率 x_1 、空气温度 x_2 、相对湿度 x_3 和光合有效辐射量 x_4 编码变化的边际函数

$$\begin{cases} Y'_1 = 0.006x_1 + 0.057 \\ Y'_2 = 0.012x_2 + 0.096 \\ Y'_3 = -0.020x_3 - 0.036 \\ Y'_4 = -0.066x_4 + 0.025 \end{cases} \quad (10)$$

式中 Y'_1 、 Y'_2 、 Y'_3 、 Y'_4 ——蒸腾速率对土壤含水率、空气温度、相对湿度和光合有效辐射量的边际效应函数

如图2所示,某一因素水平对应边际效应代表了单因素效应函数(图1)在该点的斜率,如果该点边际蒸腾为正值,表明蒸腾在该点处于增加趋势,反之则为递减趋势。图2表明,土壤含水率和温度的边际效应随编码的递增变化较平缓,且在试验编码范围内均为正效应。光辐射和空气相对湿度对蒸腾的边际效应随编码的增加呈递减趋势,在试验因素范围内,相对湿度的边际效应均为负值。边际效应方程与 X 轴相交处为最适宜编码,光辐射边际效应的最适宜编码为 0.4,是决定蒸腾对光辐射响应的临界因子水平,小于最适宜编码值,光辐射调控蒸腾的边际效应为正值,蒸腾量随着编码的增加也呈现增

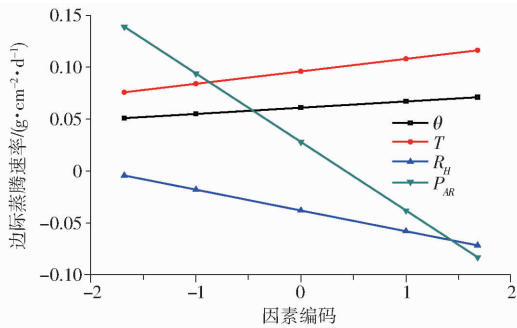


图2 环境因素对蒸腾速率的边际效应

Fig.2 Marginal effect of environmental factors on transpiration rate

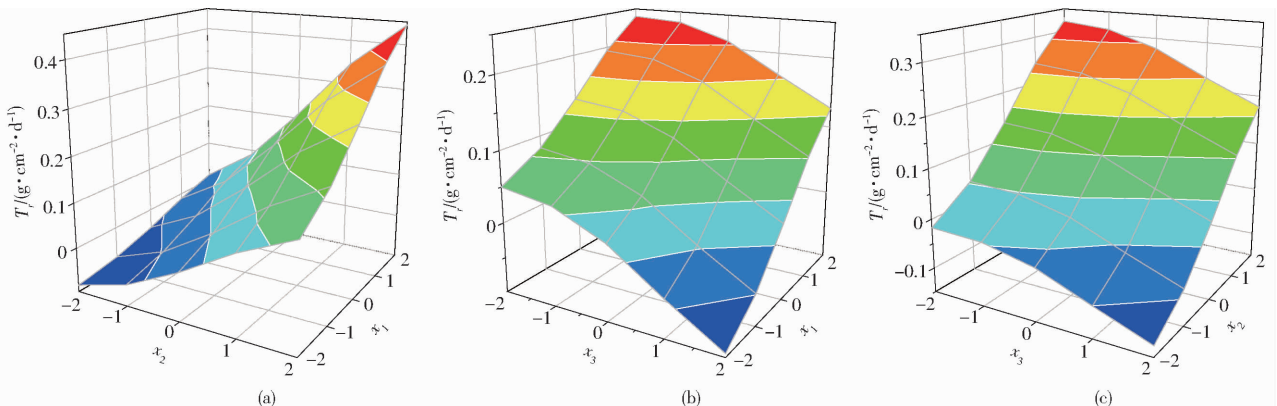


图3 环境因素调控蒸腾的耦合效应

Fig.3 Co-ordinations between environmental factors in regulating transpiration

长趋势,并于最适编码达到极值;当大于最适编码后,边际效应为负值,蒸腾量则随编码增加呈现逐渐下降趋势。

2.4 环境因素驱动和调控蒸腾的耦合效应

土壤水分与大气环境因素对蒸腾的调控效应存在交互作用,将具有交互作用的两因素之外的其他因素固定为 0 水平,可得土壤含水率与温度、土壤水分与相对湿度对蒸腾调控的耦合效应曲面分别如图 3a、3b 所示。土壤含水率与温度对蒸腾的耦合效应趋近于平滑曲面,在试验水平内两因素均对蒸腾表现为促进效应,蒸腾量随两因素水平的升高而升高。而且,当固定某一因素水平,升高另一因素水平时,蒸腾极值相应向编码升高的方向移动,说明土壤含水率与温度之间存在正交互作用,协同促进蒸腾(图 3a),即 $x_1 = 1.682, x_2 = 1.682$ 时,二者耦合作用达到极值。土壤水分与相对湿度的耦合效应为开口向下的曲面(图 3b),土壤水分对蒸腾的促进效应受到相对湿度抑制,且抑制程度随相对湿度水平的升高而更明显,即 $x_1 = 1.682, x_3 = -1.682$ 时,二者耦合作用达到极值。

大气环境因素之间对蒸腾的调控也存在交互作用,主要表现为相对湿度与空气温度间的拮抗效应:温度对蒸腾为驱动作用,相对湿度则为抑制作用,温度的驱动效应随相对湿度的升高而逐渐下降(图 3c)。即 $x_2 = 1.682, x_3 = -1.682$ 时,温度与相对湿度耦合作用达到极值。光辐射与空气温度和相对湿度对蒸腾的调控无显著交互作用。

气孔导度和叶片水力导度是植物响应大气蒸发和调控蒸腾的重要生理因素。控制其他变量为 0 水平,气孔导度和叶片水力导度对单因素变量土壤水分、温度、相对湿度和光辐射的响应如图 4 所示。气孔导度和水力导度对土壤水分、空气温度和光辐射的响应趋势相似,随着因素水平的升高,二者均逐渐升高至极值后逐渐下降,呈现单峰曲线的变化趋势。

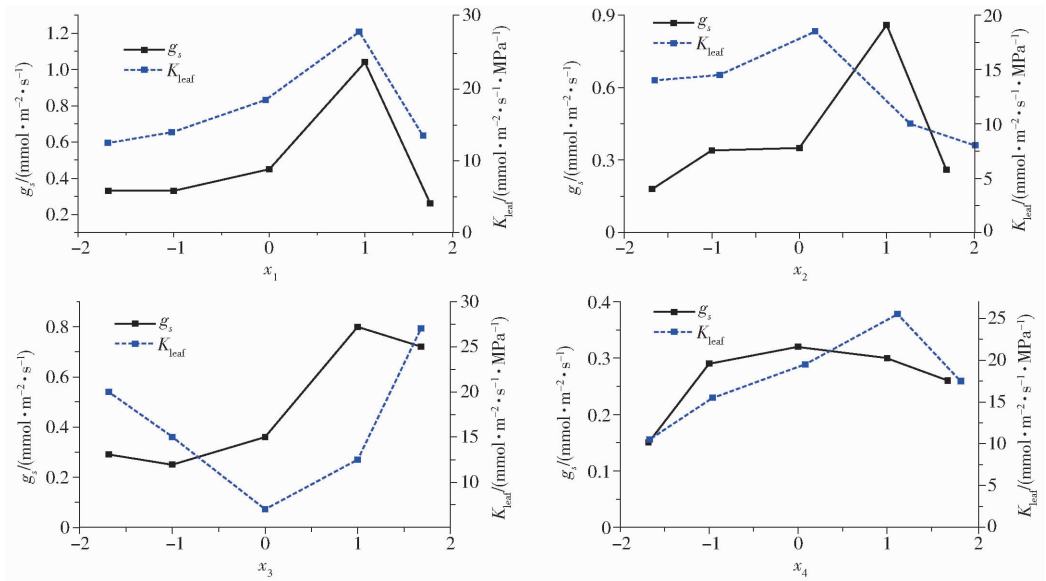


图 4 叶片气孔导度和水力导度响应环境因素的变化曲线

Fig. 4 Changing curves of stomatal and hydraulic conductance in response to environmental factors

相对湿度对水力导度的影响则呈现先下降后上升的趋势。

3 讨论

在 SPAC 系统中,气孔气态失水与植物液态供水之间存在协调和动态平衡关系,气孔导度与水力导度是植物响应环境变化过程中调控气相阻抗和液相阻抗的生物物理因子,植物水力系统对叶片水势和气孔开放具有重要决定作用。因此,植物蒸腾是水汽蒸发潜能、植物水势、土壤水分、气孔行为和水力导度综合调控的结果,如图 5 所示,因素间实线为正效应,虚线为负效应。实折线表示液态水传输,虚折线表示气态水传输。按照 SPAC 中的水流通量和力能分布理论,水分蒸腾产生能量梯度,是水分传输的驱动力^[19]。土壤含水率与土壤基质势密切相关,是决定土壤总水势的重要组成部分。土壤、大气系统势能梯度增大,根系越能从土壤中吸取水分,因此土壤含水率与蒸腾量正相关。从土壤到叶气孔腔的水流是液态流,而从气孔扩散到大气的水流过程是气态流,叶-气系统间水汽扩散主要包括液态水在叶片内汽化和扩散逸出叶片 2 个过程(图 5)。叶片周围微气象环境因素决定了液态水变为水蒸气所需能量及水汽压梯度。光辐射是蒸腾所需能量来源,温度升高则水汽压梯度升高,因此温度与光辐射对蒸腾表现为驱动作用。当空气温度和光辐射升高时,水汽蒸发潜能增大,气孔导度和水力导度相应升高,对蒸腾表现为促进作用。当水汽蒸发潜能增大到一定程度时,植物为防止过度失水,水力导度和气孔导度成为蒸腾限制因素。本研究中温度对蒸腾的单因素效应为线性函数,而光辐射的单因素效应为开口

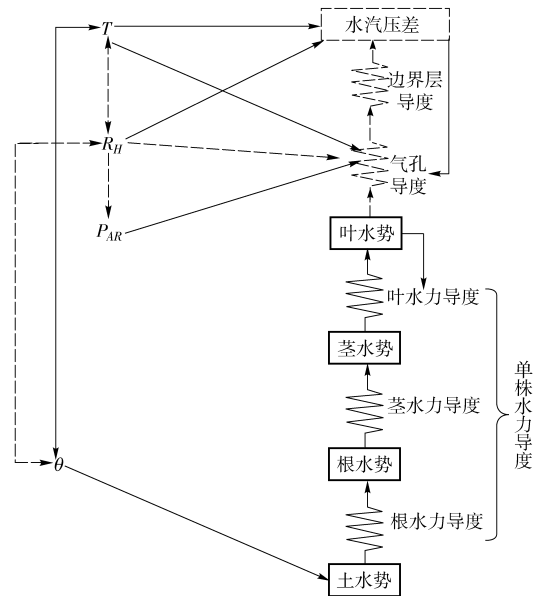


图 5 土壤和大气环境因素驱动和调控蒸腾的耦合效应

Fig. 5 Coupled effect of soil and environmental factors on driving and regulating transpiration

向下的二次函数,说明当温度超过最适范围时,虽然气孔导度降低导致水分运输阻力增大,但水汽压驱动力增加的幅度更大,因而蒸腾速率仍然会升高。在光辐射升高过程中,对水汽扩散的驱动力影响不大,气孔应对强光时自我保护,气孔导度下降,水流阻力增加幅度大于驱动力,因而蒸腾速率下降。本研究中,相对湿度对蒸腾调控的前馈和反馈机制与温度和光辐射存在较大差异,空气相对湿度与水汽压梯度呈负相关关系;空气湿度越小,水汽压梯度越大,叶片内水分向外扩散速度越快。相对湿度对甜瓜蒸腾的单因素效应为负斜率线性函数,相对湿度较小时虽然气孔阻力较大,但蒸腾仍然维持在较高水平,说明大气蒸发潜能为决定蒸腾速率的主导因

素。与以往研究中叶片气孔导度与水力导度协同调控蒸腾^[20-23]的结论不同,本研究中,相对湿度较低时气孔导度较小但叶片水力导度维持在较高水平上,二者为相互拮抗的耦合效应。主要原因可能是试验植物生物学特性及所处环境不同:在低湿度条件下,叶片蒸腾速率较高,为保证充分的液态水供应并维持叶片适宜水分状态,叶片水力导度维持在较高水平,从而保证茎叶系统水分平衡。SPAC系统为物理上的连续体,叶气界面气孔阻力增大与叶片内水力阻力减小看似为矛盾的过程,实际体现了植物灵活应对环境变化的策略,维持液态供水能力与气态失水强度处于协调或平衡状态。气孔导度与水力导度在调控蒸腾过程中的耦合效应因环境而异,很难简单以协同或拮抗描述其机理过程。本试验未对SPAC系统中各个链环的相互反馈关系以及外界环境条件对连续体内水分能量和水流阻力的影响进行深入研究,限制了对植物-水分-环境研究中的力能关系的深刻认识。探究SPAC各段阻力如何连续反馈响应环境变化并调控蒸腾有利于加深对植物蒸腾的完整理解与描述,是下一步的研究重点。

土壤水分与气象环境因子处于不同界面,而且介质不同,但仍表现出耦合效应。土壤水分与空气温度、相对湿度的耦合效应主要体现在调控土壤-大气水势梯度的过程。土壤含水率升高,基质势升高,忽略重力势作用,土壤水分能态升高。根据大气水势计算^[24]

$$\Psi_a = \frac{RT_k}{V_w} \ln R_H \quad (11)$$

式中 V_w ——水的偏摩尔体积,取 $1.8 \times 10^{-5} \text{ m}^3/\text{mol}$

R ——普适气体常数,取 $8.31 \text{ Pa}/(\text{m}^3 \cdot \text{mol} \cdot \text{K})$

T_k ——空气绝对温度

空气温度和相对湿度直接决定大气水势,升高温度导致空气水势降低。当同时升高土壤含水率和空气温度时,土壤水势增大而空气水势降低,土壤-大气水势差增大,植株从土壤中吸水并蒸散至空气中的驱动力增大,因此土壤含水率和空气温度对蒸腾表现出协同促进的耦合效应。大气水势随空气相对湿度的升高而升高,虽然土壤水势增加,但土壤-大气驱动力增加幅度会被相对湿度所抵消,因此,土壤水分对蒸腾的促进效应随相对湿度水平的升高而受到抑制(图5)。气象环境因素之间对蒸腾调控的耦合效应主要是基于叶-气界面生物物理过程,叶-气间水汽压梯度和气孔阻力是重要生理生态因素。叶-气间水汽压梯度是水汽扩散的主导因素,根据水

汽压亏缺计算公式^[25]

$$V_{pd} = a \exp\left(\frac{bT}{T+c}\right) (1 - R_H) \quad (12)$$

其中, $a = 0.611 \text{ kPa}$, $b = 17.502$, $c = 240.97^\circ\text{C}$ 。温度与相对湿度对水汽压亏缺分别呈现促进和抑制效应,因此二者耦合效应曲面开口向下,温度对蒸腾的促进效应被相对湿度抑制。

本研究基于人工模拟控制环境,与作物实际生长的自然环境存在较大差异。在作物生长的温室环境中,这种稳定状态是不存在的,各环境因子的日变化进程均呈现剧烈的波动趋势,植物气孔对环境波动的响应具有迟滞性的特点^[26-27],导致瞬时尺度上植物气孔导度、水力导度和蒸腾速率对环境波动的响应不同步^[28],模拟环境下蒸腾的驱动与调控机理仍难以应用于温室栽培环境。此外,作物蒸腾存在叶片、单株、群体的空间尺度和瞬时、时、日、月等时间尺度,各环境因子对作物蒸腾的调控具有时间和空间尺度效应,不同尺度水平上的蒸腾响应环境因子的机理也存在较大差异^[29-30]。本研究未开展从作物个体水平向群体水平上耗水特性提升的研究。相对于传统大田栽培,温室内由作物个体水平向群体水平的提升难度更大,考虑因素也更加复杂,但对于温室作物水分的科学管理具有重要的现实意义和作用。

4 结论

(1) 基于气孔行为和水汽扩散原理建立了环境因子驱动的甜瓜蒸腾模型,机理意义深刻。模拟结果表明,预测精度良好。

(2) 除相对湿度外,土壤含水率、空气温度和光辐射均对蒸腾具有促进作用,土壤含水率和空气温度的单因素效应相似,随因素水平增加,蒸腾量线性升高;光辐射驱动蒸腾的单因素效应为开口向下的二次函数,当因素水平大于阈值后,光辐射对蒸腾为抑制作用。

(3) 除光辐射量之外,其他环境因素在驱动和调控蒸腾过程中均存在着密切耦合和反馈效应:土壤水分与温度对蒸腾的耦合效应趋近于平滑曲面,蒸腾量随两因素水平的升高而升高,在试验水平内两因素对蒸腾表现为协同促进效应;空气相对湿度的增加减弱了水汽扩散驱动力,进而抑制了温度和土壤水分对蒸腾的驱动作用,且这种抑制作用随相对湿度因素水平的升高而更明显。

参 考 文 献

- 1 QIU R, SONG J, DU T, et al. Response of evapotranspiration and yield to planting density of solar greenhouse grown tomato in northwest China [J]. *Agricultural Water Management*, 2013, 130(4): 44 – 51.
- 2 张大龙, 常毅博, 李建明, 等. 大棚甜瓜蒸腾规律及其影响因子[J]. *生态学报*, 2014, 34(4): 953 – 962.
ZHANG Dalong, CHANG Yibo, LI Jianming, et al. The critical factors of transpiration on muskmelon in plastic greenhouse [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, 34(4): 953 – 962. (in Chinese)
- 3 GÁZQUEZ J C, LÓPEZ J C, BAEZA E, et al. Effects of vapour pressure deficit and radiation on the transpiration rate of a greenhouse sweet pepper crop [J]. *Acta Horticulturae*, 2008, 797: 259 – 265.
- 4 SHIN J H, AHN T I, SON J E. Modeling of transpiration of paprika (*Capsicum annuum* L.) plants based on radiation and leaf area index in soilless culture [J]. *Horticulture, Environment, and Biotechnology*, 2011, 52(3): 265 – 269.
- 5 ZHANG D, ZHANG Z, LI J, et al. Regulation of vapor pressure deficit by greenhouse micro-fog systems improved growth and productivity of tomato via enhancing photosynthesis during summer season [J]. *PLOS ONE*, 2015, 10(7): e0133919.
- 6 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 and Environment*, 2002, 25(11): 1373 – 1381.
- 7 DOMEK 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 and Environment*, 2009, 32(8): 980 – 991.
- 8 任露泉. 试验优化设计与分析[M]. 北京: 高等教育出版社, 2003.
- 9 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)
- 10 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.
- 11 SACK L, MELCHER P J, ZWIENIECKI M A, et al. The hydraulic conductance of the angiosperm leaf lamina: a comparison of three measurement methods [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2002, 53(378): 2177 – 2184.
- 12 康绍忠. 农业水土工程概论[M]. 北京: 中国农业出版社, 2007.
- 13 陈新明, 蔡焕杰, 李红星, 等. 温室大棚内作物蒸发蒸腾量计算[J]. *应用生态学报*, 2007, 18(2): 317 – 321.
CHEN Xinming, CAI Huanjie, LI Hongxing, et al. Calculation of crop evapotranspiration in greenhouse [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18(2): 317 – 321. (in Chinese)
- 14 JARVIS P G. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 1976, 273: 593 – 610.
- 15 JOON K, SHASHI B V. Modeling canopy stomatal conductance in a temperature grassland ecosystem [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1991, 55(1 – 2): 149 – 166.
- 16 TURNER N C, SCHULZE E D, GOLLAN T. The response of stomatal and leaf gas exchange to vapor pressure deficits and soil water content in the mesophytic herbaceous species *Helianthus annuus* [J]. *Oecologia*, 1985, 65(3): 348 – 355.
- 17 HOFSTRA G, HESKETH J D. The effect of temperature on stomatal aperture in different species [J]. *Canadian Journal of Botany*, 1969, 47(8): 1307 – 1310.
- 18 彭世彰, 庞桂斌, 徐俊增, 等. 节水灌溉条件下水稻气孔导度模型的改进[J]. *农业工程学报*, 2009, 25(4): 19 – 23.
PENG Shizhang, PANG Guibin, XU Junzeng, et al. Improvement of stomatal conductance models of rice under water saving irrigation treatment [J]. *Transactions of the CSAE*, 2009, 25(4): 19 – 23. (in Chinese)
- 19 景卫华, 贾忠华, 罗纨. 总水势概念的定义、计算及应用条件[J]. *农业工程学报*, 2008, 24(2): 27 – 32.
JING Weihua, JIA Zhonghua, LUO Wan. Definition, calculation and application of total water potential [J]. *Transactions of the CSAE*, 2008, 24(2): 27 – 32. (in Chinese)
- 20 SIMONIN K A, BURNS E, CHOAT B, et al. Increasing leaf hydraulic conductance with transpiration rate minimizes the water potential drawdown from stem to leaf [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(5): 1303 – 1315.
- 21 MEINZER F C. Co-ordination of vapour and liquid phase water transport properties in plants [J]. *Plant Cell and Environment*, 2002, 25(2): 265 – 274.
- 22 BRODRIBB T J, JORDAN G J. Internal coordination between hydraulics and stomatal control in leaves [J]. *Plant Cell and Environment*, 2008, 31(11): 1557 – 1564.
- 23 SCHYMANSKI S J, OR D, ZWIENIECKI M A. Stomatal control and leaf thermal and hydraulic capacitances under rapid environmental fluctuations [J]. *PLOS ONE*, 2013, 8(1): e54231.
- 24 KARMER P J. Water relations of plants [M]. New York: Academic Press, 1983: 19 – 20.
- 25 XIONG D, YU T, TONG Z, et al. Leaf hydraulic conductance is coordinated with leaf morpho-anatomical traits and nitrogen status in the genus *Oryza* [J]. *Journal of Experimental Botany*, 2015, 66(3): 741 – 748.
- 26 RAMOS A M T, PRADO C P C. Role of hysteresis in stomatal aperture dynamics [J]. *Physical Review E*, 2013, 87(1): 347 – 360.
- 27 HETHERINGTON A M, WOODWARD F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change [J]. *Nature*, 2003, 424(6951): 901 – 908.

- 7 马从国, 赵德安, 王建国, 等. 基于无线传感器网络的水产养殖池塘溶解氧智能监控系统[J/OL]. 农业工程学报, 2015, 31(7):193-200. http://www.tcsae.org/nygxcb/ch/reader/view_abstract.aspx?file_no=20150728. DOI: 10.3969/j.issn.1002-6819.2015.07.028.
MA Congguo, ZHAO Dean, WANG Jianguo, et al. Intelligent monitoring system for aquaculture dissolved oxygen in pond based on wireless sensor network[J/OL]. Transactions of the CSAE, 2015, 31(7):193-200. (in Chinese)
- 8 何勇, 聂鹏程, 刘飞. 农业物联网与传感仪器研究进展[J/OL]. 农业机械学报, 2013, 44(10):216-226. http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view_abstract.aspx?flag=1&file_no=20131035&journal_id=jcsam. DOI:10.6041/j.issn.1000-1298.2013.10.035.
HE Yong, NIE Pengcheng, LIU Fei. Advancement and trend of internet of things in agriculture and sensing instrument[J/OL]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2013, 44(10):216-226. (in Chinese)
- 9 葛文杰, 赵春江. 农业物联网研究与应用现状及发展对策研究[J/OL]. 农业机械学报, 2014, 45(7):222-230. http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view_abstract.aspx?flag=1&file_no=20140735&journal_id=jcsam. DOI:10.6041/j.issn.1000-1298.2014.07.035.
GE Wenjie, ZHAO Chunjiang. State-of-the-art and developing strategies of agricultural internet of things[J/OL]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2014, 45(7):222-230. (in Chinese)
- 10 阎晓军, 王维瑞, 梁建平. 北京市设施农业物联网应用模式构建[J]. 农业工程学报, 2012, 28(4):149-154.
YAN Xiaojun, WANG Weirui, LIANG Jianping. Application mode construction of internet of things(IOT) for facility agriculture in Beijing[J]. Transactions of the CSAE, 2012, 28(4):149-154. (in Chinese)
- 11 朱会霞, 王福林, 索瑞霞. 物联网在中国现代农业中的应用[J]. 中国农学通报, 2011, 27:310-314.
ZHU Huixia, WANG Fulin, SUO Ruixia. The application of the internet of things in China modern agriculture [J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2011, 27:310-314. (in Chinese)
- 12 马华东, 袁培燕, 赵东. 移动机会网络路由问题研究进展[J/OL]. 软件学报, 2015, 26(3):600-616. <http://www.jos.org.cn/1000-9825/4741.htm>. DOI:10.13328/j.cnki.jos.004741.
MA Huadong, YUAN Peiyan, ZHAO Dong. Research progress on routing problem in mobile opportunistic networks [J/OL]. Journal of Software, 2015, 26(3):600-616. (in Chinese)
- 13 熊永平, 孙利民, 牛建伟, 等. 机会网络[J]. 软件学报, 2009, 20(1):124-137.
XIONG Yongping, SUN Limin, NIU Jianwei, et al. Opportunistic networks[J]. Journal of Software, 2009, 20(1):124-137. (in Chinese)
- 14 HUANG C M, LAN K, TSAI C Z. A survey of opportunistic networks [C] // 22nd International Conference on Advanced Information Networking and Applications-Workshops, 2008. AINAW 2008, 2008: 1672-1677.
- 15 JUANG P, OKI H, WANG Y, et al. Energy-efficient computing for wildlife tracking: design tradeoffs and early experiences with ZebraNet[J]. ACM Sigplan Notices, 2002, 37(10):96-107.
- 16 SMALL T, HAAS Z J. The shared wireless infostation model: a new ad hoc networking paradigm (or where there is a whale, there is a way) [C] // Proceedings of the 4th ACM International Symposium on Mobile ad Hoc Networking & Computing, 2003: 233-244.
- 17 PENTLAND A S, FLETCHER R, HASSON A. Daknet: Rethinking connectivity in developing nations[J]. Computer, 2004, 37(1):78-83.
- 18 DORIA A. Providing connectivity to the saami nomadic community [C] // Proceedings of 2nd International Conference on Open Collaborative Design for Sustainable Innovation, 2002.
- 19 FALL K R. A delay-tolerant network architecture for challenged internets [C] // Proceedings of the 2003 Conference on Applications, Technologies, Architectures, and Protocols for Computer Communications, 2003:27-34.
- 20 FALL K, FARRELL S. DTN: an architectural retrospective[J]. IEEE Journal on Selected Areas in Communications, 2008, 26(5):828-836.

(上接第 239 页)

- 28 LAWSON T, BLATT M R. Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency [J]. Plant Physiology, 2014, 164(4):1556-1570.
- 29 刘春伟, 邱让建, 王振昌, 等. 基于液流量的苹果树蒸腾量模拟[J/OL]. 农业机械学报, 2016, 47(2):105-112. http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view_abstract.aspx?file_no=20160215&flag=1. DOI:10.6041/j.issn.1000-1298.2016.02.015.
LIU Chunwei, QIU Rangjian, WANG Zhenchang, et al. Transpiration modeling of apple trees based on sap flow measurements[J/OL]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2016, 47(2):105-112. (in Chinese)
- 30 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/OL]. 农业机械学报, 2015, 46(11):137-144. http://www.j-csam.org/jcsam/ch/reader/view_abstract.aspx?file_no=20151119&flag=1. DOI:10.6041/j.issn.1000-1298.2015.11.019.
ZHANG Dalong, ZHANG Zhongdian, LI Jianming. Co-ordination of environmental factors in driving and regulating transpiration rate of greenhouse grown muskmelon[J/OL]. Transactions of the Chinese Society for Agricultural Machinery, 2015, 46(11):137-144. (in Chinese)