

苹果叶片气体交换日变化动态模拟

高照全^{1,2}, 李天红^{1,*}, 张显川³

(1. 中国农业大学农学与生物技术学院/北京市果树逆境生理与分子生物学实验室, 北京 100193;

2. 北京农业职业学院, 北京 102442; 3. 北京日川河果树研究开发中心, 北京 102200)

摘要:根据苹果叶片气体交换模型可模拟不同小气候条件下光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和水分利用效率(WUE)的日变化。 P_n 和 G_s 在晴天呈现出不对称双峰曲线:上午增加,约8:00前后达到最大值,然后下降,到16:00左右时再升高到第2个峰值,最后再下降。 T_r 晴天的日变化与 P_n 和 G_s 相似,在晴天呈“n”字形曲线,但是 T_r 的午休现象较 P_n 和 G_s 轻,并且最大值出现在午后。晴天时 WUE 在太阳出来不久就达到了最大值,并迅速下降到一个比较稳定的水平,傍晚前后降到0。模型模拟表明气体交换的日变化主要是由太阳辐射驱动的,而午休现象主要是由叶水势和湿度的减少引起。根据在富士苹果园观测数据(*Malus pumila* Mill. Fuji; 北纬40°13', 东经116°13', 海拔79 m)对模型进行了验证。结果表明在不同的有效光合辐射、温度、湿度和CO₂浓度下 P_n 的观测值和模拟值非常吻合,树冠上层叶片 P_n 和 G_s 日变化的实测值和模拟值也基本一致。 T_r 的模拟值略有高估,可能是由叶片的相互遮荫及 P_n 和有效光合辐射之间的非线性关系引起。

关键词:气体交换;日变化;模型验证;苹果;叶片

The dynamic diurnal simulation of gas exchange in apple leaves

GAO Zhaoquan^{1,2}, LI Tianhong^{1,*}, ZHANG Xianchuan³

1 College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University/Laboratory of Stress Physiology and Molecular Biology for Tree Fruits, Beijing 100193, China

2 Beijing Agricultural Vocation College, Beijing 102442, China

3 Richuanhe Pomological Research & Development Center, Beijing 102200, China

Abstract: The diurnal responses of photosynthetic rates (P_n), stomatal conductance (G_s), transpiration rates (T_r) and water use efficiency (WUE) to the daily march of microclimatic conditions were simulated by the coupled model of apple leaves gas exchange. Values of P_n and G_s increased in the morning, reached a maximum about 8:00 AM, decreased to lower values in the midday, recovered to the second maximum about 4:00 PM, and decreased in late afternoon, creating an asymmetrical double-peak curve on sunny days. The diurnal change of T_r was similar to that of P_n and G_s , following “n” shape curves on clear days, reached the maximum after midday. But the midday depressions of P_n and G_s were more strongly expressed than T_r . On clear days, the peak of WUE was reached early after sunrise; it then decreased to a stable level maintained through most of the day until falling to zero at sunset. The mathematical simulation showed the diurnal course of gas exchange was driven mainly by radiation and midday depressions mostly caused by the reduction of leaf water potential and relative humidity. These established models were tested by the observation data in an apple (*Malus pumila* Mill. ‘Fuji’) orchard (latitude 40°13' north, longitude 116°13' east, altitude 79 m). There was a satisfactory correspondence between measured and simulated values of P_n in different photosynthetically active radiation (PAR), air relative humidity (RH), air temperature (T_a), air CO₂ concentration. The diurnal variations of P_n and G_s in upper layers of canopy, compared with the model predictions, showed a good general agreement. Only a slight overestimation of T_r was in our study,

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30871696);国家新世纪人才支持计划资助项目(NCET-0600108);国家“十一五”支撑计划资助项目(2007BAD36B02);甘肃省发改委资助项目(ZT06-01)

收稿日期:2009-01-15; 修订日期:2009-03-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lith@cau.edu.cn

which might be caused by leaves shading and non-linear relationship between P_n and PAR .

Key Words: gas exchange; diurnal variations; model test; apple; leaf

光合作用和蒸腾作用是影响植物生长发育最重要的生理进程,也是影响作物产量和品质的主要因素^[1-4]。研究作物光合和蒸腾进程的日变化可了解作物光合和蒸腾在一天或某个生长季的总量变化,对于确定作物产量和合理灌水有十分重要的意义^[5-6]。另外通过日变化模拟也可估计在不同环境因子综合作用下光合和蒸腾的变化规律,确定环境因子,及光合-气孔-蒸腾之间的内在联系。苹果是我国种植面积和产量最大的果树树种,通过系统研究苹果的光合和蒸腾特性,对于苹果种植密度的确定、树形选择、修剪管理、定量灌溉等都有十分重要的理论指导作用^[7]。另外任何数学模型都需要进行验证,来判断模型的优劣,并对模型或参数进行必要的修订。本文的主要目的就是利用苹果叶片的光合-气孔-蒸腾耦合模型来模拟苹果叶片气体交换的日变化,并对该模型进行系统验证。

1 材料与方法

试验于2006年到2008年在富士苹果园(*Malus pumila* Mill. 'Fuji')中进行,果园位于北京市昌平区十三陵农场(北纬40°13',东经116°13',海拔79 m),定植于1985年,株行距3m×5m。叶片气孔导度由AP4气孔计(AP4, Delta-T, Cambridge, UK)测定,净光合速率用便携式光合系统LI 6400(LI 6400; LI-COR, Inc., Lincoln, NE, USA)测定。测气孔导度和光合时在苹果冠层外围随机选取阳生大叶进行测定。时间选择在每年的6—8月,所有叶片光合和气孔参数都选用晴天上午的数据来拟合。利用C₃植物生化模型^[8],Bell等^[9]提出的气孔导度模型,冠层蒸腾Penman-Monteith公式和水分在果树体内传输的阻力模型^[10]来构建苹果叶片光合-气孔-蒸腾耦合模型,水分利用效率根据光合速率和蒸腾速率的比值确定。根据2007年6月15—20日对苹果上层叶片的实测值和模拟值来验证相关模型及其参数,其中模型所需要输入的气象数据都来自于仪器记录。

根据补偿式热脉冲技术测定树干基部茎流^[11],根据茎流数据和耦合模型模拟值来验证蒸腾模型。叶片水势用SCHOLLANDER水势仪测定。试验结束后用称重法求出15株试验树的叶面积,并随机选出3%重量的叶片用叶面积仪测出它的总面积。在试验树附近有一个小型气象站每30min记录一次辐射(R_a)、风速(u)、大气温度(T_a)和相对湿度(RH)数据。这些装置位于树冠中部,距地面1.5m处,其中风速传感器离地面2m。根据2007年6月15—20日的气象数据和耦合模型来计算光合、蒸腾的日变化,根据模拟结果作图。计算蒸腾时所用的光合是采用随机取样的方法对全树冠的叶片进行随机测定,并用相应时刻的平均值来计算蒸腾的日变化,同时CO₂浓度的日变化也来自于光合仪。假定辐射的70%被树冠吸收,其中约10%被反射到大气中,20%漏射到地面。

2 结果与分析

2.1 气象数据日变化

2007年6月15日到20日的气象数据日变化见图1,6月15—17日为晴天,18—20日为阴天。晴天 R_a 和 T_a 的峰值约为800W m⁻²和32℃。在一天当中 R_a 的增加和减少以中午为界前后对称, T_a 的变化紧随 R_a ,滞后2h。 RH 的变化主要依赖于温度变化。CO₂浓度在晴天呈现“U”形曲线,白天的减少主要是由冠层对CO₂的吸收造成。

2.2 叶片气体交换进程日变化

构建叶片气体交换模型的主要目的之一就是模拟现实环境中模型对小气候因子日变化的响应。苹果上层叶片单叶的光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和水分利用效率(WUE)日变化的模拟结果可见图2。晴天上层叶片 P_n 和 G_s 的日变化都呈双峰曲线,并且最大峰值都出现在上午,其中 P_n 在晴天的最大峰值出现在8:00到9:00之间,而 G_s 出现在7:30到8:30(图2A、B),其峰值分别为14.5μmol·m⁻²·s⁻¹和240

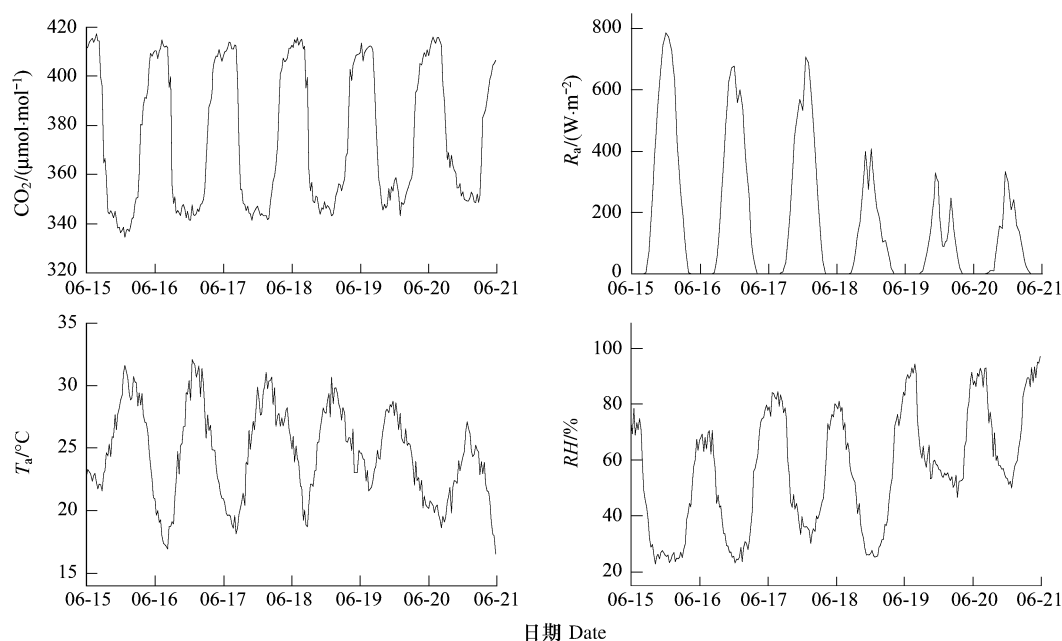


图1 2007年6月15—20日苹果园中二氧化碳浓度 $c(\text{CO}_2)$ 、太阳辐射(R_d)、空气温度(T_a)、空气湿度(RH)日变化

Fig. 1 The diurnal variation of CO_2 concentration (CO_2), radiation (R_d), air temperature (T_a), air relative humidity (RH) in apple orchard from June 14th to 20th in 2007

$\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。在阴天 P_n 和 G_s 不规则的波动主要与辐射有关。

T_r 在晴天从 9:00 到 16:00 都维持一个比较稳定的数值,在午后还略有升高(图 2C),最大值为 $4 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右。而气孔则存在明显的午休现象,在 13:30 到 14:00 达到低谷。这种差异主要是因为温度对 T_r 也有显著影响,并且在午后达到最大值,温度和 G_s 之间的交互作用造成了 T_r 的这种变化趋势。与 P_n 和 G_s 相似, WUE 晴天的日变化也有两个峰值(图 2A, B, D),最大值出现在 7:00 左右,这与早上湿度高、温度低有关。由于光合和蒸腾速率都随辐射的增加而增加, WUE 下午的峰值并不明显,实际上在晴天的 8:00 以后一直到 17:00 WUE 都保持一个相对稳定的数值(图 2D)。

中午光合的“午休”现象主要是由气孔部分关闭引起的,而中午气孔的部分关闭主要与相对湿度和叶片水势有关,气孔降低时减少了叶片的光合和蒸腾速率。不过辐射、温度和饱和水汽压差也是叶片光合和蒸腾的主要影响因子,所以晴天叶片的光合和蒸腾“午休”现象不如气孔显著。晴天全天单位面积的上层叶片大概能够固定 500mmol 的 CO_2 ,蒸发掉 150mol 的 H_2O ,由于本研究没有考虑叶片的相互遮荫,实际上整个冠层叶片的平均光合和蒸腾要比这个数值小。在阴天,云层降低了辐射和温度,同时空气湿度显著增加,造成 P_n 减少 40% 左右, T_r 减少 55% 左右,因此叶片 WUE 能够增加 30% 以上。就下层叶片而言得到的辐射更少,光合和蒸腾速率会更低。

2.3 模型验证

不同 PAR 、 T_a 、 CO_2 浓度和 RH 条件下 P_n 实测值和模拟值的相关关系可见图 3,可看出它们的相关性非常好,线性回归系数和 R 值都接近于 1。同时测定了晴天苹果树冠上层叶片 P_n 的日变化,并用光合仪数据对测定值进行了数值模拟,结果表明两者之间的吻合也较好(图 4A),这说明该模型可以用来模拟不同小气候条件下苹果叶片的光合速率和光合速率的日变化。

对大田苹果叶片气孔导度的日变化进行了验证(图 4B)。苹果树冠上层叶片 G_s 的实测值(Y)和模拟值(X)关系可表述为: $Y = 1.0623X (R^2 = 0.5510, N = 201)$ 。苹果树冠蒸腾速率的实测值和模拟值的关系可见图 5,其中实测值采用的是主干基部的茎流,模拟值所用气孔导度来自气孔计对整个冠层的随机取样。由于没有

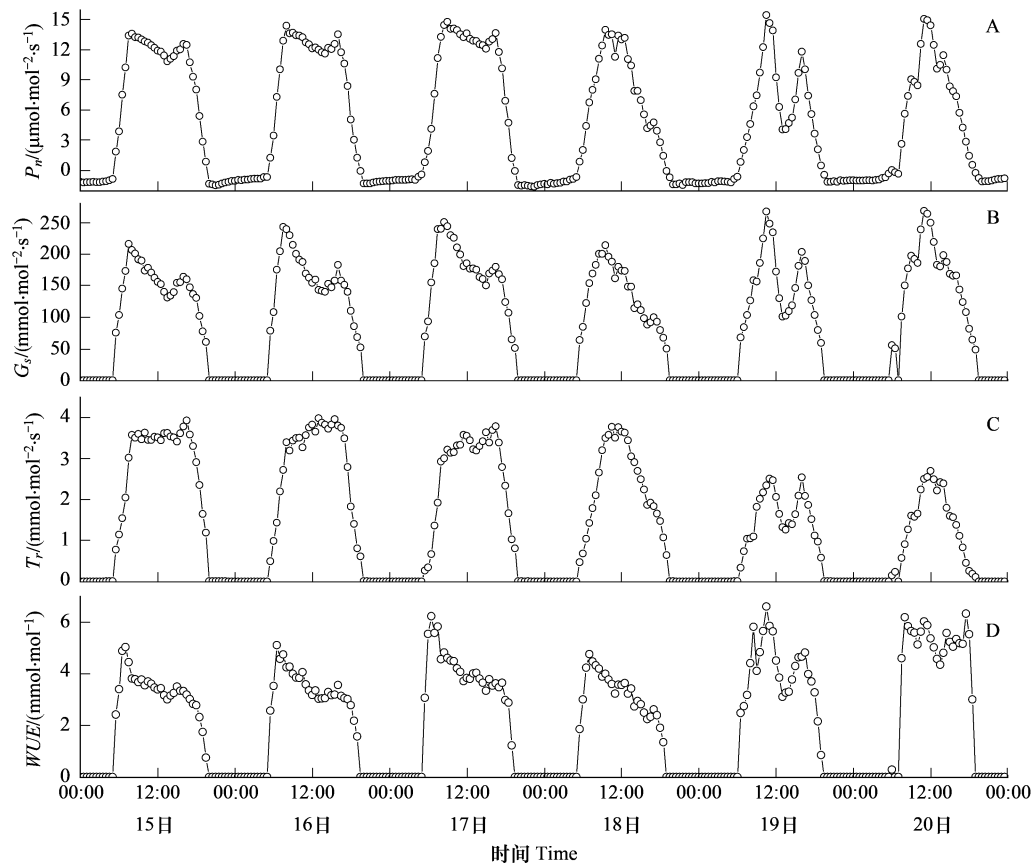


图2 苹果树冠上层叶片光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、蒸腾速率(T_r)和水分利用效率(WUE)日变化(2007年6月15—20日)

Fig. 2 The diurnal variation of leaf photosynthetic rates (P_n), stomatal conductance (G_s), leaf transpiration rates (T_r) and water use efficiency (WUE) in upper apple canopy from June 15th to 20th in 2007

考虑树冠下层和内膛叶片与上层大叶光合特性的不同,所以模拟的蒸腾值比实测值偏大 15% 左右。

3 讨论

根据光合-气孔-蒸腾耦合模型模拟出了苹果叶片 P_n 、 G_s 、 T_r 和 WUE 的日变化,验证结果表明模拟结果和实测值比较吻合,说明模型的结构和参数是可行的。与前人的模型相比^[2,12-13]该模型不但将光合与蒸腾过程耦合到一块,还在气孔模型中耦合了对叶片水势的响应,可以更加准确地模拟叶片气体交换进程,并可以此为基础建立冠层气体交换模型。从光合蒸腾日变化的趋势(图2)可看出,其变化节律主要还是随辐射的波动而波动。空气温度的变化是由辐射变化引起的,一般比辐射滞后 2h。由于绝对湿度一般是常数,相对湿度的变化又是由温度的变化所控制,所以辐射是影响叶片 P_n 、 G_s 、 T_r 和 WUE 的主要因子。Irmak 等^[14]研究认为仅辐射一项的变化就能解释气孔导度变化的 85%。另外,Penman-Monteith 公式可分为辐射项和动力项^[15-16],冠层蒸腾的大小主要取决于动力项(一般超过总蒸腾的 80%),而气孔导度又是影响动力项的主要因素,因此辐射也是蒸腾的主要影响因子。

苹果上层叶片 P_n 、 G_s 晴天日变化的最大峰值出现在 9:00 之前(图2A、B),主要是因为叶片位于树冠上层,能够充分的接收阳光,9:00 之前叶片的光照就达到了光饱和点。对于下层的叶片来说由于受叶片遮荫的影响峰值出现的晚,严重时可能到晴天的中午也不能达到光饱和点,所以对于冠层来说其峰值出现的时间要更接近于中午^[7]。同样由于内膛和下层叶片光照不足,它们的在一天之内同化的 CO_2 和蒸腾的 H_2O 也远少于上层大叶,分别只相当于其数值的 1/3 和 1/2 左右。另外上层叶片的最大光合速率也比下层叶片高 2 到 4 倍^[17-18]。模拟结果还表明 P_n 、 G_s 和 WUE 在晴天都有明显的“午休”现象(图2A、B、D), T_r 在中午前后也不随

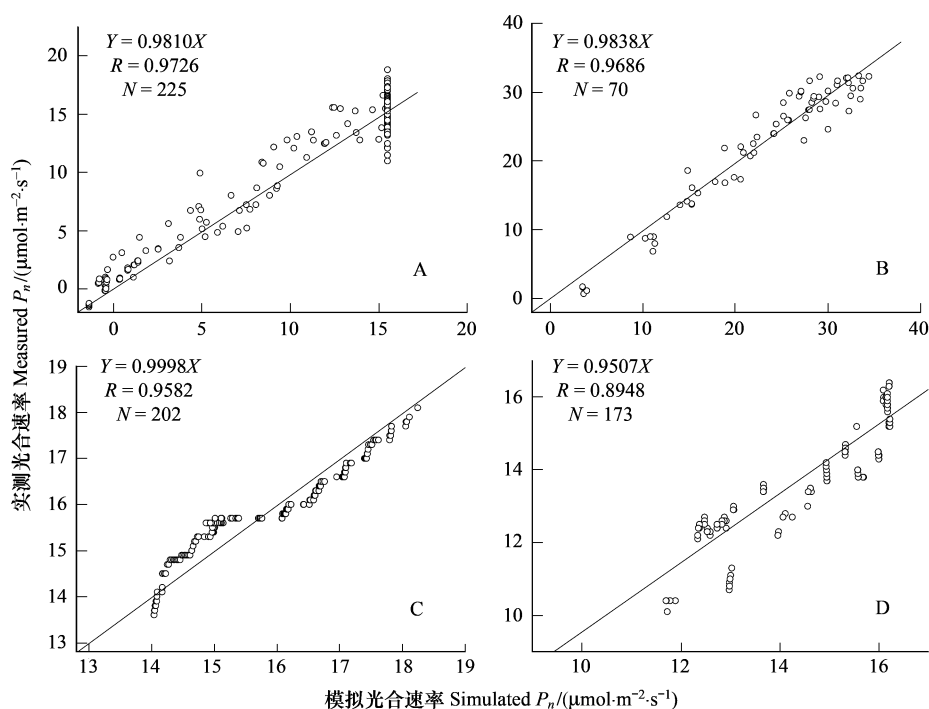


图3 不同 PAR (A)、二氧化碳浓度(B)、空气湿度(C)和温度(D)下苹果叶片光合速率(P_n)实测值和模拟值关系

Fig. 3 The relationship between measured and simulated photosynthetic rates (P_n) of apple leaves under different PAR (A), CO_2 concentration (B), air relative humidity (C) and temperature (D)

PAR 的变动范围为 0 到 $1800 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, T_a 为 5 到 40°C , $c(\text{CO}_2)$ 为 50 到 $1000 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, RH 为 5% 到 95%. 各自的标准值分别是 $PAR = 1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $RH = 50\%$, $T_a = 25^\circ\text{C}$, $c(\text{CO}_2) = 360 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, $\Psi_l = -1.5 \text{ MPa}$. 叶片光合模型的参数是在 2006—2008 年通过气体交换数据由苹果树上的阳生大叶确定(图中圆圈为实测和模拟值,实线为线性回归曲线, N 为样本数量,下同)

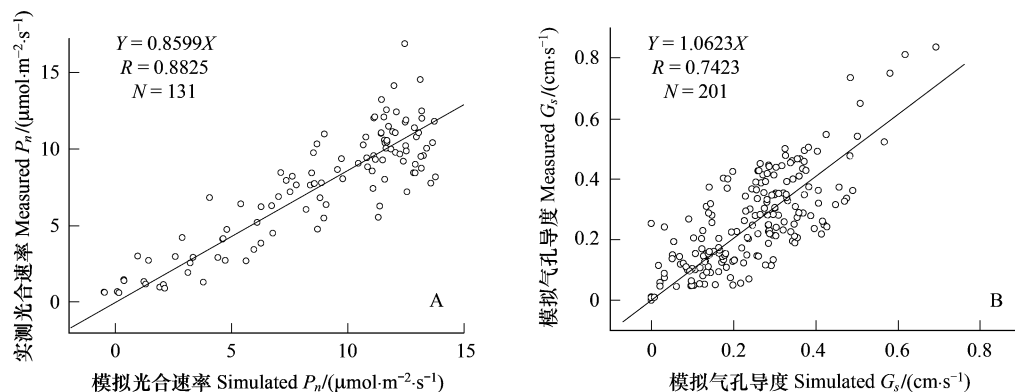


图4 苹果上层叶片光合速率(A)和气孔导度(B)模拟值和实测值关系(2007 年 6 月 15—20 日)

Fig. 4 The relationship between measured and simulated values of leaf photosynthetic rates (A) and stomatal conductance (B) of apple upper canopy (June 15th to 20th in 2007)

辐射的增加而增加(图 2C),这主要与气孔导度的部分关闭有关。上层叶片得到的辐射强,叶片温度高,饱和水汽压差大,所以也受到较强温度和水胁迫,造成了气孔部分关闭^[18-20]。叶片水势在中午的升高^[21-22],也是气孔部分关闭的原因之一。另外,光合会随饱和水汽压差的变大而降低,光合的降低又会产生正的反馈调节,进一步造成气孔变小^[23]。

通过对模型进行系统验证可看出该耦合模型及其参数是可行的(图 3—5),不过气孔导度和蒸腾的实测

值和模拟值之间的相关性不是特别理想(图 4B, 5), 可能是因为:即使是上层叶片也存在一定的相互遮荫, 背阴处叶片的光合能力和气孔导度较低; PAR 、 T_a 和 CO_2 浓度等因子对气孔的影响是通过光合模型传递的, 其影响作用没有充分表达; 不同枝类叶片和不同叶龄叶片的光合和气孔特性也存在差异^[18]。另外由于没有构建整个树冠的光合模型, 对蒸腾的模拟所用光合数据来自对冠层叶片的随机测定, 而不是模拟值, 有待进一步改进。对于树冠不同位置叶片来说由于在其生长发育过程中所受到的光照不同, 因此叶片的形态结构、气孔特征和光合特性也存在差异^[24], 从树冠下层到上层叶片的最大光合速率能够增加 2—4 倍^[18], 构建冠层模型时需要将这些因素充分考虑。

References:

- [1] Cohen S, Fuchs M. The distribution of leaf area, radiation, photosynthesis and transpiration in a shamouti orange hedgerow orchard Part I. Leaf area and radiation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1987, 40: 123-144.
- [2] Schultz R H. Extension of a Farquhar model for limitations of leaf photosynthesis induced by light environment, phenology and leaf age in grapevines (*Vitis vinifera* L. cv. White Riesling and Zinfandel). *Functional Plant Biology*, 2003, 30: 673-687.
- [3] Gao Z Q, Zhang X C, Wang X W. Mathematical simulation of canopy transpiration rate of peach tree canopy. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26 (2): 489-495.
- [4] Massonnet C, Costes E, Rambal S, Dreyer E, Regnard J L. Stomatal regulation of photosynthesis in apple leaves: evidence for different water-use strategies between two cultivars. *Annals of Botany*, 2007, 100: 1347-1356.
- [5] Green S R, Vogeler I, Clothier B E, Mills T M, van den Dijkseel C. Modelling water uptake by a mature apple tree. *Australian Journal of Soil Research*, 2003, 41: 365-380.
- [6] Pereira A R, Green S, Nova N A V. Penman Monteith reference evapotranspiration adapted to estimate irrigated tree transpiration. *Agricultural Water Management*, 2006, 83: 153-161.
- [7] Zhang X C, Gao Z Q, Fu Z F, Fang J H, Li T H. Influences of canopy structure and photosynthesis by tree form reconstructed of apple. *Acta Horticulturae Sinica*, 2007, 34 (3): 537-542.
- [8] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta*, 1980: 149, 78-90.
- [9] Ball J T, Woodrow I E, Berry J A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. *Progress in photosynthesis research* // I. Biggins ed. Martinus Nijhoff publishers, Netherlands, 1987.
- [10] Jones H G, Tardieu F. Modelling water relations of horticultural crops: a review. *Scientia Horticulture*, 1998, 74: 21-46.
- [11] Swanson R H, Whitfield D W A. A numerical analysis of heat-pulse velocity theory and practise. *Journal of Experimental Botany*, 1981, 32: 221-239.
- [12] Kim S H, Lieth J H. A coupled model of photosynthesis, stomatal conductance and transpiration for a rose leaf (*Rosa hybrida* L.). *Annals of Botany*, 2003, 91: 771-781.
- [13] Tuzet A, Perrier A, Leuning R. A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26: 1097-1116.
- [14] Irmak S, Mutiibwa D, Irmak A, Arkebauer T J, Weiss A, Martin D L. On the scaling up leaf stomatal resistance to canopy resistance using photosynthetic photon flux density. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, 148: 1034-1044.
- [15] Thorpe M R. Net radiation and transpiration of apple trees in rows. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1978, 19: 41-57.
- [16] Green S R. Radiation balance, transpiration and photosynthesis of an isolated tree. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1993, 64: 201-221.
- [17] Meir P, Kruijt B, Broadmeadow M, Barbosa E, Kull O, Carswell F, Nobre A, Jarvis P G. Acclimation of photosynthetic capacity to irradiance in tree canopies in relation to leaf nitrogen concentration and leaf mass per unit area. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25: 343-357.

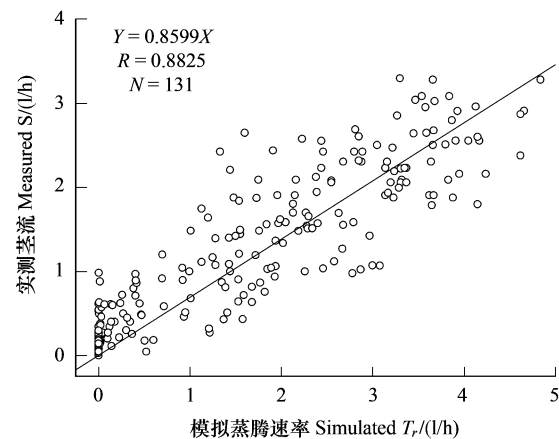


图 5 苹果冠层蒸腾速率的模拟值(T_r)和茎流实测值(S)关系

Fig. 5 The relationship between measured sap flow (S) and simulated values of transpiration rates (T_r) in apple canopy

- [18] Niinemets Ü. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30: 1052-1071.
- [19] Niinemets Ü, Sonninen E, Tobias M. Canopy gradients in leaf intercellular CO₂ mole fractions revisited: interactions between leaf irradiance and water stress need consideration. *Plant, Cell and Environment*, 2004, 27: 569-583.
- [20] Sellin A, Kupper P. Within-crown variation in leaf conductance in Norway spruce: effects of irradiance, vapour pressure deficit, leaf water status and plant hydraulic constraints. *Annals of Forest Science*, 2004, 61: 419-429.
- [21] Aasamaa K, Söber A, Hartung W, Niinemets Ü. Drought acclimation of two deciduous tree species of different layers in a temperate forest canopy. *Tree: Structure and Function*, 2004, 18: 93-101.
- [22] Alarcón J J, Ortuño M F, Nicolás E, Navarro A, Torrecillas A. Improving water-use efficiency of young lemon trees by shading with aluminised-plastic nets. *Agricultural Water Management*, 2006, 82: 387-398.
- [23] Collatz G J, Ball J T, Griver C, Berry J A. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1991, 54: 107-136.
- [24] Rodríguez-Calcerrada J, Reich P B, Rosenqvist E, Pardos J A, Gano F J, Aranad I. Leaf physiological versus morphological acclimation to high-light exposure at different stages of foliar development in oak. *Tree Physiology*, 2008, 28: 761-771.

参考文献:

- [3] 高照全,张显川,王小伟. 桃树冠层蒸腾动态的数学模拟. *生态学报*, 2006, 26 (2): 489-495.
- [7] 张显川,高照全,付占方,方建辉,李天红. 苹果树形改造对树冠结构和冠层光合能力的影响. *园艺学报*, 2007, 34 (3): 537-542.