

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第32卷 第4期 Vol.32 No.4 2012

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报 (SHENTAI XUEBAO)

第32卷 第4期 2012年2月 (半月刊)

目 次

围垦对南江东滩湿地大型底栖动物的影响.....	马长安,徐霖林,田伟,等 (1007)
基于 ArcView-WOE 的下辽河平原地下水生态系统健康评价	孙才志,杨磊 (1016)
京郊典型集约化“农田-畜牧”生产系统氮素流动特征	侯勇,高志岭,马文奇,等 (1028)
不同辐射条件下苹果叶片净光合速率模拟.....	高照全,冯社章,张显川,等 (1037)
藏北高原典型植被样区物候变化及其对气候变化的响应.....	宋春桥,游松财,柯灵红,等 (1045)
祁连山中段林草交错带土壤水热特征及其对气象要素的响应	唐振兴,何志斌,刘鹤 (1056)
祁连山青海云杉林冠生态水文效应及其影响因素.....	田风霞,赵传燕,冯兆东,等 (1066)
呼伦贝尔沙地樟子松年轮生长对气候变化的响应.....	尚建勋,时忠杰,高吉喜,等 (1077)
结合激光雷达分析上海地区一次连续浮尘天气过程.....	马井会,顾松强,陈敏,等 (1085)
福建中部近海浮游动物数量分布与水团变化的关系	田丰歌,徐兆礼 (1097)
香港巨牡蛎和长牡蛎幼虫及稚贝的表型性状.....	张跃环,王昭萍,闫喜武,等 (1105)
东海原甲藻与中肋骨条藻的种间竞争特征.....	李慧,王江涛 (1115)
起始生物量比对3种海洋微藻种间竞争的影响.....	魏杰,赵文,杨为东,等 (1124)
不同磷条件下塔玛亚历山大藻氮的生态幅.....	文世勇,宋璐璐,龙华,等 (1133)
秦岭天然次生油松林冠层降雨再分配特征及延滞效应.....	陈书军,陈存根,邹伯才,等 (1142)
伊犁河谷北坡垂直分布格局及其与环境的关系——一种特殊的双峰分布格局.....	田中平,庄丽,李建贵 (1151)
濒危种四合木与其近缘种霸王水分关系参数和光合特性的比较.....	石松利,王迎春,周红兵,等 (1163)
干旱胁迫下黄土高原4种乡土禾草抗氧化特性	单长卷,韩蕊莲,梁宗锁 (1174)
施加角担子菌B6对连作西瓜土壤微环境和西瓜生长的影响	肖逸,王兴祥,王宏伟,等 (1185)
内蒙古典型草原区芨芨草群落适生生境.....	张翼飞,王炜,梁存柱,等 (1193)
盐渍化灌区土壤盐分的时空变异特征及其与地下水埋深的关系.....	管孝艳,王少丽,高占义,等 (1202)
黄土高原水蚀风蚀交错区坡地土壤剖面饱和导水率空间异质性.....	刘春利,胡伟,贾宏福,等 (1211)
松嫩平原玉米带农田土壤氮密度时空格局.....	张春华,王宗明,居为民,等 (1220)
小麦冬性强弱评价体系的建立.....	王鹏,张春庆,陈化榜,等 (1230)
唐家河自然保护区高山姬鼠和中华姬鼠夏季生境选择的比较.....	黎运喜,张泽钧,孙宜然,等 (1241)
西花蓟马在6种蔬菜寄主上的实验种群生命表	曹宇,郅军锐,孔译贤 (1249)
同位素富集-稀释法研究食性转变对鱼类不同组织N同位素转化率的影响	曾庆飞,谷孝鸿,毛志刚,等 (1257)
基于生态网络分析的南京主城区重要生态斑块识别.....	许文雯,孙翔,朱晓东,等 (1264)
珠三角城市绿地CO ₂ 通量的季节特征	孙春健,王春林,申双和,等 (1273)
污染场地地下水渗流场模拟与评价——以柘城县为例	吴以中,朱沁园,刘宁,等 (1283)
专论与综述	
湿地退化研究进展	韩大勇,杨永兴,杨杨,等 (1293)
绿洲农田氮素积累与淋溶研究述评	杨荣,苏永中,王雪峰 (1308)
问题讨论	
抗辐射菌 <i>Deinococcus radiodurans</i> 的多样性	屠振力,方俐晶,王家刚 (1318)
平茬措施对柠条生理特征及土壤水分的影响	杨永胜,卜崇峰,高国雄 (1327)
研究简报	
祁连山典型灌丛降雨截留特征	刘章文,陈仁升,宋耀选,等 (1337)
野生鸭儿芹种子休眠特性及破除方法	喻梅,周守标,吴晓艳,等 (1347)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 348 * zh * P * ¥ 70.00 * 1510 * 36 * 2012-02



封面图说: 遗鸥群飞来——遗鸥意即“遗落之鸥”(几乎是最后才被发现的新鸥种,因此得名)。1931年,瑞典动物学家隆伯格撰文记述在中国额济纳采到了标本。1987年,中国的鸟类学家在鄂尔多斯的桃力庙获得了一对遗鸥的标本。1990年春夏之交,发现了湖心各岛上大量的遗鸥种群。近年来的每年夏季,大约全球90%以上的遗鸥都会到陕西省神木县境内的沙漠淡水湖-红碱淖上聚集。遗鸥——国家一级重点保护、CITES附录一物种。

彩图提供: 陈建伟教授 国家林业局 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201012271850

高照全, 冯社章, 张显川, 程建军. 不同辐射条件下苹果叶片净光合速率模拟. 生态学报, 2012, 32(4): 1037-1044.

Gao Z Q, Feng S Z, Zhang X C, Cheng J J. The simulation of leaf net photosynthetic rates in different radiation in apple canopy. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(4): 1037-1044.

不同辐射条件下苹果叶片净光合速率模拟

高照全^{1,*}, 冯社章¹, 张显川², 程建军¹

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

摘要:以富士苹果(*Malus domestica* Borkh. cv. ‘Fuji’)为试材, 将C₃植物光合生化模型、气孔导度半机理模型、叶片最大光合速率和相对光合有效辐射(RPAR)之间的经验公式相耦合, 能够模拟出不同RPAR(或树冠不同部位)下叶片净光合速率(P_n)对小气候因子和叶水势(Ψ_l)的响应, 及P_n日变化。模拟表明, 不同RPAR下P_n变化主要依赖于光合有效辐射(PAR)大小, 并对CO₂浓度有很高敏感性。不同RPAR下叶片P_n最适温度约为20—30℃, 并随PAR或CO₂浓度的升高而升高。相对湿度(RH)和Ψ_l对不同RPAR下叶片P_n影响不大, P_n只随RH和Ψ_l的减小而略有降低。数值模拟表明, 当RPAR减小时P_n随之迅速减小, 从冠层3 m到1 m处, 叶片RPAR从57.18%减少到16.22%, 而最大P_n从16.65 μmol·m⁻²·s⁻¹减小到4.24 μmol·m⁻²·s⁻¹。在平均气象条件下, 树冠顶部单位面积叶片每天固定CO₂为420 mmol·m⁻²·d⁻¹, 而下层叶片只有40 mmol·m⁻²·d⁻¹。当苹果树冠内叶片接受RPAR低于12%时, 全天净光合总量为0, 这类叶片可称为无效叶, 其所在树冠空间为无效光区。果树整形修剪的主要目的就是尽量减少无效枝叶, 利用该模型可确定出这类枝叶在树冠中的位置。

关键词:苹果; 光合作用; 有效光合辐射; 模型; 无效光区

The simulation of leaf net photosynthetic rates in different radiation in apple canopy

GAO Zhaoquan^{1,*}, FENG Shezhang¹, ZHANG Xianchuan², CHENG Jianjun¹

1 Beijing Vocational College of Agriculture, Beijing 102442, China

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

Abstract: The study of leaf photosynthesis in different canopy positions of fruit tree is very important, which can be applied to solving various theoretical and applied tasks, e.g. the study of canopy physiological dynamic, orchard density, pruning and fruit load control. Coupled model of net photosynthetic rate (P_n) of the apple leaves was presented which was developed on the basis of the biochemical model of C₃ photosynthesis and semi-mechanistic model of stomatal conductance. We used an experiential equation to describe the relationship of A_{max} between the top, mature, sunlit leaves, and others in the canopy. The sensitivity of P_n to microclimatic factors and leaf water potential (Ψ_l) in different RPAR was assessed systematically. The experiment was carried out in a ‘Fuji’ apple (*Malus domestica* Borkh. cv. ‘Fuji’) orchard from 2006 to 2008. The orchard is in the farm of The Ming Tombs (latitude 40°13' north, longitude 116°13' east, altitude 79m) in Changping county of Beijing.

The simulation showed that leaves P_n in different RPAR were highly sensitive to variations in CO₂ concentration at the leaf surface, and was a function of PAR. The optimum T_a of P_n was about 20—30°C in different RPAR and shifted to a higher temperature as PAR or CO₂ increased. The influence of RH and Ψ_l on P_n occurred through the stomata, which closed

基金项目:北京市科委资助项目(Z101105052010004); 甘肃省发改委项目(ZT06-01); 科技部星火计划(2008GA600009)

收稿日期:2010-12-27; 修订日期:2011-05-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gaozhaoquan@sina.com

with the decrease in RH and Ψ_l . Only slight effects of RH and Ψ_l on P_n were found in different $RPAR$. The results indicated that P_n decreased rapidly with the decrease in $RPAR$ interception by the leaves. When the canopy radiation decreased from 3 m to 1 m, the average $RPAR$ and maximal P_n of leaves decreased by 57.18% to 16.22% and by 16.65 to 4.24 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, respectively. The diurnal variations in P_n depended mostly on PAR , represented as double-peak curves when $RPAR$ exceeded 60%. During a whole day (24 h), a unit leaf area fixed 420 mmol of CO_2 on average weather data to upper leaves, and only 40 mmol of CO_2 when leaves $RPAR$ was about 30%. When leaves $RPAR$ decreased to 12% in apple canopy, the net photosynthetic rate in a whole day decreased to 0 with meteorological data. The area of canopy where total P_n is zero in growth season can be called useless radiation area. The main aim of tree pruning is to remove useless shoots and leaves, and identification of these parts can be conveniently determined by our model. In conclusion, the coupled model performed well in predicting P_n for leaves in different $RPAR$ (or canopy position). And the model has simple input and output parameters and can be widely used as a module in the fruit simulation model.

Key Words: apple; photosynthesis; PAR ; model; useless radiation area

光合作用是影响植物生长发育的最重要因素之一,果园的产量和品质主要取决于冠层内叶片光合作用分布^[1-3]。系统研究果树冠层内叶片净光合速率(P_n)分布,对于果园定量修剪、合理负载和提高品质等都具有非常重要的意义^[4]。然而果树冠层具有非常复杂的异质性,在树冠不同部位叶片的光合能力存在较大差异,这种差异主要是由叶片接受的辐射不同引起。果树叶在其发育过程中所接受辐射不同,其光合器官也会随之改变,并改变叶片光合能力^[5-6]。由于树冠不同部位叶片光合能力和所吸收的辐射成一定比例,可通过构建叶片 P_n 和光合有效辐射(PAR)之间的数学模型来模拟^[7-8]。目前有关果树冠层不同部位叶片光合能力模型甚少,本文将 C_3 植物光合生化模型^[9]、叶片最大光合速率(A_{max})和相对光合有效辐射($RPAR$)间的经验公式相结合,系统模拟了苹果树冠不同部位叶片 P_n 对小气候因子和叶片水势(Ψ_l)的响应。

1 材料与方法

1.1 材料与指标测定

实验于 2006 到 2008 年在北京市昌平区十三陵农场(北纬 $40^{\circ}13'$, 东经 $116^{\circ}13'$, 海拔 79 m)进行,材料为富士苹果(*Malus domestica* Borkh. cv. ‘Fuji’),定植于 1985 年,株行距 $3\text{ m} \times 5\text{ m}$,南北行向,每棵树都按疏散分层形整形^[10]。土壤为沙壤土,按正常管理浇水施肥。

用细竹竿将整个树冠分成一系列 $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$ 小格^[10]。选择典型晴天用 LQF5 型光量子计测定每个小格 PAR 。选择 5 个有代表性树冠从 2006 年到 2008 年 6 月中旬到 8 月中旬测定,每棵树测 3 d。测量同时记录在树冠顶部参考平面 PAR 。根据二者比例算出 $RPAR$ 。 P_n 用便携式光合系统 LI 6400(美国 LI-COR 公司)测得, G_s 用 AP4 气孔计(英国 Delta-T 公司)测定,测 G_s 和 P_n 时在苹果冠层外围随机选取阳生大叶测定。所有叶片 G_s 和 P_n 参数都选用晴天上午数据来拟合,相关小气候因子数据均来自光合仪。参数根据最小二乘法估计,或源于前人数据^[4,9,11]。

计算不同时段叶片 P_n 日变化所用气象数据为苹果生长季(5—9 月)平均数据,来自北京市气象局。不同部位叶片所受辐射日变化根据树冠顶部辐射、不同时段 $RPAR$ 和 Beer 定律求出^[12]。将一天当中不同时段叶片 P_n 相累加,求出不同 $RPAR$ 条件下叶片在整个生长季的平均日光合总量。

1.2 模型构建

1.2.1 光合模型 Farquhar 等^[9]根据 C_3 植物光合生化机理提出模拟单叶净光合速率(P_n)生化模型,其它学者^[4,11]相继对此作了改进。计算 P_n 公式为:

$$P_n = \min\{A_c, A_q\} - R_d \quad (1)$$

式中, A_c 是受核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco)活性限制的光合速率, A_q 是受核酮糖-1,5-二磷酸

(RuBP)再生速率限制的光合速率, R_d 是叶片暗呼吸速率。该模型模拟 P_n 时首先需要确定气孔相对于 CO_2 导度(G_{sc})大小^[9],本文用 Leuning^[13]改进的 G_{sc} 的半机理模型计算 G_{sc} 。为响应叶水势(Ψ_l)对 G_{sc} 影响对公式(2)进行了修订,增加了一个限制方程:

$$G_{sc} = G_{sc-L} \cdot g(\Psi_l) \quad (2)$$

$g(\Psi_l)$ 由下述公式描述^[14]:

$$g(\Psi_l) = 1 - \left| \frac{\Psi_l}{b_1} \right|^{b_2} \quad (3)$$

式中, b_1 、 b_2 为经验常数。

1.2.2 不同辐射条件下 P_n 叶片最大光合速率(A_{max})是影响冠层光合作用的主要因子^[15],上层阳生大叶的光合模型根据公式1确定,树冠不同部位叶片和阳生大叶最大光合速率关系由以下经验公式描述:

$$A_{max(i)} = A_{max}(0.083 + 0.01634x - 7.49184x^2/100000) \quad (4)$$

式中, $A_{max(i)}$ 是冠层第 i 个小格由 Rubisco 活性限制的最大光合速率, x 是该小格的 RPAR。这样根据上述模型和叶片所接受 RPAR 就可模拟不同 RPAR 下(或树冠不同部位)叶片 P_n 。

1.2.3 模型验证

根据树冠不同部位叶片所接受 RPAR 强度分为 A、B、C、D、E 5 类处理。各类叶片所接受 RPAR 分别为 10%—20%、20%—30%、30%—40%、40%—60%、60%—80%。每类叶片选择 25—30 片叶测定其净光合速率光响应,根据实测值和模拟值验证模拟效果。PAR 的变动范围为 0 到 1800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 空气温度(T_a)、 CO_2 浓度和空气湿度(RH)的标准值分别是 $T_a=25^\circ\text{C}$, $[\text{CO}_2]=380 \mu\text{mol/mol}$, $RH=50\%$ 。另外,在晴天随机选择树冠不同部位叶片测定其 P_n ,并根据实测结果和模拟值验证该模型对不同 RPAR 下(或树冠不同部位)叶片 P_n 模拟效果,其中 P_n 模拟所用气象数据来自光合仪。

2 结果与分析

2.1 不同辐射条件下 P_n 对小气候因子和 Ψ_l 响应

不同小气候因子 PAR、空气相对湿度(RH)、空气温度(T_a)、 CO_2 浓度和 Ψ_l 对不同辐射条件下叶片 P_n 的影响如图 1 所示。从中可看出不同 RPAR 下叶片光合能力存在很大差异,图 1 结果表明当 RPAR 从 0 增加到 50% 时,叶片最大 P_n 随 RPAR 增加而线性增加;RPAR 从 50% 增加到 80% 时叶片最大 P_n 增幅趋缓;当 RPAR 超过 80% 后,叶片最大 P_n 差异不大。树冠内膛和下层叶片所得到的 RPAR 一般不足 30%,其最大 P_n 不到上层叶片 1/3。从树冠顶层(3 m)下降到底层(1 m),叶片所接受平均 RPAR 从 57.18% 降低到 16.22%,相应叶片最大 P_n 从 16.65 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 降低到 4.24 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。因此改善果树冠层内辐射可有效提高内膛枝组的光合能力,促进果树花芽分化、提高果实产量品质。

从图 1 可看出,不同 RPAR 下叶片光响应曲线存在很大差异(本文 PAR 为树冠顶部 PAR 值),弱光条件下生长的叶片整体光合值较小,也没有明显的光饱和点,主要是因为这些叶片处在树冠内膛或下层,受遮荫影响难以达到光饱和点。当叶片 RPAR 大于 40% 后,叶片光合作用的光饱和点随辐射条件改善而不断减小。不同 RPAR 下叶片光合作用的 CO_2 浓度响应曲线也存在很大差异(图 1),弱光条件下生长叶片在 CO_2 浓度很低时 P_n 就达到了饱和,而随着辐射条件的改善,叶片光合作用的 CO_2 饱和点也随之升高,这主要是因为辐射改善后叶片变厚、叶绿素增多,所以其对 CO_2 同化能力也随之增强。

不同辐射条件下叶片温度响应都呈“凸”字形曲线(图 1),但叶片 P_n 的最适温度却随辐射条件的改善而升高,多数叶片为 20—30℃。树冠上层和外围叶片得到的辐射强,经常受到更多高温胁迫,叶片的这种差异有利于提高树冠整体光合能力,实现对光能的充分利用。不同 RPAR 条件下叶片 P_n 对 RH 的响应相似,并且随 RH 升高而略有升高。不同 RPAR 条件下叶片对 Ψ_l 响应也相似,并且随 Ψ_l 升高而有所升高,但当 Ψ_l 低于-1.5 MPa 时变化更为显著。按照叶片在树冠内所处高度可分为 3 类,下层叶(<1.5 m),中层叶(1.5—2.5 m)和上层叶(>2.5 m)。统计表明各类叶片所接收 RPAR 平均分别为 15.80%、30.42% 和 57.18%,在适宜条件

下(顶部 PAR $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)，上、中和下层叶片的最大 P_n 分别为 4.08 、 $8.29 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 和 $16.65 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

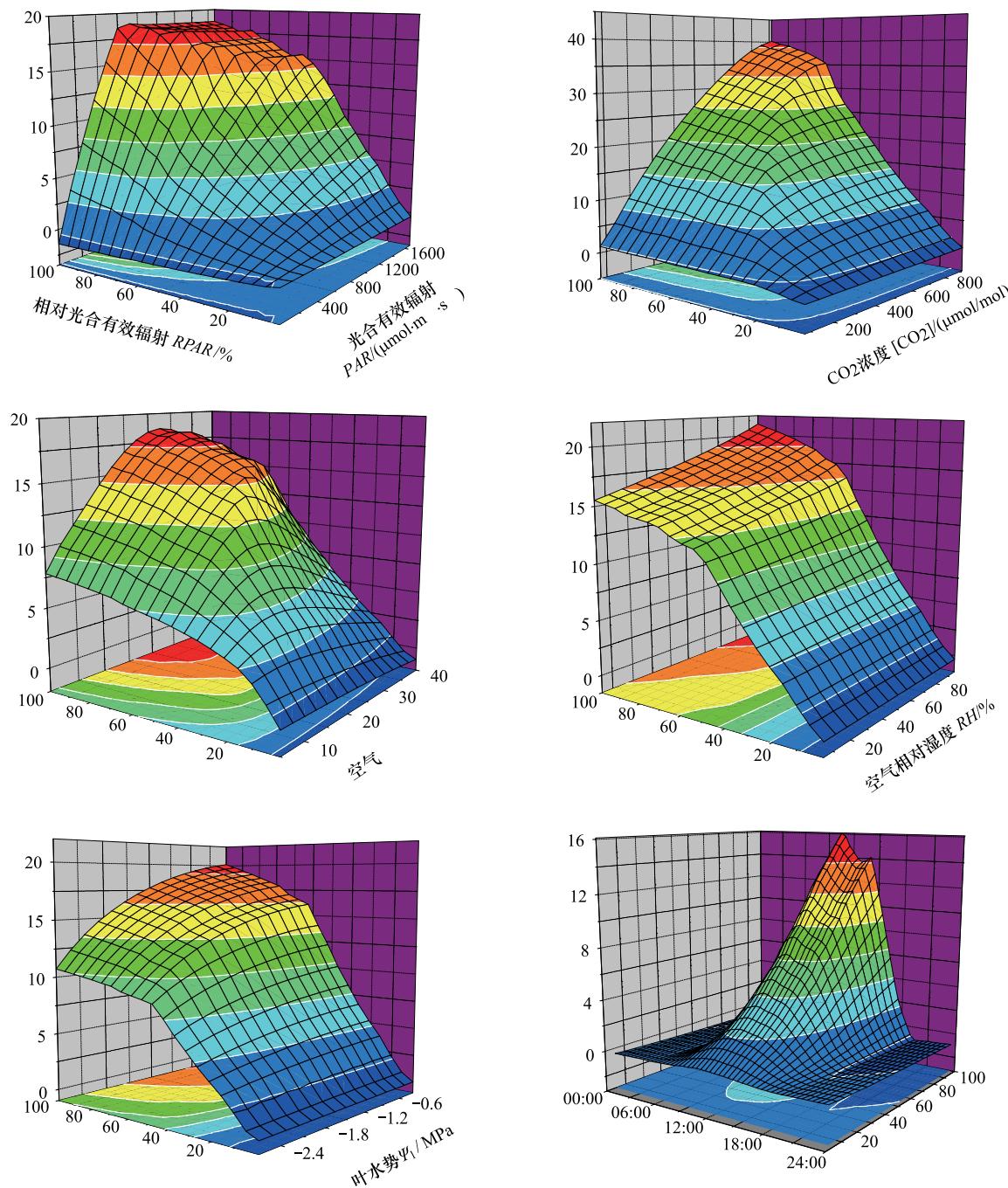


图1 不同 RPAR 条件下苹果叶片 P_n 对 PAR、CO₂ 浓度、 T_a 、RH 和 Ψ_l 的响应及其日变化

Fig. 1 The response of apple leaf P_n to PAR, CO₂ concentration, T_a , RH, Ψ_l and the diurnal variation of P_n in different RPAR

PAR 值来自树冠顶部, 其变动范围为 0 — $1800 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO₂ 浓度为 50 — $1000 \mu\text{mol/mol}$, T_a 为 5 — 40°C , RH 为 5% — 95% , Ψ_l 为 -2.6 — -0 MPa ; 各自的标准值分别为: PAR = $1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO₂ 浓度 = $380 \mu\text{mol/mol}$, $T_a = 25^\circ\text{C}$, RH = 50% , $\Psi_l = -1.2 \text{ MPa}$

2.2 不同辐射条件下苹果叶片 P_n 日变化

根据北京地区苹果生长季(5—9月)气象数据的平均日变化(图2)计算出不同相对辐射条件下苹果单位面积叶片日光合变化(图1)。可看出在一般气象条件下 RPAR 较高的叶片其日光合呈明显双峰曲线, 而且叶

片“午休”现象也更加显著,对于 $RPAR$ 低于 60% 的叶片其“午休”现象不明显,主要是因为受上层叶片遮荫影响,所受辐射值还没有达到其光合饱和点。辐射条件好的叶片 P_n 峰值出现早,最早出现在 10:00 左右,随 $RPAR$ 的降低 P_n 峰值逐渐接近于正午。高辐射条件下叶片 P_n 在上午最大峰值为 $14.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,在下午最大峰值为 $12.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。

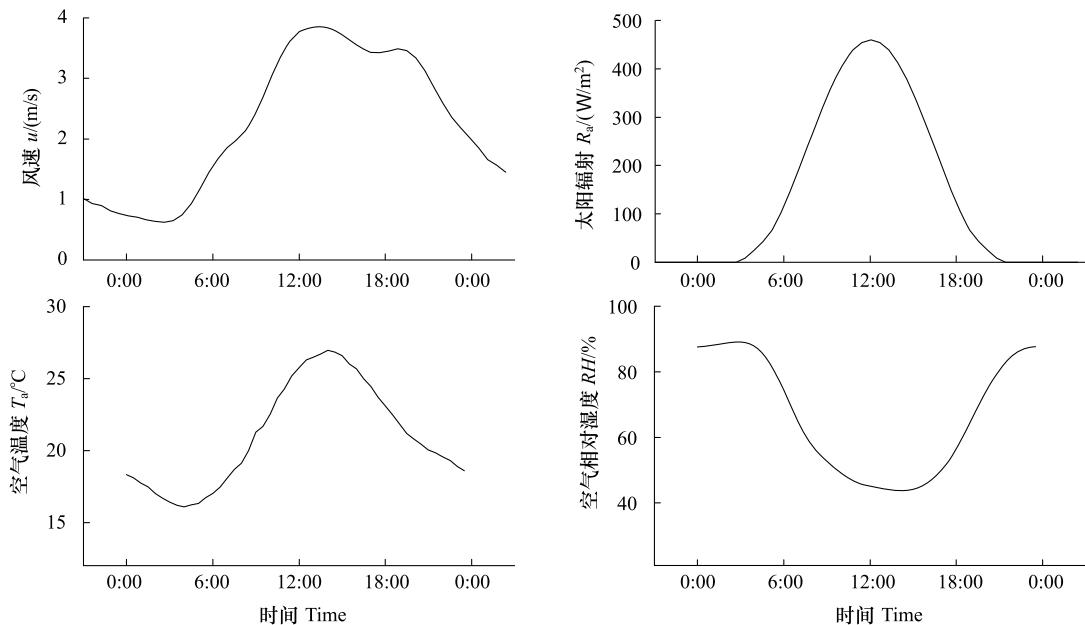


图 2 北京地区 5—9 月平均风速(u)、太阳辐射(R_a)、空气温度(T_a)、空气相对湿度(RH)日变化

Fig. 2 The average diurnal variation of wind speed (u), radiation (R_a), air temperature (T_a), air relative humidity (RH) in Beijing from May to September

根据北京地区苹果生长季(5—9 月)气象数据还可计算出不同 $RPAR$ 条件下苹果单位面积叶片日光合总量变化(图 3),可看出叶片的日光合总量随辐射增加大致呈 S 形曲线。相对 $RPAR$ 为 30% 的苹果叶片在平均气象条件下每天所吸收的 CO_2 只有 $40 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$,顶部叶片最高可达 $420 \text{ mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 。从图 3 还可看出当叶片接受的平均 $RPAR$ 低于 12% 左右时日净光合总量为负值,因此这类叶片只能白白消耗养分不能向外输出。这种在整个生长季净光合总量低于 0 的叶片可称为无效叶片,着生这类叶片的冠层空间称为无效光区。

2.3 模型验证

本文根据苹果树冠不同部位叶片所接收 $RPAR$ 将其分为 5 类(处理 A、B、C、D、E),并验证了各类叶片 P_n 光响应(图 4)。同时还根据光合仪对树冠内叶片随机测定数据,验证了该模型对树冠内不同 $RPAR$ (或不同部位)叶片 P_n 模拟效果。从图 4 可看出 P_n 光响应实测值和模拟值吻合得非常好,通过回归方程分析表明相关系数都超过了 0.95, $P < 0.0001$ (图 4)这说明利用本文模型和参数可很好的模拟出不同 $RPAR$ 下苹果叶片 P_n 。对冠层叶片随机取样的模拟效果也取得了较好效果(图 4),但实测值和模拟值还是存在一定偏差($r = 0.8756$),在高光区模拟值偏大,低光区模拟值偏小。这主要是因为高光区叶片存在遮荫和高温胁迫等问题,本文模型中没有考虑;而低光区叶片由于树冠内存在闪光、反光和半影效应等现象,会造成低光区叶片所接受

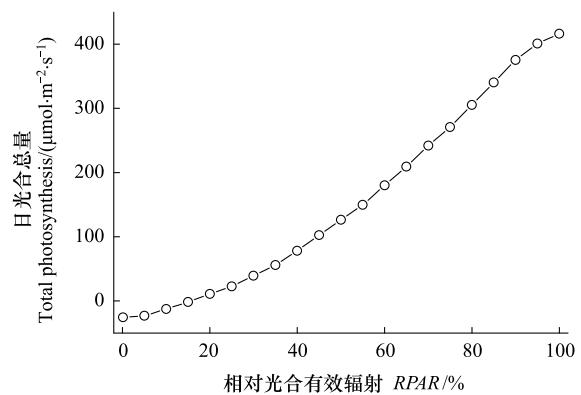


图 3 不同 $RPAR$ 下苹果叶片日光合总量变化

Fig. 3 The total photosynthesis in a whole day of apple leaves in different $RPAR$

实际辐射比模拟值大。

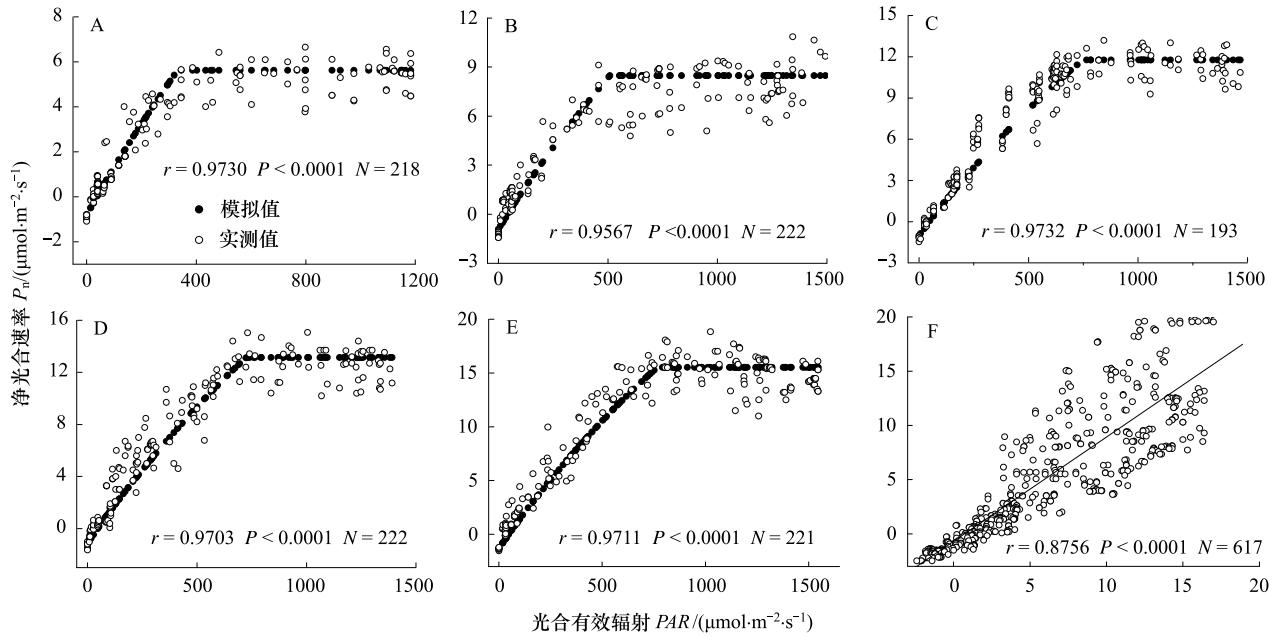


图4 不同 RPAR 下苹果叶片 P_n 光响应(A—E)和冠层叶片 P_n (F) 实测值和模拟值关系

Fig. 4 The relationship between measured and simulated values of leaves P_n in different RPAR (A—E) and in canopy (F)

处理 A、B、C、D、E 叶片所接受 RPAR 分别为 10%—20%、20%—30%、30%—40%、40%—60%、60%—80%，PAR 的变动范围为 0 到 1600 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ ； T_a 、 CO_2 和 RH 的标准值分别是 $T_a = 25^\circ\text{C}$ ， $[\text{CO}_2] = 380 \mu\text{mol/mol}$ ， $RH = 50\%$ ；图中圆圈分别为实测值(○)和模拟值(●)。

3 讨论

果实生长发育主要依赖于其周围叶片光合作用,特别是所着生枝组的光合作用。其光合能力大小能够影响果实的大小、颜色、可溶性固形物、硬度和其它果实品质^[16-17]。在自然条件下,叶片 P_n 随辐射从冠层顶部到底部的减少而降低。对于叶片光合作用的生化模型来说最重要的是确定叶片 A_{\max} ,及其对一系列环境条件响应^[18]。从树冠底部到顶部 A_{\max} 一般要增加 2—4 倍^[15,19]。本文根据经验公式描述了 A_{\max} 和叶片所接受 RPAR 的关系,进而确定了不同 RPAR 下(或不同树冠部位)叶片光合模型参数,模拟出了不同 RPAR 下叶片 P_n 对小气候因子响应及其日变化(图 1)。当从苹果树冠上层到下层,叶片所接受 RPAR 从 57.18% 减少到 15.80% 左右(图 1),最大 P_n 从 16.65 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 减少到 4.08 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,减少了 75.5% (图 1)。实际上, A_{\max} 还有显著季节变化,早期的最大光合速率显著小于中晚期^[18];另外,弱光条件下生长叶片的光量子效率比强光下叶片略高^[4]。

果树一般成行种植,有特定树形结构,冠层内叶片具有很大的异质性,不同部位叶片所接受辐射和光合能力差异很大^[17,20]。单纯研究叶片光合特性^[21],或利用分层模型研究树冠光合特性都难以反映出树冠整体的光合规律,特别是树冠不同部位叶片光合差异^[22]。而这种差异对于研究果树树形特点、合理负载和精准修剪等都有非常重要的意义。树冠不同部位叶片光合能力的差异主要是其发育过程中所接受辐射强度不同^[5-6],进而引起和光合器官有关的叶片形态和生理特性随之而改变^[19,23]。研究表明,不同叶片光合能力和所吸收辐射成一定比例,可通过叶片光合和辐射之间构建数学模型来模拟^[7-8],其中叶片 A_{\max} 是影响冠层同化作用的主要因子^[15]。本文根据树冠不同部位叶片接受 PAR 不同构建了计算不同 RPAR 条件下叶片净光合速率的数学模型,该模型简单易行,可以很方便的和冠层三维辐射模型相结合构建出果树三维光合模型,为果树光合三维建模提供了有效途径。

前人研究表明当叶片接受相对辐射低于 30% 时就会对苹果产量和品质产生不利影响,因此常将树冠内

相对辐射小于30%的空间称为无效光区^[24-26]。但是相对辐射小于30%的树冠体积即使在辐射条件好的开心树形也超过了20%,疏散分层形为43%^[10],而且该区域内枝、叶、果最为密集,对于疏散分层形、纺锤形和小冠疏层形而言,有超过一半叶面积得到的相对辐射小于30%^[27],该区域内果实数量也占到这3种树形一半以上,管理水平高时也能产出相当多的一级果,因此将相对辐射小于30%的树冠空间称为无效光区并不切当。通过计算发现当叶片接受RPAR低于12%时,其在平均气象条件下日净光合总量为负值(图3),不能向外输出碳水化合物,把这类叶片称为无效叶,其所在树冠空间称为无效光区。本文模拟结果也表明当叶片接受RPAR低于30%时,其最大P_n不到顶部叶片1/3(图1),在生长季平均日光合总量只有顶部叶片10%(图3),再考虑到叶片和枝条建成,以及枝条呼吸作用,这类叶片能输出的碳水化合物非常有限,不能为果实生长发育和花芽分化提供充足养分。所以把在整个生长季接受平均RPAR<30%的叶片称为低光效叶片,其所在冠层空间称为低光区。另外,本文计算日光合总量所用数据为生长季平均气象数据,在晴天时由于辐射强烈,下层和内膛叶片日光合总量可达130 mmol·m⁻²·d⁻¹^[4],而上层叶片由于光饱和点的存在,其晴天日光合总量与本文结果类似^[21]。果树整形修剪的目的就是尽量减少无效光区和低光区体积,果树无效光区及其计算方法的确定为果树整形修剪提供了新的理论支撑。

References:

- [1] 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(6): 673-687.
- [2] Massonnet C, Regnard J L, Lauri P É, Costes E, Sinoquet H. Contributions of foliage distribution and leaf functions to light interception, transpiration and photosynthetic capacities in two apple cultivars at branch and tree scales. *Tree Physiology*, 2008, 28(5): 665-678.
- [3] Restrepo-Díaz H, Melgar J C, Lombardini L. Ecophysiology of horticultural crops: an overview. *Agronomía Colombiana*, 2010, 28(1): 71-79.
- [4] Gao Z Q, Feng S Z, Li T H, Zhang X C. Comparisons of anatomical structure, component and photosynthetic capacity of leaves at different apple canopy positions. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2010, 18(6): 1245-1250.
- [5] Cartechini A, Palliotti A. Effect of shading on vine morphology and productivity and leaf gas exchange characteristics of grapevines in the field. *American Journal of Enology and Viticulture*, 1995, 46(2): 227-234.
- [6] Rodríguez-Calzada J, Reich P B, Rosenqvist E, Pardos J A, Gano F J, Aranda I. Leaf physiological versus morphological acclimation to high-light exposure at different stages of foliar development in oak. *Tree Physiology*, 2008, 28(5): 761-771.
- [7] Sellers P J, Berry J A, Collatz G J, Field C B, Hall F G. Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration. III. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sensing of Environment*, 1992, 42(3): 187-216.
- [8] Ethier G J, Livingston N J. On the need to incorporate sensitivity to CO₂ transfer conductance into the Farquhar-von Caemmerer-Berry leaf photosynthesis model. *Plant, Cell and Environment*, 2004, 27(2): 137-153.
- [9] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 1980, 149: 78-90.
- [10] Zhang X C, Gao Z Q, Fu Z F, Fang J H, Li T H. Influences of tree form reconstruction on canopy structure and photosynthesis of apple. *Acta Horticulturae Sinica*, 2007, 34 (3): 537-542.
- [11] Bernacchi C J, Singsaas E L, Pimentel C, Portis A R, Long S P. Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 2001, 24(2): 253-259.
- [12] Johnson I R, Parsons A J, Ludlow M M. Modelling photosynthesis in monocultures and mixtures. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1989, 16 (6): 501-516.
- [13] Leuning R. Modeling stomatal behavior and photosynthesis of *Eucalyptus grandis*. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1990, 17(2): 159-175.
- [14] Jones H G. Plants and Microclimate: A Quantitative Approach to Environmental Plant Physiology. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1992.
- [15] Niinemets Ü. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30(9): 1052-1071.
- [16] Green S R, Greer D H, Wünsche J N, Caspari H. Measurements of light interception and utilization in an apple orchard. *Acta Horticulturae*, 2001, 557: 369-376.
- [17] Balan V, Cimpoies G. Culture system of trees fruit production efficiency in relation to light as an output influencing factor. *Bulletin UASVM Horticulture*, 2009, 66(1): 120-125.

- [18] Dang Q L, Margolis H A, Collatz G J. Parameterization and testing of a coupled photosynthesis-stomatal conductance model for boreal trees. *Tree Physiology*, 1998, 18(3): 141-153.
- [19] 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(3): 343-357.
- [20] Buler Z, Mika A. The influence of canopy architecture on light interception and distribution in ‘Sampion’ apple trees. *Journal of Fruit and Ornamental Plant Research*, 2009, 17(2): 45-52.
- [21] Gao Z Q, Li T H, Zhang X C. The dynamic diurnal simulation of gas exchange in apple leaves. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(5): 1258-1264.
- [22] Olchev A, Ibrom A, Ross T, Falk U, Rakkib G, Radler K, Grote S, Krelein H, Gravenhorst G. A modelling approach for simulation of water and carbon dioxide exchange between multi-species tropical rain forest and the atmosphere. *Ecological Modelling*, 2008, 212(1/2): 122-130.
- [23] Louarn G, Lecoeur J, Lebon E. A three-dimensional statistical reconstruction model of Grapevine (*Vitis vinifera*) simulating canopy structure variability within and between cultivar/training system pairs. *Annals of Botany*, 2008, 101(8): 1167-1184.
- [24] Wertheim S J, Wagenmakers P S, Bootsma J H, Groot M J. Orchard systems for apple and pear; conditions for success. *Acta Horticulture*, 2001, 557: 209-227.
- [25] Li S H, Li M, Liu G J, Meng Z Q. Vegetative growth characters of the young apple trees trained in vertical axis. *Scientia Agricultura Sinica*, 2002, 35(7): 826-830.
- [26] Song K, Wei Q P, Yue Y L, Wang X W, Zhang J X. Effects of different pruning modes on the light distribution characters and fruit yield and quality in densely planted ‘Red Fuji’ apple orchard. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21(5): 1224-1230.
- [27] Gao Z Q. The Study of Dynamic Simulation of Photosynthesis and Transpiration in Apple Canopy [D]. Beijing: China Agricultural University, 2009.

参考文献:

- [4] 高照全, 冯社章, 李天红, 张显川. 苹果树冠不同部位叶片结构、内含物和模拟光合能力的比较. *中国生态农业学报*, 2010, 18(6): 1245-1250.
- [10] 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.
- [21] 高照全, 李天红, 张显川. 苹果叶片气体交换日变化动态模拟. *生态学报*, 2010, 30(5): 1258-1264.
- [25] 李绍华, 李明, 刘国杰, 孟昭清. 直立中央领导干树形条件下幼年苹果树体生长特性的研究. *中国农业科学*, 2002, 35(7): 826-830.
- [26] 宋凯, 魏钦平, 岳玉苓, 王小伟, 张继祥. 不同修剪方式对‘红富士’苹果密植园树冠光分布特征与产量品质的影响. *应用生态学报*, 2010, 21(5): 1224-1230.
- [27] 高照全. 果树冠层光合蒸腾作用数学模拟研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2009.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 32, No. 4 February, 2012 (Semimonthly)

CONTENTS

The influence of a reclamation project on the macrobenthos of an East Nanhui tidal flat	MA Chang'an, XU Linlin, TIAN Wei, et al (1007)
Ecological health assessment of groundwater in the lower Liaohe River Plain using an ArcView-WOE technique	SUN Caizhi, YANG Lei (1016)
Nitrogen flows in intensive “crop-livestock” production systems typically for the peri-urban area of Beijing	HOU Yong, GAO Zhiling, MA Wenqi, et al (1028)
The simulation of leaf net photosynthetic rates in different radiation in apple canopy	GAO Zhaoquan, FENG Shezhang, ZHANG Xianchuan, et al (1037)
Phenological variation of typical vegetation types in northern Tibet and its response to climate changes	SONG Chunqiao, YOU Songcai, KE Linghong, et al (1045)
Soil moisture and temperature characteristics of forest-grassland ecotone in middle Qilian Mountains and the responses to meteorological factors	TANG Zhenxing, HE Zhibin, LIU Hu (1056)
Eco-hydrological effects of Qinghai spruce (<i>Picea crassifolia</i>) canopy and its influence factors in the Qilian Mountains	TIAN Fengxia, ZHAO Chuanyan, FENG Zhaodong, et al (1066)
Response of tree-ring width of <i>Pinus sylvestris</i> var. <i>mongolica</i> to climate change in Hulunbuir sand land, China	SHANG Jianxun, SHI Zhongjie, GAO Jixi, et al (1077)
Analysis of a dust case using lidar in Shanghai	MA Jinghui, GU Songqiang, CHEN Min, et al (1085)
Relating the distribution of zooplankton abundance in the coastal waters of central Fujian Province to the seasonal variation of water masses	TIAN Fengge, XU Zhaoli (1097)
Phenotypic traits of both larvae and juvenile <i>Crasstrea hongkongensis</i> and <i>C. gigas</i>	ZHANG Yuehuan, WANG Zhaoping, YAN Xiwu, et al (1105)
Inter-specific competition between <i>Prorocentrum donghaiense</i> and <i>Skeletonema costatum</i>	LI Hui, WANG Jiangtao (1115)
Effects of initial biomass ratio on the interspecific competition outcome between three marine microalgae species	WEI Jie, ZHAO Wen, YANG Weidong, et al (1124)
On the ecological amplitude of nitrate of <i>Alexandrium tamarensis</i> at different initial phosphate concentrations in laboratory cultures	WEN Shiyong, SONG Lili, LONG Hua, et al (1133)
Time lag effects and rainfall redistribution traits of the canopy of natural secondary <i>Pinus tabulaeformis</i> on precipitation in the Qinling Mountains, China	CHEN Shujun, CHEN Cungen, ZOU Bocai, et al (1142)
The vertical distribution of vegetation patterns and its relationship with environment factors at the northern slope of Ili River Valley: a bimodal distribution pattern	TIAN Zhongping, ZHUANG Li, LI Jiangui (1151)
Comparative analysis of water related parameters and photosynthetic characteristics in the endangered plant <i>Tetraena mongolica</i> Maxim. and the closely related <i>Zygophyllum xanthoxylon</i> (Bunge) Maxim.	SHI Songli, WANG Yingchun, ZHOU Hongbing, et al (1163)
Antioxidant properties of four native grasses in Loess Plateau under drought stress	SHAN Changjuan, HAN Ruilan, LIANG Zongsuo (1174)
The effects of the addition of <i>Ceratobasidium stevensii</i> B6 and its growth on the soil microflora at a continuously cropped water-melon (<i>Citrullus lanatus</i>) site in China	XIAO Yi, WANG Xingxiang, WANG Hongwei, et al (1185)
Suitable habitat for the <i>Achnatherum splendens</i> community in typical steppe region of Inner Mongolia	ZHANG Yifei, WANG Wei, LIANG Cunzhu, et al (1193)
Spatio-temporal variability of soil salinity and its relationship with the depth to groundwater in salinization irrigation district	GUAN Xiaoyan, WANG Shaoli, GAO Zhanyi, et al (1202)
Spatial heterogeneity of soil saturated hydraulic conductivity on a slope of the wind-water erosion crisscross region on the Loess Plateau	LIU Chunli, HU Wei, JIA Hongfu, et al (1211)
Spatial and temporal variations of total nitrogen density in agricultural soils of the Songnen Plain Maize Belt	ZHANG Chunhua, WANG Zongming, JU Weimin, et al (1220)
The evaluation system of strength of winterness in wheat	WANG Peng, ZHANG Chunqing, CHEN Huabang, et al (1230)
A comparison of summer habitats selected by sympatric <i>Apodemus chevrieri</i> and <i>Apodemus draco</i> in Tiangjiahe Nature Reserve, China	LI Yunxi, ZHANG Zejun, SUN Yiran, et al (1241)
Life tables for experimental populations of <i>Frankliniella occidentalis</i> on 6 vegetable host plants	CAO Yu, ZHI Junrui, KONG Yixian (1249)
Effect of diet switch on turnover rates of tissue nitrogen stable isotopes in fish based on the enrichment-dilution approach	ZENG Qingfei, GU Xiaohong, MAO Zhigang, et al (1257)
Recognition of important ecological nodes based on ecological networks analysis: A case study of urban district of Nanjing	XU Wenwen, SUN Xiang, ZHU Xiaodong, et al (1264)
Seasonal characteristics of CO ₂ fluxes above urban green space in the Pearl River Delta, China	SUN Chunjian, WANG Chunlin, SHEN Shuanghe, et al (1273)
Simulation and evaluation of groundwater seepage in contaminated sites: case study of Tuocheng County	WU Yizhong, ZHU Qinyuan, LIU Ning, LU Genfa, DAI Mingzhoet al (1283)
Review and Monograph	
Recent advances in wetland degradation research	HAN Dayong, YANG Yongxing, YANG Yang, LI Ke (1293)
A review concerning nitrogen accumulation and leaching in agro-ecosystems of oasis	YANG Rong, SU Yongzhong, WANG Xuefeng (1308)
Discussion	
The diversity of the radio-resistant bacteria <i>Deinococcus radiodurans</i>	TU Zhenli, FANG Lijing, WANG Jiagang (1318)
Effect of pruning measure on physiology character and soil waters of <i>Caragana korshinskii</i>	YANG Yongsheng, BU Chongfeng, GAO Guoxiong (1327)
Scientific Note	
Characteristics of rainfall interception for four typical shrubs in Qilian Mountain	LIU Zhangwen, CHEN Rensheng, SONG Yaoxuan, et al (1337)
Dormancy break approaches and property of dormant seeds of wild <i>Cryptotaenia japonica</i>	YU Mei, ZHOU Shoubiao, WU Xiaoyan, et al (1347)

《生态学报》2012 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的自然科学高级学术期刊,创刊于 1981 年。主要报道生态学研究原始创新性科研成果,特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评介和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大 16 开本,280 页,国内定价 70 元/册,全年定价 1680 元。

国内邮发代号:82-7 国外邮发代号:M670 标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路 18 号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

(半月刊 1981 年 3 月创刊)

第 32 卷 第 4 期 (2012 年 2 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 32 No. 4 2012

编 辑 《生态学报》编辑部
地址:北京海淀区双清路 18 号
邮政编码:100085
电话:(010)62941099
www.ecologica.cn
shengtaixuebao@rcees.ac.cn

主 编 冯宗炜
主 管 中国科学技术协会
主 办 中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
地址:北京海淀区双清路 18 号
邮政编码:100085

出 版 科 学 出 版 社
地址:北京东黄城根北街 16 号
邮政编码:1000717

印 刷 北京北林印刷厂
行 销 科 学 出 版 社
地址:东黄城根北街 16 号
邮政编码:100717
电话:(010)64034563
E-mail:journal@cspg.net

订 购 全国各地邮局
国外发行 中国国际图书贸易总公司
地址:北京 399 信箱
邮政编码:100044

广告经营 许可证 京海工商广字第 8013 号

Edited by Editorial board of
ACTA ECOLOGICA SINICA
Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
Tel:(010)62941099
www.ecologica.cn
Shengtaixuebao@rcees.ac.cn

Editor-in-chief FENG Zong-Wei
Supervised by China Association for Science and Technology
Sponsored by Ecological Society of China
Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS
Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China

Published by Science Press
Add:16 Donghuangchenggen North Street,
Beijing 100717, China

Printed by Beijing Bei Lin Printing House,
Beijing 100083, China

Distributed by Science Press
Add:16 Donghuangchenggen North
Street, Beijing 100717, China
Tel:(010)64034563
E-mail:journal@cspg.net

Domestic All Local Post Offices in China
Foreign China International Book Trading
Corporation
Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China

ISSN 1000-0933
9 771000093125
0 4 >