

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第 32 卷 第 21 期 Vol.32 No.21 **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

(SHENGTAI XUEBAO)

第 32 卷 第 21 期

2012 年 11 月 (半月刊)

目次

白洋淀富营养化湖泊湿地厌氧氨氧化菌的分布及对氮循环的影响.....	王衫允,祝贵兵,曲冬梅,等 (6591)
造纸废水灌溉对滨海退化盐碱湿地土壤酶活性的响应.....	夏孟婧,苗颖,陆兆华,等 (6599)
图们江下游湿地生态系统健康评价.....	朱卫红,郭艳丽,孙鹏,等 (6609)
适应白洋淀湿地健康评价的 IBI 方法.....	陈展,林波,尚鹤,等 (6619)
基于 MODIS 的洞庭湖湿地面积对水文的响应.....	梁婕,蔡青,郭生练,等 (6628)
崇明东滩湿地不同潮汐带入侵植物互花米草根际细菌的多样性.....	章振亚,丁陈利,肖明 (6636)
中国东部亚热带地区树轮 $\delta^{13}\text{C}$ 方位变化的谐波分析.....	赵兴云,李宝惠,王建,等 (6647)
甘肃臭草型退化草地优势种群空间格局及其关联性.....	高福元,赵成章 (6661)
川西亚高山/高山森林土壤氧化还原酶活性及其对季节性冻融的响应.....	谭波,吴福忠,杨万勤,等 (6670)
模拟分类经营对小兴安岭林区森林生物量的影响.....	邓华卫,布仁仓,刘晓梅,等 (6679)
苹果三维树冠的净光合速率分布模拟.....	高照全,赵晨霞,张显川,等 (6688)
拟茎点霉 B3 与有机肥配施对连作草莓生长的影响.....	郝玉敏,戴传超,戴志东,等 (6695)
落叶松林土壤可溶性碳、氮和官能团特征的时空变化及与土壤理化性质的关系.....	苏冬雪,王文杰,邱岭,等 (6705)
人工固沙区与流沙区准噶尔无叶豆种群数量特征与空间格局对比研究.....	张永宽,陶冶,刘会良,等 (6715)
山地河流浅滩深潭生境大型底栖动物群落比较研究——以重庆开县东河为例.....	王强,袁兴中,刘红 (6726)
荣成俚岛人工鱼礁区游泳动物群落特征及其与主要环境因子的关系.....	吴忠鑫,张磊,张秀梅,等 (6737)
北黄海秋、冬季浮游动物多样性及年间变化.....	杨青,王真良,樊景凤,等 (6747)
鄂尔多斯市土地利用生态安全格局构建.....	蒙古军,朱利凯,杨倩,等 (6755)
村落文化林与非文化林多尺度物种多样性加性分配.....	高虹,陈圣宾,欧阳志云 (6767)
不同生计方式农户的环境感知——以甘南高原为例.....	赵雪雁 (6776)
两种预测模型在地下水动态中的比较与应用.....	张霞,李占斌,张振文,等 (6788)
四川黄龙沟少花鹤顶兰繁殖成功特征.....	黄宝强,寇勇,安德军 (6795)
硝化抑制剂对蔬菜土硝化和反硝化细菌的影响.....	杨扬,孟德龙,秦红灵,等 (6803)
新疆两典型微咸水湖水体免培养古菌多样性.....	邓丽娟,娄恺,曾军,等 (6811)
白洋淀异养鞭毛虫群落特征及其与环境因子的相关性.....	赵玉娟,李凤超,张强,等 (6819)
双酚 A 对萼花臂尾轮虫毒性及生活史的影响.....	陆正和,赵宝坤,杨家新 (6828)
孵化温度对双斑锦蛇初生幼体行为和呼吸代谢的影响.....	曹梦洁,祝思,蔡若茹,等 (6836)
黄玛草蛉捕食米蛾卵的功能反应与数值反应.....	李水泉,黄寿山,韩诗畴,等 (6842)
互惠-寄生耦合系统的稳定性.....	高磊,杨燕,贺军州,等 (6848)
超微七味白术散对肠道微生物及酶活性的影响.....	谭周进,吴海,刘富林,等 (6856)
专论与综述	
氮沉降对森林生态系统碳吸存的影响.....	陈浩,莫江明,张炜,等 (6864)
全球 CO_2 水平升高对浮游植物生理和生态影响的研究进展.....	赵旭辉,孔繁翔,谢薇薇,等 (6880)
跨界自然保护区——实现生物多样性保护的新手段.....	石龙宇,李杜,陈蕾,等 (6892)
研究简报	
会同和朱亭 11 年生杉木林能量积累与分配.....	康文星,熊振湘,何介南,等 (6901)
退化草地阿尔泰针茅生殖株丛与非生殖株丛的空间格局.....	任珩,赵成章,高福元,等 (6909)

期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 326 * zh * P * ¥70.00 * 1510 * 35 * 2012-11



封面图说: 白洋淀是华北地区最大的淡水湖泊湿地。淀区内沟壕纵横交错错落,村庄、苇地、园田星罗棋布,在水文、水化学、生物地球化学循环以及生物多样性等方面,具有非常复杂的异质性。随着上游城镇污废水、农田径流进入水域,淀区富营养化日益加剧。复杂的水环境特点、高度的景观异质性和良好的生物多样性,使得该地区成为探索规模性厌氧氨氧化反应的良好研究地点(详见本期第 6591—6598 页)。

彩图提供: 王为东博士 中国科学院生态环境研究中心 E-mail: wdwangh@yahoo.com

DOI: 10.5846/stxb201109231398

高照全, 赵晨霞, 张显川, 冯社章. 苹果三维树冠的净光合速率分布模拟. 生态学报, 2012, 32(21): 6688-6694.

Gao Z Q, Zhao C X, Zhang X C, Feng S Z. The simulation of three-dimensional canopy net photosynthetic rate of apple tree. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(21): 6688-6694.

苹果三维树冠的净光合速率分布模拟

高照全^{1,*}, 赵晨霞¹, 张显川², 冯社章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:构建三维树冠光合模型可模拟出叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和光能利用效率(LUE)在树冠内的三维分布。以 17 年生纺锤形“富士”苹果树(*Malus domestica* Borkh. cv. ‘Fuji’)为试材,通过实测确定三维树冠内叶片和辐射分布,根据不同部位叶片最大光合速率经验公式模拟叶片 P_n 在三维树冠空间内分布,并据 2007—2009 年测定数据拟合相关模型参数。模拟表明,苹果树冠叶片 P_n 和辐射的三维分布相似,在树冠上部 P_n 三维分布比较平缓,然后随辐射的减少而迅速降低。高辐射条件下 ($PAR=1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),从树冠上部 3 m 处降到到 1 m,平均相对辐射从 71.18% 降到 8.05%,减少了 89%,叶片平均 P_n 从 $15.05 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 降到 $1.92 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,减少了 87%。单位体积小室内的总净光合速率大小主要取决于叶面积密度,部分取决于 P_n 。 G_s 三维分布与 P_n 相似,而 LUE 分布与辐射相反,中下部高,上部低。根据光合机理模型、树冠内辐射和叶面积三维分布可模拟出苹果三维树冠内叶片的 P_n 、 G_s 和 LUE 分布,该模型参数少,可方便用于其它果树三维光合模型构建和果树整形修剪研究。

关键词:光合作用;模型;气孔导度;光能利用效率;三维分布

The simulation of three-dimensional canopy net photosynthetic rate of apple tree

GAO Zhaoquan^{1,*}, ZHAO Chenxia¹, ZHANG Xianchuan², FENG Shezhang¹

1 Beijing Vocational College of Agriculture, Beijing 102442, China

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

Abstract: The distribution of photosynthesis within the canopy determines the productivity and quality in a fruit orchard. A model of photosynthesis was developed to simulate the three-dimensional (3-D) distribution of leaf net photosynthetic rate (P_n), stomatal conductance (G_s) and light use efficiency (LUE) in apple canopy. The experiment was conducted in a ‘Fuji’ apple (*Malus domestica* Borkh. cv. ‘Fuji’) orchard during the 2007—2009 growing seasons. The orchard is on the farm in Guojia Town (35° 11' N, 105° 21' E, altitude 1530 m) of Gansu Province. The planting spacing was 3 m × 4 m, and each tree was trained as an spindle system. The model was developed on the basis of 3-D distribution of canopy radiation and leaf area determined by direct measurement. Foliage photosynthetic capacity at different canopy positions was described by an experiential equation, and the leaf photosynthesis model is based on the mechanistic understanding of C_3 photosynthesis. The parameters of the leaf photosynthesis model, that is, the maximum carboxylation rate, potential rate of electron transport, the rate of triose phosphate utilisation and their CO_2 and temperature dependence, were determined using gas-exchange data of fully expanded, mature leaves.

In the whole canopy, about 64.51% of the leaves were 1.0—2.0 m from the canopy, 35.49% were at other distances from the canopy. No obvious difference in leaf area distribution was seen in the north-south orientation, and a basin foliage distribution was concentrated around the trunk. In the vertical section, the relative radiation decreased with increasing

基金项目:科技部星火计划项目(2008GA600009);北京市地方项目(XY-BS-12-02)

收稿日期:2011-09-23; 修订日期:2012-02-01

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

canopy depth. The rapid depression of the relative radiation was concentrated in the middle of the canopy where the leaf area density was highest. And more than 36% of the relative radiation was on the sides compared to near the trunk. The simulation showed that the 3-D distribution of P_n was similar to that of the relative radiation. When canopy height decreased from upper to bottom canopy, the relative radiation decreased by 89% from 71.18% to 8.05% and P_n decreased by 87% from $15.05 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ to $1.92 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ($\text{PAR}=1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). A flat step in the top canopy of the 3-D P_n distribution was observed, which decreased rapidly with the decreasing radiation. However, the 3-D distribution of the total photosynthetic rate in a unit cell appeared to mainly track the distribution of the leaf area and was partly correlated with the P_n . The 3-D distribution of G_s patterns was similar to that of P_n . And the distribution of LUE was reverse to P_n , which was more in bottom layer and less in upper layer. Satisfactory correspondence was achieved between measured and simulated values of P_n and G_s in different position of apple canopy, which was showed that the coupled model has the ability to predict P_n in a 3-D apple canopy. The main aim of fruit tree pruning is to remove useless shoots and leaves, and identification of these parts can be conveniently determined in a 3-D canopy plot. Overall, the coupled model performed well in predicting P_n for different leaf area distribution patterns. The 3-D distribution of P_n , G_s and LUE were determined by direct measurement of the 3-D distribution of radiation, leaf area and C_3 photosynthesis models in an apple orchard. The parameters of the model were maintained as simply as possible to facilitate their wide use in canopy photosynthesis simulations, especially for studying the effects of shape and pruning in fruit trees.

Key Words: photosynthesis; model; stomatal conductance; light use efficiency; 3-D distribution

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树冠内光合作用分布^[1-3]。作为源的叶片向果实提供碳水化合物,其供应能力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^[4-5]。因此利用三维光合模型进行研究果树树冠内光合作用分布有十分重要的意义。前人就果园密度、树冠形状等对果园内单叶净光合速率(P_n)和产量品质影响进行了大量研究^[2, 5-7]。Cohen 和 Fuchs^[8]将柑橘果园每一行树冠横切面分成许多小室,每个小室的结构相同(用平均叶倾角,平均叶面积指数等描述),再利用这些小室来研究树冠结构、光辐射和光合速率分布,取得了很好的模拟效果。Génard 等^[9]在桃树上建立了几何结构模型,模拟出枝叶结构对枝组 P_n 影响。Green 等^[4]研究发现苹果单株树冠整体光合有效辐射(PAR)截获和光合总量在晴天可达 500 mol 和 7.82 mol。但前人对果树光合模拟研究主要集中在单叶片光合特性或树冠整体光合能力上^[4, 6-7],对果树三维树冠内叶片 P_n 分布研究甚少。本文利用三维分室模型模拟苹果树冠 P_n 三维分布,其中叶片和 PAR 在树冠的三维分布通过直接测定方法确定,叶片 P_n 采用 C_3 植物光合生化模型模拟。通过模拟树冠三维空间内叶片 P_n 和单位体积内光合总量分布,以及气孔导度(G_s)和光能利用效率(LUE)的三维分布,可为果树最佳树形选择和合理修剪提供理论指导。

1 材料与方法

1.1 材料与指标测定

试验材料为纺锤形“富士”苹果树(*Malus domestica* Borkh. cv. ‘Fuji’),于2007—2009年在甘肃省天水市秦安县郭嘉镇试验园(东径 $105^{\circ}21'$,北纬 $35^{\circ}11'$,海拔 1530 m)进行,定植于 1990 年,株行距 3 m×4 m,南北行向。主干一般 40—60 cm;树高 4.5—5 m;冬剪后每公顷留枝量 160—210 万;每棵树有大枝 15 个左右,采用单轴延伸的方法修剪。土壤为沙壤土,按正常管理浇水施肥。由于所用试材为盛果期大树,株间已完全郁闭,所以本文未考虑株间 PAR 和 P_n 分布差异。

测定 PAR 时首先用细竹竿将整个树冠分成一系列 0.5 m×0.5 m×0.5 m 小室,选择典型晴天用 LQF5 型光量子计测定每个小室 PAR。选择 5 个有代表性树冠在 2007 和 2008 年的 6—8 月测定,每棵树测 3d。测量同时记录在树冠顶部参考平面 PAR,根据二者比例算出相对光合有效辐射(RPAR),每个小室内叶片所接受的平均辐射用 Beer 定律计算^[10]。 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。所有叶片 G_s 和 P_n 参数都选用晴天上午数据拟合,相关小气候因子数据来自光合仪。参数根据最小二乘法估计,或源于前人数据^[7, 11-12]。叶片面积测定时首先统计出每棵试验树每个小室延长枝(>30 cm)、长枝(15—30 cm)、中枝(5—15 cm)、短枝(<5 cm)数量;然后每类枝随机扫描出 100 个枝条叶片面积;最后推算出每个小室和整株树的叶面积,每年重复 5 株树,根据 3a 平均值作图。

1.2 模型构建

1.2.1 叶片光合模型

Farquhar 等^[11]根据 C_3 植物光合生化机理提出模拟单叶 P_n 生化模型,其它学者^[7, 12]相继对此做了改进。计算 P_n 公式为:

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

其中, 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^[11],本文用 Leuning^[12]改进的 G_{sc} 半机理模型计算 G_{sc} 。假设 $G_s = 1.6 G_{sc}$ ^[12-13],其中 G_s 是水汽通过气孔的导度。

2.2 树冠光合三维模型

树冠上层阳生大叶的光合模型根据公式 1 确定,三维树冠不同部位叶片和阳生大叶 A_c 关系由拟合的二次方程描述:

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

式中, $A_{c(i)}$ 是树冠第 i 个小室由 Rubisco 活性限制的最大光合速率, x 是该小室 RPAR。根据上述模型和每个小室的平均 PAR 可模拟出整个树冠不同部位单叶净光合速率 P_n 分布。

根据每个小室的叶面积(L)和 P_n 可求出每个小室总净光合速率(P_{n-c})和全树总净光合速率(P_{n-t}):

$$P_{n-c} = P_n L \quad (3)$$

$$P_{n-t} = \sum_{i=0}^i P_{n-c}(i) \quad (4)$$

全树光合日变化可由每个小室日变化积分求出,其中每个小室 PAR 日变化是由气象站记录辐射值和每个小室相应时刻 RPAR 计算。

1.2.3 模型验证

在晴天随机选择苹果三维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三维树冠不同部位叶片 P_n 模拟效果,其中 P_n 模拟所用气象数据来自光合仪。树冠整体 P_n 根据 2008 年 7 月 19—23 日(晴天)不同时段整个树冠 P_n 随机测定平均值计算,用 LI-6400 光合仪在三维树冠内随机选择叶片,不改变叶片角度和方位,同时根据相应时间气象数据和光合模型计算整个树冠 P_n 日变化模拟值,然后根据这两方面结果验证三维光合模型对整个树冠 P_n 模拟效果。

2 结果与分析

2.1 苹果树冠叶片三维分布

图 1 给出了纺锤形苹果树冠叶面积密度(单位树冠体积内的叶面积, LAD)分布在垂直行向切面和水平面上的投影,在纺锤形树冠中 LAD 变化范围从 0 到 $3.2 \text{ m}^2/\text{m}^3$ 。LAD 垂直分布显示叶面积分布在高度从 0 到 4.5 m 的范围内,主要分布在 0—3 m 之间,其中叶面积密度最大的区域位于树冠 0.5—2 m 之间。就整个树冠而言 64.51% 的叶面积分布在 0.5—2 m 之间,10.01% 分布在 0.5 m 以下,2 m 以上区域为 25.48%,树冠平均叶面积指数为 3.88。在树干周围叶面积呈向上突起的馒头状分布(图 1),有 47.4% 的叶面积分布在树干周围 1.0 m 之内,所以辐射很难从树冠上部照射到内膛和下部的叶片及果实上,这是纺锤树形的弊端。

2.2 苹果树冠 RPAR 三维分布

苹果树冠 RPAR 三维分布可见图 1,在垂直切面上 RPAR 随树冠深度的降低而减少,树冠中部辐射消减

最快,此处 LAD 也最大,而辐射传播主要是由 LAD 决定。在东西两侧 RPAR 差异一般也不超过 5%,但是两侧 RPAR 比树干周围平均高 1.2 倍。本文试验树采用了纺锤树形,这种树形主枝多,并且在主干周围螺旋排列,枝叶分布比较集中。树冠内 RPAR 分布呈现出自下而上、自内而外逐渐增高的规律,其树冠外围最高,靠近树干的下层最低(图 1),且低光区所占比例大。并且在低光区枝叶分布也比较集中,不同 RPAR 范围内叶片所占比例为:RPAR 大于 80% 区域叶面积占树冠总叶面积的 0.18%,RPAR 在 60%—80% 之间的为 3.37%,RPAR 在 40%—59% 之间的为 23.10%,RPAR 在 20%—39% 之间的为 35.82%,RPAR 小于 20% 的为 37.58%。

2.3 苹果树冠单叶 P_n 三维分布

苹果叶片 P_n 三维分布如图 1 所示,计算 P_n 时没有考虑三维树冠空间内不同部位 T_a 、 RH 和 CO_2 浓度差异。从图 1 可看出 P_n 三维分布和 RPAR 很相似。由于树冠上部 PAR 超过了光饱和点,所以上部 P_n 分布呈现一个变化平缓的平台。上部阳生叶 P_n 一般是下层和内膛叶片的 5—7 倍。三维图示表明树冠不同部位叶片 P_n 随 RPAR 的减少而迅速降低(图 1),这主要与叶片 P_n 光响应有关。当树冠高度从 3 m 降低到 1 m 时,平均 RPAR 从 71.18% 降到 8.05%,减少了 89%,叶片平均 P_n 从 $15.05 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 降到 $1.92 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,减少了 87%。计算表明,内膛和下层叶片即使在高辐射条件下也不到上层叶片 P_n 的 20%,只有 40.7% 的叶片最大 P_n 达到了上层叶片一半($PAR = 1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。通过对叶片 P_n 分布进行三维作图,可清晰的看到叶片 P_n 在三维树冠空间内分布,这为树形选择和果树修剪提供了更加可靠的理论依据。

树冠中单位体积内光合总量三维分布可见图 1,小室内的光合总量分布主要遵循叶面积分布(图 1),部分取决于叶片 P_n (图 1)。三维树冠内单位体积光合总量分布趋势说明其分布主要取决于叶面积,也就是说在一定范围内果树的生物量和产量也主要取决于叶面积多少。单位小室净光合速率大小从树冠外围到内部的变化范围是 $0—27 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{s}^{-1}$,其中树冠 1—2.5 m 之间叶片光合总量占整体光合总量的 73.0%,树干周围 1.0 m 之内叶片光合总量占总光合量的 64.4%。在高辐射条件下($PAR = 1500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),整株树的光合速率为 $338.11 \mu\text{mol}/\text{s}$,平均单叶 P_n 为 $7.24 \mu\text{mol}/\text{s}$,晴天全天单株树光合总量约 8—10 mol/d。

2.4 苹果树冠 G_s 三维分布

根据 G_s 计算公式可知 G_s 主要由净光合速率和水汽压差所决定。从图 1 可看出苹果树冠 G_s 和 P_n 的三维分布非常一致, G_s 从上部到下部逐步递减,当树冠高度从 3m 降到 1m, G_s 从 $221.2 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 降到 $79.9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,减少了 64%。树冠两侧的 G_s 也比内部明显要大,最外侧叶片 G_s 平均比最内侧大 62%。

2.5 苹果树冠 LUE 三维分布

苹果树冠内叶片 LUE 三维分布如图 1 所示,可看出 LUE 三维分布趋势与 P_n 并不一致,树冠内光合作用过强和过弱部位 LUE 偏低,就整个树冠而言中下部和内膛的 LUE 高。这是因为 LUE 在较低辐射条件下达到最大值($PAR = 400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 左右)。果树一般成行种植,有特定树形结构,三维树冠空间内叶片对辐射吸收和光合能力都具有很大的异质性,造成不同部位叶片 LUE 差异也很大。通过构建相应三维光合模型可以详细了解树冠三维空间内 LUE 分布和动态变化。

2.6 模型验证

本文根据光合仪和气孔计对树冠内不同部位叶片随机测定数据,验证了该模型对树冠内不同部位叶片 P_n 和 G_s 模拟效果。从图 2 可看出 P_n 和 G_s 实测值和模拟值基本吻合。通过回归方程分析表明相关系数超过了 0.75, $P < 0.0001$,这说明利用本文模型和参数可较好模拟出苹果三维树冠内不同部位叶片 P_n 和 G_s 。但实测值和模拟值还是存在一定偏差(图 2),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水分和高温胁迫等问题,本文模型没有考虑;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实际辐射比模拟值大。对整个三维树冠叶片平均 P_n 实测值和模拟值进行了比较,也取得了较好效果(图 3),这说明利用本文模型可准确模拟出苹果三维树冠整体光合速率。

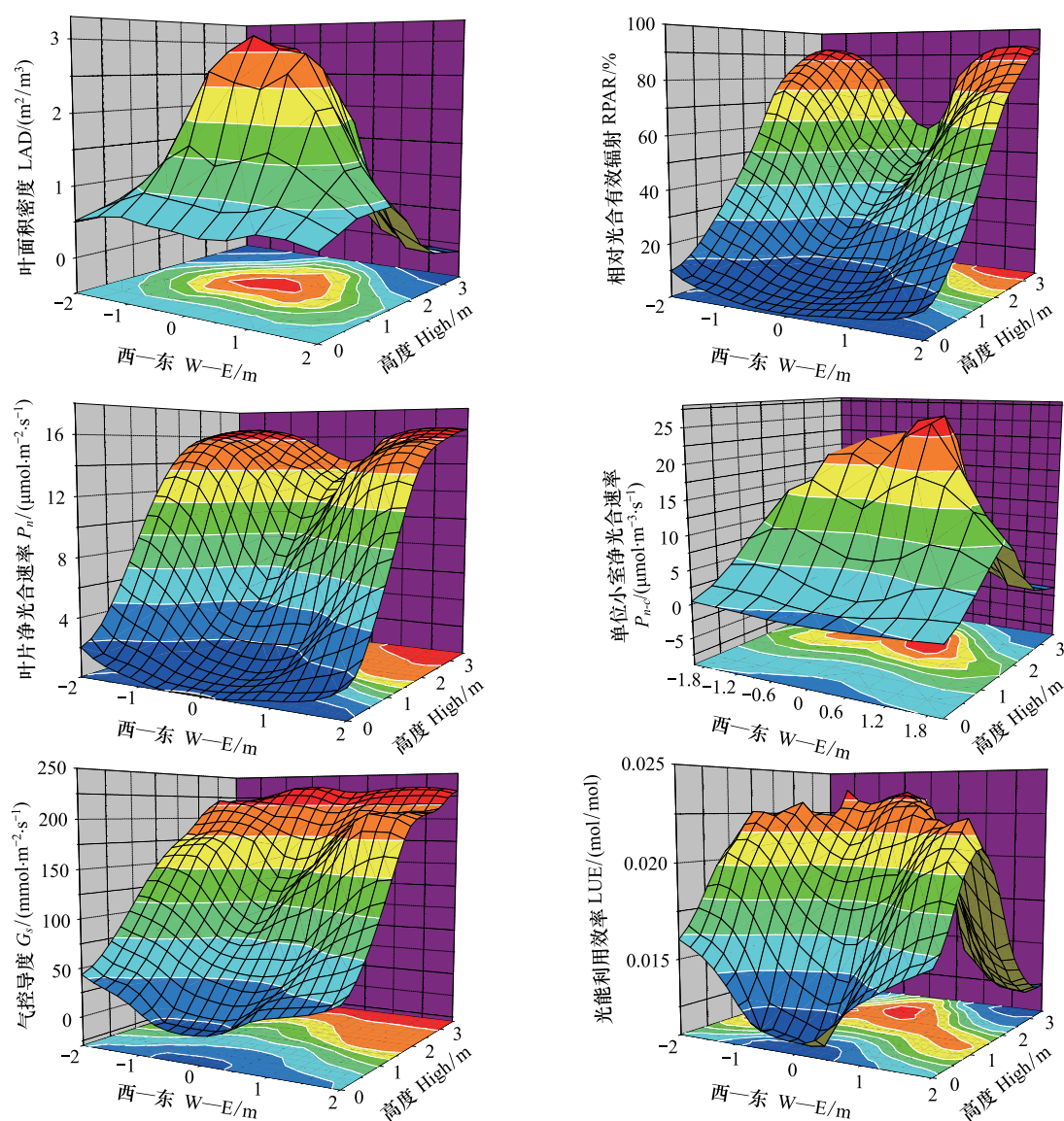


图1 苹果三维树冠叶面积密度(LAD)、相对光合有效辐射(RPAR)、叶片净光合速率(P_n)、单位小室总净光合速率(P_{nc})、气孔导度(G_s)和光能利用效率(LUE)三维分布

Fig. 1 Three-dimensional distribution of leaf area density(LAD), relative photosynthetically active radiation(RPAR), leaf photosynthetic rate(P_n), total photosynthetic rate in a unit cell(P_{nc}), stomatal conductance(G_s) and light use efficiency(LUE) in apple tree canopy

其中 W-E 为东西方向上距树干的距离; 计算 P_n 所用标准值为: $PAR=1500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $RH=50\%$, $T_a=25^\circ\text{C}$, $[CO_2]=380 \mu\text{mol}/\text{mol}$

3 讨论

果实产量和品质都强烈依赖于光合作用分布^[14-15], 而果树一般成行种植, 有特定的树形结构, 树冠内辐射分布和叶片光合能力都具有很大异质性^[3, 15-16], 难以用简单分层模型来模拟^[17-18], 需要构建相应三维光合模型。三维几何模型一般需要模拟树冠结构, 如叶倾角、叶片的透光和反射系数等, 以及辐射在树冠内的变化(如纬度、太阳高度角等)^[9, 14], 这样的模型因为参数过多和计算过于复杂造成其应用受到很大限制。根据实测辐射和叶片分布构建了模拟苹果三维树冠 P_n 分室模型。首先假定苹果树冠每个小室(0.125 m^3)可视为一个大叶, 具有相同叶片参数和环境条件, 有关树冠对小气候因子响应结果都据此求出。验证结果表明(图2), 利用该模型即能模拟出苹果三维树冠空间内不同部位叶片 P_n 、 G_s 和 LUE 分布, 也能模拟出树冠整体光合总量, 而且当苹果树形和叶面积指数不同时该模型参数也基本适用。该模型简单易行, 相关模型参数都可很方便测出, 为果树光合三维建模提供了有效途径。

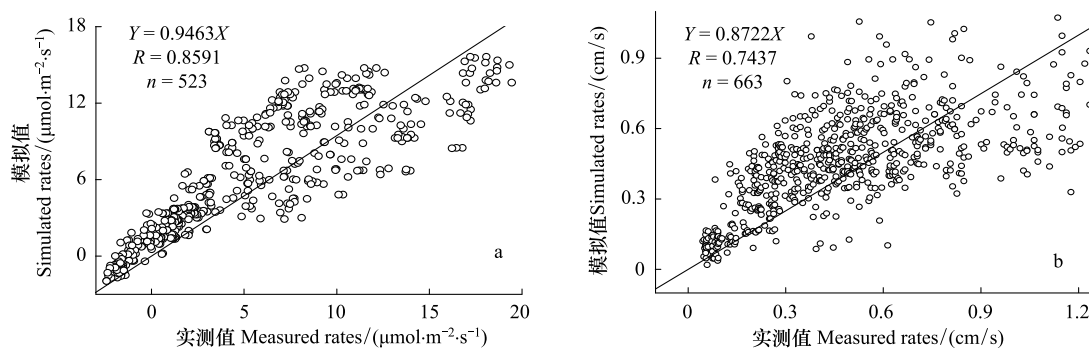


图2 苹果树冠不同部位叶片 P_n (a) 和 G_s (b) 实测值和模拟值关系

Fig.2 The relationship between measured and simulated values of leaves P_n (a) and G_s (b) in different position (a) of apple canopy

对于叶片光合生化模型来说最重要的是确定叶片最大光合速率,及其对一系列环境条件响应^[9]。从树冠底部到顶部叶片最大光合速率一般要增加 2—4 倍^[19-21],本文根据经验公式 2 描述了叶片最大光合速率和叶片所接受 RPAR 的关系,进而确定了三维树冠空间内不同部位叶片光合模型参数,模拟出了不同树冠部位叶片 P_n (图 1)。当从苹果树冠上层到下层,最大 P_n 从 $15.05 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 减少到 $1.92 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,减少了 87%(图 1)。数值分析表明叶片面积和 PAR 分布是影响苹果树冠 P_n 三维分布的最重要因素(图 1),而它们又很难根据数学模型来准确模拟^[9, 22]。因为果园是一个非常复杂的农业系统,叶片和光截获在空间上的异质性很难准确计算。对于果园来说,树形结构、树高、修剪方式、品种、砧木、株行距等都对叶片分布和光能截获有显著影响^[15, 23-24],这些因素目前还难以通过模型模拟。在本文当中叶片和 PAR 是通过直接测定的方法确定的,进而确定了 P_n 变化。从图 1 可看出苹果树冠内叶片 LUE 三维分布趋势与 P_n 并不一致,光合作用过强和过弱部位叶片 LUE 反而低。这种趋势一方面是因为在 PAR 值高时光能的热耗散多, P_n 还要受到光饱和点限制^[25];另一方面是因为 PAR 低时叶片呼吸作用所占比例大^[7]。就树冠整体而言种植密度越大,枝叶量越大对辐射的截获越多,树冠整体 LUE 也越高。

20 世纪六七十年代欧美等西方家用苹果矮化砧木结合纺锤树形进行集约化栽培^[26]。该树形在 20 世纪 90 年代在我国逐渐普及,陕西、山西、甘肃和河北的太行山地区应用尤为普遍,有自然纺锤形、改良纺锤形等。但我国苹果树绝大多数都是乔化砧木(矮化砧木由于存在抗性差、易早衰等问题,不适应我国大陆性气候),造成苹果树刚长大结果,树冠就开始郁蔽,严重影响了苹果的产量和品质。这主要是因为果实的产量和品质主要是由碳水化合物的输入决定的,供给果实的碳水化合物又主要是来自果台枝和果实周围的叶片^[2-3, 5],所以树冠光照恶化是造成乔化密植苹果园产量低、品质差的主要原因。从图 1—图 3 可看出纺锤形苹果树的下部和内膛叶片的 P_n 一般不到顶部最大 P_n 的 30%,不能向外输出足够的光合产物,因此影响了其产量和品质。近几年的研究和实践均表明通过对乔化密植苹果大树进行开心树形改造,既能减少了无效枝叶的消耗又可改善结果枝的光照条件,促使苹果的产量和品质显著增加^[27]。试验还发现长枝富士如果采用开心树形每 666.7m^2 留枝量 5—7 万,叶面积指数 2.5—3 就可以达到优质丰产目的^[27]。

References:

- [1] Schultz R. 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] Green S R, McNaughton K G, Greer D H, McLeod D J. Measurement of the increased PAR and net all-wave radiation absorption by an apple tree caused by applying a reflective ground covering. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1995, 76(3/4):163-183.
 - [5] Legros S, Mialet-Serra I, Caliman J P, Siregar F A, Clement-Vidal A, Fabre D, Dingkuhn M. Phenology, growth and physiological adjustments of oil palm (*Elaeis guineensis*) to sink limitation induced by fruit pruning. *Annals of Botany*, 2009, 104(6):1183-1194.
 - [6] Higgins S S, Larsen F E, Bendel R B, Radamakere G K, Bassman J H, Biddlaker W R, Wir A A. Comparative gas exchange characteristics of potted, glass house-grown almond, apple, fig, grape, olive, peach and Asian pear. *Scientia Horticulturae*, 1992, 52(4):313-329.
 - [7] Gao Z Q, Li T H, Feng S Z, Zhang X C. Dynamic simulation of photosynthetic rate and light use efficiency of apple leaves. *Plant Physiology Communications*, 2010, 46(5):487-492.
 - [8] 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(2):123-144.
 - [9] Génard M, Baret F, Simon D. A 3D peach canopy model used to evaluate the effect of tree architecture and density on photosynthesis at a range of scales. *Ecological Modelling*, 2000, 128(2/3):197-209.
 - [10] 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.
 - [11] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 1980, 149(1):78-90.
 - [12] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants. *Plant, Cell and Environment*, 1995, 18:339-355.
 - [13] Tezara W, Mitchell V J, Dirscoll S D, Lawlor D W. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*, 1999, 401(6756):914-917.
 - [14] Louarn G, Lecœur 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.
 - [15] Balan V, Cimpoeș 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.
 - [16] 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.
 - [17] Wang J, Yu Q, Li J, Li L, Li X G, Yu G R, Sun X M. Simulation of diurnal variations of CO₂, water and heat fluxes over winter wheat with a model coupled photosynthesis and transpiration. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2006, 137(3/4):194-219.
 - [18] Olcheva A, Ibrom A, Rossa T, Falck U, Rakkibua G, Radler K, Grote S, Kreilein 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.
 - [19] Kositsup B, Kasemsap P, Thanisawanyangkura S, Chairungsee N, Satakhun D, Teerawatanasuk K, Ameglio T, Thaler P. Effect of leaf age and position on light-saturated CO₂ assimilation rate, photosynthetic capacity, and stomatal conductance in rubber trees. *Photosynthetica*, 2010, 48(1):67-78.
 - [20] 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.
 - [21] Niinemets Ü. Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. *Plant, Cell and Environment*, 2007, 30:1052-1071.
 - [22] Duursma R A, Mäkelä A. Summary models for light interception and light-use efficiency of non-homogeneous canopies. *Tree Physiology*, 2007, 27(6):859-870.
 - [23] 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.
 - [24] Jenkins J P, Richardson A D, Braswell B H, Ollinger S V, Hollinger D Y, Smith M L. Refining light-use efficiency calculations for a deciduous forest canopy using simultaneous tower-based carbon flux and radiometric measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2007, 143(1/2):64-79.
 - [25] Damour G, Simonneau T, Cochard H, Urban L. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant, Cell and Environment*, 2010, 33(9):1419-1438.
 - [26] Chen X S, Han M Y, Shu G L, Liu F Z, Guo G N, Jiang Y M, Mao Z Q, Peng F T, Su H R. Discussion on today's world apple industry trends and the suggestions on sustainable and efficient development of apple industry in China. *Journal of Fruit Science*, 2010, 27(4):598-604.
 - [27] 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.

参考文献:

- [7] 高照全, 李天红, 冯社章, 张显川. 苹果叶片的净光合速率和光能利用效率的动态模拟. *植物生理学通讯*, 2010, 46(5):487-492.
- [16] 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.
- [26] 陈学森, 韩明玉, 苏桂林, 刘凤之, 过国南, 姜远茂, 毛志泉, 彭福田, 束怀瑞. 当今世界苹果产业发展趋势及我国苹果产业优质高效发展意见. *果树学报*, 2010, 27(4):598-604.
- [27] 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.

CONTENTS

Widespread of anaerobic ammonia oxidation bacteria in an eutrophic freshwater lake wetland and its impact on nitrogen cycle	WANG Shanyun, ZHU Guibing, QU Dongmei, et al (6591)
Responses of soil enzyme activities of degraded coastal saline wetlands to irrigation with treated paper mill effluent	XIA Mengjing, MIAO Ying, LU Zhaoxia, et al (6599)
Wetland ecosystem health assessment of the Tumen River downstream	ZHU Weihong, GUO Yanli, SUN Peng, et al (6609)
An index of biological integrity: developing the methodology for assessing the health of the Baiyangdian wetland	CHEN Zhan, LIN Bo, SHANG He, et al (6619)
MODIS-based analysis of wetland area responses to hydrological processes in the Dongting Lake	LIANG Jie, CAI Qing, GUO Shenglian, et al (6628)
The diversity of invasive plant <i>Spartina Alterniflora</i> rhizosphere bacteria in a tidal salt marshes at Chongming Dongtan in the Yangtze River estuary	ZHANG Zhengya, DING Chengli, XIAO Ming (6636)
Analyzing the azimuth distribution of tree ring $\delta^{13}\text{C}$ in subtropical regions of eastern China using the harmonic analysis	ZHAO Xingyun, LI Baohui, WANG Jian, et al (6647)
In the process of grassland degradation the spatial pattern and spatial association of dominant species	GAO Fuyuan, ZHAO Chengzhang (6661)
Activities of soil oxidoreductase and their response to seasonal freeze-thaw in the subalpine/alpine forests of western Sichuan	TAN Bo, WU Fuzhong, YANG Wanqin, et al (6670)
Simulating the effects of forestry classified management on forest biomass in Xiao Xing'an Mountains	DENG Huawei, BU Rencang, LIU Xiaomei, et al (6679)
The simulation of three-dimensional canopy net photosynthetic rate of apple tree	GAO Zhaoquan, ZHAO Chenxia, ZHANG Xianchuan, et al (6688)
The effect of <i>Phomopsis</i> B3 and organic fertilizer used together during continuous cropping of strawberry (<i>Fragaria ananassa</i> Duch)	HAO Yumin, DAI Chuanchao, DAI Zhidong, et al (6695)
Temporal and spatial variations of DOC, DON and their function group characteristics in larch plantations and possible relations with other physical-chemical properties	SU Dongxue, WANG Wenjie, QIU Ling, et al (6705)
Comparisons of quantitative characteristics and spatial distribution patterns of <i>Eremosparton songoricum</i> populations in an artificial sand fixed area and a natural bare sand area in the Gurbantunggut Desert, Northwestern China	ZHANG Yongkuan, TAO Ye, LIU Huiliang, et al (6715)
Comparison study on macroinvertebrate assemblage of riffles and pools: a case study of Dong River in Kaixian County of Chongqing, China	WANG Qiang, YUAN Xingzhong, LIU Hong (6726)
Nekton community structure and its relationship with main environmental variables in Lidao artificial reef zones of Rongcheng	WU Zhongxin, ZHANG Lei, ZHANG Xiumei, et al (6737)
Zooplankton diversity and its variation in the Northern Yellow Sea in the autumn and winter of 1959, 1982 and 2009	YANG Qing, WANG Zhenliang, FAN Jingfeng, et al (6747)
Building ecological security pattern based on land use: a case study of Ordos, Northern China	MENG Jijun, ZHU Likai, YANG Qianet al (6755)
Additive partition of species diversity across multiple spatial scales in community culturally protected forests and non-culturally protected forests	GAO Hong, CHEN Shengbin, OUYANG Zhiyun (6767)
Environmental perception of farmers of different livelihood strategies: a case of Gannan Plateau	ZHAO Xueyan (6776)
Application and comparison of two prediction models for groundwater dynamics	ZHANG Xia, LI Zhanbin, ZHANG Zhenwen, et al (6788)
Pollination success of <i>Phaius delavayi</i> in Huanglong Valley, Sichuan	HUANG Baoqiang, KOU Yong, AN Dejun (6795)
Mechanism of nitrification inhibitor on nitrogen-transformation bacteria in vegetable soil	YANG Yang, MENG Denglong, QIN Hongling, et al (6803)
Archaea diversity in water of two typical brackish lakes in Xinjiang	DENG Lijuan, LOU Kai, ZENG Jun, et al (6811)
Abundance and biomass of heterotrophic flagellates in Baiyangdian Lake, as well as their relationship with environmental factors	ZHAO Yujuan, LI Fengchao, ZHANG Qiang, et al (6819)
Effects of bisphenol A on the toxicity and life history of the rotifer <i>Brachionus calyciflorus</i>	LU Zhenghe, ZHAO Baokun, YANG Jiaxin (6828)
Effect of incubation temperature on behavior and metabolism in the Chinese cornsnake, <i>Elaphe bimaculata</i>	CAO Mengjie, ZHU Si, CAI Ruoru, et al (6836)
Functional and numerical responses of <i>Mallada besalis</i> feeding on <i>Coreyra cephalonica</i> eggs	LI Shuiquan, HUANG Shoushan, HAN Shichou, et al (6842)
Stability analysis of mutualistic-parasitic coupled system	GAO Lei, YANG Yan, HE Junzhou, et al (6848)
Effect of ultra-micro powder qiweibaishuan on the intestinal microbiota and enzyme activities in mice	TAN Zhoujin, WU Hai, LIU Fulin, et al (6856)
Review and Monograph	
The effects of nitrogen deposition on forest carbon sequestration: a review	CHEN Hao, MO Jiangming, ZHANG Wei, et al (6864)
Effect of enhanced CO ₂ level on the physiology and ecology of phytoplankton	ZHAO Xuhui, KONG Fanxiang, XIE Weiwei, et al (6880)
Transboundary protected areas as a means to biodiversity conservation	SHI Longyu, LI Du, CHEN Lei, et al (6892)
Scientific Note	
The energy storage and its distribution in 11-year-old chinese fir plantations in Huitong and Zhuting	KANG Wenxing, XIONG Zhengxiang, HE Jienan, et al (6901)
Spatial pattern of sexual plants and vegetative plants of <i>Stipa krylovii</i> population in alpine degraded grassland	REN Heng, ZHAO Chengzhang, GAO Fuyuan, et al (6909)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是中国生态学学会主办的生态学专业性高级学术期刊,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,300 页,国内定价 90 元/册,全年定价 2160 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 21 期 (2012 年 11 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 32 No. 21 (November, 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	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
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
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	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:1000717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	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	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
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	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元