

问题讨论 Discussion

苹果叶片的净光合速率和光能利用效率的动态模拟

高照全^{1,*}, 李天红², 冯社章¹, 张显川³¹北京农业职业学院, 北京 102442; ²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; ³北京日川河果树研究开发中心, 北京 102200

Dynamic Simulation of Photosynthetic Rate and Light Use Efficiency of Apple Leaves

GAO Zhao-Quan^{1,*}, LI Tian-Hong², FENG She-Zhang¹, ZHANG Xian-Chuan³¹Beijing Vocational College of Agriculture, Beijing 102442, China; ²College of Agronomy and Biotechnology, China Agricultural University/Laboratory of Stress Physiology and Molecular Biology for Tree Fruits, Beijing 100193, China; ³Richuanhe Pomological Research & Development Center, Beijing 102200, China

摘要: 根据构建的苹果叶片净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)和光能利用效率(LUE)的耦合模型可模拟一般小气候条件下苹果叶片的 P_n 和LUE变化。结果表明, 小气候因子对 P_n 和LUE的影响不同, 并且不同小气候因子之间还有明显交互作用。 P_n 主要由有效光合辐射(PAR)和 CO_2 浓度决定, 并随着叶片水势和空气湿度的升高而增大, 正常条件下 P_n 的最适温度约为25℃, PAR、 CO_2 浓度和空气湿度下降时, P_n 的最适温度也随之下降。PAR值较小时, LUE与PAR正相关; 在PAR达到400 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右时, LUE值最大, 而后随着PAR的增加而减少。由于LUE是 P_n 和PAR的比值, 所以其它小气候因子和叶片水势对LUE的影响与对 P_n 的影响相一致。

关键词: 苹果; 光合作用; 光能利用效率; 模型

光合作用是影响果实产量和品质的决定性因素, 果实产量首先取决于单位果园面积上的光合总量, 光合总量又是由树冠所有叶片的光能截获和光能利用效率(LUE)所决定(Annandale等2004; Jenkins等2007; Hilker等2008)。果实产量和品质还受“库-源”关系的影响(Genard等2000; Walcroft等2004), 果实的大小、颜色、含糖量和硬度等品质都取决于作为源的叶片向果实提供碳水化合物的多少。用数值模拟方法计算果树叶片的净光合速率(P_n)和LUE大小及其空间分布, 对研究果树的光合动态、“库-源”关系和确定最佳的种植密度、树形和修剪方式都有一定的理论和应用价值(张显川等2007)。本文用Farquhar等(1980)提出的模拟 C_3 植物光合生化模型和Ball等(1987)提出的气孔导度模型计算苹果叶片的 P_n , 用 P_n 与有效光合辐射(PAR)的比值确定叶片LUE, 并用数学模拟方法模拟出不同小气候条件下叶片的 P_n 和LUE动态及不同小气候因子之间对 P_n 和LUE的交互作用。

材料与方法

1 材料

实验材料为‘富士’苹果(*Malus domestica* Borkh. cv. ‘Fuji’)。试验于2006~2008年在北京市昌平区十三陵农场(北纬40°13', 东经116°13', 海拔79 m)进行。定植于1985年, 株行距3 m×5 m, 南北行向, 每棵树都按开心形整形(张显川等2007)。土壤为沙壤土, 按正常管理浇水施肥。

2 方法

气孔导度(G_s)用AP4气孔计(英国Delta-T公司)测定, P_n 用便携式光合系统LI 6400(美国LI-COR公司)测得, 测 G_s 和 P_n 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

收稿 2010-01-04 修定 2010-04-07

资助 国家自然科学基金(30871696)、国家“十一五”支撑计划(2007BAD36B02)、北京市科委(Z080005032508015)和甘肃省发改委项目(ZT06-01)。

* 通讯作者(E-mail: gaozhaoquan@sina.com; Tel: 010-80358899)。

有叶片 G_s 和 P_n 的参数都选用晴天上午的数据来拟合, 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, 或源自前人数据(Bernacchi 等 2001; Urban 等 2003; Garcia-Quijano 和 Barros 2005)。

3 模型构建

3.1 光合模型 Farquhar 等(1980)根据 C_3 植物光合机制提出了用于模拟单叶光合作用的一组生化模型, 其他人(Bernacchi等2001; Urban等2003; Garcia-Quijano 和 Barros 2005)相继对此作了改进。计算净光合速率的公式为:

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

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 是叶片的暗呼吸速率。该模型模拟 P_n 时首先需要确定气孔相对于 CO_2 的导度(G_{sc})大小(Farquhar 等 1980), 可由气孔导度模型求出。

3.2 气孔导度模型 Ball 等(1987)首先提出了计算 G_{sc} 的半机理模型, Leuning (1990)将其进行了改进:

$$G_{sc-L} = G_0 + \frac{a_1 A}{(c_s - \Gamma)(1 - D/D_0)} \quad (2)$$

其中 G_0 为剩余气孔导度, A 为叶片实际的 CO_2 同化速率(即 $\min\{A_c, A_q\}$), a_1 、 D_0 是常数, D 是水汽压差, Γ 是 CO_2 补偿点, c_s 是叶片表面的 CO_2 浓度。为了响应叶片水势(Ψ_1)对 G_{sc} 的影响, 我们对公式(2)进行了修订, 增加了一个限制方程(高照全等 2003):

$$G_{sc} = G_{sc-L} \cdot g(\Psi_1) \quad (3)$$

其中 Ψ_1 根据蒸腾作用的Penman-Monteith公式和水分传输的阻力模型计算, $g(\Psi_1)$ 由下述公式描述(Jones 1992):

$$g(\Psi_1) = 1 - \left| \frac{\Psi_1}{b_1} \right|^{b_2} \quad (4)$$

其中 b_1 、 b_2 为经验常数。

3.3 LUE 叶片的 LUE 定义为 P_n 和所吸收 PAR 的比值(Sims 等 2005; Jenkins 等 2007):

$$LUE = \frac{P_n}{PAR} \quad (5)$$

实验结果

1 叶片 P_n 的数值模拟

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_1 对叶片 P_n 的影响如图 1 所示, 光合模型中的相关参数是以苹果树冠外围阳生大叶为材料, 用光合仪测定的。首先, PAR 是光合作用的能量来源, PAR 低时 P_n 随 PAR 的增加而增加; 当 PAR 超过一定值后, 由于光饱和现象的存在, P_n 基本上保持为常数, 随 PAR 的增加而有部分下降, 这种下降主要由蒸腾过强对气孔产生的负反馈引起(图 1-a、d、e)。Rubisco 羧化速率上限的存在造成了叶片光饱和现象, 不过当温度和 CO_2 浓度增加时, 光饱和点也随之增加(图 1-a、e)。

CO_2 浓度也是叶片光合模型中光合作用的驱动变量, P_n 随着空气中 CO_2 浓度的增加而升高, 由于最大光合速率得到了提高, 所以在一定范围内当 PAR 和温度值高时, P_n 随 CO_2 浓度的增加而升高得更显著(图 1-a、c)。需要指出的是, 叶片气孔随 CO_2 浓度升高而缩小, 进而增加 CO_2 扩散阻力, 对光合作用产生不利影响; 显然 CO_2 浓度对光合作用作为底物浓度上升而发挥的影响要大于因 G_s 降低而产生的间接影响。图 1-a、c、g 显示, 在 CO_2 浓度低时, P_n 随着 CO_2 浓度的升高而接近线性增加; CO_2 浓度较高时, P_n 由受 Rubisco 活性的限制转为受 RuBP 再生的限制时, P_n 就开始逐渐饱和。

P_n 对 Ψ_1 的依赖关系是非线性的, Ψ_1 降低到 -2 Mpa 以下时才使叶片的光合速率显著降低(图 1-d、h)。但是 Ψ_1 的差异对气孔和蒸腾的影响几乎是线性的(未发表资料), 这种机制对于生长在干旱和半干旱地区的植物非常有意义, 这样可以使植物对 CO_2 同化速率下降不严重, 又能避免失去过多水分。 RH 对光合作用的影响是通过气孔的收缩而产生的, 并且在叶水势高时对气孔的影响不是很大, 而且只有当 G_s 值较小时 G_s 才会对光合作用有一定的影响, 因此 RH 对 P_n 的影响不显著(图 1-b、f、g)。

由于光合作用所有生化反应都需要酶催化, 而酶的催化作用对 T_a 又十分敏感, 稍微几度的变化就会明显影响整个光合进程, 所以提高 T_a 可以增加光饱和点和 P_n 对光强差异的敏感度。数学模拟结果表明, P_n 随着 T_a 的增加而呈现出一系列的“钟”形曲线(图 1-b、c、e), 一般条件下, 叶片光合作用

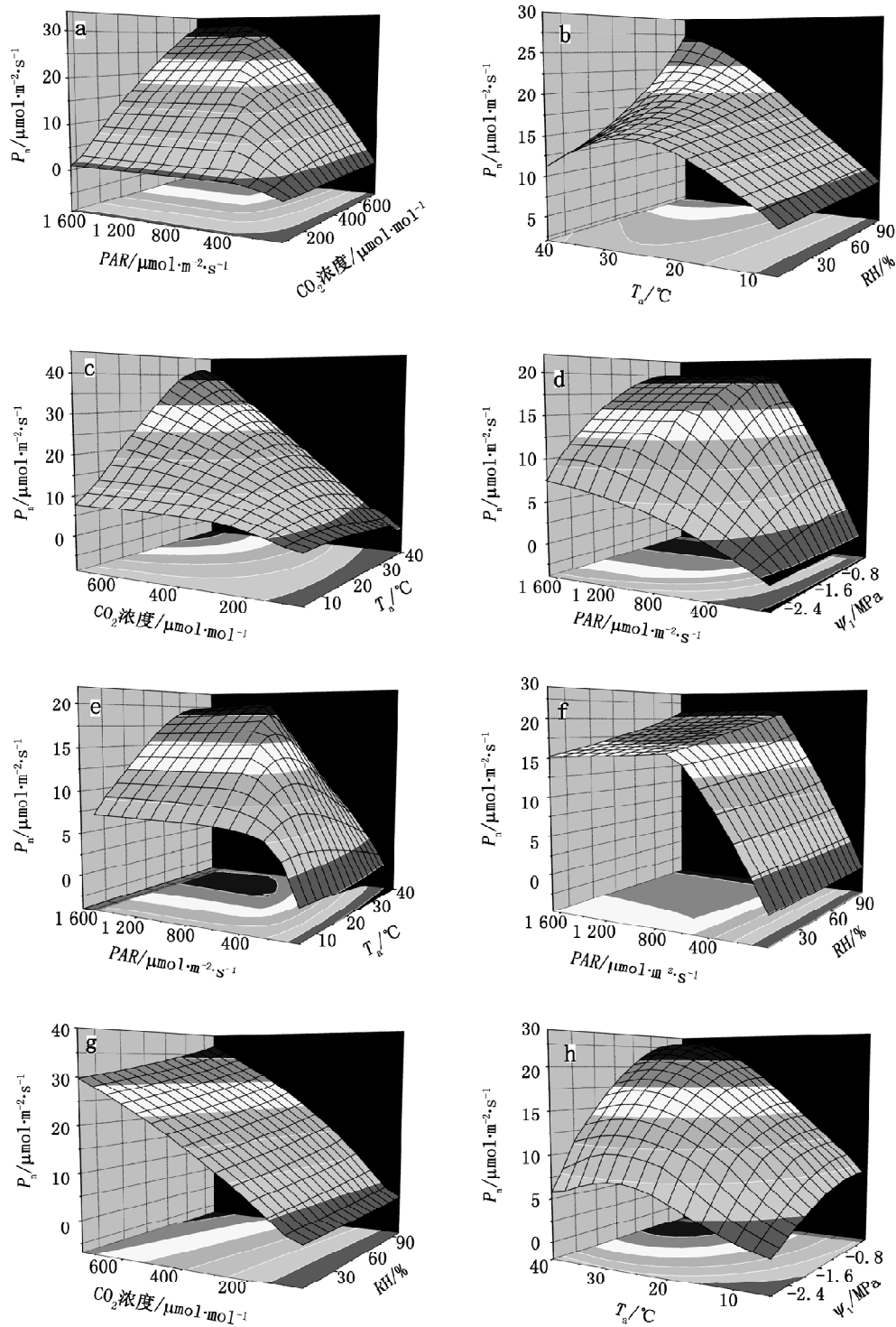


图1 不同PAR、CO₂浓度、Ψ₁、RH和T_a下苹果叶片P_n

PAR的变动范围为0~1 800 μmol·m⁻²·s⁻¹, CO₂浓度为50~800 μmol·mol⁻¹, Ψ₁为-2.6~0 MPa, RH为5%~95%, T_a为5~40 ℃。各自的标准值分别为: PAR=1 500 μmol·m⁻²·s⁻¹, CO₂浓度=380 μmol·mol⁻¹, Ψ₁=-1.2 MPa, RH=50%, T_a=25 ℃。下同。

的最适T_a为25 ℃左右。不过在PAR、CO₂浓度、RH数值较低时,光合作用的最适温度也随之降低(图1-b、c、e)。因为当PAR、CO₂浓度和RH

较小时的叶片同化总量少,而T_a越高呼吸作用就越高,所以在T_a较低时叶片P_n在较低的温度下可达到最大值。

2 叶片的 LUE 数值模拟

不同小气候条件和 Ψ_1 下 LUE 的动态响应如图 2 所示。从图 2-a、d、e、f 可看出, 在 PAR 达到 $400 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 左右时, LUE 的值最大, 然后随着 PAR

的增加而减少。这种趋势一方面因为在 PAR 值高时光能的热耗散多, 另一方面是因为 PAR 低时叶片的光合作用所占比例也低, 所以 T_a 升高时, LUE 的最适 PAR 即随着 T_a 的升高而升高(图 2-e)。由于 LUE

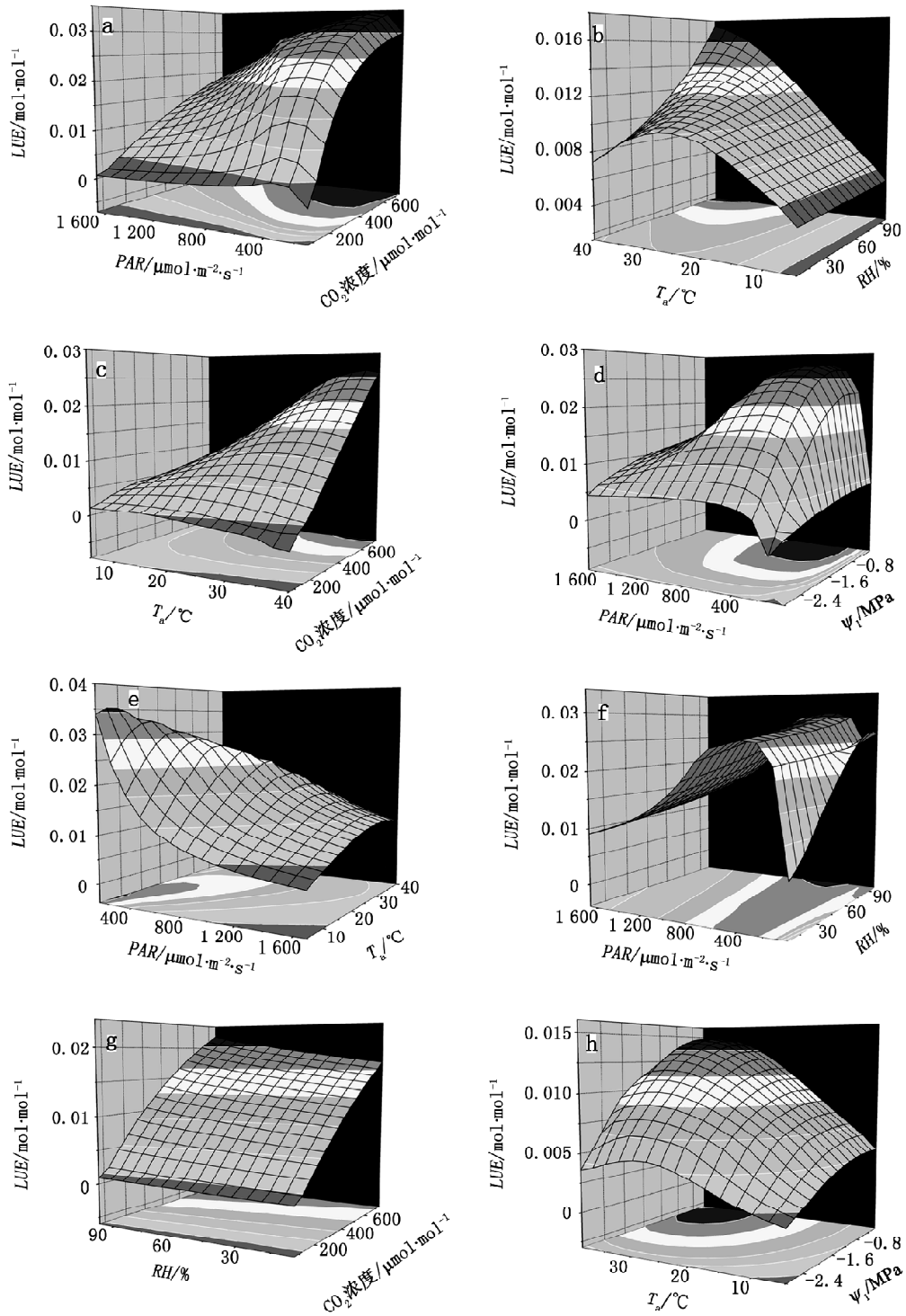


图 2 不同 PAR 、 CO_2 浓度、 Ψ_1 、 RH 和 T_a 下苹果叶片 LUE

是 P_n 与 PAR 的比值, 所以除了 PAR 以外, 其它条件改变时 LUE 的响应趋势与 P_n 的响应相一致。

CO_2 浓度升高时, LUE 随之呈线性上升, 高温条件下增加更为显著(图 2-a、c、g)。

一般条件下 LUE 的最适温度也是 $25\text{ }^\circ\text{C}$ 左右(图 2-b、c、e)。当 Ψ_1 升高时, LUE 也随 Ψ_1 的升高而增大, 在高水势条件下变化平缓, 低水势条件下大致呈线性关系(图 2-d、h)。 LUE 随着 RH 的升高而略微升高, 变化幅度不大(图 2-b、f、g)。不同小气候因子和叶片的水势对 LUE 的影响不相同, 并且各种因子之间还有明显的交互作用, 从图 2 可看出 PAR 和 T_a 、 RH 和 T_a 、 T_a 和 CO_2 浓度之间交互作用比较显著。

3 模型的验证

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如图 3 所示。由此可看出, 它们的相关性非常好, 线性回归系数和 R 值都接近于 1。这说明此模型可以用于模拟不同小气候条件下苹果叶片的 P_n 和 LUE 的变化。

讨 论

本文采用 C_3 植物光合模型和 Ball 等(1987)提出的气孔模型和 Ψ_1 对 G_s 的限制方程很好地模拟出了叶片 P_n 和 LUE 在不同小气候条件下的变化, 为进一步模拟果树冠层的光合作用和光能利用建立了基础。模拟结果表明, PAR 、 RH 、 T_a 、 CO_2 浓度和 Ψ_1 以及它们的交互作用对于准确地确定叶片光合特性非常关键(Dang 等 1998)。树冠不同部位的叶片在生长发育过程中接受的光照不同, 造成叶片的光合能力不同, 一般树冠顶部叶的最大 P_n 是底部叶的 2~4 倍(Niinemets 等 2006)。在果树生产中, 果实的产量和品质都依赖于光合的分布(Massonnet 等 2007), 因此应该根据不同部位叶片的光合模型和冠层的光照分布来构建冠层的光合模型。

叶片 LUE 随着环境条件的不同而不同, 低辐射条件下的 LUE 比较大, 阴天或多云时的 LUE 值比晴天高(Sims 等 2005), 但在环境胁迫条件下(如水分亏缺、空气干燥和高温)的 LUE 则降低(Hilker 等 2008)。我们的试验结果也表明, PAR 在 $400\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

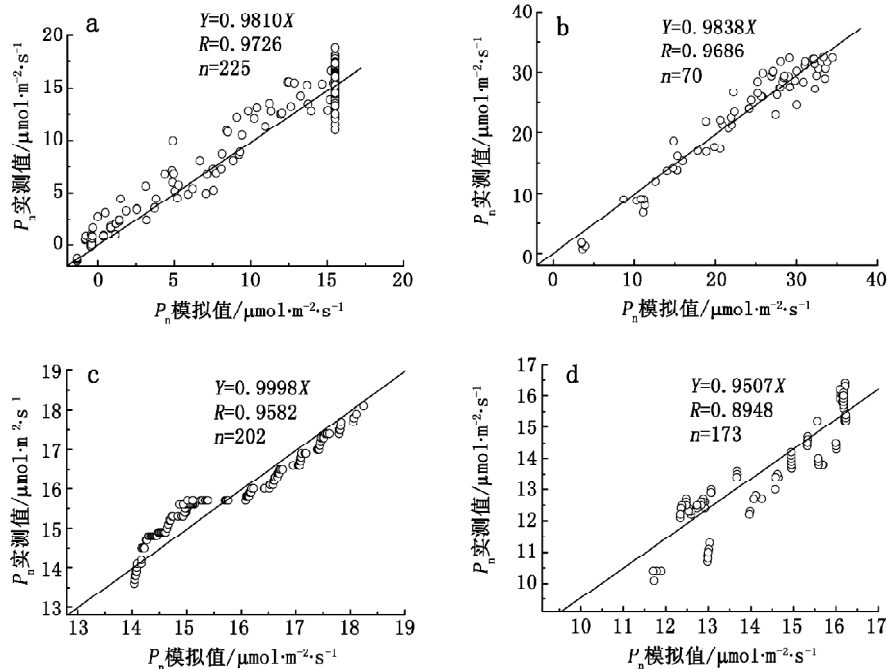


图3 不同 PAR (a)、 CO_2 浓度(b)、 RH (c)和 T_a (d)下苹果叶片的 P_n 实测值和模拟值关系

PAR 的变动范围为 $0\sim 1800\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, T_a 为 $5\sim 40\text{ }^\circ\text{C}$, CO_2 为 $50\sim 1000\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$, RH 为 $5\%\sim 95\%$ 。各自的标准值分别为: $PAR=1500\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $RH=50\%$, $T_a=25\text{ }^\circ\text{C}$, CO_2 浓度= $360\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。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。

$\text{m}^2\cdot\text{s}^{-1}$ 左右时的 *LUE* 最大, 并且各种小气候因子以及 Ψ_1 之间还有交互作用(图 2)。而且 *LUE* 的平均日变化受各种环境因子的综合影响, 有研究表明, 松树混合林冠层的 *LUE* 日变化在辐射 $5 \text{ MJ}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 时达到最大值, *LUE* 的最适日平均气温为 $15 \text{ }^\circ\text{C}$ 左右 (Lagergren 等 2005)。此外, 一般果树成行种植, 在有其特定的树形结构的条件下 (Annandale 等 2004), 冠层中叶片的光合作用有明显的异质性。不同部位叶片所接受的光辐射和光合能力差异很大 (Rodriguez-Calcerrada 等 2008), 这些差异造成了树冠不同部位叶片 *LUE* 的差异, 所以要想了解果树的 *LUE* 情况, 还需要建立相应的三维光合模型 (Roupsard 等 2008)。

从模型验证可看出, 此种耦合模型及其参数是可行的, 但是模型中的 *PAR*、 T_a 和 CO_2 浓度等因子对气孔开张的影响是通过光合模型传递的, 其影响作用没有充分表达出来。此外, 光合作用的反馈调节和“库-源”关系的影响也没有包括在模型中, 构建果树冠层模型时应将这些因素充分考虑。用 LI-6400 光合仪可以同时控制叶片的光照、温度、湿度和 CO_2 浓度等条件, 但其对 CO_2 的测定都是在强制通风的条件下进行的, 这就大大降低了叶片边界层的阻力, 测定结果常比实际值大 (Ferrara 和 Flore 2003), 因此, 要想更好地验证模型, 应该用小型的人工气候室进行。

参考文献

- 高照全, 王小伟, 魏钦平, 杨洪强. 桃树不同部位调节贮存水的能力 (2003). 植物生理学通讯, 39 (5): 429~432
- 张显川, 高照全, 付占方, 方建辉, 李天红 (2007). 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, 34 (3): 537~542
- Annandale JG, Jovanovic NZ, Cambell GS, Sautoy ND, Lobit P (2004). Two-dimensional solar radiation interception model for hedgerow fruit trees. *Agric For Meteorol*, 121: 207~225
- Ball JT, Woodrow IE, Berry JA (1987). A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In: Biggens I ed. *Progress in Photosynthesis Research*. Netherlands: Martinus Nijhoff Publishers
- Bernacchi CJ, Singaas EL, Pimentel C, Portis JRAR, Long SP (2001). Improved temperature response functions for models of Rubisco-limited photosynthesis. *Plant Cell Environ*, 24: 253~259
- Dang QL, Margolis HA, Collatz GJ (1998). Parameterization and testing of a coupled photosynthesis-stomatal conductance model for boreal trees. *Tree Physiol*, 18: 141~153
- Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA (1980). A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta*, 149: 78~90
- Ferrara G, Flore JA (2003). Comparison between different methods for measuring transpiration in potted apple trees. *Biol Plant*, 46 (1): 41~47
- Garcia-Quijano JF, Barros AP (2005). Incorporating canopy physiology into a hydrological model: photosynthesis, dynamic respiration, and stomatal sensitivity. *Ecol Mod*, 185: 29~49
- Genard M, Baret F, Simon D (2000). A 3D peach canopy model used to evaluate the effect of tree architecture and density on photosynthesis at a range of scales. *Ecol Mod*, 128: 197~209
- Hilker T, Coops NC, Wulder MA, Blank TA, Guy RD (2008). The use of remote sensing in light use efficiency based models of gross primary production: a review of current status and future requirements. *Sci Total Environ*, 404: 411~423
- Jenkins JP, Richardson AD, Braswell BH, Ollinger SV, Hollinger DY, Smith ML (2007). Refining light-use efficiency calculations for a deciduous forest canopy using simultaneous tower-based carbon flux and radiometric measurements. *Agric For Meteorol*, 143: 64~79
- Jones HG (1992). *Plants and Microclimat: A Quantitative Approach to Environmental*. 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press
- Lagergren F, Eklundh L, Grelle A, Lundblad M, Molder M, Lankreijer H, Lindroth A (2005). Net primary production and light use efficiency in a mixed coniferous forest in Sweden. *Plant Cell Environ*, 28: 412~423
- Leuning R (1990). Modeling stomatal behavior and photosynthesis of *Eucalyptus grandis*. *Aust Plant Physiol*, 17: 159~175
- Massonnet C, Costes E, Rambal S, Dreyer E, Regnard JL (2007). Stomatal regulation of photosynthesis in apple leaves: evidence for different water-use strategies between two cultivars. *Ann Bot*, 100: 1347~1356
- Niinemets U, Cescatti A, Rodeghiero M, Tosens T (2006). Complex adjustments of photosynthetic capacity and internal mesophyll conductance to current and previous light availabilities and leaf age in Mediterranean evergreen species *Quercus ilex*. *Plant Cell Environ*, 29: 1159~1178
- Rodriguez-Calcerrada J, Reich PB, Rosenqvist E, Pardos JA, Cano FJ, Aranda I (2008). Leaf physiological versus morphological acclimation to high-light exposure at different stages of foliar development in oak. *Tree Physiol*, 28: 761~771
- Roupsard O, Dautat J, Nouvellon Y, Deveau A, Feintrenie L, Saint-Andre L, Mialet-Serra I, Braconnier S, Bonnefond JM, Berbigier P et al (2008). Cross-validating sun-shade and 3D models of light absorption by a tree-crop canopy. *Agric For Meteorol*, 148: 549~564
- Sims DA, Rahman AF, Cordova VD, Baldocchi DD, Flanagan LB, Goldstein AH, Hollinger DY, Misson L, Monson RK, Schmid HP et al (2005). Midday values of gross CO_2 flux and light use efficiency during satellite overpasses can be used to directly estimate eight-day mean flux. *Agr Forest Meteorol*, 131: 1~12
- Urban L, Leroux X, Sinoquet H, Jaffuel S, Jannoyer M (2003). A biochemical model of photosynthesis for mango leaves: evidence for the effect of fruit on photosynthetic capacity of nearby leaves. *Tree Physiol*, 23: 289~300
- Walcroft AS, Lescouret F, Genard M, Sinoquet H, Roux XLE, Nones N (2004). Does variability in shoot carbon assimilation within the tree crown explain variability in peach fruit growth. *Tree Physiol*, 24: 313~322