

人工气候室用于测定作物群体光合作用的方法

牛庆良 黄丹枫*

上海交通大学农业与生物学院, 上海 201101

Method for Crop Gross Photosynthesis Measurement in Phytotron

NIU Qing-Liang, HUANG Dan-Feng*

School of Agriculture and Biology, Shanghai Jiaotong University, Shanghai 201101, China

摘要 以院所建人工气候室, 构建了用于测定与分析作物群体光合作用的方法和体系, 以网纹甜瓜为材料进行了不同温度、光照和CO₂等环境条件下群体光合速率的测定和分析, 并用作物模拟模型对测定结果进行了比较和检测, 结果表明所建体系用于测定作物群体光合作用的效果良好。

关键词 人工气候室; 群体光合作用测定; 网纹甜瓜(*Cucumis melo* var. *reticulatus* Naud.)

近年来, 随着制造、控制、信息等技术的发展, 人工气候室建造技术也得到了很大提高和发展(肖隽 2004), 目前我国多家科研单位已建人工气候室用于育种材料的加代繁殖、植物材料培养以及研究与模拟环境对作物的影响等(郭建平和高素华 2002; 黄旭明等 1998)。

光合作用作为所有生物有机物的来源和植物系统快速反应的一种, 历来都是研究的热点之一, 但因受测定设备等因素的限制, 多数集中在单叶或单株光合作用研究, 环境因子对作物群体光合速率影响的量化较少。从温室作物来说, 单叶或单株光合作用的数据难以直接用于温室控制和管理, 将温室内全部作物视为一个整体模块(含根系)进行研究可能更为有效和贴近温室环境, 大型人工气候室的建造可能是此方面研究值得考虑的方法之一。

本文采用温度、光照、湿度、CO₂等条件可控的人工气候室进行了作物群体光合测定体系的构建, 以网纹甜瓜(*Cucumis melo* var. *reticulatus* Naud.)为材料研究了环境条件对群体光合速率的影响, 旨在为温室作物的精准调控提供直接的群体光合作用测定体系和数据, 并为温室作物光合作用及光合作用驱动模型构建提供参考。

材料与方 法

1 人工气候室概况

所用气候室由浙江大学电气设备厂建造。2间气候室结构相同, 主体为白色聚苯乙烯泡沫塑

料(EPS)发泡双面喷塑洁净室专用绝热彩钢板, 每间面积 8.53 m², 净体积 22.63 m³; 用变频空调机(海信 KFR-7001LW/BP)内循环制冷、制热、除湿, 3001型离心式自动上水加湿器(瑞士Defensor公司)增湿; 飞利浦 IP65 型农艺钠灯作光源, 每室 8 只, 分 4 组控制和切换; CO₂系统由传感变送器、电磁阀、减压阀、流速计等组成, 气源采用 99.99% 食用级 CO₂; 室内配置空气温度、相对湿度、CO₂浓度、光照强度和光合光子通量密度(PPFD)传感器, 整系统各变量由计算机自动控制 and 记录。

2 网纹甜瓜群体光合速率测定

以网纹甜瓜(*Cucumis melo* var. *reticulatus* Naud.)品种‘春丽’为试材, 2004年8月18日, 以72孔穴盘基质(珍珠岩:泥炭=1:1)育苗, 苗龄24 d, 二叶一心时定植于温室中进行培养。盆栽, 每盆2株, 基质为煤渣:泥炭:珍珠岩=1:1:1; 营养液用以色列 Polyfeed 全元肥配制; 单干整枝, 每株一果(牛庆良等 2005)。10月25日, 选择长势相似、叶片数相同、果实座果节位和大小相近、已完成定果和整枝的植株移入人工气候室, 每室 14

收稿 2005-11-22 修定 2006-05-09

资助 国家“863”项目(2001AA247011、2003AA247010)和上海农委重点项目(沪农科攻字 2003 第 8-1 号)。

致谢 Oliver Körner博士和已故Hugo Challa教授在第一作者于荷兰 Wageningen 大学合作研究期间在作物群体光合研究和模型方面曾给予大量指导和帮助。

*通讯作者(E-mail: hdf@sjtu.edu.cn, Tel: 021-64786870)。

盆, 共 28 株; 叶面积指数为 1.37~1.42。移入后密封气候室, 每晚在人工光源关闭后开启气候室, 浇灌营养液, 所有盆的灌溉量一致, 灌后 30 min, 密封气候室。

样株移入室内适应(温度 25 °C, 湿度 60%, CO₂ 浓度 400 μmol·mol⁻¹; 灯全开) 5 d 后, 开始测定光合速率。日间(6:00~19:00) 温度分别设 20、25、30 °C 3 个水平, 夜间温度均为 18 °C; CO₂ 浓度设 400、700、1 000 μmol·mol⁻¹ 3 个水平。测定连续进行共 16 d, 每个设定日温和 CO₂ 浓度至少分别组合 1 次(如日温 25 °C, CO₂ 浓度为 400 μmol·mol⁻¹; 日温 30 °C, CO₂ 浓度为 1 000 μmol·mol⁻¹ 等共 9 个组合); 空气湿度均为 60%, 室内光照以灯组编程模拟外界光照时数和光照强度变化情况, 由计算机自动控制。

实验结果

1 群体光合速率测定体系的建立

群体光合速率根据室内一定时间内 CO₂ 的供应和消耗, 按下式进行计算(Lake 1996; Körner 2003):

$$P = \left\{ \int_{t_1}^{t_2} E_{\text{CO}_2} dt - \int_{t_1}^{t_2} L_{\text{CO}_2} dt - \rho \times V \times ([\text{CO}_2]_{t_2} - [\text{CO}_2]_{t_1}) \right\} / (t_2 - t_1)$$

其中 P 为 CO₂ 交换量, E_{CO_2} 为 CO₂ 供应速率; L_{CO_2} 为 CO₂ 渗漏速率, ρ 为室内空气密度, V 为气候室体积, t_1 和 t_2 分别为开始和结束时间。

1.1 CO₂ 交换量相关因素及其计算

1.1.1 CO₂ 供应 CO₂ 供应由计算机根据 CO₂ 设定值自动调整 CO₂ 供应速率进行控制。CO₂ 供应速率采用计算机记录的实时数值, 或采用 CO₂ 记录曲线中浓度开始下降至再次上升前之间的这一段中符合环境设定要求(±5%) 的数据计算(无 CO₂ 流速计时), 此段时间内电磁阀关闭, CO₂ 供应速率为 0 μmol·s⁻¹。

1.1.2 CO₂ 渗漏 CO₂ 渗漏速率主要取决于气候室的密闭性和气候室外 CO₂ 浓度等, 也受风速等因素的影响。本文中的气候室设于实验室内, 测定过程中整室密封, 因此不考虑风速影响。

10 月 15~20 日, 甜瓜未移入前封闭气候室, 设定室内不同浓度的 CO₂, 测其渗漏速率, 因气

候室所处室内 CO₂ 浓度相对稳定, 气候室外 CO₂ 浓度 ([CO₂]₀) 取 2 周平均值 358 μmol·mol⁻¹, 分别得到以下计算方程(图 1), 即: 气候室 I 的渗漏速率为 $L_{\text{CO}_2, \text{ch}_1} = 3.897 + 0.124 \times ([\text{CO}_2]_i - [\text{CO}_2]_0)$, 气候室 II 为 $L_{\text{CO}_2, \text{ch}_2} = 3.928 + 0.118 \times ([\text{CO}_2]_i - [\text{CO}_2]_0)$ 。

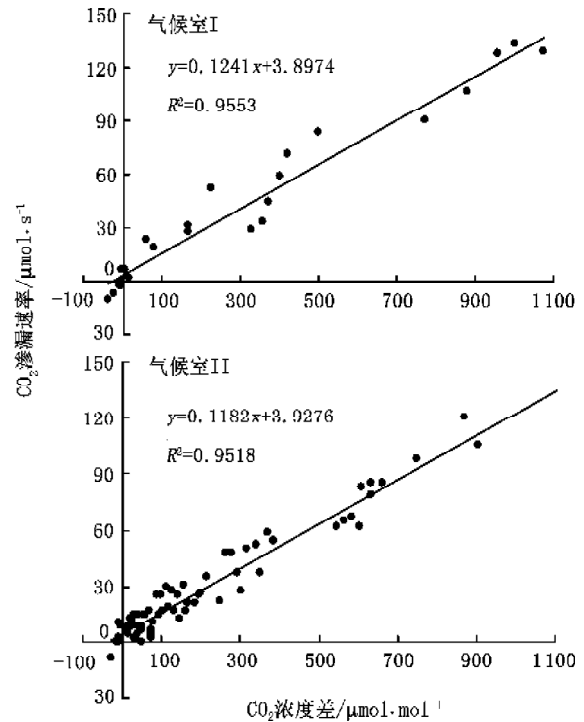


图 1 CO₂ 渗漏速率与室内外 CO₂ 浓度差之间的关系

1.1.3 其它来源的 CO₂ 气候室内一些来源不明的 CO₂ 也会影响室内 CO₂ 净交换量的计算。本文试验基质采用泥炭等有机基质, 栽培过程中可能会因发酵等而释放出 CO₂, 但经测定(10 盆量基质放入密封袋中, 连续测定 CO₂ 浓度变化 2 d) 观察到, 基质 CO₂ 释放量非常微弱, 24 h 浓度升高 10.5 μmol·mol⁻¹, 发生速率为 1.604×10^{-6} μmol·s⁻¹, 故在分析中予以忽略。

1.2 群体光合速率计算

1.2.1 群体净光合速率计算 群体净光合速率按下式计算(Lake 1996; Heuvelink 1996; Körner 2003):

$$P_{\text{nc}} = \left(E_{\text{CO}_2} - L - \rho \times V \times \frac{[\text{CO}_2]_{t_2} - [\text{CO}_2]_{t_1}}{t_2 - t_1} \right) / A_c$$

其中 P_{nc} 为净光合速率(μmol·m⁻²·s⁻¹), A_c 为作物冠层占地面积(气候室面积, 单位为 m²)。

1.2.2 作物群体总光合计算 作物总光合速率的计算必须考虑到作物自身的呼吸作用, 总光合速率为净光合速率和日间呼吸速率(绝对值)之和(Farquhar等1980; Heuvelink 1996), 即 $P_{gc} = P_{nc} + |R_{dc}|$, 其中 P_{gc} 为总光合速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), R_{dc} 为日间呼吸速率($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)。

1.2.3 暗呼吸与日间呼吸速率计算 夜间, 当 PPFD (单位为 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 为 0 (即完全黑暗状态) 时, 计算一段稳定温度(T) 条件下的 CO_2 交换量, 求得暗呼吸速率($R_{dc,T}$), 即无光辐射状态下的净光合速率(负值):

$$R_{dc,T} = - \left(\int_{t_1}^{t_2} E_{\text{CO}_2} dt - \int_{t_1}^{t_2} L_{\text{CO}_2} dt - \rho \times V \times ([\text{CO}_2]_{t_2} - [\text{CO}_2]_{t_1}) \right) \times (t_2 - t_1)^{-1} / A_c$$

呼吸速率主要决定于环境(叶片)温度, 由下式计算(Farquhar等1980; Heuvelink 1996):

$$R_{dc} = R_{dc,T} \times e^{E_d \times (T_{1,i} - T_{1,D}) / (T_{1,i} \times R \times T_{1,D})}$$

其中 $T_{1,i}$ 为日间温度, $T_{1,D}$ 为夜间暗呼吸速率测定时温度, R 为气体常数, E_d 为活化能(单位为 $\text{J}\cdot\text{mol}^{-1}$)。

2 人工气候室相同性检测

为了加快试验进度、增加处理数和减少由于植物发育时期不同而带来的误差, 将两室不同温度和 CO_2 条件下的测定结果直接用于比较和分析, 测定简单且可获得更准确的结果。正式实验前, 先对气候室相同性进行了检测(图2)。

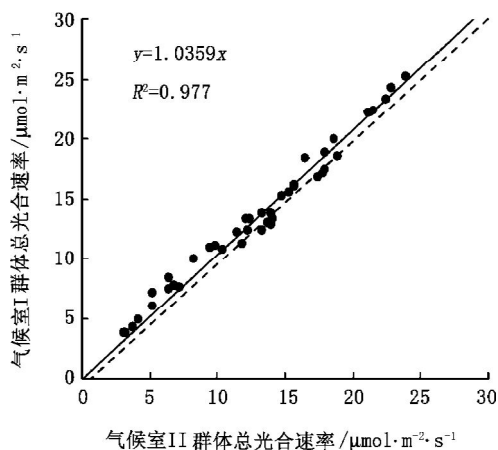


图2 2个气候室中植株的群体总光合速率的1:1检测
插入虚线为 $y=x$ 。

10月31日~11月3日(所有环境因子设定相同)测定数据的计算结果(图2)表明, $700 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ CO_2 浓度和 25°C 条件下, 气候室 I 光合速率高于气候室 II 3.59%, 其它条件下的计算结果基本上相似。偏差的原因在于两室内样株总叶面积及叶面积指数的不同, 气候室 I 叶面积指数为 1.42, 气候室 II 为 1.37。Körner (2003) 认为, 误差不超过 5%, 符合系统分析要求, 但本文在计算中仍根据以上比较结果对测得数据进行了校正。

3 甜瓜群体总光合速率检测

直角双曲线函数能很好地描述光合-光响应曲线, 目前在研究中被大量采用(王天铎 1998), 据 Heuvelink (1996) 和 Körner (2003) 等研究, 温室作物群体总光合-光响应曲线使用二次负指数方程描述也具良好效果。方程如下:

$$P_{gc} = P_{gc,max} \times \left(1 - c \frac{-\alpha_c \times \text{PPFD}}{P_{gc,max}} \right)$$

以光化学效率[初始光合效率(α_c), $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{mol}^{-1}$ (光量子)]和最大光合速率[饱和总光合速率($P_{gc,max}$), $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$]作为描述作物群体总光合速率的2个重要参数(Heuvelink 1996; Cannell和Thornley 1998), 研究叶面积指数、温室环境条件等对这2个参数的影响, 从而了解群体总光合速率在不同环境条件下的变化, 有利于降低温室作物群体光合作用动态模拟难度。

将人工气候室实时测得的 P_{gc} 和相应 PPFD 值, 采用 SAS 的 Nlin 程序进行非线性最小平方叠代法计算, 可求得 α_c 和 $P_{gc,max}$ 值(表1), 进而可

表1 不同温度和 CO_2 条件下甜瓜群体的光化学效率和最大光合速率

CO_2 浓度/ $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$	温度/ $^\circ\text{C}$	$\alpha_c/\mu\text{mol}\cdot(\text{CO}_2)\cdot\text{mol}^{-1}$ (光量子)	$P_{gc,max}/\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
400	20	51.8	24.5
	25	42.5	26.8
	30	37.1	28.9
700	20	60.3	32.7
	25	49.7	39.5
	30	41.5	37.9
1 000	20	67.4	35.6
	25	58.6	43.6
	30	48.7	40.5

得到不同温度和不同浓度 CO_2 条件下的光合-光响应曲线(图3)。

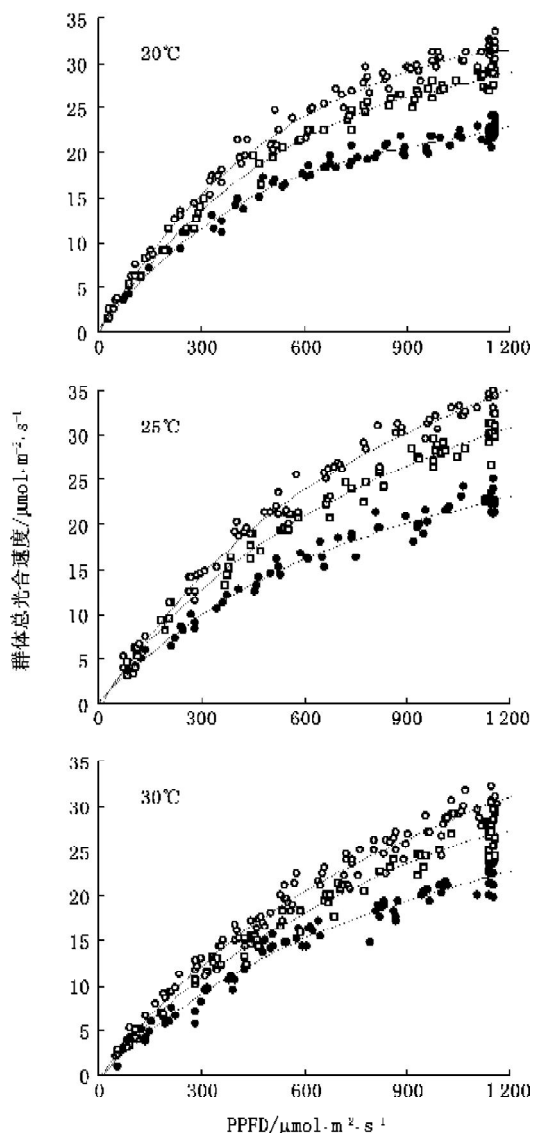


图3 光照强度和 CO_2 浓度对甜瓜群体光合速率的影响
●、□、○分别为 400、700、1000 $\mu\text{mol}(\text{CO}_2)\cdot\text{mol}^{-1}$ 。嵌入曲线参数见表1。

CO_2 浓度升高, α_c 提高, 在弱光下甜瓜同化 CO_2 的能力增强(表1); CO_2 浓度升高, $P_{g_c, \max}$ 提高, 甜瓜在高光照度下同化 CO_2 的能力也提高。从图3可见, CO_2 浓度升高, 作物群体光合速率明显提高, 这与张振贤等(1995)在大白菜等 C_3 植物的群体光合速率对 CO_2 浓度升高的反应一致; 但不同的光照度和温度情况下, CO_2 对甜瓜 P_{g_c} 的

促进作用不同, 在一定范围内, 高光照强度条件下, 其促进效果更明显; 在低 CO_2 浓度条件下, CO_2 浓度升高对 P_{g_c} 的提高作用也更明显, CO_2 浓度由 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 提高到 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 对甜瓜群体光合受到促进的效果优于从 700 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 提高到 1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。

4 模型检测

REF-98模型是在Goudriaan等(1985)的单叶光合模型和SUCROS87模型(Spitters等)的基础上由Gijzen构建并由Heuvelink等于1998年重建的通过模拟作物群体光合来模拟干物质生产的一个潜在模型, 本文所用模型 REF-98Niu 校正了 REF-98 标准模型中的纬度以及温室透射率等参数。

以温室内留存样株(未移入气候室)进行的生物量测定结果和温室小气候环境因子等数据, 用 REF-98Niu 模型, 可模拟得到甜瓜群体的总光合速率数值, 虽然由于采用的计算单位、测定和模拟时间(REF-98Niu 模拟值为日均值, 气候室测定结果为实时值), 但可通过对光-光合相应曲线的比较来初步检验测定结果的准确性。从图中模拟(图4-a, 平均温度 19.45°C, CO_2 为 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) 和测定(图4-b, 20°C, 400 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$) 结果以及叠合图形(图4-c)来看, 测定值与模拟值图形吻合度非常高。测定结果的图形的相对斜率仅高出测定结果图形的 3.61%。

讨 论

人工气候室用于群体光合速率测定, 对整个系统进行误差分析是必需的。根据 Körner (2003) 对荷兰日光温室型人工气候室(DSG)的分析来看, 所有用于计算的测定因素都可能有误差, 但一般只要每个因素的误差控制在 5% 以内, 测定结果即可达到系统分析要求。本文中气候室可能带来较大误差的因素有 2 个: (1) 因气候室外未配置 CO_2 浓度传感器, 渗漏速率计算中使用的是一恒定的室外 CO_2 浓度(358 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$), 而非室外的实际值; (2) 加湿器所产生水汽对光照传感器有遮蔽, 从而导致光强测定值可能低于实际值。

据计算, 系统反应时间符合系统分析的要求, 迟滞时间未超出允许限度, 我们采用的传感器整体反应时间为 12 s, 迟滞时间 ≤ 16.5 s, 作物

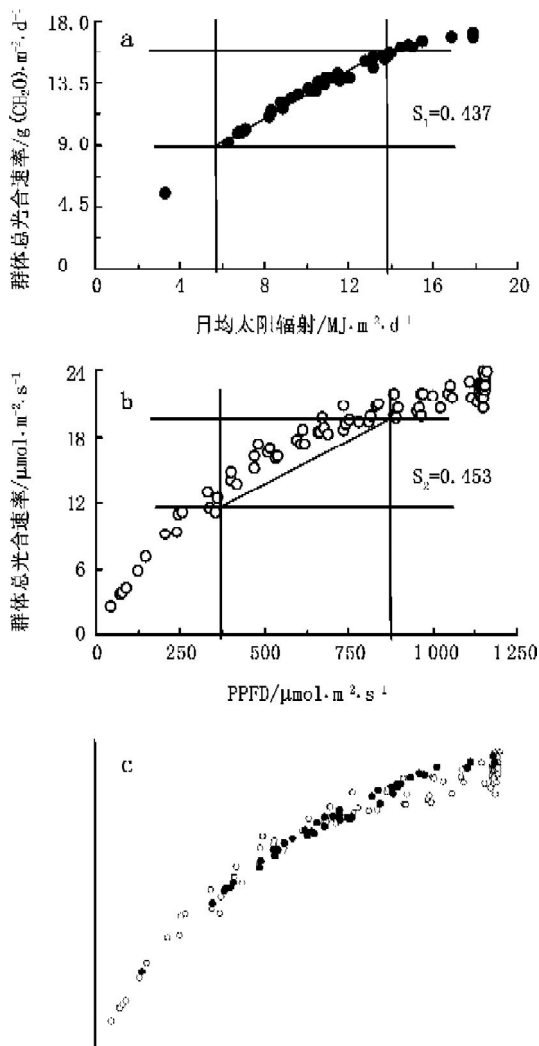


图4 甜瓜群体总光合速率模拟(a)和测定(b)结果的图形斜率检测及其数据叠合(c)
 S_1 、 S_2 为斜率; $S_1/S_2=0.9647$ 。

群体光合作用对环境条件的反应时间在70 s左右(番茄结果)(Körner 2003), 而实验中最小测定间隔为5 min, 计算间隔为1 h, 符合系统分析要求。

由于人工气候室环境及栽培模式和管理技术等都与各种类型温室、不同温室生产管理实际有许多差异, 如本文中甜瓜样株的叶面积指数较低, 与实际生产中的数值(2.5~2.8)相差较大, 因而测定数据可能与田间实际数据有差距。所以采用更贴近生产实际的栽培管理和更贴近温室环境的气候室, 尤其是自然光型的人工气候室可能更好。

参考文献

- 郭建平, 高素华(2002). 高温、高CO₂对农作物影响的试验研究. 中国生态农业学报, 10 (1): 17~20
- 黄旭明, 黄辉白, 王惠聪, 高飞飞(1998). 模拟台风雨对柑桔果实膨大及其生理的影响. 园艺学报, 25 (4): 319~323
- 牛庆良, 卜崇兴, 黄丹枫(2005). 网纹甜瓜基质栽培主要技术图解. 农村实用工程技术·温室园艺, (1): 38~42
- 王天铎(1998). 植物生理学中的数学模型. 见: 余叔文, 汤章城主编. 植物生理学与分子生物学. 北京: 科学出版社, 837~853
- 肖隽(2004). 新型人工气候室自动控制系统设计. 机电工程, 21 (6): 34~37
- 张振贤, 陈利平, 刘连航, 于贤昌, 梁书华(1995). 几个环境因子影响下的大白菜群体光合速率. 植物生理学通讯, 31 (2): 105~107
- Cannell MGR, Thornley JHM (1998). Temperature and CO₂ response of leaf and canopy photosynthesis: a clarification using the non-rectangular hyperbola model of photosynthesis. Ann Bot, 82: 883~892
- Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. Planta, 149: 78~90
- Heuvelink EP (1996). Tomato growth and yield: quantitative analysis and synthesis [Ph.D dissertation]. The Netherlands: Wageningen Agricultural University
- Lake JV (1966). Measurement and control of the rate of carbon dioxide assimilation by glasshouse crops. Nature, 209: 97~98
- Körner O (2003). Crop based climate regime for energy saving in greenhouse cultivation [Ph.D dissertation]. The Netherlands: Wageningen University