

苹果开心形树冠不同部位光合与蒸腾能力的研究

张显川¹ 高照全^{1,2} 舒先迁¹ 魏钦平²

(¹北京昌平日川河果树研究开发中心, 北京 102200; ²北京市农林科学院林业果树研究所, 北京 100093)

摘要: 以 18 年生开心形富士苹果 (*Malus pumila* Mill. 'Red Fuji') 为试材, 定点测定了冠层不同部位晴天时的光照分布、气孔导度、光合速率和蒸腾速率。结果表明, 树冠外围的光照强度、单叶光合能力比较高, 内膛、中部和外围叶片最大光合速率分别为 13.46、14.69 和 15.98 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。气孔导度、光合速率和水分利用效率的日变化呈双峰曲线, 而蒸腾速率呈单峰曲线, 在中午外围叶片的蒸腾速率略有降低。内膛、中部和外围叶片在晴天的平均光合速率分别为 4.53、6.63 和 6.54 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 平均蒸腾速率分别为 3.36、4.06 和 4.40 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。这说明苹果在冠层不同部位的光合与蒸腾能力存在一定的差别, 冠层中部的的光合速率和水分利用效率最大, 外围的蒸腾能力最强, 内膛最差。

关键词: 苹果; 冠层; 光合作用; 蒸腾作用; 水分利用效率

中图分类号: S 661.1 **文献标识码:** A **文章编号:** 0513-353X (2005) 06-0975-05

The Different Ability of Photosynthesis and Transpiration in Different Canopy Positions of Apple with Open-center System

Zhang Xianchuan¹, Gao Zhaoquan^{1,2}, Shu Xianyu¹, and Wei Qinp ing²

(¹Beijing Richuanhe Pomological Research and Development Center, Beijing 102200, China; ²Institute of Forestry and Pomology, Beijing Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract: It is very important for trimming, fruit bearing, and accurate irrigation with the study of canopy photosynthesis and transpiration dynamic to fruit tree. So that we studied the 'Fuji' apple (*Malus pumila* Mill. 'Red Fuji') canopy photosynthesis and transpiration rate in different positions from 2002 - 2004 in 'Richuan' orchard (longitude 116°13' east, latitude 40°13' north) which training as an open-center system. It had been measured of radiation distribution, the diurnal course of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration rate with random sampling in different positions of canopy. It was found that the radiation flux in exterior was bigger than interior and midst positions, and the ability of photosynthesis of single leaf was so on. The maximal photosynthesis rate of interior, midst positions and exterior leaves were 13.46, 14.69 and 15.98 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. The diurnal course of stomatal conductance, photosynthesis, WUE (water use efficiency) had two peaks in clear day. And exterior leaves had bigger fluctuate than other. Transpiration diurnal course had one peak, which was decrease in noon. The photosynthesis rate of interior, midst position and exterior leaves in clear day were 4.53, 6.63 and 6.54 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, and transpiration rate were 3.36, 4.06 and 4.40 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. There were some differences in different positions in canopy of the ability to photosynthesis and transpiration. The value of photosynthesis and WUE in midst position was the most. And the value of transpiration rate in exterior was the most, but interior was the least.

Key words: Apple; Canopy; Photosynthesis; Transpiration; Water use efficiency

果树冠层的光能截获和光合作用是树体生长发育和果实产量品质形成的基础, 叶片的蒸腾则是水分运转的原动力, 对果树体内养分的运转与分配意义重大。充分利用光能、提高水分利用效率对增进果树光合能力、提高产量、增加品质、合理灌溉、节约用水等具有十分重要的现实意义。前人关于果树冠层的光合和蒸腾动态的研究多集中在盆栽果树或以单叶片为材料^[1,2], 对大田果树冠层光合与

收稿日期: 2005 - 01 - 06; 修回日期: 2005 - 03 - 24

基金项目: 北京市科委资助项目 (H012010450119, Z0004096040221)

蒸腾动态的研究尚少。本研究通过连续 3 年的定点观测，探讨苹果开心形冠层不同部位光合速率、蒸腾速率和水分利用效率的差异，为苹果整形修剪、合理枝叶空间分布和布局、适时灌溉等提供理论基础。

1 材料与方法

本试验于 2002 ~ 2004 年在北京市昌平区日川果园（东经 116°13′，北纬 40°13′，海拔 79 m）进行，土壤为砂质壤土，管理水平较高。苹果（*Malus pumila* Mill）品种为‘宫藤富士’（Red Fuji），砧木为‘八楞海棠’（*M. micromalus* Makino），授粉品种为‘王林’，1986 年定植，株行距为 3 m × 5 m，树形为高干开心形^[3,4]，树干高 1.37 m，树冠高 3.4 m，主枝数 4.6 个，冬剪后留枝量 81 万 · hm⁻²，平均叶面积指数为 2.3。用 TSE-1332 型照度计按魏钦平等^[5]的方法测定冠层内的光照分布，用 AP4 气孔计测定叶片的气孔导度，CI-310 光合作用仪测定叶片的光合速率和蒸腾速率。每年在春梢停长期和秋梢停长期进行 20 ~ 30 d 的观测（选取典型的晴天，日平均气温在 15 ~ 30℃，风速小于 5 m · s⁻¹）。在树冠的内膛（ ）、中部（ ）和外围（ ）随机选取叶片进行测定，每个测定重复 100 次以上。内膛距中心干小于 1.5 m，平均相对光照小于 40%；中部一般距中心干 1.5 ~ 3 m，平均相对光照在 40% ~ 70%；外围一般距树冠边缘 1.5 m，平均相对光照大于 70%。应用 3 年的结果进行方差分析和绘制气孔导度、光合速率与蒸腾速率日变化曲线，并用一元四次多项式对数据进行拟合。计算各参数的平均值时首先求出各个时段（0.5 h）的平均值，然后再利用这些平均值求出各参数的平均值。采用遮光的方法测定不同部位不同光强下的光合速率来绘制光合作用对光的响应曲线，采用 Higgins 等^[6]提出的公式对数据进行拟合，其公式为： $P_n(I) = (P_{max} + D) \cdot [1 - \exp(-Q \cdot I) / (P_{max} + D)] - D$ 。式中 P_n 为净光合速率， I 为有效光量子通量密度， P_{max} 为最大光合速率， Q 为曲线的初始斜率， D 为暗呼吸速率。

2 结果与分析

2.1 冠层不同部位的光照分布

开心形树冠不同部位的光照分布如图 1。从图 1 可看出，高干开心形树形，树冠内相对光照强度的分布呈现出自下而上逐渐增高的规律，其冠层外围最高，靠近树干的下层最低。各层分布比较均匀，且有效光所占比例大。不同比例相对光照占树冠总体积的比例为：相对光照比值大于 80% 的其占树冠总体积为 15.7%，60% ~ 80% 的为 18.8%，30% ~ 59% 的为 32.6%，小于 30% 的为 32.9%，开心形树冠无效光区比传统的主干形树冠所占比例小。

2.2 冠层不同部位单叶的光响应

光照对光合速率的影响集中体现在单叶的光响应曲线上，通过此曲线可以求出光饱和时的光合速率、暗呼吸速率、表观光量子效率、光补偿点等参数。从图 2 可看出，不同部位叶片对光照的响应趋势基本一致，光照越强，光合速率就越大，外围叶片在高光强下的光合速率明显大于中部和内膛叶片，在低光强下内膛叶片的光合速率略大于中部和外围叶片。通过对光响应值进行拟合，发现外围叶片的光饱和点、补偿点和饱和时的光合速率大于中部和内膛叶片，而内膛叶片的表观光量子效率最大，其次为中部叶片，外围最小（表 1）。这种差异主要与光照分布的差异有关，在树冠外围光照强、

表 1 苹果冠层不同部位光响应参数

Table 1 Parameter of light response of photosynthesis in apple canopy

树冠部位 Canopy	最大光合速率 Maximum photosynthesis ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光补偿点 Compensation point of PAR ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	光合量子效率 Quanta efficiency of photosynthesis	暗呼吸速率 Dark respiration rate ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)
树冠内膛 The exterior of canopy	13.46 b	31.5 b	0.060 a	1.76 a
树冠中部 The midst position of canopy	14.69 ab	34.8 ab	0.055 b	1.79 a
树冠外围 The interior of canopy	15.98 a	37.2 a	0.054 b	1.88 a

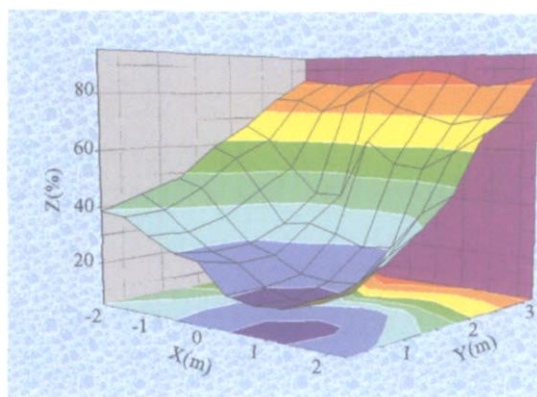


图 1 苹果冠层相对光辐射的三维分布
Z轴为相对光照；X轴为东西方向距树干的距离；
Y轴为树冠高度。

Fig 1 Three dimension distributions of relative radiation
contour intervals in apple canopy

Z is relative radiation; X is the transmeridional distance stem;
Y is high of canopy

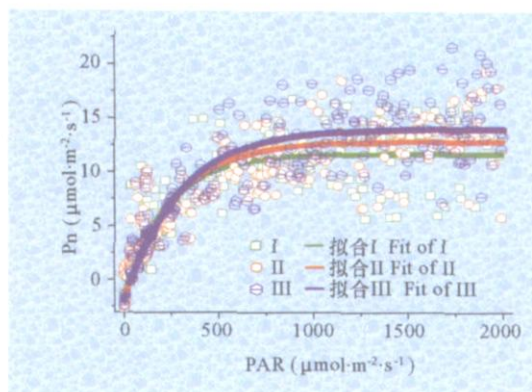


图 2 苹果冠层不同部位单叶光合速率的光响应
I树冠内膛；II树冠中部；III树冠外围（以下同）。

Fig 2 The photosynthetic rate in response to PAR
of apple canopy

I is the interior of canopy; II is the midst position of canopy;
III is the exterior of canopy (the same below).

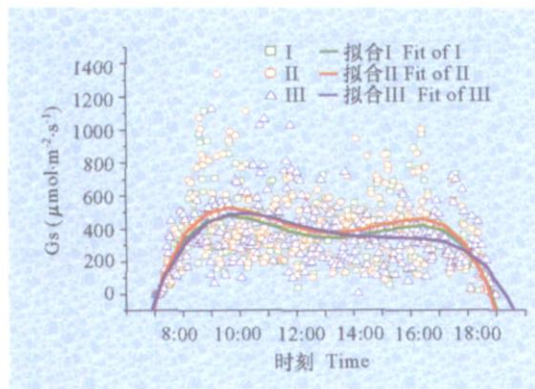


图 3 苹果冠层不同部位气孔导度的日变化

Fig 3 The diurnal course of stomatal conductance of apple canopy

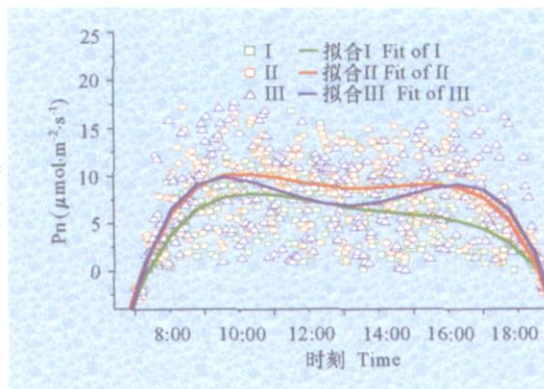


图 4 苹果冠层不同部位光合速率的日变化

Fig 4 The diurnal course of transpiration rate of apple canopy

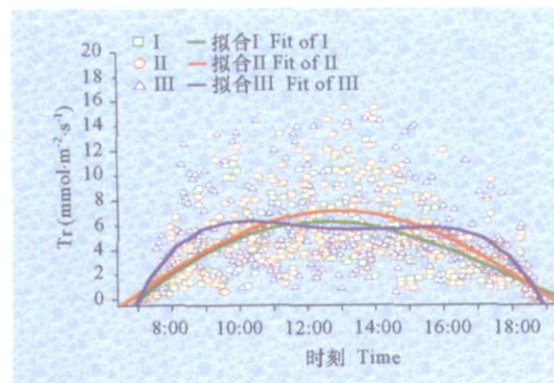


图 5 苹果冠层不同部位蒸腾速率的日变化

Fig 5 The diurnal course of transpiration rate of apple canopy

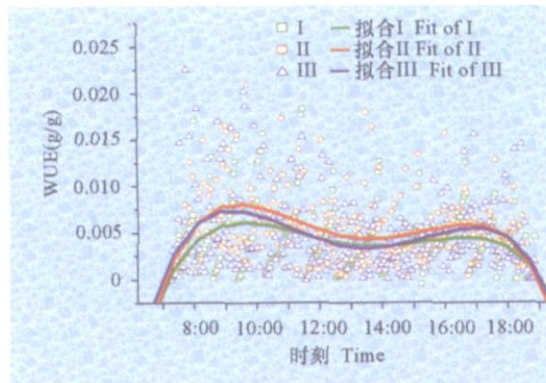


图 6 苹果冠层不同部位水分利用效率的日变化

Fig 6 The diurnal course of WUE of apple canopy

叶片厚、叶绿素含量多,在高光强下的光合速率大。同时由于叶片厚,呼吸速率比内膛叶片大,所以在低光强下的光合速率比较低,表观光合量子效率低,而内膛叶片正好相反。

2.3 冠层不同部位气孔导度的日变化

在土壤水分条件适宜时影响气孔大小的主要因子为太阳辐射、大气温度、大气湿度和风速。从图3可看出,气孔导度在晴天呈“凹”字型曲线,有明显的“午休”现象,其中外围叶片的“午休”显著。不同部位的气孔日变化类似,在一天内中部叶片的气孔导度最大,外围叶片的略小,可能与外围光照强,从而产生光抑制有关。

2.4 冠层不同部位光合速率的日变化

从图4可看出,苹果的光合速率在一天中也呈“凹”字型曲线,但变化幅度不如气孔导度大。在中午时外围叶片的“午休”比中部和内膛叶片明显。白天内膛叶片的平均光合速率为 $4.53 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,中部为 $6.63 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,外围为 $6.54 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。内膛光照不足,光合速率低,光合产物的输出也少,所以在果树下部不宜留果过多,而在生产当中采用最多的小冠疏层形和三主枝疏散分层形苹果树在下部的留果量大,三大主枝的留果量往往超过总产量的70%,这种树形不利于提高果实的品质。

2.5 冠层不同部位蒸腾速率的日变化

从蒸腾速率日变化曲线(图5)可看出,外围叶片有明显的“午休”现象,而中部和内膛的叶片则呈单峰曲线,在中午的蒸腾速率最大,均超过了外围叶片。内膛、中部和外围叶片在白天的平均蒸腾速率分别为 3.36 、 4.06 和 $4.40 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。在中午时光辐射强,温度高,湿度小,所以蒸腾强烈,而中午气孔的关闭对蒸腾速率又起到一定的限制作用,其中对外围叶片的抑制作用最明显。

2.6 冠层不同部位水分利用效率的日变化

作物的水分利用效率是单位时间内干物质的生产量和水分的消耗量之比。由于果树的树体大,生长周期长,直接求其干物质的生产量比较困难,前人多用叶片光合作用和蒸腾作用的比值来粗略表示果树的水分利用效率的大小^[2]。从图6可看出,水分利用效率呈明显的“凹”字型曲线,这说明中午光合速率的降低比蒸腾速率显著。冠层中部叶片的水分利用效率最高,其次为外围叶片,内膛叶片最差。晴天内膛、中部和外围叶片的平均水分利用效率为 0.0033 、 0.0040 和 0.0036 。

3 讨论

苹果冠层不同部位的光合作用、蒸腾作用存在一定的差异。树冠中部的的光合速率、水分利用效率最大,而外围的蒸腾能力最强,内膛最差。植物冠层的几何结构和枝叶空间分布对其光能截获、能量流动、光合作用和蒸腾作用都有重要的影响^[7,8]。我们所选用的高干开心形树形3~5个主枝,叶面积指数为2~3,枝叶空间分布均匀合理,光照分布比较均匀,中部的光照充足。Green等^[9]认为在直射光下苹果单叶的最大光合速率为 $12.5 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,背阴处的最大单叶光合速率为 $6 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。我们测得在外围最大光合速率为 $15.98 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,大于Green等的结果,原因可能是我们的试验点在大城市附近,CO₂浓度较高所致(试验田平均CO₂浓度为 $421 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$);而内膛叶片的最大光合速率也大于Green等的结果,主要是因为我们采用随机取样的方式测定,叶片并不全部处在背阴处,另外Green等采用的是主干形树形,我们采用的是开心形,树冠内的光照分布较好。Braun等^[10]和Green等^[11]通过茎流计测得苹果树冠晴天中午单位叶片面积的蒸腾速率约为 $1.5 \sim 2 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,我们通过光合仪测得的数据较高,约为 $5 \sim 6 \text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,这是因为光合仪测得的数据是在强制通风的条件下获得的,与叶片实际的情况不符^[1]。植物通过气孔的大小来调节光合与蒸腾速率,影响气孔的因子很多,主要是气象因子和土壤的水分状况^[12,13],另外库的大小对光合能力和气孔大小也有很大的影响, Syvertsen等^[12]研究发现挂果柑橘树的气孔导度和光合速率比不挂果的大40%左右。不同砧木对苹果的光合与蒸腾能力也有影响^[18]。不同质地土壤下果树

的光合与蒸腾速率也不同, Bavaresco等^[15]研究发现在碳酸盐含量高的土壤上定植的葡萄比对照的光合速率低, 同时还认为干旱在减小气孔导度和蒸腾速率的同时也使日变化的峰值提前。

参考文献:

- 1 Ferrara G, Flore J A. Comparison between different methods for measuring transpiration in potted apple trees. *Biol plant*, 2003, 46 (1): 41 ~ 47
- 2 孙伟, 王德利, 王立, 杨允菲. 模拟光条件下禾本科植物和藜科植物蒸腾特性与水分利用效率比较. *生态学报*, 2003, 23 (4): 814 ~ 819
Sun W, Wang D L, Wang L, Yang Y F. A comparison of transpiration characteristics and water use efficiency between Poaceae plants and Chenopodiaceae plants under the simulated light source. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23 (4): 814 ~ 819 (in Chinese)
- 3 魏钦平, 鲁韧强, 张显川, 王小伟, 高照全, 刘军. 富士苹果高干开心形光照分布与产量品质的关系. *园艺学报*, 2004, 31 (3): 291 ~ 296
Wei Q P, Lu R Q, Zhang X C, Wang X W, Gao Z Q, Liu J. Relationships between distribution of relative light intensity and yield and quality in different tree canopy shapes for 'Fuji' apple. *Acta Horticulturae Sinica*, 2004, 31 (3): 291 ~ 296 (in Chinese)
- 4 张显川, 张文和, 牛自勉. 从引进开心树形谈苹果优质栽培. *山西果树*, 1999, 77 (3): 6 ~ 8
Zhang X C, Zhang W H, Niu Z M. High quality planting of apple tree by open-center system. *Shanxi Fruits*, 1999, 77 (3): 6 ~ 8 (in Chinese)
- 5 魏钦平, 王丽琴, 杨德勋, 唐芳, 高红玉. 相对光照强度对富士苹果品质的影响. *中国农业气象*, 1997, 18 (5): 12 ~ 14
Wei Q P, Wang L Q, Yang D X, Tang F, Gao H Y. Effect of relative light intensity on fruit quality of 'Fuji' apple. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 1997, 18 (5): 12 ~ 14 (in Chinese)
- 6 Higgins S S, Larsen F E, Bendel R B. Comparative gas exchange characteristics of potted, glasshouse-grown almond, apple, fig, grape, olive, peach and Asian pear. *Sci Hort*, 1992, 52: 313 ~ 329
- 7 Wertheim S J, Wagenmakers P S, Bootsma J H. Orchard systems for apple and pear: conditions for success. *Acta Hort*, 2001, 557: 209 ~ 227
- 8 Schultz H 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 Biol*, 2003, 30: 673 ~ 687
- 9 Green S R, Greer D H, Wunsche J N, Caspers H. Measurements of light interception and utilization in an apple orchard. *Acta Hort*, 2001, 557: 369 ~ 376
- 10 Braun P, Maurer B, Heinemann G. Scaling transpiration in apple orchards: meteorological versus plant based physiological measurements. *Acta Hort*, 2000, 537: 45 ~ 51
- 11 Green S R, Vogeler I, Clothier B E, Mills T M, Dijssel C. Modelling water uptake by a mature apple tree. *Australian Journal of Soil Research*, 2003, 41: 365 ~ 380
- 12 Syvertsen J P, Goni C, Otero A. Fruit load and canopy shading affect leaf characteristics and net gas exchange of 'Spring' navel orange trees. *Tree physiol*, 2003, 23: 899 ~ 906
- 13 Pretorius J J B, Wand S J E. Late-season stomatal sensitivity to microclimate is influenced by sink strength and soil moisture stress in 'Braestar' apple trees in South Africa. *Sci Hort*, 2003, 98 (2): 157 ~ 171
- 14 Green S R, Greer D H, Wunsche J N. Measurements of light interception and utilization in an apple orchard. *Acta Hort*, 2001, 557: 369 ~ 376
- 15 Bavaresco L, Poni S. Effect of calcareous soil on photosynthesis rate, mineral nutrition, and source-sink ratio of table grape. *J. of Plant Nut*, 2003, 26: 2123 ~ 2135