

基于离体测量估计长白落叶松原位最大净光合速率的方法

刘 强 李凤日* 彭 妮

(东北林业大学, 哈尔滨 150040)

摘 要 以黑龙江省帽儿山林场 15 年生长白落叶松人工林为研究对象,通过对针叶进行原位及离体测量获取其原位最大净光合速率($SP_{n\max}$)及离体最大净光合速率($AP_{n\max}$),分析 $AP_{n\max}$ 随离体时间(t_a)的变化规律,建立 $SP_{n\max}$ 与 $AP_{n\max}$ 和 t_a 的函数关系,并分析了林木大小及环境因子对 $AP_{n\max}$ 下降过程的影响,构建了长白落叶松 $SP_{n\max}$ 预估模型.结果表明:在不恢复水分供应的条件下,针叶 $AP_{n\max}$ 随 t_a 的增加而降低,且水汽压亏缺(VPD)和叶片温度(T_{leaf})越高, $AP_{n\max}$ 的下降速度越快、幅度越大.以 VPD 和 t_a 为自变量的线性预估模型对 $SP_{n\max}$ 的拟合效果最好(R_a^2 为 0.774, RMSE 为 20.73),模型的预估精度随着 t_a 的增加而降低, t_a 超过 20 min 后,模型预估精度稳定在 97% 左右.本文采用离体测量方法通过建立回归模型估计长白落叶松的 $SP_{n\max}$,不仅具有较好的预估能力和相对稳定的估计精度,同时大大提高了 $SP_{n\max}$ 的测定效率,具有较高的应用价值.

关键词 离体测量; 最大净光合速率; 水汽压亏缺; 长白落叶松

Estimating in situ maximum net photosynthetic rate of *Larix olgensis* based on abscised measurement. LIU Qiang, LI Feng-ri*, PENG Wei (Northeast Forestry University, Harbin 150040, China).

Abstract: The data of needle in situ maximum net photosynthetic rate ($SP_{n\max}$) and abscised maximum net photosynthetic rate ($AP_{n\max}$) were measured for the 15 year-old planted *Larix olgensis* stand in the Maoershan Forest Farm, Heilongjiang Province, China. The change pattern between $AP_{n\max}$ and abscised time (t_a) was analyzed and the functional relationship between $SP_{n\max}$ and $AP_{n\max}$ with t_a was also established. Finally, the prediction model of $SP_{n\max}$ for planted *L. olgensis* trees was developed by analyzing the effect of tree size and environmental factors on the decline of $AP_{n\max}$. The results showed that needle $AP_{n\max}$ decreased with the increase of t_a without restoring water supply. The higher vapor pressure deficit (VPD) and the leaf temperature (T_{leaf}) would lead to faster and larger reduction of $AP_{n\max}$. Taking VPD and t_a as the independent variables of the linear regression model had the best goodness-of-fit for $SP_{n\max}$ (R_a^2 were 0.774 and RMSE was 20.73). The model prediction precision decreased with the increase of t_a , but after 20 min it would be stabilized at 97%. Overall, estimating $SP_{n\max}$ of *L. olgensis* trees by developing regression model based on abscised measurement not only had a well predictive ability but also had a stable predictive precision, and greatly improved the efficiency of field measurement. The results of this study could be suitably applied to measure $SP_{n\max}$ in practice.

Key words: abscised measurement; maximum net photosynthetic rate; vapor pressure deficit; *Larix olgensis*.

本文由国家科技支撑计划项目(2017YFD0600402)和中央高校基本科研业务费专项资金项目(2572016AA29)资助 This work was supported by the National Science and Technology Support Program (2017YFD0600402) and the Fundamental Research Funds for the Central Universities of China (2572016AA29).

2017-03-23 Received, 2017-07-28 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fengrili@126.com

光合作用是绿色植物利用光能固定二氧化碳(CO₂)、制造有机物并释放氧气(O₂)的过程^[1],是维持生物圈碳平衡的重要环节.近年来,人类活动导致大气 CO₂ 浓度持续上升,造成全球气温升高、极地冰川融化、海平面上升和极端天气发生^[2],因此如何控制 CO₂ 排放和提高绿色植物光合能力及效率已经成为各领域专家关注的焦点.森林是陆地生态系统中最重要的碳库^[3],目前国内外针对不同树种的光合特性、环境因子对树木光合作用的影响及树木光合产量的预估已有大量研究^[4-7],但由于野外树木光合作用的原位测量存在很大困难,多数学者选择以幼苗为研究对象或通过抽样调查来代表对应区域该树种光合作用的平均水平,其结果是否具有代表性仍需进一步探讨.因此,操作过程更简便的枝叶离体测量方法应运而生.

目前,离体测量的方法主要是通过恢复离体枝叶的水分供应来解除水分胁迫,进而使其光合能力恢复到原位状态时的水平.多数学者对离体枝叶的处理方法是将其直接插入水中^[8-9]或用湿土^[10]、湿布^[11]包裹后测定,但有研究表明,枝叶离体后受水分胁迫会引发木质部的空穴和栓塞化,从而阻碍水分运输^[12].因此,有学者提出将离体枝叶插入水中后,在水中再次剪断(斜切或环剥)枝叶末端,避免空气或油脂从切口进入导管^[13-14].唐艳等^[15]对比了环剥和斜切两种枝条处理方法,结果表明,环剥去除切口处 3 cm 左右的韧皮部和剩余叶片的方法较优.虽然以上研究提出通过恢复水分供应可以还原光合能力,但其还原的程度和维持的时间常常因树种和环境而异^[15-17],且还原后的净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)会出现不稳定的现象^[10].

最大净光合速率(maximum net photosynthetic rate, $P_{n\max}$)即饱和光强下的净光合速率,是衡量植物潜在光合能力的重要指标,在森林培育领域对树木进行施肥处理后,通常采用 $P_{n\max}$ 评价不同处理对树木光合能力的影响.目前,获得 $P_{n\max}$ 的主要途径是通过拟合光响应曲线模型^[18-20],但测量光响应曲线的过程通常十分耗时,且针对存在冠层异质性的高大乔木的测量过程困难.因此,本研究以长白落叶松(*Larix olgensis*)为研究对象,提出基于离体测量方法通过分析离体条件下最大净光合速率(maximum net photosynthetic rate of abscised needles, $AP_{n\max}$)随离体时间(abscised time, t_a)的变化规律及测树因子和环境因子对 $AP_{n\max}$ 的影响,采用再参数化的方法构建原位最大净光合速率(maximum net photosyn-

thetic rate of in situ needles, $SP_{n\max}$)预估模型,旨在简化乔木光合生理指标的测量过程,节省测量时间,为野外大区域测量高大乔木 $P_{n\max}$ 提供新思路.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

东北林业大学帽儿山实验林场位于黑龙江省尚志市西北部(45°2'20"—45°18'16" N, 127°18'0"—127°41'6" E);地处张广才岭西坡,以山区丘陵地貌为主;平均海拔 400 m 左右,土壤以暗棕壤为主;林业用地面积 26067 hm²,森林总蓄积 1879380 m³,森林覆盖率 83.3%.植物属小兴安岭-老岭植物区系,主要树种包括红松(*Pinus koraiensis*)、云杉(*Picea koraiensis*)、樟子松(*Pinus sylvestris* var. *mongolica*)、长白落叶松、水曲柳(*Fraxinus mandschurica*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、椴树(*Tilia amurensis*)、色树(*Acer saccharum*)、榆树(*Ulmus pumila*)、白桦(*Betula platyphylla*)、山杨(*Populus davidiana*)等 10 多种.该区属中温带湿润性季风气候,最低气温和最高气温分别为-34 和 38 ℃,年日照时数在 2150~2480 h,年降水量 400~650 mm.

1.2 针叶原位及离体光合作用测量

试验数据来源于帽儿山实验林场 3 号实验站,在 15 年生长白落叶松人工纯林(平均直径为 9.4 cm,平均树高为 8.9 m,每公顷株数为 2840)中随机选取 9 株不同大小生长状态良好的样木,在样木周边搭建脚手架便于对针叶原位光合作用进行测量,基本信息见表 1.采用等分法,在垂直方向将每株样木的树冠按长度平均划分为上、中、下 3 层,其中,上层选择 1 个当年生枝条和 1 个多年生二级枝,中层和下层分别选择 1 个多年生二级枝作为测量光合作

表 1 样木基本测树因子统计
Table 1 Summary of basic information of sampled trees

样木号 Tree No.	胸径 DBH (cm)	高度 Height (m)	冠幅 Crown width (m)
1	13.3	10.5	3.4
2	12.4	10.1	2.8
3	11.4	9.1	2.8
4	9.6	8.8	2.6
5	9.5	9.0	2.6
6	9.4	8.7	2.2
7	8.9	8.1	2.6
8	8.6	9.0	2.4
9	7.3	7.9	2.6

用的样枝,要求选取的样枝生长状态良好,无人为或天然损伤.2015 年 7 月末至 8 月初,选择无雨天气(为避免“午休”现象对研究的影响,晴天测量时间选择为 7:00—11:00 和 15:00—18:00,多云天气则全天测量)对每个样枝的针叶进行 $P_{n\max}$ 的原位及离体测量,被测量针叶距离样枝梢头约 10 cm,测量时选择安装红蓝光源(6400-02B, Li-Cor Inc., Logan, NE, USA) 的便携式光合仪(Li-6400, Li-Cor Inc., Logan, NE, USA)对针叶进行光诱导,光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)控制在饱和光强($1400\ \mu\text{mol photon}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)^[20],采用 CO_2 注入系统(6400-01, Li-Cor Inc., Logan, NE, USA)将 CO_2 浓度控制在 $400\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ^[21],原位诱导时间在 25~30 min,当 $P_{n\max}$ 稳定后记录下数值($SP_{n\max}$),随后用枝剪剪断枝条(被剪断枝条长度在 20~30 cm),每隔 2~4 min 测定一次 $P_{n\max}$ ($AP_{n\max}$),每个枝条离体测量 40 min.测量同时记录下对应的叶片温度(leaf temperature, T_{leaf})和叶表面水汽压亏缺值(vapor pressure deficit, VPD).

1.3 数据的筛选

有研究表明,长白落叶松离体针叶的光合活性可以维持 30 min 左右^[15].基于该结论并结合实际诱导及测量所需时间,本研究截选了离体 30 min 之前的数据作为预估 $SP_{n\max}$ 的基础数据(表 2).

1.4 模型的构建

1.4.1 模型形式的选择 由 9 株对象木所有枝叶 $SP_{n\max}$ 及离体 $AP_{n\max}$ 随 t_a 的变化情况可见,由于本研

究剪断样枝后并没有恢复其水分供应,所有枝叶离体后受水分胁迫的影响, $AP_{n\max}$ 均表现为随 t_a 的增加而降低,其中大多数针叶的 $AP_{n\max}$ 与 t_a 表现为线性关系,但也有部分针叶 $AP_{n\max}$ 的下降过程表现为不同程度的“凹曲线”和“凸曲线”(图 1).因此,本研究采用线性形式和幂函数的形式建立单叶水平 $SP_{n\max}$ 和 $AP_{n\max}$ 与 t_a 的函数关系:

$$SP_{n\max}=AP_{n\max}+\alpha\times t_a \tag{1}$$

式中: t_a 为离体时间; α 为模型参数,反映离体针叶 $P_{n\max}$ 的下降速率.

$$SP_{n\max}=AP_{n\max}+\beta\times t_a^{\theta} \tag{2}$$

式中: β 为截距参数,反映离体 30 min 后 $P_{n\max}$ 的下降幅度; θ 为形状参数,反映离体后 $P_{n\max}$ 的下降形式,即直线($\theta=1$)、凹曲线($0<\theta<1$)和凸曲线($\theta>1$).

1.4.2 长白落叶松 $SP_{n\max}$ 预估模型的构建 为了预估不同林木的 $SP_{n\max}$,本研究采用再参数化的方法构建了长白落叶松 $SP_{n\max}$ 预估模型.首先,分别采用式 1 和 2 对所有针叶的参数进行拟合;然后,分析各参数与测树因子(DBH 和 H)及环境因子(VPD 和 T_{leaf})的相关关系;最后,将与参数相关性最高的因子加入模型中建立林木 $SP_{n\max}$ 预估模型(公式 3 和 4),并对比拟合效果和估计精度.

$$SP_{n\max}=AP_{n\max}+f(DBH,H,VPD,t_{\text{leaf}})\times t_a \tag{3}$$

$$SP_{n\max}=AP_{n\max}+f(DBH,H,VPD,T_{\text{leaf}})\times t_a^{g(DBH,H,VPD,T_{\text{leaf}})} \tag{4}$$

式中: $f(DBH,H,VPD,T_{\text{leaf}})$ 和 $g(DBH,H,VPD,T_{\text{leaf}})$ 均代表与测树因子和环境因子有关的函数.

表 2 长白落叶松 $AP_{n\max}$ 、VPD 和 T_{leaf} 测量值统计
Table 2 Statistics of measured $AP_{n\max}$, VPD and T_{leaf} for *Larix olgensis*

测量指标 Measured parameter	针叶类型 Needle type	样本量 Sample size	平均值±标准差 Mean±SD	最大值 Maximum	最小值 Minimum
离体最大净光合速率	N _{uc}	90	9.33±3.20	16.30	2.58
$AP_{n\max}$ ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	N _{up}	90	8.02±2.77	15.36	2.77
	N _{mp}	91	6.96±1.56	9.66	2.37
	N _{lp}	92	4.55±1.43	6.71	1.46
水汽压亏缺	N _{uc}	90	1.48±0.65	2.70	0.65
VPD (kPa)	N _{up}	90	1.49±0.40	2.41	0.95
	N _{mp}	91	1.05±0.23	1.44	0.78
	N _{lp}	92	1.01±0.21	1.24	0.66
叶片温度	N _{uc}	90	29.14±3.00	33.81	25.12
T_{leaf} (℃)	N _{up}	90	28.50±2.40	33.63	24.72
	N _{mp}	91	25.01±2.20	28.83	22.11
	N _{lp}	92	25.22±1.58	27.35	22.85

N_{uc}: 上层当年生枝条上的针叶 Needle on current branch of upper crown; N_{up}: 上层多年生枝条上的针叶 Needle on perennial branch of upper crown; N_{mp}: 中层多年生枝条上的针叶 Needle on perennial branch of middle crown; N_{lp}: 下层多年生枝条上的针叶 Needle on perennial branch of lower crown. 下同 The same below.

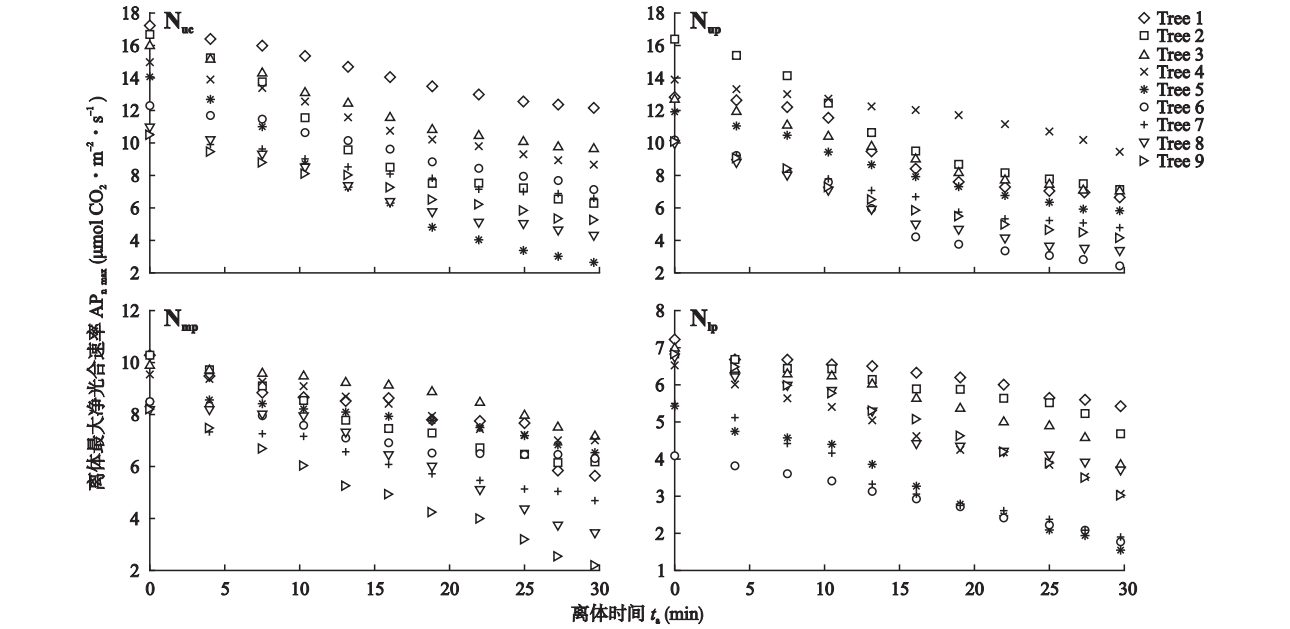


图 1 所有针叶 $SP_{n\max}$ 及 $AP_{n\max}$ 随 t_a 的变化
Fig.1 $SP_{n\max}$ and variation of $AP_{n\max}$ with t_a for all needles.

N_{uc} : 上层当年生枝条上的针叶 Needle on current branch of upper crown; N_{up} : 上层多年生枝条上的针叶 Needle on perennial branch of upper crown; N_{mp} : 中层多年生枝条上的针叶 Needle on perennial branch of middle crown; N_{lp} : 下层多年生枝条上的针叶 Needle on perennial branch of lower crown. 下同 The same below.

1.5 模型的检验

本文选用以下 5 个指标来评价模型的拟合和检验效果: 调整后确定系数 (R_a^2)、均方根误差 (RMSE)、平均误差 (ME)、平均误差绝对值 (MAE) 和估计精度 (P), 具体解释见文献[22].

1.6 数据处理

采用 Excel 2007 和 SAS 9.3 (SAS Institute Inc., CAROLINA, USA) 软件对数据进行统计分析. 分别采用线性回归和非线性回归对 $SP_{n\max}$ 、 $AP_{n\max}$ 和 t_a 进行回归分析, 用 Pearson 法对参数及相关因子进行相

关性分析. 利用 Excel 2007 软件作图.

2 结果与分析

2.1 $AP_{n\max}$ 与 t_a 的关系

利用式 1 和 2 建立 $SP_{n\max}$ 、 $AP_{n\max}$ 与 t_a 的函数关系, 参数拟合结果见表 3. 从式 1 的参数拟合结果可以看出, α 的变化幅度较小, 其中 75% 集中于 0.10~0.25, 1 号树下层多年生枝条上的针叶 (N_{lp}) 对 α 的估计结果最小 ($\alpha=0.06$), 5 号树上层当年生枝条上的针叶 (N_{uc}) 对 α 的估计结果最大 ($\alpha=0.44$). 从式 2

表 3 参数拟合结果
Table 3 Parameters fitting results

公式 Equation	参数 Parameter	针叶类型 Needle type	样木号 Tree No.								
			1	2	3	4	5	6	7	8	9
公式 1 Equation 1	α	N_{uc}	0.18	0.42	0.25	0.24	0.44	0.18	0.14	0.22	0.20
		N_{up}	0.25	0.36	0.22	0.13	0.24	0.29	0.19	0.24	0.22
		N_{mp}	0.11	0.17	0.11	0.11	0.09	0.09	0.13	0.17	0.21
		N_{lp}	0.06	0.07	0.10	0.12	0.15	0.08	0.13	0.11	0.11
公式 2 Equation 2	β	N_{uc}	0.20	0.94	0.44	0.34	0.88	0.25	0.20	0.21	0.34
		N_{up}	0.31	0.71	0.33	0.07	0.29	0.50	0.30	0.38	0.40
		N_{mp}	0.08	0.24	0.10	0.11	0.09	0.08	0.15	0.17	0.27
		N_{lp}	0.05	0.06	0.12	0.10	0.16	0.10	0.16	0.13	0.11
	θ	N_{uc}	0.97	0.74	0.82	0.88	0.78	0.89	0.89	1.03	0.82
		N_{up}	0.93	0.79	0.87	1.20	0.94	0.83	0.85	0.86	0.81
		N_{mp}	1.12	0.88	1.03	0.99	0.99	1.04	0.95	0.99	0.92
		N_{lp}	1.04	1.07	0.95	1.04	0.97	0.95	0.94	0.95	1.00

的参数拟合结果可以看出,参数 β 的波动较大,在同一棵样木不同针叶间,参数 β 存在较明显的差异,如2号树中 N_{uc} 对参数 β 的拟合结果约为 N_{lp} 的16倍;同一针叶类型不同样木间,参数 β 也表现出较大差异,如 N_{uc} 中2号树对参数 β 的拟合结果约为1号树的5倍.参数 θ 的变化范围较小,50%以上集中于0.90~1.10,最大值为1.20(4号树 N_{up}),最小值为0.74(2号树 N_{uc}).可见,线性形式(式1)和非线性形式(式2)的参数估计结果在不同针叶间均存在不同程度的差异,该差异与针叶所在冠层位置和样木大小并没有明显联系.

2.2 $SP_{n\max}$ 预估模型的构建

虽然不同针叶 $AP_{n\max}$ 的下降幅度和形式存在一定差异,但冠层位置并不是导致该差异的主要因素(图1).从单叶水平 $SP_{n\max}$ 、 $AP_{n\max}$ 和 t_a 的线性和非线性函数的参数拟合结果也可以看出,各参数在不同冠层间并没有表现出明显的规律性(表3),因此本研究在对 $SP_{n\max}$ 预估模型进行再参数化时没有按冠层分类.

公式1中参数 α 反映的是 $AP_{n\max}$ 随 t_a 的下降速率.从表4可以看出, α 与林木大小的关系并不显著,而与VPD和 T_{leaf} 呈显著正相关,说明当大气中湿度越低、温度越高时,针叶 $AP_{n\max}$ 下降的越快.可见,决定针叶 $AP_{n\max}$ 下降速率的主要因子并不是林

木大小,而是测量时所处的水温条件.公式2中,参数 β 也与VPD和 T_{leaf} 表现出较高的正相关性,与公式1中参数的分析结果一致;参数 θ 与林木大小无关,但与 T_{leaf} 的相关性较高,且为负相关,说明随着 T_{leaf} 的升高,离体初期 $AP_{n\max}$ 的下降速率增大, $AP_{n\max}$ 的下降形式逐渐从凸曲线($\theta>1$)变为凹曲线($\theta<1$).

由于VPD与 T_{leaf} 间存在明显的线性相关性($r=0.735$,图2),且VPD的计算过程包含了 T_{leaf} ,因此本文将VPD引入到模型3和模型4中,最终形式见式5和6.从36组数据中随机抽取28组作为模型的拟合数据,剩余8组作为模型的检验数据,模型1、2、5和6的参数估计结果及拟合优度见表5,由于模型拟合时出现了异方差现象,因此本研究采用加权回归的方式消除异方差,权函数的选择参照文献[23–24].从模型的 R_a^2 和RMSE可以看出,模型5具有更好的拟合优度($R_a^2=0.90$,RMSE=0.07).

$$SP_{n\max}=AP_{n\max}+(a_0+b_0\times VPD)\times t_a$$

(5)

$$SP_{n\max}=AP_{n\max}+(a_0+b_0\times VPD)\times t_a^{c_0\times VPD}$$

(6)

2.3 模型检验

由表6可以看出,模型1、2、5和6对 $SP_{n\max}$ 的估计精度ME均在 $\pm 0.05\text{ }\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,说明模型没有明显的高估或低估现象;模型5和6的MAE均低于模型1和2,均保持在 $1\text{ }\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$

表 4 各参数与测树因子及环境因子的 Pearson 相关性检验

方程形式 Equation type	参数 Parameter	Pearson 检验 Pearson validation	测树因子 Tree factor		环境因子 Environmental factor	
			胸径 DBH (cm)	高度 Height (m)	水汽压亏缺 VPD (kPa)	叶片温度 T_{leaf} (°C)
公式 1	α	ρ	0.056	0.115	0.828	0.797
Equation 1		P	0.745	0.505	<0.001	<0.001
公式 2	β	ρ	0.077	0.104	0.876	0.835
Equation 2		P	0.654	0.546	<0.001	<0.001
	θ	ρ	0.112	0.150	-0.685	-0.817
		P	0.514	0.383	<0.001	<0.001

表 5 参数估计结果及模型拟合优度

Table 5 Parameter-estimated results and fitting goodness of each model

模型 Model	参数 Parameter		拟合优度 Fitting goodness	
			调整周决定系数 R_a^2	均方根误差 RMSE
1	$\alpha(0.182)$	—	0.491	0.11
2	$\beta(0.239)$	$\theta(0.912)$	0.455	0.12
5	$a_0(-0.038)$	$b_0(0.171)$	0.901	0.07
6	$a_0(0.799)$	$b_0(-0.235)$ $c_0(0.487)$	0.874	0.07

表中参数部分采用参数(估计值)的方式表达,根据模型1、模型2、模型5和模型6独立拟合方程的方差建立的一元回归方程确定权重变量.其中,模型1、2、5、6的权重变量分别为 $1/t_a^{1.4}$ 、 $1/t_a^{0.8}$ 、 $1/t_a^{1.8}$ 、 $1/t_a^{0.9}$. Parameters in the table 5 were expressed in terms of parameters (estimated values). The weighting factors were determined by establishing the unary regression equation based on the variance of model 1, model 2, model 5 and model 6, respectively. The weighting factors of model 1, model 2, model 5 and model 6 were $1/t_a^{1.4}$, $1/t_a^{0.8}$, $1/t_a^{1.8}$ and $1/t_a^{0.9}$, respectively.

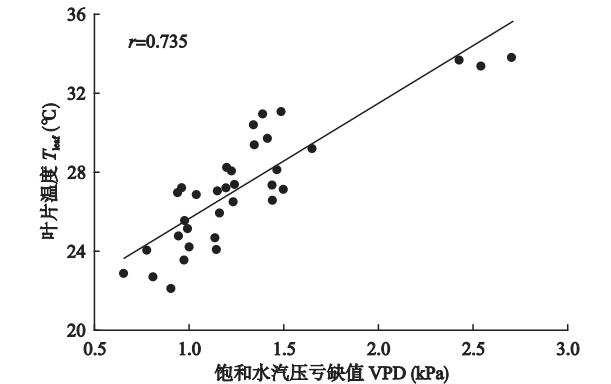


图2 水汽压亏缺与叶片温度的关系
Fig.2 Relationship between VPD and T_{leaf} .

以下, P 均高于模型 1 和 2, 达到 98% 以上, 说明模型的估计精度较高, 可见模型 5 和 6 对长白落叶松 $SP_{n\max}$ 具有更好的预估效果, 而模型 5 对 $SP_{n\max}$ 的估计精度略优于模型 6.

综上所述, 模型 5 具有较高的拟合效果和预估能力, 且引入 VPD 变量后, 模型可以很好地反映环境条件对枝叶离体光合作用的影响, 因此本研究选择模型 5 作为长白落叶松 $SP_{n\max}$ 的最优预估模型, 残差分布情况见图 3.

2.4 离体时间对模型预估精度的影响

由于实际测量时, 常常需要对针叶进行光诱导,

表 6 $SP_{n\max}$ 预估模型的检验结果			
Table 6 Validation of $SP_{n\max}$ predicted models			
模型 Model	平均误差 ME ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	平均误差绝对值 MAE ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	预估精度 P (%)
1	0.081	1.762	91.5
2	-0.252	1.713	91.2
5	-0.165	0.706	97.6
6	-0.252	0.713	97.4

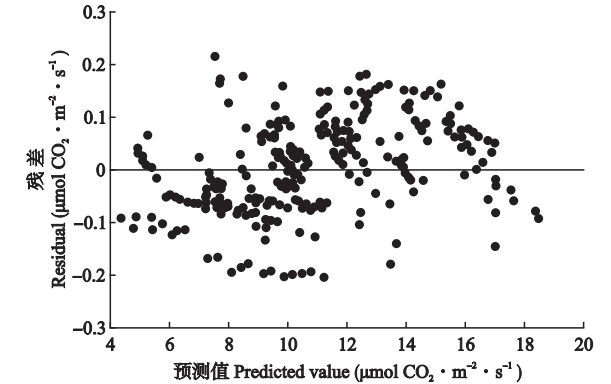


图3 长白落叶松原位最大净光合速率预估模型残差的分布
Fig.3 Distribution of the residuals of $SP_{n\max}$ predicted model for *Larix olgensis*.

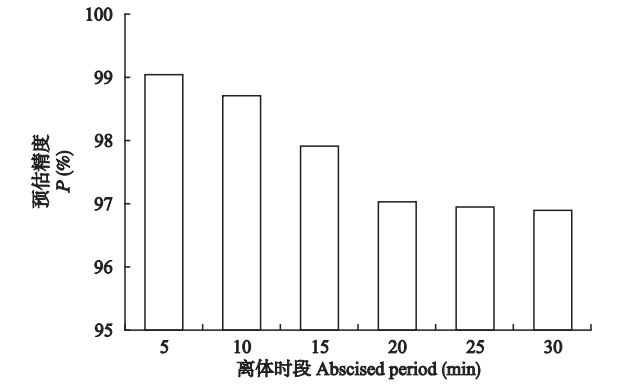


图4 模型预估精度与离体时段的关系
Fig.4 Relationship between predicting accuracy (P) and abscised period.

且从剪下样枝到夹好叶片进行测量需要耗费一定时间, 因此, 本研究将实测 $AP_{n\max}$ 数据按 5 min 为间隔期分为 6 个时段, 并分析采用不同离体时段的数据对 $SP_{n\max}$ 预估精度的影响. 由图 4 可见, 当采用离体时间为 0~5、5~10 和 10~15 min 时段内的数据对 $SP_{n\max}$ 进行预估时精度较高, 分别为 99%、98.7% 和 97.9%, 随着离体时间的增加, 模型预估能力降低, 但在离体 20 min 之后, 模型的预估能力相对稳定, 基本保持在 97% 左右. 本研究构建的 $SP_{n\max}$ 预估模型在较短离体时段内对 $SP_{n\max}$ 具有较高的预估效果, 当离体时间超过 20 min 后, 该模型的预估精度仍然保持在 97% 左右, 说明该模型具有较强的适应性和稳定性, 在野外实际调查时具有较高的应用价值.

3 讨 论

乔木光合作用的研究一直受测量过程困难的限制而难以从单叶水平向单木水平甚至林分水平扩展. 机理模型^[25-27] 虽然对单木光合作用过程进行了较好的模拟, 但其模型结构过于复杂且所需测量变量较多, 不便于应用. 因此, 部分学者提出采用离体测量的方式, 通过恢复离体枝条的水分供应进而使其光合能力恢复到原位状态^[8-11], 但该方法对离体枝叶光合活性的还原精度并不高, 且没有考虑环境因子对测量结果的影响. 综上所述, 本研究不再以恢复离体枝条光合活性为目的, 而是直接分析离体枝条 $P_{n\max}$ ($AP_{n\max}$) 随 t_a 的变化规律, 探讨通过构建模型预估原位 $P_{n\max}$ ($SP_{n\max}$) 的可能性, 为光合作用离体测量提供了新思路.

通过分析长白落叶松 $AP_{n\max}$ 和 t_a 的关系发现, 当不恢复离体枝叶水分供应时, $AP_{n\max}$ 随 t_a 的增加而降

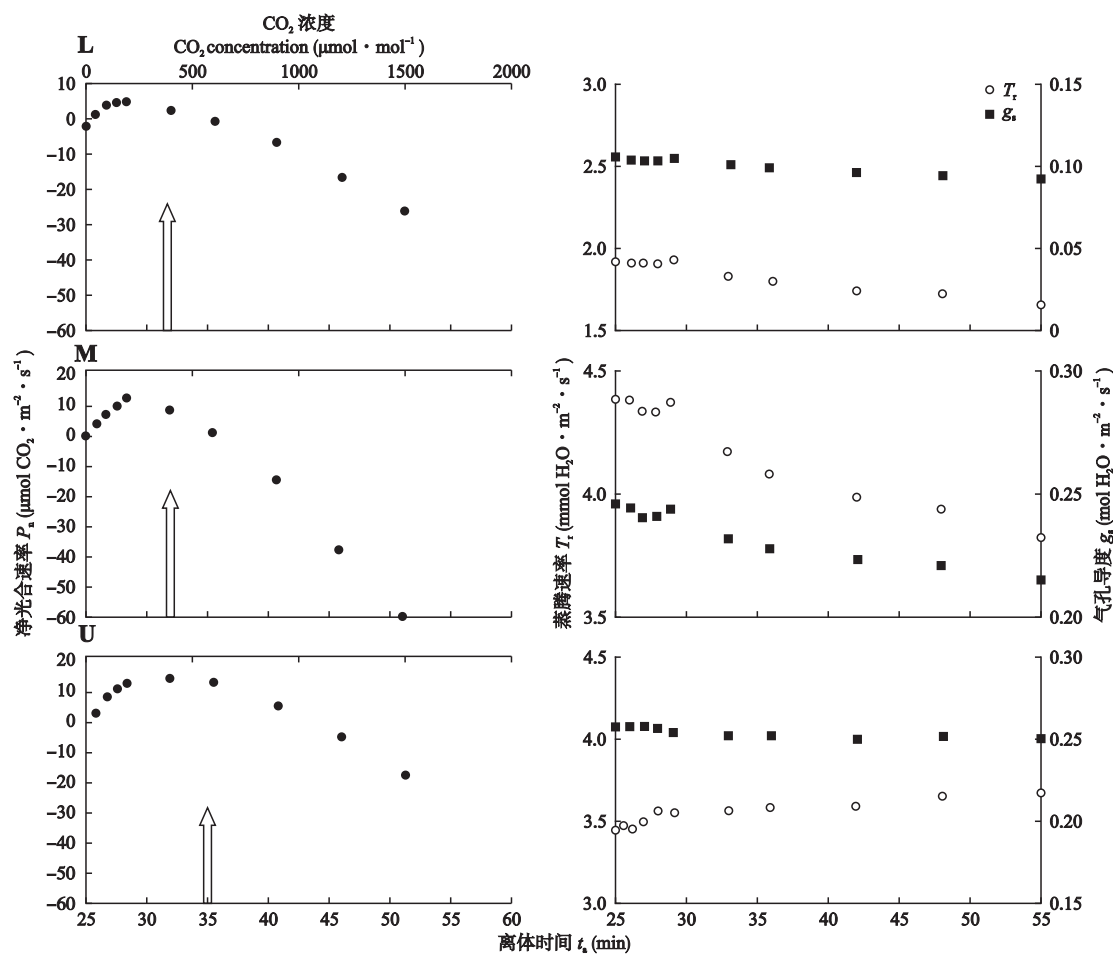


图 5 离体针叶 CO_2 响应曲线及对应的蒸腾速率(T_r)和气孔导度(g_s)随 t_a 的变化
Fig.5 CO_2 response curve and validation of transpiration rate (T_r) and stomatal conductance (g_s) with t_a for abscised needles.
U、M 和 L 分别表示树冠上层、中层和下层 U、M and L represented the crown location of upper crown, middle crown and lower crown, respectively.

低,且下降的速率、幅度和形式与环境因子(VPD 和 T_{leaf})存在明显的关系(表 4),总体表现为当离体枝叶处于高温缺水的环境时, $AP_{n \max}$ 下降的速度快、幅度大,而当离体针叶所处环境的温度适中且湿度较高时, $AP_{n \max}$ 下降较平缓.这是因为当环境温度偏高时,叶片失水速率加快,生理活性随之降低.

本研究中,离体枝叶 $AP_{n \max}$ 的下降形式虽然以线性为主,但同时也存在非线性情况(图 1).由表 4 可以看出,非线性函数中的形状参数 θ 与环境因子 VPD 和 T_{leaf} 呈明显的负相关,说明当离体枝叶所处温度越高、湿度越低, $AP_{n \max}$ 的下降过程越接近于“凹”型,即前期下降速度快,随着 t_a 的增加,下降速度逐渐减缓,最后趋于稳定.出现该现象的原因是高温条件导致离体枝叶蒸腾速率较高,叶片组织失水过多,在干旱胁迫下,叶片气孔收缩,迫使 $AP_{n \max}$ 迅速下降^[10].而当气孔收缩后,叶片蒸腾减缓,水分散失降低,光合机构在较低水平下维持正常运转.

针对离体枝叶 $AP_{n \max}$ 的不同变化形式,本研究

分别构建了 $AP_{n \max}$ 、 $AP_{n \max}$ 和 t_a 的线性关系式和非线性关系式,并通过再参数化的方法建立了长白落叶松 $SP_{n \max}$ 预估模型(模型 5、6).经对比分析发现,模型 5 较模型 6 具有更好的拟合效果和预估精度,且模型 5 的结构相对简单,因此本研究选择模型 5 作为长白落叶松 $SP_{n \max}$ 的最优预估模型.通过分析不同离体时段模型的预估能力发现,测量时间距离针叶离体的时间越长,模型的预估效果越低,但当离体时间超过 20 min 后,模型的估计精度趋于平稳,始终维持在 97%左右,可见本研究构建的长白落叶松 $SP_{n \max}$ 预估模型在野外实际测量时具有较高的应用价值.

采用传统离体测量方法测定长白落叶松 CO_2 响应曲线的过程,列出了离体测量过程中出现异常问题的例子,前 25 min 是进行离体操作、恢复水分供应处理及光诱导时间(图 5).可以看出,当离体时间超过 30 min 后, CO_2 响应曲线开始出现异常,净光合速率(P_n)明显下降且数值超出正常范围,而此

时的蒸腾速率 (transpiration rate, T_r) 和气孔导度 (stomatal conductance, g_s) 等指标并没有出现明显的波动或异常, 温度和湿度等气象因子也没有明显波动, 因此推测该异常现象并非外界环境条件或气孔活动引起的, 可能是光合生理活性开始丧失。从图 5 可以看出, 异常状况基本出现在离体 30 min 之后, 因此本研究中在构建 $SP_{n\max}$ 预估模型时采用离体 30 min 以内的数据具有一定理论依据。可见, 如果采用传统离体测量方式 (即恢复离体枝条水分供应), 通过拟合光响应曲线或 CO_2 响应曲线计算长白落叶松的光合生理指标的方法难以在有效时间内完成, 因为测量以上两种曲线前对针叶进行光诱导是必不可少过程^[28], 而此过程将耗费至少 20 min。因此, 本文提出的采用构建离体针叶 $P_{n\max}$ 估计模型的方法不仅能保证较高的估计精度, 同时大大简化了测量过程, 具有很高的应用价值。

本研究以长白落叶松为例, 提出了通过构建模型的方式预估 $SP_{n\max}$, 针对其他树种是否仍然适用需要进一步验证。经对比分析得出, 采用线性模型预估 $SP_{n\max}$ 优于非线性模型的结论, 并不适用于所有条件, 因为本研究中测量离体样本时仅有少数样本处于高温低湿条件, 例如 2 号树的新叶和上层叶及 5 号树的新叶 ($T_{\text{leaf}} > 33\text{ }^{\circ}\text{C}$, $VPD > 2.4\text{ kPa}$), 而通过本文分析发现, T_{leaf} 和 VPD 越高, $AP_{n\max}$ 的下降形式越接近非线性, 因此当实际测量过程中 T_{leaf} 和 VPD 偏高时, 线性模型是否仍优于非线性模型需要进一步研究。本研究仅预估了 $P_{n\max}$, 针对其他光合生理指标是否仍可以采用构建模型进行估计还需进一步探讨。

参考文献

- [1] Pan R-Z (潘瑞炽). Plant Physiology. Beijing: China Hydrology and Electricity Press, 2012 (in Chinese)
- [2] Farrelly DJ, Everard CD, Fagan CC, et al. Carbon sequestration and the role of biological carbon mitigation: A review. *Renewable & Sustainable Energy Reviews*, 2013, **21**: 712–727
- [3] Liu W-W (刘魏魏), Wang X-K (王效科), Lu F (逯非), et al. Regional and global estimates of carbon stocks and carbon sequestration capacity in forest ecosystems: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2015, **26**(9): 2881–2890 (in Chinese)
- [4] Zhan W (战伟), Sha W (沙伟), Wang M (王森), et al. Effects of the variations in precipitation and temperature on photosynthetic parameters and growth of *Fraxinus mandshurica* seedlings in Changbai Mountains of Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2012, **23**(3): 617–624 (in Chinese)
- [5] Guan M (管铭), Jin Z-X (金则新), Wang Q (王强), et al. Response of photosynthesis traits of dominant plant species to different light regimes in the secondary forest in the area of Qiandao Lake, Zhejiang, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2014, **25**(6): 1615–1622 (in Chinese)
- [6] Zhang XQ, Xu D. Eco-physiological modeling of canopy photosynthesis and growth of a Chinese fir plantation. *Forest Ecology and Management*, 2003, **173**: 201–211
- [7] Kull O. Acclimation of photosynthesis in canopies: Models and limitations. *Oecologia*, 2002, **133**: 267–279
- [8] Ke S-X (柯世省), Chen X-T (陈贤田). Photo-ecological characteristics of six broad-leaved species including *Heptacodium miconioides* in the Tiantai Mountains in Zhejiang Province. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2002, **26**(3): 363–371 (in Chinese)
- [9] Song Q-H (宋清海), Zhang Y-P (张一平), Zheng Z (郑征), et al. Physiology and ecology of *Pometia tomentosa* photosynthesis in tropical seasonal rain forest. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(6): 961–966 (in Chinese)
- [10] Huang Y-Q (黄玉清), Mo L (莫凌), Zhao P (赵平), et al. Comparison of gas exchanges between *in situ* and abscised leaves of high arbor trees: A case study of *Cyclobalanopsis glauca* under three habitats. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(9): 4508–4516 (in Chinese)
- [11] Wu J-B (吴家兵), Guan D-X (关德新), Zhang M (张弥), et al. Photosynthetic characteristics *Quercus mongolica* in region of Changbai Mountain. *Journal of the Graduate School of the Chinese Academy of Sciences* (中国科学院大学学报), 2006, **23**(4): 548–554 (in Chinese)
- [12] Shen W-J (申卫军). Xylem cavitation and embolization in woody plants. *Journal of Tropical and Subtropical Botany* (热带亚热带植物学报), 1999, **7**(3): 257–266 (in Chinese)
- [13] Guo F-C (郭昉晨), Liu S-R (刘世荣), Wen Y-G (温远光), et al. Photosynthetic characteristics of eleven precious broad-leaved tree species in South Subtropics. *Guangxi Sciences* (广西科学), 2015, **22**(6): 606–611 (in Chinese)
- [14] Zeng X-M (曾小美), Yuan L (袁琳), Shen Y-G (沈允钢). Response of photosynthesis to light intensity in intact and detached leaves of *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology Journal* (植物生理学报), 2002, **38**(1): 25–26 (in Chinese)
- [15] Tang Y (唐艳), Wang C-K (王传宽). A feasible method for measuring photosynthesis *in vitro* for major tree species in northeastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2011, **35**(4): 452–462 (in Chinese)
- [16] Koike T, Sakagami Y. Examination of methods of measuring photosynthesis with detached parts of three spe-

cies of birch in Hokkaido. *Journal of the Japanese Forestry Society*, 1984, **66**: 337–340

[17] Koike T. A method for measuring photosynthesis with detached parts of deciduous broad-leaved trees in Hokkaido. *Journal of the Japanese Forestry Society*, 1986, **68**: 425–428

[18] Wang B-Y (王博轶), Feng Y-L (冯玉龙). Effects of growth light intensities on photosynthesis in seedlings of two tropical rain forest species. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2005, **25**(1): 23–30 (in Chinese)

[19] Zhang M (张 弥), Wu J-B (吴家兵), Guan D-X (关德新), *et al.* Light response curve of dominant tree species photosynthesis in broadleaved Korean pine forest of Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **17**(9): 1575–1578 (in Chinese)

[20] Liu Q (刘 强), Dong L-H (董利虎), Li F-R (李凤日), *et al.* Spatial heterogeneity of canopy photosynthesis for *Larix olgensis*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2016, **27**(9): 2789–2796 (in Chinese)

[21] Liu Q (刘 强), Li F-R (李凤日), Xie L-F (谢龙飞). Optimal model of photosynthesis-light response curve in canopy of planted *Larix olgensis* tree. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2016, **27**(8): 2420–2428 (in Chinese)

[22] Li F-R (李凤日). Modeling crown profile of *Larix olgensis* trees. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2004, **40**(5): 16–24 (in Chinese)

[23] Zeng W-S (曾伟生), Xia Z-S (夏忠胜), Zhu S (朱松), *et al.* Compatible tree volume and above-ground biomass equations for Chinese fir plantations in Guizhou. *Journal of Beijing Forestry University* (北京林业大学学报), 2011, **33**(4): 1–6 (in Chinese)

[24] Dong L-H (董利虎), Li F-R (李凤日), Jia W-W (贾炜玮), *et al.* Compatible biomass models for main tree species with measurement error in Heilongjiang Province of Northeast China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **22**(10): 2653–2661 (in Chinese)

[25] Amthor JS. Scaling CO₂-photosynthesis relationships from the leaf to the canopy. *Photosynthesis Research*, 1994, **39**: 321–350

[26] Leuning R, Kelliher FM, Pury DGG, *et al.* Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: Scaling from leaves to canopies. *Plant, Cell & Environment*, 1995, **18**: 1183–1200

[27] Lanotte R, Maggiolo SA. A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy. I. Model description and comparison with a multi-layered model. *Agricultural & Forest Meteorology*, 1998, **91**: 89–111

[28] Chen G-Y (陈根云), Yu G-L (俞冠路), Chen Y (陈悦), *et al.* Exploring the observation methods of photosynthetic responses to light and carbon dioxide. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology* (植物生理与分子生物学学报), 2006, **32**(6): 691–696 (in Chinese)

作者简介 刘 强,男,1990年生,博士研究生.主要从事林木生长与收获模型研究. E-mail: qiangliu2015@126.com

责任编辑 杨 弘
