



## 矮化砧及对应中间砧苹果叶片光合对光照和 CO<sub>2</sub> 响应的模型模拟与评价

唐玉薇<sup>1</sup>,吴彤<sup>2</sup>,路翔<sup>1</sup>,王凯<sup>1</sup>,童路<sup>2</sup>,  
吴佩<sup>1</sup>,张东<sup>2</sup>,冯建荣<sup>1</sup>,杨伟伟<sup>1</sup>

(1. 石河子大学农学院,特色果蔬栽培生理与种质资源利用兵团重点实验室,新疆石河子 832000;

2. 西北农林科技大学园艺学院,国家苹果改良中心杨凌分中心,陕西杨凌 712100)

**摘要** 为了阐明矮化砧木调控苹果叶片光合作用对光照度和 CO<sub>2</sub> 响应的机制,筛选适宜的苹果叶片光合模型,以 8 a 生‘长富 2 号’苹果为试材,设置 4 种砧木处理:M9、M26、M9/八棱海棠和 M26/八棱海棠。结果表明:各个模型均可用于模拟不同砧木苹果叶片光合一光响应( $P_n$ -PAR)和光合一二氧化碳( $P_n$ -CO<sub>2</sub>)响应过程,决定系数( $R^2$ )均大于 0.99。非直角双曲线模型(NRH)对 M9/八棱海棠和 M26/八棱海棠叶片的  $P_n$ -PAR 曲线模拟的  $R^2$  最大,均方根误差(RMSE)和平均绝对误差(MAE)最小,直角双曲线修正模型(MRH)对 M9 和 M26 叶片的  $P_n$ -PAR 曲线模拟的  $R^2$  最大, RMSE 和 MAE 最小,且 MRH 模型对各处理的  $P_n$ -CO<sub>2</sub> 曲线模拟精度最高。与实测值相比,基于 MRH 模型的光合参数估计值相对误差最小,且获得的参数信息最全面, NRH 模型次之。M26 和 M26/八棱海棠的初始量子效率、最大净光合速率、光饱和点、羧化效率、光呼吸速率高于 M9 和 M9/八棱海棠,而光补偿点、CO<sub>2</sub> 补偿点、暗呼吸速率低于 M9 和 M9/八棱海棠,说明 M26 对弱光 and 低 CO<sub>2</sub> 浓度的利用效率高,耐弱光能力强,呼吸消耗少。结论:基于叶片尺度光合模型的能力评价可优先考虑使用 NRH 和 MRH 模型。M26 在作为基础砧及中间砧的叶片光合能力优于 M9。

**关键词** 苹果;矮化砧木;光响应曲线;CO<sub>2</sub> 响应曲线;光合生理;模型模拟

中图分类号 S661.1

文献标志码 A

文章编号 1004-1389(2021)12-1812-12

光合作用是苹果碳的主要来源,直接影响果实的产量和品质<sup>[1-2]</sup>,受环境因子、品种特性及栽培措施等因素的影响。其中,光和 CO<sub>2</sub> 是光合作用的主要能量来源和底物,是直接影响光合作用的环境因子<sup>[3-4]</sup>。栽培措施也会影响光合作用,如负载量调控、整形修剪和土肥水管理技术等。另外,嫁接砧木的类型会通过影响激素平衡<sup>[5]</sup>、源-库平衡<sup>[6-7]</sup>、氮吸收及分配<sup>[8-9]</sup>,从而影响叶片光合能力。

目前,砧木类型对苹果叶片光合作用影响的研究非常多,但结果差异很大。有报道称,矮化砧木苹果叶片光合速率显著高于乔化砧木<sup>[10-11]</sup>,而另外的一些研究结果则与之相反<sup>[12-13]</sup>。陈汝等<sup>[14]</sup>发现嫁接在 M9 上的苹果叶片净光合速率( $P_n$ )高于其他 M 系列砧木。而 Hayat<sup>[15]</sup>和张建

光等<sup>[16]</sup>发现嫁接在 M26 上的苹果叶片光合效率高于 M9。然而,果树的生产效率取决于冠层尺度光合生产力。由于树体结构差异,叶片尺度的光合能力并不能完全反映其冠层光合生产力。冠层光合生产力的准确计算及模拟主要基于叶片尺度的光合模型及冠层尺度的光截获模型<sup>[17-19]</sup>。应用叶片尺度光合模型对光合一光合有效辐射( $P_n$ -PAR)和光合一二氧化碳( $P_n$ -CO<sub>2</sub>)响应过程的模拟<sup>[20-22]</sup>可以获得许多重要的光合生理参数(如初始量子效率 AQY、初始羧化效率  $\eta$ 、最大净光合速率  $P_{nmax}$ 、光补偿点 LCP 和 CO<sub>2</sub> 饱和点 CSP 等)<sup>[23-24]</sup>,可用于光合生理过程的评价及冠层光合生产力的模拟和评价<sup>[25-26]</sup>。基于叶片尺度的  $P_n$ -PAR 和  $P_n$ -CO<sub>2</sub> 过程的模拟大量应用于作物,可实现作物群体冠层光合生产力的精准模

收稿日期:2021-02-07 修回日期:2021-04-10

基金项目:国家自然科学基金(31860527);国家重点研发计划(2018YFD1000200)。

第一作者:唐玉薇,女,硕士研究生,从事果树栽培与生理研究。E-mail:980636418@qq.com

通信作者:冯建荣,女,教授,博士生导师,主要从事果树栽培及生理功能成分研究。E-mail:fengjr102@126.com

杨伟伟,男,讲师,硕士生导师,主要从事园艺植物模型研究。E-mail:yww2567@126.com

拟<sup>[27-28]</sup>。作为果树栽培的重要环节,砧木类型及砧木作为自根砧或中间砧是否会影响光合模型精度及适宜性,还未有报道。

当前中国苹果矮砧密植发展迅速,不同矮化砧叶片及冠层尺度的光合评价可为矮化砧木科学评价提供理论依据。亟需筛选适宜苹果不同砧木叶片尺度的光合模型。本试验以‘长富 2 号’苹果为试材,以 M9 和 M26 分别作为基础和中间砧,基于现有光合模型,评价并筛选适宜于不同矮化砧木类型苹果叶片的光合模型,为砧穗组合的科学评价提供方法参考。

## 1 材料与方 法

### 1.1 试验场地与材料

试验在陕西千阳县南寨镇西北农林科技大学千阳苹果试验示范站(北纬 34.6°,东经 106.9°,海拔 883 m)进行。该地年平均降水量 677.1 mm,无霜期 197 d,年均日照时数约 2 122.2 h,平均气温 11.8 °C,全年 ≥ 10 °C 活动积温 3 462 °C。2012 年建园,品种为‘长富 2 号’,按照高纺锤形整形,2019 年为树体生长第 8 年(包含苗龄),采用现代化矮砧集约种植模式,标准化管理。

根据矮化砧木类型,设置 4 个处理:M9、M26、M9/八棱海棠和 M26/八棱海棠,株行距为 1.3 m × 4 m,采用水肥一体化滴灌方式灌溉。每处理设置 3 个生物学重复。土壤为砂壤土(有机质含量 11.13 g · kg<sup>-1</sup>,碱解氮含量 51.37 mg · kg<sup>-1</sup>,速效磷含量 6.55 mg · kg<sup>-1</sup>,速效钾含量 134.37 mg · kg<sup>-1</sup>)。

### 1.2 试验方法

1.2.1  $P_n$ -PAR 和  $P_n$ -CO<sub>2</sub> 响应曲线测定 试验于 2019 年 8 月进行,所有测量选择天气晴朗日照充足的 9:00—11:00 进行。每个处理随机选取树冠外围同一高度和方向、发育良好的成熟叶片,测定 3 个数值并记录,然后取 3 个数值的平均值作为基础数据,利用 Li × 6800 (Li-Cor, Lincoln, Nebraska, USA) 测定  $P_n$ -PAR 和  $P_n$ -CO<sub>2</sub> 响应曲线。 $P_n$ -PAR 响应曲线的光合有效辐射(PAR)梯度:0、50、100、200、400、600、1 000、1 500 和 1 800 μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>,叶室其他条件为标准条件(CO<sub>2</sub> = 400 μmol · mol<sup>-1</sup>, T ≈ 30 °C, VPD ≤ 1.5 kPa)。 $P_n$ -CO<sub>2</sub> 响应曲线 CO<sub>2</sub> 的梯度:400、300、200、100、50、400、600、800、1 000、1 200、1 500 和 1 800 μmol · mol<sup>-1</sup>,叶室其他条

件为标准条件(PAR = 1 500 μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>, T ≈ 30 °C, VPD ≤ 1.5 kPa)。每处理测定 3~5 个叶片,每次测定读取 3 个稳定数值,取平均值。测定指标包括叶片的  $P_n$ 、蒸腾速率( $T_r$ )、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度( $C_i$ )和气孔导度( $G_s$ )。

1.2.2  $P_n$ -PAR 和  $P_n$ -CO<sub>2</sub> 响应曲线模型  $P_n$ -PAR 和  $P_n$ -CO<sub>2</sub> 响应曲线的模拟基于现有成熟模型,模型类型、表达式及输入和输出值见表 1。

1.2.3 数据处理 运用 R 软件的‘nls’<sup>[34]</sup>对各砧木处理的  $P_n$ -PAR 和  $P_n$ -CO<sub>2</sub> 响应曲线进行模拟,估算模型参数。基于观测值和模拟值计算模型决定系数( $R^2$ )、均方根误差(RMSE)、平均绝对误差(MAE)和相对误差(RE),评估模型精度,各计算公式如下:

$$R^2 = \frac{\sum_{i=1}^n (Y_o - Y_m)^2}{\sum_{i=1}^n (Y_o - \bar{Y}_o)^2}$$

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (Y_o - Y_m)^2}{n}}$$

$$MAE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n |Y_o - Y_m|$$

$$RE = \frac{1}{Y_{o,m}} |Y_{o,m} - Y_{m,m}|$$

式中: $Y_o$  为净光合速率实测值, $\bar{Y}_o$  为净光合速率实测平均值, $Y_m$  为净光合速率模型模拟值, $Y_{o,m}$  为光合参数实测值, $Y_{m,m}$  光合参数模型模拟值, $n$  为样本数。

使用 Excel 2010 进行数据整理和分析,使用 Origin 8.5 绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同矮化砧及对应中间砧苹果叶片 $P_n$ -PAR 响应曲线气体交换参数的比较

如图 1 所示,不同砧木处理苹果叶片  $P_n$ -PAR 曲线气体交换参数总体变化趋势基本一致,随着 PAR 的增加,各处理苹果叶片的  $P_n$ 、 $G_s$  和  $T_r$  均逐渐增大, $C_i$  逐渐下降,但不同处理苹果叶片气体交换参数变化幅度存在一定的差异,中间砧组合的  $P_n$ 、 $G_s$  和  $T_r$  整体显著高于自根砧组合,且 M26/八棱海棠、M26 的  $P_n$ 、 $G_s$  和  $T_r$  分别显著大于 M9/八棱海棠、M9。当 PAR 为 400~1 500 μmol · m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup> 时,各处理  $P_n$  差异显著,相同光强下,M26/八棱海棠和 M26 的  $P_n$  整体较

表 1 叶片光合模型信息

Table 1 Leaf photosynthetic models information

模型类型 Model type	输入值 Input value	模型表达式 Model equation	输出值 Output value	参考文献 Reference
直角双曲线模型 Rectangular hyperbolic model	PAR, $P_n$ 或 $C_i, P_n$	$P_n(\text{PAR}) = \frac{\alpha \text{PAR} P_{n\max}}{\alpha \text{PAR} + P_{n\max}} - R_d$ $P_n(C_i) = \frac{\eta C_i P_{n\max}}{\eta C_i + P_{n\max}} - R_p$	AQY, $P_{n\max}$ , LCP, $R_d$ 或 $\eta$ , CCP, $R_p$	[29]
非直角双曲线模型 Nonrectangular hyperbolic model	PAR, $P_n$	$P_n(\text{PAR}) = \frac{\alpha \text{PAR} + P_{n\max} - \sqrt{(\alpha \text{PAR} + P_{n\max})^2 - 4\theta \alpha \text{PAR} P_{n\max}}}{2\theta} - R_d$	AQY, $P_{n\max}$ , LCP, $R_d$	[30]
直角双曲线修正模型 Modified rectangular hyperbolic model	PAR, $P_n$ 或 $C_i, P_n$	$P_n(\text{PAR}) = \alpha \frac{1 - \beta \text{PAR}}{1 + \gamma \text{PAR}} \text{PAR} - R_d$ $P_n(C_i) = \eta \frac{1 - \beta C_i}{1 + \gamma C_i} C_i - R_p$	AQY, $P_{n\max}$ , LSP, LCP, $R_d$ 或 $\eta$ , CSP, CCP, $R_p$	[31]
指数方程模型 Exponential equation model	PAR, $P_n$	$P_n(\text{PAR}) = P_{n\max} (1 - e^{-\frac{\alpha \text{PAR}}{P_{n\max}}}) - R_d$	AQY, $P_{n\max}$ , LCP, $R_d$	[32]
Michaelis-Menten 模型 Michaelis-Menten model	$C_i, P_n$	$P_n(C_i) = \frac{C_i P_{n\max}}{C_i + K} - R_d$	$P_{n\max}$ , CCP, $R_p$	[33]

注:  $\alpha$  为初始量子效率,即在 PAR=0 时的斜率,  $\gamma$  等于光响应曲线的初始斜率与植物最大光合速率之比,  $\gamma = \alpha / P_{n\max} \cdot P_{n\max}$  为叶片的最大光合效率,  $\beta$  就称为修正系数,  $P_n(\text{PAR})$  和  $P_n(C_i)$  为净光合速率, LSP 为光饱和点, CCP 为 CO<sub>2</sub> 补偿点,  $R_d$  为暗呼吸速率,  $R_p$  为光呼吸速率,  $\theta$  为曲线弯曲程度的曲角,  $K$  为 Michaelis-Menten 常数。

Note:  $\alpha$  is initial quantum efficiency as the PAR=0,  $\gamma$  is the light response curves of the initial slope and the ratio of the maximum photosynthetic rate,  $\gamma = \alpha / P_{n\max} \cdot P_{n\max}$  is the maximum photosynthetic efficiency of leaves,  $\beta$  is the correction coefficient, the  $P_n(\text{PAR})$  and  $P_n(C_i)$  are the net photosynthetic rate, LSP is the light saturation point, CCP is the CO<sub>2</sub> compensation point,  $R_d$  is the dark respiration rate,  $\theta$  is the curvature angle of the curve,  $R_p$  is the light respiration rate,  $K$  is the Michaelis-Menten constant.

高。当 PAR 超过 1 500  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时, M9/八棱海棠和 M26 的  $P_n$  随光强的增加而减少, 出现光抑制现象, 此时, M26/八棱海棠的  $P_n$  显著高于其他处理, M9 的  $P_n$  最低。PAR 为 500 ~ 1 500  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时, M26/八棱海棠  $C_i$ 、 $G_s$  和  $T_r$  变化波动较大, 在 1 000  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  达到峰值, 显著高于其他处理。

### 2.2 不同矮化砧及对应中间砧苹果叶片 $P_n$ -PAR 响应模型模拟精度比较

$P_n$ -PAR 模型拟合结果表明, 非直角双曲线模型(NRH)和直角双曲线修正模型(MRH)模型对各处理的模拟精度高于直角双曲线模型(RH)和指数方程模型(EE)(表 2)。NRH 模型对 M9/八棱海棠和 M26 的  $P_n$ -PAR 响应曲线模拟得到的  $R^2$  值最大, RMSE 和 MAE 最小; MRH 模型对 M26/八棱海棠和 M9 的  $P_n$ -PAR 响应曲线模拟得到的  $R^2$  最大, RMSE 和 MAE 最小。

基于  $P_n$ -PAR 光响应曲线实测光合参数可知(表 3), M26/八棱海棠和 M26 光合特性优于 M9/八棱海棠和 M9。M26/八棱海棠的  $P_{n\max}$  最大, M26 次之, 分别比 M9/八棱海棠和 M9 高

6.8%、17.36%, M9 的  $P_{n\max}$  显著低于其他 3 个处理。各处理 LCP 表现为 M26/八棱海棠和 M9 高于 M9/八棱海棠和 M26。LCP 的大小顺序为 M9 > M9/八棱海棠 > M26/八棱海棠 > M26。M9/八棱海棠的  $R_d$  最高, M26 的  $R_d$  最低。

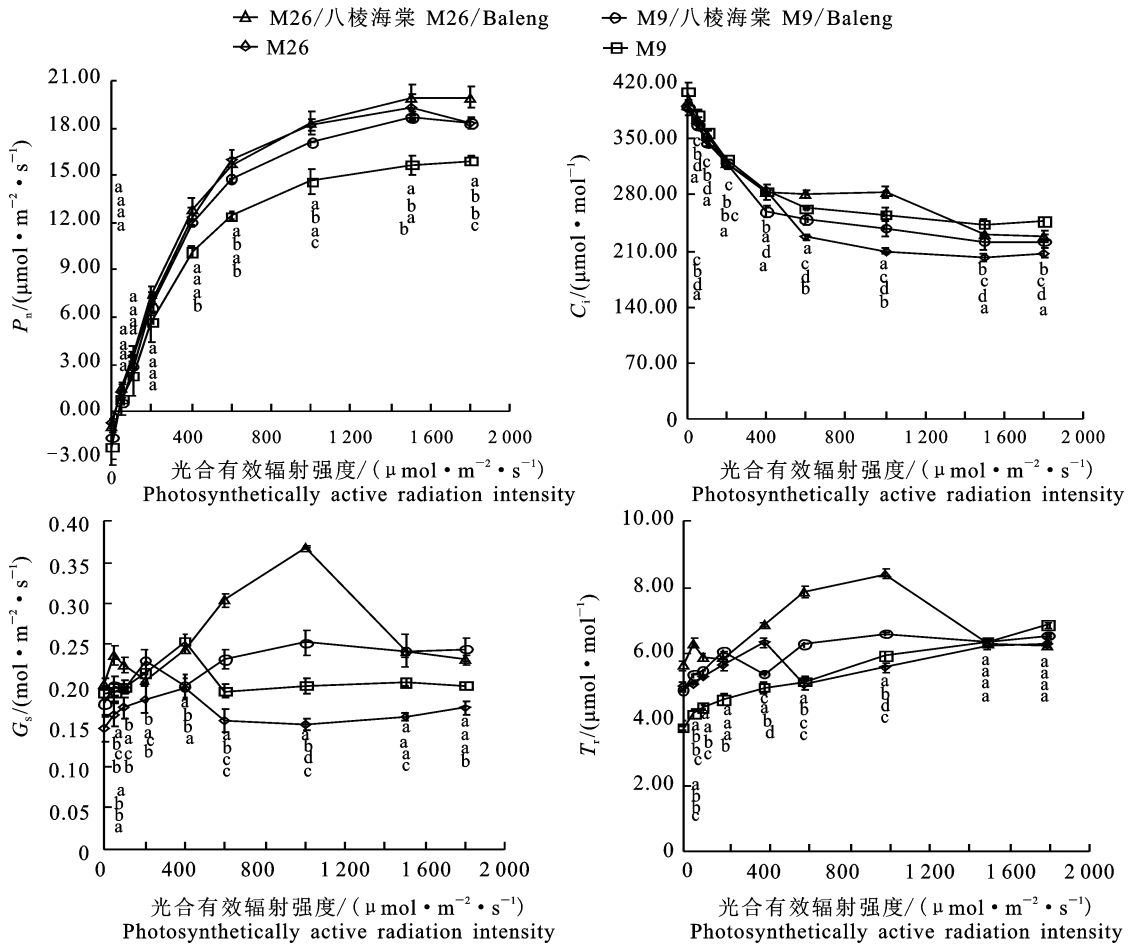
通过比较基于光合模型估计的光合参数与实际测定的光合参数(表 3), RH 模型得到的各处理 AQY 偏差最大, 比实测值高 73.81% ~ 92.11%, MRH 模型得到的各处理 AQY 偏差次之, MRH 模型拟合的  $P_{n\max}$  最接近实测值。

与实测值相比, NRH 模型 LSP 模拟值偏差 2.194 ~ 0.718  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,  $R_d$  模拟值偏差 0.01 ~ 0.217  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 最接近实测值。

由表 4 可知, NRH 模型对各处理 AQY、LCP、 $R_d$  模拟的 RE 最小。MRH 模型对 M26/八棱海棠、M9/八棱海棠、M26 的  $P_{n\max}$  模拟的 RE 最小, 分别为 0.002、0.023, 而 EE 模型对 M9 的  $P_{n\max}$  模拟的 RE 最小, 为 0.002。

### 2.3 不同矮化砧及对应中间砧苹果叶片 $P_n$ -CO<sub>2</sub> 响应曲线气体交换参数比较

各砧木处理苹果叶片  $P_n$ -CO<sub>2</sub> 曲线气体交换



同列不同小写字母表示砧穗组合处理间在 P < 0.05 水平差异显著。下同

Values followed by different lowercase letters within the same columns indicate significant difference among rootstock-scion combinations treatments at the P < 0.05 level. The same below

图 1 不同矮化砧木处理下苹果叶片 P<sub>n</sub>-PAR 响应气体的交换参数

Fig. 1 Exchange parameters of response gas of apple leaves P<sub>n</sub>-PAR under different dwarfing rootstocks

表 2 不同矮化砧木处理下苹果叶片各 P<sub>n</sub>-PAR 响应模型的模拟精度

Table 2 Accuracy of models in simulating P<sub>n</sub>-PAR response of apple leaves under different dwarfing rootstocks

模型类型 Model type	处理 Treatment	均方根误差 RMSE	平均绝对误差 MAE	决定系数 R <sup>2</sup>
直角双曲线模型 RH Rectangular hyperbolic model	M26/八棱海棠 M26/Baleng	0.490	9.400	0.996 0
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.578	12.446	0.994 0
	M26	0.888	14.959	0.985 7
	M9	0.340	8.883	0.997 3
非直角双曲线模型 NRH Non-rectangular hyperbolic model	M26/八棱海棠 M26/Baleng	0.089	0.889	0.999 9
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.175	2.430	0.999 5
	M26	0.327	6.027	0.998 1
	M9	0.176	16.215	0.999 3
直角双曲线修正模型 MRH Modified rectangular hyperbolic model	M26/八棱海棠 M26/Baleng	0.206	4.221	0.999 3
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.258	6.525	0.998 8
	M26	0.263	6.042	0.998 8
	M9	0.178	10.315	0.999 3
指数方程模型 EE Exponential equation model	M26/八棱海棠 M26/Baleng	0.142	2.582	0.999 7
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.219	5.564	0.999 1
	M26	0.464	9.003	0.996 1
	M9	0.194	14.208	0.999 1

表 3 不同矮化砧木处理下苹果叶片各  $P_n$ -PAR 响应模型主要光合参数的模拟值与实测值  
 Table 3 Model prediction and actually measured values of photosynthetic parameters related to  $P_n$ -PAR response of apple leaves under different dwarfing rootstocks

项目 Item	处理 Treatment	AQY/ ( $\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	$P_{n\text{max}}/$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	LSP/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	LCP/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$R_d/$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )
直角双曲线模型模拟值 Rectangular hyperbolic model estimates values	M26/八棱海棠 M26/Baleng	0.073	26.562	—	21.943	1.511
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.075	25.534	—	33.691	2.287
	M26	0.074	25.381	—	22.469	1.554
	M9	0.069	22.052	—	39.243	2.402
非直角双曲线模型模拟值 Non-rectangular hyperbolic model estimates values	M26/八棱海棠 M26/Baleng	0.049	22.845	—	19.440	0.939
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.048	21.703	—	35.666	1.661
	M26	0.039	20.163	—	15.115	0.582
	M9	0.049	19.831	—	42.364	2.004
直角双曲线修正模型模拟值 Modified rectangular hyperbolic model estimates values	M26/八棱海棠 M26/Baleng	0.059	19.892	1 650.730	20.452	1.167
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.059	18.457	1 533.883	34.516	1.906
	M26	0.051	19.244	1 316.226	19.621	0.978
	M9	0.058	15.832	1 785.774	40.614	2.158
指数方程模型模拟值 Exponential equation model estimates values	M26/八棱海棠 M26/Baleng	0.052	20.141	—	20.735	1.054
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.051	18.654	—	22.340	1.100
	M26	0.053	19.220	—	20.733	1.063
	M9	0.044	15.875	—	26.269	1.123
实测值 Measured values	M26/八棱海棠	0.042 a	19.924 a	>1 800	17.933 c	0.957 c
	M26/Baleng					
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.041 a	18.641 a	≈1 500	36.384 b	1.630 b
	M26	0.038 b	19.256 a	≈1 500	16.325 c	0.714 d
	M9	0.038 b	15.913 b	>1 800	44.558 a	2.221 a

注:实测值中,同列不同小写字母表示砧穗组合处理间差异显著( $P < 0.05$ )。下同。

Note: Values followed by different lower case letters within the same columns indicate significant difference among rootstock-scion combinations treatments at the level( $P < 0.05$ ) in the measured values. The same below.

表 4 不同矮化砧木处理下苹果叶片各  $P_n$ -PAR 响应模型光合参数模拟值与实测值的相对误差比  
 Table 4 Relative errors of model predicted and actually measured values of photosynthetic parameters related to  $P_n$ -PAR response of apple leaves under different dwarfing rootstocks

模型类型 Model type	处理 Treatment	相对误差 RE			
		AQY/ ( $\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	$P_{n\text{max}}/$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	LCP/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$R_d/$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )
直角双曲线模型 Rectangular hyperbolic model	M26/八棱海棠 M26/Baleng	0.738	0.333	0.224	0.579
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.820	0.370	0.074	2.403
	M26	0.939	0.318	0.376	1.176
	M9	0.808	0.386	0.119	0.082
非直角双曲线模型 Non-rectangular hyperbolic model	M26/八棱海棠 M26/Baleng	0.162	0.147	0.085	0.019
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.159	0.164	0.020	0.019
	M26	0.016	0.047	0.074	0.185
	M9	0.300	0.246	0.049	0.098
直角双曲线修正模型 Modified rectangular hyperbolic model	M26/八棱海棠 M26/Baleng	0.407	0.002	0.140	0.219
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.427	0.010	0.051	0.169
	M26	0.337	0.001	0.202	0.363
	M9	0.524	0.005	0.089	0.029
指数方程模型 Exponential equation model	M26/八棱海棠 M26/Baleng	0.243	0.011	0.156	0.101
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.239	0.001	0.386	0.325
	M26	0.389	0.002	0.270	0.489
	M9	0.166	0.002	0.410	0.495

参数总体变化趋势基本一致(图 2),但不同处理气体交换参数变幅存在一定差异。在低 CO<sub>2</sub> 浓度阶段( $< 600 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ),各处理的  $P_n$  快速上升,上升趋势近似直线,其中,M26/八棱海棠和 M26 的  $P_n$  增长速度明显高于另外两个处理,之后随 CO<sub>2</sub> 浓度升高,在 CO<sub>2</sub> 浓度高于  $600 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  时 M26/八棱海棠和 M26 的  $P_n$  上升速度均逐渐减缓,并在 CO<sub>2</sub> 浓度高于  $800 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  时,二者  $P_n$  值趋于稳定,而 M9/八棱海棠和 M9 的  $P_n$  在此 CO<sub>2</sub> 浓度后增幅逐渐减小,并在 CO<sub>2</sub> 浓度高于  $1000 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  时二者  $P_n$  趋于稳定。

在 CO<sub>2</sub> 浓度低于  $300 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  时,各处理间  $C_i$  差异不明显,随着 CO<sub>2</sub> 浓度的增加,各处理苹果叶片呈线性上升趋势,变幅为 M26 > M26/八棱海棠 > M9 > M9/八棱海棠,相同 CO<sub>2</sub> 浓度下  $C_i$  差异显著,M26/八棱海棠和 M26 分别

高于 M9/八棱海棠和 M9。各处理的  $G_s$  和  $T_r$  整体均呈现缓慢下降的趋势,相同 CO<sub>2</sub> 浓度下,各处理  $G_s$  和  $T_r$  差异显著,M26 的  $G_s$  和  $T_r$  最大,而 M9/八棱海棠的  $G_s$  和  $T_r$  均显著低于其他处理。

#### 2.4 不同矮化砧及对应中间砧苹果叶片 $P_n$ -CO<sub>2</sub> 响应模型模拟精度比较

从表 5 可以看出,各模型  $P_n$ -CO<sub>2</sub> 响应曲线模拟精度不同。RH 和 M-M 模型对各处理苹果叶片  $P_n$ -CO<sub>2</sub> 响应曲线模拟精度相同。MRH 模型对各处理  $P_n$ -CO<sub>2</sub> 响应曲线光合参数模拟值与实测值间的  $R^2$  最大, RMSE、MAE 最小,精度最高。

比较各砧木处理的苹果叶片光合参数实测值可知(表 6),M26/八棱海棠和 M26 的  $\eta$  分别显著高于 M9/八棱海棠和 M9,而  $P_{n,max}$  和 CSP 相反。

M9 的 CCP 最大, M9/八棱海棠次之, M26/八棱海棠最小。各处理的  $R_p$  大小顺序为 M9/八棱海棠 < M26/八棱海棠 < M26 < M9。

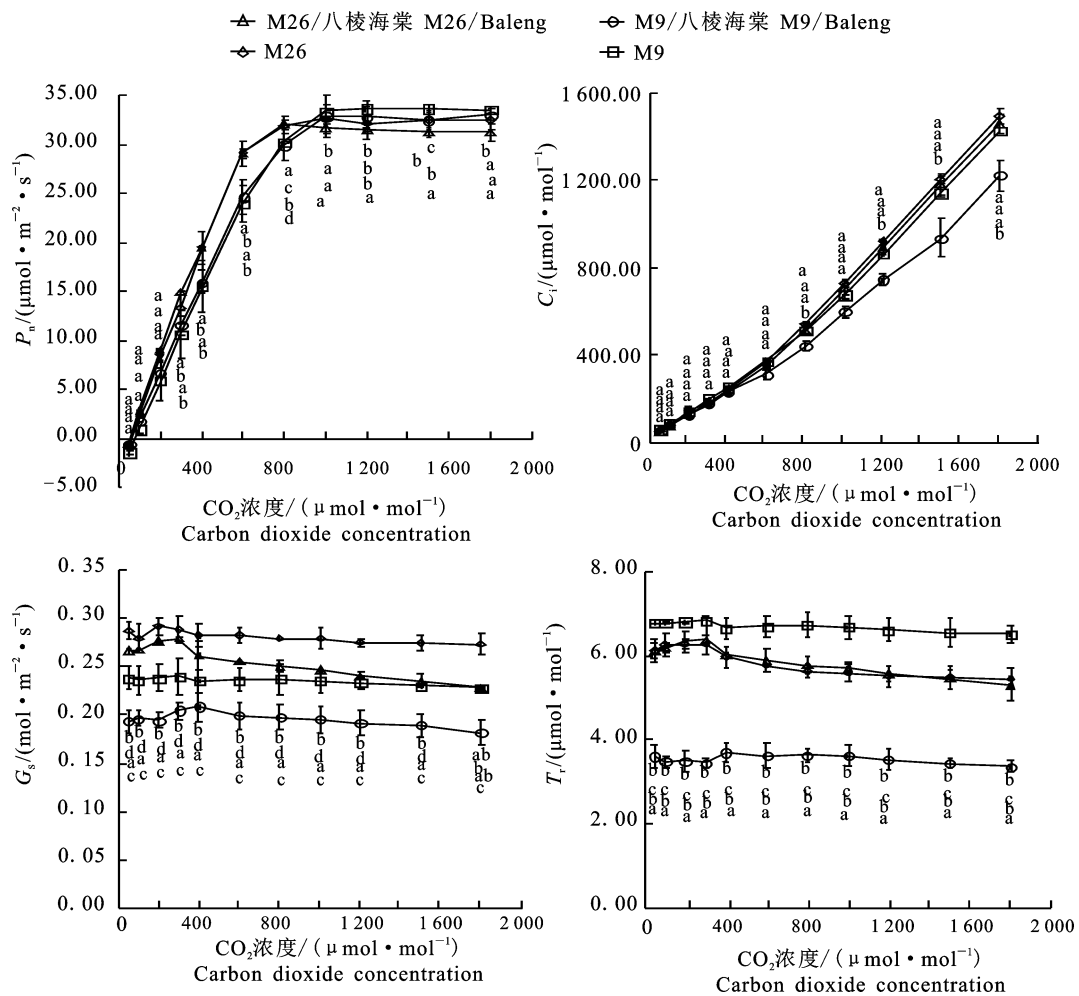


图 2 不同矮化砧木处理下苹果叶片  $P_n$ -CO<sub>2</sub> 响应曲线的气体交换参数

Fig. 2 Gas exchange parameters related to  $P_n$ -CO<sub>2</sub> response of apple leaves under different dwarfing rootstocks

从表 6 可知, RH 和 M-M 模型中各处理的  $P_{nmax}$ 、CCP 和  $R_p$  模拟值完全一致, 且这 2 种模型均无法估计 CSP。RH 模型可估计  $\eta$ , 而 M-M 模型则无法估计。MRH 模型可估计各处理苹果

叶片  $P_n$ -CO<sub>2</sub> 主要光合参数, 其  $P_{nmax}$  和 CSP 估计值与实际值接近, 但  $\eta$  和  $R_p$  模拟值均大于实测值, 且偏差较大。

表 5 不同矮化砧木处理下苹果叶片各  $P_n$ -CO<sub>2</sub> 响应模型的模拟精度

Table 5 Accuracy of models in simulating  $P_n$ -CO<sub>2</sub> response of apple leaves under different dwarfing rootstocks

模型类型 Model type	处理 Treatment	均方根误差 RMSE	平均绝对误差 MAE	决定系数 $R^2$
直角双曲线模型 Rectangular hyperbolic model	M26/八棱海棠 M26/Baleng	2.311	18.913	0.961 9
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	2.243	19.595	0.968 1
	M26	2.465	17.960	0.960 3
	M9	2.215	18.717	0.972 1
Michaelis-Menten 模型 Michaelis-Menten model	M26/八棱海棠 M26/Baleng	2.311	18.913	0.961 9
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	2.243	19.595	0.968 1
	M26	2.465	17.960	0.960 3
	M9	2.215	18.717	0.972 1
直角双曲线修正模型 Modified rectangular hyperbolic model	M26/八棱海棠 M26/Baleng	1.361	12.765	0.987 1
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	1.305	13.544	0.989 4
	M26	1.602	14.057	0.983 6
	M9	0.999	9.682	0.994 4

表 6 不同矮化砧木处理下的苹果叶片各  $P_n$ -CO<sub>2</sub> 响应模型主要光合参数模拟值与实测值比较

Table 6 Model of predicted and actually measured values of major photosynthetic parameters related to  $P_n$ -CO<sub>2</sub> response of apple leaves under different dwarfing rootstocks

项目 Item	处理 Treatment	$\eta$ / (mol · mol <sup>-1</sup> )	$P_{nmax}$ / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	CSP/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	CCP/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	$R_p$ / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )
直角双曲线模型模拟值 Rectangular hyperbolic model estimates values	M26/八棱海棠 M26/Baleng	0.700	62.500	—	59.184	24.909
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.365	60.604	—	66.774	17.392
	M26	0.389	58.221	—	64.589	17.551
	MP	0.301	61.704	—	79.002	17.155
Michaelis-Menten 模型模拟值 Michaelis-Menten model estimates values	M26/八棱海棠 M26/Baleng	—	62.500	—	59.184	24.909
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	—	60.604	—	66.774	17.392
	M26	—	58.221	—	64.589	17.551
	M9	—	61.704	—	79.002	17.155
直角双曲线修正模型模拟值 Modified rectangular hyperbolic model estimates values	M26/八棱海棠 M26/Baleng	0.298	33.190	866.002	58.380	13.923
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.187	34.316	862.385	65.861	10.773
	M26	0.192	34.236	974.188	64.194	10.614
	M9	0.152	35.307	1005.538	78.738	10.598
实测值 Measured values	M26/八棱海棠 M26/Baleng	0.063 a	32.167 b	≈800	56.762 c	3.604 c
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.049 b	32.865 a	≈1 000	62.253 b	3.050 d
	M26	0.062 a	32.167 b	≈800	62.015 b	3.839 b
	M9	0.049 b	33.680a	≈1 000	79.638 a	3.910 a

为精确判断上述 3 种模型对各处理苹果叶片  $P_n$ -CO<sub>2</sub> 曲线主要光合参数拟合的模型拟合精度, 本研究同样根据各处理苹果叶片的  $P_n$ -CO<sub>2</sub>

响应曲线主要光合参数模拟值与实测值的 RE 进行定量评价(表 7), 可得 MRH 模型对各处理的  $P_{nmax}$ 、CCP、 $R_p$  的模拟 RE 值最小。

表 7 不同矮化砧木处理下苹果叶片各  $P_n$ -CO<sub>2</sub> 响应模型主要光合参数模拟值与实测值的相对误差  
 Table 7 Relative errors of model predicted and actually measured values of major photosynthetic parameters related to  $P_n$ -CO<sub>2</sub> response of apple leaves under different dwarfing rootstocks

模型类型 Model type	处理 Treatment	$P_{nmax}/$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	CCP/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	$R_p/$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )
直角双曲线模型 Rectangular hyperbolic model	M26/八棱海棠 M26/Baleng	0.943	0.043	17.199
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.844	0.073	22.594
	M26	0.810	0.042	17.723
	M9	0.943	0.008	21.138
Michaelis-Menten 模型 Michaelis-Menten model	M26/八棱海棠 M26/Baleng	0.943	0.043	17.199
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.844	0.073	22.594
	M26	0.810	0.042	17.723
	M9	0.943	0.008	21.138
直角双曲线修正模型 Modified rectangular hyperbolic model	M26/八棱海棠 M26/Baleng	0.032	0.029	4.863
	M9/八棱海棠 M9/Baleng	0.044	0.058	4.532
	M26	0.064	0.035	3.765
	M9	0.048	0.011	3.710

### 3 讨论

#### 3.1 不同矮化砧及对应中间砧苹果叶片 $P_n$ -PAR 和 $P_n$ -CO<sub>2</sub> 适宜模型筛选

本试验中,各模型的  $R^2$  相对较高 ( $R^2 > 0.99$ ),说明用于模拟不同砧木处理苹果叶片的光合模型具有一定合理性,但  $R^2$  只表示观测值与模拟值间相关性高,可能存在模拟值统一偏高或偏低的情况<sup>[35]</sup>。因此,通过引入 RMSE 和 MAE 可进一步对模型精度定量评估, RMSE、MAE 越小、 $R^2$  越接近于 1,表明模拟精度越高<sup>[36-37]</sup>。

本文 4 种模型中(表 3 和表 4),NRH 模型与 MRH 模型对各砧木处理  $P_n$ -PAR 曲线模拟精度较高。前人利用 3 个经验模型(RH、NRH 和 MRH 模型)对山杏、油松、沙棘的  $P_n$ -PAR 响应曲线进行模拟,结果表明, NRH 和 MRH 拟合的总体效果要好于 RH<sup>[38-40]</sup>。但适宜模拟苹果自根砧和中间砧的  $P_n$ -PAR 响应模型不同,其中 NRH 模型对 M26/八棱海棠和 M9/八棱海棠的  $P_n$ -PAR 响应曲线模拟精度高,效果最好, MRH 对 M26 和 M9 的  $P_n$ -PAR 响应曲线模拟精度高,效果最好(表 4)。也有研究表明, NRH 模型对梭梭的效果最好而 RH 模型对柽柳拟合效果最好<sup>[41]</sup>。产生上述现象的原因可能是由于物种差异,生理特征不同,导致适宜的  $P_n$ -PAR 模型不同。由表 4 和表 5 可知, MRH 模型对各类型砧

木处理  $P_n$ -CO<sub>2</sub> 曲线模拟精度高于 RH 和 M-M 模型。

各类光合模型各有优缺点,应对比选择最佳模型估算光合参数。对于夏玉米,研究人员发现基于其  $P_n$ -PAR 曲线, RH 与 NRH 模型会高估叶片 AQY 和  $P_{nmax}$ <sup>[18]</sup>。本试验中, RH 模型估计得到的叶片 AQY 的 RE 大于 0.73,  $P_{nmax}$  的 RE 大于 0.31。由表 4 可知, RH、EE、NRH 模型无法直接估算 LSP, 主要由于 RH、EE、NRH 模型均是没有极值的渐近线,  $P_n$ -PAR 响应曲线主要光合参数必须借助其他方法进行估算,但是这样得到的 LSP 远低于实际测量值<sup>[42]</sup>。MRH 模型为 RH 模型的修正模型,可估计  $P_n$ -PAR 响应曲线各主要光合参数,且最接近实测值<sup>[43]</sup>。本试验中,适宜估计不同砧木处理光合参数的模型不同。M26/八棱海棠和 M9/八棱海棠、M26 的 AQY、LCP、 $R_d$  估计优先选择 NRH 模型,  $P_{nmax}$  求解优先选择 MRH。M9 的 AQY、 $P_{nmax}$  求解优先选择 EE 模型, LCP、 $R_d$  求解优先选择 MRH 模型(表 3)。前人研究发现 RH 模型和 M-M 模型本质上是相同的,因而二者  $P_n$  模拟值完全一致<sup>[37]</sup>,本试验中通过对比 2 个模型的模拟精度发现,二者模拟精度完全一致(表 5)。M-M 模型本身无  $\eta$  这个参数,所以无法估计  $\eta$ , MRH 模型、RH 模型估计的  $\eta$  和  $R_p$  的 RE 较大。但 MRH 模型可克服 RH 模型未考虑曲线凸度缺陷及无法拟合 CO<sub>2</sub>



饱和现象和  $P_n$  下降的缺点,能够反映出光合作用的  $\text{CO}_2$  饱和现象,并得出 CSP,且与实测值较接近。从这点看,MRH 模拟对各砧木  $P_n$ - $\text{CO}_2$  曲线主要光合参数的模拟优于其他 2 种模型。M26/八棱海棠和 M9/八棱海棠、M26 的  $P_{n\max}$ 、CCP、CSP 求解优先选择 NRH 模型。M9 的  $P_{n\max}$ 、CCP 求解优先选择 NRH 模型,而 CSP 求解优先选择 M-M 模型(表 6)。

### 3.2 基于 $P_n$ -PAR 和 $P_n$ - $\text{CO}_2$ 响应曲线的不同矮化砧及对应中间砧苹果叶片光合特性比较

在低光强范围内( $< 600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ),M26/八棱海棠和 M26 的  $P_n$  高于 M9/八棱海棠和 M9(图 1),表明弱光条件下,前者的光合效率要强于后者,适应弱光的能力强。当 PAR 增强到一定程度后,由于光抑制现象,M9/八棱海棠和 M26 的  $P_n$  停止增长,出现明显的下降,而 M26/八棱海棠和 M9 未出现光饱和或者光抑制现象。

$P_n$ -PAR 响应曲线主要光合参数能较好地反映逆境条件下植物的光合潜能、光能利用率及光抑制水平高低等特性<sup>[44]</sup>。由表 4 知,M26/八棱海棠和 M26 具有较低的 AQY、LCP 和 LSP,对强光和弱光的适应性均比 M9/八棱海棠和 M9 强,能利用较弱的太阳辐射进行光合作用且又能适应阳光较充足的环境,同时  $P_{n\max}$  较高而  $R_d$  较低,可减少碳损耗,这是其对不同光环境做出的适应性反应和采取的生理适应机制<sup>[45]</sup>。

各处理苹果叶片  $P_n$ - $\text{CO}_2$  曲线气体交换参数总体变化趋势基本一致(图 2),但不同处理气体交换参数变幅存在一定的差异。其中,M26 为  $0 \sim 600 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$  时  $G_s$  和  $C_i$ ,  $T_r$  呈现相反的变化趋势,说明 M26 在此阶段  $C_i$  和  $T_r$  受到  $G_s$  的影响,但并未对整体  $C_i$ 、 $T_r$  变化趋势造成决定性影响。

$P_n$ - $\text{CO}_2$  响应曲线主要光合参数是反映叶中 Rubisco 含量及活性和  $\text{CO}_2$  利用效率的重要指标<sup>[46]</sup>。本试验中,M26/八棱海棠和 M26 的  $R_p$ 、 $P_{n\max}$ 、CCP 和 CSP 均低于 M9/八棱海棠和 M9,而  $\eta$  较高(表 8),表明 M26/八棱海棠和 M26 叶片对低  $\text{CO}_2$  浓度环境的适应性更好,增大 CCP 和 CSP 范围,提高  $\text{CO}_2$  利用率<sup>[47]</sup>。

## 4 结论

综上所述,基于叶片尺度光合模型对不同矮化砧及对应中间砧苹果叶片光合能力进行评价

时,可优先考虑使用非直角双曲线模型和直角双曲线修正模型。使用 M26 作为基础和中间砧时,有效提高‘长富 2 号’的耐弱光能力和低  $\text{CO}_2$  浓度利用效率,光合生产潜力大。但不同砧木亦会影响冠层结构,笔者将进一步耦合叶片尺度光合模型和冠层结构及光截获模型,在冠层尺度深入研究矮化砧木对苹果冠层结构和功能的影响。

### 参考文献 Reference:

- [1] LOPEZ G,BOINI A,MANFRINI L,et al. Effect of shading and water stress on light interception,physiology and yield of apple trees[J]. *Agricultural Water Management*,2018,210:140-148.
  - [2] MAGALIE P P,J R MY L,GERHARD B S. Modelling temporal variation of parameters used in two photosynthesis models;influence of fruit load and girdling on leaf photosynthesis in fruit-bearing branches of apple[J]. *Annals of Botany*,2018,121(5):821-832.
  - [3] GREER D H. Seasonal changes in the photosynthetic response to  $\text{CO}_2$  and temperature in apple(*Malus domestica* cv. ‘Red Gala’) leaves during a growing season with a high temperature event[J]. *Functional Plant Biology*,2015,42(3):309-324.
  - [4] LINDSAY A,GREEN L A,CHRISTOPHER D,et al. Effects of temperature,light level,and photoperiod on the physiology of *Porphyra umbilicalis* Kützinger from the Northwest Atlantic,a candidate for aquaculture[J]. *Journal of Applied Phycology*,2016,28(3):1815-1826.
  - [5] HOOIJDONK B V,WOOLLEY D,WARRINGTON I,et al. Rootstocks modify scion architecture, endogenous hormones,and root growth of newly grafted ‘Royal Gala’ apple trees[J]. *American Society for Horticultural Science*,2011,136(2):93-102.
  - [6] FOSTER T M,MCATEE P A,WAITE C N,et al. Apple dwarfing rootstocks exhibit an imbalance in carbohydrate allocation and reduced cell growth and metabolism[J]. *Horticulture Research*,2017,4:17009.
  - [7] ATKINSON C J,ELSE M A,TAYLOR L,et al. Root and stem hydraulic conductivity as determinants of growth potential in grafted trees of apple (*Malus pumila* Mill.)[J]. *Journal of Experimental Botany*,2003,54(385):1221-1229.
  - [8] FALLAHI E,CHUN I K,GERRY H,et al. Effects of three rootstock on photosynthesis, leaf mineral, nutrition, and vegetative growth of ‘BC-2FUJI’ apple tree[J]. *Journal of Plant Nutrition*,2001,24(6):827-834.
  - [9] 李洪娜,葛顺峰,门永阁,等. 苹果树矮化中间砧 SH6 对幼树氮素吸收、分配和贮藏的影响[J]. *园艺学报*,2014,41(5):851-858.
- LI H N,GE SH F,MEN Y G,et al. Effects of SH6 dwarfing interstock on N absorption, distribution and storage

- characteristic in apple sapling [J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2014, 41(5): 851-858.
- [10] 杜学梅, 杨廷桢, 高敬东, 等. 苹果砧木对嫁接品种影响的研究进展[J]. 西北农业学报, 2020, 29(4): 487-495.  
DU X M, YANG T ZH, GAO J D, *et al.* Advances of effect of apple rootstocks on grafted varieties [J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2020, 29(4): 487-495.
- [11] KVIKLYS D, LANAUSKAS J, USELIS N, *et al.* Rootstock vigour and leaf colour affect apple tree nutrition[J]. *Zemdirbyste-Agriculture*, 2017, 104(2): 185-190.
- [12] SORTIROPOULOS T E. Performance of the apple (*Malus domestica* Borkh.) cultivar Imperial Double Red Delicious grafted on five rootstocks[J]. *Horticultural Science*, 2008, 45: 7-11.
- [13] TUSTIN D S, CASHMORE W M, BENSLEY R B. Pomological and physiological characteristics of slender pyramid central leader apple (*Malus domestica*) planting systems grown on intermediate vigour, semi-dwarfing, and dwarfing rootstocks[J]. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 2001, 29(3): 195-208.
- [14] 陈 汝, 薛晓敏, 刘安全, 等. 不同 M 系矮化中间砧对‘烟富 3’ 树体生长光合特性以及产量和品质的影响[J]. 河北农业科学, 2020, 24(5): 46-50.  
CHEN R, XUE X M, LIU Q Q, *et al.* Different M series of dwarfing interstocks on growth, photosynthesis, yield and quality of ‘Yanfu 3’ apple. [J]. *Journal of Hebei Agricultural Sciences*, 2020, 24(5): 46-50.
- [15] HAYAT F. Rootstock induced vigour is associated with physiological, biochemical and molecular changes in ‘Red Fuji’ Apple[J]. *International Journal of Agriculture and Biology*, 2020, 24(1): 1823-1834.
- [16] 张建光, 刘玉芳, 施瑞德. 不同砧木上苹果品种光合特性比较研究[J]. 河北农业大学学报, 2004, 27(5): 31-33, 40.  
ZHANG J G, LIU Y F, SHI R D. Comparative study on photosynthetic performance of several apple cultivars on different rootstocks [J]. *Journal of Agricultural University of Hebei*, 2004, 27(5): 31-33, 40.
- [17] 杨伟伟, 陈锡龙, 刘航空, 等. 矮化中间砧短枝‘富士’苹果高纺锤树形冠层结构与光能截获的三维模拟[J]. 中国农业科学, 2014, 47(23): 4680-4694.  
YANG W W, CHEN X L, LIU H G, *et al.* Three-dimensional simulation of canopy structure and light interception for tall spindle shape of spur ‘Fuji’ apple with dwarf interstock [J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2014, 47(23): 4680-4694.
- [18] 李 力, 张祥星, 郑 睿, 等. 夏玉米光合特性及光响应曲线拟合[J]. 植物生态学报, 2016, 40(12): 1310-1318.  
LI L, ZHANG X X, ZHENG R, *et al.* Photosynthetic characteristics and light response curve fitting of summer maize[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, 40(12): 1310-1318.
- [19] 张力文, 钟国成, 张 利, 等. 3 种鼠尾草属植物光合作用—光响应特性研究[J]. 草业学报, 2012, 21(2): 70-76.  
ZHANG L W, ZHONG G CH, ZHANG L, *et al.* Photosynthesis and light response characteristics of three *Salvia* species[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2012, 21(2): 70-76.
- [20] 王荣荣, 夏江宝, 杨吉华, 等. 贝壳砂生境干旱胁迫下杠柳叶片光合光响应模型比较[J]. 植物生态学报, 2013, 37(2): 111-121.  
WANG R R, XIA J B, YANG J H, *et al.* Comparison of light response models of photosynthesis in leaves of *Periploca sepium* under drought stress in sand habitat formed from seashells [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, 37(2): 111-121.
- [21] 邓云鹏, 雷静品, 潘 磊, 等. 不同种源栓皮栎光响应曲线的模型拟合及参数比较[J]. 生态学杂志, 2016, 35(2): 387-340.  
DENG Y P, LEI J P, PAN L, *et al.* Model fitting and parameter comparison of light response curves of quercus variabilis from different provenances[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35(2): 387-340.
- [22] 叶子飘, 高 峻. 光响应和 CO<sub>2</sub> 响应新模型在丹参中的应用[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版), 2009, 37(1): 129-134.  
YE Z P, GAO J. Application of a new model of light-response and CO<sub>2</sub> response of photosynthesis in *Salvia miltiorrhiza* [J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2009, 37(1): 129-134.
- [23] 李思嘉, 陈志德, 王晓婧, 等. 花生不同光合—CO<sub>2</sub> 响应曲线拟合模型的比较[J]. 中国农学通报, 2020, 36(12): 33-38.  
LI S J, CHEN ZH D, WANG X J, *et al.* Different fitting models of photosynthesis—CO<sub>2</sub> response curves of peanut; comparison[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2020, 36(12): 33-38.
- [24] 赖帅彬, 潘新雅, 简春霞, 等. 转苜蓿 *MsOr* 基因烟草光合—光响应和光合—CO<sub>2</sub> 响应曲线特征研究[J]. 草地学报, 2020, 28(1): 20-30.  
LAI SH B, PAN X Y, JIAN CH X, *et al.* Characteristics of photosynthetic—light response and photosynthetic—CO<sub>2</sub> response curve in transgenic alfalfa *MsOr* gene tobacco [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2020, 28(1): 20-30.
- [25] BURGESS ALEXANDRA J, RENATA R, TIARA H, *et al.* Exploring relationships between canopy architecture, light distribution, and photosynthesis in contrasting rice genotypes using 3D canopy reconstruction[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 734.
- [26] SONG Q F, ZHANG G L, ZHU X G. Optimal crop canopy architecture to maximise canopy photosynthetic CO<sub>2</sub> uptake under elevated CO<sub>2</sub> — a theoretical study using a mechanistic model of canopy photosynthesis[J]. *Functional Plant Biology*, 2013, 40(2): 108-124.
- [27] IDE R, NAKAJI T, OGUUMA H. Assessment of canopy

- photosynthetic capacity and estimation of GPP by using spectral vegetation indices and the light-response function in a larch forest[J]. *Agricultural & Forest Meteorology*, 2010, 150(3):389-398.
- [28] MASSONNET C, REGNARD J L, LAURI P E, *et al.* Contributions of foliage distribution and leaf functions to light interception, transpiration and photosynthetic capacities in two apple cultivars at branch and tree scales[J]. *Tree physiology*, 2008, 28(5):665-678.
- [29] BALY E C. The kinetics of photosynthesis[J]. *Proceedings of the Royal Society (Series B), Biological Sciences*, 1935, 117:218-239.
- [30] THORNLEY J H M. Mathematical models in plant physiology[M]. *Academic Press*, 1976:86-110.
- [31] YE Z P, YU Q. A coupled model of stomatal conductance and photosynthesis for winter wheat[J]. *Photosynthetica*, 2008, 46(4):637-640.
- [32] BASSMAN J, ZWIER J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus deltoids* and *Populus trithocarpa* × *P. deltoids* clone [J]. *Tree Physiology*, 1991, 8(2):145-159.
- [33] HARLEY P C, THOMAS R B, REYNOLDS J F, *et al.* Modeling photosynthesis of cotton grown in elevated CO<sub>2</sub> [J]. *Plant Cell and Environment*, 1992, 15:271-282.
- [34] R Development Core Team. R: a language and environment for statistical computing[C/P]. ProQuast, 2011.
- [35] 钱一凡, 廖咏梅, 权秋梅, 等. 4 种光响应曲线模型对 3 种十大功劳属植物的实用性[J]. *植物研究*, 2014, 34(5):716-720.
- QIAN Y F, LIAO Y M, QUAN Q M, *et al.* Practicability of four models of light-response curves of photosynthesis to three *Mahonia species* [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2014, 34(5):716-720.
- [36] CHAMPAGNE C M, KARL STAENZ K, BANNARI A, *et al.* Validation of a hyperspectral curve-fitting model for the estimation of plant water content of agricultural canopies[J]. *Remote Sensing of Environment*, 2003, 87(2):148-160.
- [37] 丁林凯, 阚飞, 李玲, 等. 陇中半干旱区玉米对光和 CO<sub>2</sub> 浓度的响应模型[J]. *江苏农业科学*, 2019, 47(8):86-91.
- DING L K, KAN F, LI L, *et al.* Photosynthetic responses models of maize to light intensity and CO<sub>2</sub> concentration in semi-arid area of central Gansu [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2019, 47(8):86-91.
- [38] 李熙萌, 卢之遥, 马帅, 等. 沙生植物差巴嘎蒿光合特性及其模拟研究[J]. *草业学报*, 2011, 20(6):293-298.
- LI X M, LU ZH Y, MA SH, *et al.* A study on photosynthetic characteristic and simulation of the psammophyte *Artemisia halodendron* [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2011, 20(6):293-298.
- [39] 李红生, 刘广全, 陈存根, 等. 黄土丘陵沟壑区沙棘光合特性及气孔导度的数值模拟[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2009, 37(4):108-114.
- LI H SH, LIU G Q, CHEN C G, *et al.* Characteristics and quantitative simulation of photosynthetic rate and stomatal conductance on *Hippophae rhamnoides* L. in loess hilly region [J]. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2009, 37(4):108-114
- [40] 席晓雪. 大青山针阔叶树种光合特征及其数字模拟[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2012.
- XI X X. The Photosynthetic characteristics and simulation of coniferous and broad-leaved trees in daqing mountain [D]. Huhhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2012.
- [41] 李玉洁, 赵娜, 曹月娥, 等. 干旱区典型植物梭梭与怪柳的光响应曲线模型拟合[J]. *江苏农业科学*, 2019, 47(22):179-182.
- LI Y J, ZHAO N, CAO Y E, *et al.* Simulation of light response curve model of typical plants *Haloxylon ammodendron* and *Tamarix chinensis* in arid area [J]. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2019, 47(22):179-182.
- [42] 叶子飘, 于强. 植物气孔导度的机理模型[J]. *植物生态学报*, 2009, 33(4):772-782.
- YE Z P, YU Q. Mechanism model of stomatal conductance [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(4):772-782.
- [43] 叶子飘, 胡文海, 闫小红, 等. 基于光响应机理模型的不同植物光合特性[J]. *生态学杂志*, 2016, 35(9):2544-2552.
- YE Z P, HU W H, YAN X H, *et al.* Photosynthetic characteristics of different plants based on a mechanistic model of light-response of photosynthesis[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35(9):2544-2552.
- [44] BRODRIBB T, HILL R S. Light response characteristics of a morphologically diverse group of southern hemisphere conifers as measured by chlorophyll fluorescence[J]. *Oecologia*, 1997, 110(1):10-17.
- [45] FARAZDAGHI H. The single-process biochemical reaction of Rubisco: a unified theory and model with the effects of irradiance, CO<sub>2</sub> and rate-limiting step on the kinetics of C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> photosynthesis from gas exchange[J]. *BioSystem*, 2011, 103(2):265-284.
- [46] WÜNSCHE J N, PALNER J W, GREER D H. Effects of crop load on fruiting and gas-exchange characteristics of 'Braeburn'/M. 26 apple trees at full canopy[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2000, 1(125):93-99.
- [47] 王红平, 刘兴禄, 董铁, 等. 不同矮化中间砧对‘长富 2 号’苹果叶片光合生理特性的影响[J]. *西北农业学报*, 2020, 29(5):700-708.
- WANG H P, LIU X L, DONG T, *et al.* Effects of different dwarfing interstocks on photosynthetic physiological characteristics of ‘Nagano Fuji No. 2’ apple leaves [J]. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 2020, 29(5):700-708.

## Model Simulation and Evaluation of Photosynthetic Responses of Apple Leaves of Dwarf Rootstocks and Corresponding Interstocks to Light and CO<sub>2</sub>

TANG Yuwei<sup>1</sup>, WU Tong<sup>2</sup>, LU Xiang<sup>1</sup>, WANG Kai<sup>1</sup>, TONG Lu<sup>2</sup>, WU Pei<sup>1</sup>,  
ZHANG Dong<sup>2</sup>, FENG Jianrong<sup>1</sup> and YANG Weiwei<sup>1</sup>

(1. College of Agriculture, Shihezi University, The Key Laboratory of Special Fruits and Vegetables Cultivation Physiology and Germplasm Resources Utilization in Xinjiang Production and Construction Corps, Shihezi Xinjiang 832000, China; 2. College of Horticulture, Northwest A&F University, Yangling Branch of National Apple Improvement Center, Yangling Shaanxi 712100, China)

**Abstract** The aim of this study is to clarify the role of dwarf rootstock in regulating the photosynthetic response of apple leaves to light intensity and CO<sub>2</sub> and to construct suitable photosynthetic models. The cultivar ‘Naga Fu 2’ and four rootstock-scion combinations (M9, M26, M9/Baleng, and M26/Baleng) of 8-year-old trees were used in the study. The results showed that all the models constructed in this study had qualified accuracy in simulating the response of photosynthesis to light ( $P_n$ -PAR) and carbon dioxide ( $P_n$ -CO<sub>2</sub>). The determination coefficients ( $R^2$ ) of all the models were higher than 0.99. The non-rectangular hyperbolic (NRH) model had a greater  $R^2$  and smaller mean square error (RMSE) and mean absolute error (MAE) than the other models in simulating  $P_n$ -PAR response of M9/Baleng and M26/Baleng apple leaves. The modified rectangular hyperbolic (MRH) model had a greater  $R^2$  and smaller RMSE and MAE than other models in simulating  $P_n$ -PAR response of M9 and M26 leaves. The MRH model had highest accuracy in simulating  $P_n$ -CO<sub>2</sub> under the all treatment compared with other models. The relative error of the predicted values of photosynthetic parameters was smaller than that of measured values based on MRH model, and the MRH model produced the most reasonable information of photosynthetic parameters, followed by the NRH model. The initial quantum efficiency, maximum net photosynthetic rate, light saturation point, carboxylation efficiency, and light respiration rate in M26 and M26/Baleng apple leaves were higher and the light compensation point, CO<sub>2</sub> compensation point, and dark respiration rate were lower than those in M9 and M9/Baleng apple leaves, indicating that M26 had higher light and CO<sub>2</sub> utilization efficiency, strong resistance to low light intensity and lower respiration consumption in M9 apple leaves. In conclusion, the results showed that NRH and MRH are appropriate candidate models for evaluating photosynthetic capacities of apple leaves of different rootstocks and interstocks. Leaf photosynthetic capacities of M26 are better than those of M9.

**Key words** *Malus domestica*; Dwarfing rootstock; Light response curve; CO<sub>2</sub> response curve; Photosynthetic physiology; Modeling

**Received** 2021-02-07

**Returned** 2021-04-10

**Foundation item** The National Natural Science Foundation of China (No. 31860527); National Key Research and Development Program of China (No. 2018YFD1000200).

**First author** TANG Yuwei, female, master student. Research area: fruit tree cultivation and physiology. E-mail: 980636418@qq.com

**Corresponding author** FENG Jianrong, female, professor, doctoral supervisor. Research area: fruit tree cultivation and physiology functional components. E-mail: fengjr102@126.com

YANG Weiwei, male, lecture, master supervisor. Research area: horticultural plant modeling. E-mail: yww2567@126.com

(责任编辑:顾玉兰 Responsible editor: GU Yulan)