

用光合-蒸散耦合模型模拟冬小麦 CO₂ 通量的日变化

王 靖^{1,2}, 于 强¹, 李湘阁³, 孙晓敏¹, 朱治林¹

(1. 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; 2. 中国科学院大气物理研究所大气科学和地球流体力学数值模拟
国家重点实验室, 北京 100029; 3. 南京气象学院应用气象系, 南京 210044)

摘要:根据 SPAC 理论建立了一个冬小麦光合和蒸散的耦合模型。冬小麦 CO₂ 通量包括冠层光合、呼吸和土壤呼吸。冠层光合采用了 Farquhar 光合作用生化模型, 并通过冠层阻力的参数化将光合作用与蒸腾作用耦合起来。用涡度相关方法观测了 CO₂ 通量, 对模型进行了验证, 结果显示模型可以较好地模拟 CO₂ 通量日变化过程。对模型的敏感性分析发现日间 CO₂ 通量最敏感的参数是初始量子效率。其次, CO₂ 通量对光响应曲线凸度、CO₂ 补偿点、凋萎点和叶面积指数的变化也有着较强的敏感性; 夜间 CO₂ 通量敏感的参数是最适温度下 Rubisco 催化能力和暗呼吸参数。

关键词:光合-蒸散耦合模型; CO₂ 通量; 日变化

Modeling diurnal variations of CO₂ flux over winter wheat with a coupled model of photosynthesis and evapotranspiration

WANG Jing^{1,2}, YU Qiang¹, LI Xiang-Ge³, SUN Xiao-Min¹, ZHU Zhi-Lin¹ (1. *Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, CAS, Beijing 100101, China*; 2. *State Key Laboratory of Numerical Modeling for Atmospheric Sciences and Geophysical Fluid Dynamics, Institute of Atmospheric Physics, CAS, Beijing, 100029* 3. *Department of Applied Meteorology, Nanjing Institute of Meteorology, Nanjing 210044, China*). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(12): 2782~2788.

Abstract: A coupled photosynthesis-evapotranspiration model over winter wheat was developed according to the theory based on SPAC. The model consists of three submodels, i. e., a canopy evapotranspiration model, a canopy photosynthesis model and a model of water and heat transfer in soil. The canopy evapotranspiration model comprises a solar radiation transfer sub-model, a heat radiation sub-model, an energy balance sub-model and a canopy resistance sub-model. The canopy photosynthesis model comprises a leaf photosynthesis sub-model, a stomatal conductance sub-model and a leaf water potential sub-model. The water and heat transfer model in soil comprises a water movement in soil sub-model, a water absorption sub-model for root and a heat diffusion equation sub-model. The three models were coupled by calling the canopy photosynthesis model to calculate canopy resistance in the canopy evapotranspiration model, calling the evapotranspiration model to obtain soil temperature and canopy temperature to calculate photosynthesis rate, soil respiration etc. At the same time, the canopy evapotranspiration model combined with the water and the model of heat transfer in the soil to solve energy balance equation and calculate soil resistance. Modular structure is used in the model and every model could be substituted by more advanced module. The time step of the model is one hour at most.

The biochemical model proposed by Farquhar was used to calculate canopy photosynthesis. The modeling of Photosynthesis and that of evapotranspiration are coupled in modeling by parameterization of canopy resistance.

The performance of the model was evaluated with data measured by the eddy covariance method, the results showed that the model could simulate diurnal variations of CO₂ flux very well. The sensitivity of the model to changes in values of the main

基金项目:中国科学院知识创新工程重大资助项目(KZCX1-SW-01-01A6); 大气科学和地球流体力学数值模拟国家重点实验室开放课题资助项目

收稿日期:2003-10-25; **修订日期:**2004-06-21

作者简介:王靖(1980~), 男, 内蒙古集宁人, 博士生, 主要从事农田生态系统模型研究。E-mail: jingwang@igsnr.ac.cn

Foundation item: Key Project of Knowledge Innovation Engineering of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX1-SW-01-01A6), and State Key Laboratory of Numerical Modeling for Atmospheric Sciences and Geophysical Fluid Dynamics Opening Task

Received date: 2003-10-25; **Accepted date:** 2004-06-21

Biography: WANG Jing, Ph. D. candidate, mainly engaged in agroecosystem model.

parameters was analyzed. In daytime the most sensitive parameter of CO₂ flux is found to be the initial quantum efficiency in daytime and CO₂ flux is sensitive to changes in the convexity of photosynthesis-light response curve, CO₂ compensation point, the wilting point and leaf area index. In the nighttime, parameters which photosynthesis was sensitive to were the Rubisco catalytic capacity at optimal temperature and the dark respiration parameter.

Key words: photosynthesis-evapotranspiration coupled model; CO₂ flux; diurnal variations

文章编号:1000-0933(2004)12-2782-07 中图分类号:S181 文献标识码:A

准确地估算农田生态系统 CO₂ 通量是陆地碳循环的核心问题之一。国内外对光合作用的模型进行了大量的研究,在 20 世纪 70 年代以前,一类光合作用模型是根据冠层上方相同的扩散率和不同高度的 CO₂ 浓度差来估算光合率的^[1],这种估算光合作用的方法,忽略了植物的特征;另一类模型含有详细的植物特征,但缺乏微气象参数^[2]。这两类模式都存在无法克服的缺陷。Farquhar 等提出了叶片光合作用的生化模型^[3],成为较大尺度模型的基础,这种模型基于羧化和电子传递两个光合作用的基本过程,特点是参数较少而且可以通过对气体交换的测定得到。冠层尺度的光合模型一般分为大叶模型和多层模型^[4~9]。大叶模型将冠层看作一个伸展的叶片,将叶片水平的光合模型直接扩展到冠层。其优点是公式简单,便于应用,但因缺乏完善的机理而使预报能力受到一定限制;多层模型机理意义强,但模型有大量参数,它们往往不易获得。

由于光合作用过程的复杂性,模型都各有所侧重且参数众多;另外在模型的开发和引进中,受观测方法和仪器的限制,对模型缺乏有效的验证。本文的目的是详尽考虑我国主要农业生产区农田生态系统 CO₂ 传输所涉及的各个物理和生理过程,在简化和机理的完善之间寻求恰当的平衡,建立模拟 CO₂ 通量日变化的半机理模型。用目前测定通量比较好的涡度相关方法观测数据对模型进行验证,并对模型的敏感性进行分析,确定 CO₂ 通量敏感的参数。这对评价该地区作物的光合生产力,以及农田作物 CO₂ 收支在陆地碳循环中的作用具有重要的意义。

1 模型

建立了一个农田生态系统冬小麦光合和蒸散耦合模型。模型由三大模块组成:蒸散模型、光合模型和土壤水热传输模型。蒸散模型包括辐射传输子模型、热辐射子模型、能量平衡子模型、阻力子模型。光合模型包括叶片光合子模型、气孔导度子模型、叶水势子模型。土壤水热传输模型包括水分运动子模型、根吸水子模型、热扩散方程子模型。各模块之间互相耦合,蒸散模型需要调用光合模型来计算冠层阻力,而光合模型同时又需调用蒸散模型得到冠层温度和土壤温度来计算光合率和土壤呼吸等,同时蒸散模型又必须和土壤水热传输模型相结合来解能量平衡方程和计算土壤阻力。以下对计算 CO₂ 通量的主要模型部分作一简单描述。

1.1 冠层辐射分布子模型

到达冠层上方的总辐射可分为直接可见光辐射、直接红外辐射、散射可见光辐射和散射红外辐射。由 Beer 定律可知,冠层内任一水平面的光强随着距冠层顶距离的增大而呈指数递减,即:

$$I = I_0 e^{-kL} \quad (1)$$

式中, I_0 为到达冠层顶的光强, k 为消光系数, L 为在这一水平面上的叶面积指数。

由于直接辐射和散射辐射的消光系数和反射率是不相同的,模型对不同类型辐射的消光系数和反射率分别进行计算。叶片对不同太阳高度角的直接可见光和直接红外辐射的消光系数分别为^[10]:

$$k_v(i) = 0.0353 + 0.94623 \times k_{hv} \times k_b(i) \quad (2)$$

$$k_i(i) = 0.0353 + 0.94623 \times k_{hi} \times k_b(i) \quad (3)$$

式中, i 从 1 到 9,表示太阳高度角从 0~10, ..., 81~90 度。 k_b 为叶片为黑体时对直接辐射的消光系数, k_{hv} 和 k_{hi} 分别为水平叶片对可见光和红外辐射的消光系数。

对散射辐射有:

$$\exp(-k_d L) = \sum_{i=1}^9 B_u(i) \exp(k_f(i) L) \quad (4)$$

式中, k_d 为叶片为黑体时散射辐射的消光系数, B_u 为天空散射辐射的正态分布,于是叶片对可见光散射辐射和红外散射辐射的消光系数分别为:

$$k_{dv} = -\ln \left(\sum_{i=1}^9 B_u(i) e^{k_{vi}(i)L} \right) / L \quad (5)$$

$$k_{di} = -\ln \left(\sum_{i=1}^9 B_u(i) e^{k_{ii}(i)L} \right) / L \quad (6)$$

对于长波辐射的衰减,散射系数 σ 近似为 0,所以长波辐射的衰减为:

$$\exp(-k_l L) = \sum_{i=1}^9 B_u(i) \exp(k_b(i)L) \quad (7)$$

叶片对长波辐射的消光系数为:

$$k_l = -\ln\left(\sum_{i=1}^9 B_u(i) e^{k_b(i)L}\right) / L \quad (8)$$

同样,反射率的确定也可采用类似的方法。

1.2 冠层光合模型

1.2.1 叶片光合子模型 采用修改后的 Farquhar^[3]光合作用生化模型。在生化反应的基础上,光合作用与光强的关系可以表示为一非直角双曲线方程^[11]:

$$\theta P^2 - P(\alpha I + P_{\max}) + \alpha P_{\max} = 0 \quad (9)$$

式中, I 为光强, P 为总光合速率, $P_{\max}$ 为最大光合速率, θ 为光响应曲线的凸度。公式的合理解为:

$$P = \frac{\alpha I + P_{\max} - \sqrt{(\alpha I + P_{\max})^2 - 4\theta(\alpha I P_{\max})}}{2\theta} \quad (10)$$

式中, α 为初始量子效率。模型中的参数与受环境因素影响的生化过程有关:

(1) 初始量子效率 初始量子效率受胞间 CO_2 浓度的影响比较明显,其关系可以表示为^[12]:

$$\alpha = \alpha_0 \frac{P_0 C_i - \Gamma}{P_0 C_i + 2\Gamma} \quad (11)$$

式中, α_0 为最大量子效率, P_0 为大气压, C_i 为胞间 CO_2 浓度, Γ 为 CO_2 补偿点。

(2) 最大光合速率 主要受 Rubisco 限制,与胞间 CO_2 浓度和温度有关^[6]:

$$P_{\max} = V_m \frac{P_0 C_i - \Gamma}{P_0 C_i + C} \quad (12)$$

式中, V_m 是单位叶片面积上 Rubisco 的最大催化能力, C 是 Rubisco 反应中与 CO_2 和 O_2 的 Michaelis-Menten 反应曲线有关的参数。这里假定其为常数。 V_m 依赖于叶温^[6]:

$$V_m = V_{m0} \frac{1}{1 + e^{(-a_1 + b_1 T_1)/(RT_1)}} \quad (13)$$

$$V_{m0} = V_0 Q_{10}^{(T_i - 25)} \quad (14)$$

式中, a_1, b_1 为常数, V_{m0} 为中间变量, V_0 为温度在 25°C 时的 V_{m0} , R 为理想气体常数, T_i 为叶温。

暗呼吸速率 R_d 与 V_m 成比例关系^[6]:

$$R_d = k_0 V_m \quad (15)$$

式中, k_0 为暗呼吸参数。则叶片的净光合速率为:

$$P_n = P - R_d \quad (16)$$

由于光合作用的生化模型将 C_i 作为输入的量,没有包括气孔的调节作用,因此在实际应用时它必须与气孔导度模型相结合。根据通量梯度关系^[6]:

$$C_i = C_a - P_n \frac{1.6g_{sc} + 1.4g_{bc}}{2.24g_{sc}g_{bc}} \quad (17)$$

式中, C_a 为环境 CO_2 浓度, g_{sc} 为叶片对 CO_2 的气孔导度, g_{bc} 为叶片对 CO_2 的边界层导度,由叶片特征尺度和风速决定。

冠层水平的光合模型是在叶片水平的光合模型的基础上扩展而来的,冠层净光合视为各层叶片净光合的累积:

$$P_n = \int_0^L P_n(L) dL \quad (18)$$

尽管在农田中作物从冠层顶到地面每层的环境条件和属性不同,但在模型中假设各层环境要素差异不大,而且正如叶片尺度的光合模型是从细胞尺度扩展而来的一样,从叶片向冠层的扩展也是可行的。这种处理避免了确定每层温度、湿度和 CO_2 浓度等的复杂性,使模型更加简单。

同时土壤也在进行着呼吸,土壤呼吸为土壤温度的 Arrhenus 函数:

$$R_s = R_0 Q_{10}^{(T_a - 25)/10} \quad (19)$$

式中, R_0 为土壤温度在 25°C 时的土壤呼吸, Q_{10} 为常数。

综上,冠层上方的 CO_2 通量为:

$$P_{nc} = P_n - R_s \quad (20)$$

1.2.2 气孔导度子模型 Ball 等^[4]提出了一个半经验的气孔导度模型,认为气孔导度 g_{sc} 是叶面上空气的相对湿度 h_s 、叶面 CO₂ 浓度 C_s 和净光合速率 P_n 的函数。在植物体不受水分胁迫的情况下,有:

$$g_{sc} = g_0 + aP_n h_s / C_s \quad (21)$$

式中, a 是系数。

由于气孔响应失水而收缩,失水速率与水汽压差而不是与叶面上空气相对湿度成正比,因此 Leuning^[8]用叶面水汽压差 (VPD_s) 取代叶面上空气的相对湿度,从而修正了 Ball-Berry 模型:

$$g_{sc} = g_0 + \frac{aP_n}{(C_s - \Gamma)(1 + VPD_s/VPD_0)} \quad (22)$$

式中, Γ 是 CO₂ 的补偿点, VPD_s 为气孔下腔饱和水汽压与叶面水汽压差。

于强等^[13]提出用总光合速率取代净光合速率,因为即使在光饱和点以下,气孔导度也会立即随光强的增强而增大,有:

$$g_{sc} = g_0 + \frac{aP}{C_s(1 + VPD_s/VPD_0)} \quad (23)$$

同时,气孔导度不仅与上述因子有关,而且与叶片本身水分状态有关。当叶片水分亏缺时,气孔导度也会降低。因此 Wang and Leuning^[14]引进一个叶水势 (ψ) 对气孔导度影响的系数 $f(\psi) = \frac{\psi - \psi_0}{\psi_s - \psi_0}$, 式中 ψ_0 为叶片凋萎点, ψ_s 为最大叶水势。则气孔导度为:

$$g_{sc} = g_0 + \frac{aP}{(C_s - \Gamma)(1 + VPD_s/VPD_0)} f(\psi) \quad (24)$$

若将叶片的气孔导度在冠层上积分,得冠层的气孔导度:

$$g_{sc} = \int_0^L g_s(L) dL \quad (25)$$

冠层对水汽的气孔导度为:

$$g_{sw} = 1.6g_{sc} \quad (26)$$

从而得到冠层水汽阻力:

$$r'_s = 1/g_{sw} \quad (27)$$

如果以环境因子为输入变量,此气孔导度模型不能直接求解,因为总光合速率和叶面水汽压差都是未知数,必须通过与光合作用模型和蒸散模型耦联才能求解。这也是光合模型和蒸散模型耦合的实质所在。

2 试验材料与方法

2.1 研究区域自然概况

试验于 2001 年 3 月 30 日至 4 月 24 日在北京顺义赵全营的 5 号(干)小麦地进行。试验区地处燕山南麓,华北平原北端,属潮白河冲积扇下段,北纬 40°00'~40°18',东经 116°28'~116°58',平均海拔 35m。年均降水量约 625mm,降水的 75%集中在夏季。

2.2 观测项目与方法

(1) 气象资料的观测 总辐射用日本 EKO 公司生产的辐射表观测,土壤热通量板是由中国农业大学研制的,分别放置在冬小麦垄内和垄间,取两者的平均值作为土壤热通量,采样频率为 20Hz,每 10min 进行平均并输出。

用涡度相关仪器测定 CO₂ 通量、感热通量和潜热通量。仪器架设高度为 2m,其上安装超声风速仪 (DA600, KAIJO, Japan) 和 CO₂ 水汽分析仪 (Li-7500, LI-COR, USA)。采样频率为 20Hz,每 10min 进行平均并输出。同时测定大气温度,绝对湿度,风速,CO₂ 浓度。

(2) 作物资料的观测 在试验田选取能代表作物长势的 4 个样点,测定每平方米的株数,平均后换算成群体密度 (株/666.7m²),在每个样点选取 10 株,测量其高度求出平均值,用 LI-3000 叶面积仪测定其叶面积,求出单株平均叶面积 (cm²),叶面积指数根据以下公式计算:

$$\text{叶面积指数} = \frac{\text{单株平均叶面积} \times \text{群体密度}}{666.7 \times 10^4}$$

每 5d 观测 1 次,同时测定叶片含水量。

(3) 土壤资料的观测 土壤含水量用土钻法测定,每 10cm 为 1 个层次,读数为该土层的平均含水量,测至 30cm 深。每 5d 观测 1 次。

3 结果与分析

3.1 CO₂ 通量的典型日变化

图 1 为晴天条件下 CO₂ 通量的(每 10min 平均值)典型日变化。规定冬小麦同化 CO₂ 为负值,呼吸放出 CO₂ 为正值。晚上太阳辐射为 0,冠层光合应为 0,CO₂ 通量为冬小麦呼吸放出的 CO₂ 和土壤呼吸放出的 CO₂ 之和,其值为很小的正值。日出后随太阳辐射和温度的增强和升高,冬小麦光合增强,此时呼吸作用放出的 CO₂ 远不及光合作用同化的 CO₂,CO₂ 通量为负值。一天中 CO₂ 通量在 11:00 到 13:00 达到最大值,这是因为太阳辐射强、温度合适所致。

3.2 模拟值与观测值的对比分析

模型中时间步长为 10min,虽然这会使得观测值的波动性加大,但这更接近于实际情况,有助于深入认识 CO₂ 通量的日变化和其影响因素。

从 CO₂ 通量模拟值与观测值的对比中可以看出(图 2),模型模拟值的趋势与观测结果相当一致。模拟值和观测值在日间吻合得相当好,只是在晚上和日出日落前后有一定的偏差。这主要有以下两个原因:一是日出日落前后太阳辐射和作物光合作用都很弱,晚上降为 0,CO₂ 通量主要为冬小麦暗呼吸和土壤呼吸之和。而模型中将暗呼吸和土壤呼吸分别视为只依赖于气温和土壤温度的函数,有些过于简单,与田间实际情况存在一定的偏差。实际上土壤呼吸还受土壤水分、养分和微生物的影响^[15],所以观测值和模拟值的相对误差比较大;而在日间冠层光合相对于暗呼吸和土壤呼吸是大项,模型对冠层光合作用的处理比较接近于大田实际情况,所以观测值和模拟值比较吻合。

二是仪器的测量误差。涡度相关仪器最适合于白天对流比较强的条件下,晚上由于湍流混合弱,在地表附近的 CO₂ 向外扩散慢,在地表形成一薄层 CO₂ 堆积层,导致仪器的观测数据产生一定的误差^[16]。

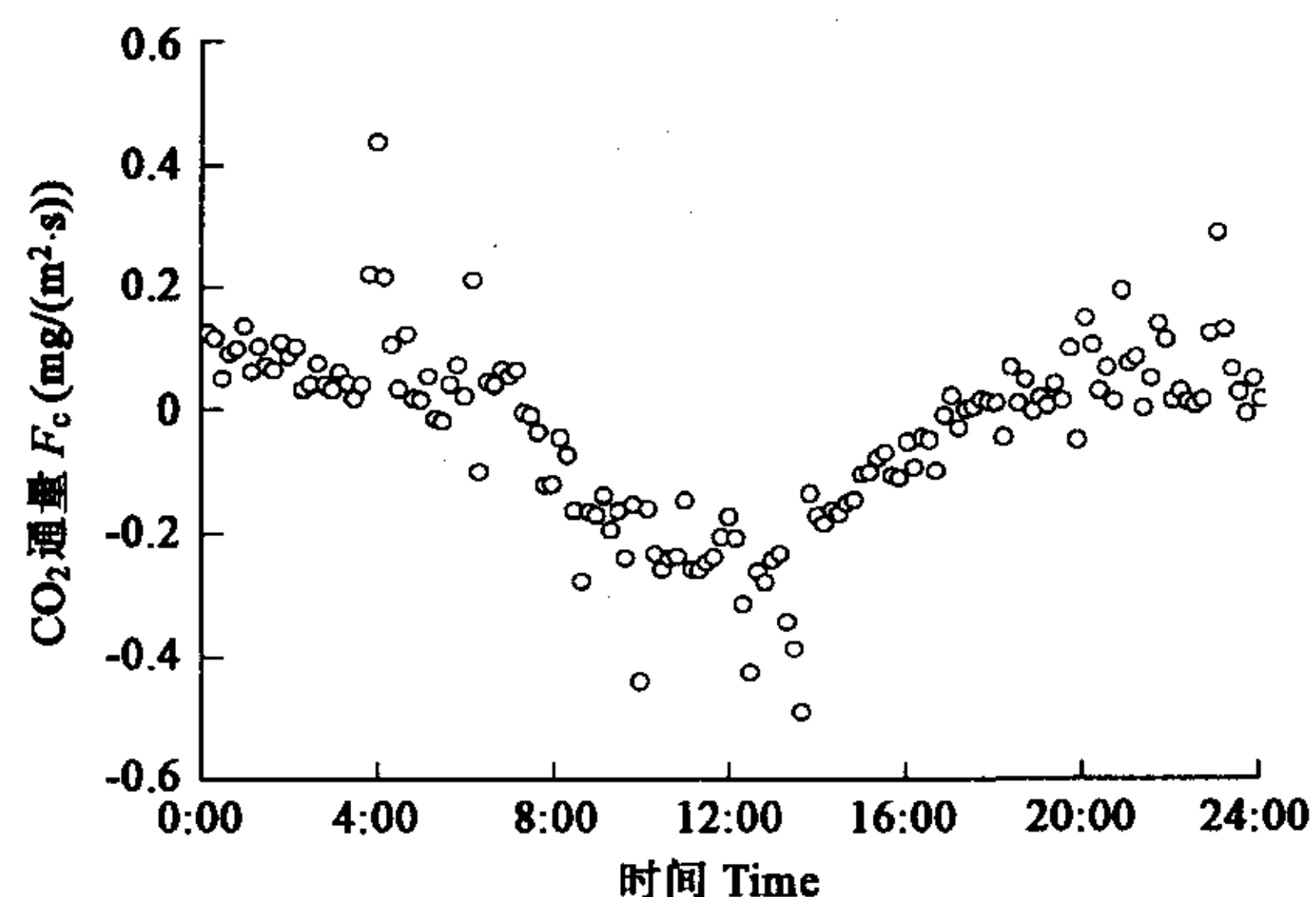


图 1 晴天条件下 CO₂ 通量的典型日变化(2001-04-8)

Fig. 1 Diurnal variations of CO₂ flux on representative fine day on Apr. 8, 2001

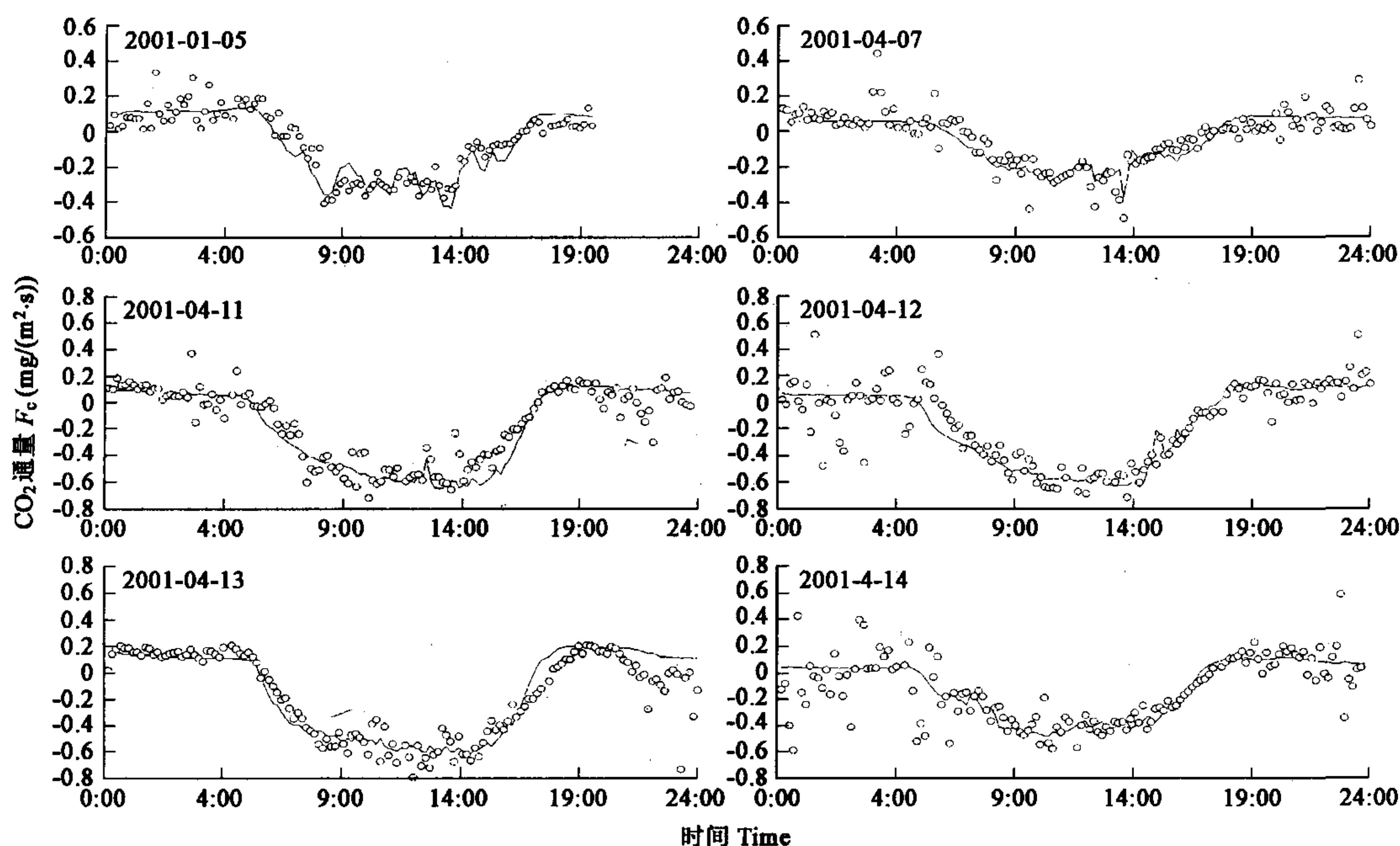


图 2 CO₂ 通量模拟值(—)与观测值(○)的比较

Fig. 2 Comparison between the simulated values (—) and the observed values (○) of CO₂ flux

日间(7:00~17:00)CO₂ 通量观测值和模拟值则相当一致,对观测值和模拟值进行回归分析,可得回归方程(见图 3):

$$y = 0.998x \quad (R^2 = 0.76^{**}, n = 357)$$

式中, x 为观测值, y 为模拟值。模型模拟效果较好。

4 模型参数的敏感性分析

对模型进行敏感性分析,其目的是了解模型对主要参数和变量反应的灵敏度,检验模型的结构和模拟的过程是否合理。本

模型中使用的参数和变量很多,若对每一参数和变量都进行敏感性分析是很复杂的,实际上也没有必要。因此,综合考虑模型的结构和模拟的过程,选取 12 个主要的参数和变量进行分析,参数变动值为标准值的±10%。在其它参数不变的条件下,改变其中一个参数,分析 CO₂ 通量的变化程度。

表 1 为 CO₂ 通量对参数敏感性的分析结果,由于夜间冬小麦不进行光合作用,通过土壤呼吸和暗呼吸放出 CO₂,成为 CO₂ 的源;日间光合作用大于呼吸作用,冬小麦同化 CO₂,成为 CO₂ 的汇。因此分别考虑日间和夜间 CO₂ 通量对参数的敏感性。日间,从表 1 中可以看出,CO₂ 通量最敏感的参数是初始量子效率。它表征作物光合强度的一种能力。理论上最大量子效率在 0.08~0.125 之间,而在自然条件下初始量子效率的值远小于理论上限值。对于长势良好的作物,它一般在 0.04~0.07 之间^[17]。初始量子效率的增高或降低直接导致光合效率增高或降低。其

次,光响应曲线凸度、CO₂ 补偿点、凋萎点和叶面积指数的敏感性也较强。光响应曲线凸度是表示光-光合作用曲线形状的参数,光合曲线凸度为 0 时,光响应曲线为直角双曲线;光响应曲线凸度为 1 时,光响应曲线为 Blackman 曲线^[18]。光响应曲线凸度增加,光响应曲线达到最大值加快,净光合通量增加。而光响应曲线凸度减小,光响应曲线达到最大值渐近线的时间变长,净光合通量减少。CO₂ 补偿点是光合和呼吸相等时的外界 CO₂ 浓度,CO₂ 补偿点提高,用于作物光合作用的 CO₂ 浓度范围缩小,作物净光合减少。对于冬小麦,CO₂ 补偿点一般为 50μmol/(mol·m³)左右^[19]。凋萎点的增减决定了作物气孔开闭的程度,从而制约了光合作用。凋萎点减小,作物水分的有效性增加,作物的气孔开度增大,光合作用增强;而凋萎点增大,作物水分的有效性降低,作物的气孔开度减小,光合作用减弱。叶面积指数与光合作用密切相关,叶面积指数增加,单位面积上的叶片增加,单位时间的净光合增加,反之,净光合减少。其他参数的敏感性相对较弱,变化量不超过 5%。

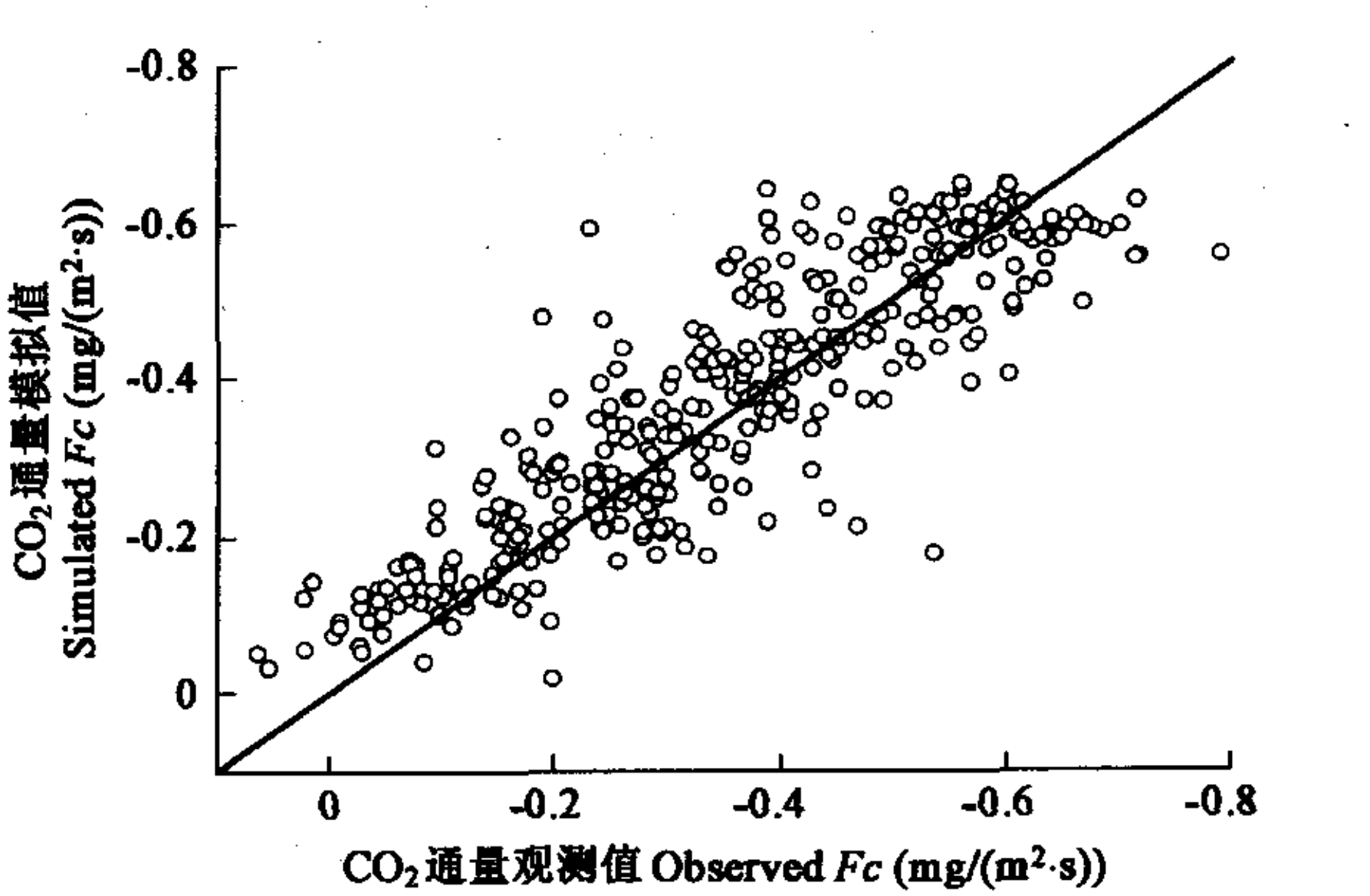


图 3 日间(7:00~17:00)CO₂ 通量模拟值与观测值相关分析
Fig. 3 The correlation analysis of the simulated values and the observed values of CO₂ flux in the daytime

表 1 CO₂ 通量对参数的敏感性

Table 1 The sensitivity of CO₂ flux to changes in parameters

参数 Parameters	变幅 Variable rate	CO ₂ 通量变化率(%)Variable rate of CO ₂ flux	
		日间 Day time	夜间 Night time
初始量子效率 Initial quantum efficiency	+10%	14.10	-0.79
	-10%	-14.67	0.84
光响应曲线凸度 Convexity	+10%	8.87	0.00
	-10%	-6.31	0.00
最适温度下 Rubisco 催化能力 The maximum catalytic capacity of Rubisco	+10%	-4.52	10.65
	-10%	3.94	-10.68
CO ₂ 补偿点 CO ₂ compensation point	+10%	-6.76	0.18
	-10%	7.42	-0.54
气孔导度参数 Parameter of stomatal conductance	+10%	3.36	0.00
	-10%	-4.47	-0.16
最大叶水势 The maximum leaf potential	+10%	0.60	-0.18
	-10%	-0.35	-0.18
凋萎点 The wilting point	+10%	6.50	-0.33
	-10%	-6.06	0.00
参考温度下土壤呼吸 Soil respiration at referenced temperature	+10%	-0.10	0.28
	-10%	0.12	-0.18
暗呼吸参数 Parameter of dark respiration	+10%	-4.92	8.90
	-10%	4.97	-8.84
叶面积指数 Leaf area index	+10%	8.67	-0.40
	-10%	-9.61	0.46
叶对红外辐射反射率 Albedo of leaf to infrared radiation	+10%	0.12	-0.18
	-10%	0.12	-0.17
叶对可见光反射率 Albedo of leaf to visible radaion	+10%	-2.27	0.00
	-10%	2.28	-0.33

夜间 CO₂ 通量敏感性较强的参数有最大 Rubisco 催化能力和暗呼吸参数。最适温度下的 Rubisco 催化能力的增加,则最大 Rubisco 催化能力增加,直接导致暗呼吸增强;暗呼吸参数增大,作物暗呼吸增强,作物向大气输送的 CO₂ 通量增加。

5 结论与讨论

(1) 光合作用是一个涉及大气、作物和土壤的生理生态过程,必须全面考虑作物-大气、土壤-大气和作物-土壤界面的相互

联系和相互作用过程,研制综合考虑大气-作物-土壤系统的模型。由于光合作用与蒸腾作用是发生在同一生理器官下的过程,模型将冬小麦光合与蒸腾耦合起来考虑,提高了模型的机理性和模拟精度,可用来深入研究光合作用与环境因子的作用过程。

(2) 从模型对参数的敏感性分析中可以看出,CO₂ 通量对初始量子效率、光响应曲线凸度、CO₂ 补偿点、最适温度下 Rubisco 催化能力、暗呼吸参数、凋萎点和叶面积指数的敏感性较强。因此准确的确定这些参数是提高模型精度的一个关键因素。

(3) 模型中计算冠层光合时,冠层内的气象因子除光强和风速为由冠层顶往下随叶面积指数衰减外,温度和湿度等视为上下一致,这势必会造成一定的误差,实际上,由于叶片的重叠和遮荫,冠层内各层温度存在一定的差异;当土壤湿度较大时,冠层内各层的空气湿度也相差很大。这种情况在叶面积指数很大时尤为明显。因此,机理意义强而且便于应用的多层模型是未来光合模型发展的一个基本方向。

(4) 模型模拟的误差可以通过进一步详细考虑 SPAC 系统的能量和质量传输和运移过程来降低,如考虑土壤养分和微生物对冬小麦同化和呼吸放出 CO₂ 的作用等。通过对模型的进一步验证和修正,可将模型推广到区域上应用,分析华北平原农田生态系统 CO₂ 收支在陆地碳循环中的意义。

References:

- [1] Lemon E. Photosynthesis under field conditions I. An aerodynamic method for determining the turbulent carbon dioxide exchange between the atmosphere and a corn field. *Agronomy J.*, 1960, **52**:697~703.
- [2] De Wit C T. Dynamic concepts in biology. In: Setlik I ed. *Prediction and Measurement of Photosynthetic Productivity*. Pudoc, Wageningen, Netherlands, 1970. 17~23.
- [3] Farquhar G D, von Caemmerer S and Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 1980, **149**:78~90.
- [4] Ball J T, Woodrow I E and Berry J A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. *Progress in Photosynthesis Research*. ed. I. Biggins, Netherlands, 1987. 221~224.
- [5] Norman J M, Arkebauer T J. Predicting canopy photosynthesis and light use efficiency from leaf characteristics. CSSA, Special Publication, 1991, **19**:75~94.
- [6] Collatz G J, Ball J T, Grivet C, et al. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: A model that includes a laminar boundary layer. *Agriculture and Forest Meteorology*, 1991, **54**: 107~136.
- [7] Amthor J S. Scaling CO₂-photosynthesis relationships from the leaf to the canopy. *Photosynthesis Research*, 1994, **39**:321~350.
- [8] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants. *Plant Cell and Environment*, 1995, **18**: 339~355.
- [9] Yu Q, Wang T D. Simulation of the physiological responses of C₃ plant leaves to environmental factors by a model which combines stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Acta Botanica Sinica*, 1998, **40**:740~754.
- [10] Goudriaan J. *Crop micrometeorology: a simulation study*. Center for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen, the Netherlands, 1977. 55~123.
- [11] Thornley J H M. *Mathematical models in Plant Physiology*. Academic Press, London, 1976. 86~110.
- [12] Goudriaan J, van Laar H H, van Keulen H, et al. Photosynthesis, CO₂ and plant production. In: Day W. and Atkin R. K. eds. *Wheat Growth and Modelling*. NATO ASI Series A: Life Sciences. Plenum Press, New York, 1985. 107~122.
- [13] Yu Q, Goudriaan J and Wang, T D. Modeling diurnal courses of photosynthesis and transpiration of leaves on the bases of stomatal and non-stomatal responses, including photoinhibition. *Photosynthetica*, 2001, **39**: 43~51.
- [14] Wang Y P, Leuning R. A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy I. Model description and comparison with a multi-layered model. *Agriculture and Forest Meteorology*, 1998, **91**, 89~111.
- [15] Fang C, John B, Moncrieff. A model for soil CO₂ production and transport I. Model development. *Agriculture and Forest Meteorology*, 1999, **95**(4):225~236.
- [16] Massman W J, X Lee. Eddy covariance flux corrections and uncertainties in long-term studies of carbon and energy exchanges. *Agriculture and Forest Meteorology*, 2002, **113**:21~144.
- [17] Xu D Q, Li D Y, Shen Y G, et al. On midday depression of photosynthesis of wheat leaf under field condition. *Acta Phytophysiological Sinica*, 1984, **10**: 269~276.
- [18] Goudriaan J, H H van Laar. Modelling crop growth processes. Draft manuscript Current Issues in Production Ecology, Kluwer Academic Publishers, 1993. 137~148.
- [19] Yu Q, Liu J D and Luo Y. Applicability of Some Stomatal Models to Natural Conditions. *Acta Botanica Sinica*, 2000, **42**(2):203~206.

参考文献:

- [9] 于强,王天铎. 光合作用-蒸腾作用-气孔导度的耦合模型及 C₃ 植物叶片对环境因子的生理响应. *植物学报*, 1998, **40**(8):740~754.
- [17] 许大全,李德耀,沈允钢,等. 田间小麦叶片光合作用“午睡”现象的研究. *植物生理学报*, 1984, **10**: 269~276.
- [19] 于强,刘建栋,罗毅. 几个气孔模型在自然条件下的适用性. *植物学报*, 2000, **42**(2): 203~206.