

桃树冠层蒸腾动态的数学模拟

高照全¹, 张显川¹, 王小伟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:将气孔导度公式、Penman-Monteith 公式和土壤水分限制模型相结合, 可以模拟出不同环境因子对植物蒸腾进程的影响。通过对盆栽桃树 (*Prunus persica* var. *nectarina* Maxim.) 数值模拟发现: 影响桃树蒸腾速率的主要气象因子是太阳辐射、大气温度和湿度。植物通过气孔导度的改变来响应气象因子的变化, 蒸腾的日变化主要是由气象因子的日变化引起的。土壤的水分状况也对气孔导度有显著的影响, 进而影响植物的蒸腾大小。通过数值模拟还发现植物的蒸腾量并不总是随叶面积的增大而增大, 对于桃树而言叶面积指数为 4 左右时日蒸腾量达到最大值。通过对气孔导度和蒸腾速率的模拟值和实测值进行检验发现, 两者基本吻合, 说明利用数学模拟的方法可以求出不同环境条件和不同叶面积桃树冠层的蒸腾速率。

关键词:桃树; 冠层; 蒸腾; 模拟

文章编号: 1000-0933(2006)02-0489-07 **中图分类号:** Q14, Q945.17, Q948, S662.1 **文献标识码:** A

Mathematical simulation of canopy transpiration rate of peach tree canopy

GAO Zhao-Quan¹, ZHANG Xian-Chuan¹, WANG Xiao-Wei² (1. Beijing Richuanhe Pomological Research & Development Center, Beijing 102200, China; 2. Institute of Forestry & Pomology, Beijing Academy of Agriculture & Forestry Sciences, Beijing 100093, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(2): 489 ~ 495.

Abstract: Effect of different environment factors on processes of plant transpiration can be simulated by combining stomatal conductance formula, Penman-Monteith formula and soil water limiting models. From the numerical simulation of potted peach (*Prunus persica* var. *nectarina* Maxim.) we found that the main weather factors influencing peach canopy transpiration rate are solar radiation, air temperature and air humidity. Plant responds to weather factors by changing stomatal conductance. And the diurnal variation of transpiration is mainly caused by the diurnal variation of weather factors. Soil water conditions can also affect stomatal conductance significantly, and farther affect plant transpiration rate. By numerical simulation we also found that the amount of plant transpiration does not always increase with the increasing of leaf area. For peach, the amount of diurnal transpiration reaches maximal value when leaf area index is about 4. The simulation values of stomatal conductance and transpiration rate were found to conform with the actual values on the whole, which showed that the transpiration rate of peach canopy with different leaf areas and under different environmental factors can be simulated by mathematical method.

Key words: peach; canopy; transpiration; simulation

大气和陆地间水分和潜热的流动主要是通过植物的蒸腾作用完成的, 因此搞清植物水分的运转规律一直都是气象和生态学家关注的焦点^[1,2]。植物蒸腾速率的大小主要是由环境条件(如太阳辐射、大气温度、大气湿度、风速、土壤湿度等)和植物自身的特性(如叶面积、气孔特性等)决定的。最常用的冠层蒸腾模型是 Penman-Monteith 公式^[3-5], 该公式根据冠层对辐射的吸收值来计算蒸腾速率的大小, 并且需要输入冠层阻力和气孔阻力参数。果树冠层辐射的吸收可通过 Lambert-Beer 定律来模拟^[6], 气孔导度一般用 Jarvis^[7] 提出的经验公式来拟合。Penman-Monteith 公式一般只是用来模拟环境条件适宜时的蒸腾作用, 不适用于环境改变时的

基金项目:北京市自然科学基金资助项目;北京市科委资助项目(H012010450119, 20004096040221)

收稿日期: 2004-12-03; **修订日期:** 2005-05-22

作者简介:高照全(1976~), 男, 北京人, 硕士, 主要从事生物数学模型和果树栽培技术研究。E-mail: gaozhaoquan@sina.com

Foundation item: The project was supported by Natural Science Foundation of Beijing (No. H012010450119, 20004096040221)

Received date: 2004-12-03; **Accepted date:** 2005-05-22

Biography: GAO Zhao-Quan, Master, mainly engaged in biology mathematical model and pomology. E-mail: gaozhaoquan@sina.com

情况。将气孔导度模型和该公式相结合,模拟出了不同气象条件下桃树的蒸腾速率,又构建出了土壤水分对气孔的控制模型,进而模拟出了不同水分条件下桃树的蒸腾速率,将蒸腾模型和水分传输模型相结合还可以求出不同环境条件下的叶水势。

1 材料与方法

1.1 实验材料

本试验于 2002~2003 年在北京市农林科学院林业果树研究所进行(东经 116°17', 北纬 39°59', 海拔 46m)。试材为 4~5 年生盆栽油桃(*Prunus persica* var. *nectarina* Maxim.)——瑞光 5 号,砧木为山桃(*Prunus davidiana* Franch.),盆为 0.4m×0.4m×0.5m。共分为 4 个处理,单株小区,16 次重复。处理 1:对照,适宜灌水,土壤水势控制在 -0.2MPa 以上;处理 2:中度干旱,土壤水势控制在 -1MPa 左右;处理 3:严重干旱,土壤水势控制在 -2MPa 左右;处理 4:逐步干旱,自 2002 年 5 月 15 日开始不浇水至土壤水势到 -4MPa。

1.2 指标测定

桃树主干茎流采用热脉冲茎流计测量^[8];桃树叶水势采用 SCHOLLANDER 水势仪测量;土壤的水势采用石膏块法测定^[9],石膏块放在花盆(大小为 0.4m×0.4m×0.5m)中部;叶片蒸腾作用和气孔导度采用 AP4 气孔计测定(美国 LI-COR 公司);用分层模拟的方法确定植株冠层的辐射吸收^[6],叶倾角和叶面积指数采用 CI-110 冠层分析仪测定(美国 CID 公司);气象数据(辐射、温度、湿度、风速)由田间小型气象站获得,每 0.5h 记录一次数据。不同叶面积和不同土壤水分条件下的蒸腾模拟,均采用典型晴天(2002 年 5 月 23 日)的气象数据。

2 模型建立

2.1 冠层蒸腾模型

本文采用 Caspari 等^[10]改进的用以模拟梨树单株冠层蒸腾的 Penman-Monteith 公式来模拟桃树冠层的蒸腾速率 $E(g/s)$ 。其公式如下:

$$\lambda E = \frac{sR_n L_p + \rho C_p D_a L / r_a}{s + 0.93\gamma(1 + r_c/r_a)} \quad (1)$$

式中, λ 为水的汽化潜热, s 为饱和水气压曲线上的斜率, ρ 为空气密度, γ 为湿度计常数, R_n 为净辐射, L_p 为树冠投影, L 为叶面积, C_p 为空气的定压比热容量, D_a 为饱和水气压差, r_a 为群体动力学阻力, r_c 为群体气孔阻力, r_c 等于 $1/g_u$ 。式中参数采用康绍忠等^[3]人的方法获得。其中 r_a 根据 Perrier^[11]的方法获得:

$$r_a = \frac{\ln\left(\frac{z-d}{z_0}\right) \ln\left(\frac{z-d}{h-d}\right)}{k^2 u(z)} \quad (2)$$

式中, z 为参考平面高度, d 为零平面位移, h 为树冠高度, $z_0 = 0.123h$, k 为常数, $u(z)$ 为高度 z 处的风速。

2.2 气孔导度模型

采用 Jarvis 等^[7]提出的经验公式来模拟:

$$g_u = g_{\max} \cdot g(Q_p) \cdot g(D_e) \cdot g(T_l) \cdot g(\Psi_l) \quad (3)$$

式中, g_u 是气孔导度, $g_{\max}$ 为最大气孔导度, $g(Q_p)$ 、 $g(D_e)$ 、 $g(T_l)$ 、 $g(\Psi_l)$ 分别是太阳辐射、饱和水汽压差、叶温、叶水势的函数。其中 Ψ_l 由下式获得^[12]:

$$\Psi_l = \Psi_s - E \cdot R \quad (4)$$

式中, Ψ_s 为土壤水势, R 为树体水分传输阻力, E 由公式(1)获得,通过迭代运算即可求出一定条件下的叶片水势。

2.3 土壤水分限制模型

根据实验结果拟合出下面的经验公式来模拟土壤水分状况对气孔导度的影响:

$$g_{\max} = g_o [a + b \exp(\Psi_s)] \quad (5)$$

式中, g_o 为所有条件都适宜时的最大气孔导度, Ψ_s 为土壤水势, $g_{\max}$ 为气孔最大导度, a 、 b 为常数。

3 数值模拟

3.1 气象因子对蒸腾作用的影响

气象因子和土壤水分是影响蒸腾的主要因子,当土壤水分供应充足时气象因子就成了主要影响因素。主要包括太阳辐射、大气温度、大气湿度和风速,这些因子主要是通过改变气孔导度来影响蒸腾的,一般采用公式(3)来描述^[4,8]。由于气象因子对蒸腾的影响不完全由气孔决定,相互之间还存在一些交互效应,所以用(1)和(2)相结合,来模拟气象因子(不包括 CO₂)对蒸腾的影响,如彩图 I ~ 彩图 IV 所示。

从图 1 ~ 图 4 可以看出蒸腾速率与辐射、温度正相关,与湿度负相关。蒸腾与风速的关系较为复杂,在低风速下随风速的增加而迅速增加,在风速较大时随风速的增加而减小。对蒸腾影响最大的因素是辐射、温度和湿度,风速的影响较小。从彩图 I ~ 彩图 IV 还可以看出各因子之间存在较强的交互作用,因此考虑气象因子对蒸腾的影响应该综合考虑,不能将它们单独分析。

3.2 叶面积指数对蒸腾作用的影响

通过对一株树不同叶面积指数的蒸腾速率进行模拟发现(图 1),在相同的气象条件下当叶面积指数小于 4 时,蒸腾速率随叶面积指数的增大而增大,当叶面积指数大于 4 时蒸腾速率随叶面积指数的增大而略有下降。这是因为当气象条件相同时,蒸腾作用主要与冠层的光能截获量有关,叶面积指数越大其光能截获越大,蒸腾速率也越大。但是在一定的土地面积上光能截获量有一个最大值(即地面总辐射量),当叶面积增大到一定程度时,其光能截获量不再随叶面积的增大而增大;另一方面由于树冠郁闭引起气孔导度下降,冠层阻力增加,潜热交换受阻,所以当叶面积增大到一定程度时蒸腾速率不再随叶面积指数的增加而增加。在一定条件下蒸腾速率的增加可导致叶水势的增加,通过叶水势产生的负反馈可以模拟叶面积指数指数的增加对蒸腾速率的负面影响。

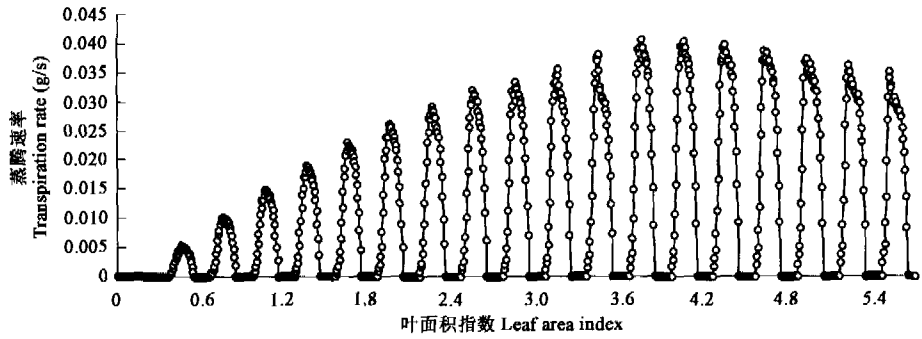


图 1 不同叶面积指数对蒸腾速率日变化的影响

Fig.1 The influence of diurnal course of different leaf area index on transpiratory rate

3.3 土壤水分对蒸腾作用的影响

目前在大田生产中人们对天气还不能有效控制,而且气象条件就长期而言也是相对稳定的,因此研究土壤水分对植物水分运转影响具有十分重要的意义。从图 2 可以看出在控水的前期土壤水势的变化不大,但在后期随水分的散失而迅速降低。这与土壤水分的特征曲线有关,土壤水势与含水量呈指数相关,当含水量较低时,土壤水势随含水量的减少而迅速降低。

从图 3 可以看出气孔导度在一天内呈双峰曲线,有明显的“午休”现象,上午的峰值要比下午高,这种变化主要是由气象因子(辐射、温度、湿度、风速等)的日变化引起的。在干旱的前期气孔导度缓慢降低,在后期则急

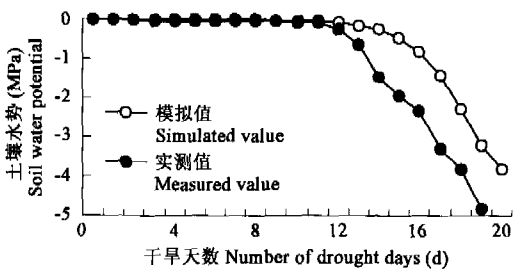
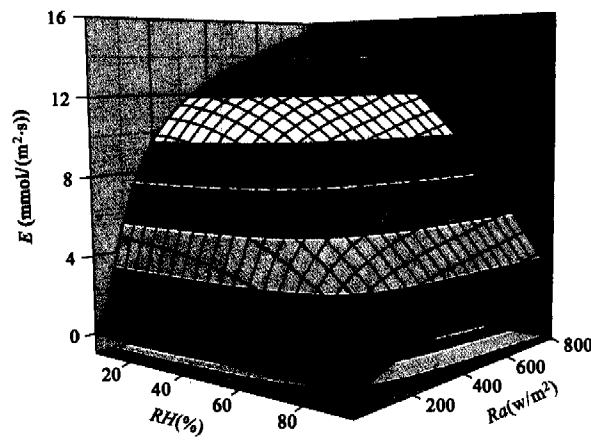


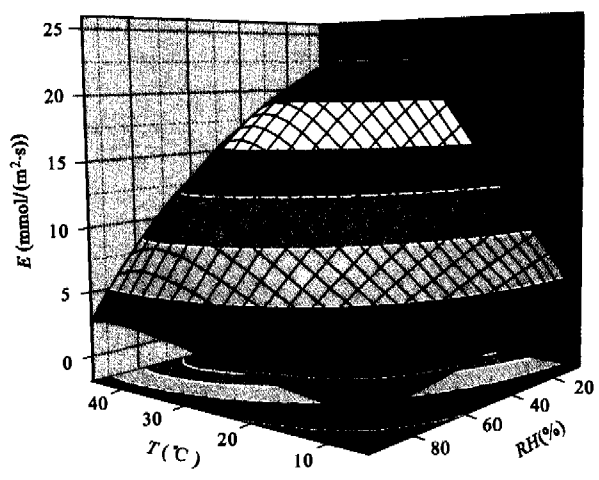
图 2 逐步干旱下的土壤水势

Fig.2 The soil water potential with gradually drought



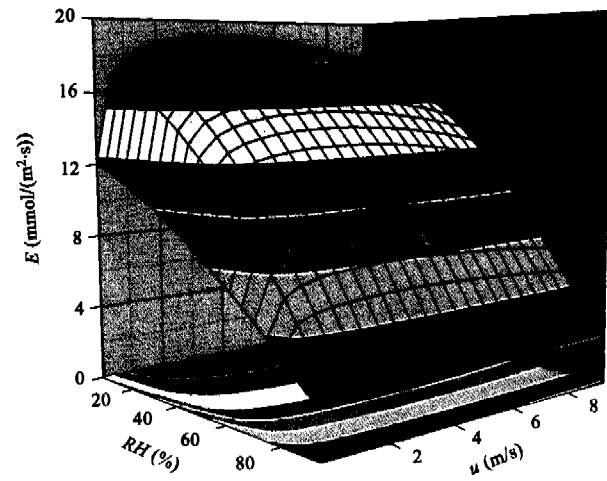
图版 I 辐射和温度对蒸腾速率的影响

Plate I The influence of radiation and temperature on transpiration



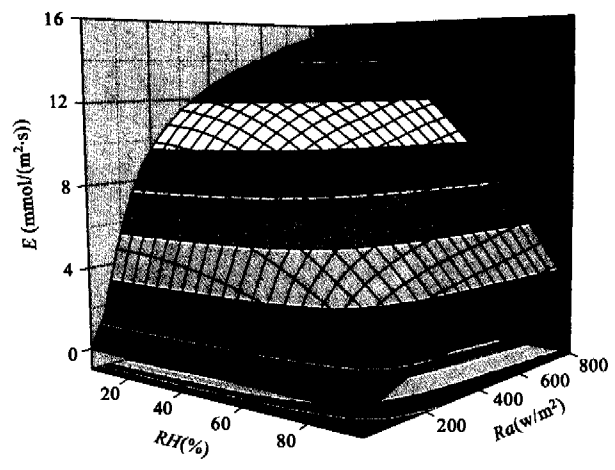
图版 II 温度和湿度对蒸腾速率的影响

Plate II The influence of temperature and humidity on transpiration



图版 III 湿度和风速对蒸腾速率的影响

Plate III The influence of humidity and wind speed on transpiration



图版 IV 辐射和湿度对蒸腾速率的影响

Plate IV The influence of radiation and humidity on transpiration

剧减小,这于水势的变化相一致。从图 4 可以看出蒸腾的日变化呈单峰曲线,在中午略有波动。蒸腾的日变化与气孔导度的日变化不完全一致,这是因为蒸腾一方面受气孔的控制,另一方面也与气象因子(特别是辐射和温度)有很大关系,另外植物组织贮存水对蒸腾的日变化也有很大的影响。在干旱过程中蒸腾的变化趋势与气孔相类似。

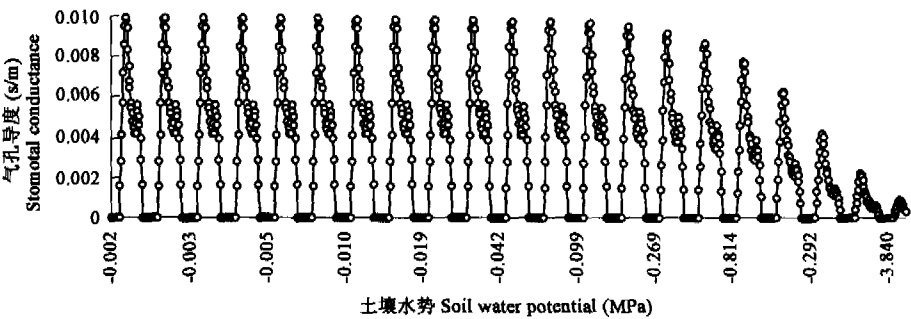


图 3 逐步干旱对桃树气孔导度日变化的影响

Fig.3 The influence of diurnal course of stomatal conductance of peach tree with gradually drought

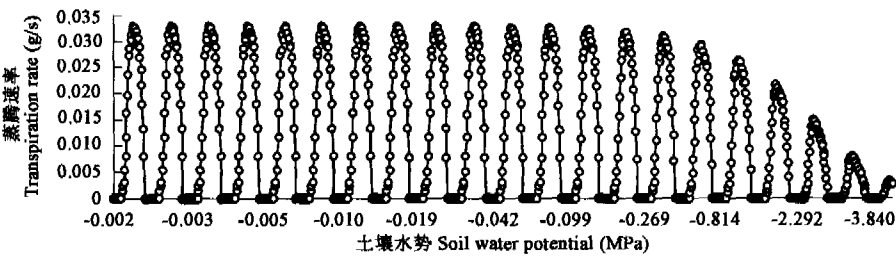


图 4 逐步干旱对桃树蒸腾速率响

Fig.4 The influence of diurnal course of transpiration rate of peach tree with gradually drought

4 模型验证

从图 5 和图 6 可以看出气孔和蒸腾的模拟值与实测值基本一致(蒸腾的实测值由茎流计获得),这说明所构建的模型是基本合理的。

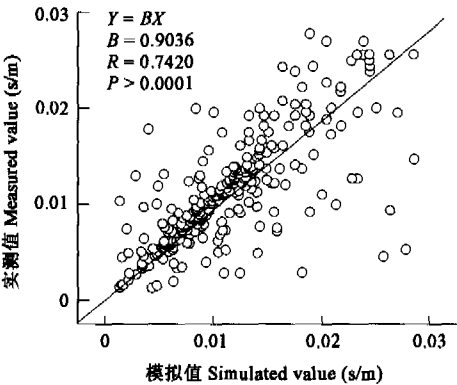


图 5 桃树叶片气孔导度的验证

Fig.5 The test of stomatal conductance of peach leaf

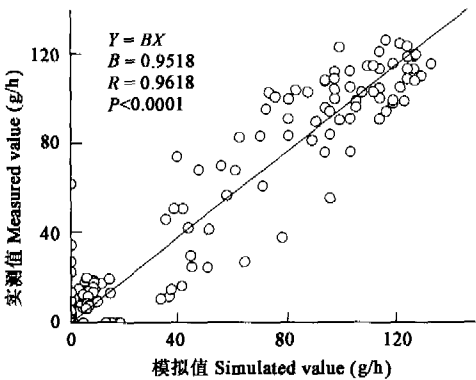


图 6 桃树蒸腾速率的验证

Fig.6 The test of transpiratory rate of peach

5 讨论

根据土壤水分限制模型、气孔导度模型与蒸腾模型结合,模拟出了不同环境因子和不同水分条件下的蒸

腾作用。结果表明辐射和温度是影响蒸腾的主要气象因子,气孔日变化主要是由气象因子的日变化引起的,植物的日蒸腾动态即受气象因子的影响又受土壤水分条件的调节。

全球的气候模型和一般环流模型都需要精确模拟植物水分的运动态,特别是冠层表面蒸腾的日变化^[13],而要实现农业的精确化,也要对作物的蒸腾作用进行精确的模拟。利用模型可以模拟出不同气象条件、不同水分条件下桃树冠层的蒸腾动态。用气孔导度的经验公式来模拟气孔的变化简单易行,适应性强^[5]不过其机理不明确。Ball 等^[14]曾提出一个气孔导度的半经验公式,Leuning 等^[15]又将其修正,其修正后的模型为:

$$g_{st} = g_{s0} + (a_1 A) / (C_s - \Gamma)(1 + VPD / VPD_0)$$

式中, a_1 、 g_{s0} 为常数, A 为光合速率, C_s 为胞间 CO_2 浓度, Γ 为 CO_2 补偿点, VPD 为饱和水气压差。该公式一般用于植物水分不亏缺的情况,难以模拟不同水分条件下的气孔导度。如何从气孔运动的机理出发,构建出能够响应不同环境因子的气孔导度模型还是一个难题。

树木的冠层结构具有异质性,利用简单的分层模拟技术难以精确的求出冠层对辐射的吸收^[16,17],因此需要将三维冠层结构模型和蒸腾模型相结合,来深入研究辐射对蒸腾的影响。在模型中没有考虑 CO_2 对气孔的影响,因此不能模拟光合对蒸腾作用的影响,以及光合水分利用效率。事实上光合作用与蒸腾作用相互耦联,都受气孔导度的控制^[18,19]。实验中发现桃树的茎流存在明显的“午休”现象,这种现象可能不仅与天气条件有关,也可能是因为供水不足引起了导管孔穴^[20]或气孔震荡^[21]所致,利用 Penman-Monteith 公式难以模拟出植物蒸腾的“午休”现象,另外组织贮存水对植物的蒸腾也有很大的影响。如果能将天气的年变化(包括降雨)、土壤水分的年变化和植物冠层结构的年变化输入到蒸腾模型中,就可以求出不同时期植物的蒸腾量和需水量。

References:

- [1] Jackson R B, Sperry J S, Dawson T E. Root water uptake and transport: using physiological processes in global predictions. *Trends in Plant Science*, 2000, 5: 482 ~ 488.
- [2] Tomo'omi Kumagai. Modeling water transportation and storage in sapwood model development and validation. *Agri. For. Meteorol.*, 2001, 109: 105 ~ 115.
- [3] Kang S Z, Liu X M, Gao X K, *et al.* Computer simulation of water transport in soil-plant-atmosphere continuum. *Journal of Hydraulic Engineering*, 1992, 3: 1 ~ 12.
- [4] Heping Z, Lester P S, James I L M, *et al.* Estimation of transpiration by single trees: comparison of sap flow measurements with a combination equation. *Agri. For. Meteorol.*, 1997, 87: 155 ~ 169.
- [5] William L B, Christopher J P, Michael F M, *et al.* Measurement and modeling of the transpiration of a temperate red maple container nursery. *Agri. For. Meteorol.*, 2002, 114: 45 ~ 57.
- [6] David R L, John A K Jr. Influence of canopy structure assumptions on predictions from Beer's law. A comparison of deterministic and stochastic simulations. *Agri. For. Meteorol.*, 1996(81): 61 ~ 77.
- [7] Jarvis P J. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Ser. B*, 1976, 273: 593 ~ 610.
- [8] Jean Dauzat, Bruno Rapidel, Andre Berger. Simulation of leaf transpiration and sap flow in virtual plants model description and application to a coffee plantation in Costa Rica. *Agri. For. Meteorol.*, 2001, 109: 143 ~ 169.
- [9] Zeng D C, Jerie P H. Management practice guide to RDI-HD orchard. Beijing: Beijing Agricultural University Press, 1994.
- [10] Caspari H W, Green S R, Edwards W R N. Transpiration of well-watered and water stressed Asian Pear Trees as determined by lysimetry, heat-pulse, and estimated by a Penman-Monteith model. *Agri. For. Meteorol.*, 1993, 67: 13 ~ 27.
- [11] Perrier A. Etude physique de l'évapotranspiration dans les conditions naturelles I. Evaporation et bilan d'énergie des surface naturelles. *Ann. Agron.*, 1975(26): 1 ~ 18.
- [12] Jones H G, Tardieu. Modelling water relations of horticultural crops: a review. *Scientia Horticulturae*, 1998, 74: 21 ~ 46.
- [13] Lhomme J P, Elguero E, Chehbouni A, *et al.* Stomatal control of transpiration: examination of Monteith's formulation of canopy resistance. *Water Resour. Res.*, 1998, 34: 2301 ~ 2308.

- [14] Ball J T, Woodrow I E, Berry J A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. *Progress in Photosynthesis Research* eds I Biggins, Martinus Nijhoff Publishers, Netherlands, 1987. 221 ~ 224.
- [15] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C3 plants. *Plant, Cell and Environment*, 1995, 18:339 ~ 355.
- [16] Rayan M G, Bond B J, Law B E, *et al.* Transpiration and whole-tree conductance in ponderosa pine trees of different heights. *Oecologia*, 2000, 124:553 ~ 560.
- [17] Phillips N G R, Bond B G, Medowell N G, *et al.* Canopy and hydraulic conductance in young, mature, and old-growth Douglas-fir-trees. *Tree Physiol*, 2002, 22:205 ~ 211.
- [18] Katual G, Leuning R, Oren R. Relationship between plant hydraulic and biochemical properties derived from a steady-state coupled water and carbon transport model. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26:339 ~ 350.
- [19] 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(8):740 ~ 754.
- [20] Tree M T, Dixon M A. Water stress induced cavitation and embolism in some woody plants. *Plant Physiology*, 1986(66):397 ~ 405.
- [21] Wang G X, Liao J X, Wu D X. Evidence of hydropassive movement in stomatal oscillations of *Glycyrrhiza inflata* under desert conditions. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43(1):41 ~ 45.

参考文献:

- [3] 康绍忠,刘晓明,高新科,等. 土壤-植物-大气连续体水分传输的计算机模拟. *水利学报*. 1992,3:1 ~ 12.
- [9] 曾德超,彼得·杰里. 果树调亏灌溉密植节水增产技术指南. 北京:北京农业大学出版社, 1994.
- [19] 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.
- [21] 王根轩,廖建雄,吴冬秀. 荒漠条件下干草气孔震荡的水被动证据. *植物学报*, 2001, 43(1):41 ~ 45.