

杉木人工林单叶至冠层光合作用的 扩展与模拟研究*

621-628

肖文发

(中国林业科学院森林生态环境研究所 北京 100091)

S 751.2701

S 718.512

摘要 根据野外条件下对杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.) 针叶光合作用的测定结果,考虑到光合作用对光的非线性响应特性,及其与叶所处的实际冠层环境变量和冠层的空气动力学特性的相关,以简化的林冠辐射传输模型为基础,结合不同部位和年龄针叶的光响应曲线,实现了叶室测量结果向冠层环境的调整,并进行了冠层光合作用模拟的初步研究。经过调整后的冠层光合作用平均比未经过调整的值高10%;冠层光合作用和气孔导度均具有明显的日变化模式即上午10:00左右为峰值,中午以后不断衰减。这种方法可对冠层光合作用及物质生产进行不同时间和空间尺度上的理论模拟和计算,对人工林产量形成及其生理生态学模拟研究具有重要作用。

关键词: 杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.), 光合作用, 模拟模型。

单叶 冠层

A STUDY ON PHOTOSYNTHESIS, MODELING AND SCALING UP FROM A LEAF TO CANOPY IN A CHINESE FIR PLANTATION

Xiao Wenfa

(Institute of Forest Ecology and Environment, CAF, Beijing, 100091, China)

Abstract A simulation model of net photosynthesis rate of canopy was developed with the field measurement of individual leaf in a *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook. Plantation combining the aero-dynamical characteristics and the nonlinear response of photosynthesis to light, based on simplified models of radiation transmission and the photosynthesis-photosynthetic active radiation curves (A-PAR) of needles of different ages in different layers of canopy. The results showed that the value adjusted is 10% higher than the unadjusted value. Good diurnal variations of canopy photosynthesis and stomatal conductance were found.

The simulation model is a new effort in the field of production ecology of plantation in China. It provided a new approach for calculating and evaluating the forming of stand productivity of plantation.

* 国家自然科学基金资助项目。

收稿日期:1996-01-02,修改稿收到日期:1998-02-10。

Key words: *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook, canopy photosynthesis, simulation model.

森林在全球碳平衡与碳循环中具有重要的作用,其年光合产量约占全球陆地生态系统的2/3。目前,对植物,当然包括树木的单叶光合作用对环境的反应过程知道得比较清楚,但却很少了解整个冠层水平的光合同化状况。然而,冠层光合作用在森林生态系统产量形成的生理生态学模拟研究、碳平衡及全球气候变化的影响研究中都是十分重要的^[1~3]。

森林冠层与大气之间的 CO_2 交换,可以根据微气象学方法进行直接测量(通量梯度方法和涡流相关法等)。冠层光合作用可以通过冠层环境下单叶片的净光合作用积分求和而得。这样,就必须知道单叶光合作用及冠层光、气候特征值。本文从微气象学和生理生态学角度出发,以单叶光合作用实际测量为基础,进行了杉木人工林冠层光合作用模拟研究。

1 样地概况与野外测定

本研究实验地在国家林业局江西大岗山杉木、毛竹人工林生态定位站内(140.5°E, 37.5°N)。样地坡度25°,为13年生杉木人工纯林,密度为1667株/hm²,平均胸径16.9cm,平均树高13.4m,林分林相整齐,树冠呈圆锥形,测量在14m高的铁塔上进行。在光合、呼吸测定过程中,根据仪器条件,从简化测定和模拟研究需要出发,将树冠按叶面积指数均分为上、中、下3层(见结果部分)。在每层中将针叶分为当年生(指当年春季长出的叶)、1年生叶和2年生叶(含2年生以上叶)3个等级。

(净)光合和(暗)呼吸用拉哥公司(LI-COR)的LI-6200系统测定。光合作用、呼吸作用的测定在1993年4月到11月的典型天气(晴、晴多云、阴天)观测白天的呼吸作用采用黑红布遮光法测定,并采用白纱布遮光法测定光补偿点,同时在晴天全光照条件下,寻找不同部位不同年龄针叶的最大光合速率。在光合测定的同时,同步测定(正点时间)冠层环境如辐射(包括光合有效辐射 RAR)、温度、湿度、风速等梯度值,单位枝长叶面积测定采用剪纸称重法,冠层叶面积测定采用林分标准木法。

2 冠层光合作用模拟

利用 LI-6200 光合系统测量的光合作用,是在封闭的叶室中所取得的结果,与实际冠层气候条件下的结果有一定的差异。Norman 等曾在冠层结构较简单的草本群落中作过类似的研究^[2]。结构复杂的常绿针叶林冠层中的情景会十分不同。在森林冠层如杉木人工林冠层中,测量是在某一标准木的某一小枝上进行,要分析整个林冠层的特征,必须有一个复杂的放大或扩展过程。这一扩展过程基于两种理论^[4,5]即①在现实林分中,杉木人工林的枝叶接近随机分布;②空气动力学理论对林冠作用面边界层动力学特征的合理描述。因此,此项工作分为以下两个步骤:

1)将叶室内所测量的光合作用和气孔导度特征调整至冠层环境下的特征。

2)利用简化的冠层辐射传输模型,结合调整过的光反应曲线,分层计算并求和后获取整个冠层的同化效率等。

2.1 叶室测量调整

在叶室内测定 CO_2 同化效率的过程中,叶室中的气体往往混合不是十分充分,因此,从系统误差上,往往使测定的叶边界层导度 g_b 高于实际冠层中的叶边界层导度 g_s ,边界层导度的降低将减少细胞内 CO_2 浓度和叶光合效率;当然,叶表面气孔附近的湿度愈高则气孔导度愈高,可以在一定程度上补偿上述衰减,但这种补偿是不够的^[6]。因此,实际计算中必须进行调整,以使结论尽量符合实际情况。

水汽和 CO_2 都从气孔进出,所以蒸腾和光合作用与呼吸作用是相互联系的过程,其因果关系的方向(信息流)取决于环境条件。一般条件下,可以认为净同化率和叶片气孔传力(如外部 CO_2 浓度和内部 CO_2 浓度的循环速率)之间是一种双曲线关系,但实验中很难得出这一结论,而只有在特殊情况下(如气孔振动时)才能发现这种关系^[1]。当同化和传导同时受环境条件影响时,它们之间常存在一种线性关系^[8]。穿过叶片阻力的 CO_2 浓度的下降与同化、传导作用两者之间成比例,所以,直线的斜率是下降趋势的渐近线^[3,10],这种线性关系即为进行模拟计算的基础,将这一基础表示为 $dc=af(A/g_s)$,其中, d_c 为 CO_2 浓度梯度, a 为

比例系数, A 为同化速率, g_s 为气孔导度。在气孔行为及同化作用与环境因子的关系研究中, 根据 Ball 等^[6]的发现, 假设 g_s 和 A 呈如下关系:

$$g_s = b_1 + AH_s/C_s - b_2 \quad (1)$$

这里 b_1, b_2 为测定拟合参数, H_s 和 C_s 分别为叶表面湿度和叶表面 CO_2 浓度:

$$C_s = C_a - A/(f \times g'_x) \quad (2)$$

$$H_s = 1 - EP/e_s(T_L)g_s \quad (3)$$

P 为大气压 (kPa), T_L 为叶温, E 为蒸腾速率; $e_s(T)$ 为温度 $T(^{\circ}\text{C})$ 时饱和水汽压 (kPa)^[2, 11]。

$$e_s(T) = 0.6136e^{\left[\frac{17}{240} \frac{527}{27+T}\right]} \quad (4)$$

气孔对 CO_2 的边界层导度 g'_x 根据气孔对水汽的导度 g_x 计算:

$$g'_x = g_x/1.35 \quad (5)$$

“1.35”反映了边界层阻力在水汽扩散速率和 CO_2 扩散速率上的差异 (水汽的扩散率 $> \text{CO}_2$ 的扩散率或称边界层阻力调整系数^[12]。 f 为边界层导度调整系数, 对叶片一边有气孔的叶 $f=1$, 对两边有气孔的叶 $f=2$, 一般而言, $f=(k+1)^2/(k^2+1)$, K 为叶两面气孔导度的比率, 在测量中 $K=1.0$ 。边界层导度 g_x 的估算是基于一个代表性叶和典型的风速测量^[13]。

由于叶室的封闭作用, 叶室内 T_L 和实际冠层 T_i 差别很大, 因此必须进行调整, Norman 认为 $T_i \cong T_L$ (叶室温度) 是一种很合理的假设, 而 T_i 根据已知的叶冠层蒸腾速率 E 和冠层导度 g_s , 利用空气动力学方法进行计算^[14]。

另外, 假设叶的 $A-C_s$ 线性关系为同化速率调整的基础:

$$A = a_1 C_s - a_2 \quad (6)$$

由上述方程看到, 叶室测量向冠层条件的调整需要拟合 Ball 指数中的 b_1, b_2 和 $A-C_s$ 曲线中的 a_1, a_2 值。这样, 必须在实际野外测定过程中, 在不同 CO_2 浓度水平光强水平和空气温、湿度水平下获取一组实际数据进行拟合。这样, 就可以进行最后的调整计算:

1) 根据测量的 g_s 和调整后的 g_x , 叶对水汽的总导度

$$g_T = 1/[1/g_s + 1/(f g'_x)] \quad (7)$$

2) 蒸腾速率:

$$E = g_T(e_s(T_L) - e_a)/P \quad (8)$$

3) 同化速率: 由 $A = (C_a - C_s)g'_T$, 并联立方程 (6) 得:

$$A = (a_1 C_a + a_2)/(1 - a_1/g'_T) \quad (9)$$

这里

$$g'_T = 1/(1.6/g_s + 1.35/g'_x) \quad (10)$$

“1.6”为叶片阻力调整系数, 与前述“1.35”的涵义相似。

4) 利用方程 (2) 和 (3) 求 C_s 和 H_s 。

5) 利用方程 (1) 计算 g_s , 并将其与调整前的 g_s 比较, 若二者的差值大于 0.01, 则反复迭代, 直到 g_s 收敛或趋同。

基于上述过程的计算机程序就可以给出在一系列光强水平下 A 和 g_s 被调整到冠层条件后的值。根据调整后的同化速率, 可以重新构造冠层条件下的光反应曲线:

$$A = \frac{\phi Q_a}{[1 - (\phi Q_a/A_{\max})^P]^{1/P}} + A_0 \quad (11)$$

$A_{\max}$ 为最大光合速率, P 是一个曲率参数, ϕ 为叶片在低光下的光合速率, ϕ 值对于 C_3 植物为 0.05^[15]。 Q_a 为 PAR 辐射吸收, $Q_a = a_{PAR} \tau_r Q$, 其中 Q 为 PAR 测量值, a_{PAR} 为叶对 PAR 吸收率, 杉木取 0.9, τ_r 为叶室对 PAR 的传输率为 0.9, A_0 为暗呼吸速率。在实际过程中, 作者得到了杉木不同年龄针叶在冠层不同部位的光反应曲线, 作为实际模拟的依据 (见图 1)。

同样, 调整后的气孔导度 g_s 为 A 的线性函数即:

$$g_s = c_1 A + c_2 \quad (12)$$

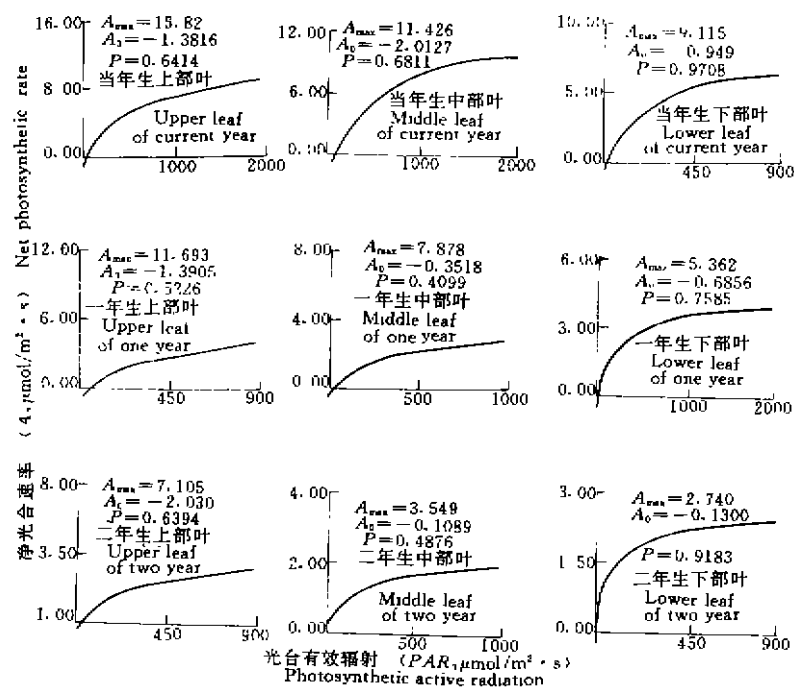


图1 不同部位不同年龄杉木针叶光合作用的光响应特征(A-PAR曲线)

Fig. 1 The A-PAR curves of different ages in different layers of crown of Chinese Fir

2.2 冠层通量计算

上述过程,已把叶室测量的光合速率和气孔导度调整到冠层条件。然而,叶导度和光合速率对光的依赖关系是非线性的,假设一个小枝上的所有单叶具有同样的光合特性,但在树冠的不同部位,不同受光(阳生和阴生)的叶,其反应特性均不一样(定义:阳生叶为接收到直射光同时也接收到漫散天空光辐射的叶;阴生叶是独立的,是那些直射光被其它叶所遮挡,只接收到漫射光的叶),因此,应分开进行考虑即:将冠层分成几层,在每一层中分别考虑阳生叶和阴生叶,并假设其贡献是独立的,可以独立计算并简单求和,而冠层总量则为各层分量之代数。其中,必须考虑每一层中阳叶和阴叶的叶面积数量,同时估计二者表面所接受到的平均光照强度(PAR值)。

对每一层*i*而言,其单位土地面积上的冠层光合速率为:

$$A_{c,i} = A_{sun,i} F_{sun,i} + A_{shade,i} (F_i - F_{sun,i}) \quad (13)$$

这里, $A_{sun,i}$ 和 $A_{shade,i}$ 分别是阳生叶和阴生叶的单位叶面积同化速率, $F_{sun,i}$ 是*i*层的阳生叶面积指数, F_i 是*i*层的总叶面积指数。类似地,第*i*层叶冠层导度为:

$$g_{c,i} = g_{sun,i} F_{sun,i} + g_{shade,i} (F_i - F_{sun,i}) \quad (14)$$

其中 $g_{sun,i}$ 和 $g_{shade,i}$ 利用 $A_{sun,i}$ 和 $A_{shade,i}$ 根据方程(11,12)求得。

F_i 可按叶面积指数等分分层求得(即每一层叶面积指数等于冠层总叶面积指数除以分层数);本文即采用标准本抽样方法计算。

进一步假设林冠的叶面积指数在垂直和水平方向成均匀分布,则有:

$$I_c = I_0 \exp(-K \times F \times \csc h) \quad (15)$$

I_0 为直射光入射强度, I_c 为透过随机叶冠层后的光强。 K 为林冠层的消光系数。 h 为太阳高度角。

为了获得平均叶光合作用速率和气孔导度,必须估算阳生叶和阴生叶表面所接收到的平均 PAR 入射通量。根据 Norman 的方法可以估算所有阴生叶的 PAR 收入(Q_{shade}),它假设冠层中叶片成球形分布。尽管这种估算结果的成功与否将取决于林冠中叶的现实分布。但在目前,作为叶倾角的函数而估算叶子表面平均散射辐照,仍没有可资借用的更简单实用的方程^[2]。

在顶层($i=1$)

$$Q_{\text{shade},1} = Q_B + \exp(-0.5 \times F_1^{0.7}) + C_1 \quad (16)$$

这里, $C_1 = 0.07 \times Q_B (1.1 - 0.1 \times F_1) \times \exp(-\cos\theta)$ Q_B :冠层上方水平面上入射天空漫散射 PAR; Q_B :冠层上方水平面上直射 PAR 入射; C_1 :代表在叶随机分布的冠层中被叶子所散射的直接辐射。

直接辐射通量 $Q_D = Q_{\text{TOT}} - Q_{\text{shade}}$ 。在没有散射辐射测量的树木光合作用模拟计算中,可以用下式来估算直接辐射占总辐射的比值:

$$Q_D/Q_{\text{tot}} = \exp(-0.15/\sin h)$$

方程(16)代表了某一叶面积指数上方阴生叶的平均辐射。对第2层:

$$Q_{\text{shade},2} = 2 \times Q_{\text{shade},1+2} - Q_{\text{shade},1} \quad (17)$$

这里,根据方程(16)将其中 F_1 用 $F_1 + F_2$ 代替,即可求得 $Q_{\text{shade},1+2}$,同样,对第3层:

$$Q_{\text{shade},3} = 3Q_{\text{shade},1+2+3} - 2Q_{\text{shade},1+2} \quad (18)$$

其中, $Q_{\text{shade},1+2+3}$ 即将方程(16)中 F_1 用 $F_1 + F_2 + F_3$ 代替即可。

很明显,这种方法可以扩展到更多分层的计算。

阳生叶所接收到的 PAR 辐射即为其所接收到的直接辐射与漫散辐射之和:

$$Q_{\text{sun},i} = Q_D \times (K_i/\cos\theta) + Q_{\text{shade},i} \quad (19)$$

对随机分布叶层,阳生叶面积指数为^[15]:

$$F_{\text{sun}} = \Phi(1 - e^{-\Phi_h})/\Phi_h \quad (20)$$

其中, Φ 为叶面积指数即单位土地面积上的叶面积(leaf area index)。 Φ_h 是叶在太阳光线倾角(即高度角)方向的投影和单位土地面积上投影的总面积,由叶倾角、太阳高度和叶面积指数共同确定。

考虑到第1层(冠层顶部最高一层)的阳生叶叶面积指数 $F_{\text{sun},1}$ 与太阳天顶角 θ 的关系则有:

$$F_{\text{sun},1} = [1 - \exp(-KF_1/\cos\theta)]\cos\theta/K \quad (21)$$

消光系数 K 的大小取决于叶的倾角分布。在物理上, K 是叶面积指数在 θ 方向的投影。因此对第2层:

$$F_{\text{sun},2} = \left\{ \exp\left[\frac{-KF_1}{\cos\theta}\right] - \exp\left[\frac{-K(F_1 + F_2)}{\cos\theta}\right] \right\} \frac{\cos\theta}{K} \quad (22)$$

第3层:

$$F_{\text{sun},3} = \left\{ \exp\left[\frac{-K(F_1 + F_2)}{\cos\theta}\right] - \exp\left[\frac{-K(F_1 + F_2 + F_3)}{\cos\theta}\right] \right\} \frac{\cos\theta}{K} \quad (23)$$

在本研究中,消光系数 K 根据林冠层分层叶面积指数和辐射透过的直接测定,按简单的 Lambert-Beer 消光定律进行计算即公式(15)。

很明显,暴露于直射阳光中的叶面积指数将随坡地林分冠层结构和坡地太阳高度角广泛地变化。叶面积指数 $F_{\text{sun},i}$ 和 $F_{\text{shade},i} = F_i - F_{\text{sun},i}$ 本质上即分别代表了阳生叶和阴生叶的贡献之权重。因此,单位土地面积整个冠层的光合速率和气孔导度即为:

$$A_i = \sum_{j=1}^n A_{i,j} \quad (24)$$

$$g_i = \sum_{j=1}^n g_{i,j} \quad (25)$$

3 初步结果

根据上述单叶-冠层的调整和扩展过程,根据实测值拟合了不同年龄的针叶在不同部分的光响应特征,如图1所示,所有这些曲线,构成了模拟计算的基础。在本研究所选13年生杉木林中,进行了两天的冠层光合作用模拟计算,即夏季的8月2日和秋季的11月3日。实测和模拟的冠层光合作用(A)、气孔导度(cond)、

空气温度(T_a)与相对湿度(RH)、冠层上方接收到的光合有效辐射(PAR)强度的变化格局如图1~图2所示。实测值即根据不同年龄、不同部位的叶实际抽样的测定值按年龄组进行平均,然后根据叶面积指数权重求和的结果。

夏季8月2日,两天前曾有中强阵雨,因此土壤水状况较好。冠层平均温度较高,变化于 $26.63\sim 38.45\text{ }^{\circ}\text{C}$ 之间,平均相对湿度变化于 $51.42\%\sim 92.25\%$,早晨至 $10:30$ 左右天空多云(可见 PAR 曲线的变化)并有少量水汽,调整后冠层的 A 的模拟和实测值具有相同的日变规律,从早晨至 $10:30$ 一直增加至峰值,以后不断衰减,在一天中的大多数时间,模拟值高于实测值,最大差值为 $10\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$,发生在 A 取得最大值时。同时看到,气孔的行为与光合作用的特点和趋势不完全一致(如早晨),说明二者对外界生态因子的反应有相异之处,如对 PAR 辐射的响应。尽管如此,气孔导度的模拟值却总是高于实测值,从冠层模拟值与实测值比较来看,气孔导度大小与光合作用大小又具有一致性或正相关关系。因此,要充分解释生态因子与气孔行为及叶片或冠层光合作用的关系,并进行合理和准确的模拟研究与计算,更详细的有关树木与土壤的水分参数和其它生物物理与化学参数的考虑是必须的。

秋季的11月3日,前10d内无降水,空气湿度较低($41.26\%\sim 69.93\%$),温度也明显低于夏季,为 $12.5\sim 25.92\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。冠层 PAR 入射、温度、湿度均以正常的规律变化,调整后的冠层 A 值总高于实测值,平均高10%,但变化趋势相同。气孔的行为具有相同的规律而协调发展,调整后的冠层 $cond$ 值一般高于实测值,平均高10%,而且在 $11:30$ 以前不断增加直至峰值,以后一直减小,只在 $17:30$ 有所不同。

初步研究结果表明:模拟模型对杉木人工林冠层光合的调整和瞬时模拟计算都是合理的、成功的。

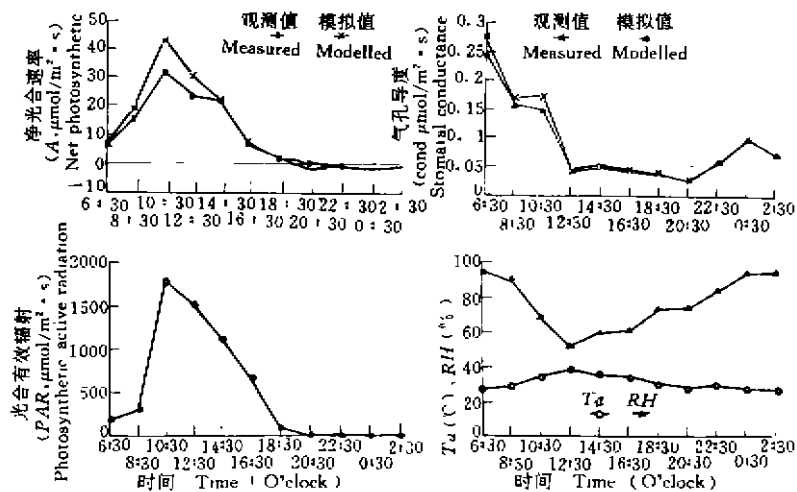


图2 冠层光合(A)、光合有效辐射(PAR)、空气温度(T_a)、相对湿度(RH)、冠层气孔导度($cond$)模拟与实测值的日变化模拟(1993-08-02)

Fig. 2 the comparison between the daily changes of simulated and measured canopy

4 讨论

常绿针叶人工林的光合、呼吸与蒸腾作用及其与环境变量、林冠结构和其生物物理特性的相互关系,是十分复杂的。在研究过程中,无论是野外测定,还是在统计分析和数学模拟上,都有许多已知和未知的课题。

4.1 冠层结构与辐射传输

对冠层结构的处理可以简单或者复杂,完全取决于研究的需要。在实际研究中,本文采取平均木破坏性抽样法得到有关杉木树冠的冠型特征及叶面积指数。同时测算了分层叶面积指数,但林分的实际特征是:仅仅研究冠层的垂直结构特性是不够的,光在林冠中的分布及叶光合作用特性等物理学和生理学特征,与叶在冠层的水平分布密切相关。Wang, Y. P. [15]研究证明在苏格兰松和西特喀云杉中,水平方向针叶

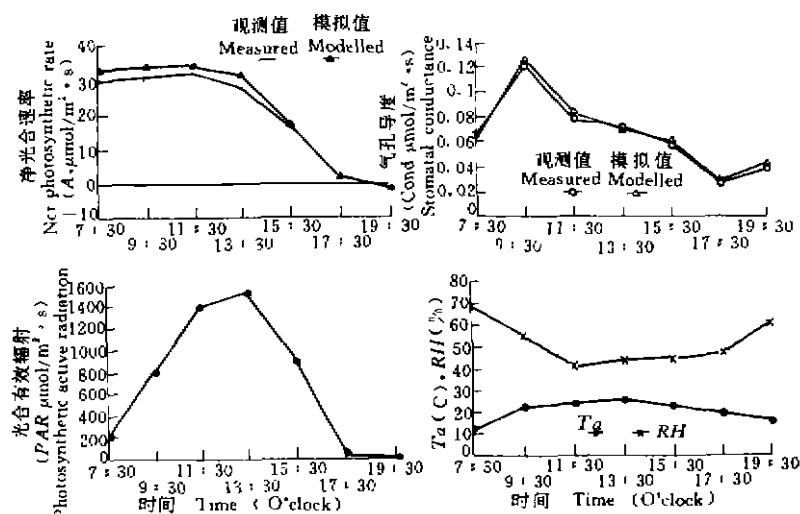


图3 冠层光合(A)、光合有效辐射(PAR)、空气温度(T_a)、相对湿度(RH)、冠层气孔导度(cond)模拟与实测值的日变化模拟(1993-11-03)

Fig. 3 The comparison between the daily changes of simulated and measured canopy photosynthetic rate (1993-11-03)

的年龄结构比垂直方向更均匀,但最大叶面积密度 NAD 的最大水平位置是因叶龄而不同的,幼年叶的最大 NAD 占据枝的顶端部或枝条前部,而老叶的最大 NAD 在枝条中部,这与姜志林^[16]关于杉木冠层结构的研究结论相似,即随着杉木的生长年龄加大,在冠层内部逐渐形成了一个“△”形空虚的无叶部分,老叶的位置也逐渐集中于枝条中部,现实中的杉木冠形也是如此,这样,太阳辐射在冠层中的水平分布就形成了十分特殊的情况而不同于垂直方向的分布,后者随垂直叶面积指数或叶面积密度的变化而变化。在杉木冠层中,新叶和1年生叶主要占据了树冠的上部和中部,而老叶(2年生及2年生以上)则在树冠的下部或基部所占据的空间更大,这直接决定了树冠不同层次光分布的叶同化的大小和格局。

消光系数 K 不仅与叶面积指数有关,与叶片在林冠中的垂直分布和水平分布也有关。13年生杉木的树冠呈圆锥形。在整个林冠层的上部有着比椭圆林冠上部大得多的无叶空间,辐射消减不符合指数规律,消光系数减小^[17]。因此,也会使理论模拟与实际林分特征的误差加大。

关于分层方法及分多少层为最佳选择,在冠层结构复杂的常绿针叶林林分内是十分复杂的,在实际中应不断探索。

4.2 光合测定与计算

(1) PAR 测定 LI-6200 在叶室上方安装有 PAR 探头,但在实际测定过程中,若测定自然着生的叶片,存在着因叶室与 PAR 探头位置分离而导致的误差。这是经常遇到的问题,它会直接影响到 PAR-A 反应曲线的形状,进而影响到冠层光合效率的模拟计算。在野外测定中,必须尽可能使叶室主体和 PAR 探头处于同等程度的 PAR 辐照之下,并增加抽样数目,以重复性来弥补 PAR“两处”实际大小的误差。

(2) A-PAR 曲线 在 A-PAR 曲线中,有3个重要参数 A_{max} : 最大光合效率; A_0 : 暗呼吸效率; ϕ : 在弱光下叶片光化学效率, A_{max} 、 A_0 、 ϕ 应该有实际测定的或前人的研究结果(如控制条件下)和为 A-PAR 曲线拟合的初始值,才能保证拟合出满意的曲线。在本文研究中, A_{max} 以所有观测日中同类叶的最大值代替,可以称之为自然光饱和。 ϕ 可以由遮光法或自然着生在弱光下的叶片的实际值而获得,一般而言效果较好, A_0 值为暗呼吸速率,也有测定结果。在夜晚,暗呼吸测定较为方便,但白天测定时,采用黑红布遮光法测定则并不容易,因为叶室本身是封闭式的,加上两层布的封闭,叶室环境变化很快,温度急剧升高,使呼吸测定产生很大偏差,这种偏差直接导致 A-PAR 曲线的形态差异,因为它是以截距形式出现在方程中的。

(3) 叶温 叶室温度的控制,主要是叶的蒸腾冷却和叶与环境的被动热交换。由于 LI-6200 叶室没有有效的温度控制,在一次较长的持续采样(如10个样品测定需至少20min)叶室温度的升高将是主要的问题。

而叶室温度探头为点状,测到的叶温是叶子背面的温度,同时,杉木叶片很小,如果稍微忽略一点,则感温探头根本就不合理接触叶片,此时 T_{leaf} 发生变化,结果经常是 $T_{\text{leaf}} \leq T_{\text{air}}$,尽管它并非不可克服,但在野外条件下没有其它辅助设备时,却成了不可克服的症结,这样,所有测定和计算的结果都在叶片的实际状况产生了差异。在许多情况下,全光测定下 $2 \sim 3^\circ\text{C}$ 的叶温升高是经常的,不利条件下,可达到 6°C ,这已不可接受。因此野外测定中,保持叶室冷却,在不使用时蔽荫及充分的蒸腾作用,都有助于缓解叶温增加,这一点十分重要。否则,光合作用与环境因子相互关系的讨论及以此为基础的计算将步入歧途。

测量系统的封闭特征会导致对冠层计算结果的偏低。通常的和进一步的检验与验证,可以用涡流相关探头对冠层 CO_2 通量进行精确的测量来进行^[2,3,6],但这一方法目前处于发展之中。进一步的研究可以考虑对杉木单叶的光合作用进行直接的生理生态学模拟^[2,7,6,10,13,16],然后将其扩展到冠层尺度。当然,这需要了解各种生理学过程如气孔行为、光合电子传输与酶反应过程等与生态因子如树木和土壤的水分应力、营养供给和光、温特性等的相互关系。同时,根据测量和模拟结果,利用能量平衡原理,还可容易地计算冠层蒸腾和水分利用效率等,对合理地模拟、预测和解释人工林产量形成具有重要作用。

参 考 文 献

- 1 YTKNH A N. 森林第一性生物生产力的研究方向. 石家琛译. 陆地生态译报, 1985, 3(1): 1~6
- 2 Kim J, Verma S B. Modeling canopy photosynthesis: scaling up from a leaf to canopy in a temperate grassland ecosystem. *Agric. For. Meteorol.*, 1991, 57: 186~208
- 3 Pearcy R W, Olle Bjorkman, et al. Carbon gain by plant in natural environments. *American Institute of Biological Science*, 1987, 1: 21~29
- 4 王正非, 朱劲伟, 朱廷曜等. 森林气象学. 北京: 中国林业出版社, 1985. 30~50
- 5 Ball J T. Calculations related to gas exchange. In: *Stomatal Function* (eds E. Zeiger, G. D. Farquhar and I. Cowan), Stanford University Press, 1987, 445~476
- 6 Cannell M G R. Physiological basis of wood production: a review. *Scand. J. For. Res.*, 1989, 4: 459~49
- 7 Farquhar G D, Caemmerer S, Berry A J. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Tree physiology*, 1980, 4: 180~192
- 8 Goudriaan J. *Corp micrometeorology, a simulation study*. Center for agricultural publishing and documentation, 1977. 10~21
- 9 Cowan I R. Stomatal behavior and environment. *Adv. Bot. Res.*, 1977, 4: 17~228
- 10 Farquhar G D, Wong C S. An empirical model of stomatal conductance. *Aust. J. Plant*, 1984, 11: 191~210
- 11 彭宁德, 弗里斯 FWT 等. 植物生长与作物生产的模拟. 北京: 科学出版社, 1982
- 12 蒙特思 J L. 植被与大气(1)……原理(卢其晓等译), 北京: 农业出版社, 1985
- 13 Norman J M. Scaling Processes between leaf and canopy levels. eds, Ehleringer J, Field C. In: *Scaling processes between leaf and landscape levels*. Academic Press, New York, USA., 1982
- 14 Warren W J. Stand structure and light penetration II. sunlit foliage area. *J. appl. Ecol.*, 1996, 1: 159~165
- 15 Wand Y P, Jarvis P G. Influence of crown structural properties in PAR absorption, photosynthesis, and transpiration in Sitka spruce: application of a model (Maestro). *Tree physiology*, 1990, 7: 297~316
- 16 姜志林, 叶镜中. 杉木树冠形态结构的初步研究. 南京林产工业学院学报, 1980, 14: 46~52
- 17 王丽丽. 不同密度杉木林内辐射与叶面积垂直分布对生长的影响. 林业科学研究, 1990, 3(6): 589~594
- 18 Luxmoore R J, King A W, Tharp M L. Approaches to scaling up physiologically based soil-plant models in space and time. *Tree physiology*, 1991, 9: 281~292