

744-753

第19卷第5期
1999年9月生态学报
ACTA ECOLOGICA SINICAVol. 19, No. 5
Sept., 1999

植物光合生产力与冠层蒸散模拟研究进展

于强¹, 谢贤群¹, 孙菽芬², 王天铎³, 陆佩玲⁴

Q948.112.1

(1. 中国科学院地理研究所禹城综合试验站, 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 100080; 3. 中国科学院上海植物生理研究所光合作用研究室, 上海 200032; 4. 北京林业大学森林资源与环境学院, 北京 100083)

摘要:植物的光合与蒸腾的模拟已经从经验模型发展到过程模型的时代。概括地论述叶片和冠层尺度上, 植物生理生态的基本过程。分析近年来几个有代表性的模型在模拟光合作用、蒸腾作用时, 对这些过程的参数化处理的方法。即在叶片水平上, 以 Farquhar 的叶片光合作用的生化模型, Ball-Berry 的气孔导度模型等为基础。冠层模型是在 Ross 辐射传输理论的基础上, 从叶片模型扩展而来。由于尺度扩展 (scaling up) 而带来生理与环境的相互作用的反馈机制的变化, 寻求在简化和机理的完善之间恰当的平衡, 是目前生理生态模拟研究的热点和难点。

关键词:光合作用; 蒸腾作用; 气孔导度; 模拟模型

Advances in simulation of plant photosynthetic productivity and canopy evapotranspiration

YU Qiang¹, XIE Xian-Qun¹, SUN Shu-Fen², WANG Tian-Duo³, LU Pei-Ling⁴ (1. Institute of Geography, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. Institute of Atmospheric Physics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080, China; 3. Shanghai Institute of Plant Physiology, Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032, China; 4. Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: From the beginning of the 90's, the simulation of plant physiological ecology came into a stage of process-based simulation from empirical methods. We generalize and evaluate the basic processes of physiological ecology at leaf and canopy level, and then analyze some famous models and their methods in simplifying and parameterizing. The leaf photosynthesis model is based on biochemical model and stomatal conductance model, such as Ball-Berry model. Canopy model is based on Ross's solar radiation transfer theory and ecological model scaled up from the leaf. Because of the change of feedback mechanisms between physiological processes and environment, search for the balance between simplicity for the convenience in usage and complexity in mechanisms is the focus in physiological ecology simulation in the future.

Key words: photosynthesis; transpiration; stomatal conductance; model

文章编号: 1000-0933(1999)05-0744-10 中图分类号: Q945.11 文献标识码: A

植被的光合生产力是推动和支撑整个生态系统的原初动力。冠层蒸散是与光合过程相伴随的植物体及土壤水分散失的过程。前者以生化过程为主, 后者以物理过程为主。模拟光合生产力及蒸散, 是评价全球和区域初级生产力 (primary productivity)、模拟作物生长、研究陆面过程与气候相互作用和预测生态环境变化等的重要手段, 对研究地球表层能量物质迁移、地球生物化学循环 (geobiochemical cycle) 等有重要意义, 由此它涉及生态、地理、农业和气候等学科和领域。本文着重评述近年来光合蒸腾模型的最新进展, 并展望未来的发展趋势。

1 时空尺度与研究目的

光合生产力与蒸散模型涉及生化、生理和物理等过程, 根据其研究目的、研究对象和时间尺度而有差

基金项目: 国家自然科学基金九五重大资助项目 (批准号: 49890330), 中国科学院重大资助项目 (批准号: KZ95T0401)

收稿日期: 1997-11-18; **修订日期:** 1998-05-10

别。光合过程的时间尺度,可从皮秒(10^{-12} s)至上百年。其空间尺度从分子水平到组织、器官、个体、群体一直到生态系统和生物圈尺度^[1-4]。对模型的分析首先要弄清其研究目的。

生理模型的意义有两方面:一是通过建立模型,确定生理过程与环境因子之间的数量关系,从机理上认识变化的机制,对于各种过程的机理予以理论的解释;二是模型用于预测区域的或未来的情况。对于有强烈反馈机制的系统,不可能用实验对比的方法,还有些条件是实验无法获得的。比如在大气 CO_2 浓度倍增时,大尺度的生态系统和气候系统的响应,只能用数学模拟的方法来探讨。

在 70 年代,关于第一性生产力的研究,主要应用经验模型,如 Thornthwaite 模型、Miami 模型等为其典型的代表^[5]。认为净光合生产力(NPP)是太阳辐射、气温、降水等气象要素($Q, T, R, \dots$)的函数。即

$$NPP = f(Q, T, R, \dots) \quad (1)$$

经过近二、三十年的发展,尤其是进入 90 年代,模型倾向于模拟系统的各种过程,如光合作用的生化过程、气体传输、辐射平衡的能量分配等^[6,7],因而其机理意义更明确,普适性更强。但与天文学、气象学相比,尚没有一个完整地描述其过程的基本方程组。因而这一领域的模型仍处于迅速发展的阶段。

本文着重讨论的是植物对环境的短期的生理响应。对于长期的变化,生态系统结构的变化和植物对环境的适应,表现为生理参数的改变。

2 叶片水平的生理过程模拟

自 70 年代以来,随着红外气体分析技术的发展,叶片的 CO_2 和水汽交换可直接测量,因而叶片水平的生理因子对环境因子的响应实验结果很多,推动了模型研究的发展。与其它尺度相比是较完善的。因而叶片水平可看作生理生态学研究的基本单元。其余较大尺度的模型是在叶片模型基础上扩展的^[8]。

对于叶片水平的光合与蒸腾来说,气孔是关键的控制因素。叶片上气孔的分布也是不均匀的,一般每平方毫米在几十到上百个。单位面积上的气孔导度为该区域所有单个气孔导度之和^[9]。

2.1 叶片上的基本生理和物理过程

环境因子对叶片生理过程的影响,大致包括以下几个方面^[10]:(1)能量传输过程 太阳辐射除为光合作用提供能源外,也是叶片热量平衡中的输入项。叶片接受到的太阳辐射能,以显热和潜热两种形式向大气输送。前者以热传导或湍流等方式进行,后者以蒸腾的方式进行。作为叶片能量平衡的结果的叶温影响光合系统中酶的活性,从而影响光合作用速率。叶温还决定气孔下腔的饱和水汽压,从而影响蒸腾以至于气孔导度。(2)物质交换过程 CO_2 通过气孔进入植物体,同时植物体内的水分通过气孔逸失于空气中。 CO_2 和水汽输送的通量取决于气孔导度、边界层导度以及气孔下腔与大气中的 CO_2 或水汽的浓度差。在这些过程中,光合作用、气孔导度和细胞间隙 CO_2 浓度之间有复杂的相互作用。(3)生理调节过程 光合作用是由太阳辐射、叶温和气孔下腔 CO_2 浓度等因子决定的。光合作用与气孔导度之间有相互作用。虽然气孔导度通过影响 CO_2 向叶绿体的输送而影响光合作用,光合作用也通过合成 ATP,推动保卫细胞中的离子的运移,而影响保卫细胞的含水量和水势,从而影响气孔导度。同时气孔导度影响蒸腾作用以及热量平衡。Cowan 认为^[11],植物对环境的适应使得水分利用效率达到最高。即气孔的开度对植物得到 CO_2 和失去水分的调节中符合最优控制的原则。

各环境因子在上述过程中有以下作用^[12]:(1)光照 光照的影响可以分为生理和能量两部分,作为原初反应的动力,推动光合生化反应;作为叶片能量的主要来源,决定叶温,从而影响叶的饱和水汽压。(2)温度 空气温度在一定程度上影响叶温水平,决定了光合作用的生化反应速度和饱和水汽压差。光合作用随温度的变化是一 Arrhenus 型的曲线。(3)湿度 空气的实际水汽压起直接作用。通过决定叶片与空气之间的饱和水汽压差,从而影响蒸腾和叶片失水、气孔张缩以至于影响 CO_2 和水汽的进出。(4)风 控制边界层导度改变叶面与环境的 CO_2 浓度和水汽压差,影响叶片的实际水汽和 CO_2 环境。(5) CO_2 浓度 通过影响叶肉细胞间隙的 CO_2 浓度,影响光合作用。因光合作用与气孔导度的相关,从而影响气孔导度,以至于蒸腾作用。

2.2 光合作用模型

虽然研究光合作用机理的模型很多,也很复杂^[13],但难于应用到生态学的研究。80 年代以来,植物生理模型的最重要的进展应是 Farquhar 等人提出的叶片光合作用的生化模型^[2]。它是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。也就是说叶绿体的光合速率分为受 Rubisco 活性限制的光合作用速率(J_c)和由 RuBP 再生速率限制的光合作用速率(J_r),它依赖于电子传递速率,主要由光量子通量密度(PFD)和叶肉细胞 CO_2 浓度(C_i)决定。这种模型的特点是参数较少而且可以通过气体交换的测定得到。其中有 4 个基本方程式^[14]:

$$A = (1 - \Gamma_s / C_i) \min\{J_c, J_r\} - Rd \quad (2)$$

其中 Γ_s 是无光呼吸时的 CO_2 补偿点, C_i 是细胞间隙的 CO_2 浓度。 Rd 为光呼吸。

$$J_c = C_i V_{rmax} / [C_i + K_c (1 + O / K_o)] \quad (3)$$

其中 V_{rmax} , K_c 和 K_o 分别是最大 RuBP 羧化速率和两个米氏常数。还有:

$$J_r = J / (4.5 + 10.5 \Gamma_s / C_i) \quad (4)$$

其中 J 是下面方程的解:

$$\theta J^2 - (aI + J_{max})J + aIJ_{max} = 0 \quad (5)$$

其中 θ 是非直角双曲线的凸率(convexity), a 是量子效率, J_{max} 是光饱和时的潜在电子传递速率。

光合作用对温度的依赖于 J_{max} , V_{rmax} 是温度的 Arrhenus 型的函数,如可以写作:

$$V_{rmax} = V_{rmax0} \{1 + \exp[-(a - bT_i)/(RT_i)]\}^{-1} \quad (6)$$

而 K_c , K_o , R_d 等则是温度的 Q_{10} 函数,如:

$$K = K_{25} Q_{10} (T_i - 25) / 10 \quad (7)$$

K_{25} 是 K 在参考温度(25℃)时的值。

Collatz^[6], Leuning^[7]对这个模型进行了修改。可见,光合作用的生化模型是将光合作用速率表达为叶肉细胞间隙 CO_2 浓度 C_i 、光量子通量密度(PFD)和温度(T_i)的函数。它将 C_i 作为已知的量,而不包括气孔的调节作用。因此它必须与气孔导度模型和气体传输模型结合。

2.3 气孔导度模型

气孔是水汽和 CO_2 进出的门户。光合作用的下降大致可以归纳为气孔因素和非气孔因素,即气孔关闭造成的 CO_2 供应不畅和叶绿体光合效率下降(如光抑制, photoinhibition)两种情况。其中气孔因素是气孔随蒸腾需求的增加而收缩引起的导度下降,它起到限制光合的作用。但是气孔导度的下降同时也限制蒸腾作用以使叶片水分不过分丧失;另一方面,气孔开放也受气孔下腔中 CO_2 浓度(C_i)的影响,而 C_i 则取决于光合固定 CO_2 的速率和大气 CO_2 通过气孔进入气孔下腔的速率的相对关系。这几个因素之间的交互作用形成复杂的关系。

2.4 模型的种类

气孔模型按性质可分为机理模型和经验模型,按模拟的时间过程可分为动态模型和稳态模型。机理模型主要用于研究生理过程对单因子的生理响应,如 Cowan^[15]研究的气孔振荡(oscillation)与叶片水势的关系、光合系统对环境 CO_2 浓度的响应^[16],也有综合性的研究^[17]。其优点是理论性强,机理性明确。缺点是参数复杂,不易获得,过程太细,不实用。机理模型一般是动态模型,也有稳态。从动态的变化可以分析出作用机制。经验模型基本上是稳态模型。

气孔是发育完善的植物器官。目前气孔行为的生理机制仍不完全清楚。在缺乏对机理的描述时,经验或半经验模型常常用于描述气孔对环境因子和生理因子的响应^[6]。

Jarvis^[18]提出一个阶乘型的经验模型。即:

$$g_s = g_{sm} f(PFD) f(T_i) f(\psi) \dots \quad (8)$$

其中 f 函数表示气孔导度随各个单因子变化的订正值,在 0~1 之间变化。这种模型的形式直观,曾在植物蒸腾的模拟中有着广泛的应用。但它的缺点是机理意义不明确,考虑的因子越多,参数的确定越困难。近年来多在一些方法的比较中使用。

Ball 等^[1]提出了一个半经验模型。认为气孔导度是叶面相对湿度(h_s)、 CO_2 浓度(C_s)和光合速率(An)的函数,在植物体水分不亏缺的条件下,有:

$$g_s = g_n - a_1 An h_s / C_s \quad (9)$$

当光照趋于 0 时的气孔导度接近于 0。 a_1 是系数, h_s 和 C_s 分别是叶面上空气的相对湿度和 CO_2 浓度。以下称式(9)为 Ball-Berry 模型。该模型源自一些实验结果,即当 C_s 不变时,气孔导度随叶面相对湿度的增加而增加,气孔导度与光合速率呈线性关系;气孔导度随叶面 CO_2 浓度的增加而下降。当周围 CO_2 增加时,因 A_n 对 CO_2 的增加呈米氏响应, C_s 则呈线性的增加,故计算的气孔导度将降低。式(9)的形式简单,很快就被广泛应用于各种模型中。如单叶尺度模型^[6,19~21],冠层尺度模型^[22],区域尺度模型^[23]和一些全球气候模型^[24,25]。

但 Ball-Berry 模型并不是气孔模型的最完善的形式。在 Ball-Berry 气孔模型中,用相对湿度而不用饱和差(VPD)来表达气孔响应大气湿润程度的函数。由于气孔响应失水而收缩,失水速率与饱和差而不是与叶面相对湿度成正比^[26,27]。而 Mott & Parkhurst^[28]则指出,气孔开度(及它所决定的导度)与实际失水速率(即蒸腾速率)的关系比与饱和差的关系更密切。由于蒸腾速率 E_s 和饱和水汽压差 VPD 有密切关系($E_s = g_{s0} \text{VPD}$),Leuning^[7]使用 VPD 取代 h_s 修正了 Ball-Berry 模型。即:

$$g_s = g_{s0} + (a_1 A) / (C_s - \Gamma) (1 + \text{VPD} / \text{VPD}_0) \quad (10)$$

其中 Γ 为 CO_2 补偿点($\mu\text{mol/mol}$);VPD 是叶面空气的饱和水汽压差。可以看出,气孔导度对 VPD 的响应呈双曲线型。

式(9,10)并不是气孔导度的显式方程。若以环境因子为自变量,式中的光合作用和 VPD 都是未知数。 A_n 的增加通过降低 C_s 而加大 g_s , C_s 是通过加大 C_s 而降低 g_s , g_s 对 C_s 又有反馈作用。因而必须结合叶绿体的光合反应模型(以下称光合作用模型)和水汽、 CO_2 的传输模型以及热量平衡模型才能求解。这也反映出植物的生理过程是相互联系、相互制约的特点。以数学模型来表现时,是一联立的方程组。为此 Leuning (1990)提出解光合作用子模型和气孔导度子模型的耦联方程组的思路。Collatz 等(1991)求解了光合-气孔导度耦合模型,模拟了边界层导度对光合作用和气孔导度的日变化的影响。

在 Ball-Berry 模型,光合作用与气孔导度的关系中,边界层导度的差异不起作用。而实际上边界层导度较大幅度的变化会改变它们的关系。因而他们的模型不能直接用来研究边界层导度有变化时的情况。于强和王天铎^[28]通过引入叶片的气体交换方程,将边界层因子纳入模型,建立一个由光合作用、蒸腾作用、气孔导度等子模型组成的完整的生理模型。图 1 是用该模型模拟的生理因子随叶片温度的变化。

3 冠层水平的生理生态模型

3.1 冠层的基本生理和物理过程

3.1.1 物质能量传输 物质(CO_2 , H_2O , CH_4 , N_2O)通过湍流进行植物(土壤)-大气间的交换。这个过程发生在冠层内及其上方。将冠层和大气分成若干层次,在气体通过这些层次时,受到空气对物质交换的阻力。常用电学类比的方法,将大气阻力、边界层阻力和气孔阻力并联或串联起来,以便分析整体的冠层阻力。物质的交换同时也伴随能量的交换。

3.1.2 辐射传输 植物群体中的辐射状况,取决于以下因子^[29]:①入射太阳辐射,包括直接辐射和散射辐射,直接辐射以光斑的形式存在。光斑的边缘由于日盘而产生半影。②植物群丛光学性质,吸收率、反射率、透射率随叶片结构、叶龄、光谱成分、入射角度等变化。③地面光学性质,反射率与土壤性质、干湿程度、光谱等。④群丛结构,决定于冠层结构、植株在地面上的分布、叶片在植株空间的分布、叶片大小和方位。

太阳辐射在冠层中呈负指数规律衰减。长波辐射在冠层中的分布则较复杂,它有大气、土壤和植物 3 种来源,因而与大气和冠层的温度对比等有关。

3.1.3 环境因子和生理参数的空间分布 (1)气温,在植被活动面上,白天辐射平衡较大,温度较高,晚上辐射冷却,温度较低。(2)湿度,白天活动面上,叶片密集,湿度较大。晚上由于温度低可以是湿度较低。(3)风,在零平面位移以上,风随高度增加大致呈对数增加(中性条件)。在冠层内部风速较紊乱。总的趋势是越近地面或叶片越多,风速越低。

3.2 模型问题

3.2.1 冠层的光合作用模型 光合作用模型分为大叶模型和多层模型。(1)大叶模型是将冠层看作一个伸展的叶片^[30],因此叶片水平的模型直接移植到冠层。大叶模型的理论根据,正如叶片模型也是从叶绿体

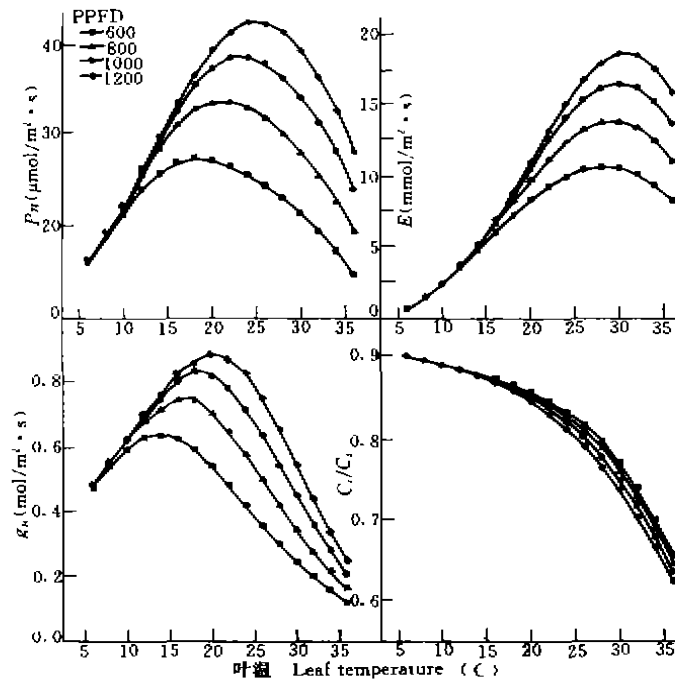


图1 用光合作用-蒸腾作用-气孔导度的耦合模型模拟的生理因子随叶温的变化

Fig. 1 Simulation of physiological responses to leaf temperature by a combined photosynthesis-transpiration-stomatal conductance model

和原生质体等的生化过程的尺度扩展 (scaling up), 冠层模型也类似地从叶片基础上的扩展。

光合作用模型应包含在机理的完整性与简洁性之间的协调。机理意义强的模型, 大量参数的值, 往往不易获得; 而简化的经验模型常缺乏预报的能力, 不太适于从叶片到冠层的尺度扩展。大叶模型的主要问题是在简化和机理的完善之间寻求恰当的平衡。

Amthor^[31] 提出一个较完整的植被光合作用的大叶模型。它包括两个重要的因子是 C_i (以对应叶片模型中的 C_i), 以及冠层吸收的太阳光合有效辐射 (PPFD)。但 C_i 只是一个抽象的量, 假设在冠层中是均匀的, 不象 C_i 有明确的意义。它包含了光合作用对几个环境因子的响应。如光照、气温、湿度、风速、 CO_2 浓度、土壤水势等。它所考虑的过程包括: ①呼吸作用 (respiration, R_m) 是光照、温度、 C_i 、叶片含氮量等的函数。②光合作用与光呼吸 (photosynthesis and photorespiration) ③光合系统中的 Rubisco 能力、Triose-P 能力; ④传输导度, 包括大气的导度 (风速和摩擦速率的函数) 和冠层的导度, 以下式表示:

$$g_c = g_{s, \text{root}} (g_{s, \text{min}} LAI + k_{\text{stoma}} P_s \Omega_g / C_i) \quad (11)$$

其中 $g_{s, \text{root}}$ 是与土壤水分含量有关的经验因子; $g_{s, \text{min}}$ 是单叶的最小气孔导度; LAI 是叶面积指数; k_{stoma} 是经验参数; P_s 是总光合速率; Ω_g 是无量纲的叶片水热函数。⑤能量平衡与冠层温度, 包括, 辐射平衡、热量平衡、感热交换和潜热交换等。⑥ CO_2 通量和稳态的冠层 CO_2 分压 (C_c)。

这个模型的特点是有完整的理论框架, 但子模型往往是采用经验性很强的参数化方案。生理因子往往是它的几个作用因子的连乘的函数。比如上面的冠层导度的模型。

在大叶模型中, 常常假定冠层导度 (g_c), 可以简单地用各层 (i) 气孔导度 (g_i) 之和表示。即:

$$g_c = \sum_{i=1}^{n-1} (g_i L_i) \quad (12)$$

其中 L_i 是第 i 层的叶面积指数。这种假定所有叶子对于特定的通量有同样的作用, 不能考虑叶片表面驱动因子随叶片不同而变化。为获得在某种尺度上的平均导度 (或有效导度), 必须首先确定该平均方案具有保

守恒。上式作为一个简单的平均方案,它对于某一个通量是保守的,但同时对其他通量却不是保守的。McNaughton^[32]指出冠层对 CO_2 和水汽的导度不象在叶片上那样成固定的比例,而有不同的形式。水汽通量的导度可以表达为:

$$(g_e)_E = \sum_i \left(a_i g_{a,i} \frac{1}{1 + \epsilon + G_i} \right) / \sum_i \left(\frac{a_i Q_{n,i}}{\langle Q_n \rangle} \frac{G_i}{1 + \epsilon + G_i} \right)$$

对 CO_2 的导度为:

$$(g_e)_E = \sum_i (a_i g_{a,i})$$

其中 Q_n 是空间平均的净辐射; a_i 是 i 层的面积比; $G_i = g_{a,i}/g_{e,i}$ 为每层空气动力学导度与冠层导度之比。 ϵ 是潜热与显热的比例系数。

(2) 多层模型 植被的能量和物质的传输必须通过冠层,对于高大的植物,层次的意义更加重要。多层模型关注植物和环境的垂直结构,冠层(包括叶片和空气)划分为水平的若干层次^[30,34~36],逐层计算各层的通量,并累加成冠层水平的量。有些复杂的模型,考虑叶片与该层空气的反馈作用。多层模型传统上使用梯度扩散方法,来计算物质扩散和廓线。但这种方法发现不适用于冠层内及其上方。一个明显的问题是它不能解释物质的逆梯度输送的现象,有人用 Lagrange 方法试图解决这一问题。

多层模型常将受光的叶片和被遮阴的叶片分开考虑。因为平均考虑会过高估计群体的光合速率。生理特征的参数常随冠层的深度变化,比如叶氮含量随深度增加而呈负指数下降,从而光合能力随之下降。多层模型还要分别考虑太阳辐射和红外辐射,因为两者的衰减规律不同。太阳直接辐射在冠层中的衰减决定于太阳的位置和冠层的结构,其下降最快。散射辐射在下部除了来自天空的漫射光外,还有一部分是植株对太阳光的漫射辐射(diffus radiation),因此其下降较慢。辐射传输模型一般是以 Ross^[3]的辐射理论为基础的。对于给定的冠层结构,直射光的消光系数计算方法如下。

假定植物群丛由随机排列的叶片组成,且随方位的分布是均匀的,第 i 层水平面太阳直射辐照度为:

$$S_d(i) = S_0 \exp[-K_i L_{A(i-1)}] \quad (13)$$

式中 $L_{A(i-1)}$ 是第 $i-1$ 层的叶面积深度。在叶层中直射光消光系数 K_i 取决于叶层的几何结构和太阳高度角 h 、方位角 A :

$$K_i = G/\sin h \quad (14)$$

其中

$$G = \int_0^{\pi/2} A(\alpha, h) g(\alpha) \sin(\alpha) d\alpha \quad (15)$$

式中的 $A(\alpha, h)$ 为:

$$A(\alpha, h) = \begin{cases} \cos \alpha \sin h & \alpha \leq h \\ \cos \alpha \sin h + \arcsin(\tan \alpha \coth) + 2 \sin h \sin \alpha (1 - \tan^2 \alpha \cot^2 h)^{1/2} / \pi & \alpha > h \end{cases} \quad (16)$$

$g(\alpha)$ 为叶层倾角分布函数,是倾角 α 的叶层面积与群丛内叶层总面积的比值,且满足:

$$\int_0^{\pi/2} g(\alpha) \sin(\alpha) d\alpha = 1 \quad (17)$$

于强和王天铎以上述模型为基础,提出了一个对冠层结构有高分辨率的模型^[36],研究了直立株型在受光上的光合优势。

许多模型中,没有或不需要这么细致的考虑,多把植物的叶片看成是随机分布的。因而 G 的计算就可以相当简化。Leuning^[37]提出的时空积分模型,用来研究从叶片到冠层的扩展(scaling up)。它的关键处理在于:①区别阴叶与阳叶的辐射量的差异;②使用耦合的光合气孔模型;③求解叶片的能量平衡方程;④包含叶温对光合及气孔的影响;⑤引入冠层氮含量以及光合能力的指数衰减廓线;⑥使用简便有效的冠层五点 Gaussian 积分方法,计算冠层通量。

还有的提出考虑由日盘在叶片上形成的半影区(penumbra)。在自然条件下,叶片上的光斑是随湍流和太阳位置变化的。叶片在太阳光突然跃升和减弱时的动态响应过程,在机理上已有很多研究,但尚未应用

于模型。这种响应的时间尺度较小。

用田间资料检验多层模型在理论上可行,但在操作上困难。可以容易地得到冠层的通量,不易得到每层的通量。在多层模型中,当模拟值与测量值比较时,层与层之间的误差抵消不容被忽视。但无论如何,多层模型在冠层机理的研究中是一个重要的工具。

3.2.2 冠层蒸散模型 冠层蒸散模型也可分为大叶模型和多层模型^[36]。大叶模型将冠层和土壤看成一层或二层系统,引入冠层阻力和/或土壤阻力的概念。如 Penman-Monteith 方法^[39];Deardorff 方法^[40];及 Shuttleworth 和 Wallace 方法^[41]。

多层模型把植物各层的生理响应予以详细的处理,因此又称为模拟模型。如 SPAM(soil-plant-atmosphere model)^[42]和 CANWHT^[43]。CANWHT 包括以下考虑:光合呼吸模型为 Farquhar 光合作用的生理生化模型;气孔导度模型为 Ball-Berry 的半经验半理论模型;辐射传输模型为 Norman^[44]的随机空间和球面叶角分布模型;湍流输送模型为 Larangian 随机流动(random walk)模型^[44];还有表面能量平衡模型等。

目前很难严格区分植物的光合作用模型和蒸腾作用模型。因为两者是相互依赖的,如同 CANWHT 之类的模型,可同时解出光合蒸腾作用速率和气孔导度等。实际上它是光合作用与蒸腾作用的耦合模型。

4 几种应用模型的评述

上面分析的一些模型,多用于研究植物与环境相互作用的机理与过程。在农学、林学、气象等的具体领域,都有其特有的应用模型。以下做简要的评述,但由于模型很多不能全面地列举。

4.1 作物生长模拟模型

光合作用、蒸腾作用模型是作物生长模型的重要组成部分。除此之外,还包括作物发育阶段模型、叶面积指数模型、干物质分配模型等。较有代表性的模型有美国 CERES(作物环境资源综合系统)模型、荷兰 BACROS 模型、ARIDCROP 模型等,目前已达数百种之多。

作物生长模型可分为两种类型,其目的为:(1)鼓励增进对作物生理与环境的相互作用机理的认识。它的机理意义较强;(2)为农户提供一个正确的管理咨询,或为决策者提供正确的预测,它的经验性较强。

作物生长模拟的基本原则:(1)遵循生长过程的基本规律。在 SPAC 系统中,分析作物与环境的特征,生长模拟必须按照这种基本特征,建立生长与环境的数学关系。例如限制因子定律,因子的拮抗性、协同性等。(2)保持模拟生长过程的时间和空间数量尺度的一致性。作物生长有 5 个基本环境因子,即光照、温度、水分、养分和二氧化碳。作物生长的过程可分为若干部分,即气象部分、土壤部分、生物物理部分和生物部分。作物生长则为这些复杂过程的组合。

对在宏观水平上描述的一些过程,都是比较简单的,例如气象部分和土壤部分的模型所模拟的能量与物质的交换过程(农田的辐射、二氧化碳和水热状况)。

生物部分和生物物理部分所涉及的过程大多数是极复杂的微观过程。而用于分析计算的一些必要的参数,常常是未知的,并且很难测定(如 CO_2 同化时的各种阻力:气孔阻力、叶肉阻力、羧化酶阻力,呼吸系数和生长函数等)。

这些模型中哪些过程应包括进去,哪些应予忽略,是在模拟中保持时空尺度量级一致的问题。在目前的研究水平下,模拟的时间步长多为 1d,最短为 1h。若再缩短积分步长,所带来的精确度可能为其它过程的计算误差所抹煞。

Monteith^[45]对作物生长模拟,提出“平衡”或“匹配”的观点。即(1)观测与模拟的平衡;(2)模拟因子之间的平衡;(3)复杂性 with 简洁性之间的平衡。

生理模型的研究方法应该是理论分析(模型)与实验验证相结合。模型的分辨能力应大体上与观测资料的精细程度相匹配。

4.2 森林冠层光合作用模型

作物生长模型一般是模拟 1 年生作物的生长,森林生态系统的发展模型的时间尺度则有数十年至上百年。其中有两个较有影响的光合作用模型:(1)MAESTRO 是一个单体林冠的排列模型^[46],它处理每一个树冠和入射辐射的直射与漫射光,以及红外辐射。用坐标表示所有树的位置,树冠的形状厚度大小。总

叶面积、叶的方位由叶面积分布密度函数表示。MAESTRO 以小时为步长,空间尺度能分辨一点的辐射吸收和树上一叶的光合蒸腾。叶的物理和生理特性随树冠中的位置和叶龄而改变。模型分别计算直射和漫射光。(2)BIOMASS 是相对简单的日平均模型^[47],使用常规的气象资料,需要较少的参数。它模拟树冠的净光合作用、生物产量和森林水分利用与天气、营养、树冠结构和土壤物理条件等的关系。植物群体由一个随机的空间排列的树冠表示,叶层分成 3 个水平的层次。

4.3 植物下垫面上的陆面过程模型

陆面参数化模型(land surface parameterization, LSPs)的设计,为大气环流模型(GCMs)提供陆面的辐射通量、动量通量、水汽通量和显热通量的计算。大气与陆面过程相互作用的复杂性,导致了数值模式的发展。但哪种模型是最理想地应用于大尺度的气候模型,仍是一个需要解决的问题。总之,人们希望模型包含控制陆面的许多物理和生理的过程,它从土壤特性到植物生理和微气象。然而增加计算方案中的物理学,需要对某些参数的更详细的知识。目前的挑战是试图发展一个既准确描述陆面过程的影响,又足够简便以应用于区域模式或全球模式。

现有的陆面过程模型中 SiB 模型(simple biosphere model)和 BATS 模型具有代表性。它们的特点是在考虑植物的生理过程的同时,注重生理过程与物理过程的联系,以便从中得出若干能量通量或动量通量。因此它需要的植物的参数为:叶面积指数、植被覆盖度、叶角分布函数、叶片光学特性、土壤光学特性、叶片生理特性、根的生理与形态特征、土壤物理特性等。为了简化和便于计算,多数模型是用大叶模型。计算水汽通量是 Penman-Monteith 方程。因而引出冠层阻力(r_c)的参数化问题。所以迫切需要将最新发展的生理生态模型应用到陆面过程模型中去。

5 问题与展望

5.1 生理生态模型存在的主要问题和研究方向

(1)在叶片水平上,模拟水分对生理过程的影响,处理得过于简单,甚至不包括水分的影响。因为 Ball-Berry 模型是以水分供给不是限制因子为前提的。而在自然条件下,多数植物在生长期内有相当长的时间生活在缺水的环境中。因而叶片生理模型的下一个重要进展将是扩充模型,使之包括土壤或叶片水势。

(2)在冠层水平上,现有模型侧重模拟植物对环境的响应,而忽视模拟植物对环境的适应。换句话说,就是不能模拟植物遇到环境变化尤其是逆境时调整自身状态以适应环境的现象。比如①光合系统在较强光照下,量子效率下降(α),出现光抑制;随着光照时间的增加,还会出现羧化能力(V_{max})的下降。这种响应是自然条件下,光合作用在中午出现降低(光合“午睡”)的原因之一。它是普遍存在的。②在植物处于土壤干旱或贫瘠时,优先将光合产物分配给根系,而改变了冠根比,从而加强了根的吸水或吸肥能力和蒸腾与光合以至于能量平衡。所以在干旱地区,植物根系发达,根冠比较大。这种差别非常明显。

这种适应表现在模型上是模型参数随环境条件而改变。生理过程与物理过程的这种差别,也反映在生理模型与模拟物理过程的模型之间的差别上。由于生理过程与物理过程的区别,生理模型也需要不同于物理模型。如果模型不具备模拟植物对环境适应的能力,就无法准确模拟生态系统在环境变化时的响应。

5.2 学科的差别与融合

植物生理生态模型研究植物与环境相互作用,包含生化生理过程及物理过程,主要涉及植物生理学、土壤物理学、微气象学等领域。学科发展水平存在着不平衡。人类对物理过程的认识已较成熟,如大气边界层理论已建立一套完整的偏微分方程组。土壤的水热传输也符合一些动力学方程。相比之下,生理过程的机理复杂,在目前人类对生命现象认识的水平下,植物生理模型的经验性往往较强。现有的生理模型都是在一定理论框架基础上的简化。因此在生理生态模型中,尚没有一个完全被接受的、适合各种生态类型的模型。如作物生长模型有数百种之多。这就使得生态模型具有显著的区域性。由于某些生理过程的不明确和模型的简化,模型在全球范围的普适性需要得到检验,以便发现问题和进一步改进。所以在我国这样一个有独特气候类型和丰富生态类型的区域,发展我国主要作物、草原、森林的生产力模型,是一个迫切的任务。它将在植物生产力分析、气候与生态系统相互作用等研究中发挥作用。

参考文献:

- [1] 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* ed. 1. Biggins, Martinus Nijhoff Publishers, Netherlands. 1987. 221~224.
- [2] Farquhar GD, von Caemmerer S & Berry JA. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 1980, **149**: 78~90.
- [3] Ross J. *The Radiation Regime and Architecture of Plant Stands*. Dr W. Junk Publishers, The Hague, Netherlands, 1981.
- [4] Jarvis P G. Scaling processes and problems. *Plant, Cell and Environment*, 1995, **18**: 1079~1089.
- [5] Leith H 主编. 生物圈的第一性生产力. 北京: 科学出版社, 1987.
- [6] Collatz G J, Ball J T, Griwet C, et al. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: A model that includes a laminar boundary layer. *Agr For Meteorol.*, 1991, **54**: 107~136.
- [7] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants. *Plant Cell Environment*, 1995, **18**: 339~355.
- [8] Norman J M. Scaling processes between leaf and canopy levels. In: Ehleringer JR and Field CB eds. *Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe*, Academic Press, San Diego, 1993. 41~76.
- [9] Jarvis P J, McNaughton K G. Stomatal control of transpiration, scaling up from leaf to region. In: *Advances in Ecological Research*, Vol 15, Academic Press, London, 1986.
- [10] 于强, 王天铎. C₃ 植物光合作用日变化的模拟. *大气科学*, 1998, **22**(6): 865~880.
- [11] Cowan I R. Stomatal behavior and environment. *Adv Bot Res*, 1977, **4**: 117~228.
- [12] 于强, 王天铎. Physiological responses of C₃ plant leaf to environmental factors based on combined photosynthesis, transpiration and stomatal conductance model. *植物学报*, 1998, **40**(8): 740~754.
- [13] Thornley, JHM, Johnson, IR. *Plant and Crop Modelling*. Oxford University Press, 1990.
- [14] Wang Y-P, McMurtrie R E and Landsberg J J. Modelling canopy photosynthesis productivity. In: *Crop Photosynthesis: Spatial and Temporal Determinants*. Baker, N. R. and Thomas, H. eds. 1992, Elsevier Science Publishers B. V., 43~67.
- [15] Cowan I R. Oscillations in stomatal conductance and plant functioning associated with stomatal conductance: observations and a model. *Planta*, 1972, **106**: 185~219.
- [16] Upadhyaya S K, Rand R H and Cooke J R. A mathematical model of the effects of CO₂ on stomatal dynamics. *J. Theor. Biol.*, 1983, **101**: 415~440.
- [17] 傅伟, 王天铎. 一个气孔响应环境因子的机理模型. *植物生理学报*, 1994, **20**: 277~284.
- [18] Jarvis P J. The interpretation of the variations in water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 1976, **273**: 593~610.
- [19] Harley P C, Thomas R B, Renolds J F, et al. Modeling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant Cell Environment*, 1992, **15**: 217~282.
- [20] Tenhunen JD, Sala Serra A, Dougherty RL, et al. Factors influencing carbon fixation and water use by Mediterranean sclerophyll shrubs during summer drought. *Oecologia*, 1990, **63**: 338~342.
- [21] Leuning R. Modeling stomatal behavior and photosynthesis of *Eucalyptus grandis*. *Aust J Plant Physiol*, 1990, **17**: 159~175.
- [22] Hatton TJ, Walker J, Dawes WR, et al. Simulations of hydroecological responses to elevated CO₂ at the catchment scale. *Aust J Bot*, 1992, **40**: 679~696.
- [23] McMurtrie R E, Leuning R, Thompson W A, et al. A model of canopy photosynthesis and water use incorporating a mechanistic formulation of leaf CO₂ exchange. *Forest Ecol Manag.* 1992, **52**: 261~278.
- [24] Sellers P J, Berry J A, Collatz G J, et al. Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration. I. A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sensing Environ.* 1992, **42**: 187~216.
- [25] Sellers PJ. A revised land surface parameterization (SiB2) for atmospheric GCMs. Part I: Model formulation. *J. Climate*, 1996, **9**: 676~705.
- [26] Sheriff DW. Epidermal transpiration and stomatal responses to humidity: some hypotheses explored. *Plant Cell*

- Environ.* 1984, **7**:669~677.
- [27] Aphalo P J & Jarvis P G. Do stomata respond to relative humidity? *Plant Cell Environ.* 1991, **14**:127~132.
- [28] Mott K A & Parkhurst D F. Stomatal responses to humidity in air and helox. *Plant Cell Environ.* 1991, **14**:509~515.
- [29] Thom A S. Momentum mass and heat exchange of plant communities. In: *Vegetation and the Atmosphere*. Chapter 3. Vol. 1 ed. J. L. Monteith. Academic Press, London. 57~109.
- [30] Caldwell M M, Meister H-P, Tenhunen J D, et al. Canopy structure, light microclimate and leaf gas exchange of *Quercus coccifera* L. in a Portuguese macchia; Measurements in different canopy layers and simulations with a canopy model. 1986, *Trees*, **1**:25~41.
- [31] Amthor J S. Scaling CO₂-photosynthesis relationships from the leaf to the canopy. *Photosynthesis Research*, 1994, **39**:321~350.
- [32] McNaughton K G. Effective stomatal and boundary-layer resistances of heterogeneous surfaces. *Plant, Cell and Environment*, 1994, **17**:1061~1068.
- [33] Duncan W G, Loomis R S, Williams W A, et al. A model for simulating photosynthesis in plant communities. *Hilgardia*, 1967, **38**:181~205.
- [34] Norman J M. Modeling the complete crop canopy. In: Barfield B. J., Gerber, J. F. eds, *Modification of the Aerial Environment of Plants*. American Society of Agricultural Engineers, St. Joseph, 1978. 249~277.
- [35] Baldocchi D D. Scaling water vapor and carbon dioxide exchange from leaves to a canopy; Rules and tools. In: Ehleringer JR and Field CB eds. *Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe*. Academic Press, San Diego, 1993. 77~114.
- [36] 于 强, 王天铎. 玉米冠层结构与光合作用的数学模型研究 I. 模型与验证. 作物学报, 1998, **24**(1):7~15.
- [37] Leuning R, Kelliher F M, De Pury, et al. Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration; scaling from leaves to canopies. *Plant, Cell and Environ.* 1995, **18**:1183~1200.
- [38] Shuttleworth W J. Evaporation model in hydrology. Land Surface Evaporation; Measurement and Parameterization. T. J. Schmugge and J.-C. Andre, Eds, Springer-Verlag, 1991. 93~120.
- [39] Deardorff J W. Efficient prediction of ground surface temperature and moisture with inclusion of a layer of vegetation. *J. Geophys. Res.* 1978, **83**:1889~1903.
- [40] Shuttleworth W J, Wallace J S. Evaporation from sparse crops—a energy combination theory. *Quart. J. Roy. Meteor. Soc.* 1985, **111**:839~855.
- [41] Sinclair T R, Murphey C E and Knoerr K R. Development and evaluation of simplified models simulating canopy photosynthesis and transpiration. *J. Appl. Ecol.* 1976, **13**:813.
- [42] Baldocchi D D. A lagrangian random walk model for simulating water vapor, CO₂, and sensible heat flux densities and scalar profiles over and within a soybean canopy. *Bound.-Layer Meteor.* 1992, **61**:113~144.
- [43] Thomson D J. Criteria for the selection of stochastic models of particle trajectories in turbulent flow. *J. Fluid Mech.* 1987, **180**:529~556.
- [44] Monteith J L. The Quest for Balance in Crop Modeling. *Agron. J.* 1996, **88**:695~697.
- [45] Wang Y-P and Jarvis P G. Description and validation of an array model-MAESTRO. *Agric For Meteorol.* 1990, **51**:257~280.
- [46] Wang Y-P, McMurtrie R E and Landsberg J J. Modelling canopy photosynthetic productivity. In: *Crop Photosynthesis: Spatial and Temporal Determinants*. N. R. Baker and H. Thomas eds. Elsevier Science Publishers B. V. 1992, 43~67.