

DOI: 10.5846/stxb201902220324

高冠龙,冯起,刘贤德,李伟.三种经验模型模拟荒漠河岸桉柳叶片气孔导度.生态学报,2020,40(10):3486-3494.

Gao G L, Feng Q, Liu X D, Li W. Simulating the leaf stomatal conductance of the desert riparian *Tamarix ramosissima* Ledeb. based on three empirical models. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(10): 3486-3494.

三种经验模型模拟荒漠河岸桉柳叶片气孔导度

高冠龙^{1,2,3,*}, 冯 起³, 刘贤德⁴, 李 伟¹

1 山西大学, 太原 030006

2 陕西省土地整治重点实验室, 西安 710064

3 中国科学院西北生态环境资源研究院, 兰州 730000

4 甘肃省祁连山水源涵养林研究院, 张掖 734000

摘要:植物叶片气孔是控制水分和 CO₂ 出入的通道, 是植物水分蒸腾和气体交换的门户。植物叶片气孔导度地准确模拟, 对于植物蒸腾作用地有效模拟以及植物与大气间能量和质量平衡的研究至关重要。基于黑河下游阿拉善群落水热平衡综合观测场实际观测数据, 采用 LI-COR 6400 光合作用测定系统, 对荒漠河岸桉柳叶片气孔导度进行观测, 分析晴朗天气条件下气孔导度日变化特征, 同时, 结合微气象及植物生理相关数据, 运用学术界 3 种最常用的(半)经验模型对桉柳叶片气孔导度进行模拟, 结果表明: (1) 桉柳叶片气孔导度日变化大致呈先升高后降低的趋势。上午随着太阳辐射逐渐增强, 气温逐渐升高, 气孔导度值逐渐升高, 蒸腾速率也逐渐增大, 在 10:00—12:00 时间段内达到最大值。绝大部分观测日内 12:00 前后气孔导度呈现出一定的波动, 原因在于温度过高致使叶片气孔关闭。随后, 太阳辐射减弱, 气温逐渐降低, 空气中相对湿度增加, 桉柳叶片内外水汽压差减小, 气孔导度减小导致蒸腾速率下降。(2) 通过 3 种最常用的(半)经验模型(Jarvis、Ball-Woodrow-Berry(BWB)和 Ball-Berry-Leuning(BBL))模拟气孔导度的结果可以看出, Jarvis 模型的修正效率系数(0.775、0.891)、修正一致系数(0.887、0.945)和决定系数(0.590、0.645)在 3 个模型中均是最高或次最高的, 说明其模拟精度最高。(3) BWB 模型与 BBL 模型的模拟精度相近, 说明水汽压差、大气湿度与气孔导度的密切程度相近, 没有明显的区别。

关键词:气孔导度; 蒸散发; 荒漠河岸林; 桉柳

Simulating the leaf stomatal conductance of the desert riparian *Tamarix ramosissima* Ledeb. based on three empirical models

GAO Guanlong^{1,2,3,*}, FENG Qi³, LIU Xiande⁴, LI Wei¹

1 College of Environment and Resource, Shanxi University, Taiyuan 030006, China

2 Shaanxi Key Laboratory of Land Consolidation, Chang'an University, Xi'an 710064, China

3 Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

4 Academy of Water Resources Conservation Forests in Qilian Mountains of Gansu Province, Zhangye 734000, China

Abstract: Stomata are accesses of moisture and CO₂ and gateways for evaporation and gas exchange. Estimating leaf stomatal conductance (g_s) is pivotal for the further estimation of transpiration rates as well as the energy and mass balances between the air and plants. Based on the data collected from the Alxa Comprehensive Observation Field of the Community Hydrothermal Balance in the lower reach of the Heihe River, we measured the g_s of *Tamarix ramosissima* and analyzed diurnal variations under clear weather conditions using a LI-6400 portable photosynthesis system. Meanwhile, by combining micro-meteorological and physiological data, we modeled the g_s of *T. ramosissima* based on the three most commonly used

基金项目:中国博士后科学基金资助项目(2018M643769); 山西省应用基础研究面上青年基金项目(201801D221286); 陕西省土地整治重点实验室开放基金项目(2018-JC13); 中央高校基本科研业务费(自然科学类)资助项目(300102279505)

收稿日期:2019-02-22; **网络出版日期:**2020-04-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gaoguanlong@sxu.edu.cn

empirical models. The results showed that: (1) the diurnal variations of the g_s of *T. ramosissima* first increased and then decreased. With the gradual enhancement of solar radiation in the morning, the temperature and the transpiration rate gradually increased, and g_s increased accordingly, peaking between 10:00 and 12:00 h. On most observational days, g_s fluctuated to a certain extent around 12:00 h, and this was due to the high temperatures that caused the stoma to close. Afterwards, solar radiation weakened, air temperature decreased, the relative humidity in the air increased, the water vapor pressure inside and outside the leaves decreased, and g_s decreased, which led to a decrease in the transpiration rate. (2) We modeled g_s using three commonly used (semi-) empirical models (Jarvis; Ball-Woodrow-Berry, BWB; and Ball-Berry-Leuning, BBL), and we concluded that the Jarvis model always gives the most reliable performance with a modified coefficient of efficiency (E_1), modified index of agreement (d_1), and determination coefficient (R^2) at values of 0.775 and 0.891, 0.887 and 0.945, and 0.590 and 0.645 in 2015 and 2016, respectively. (3) The accuracy between the BWB and BBL models was similar, indicating that there was no obvious difference between vapor pressure and relative humidity that influenced g_s .

Key Words: stomatal conductance; evapotranspiration; desert riparian forest; *Tamarix ramosissima*

气孔是高等植物与大气进行水汽交换的主要通道^[1],影响着蒸腾和光合等生理机能,随所处的环境状况而时刻发生着变化,在植物中起平衡调节作用^[2]。气孔的运动状况一定程度就反应了植物体内的代谢情况,气孔的灵敏度也是植物的一个重要抗旱特征^[3]。气孔导度表征了气孔的开放程度,是衡量植物和大气间水分、能量及 CO₂平衡和循环的重要指标^[4]。在实际研究过程中,气孔导度的观测消耗的人力物力非常大,人为进行连续测定是不现实的。在对气孔的环境响应机理认识不足时,模拟成为最有效和适宜的工具而受到广泛关注。目前,学者们广泛采用的估算气孔导度对环境因子响应的模型主要为经验、半经验模型,包括 Jarvis 模型、Ball-Woodrow-Berry (BWB) 模型和 Ball-Berry-Leuning (BBL) 模型。其中:Jarvis 模型是经验模型,BWB 和 BBL 模型是考虑了植物生理活动影响的半经验模型。Jarvis、BWB 和 BBL 模型的优缺点见表 1。

表 1 Jarvis、BWB 和 BBL 模型的优缺点
Table 1 Advantages and disadvantages of Jarvis, BWB and BBL models

模型名称 Models	优点 Advantages	缺点 Disadvantages
Jarvis 模型 Jarvis model	形式简单、灵活,无论考虑多少环境因子,均可以建立多元非线性函数关系,被广泛应用于农田蒸散、陆面过程和生物地球化学循环中	假设各环境因子独立地作用于植物气孔,忽视了各环境因素间的相互作用,模型中的参数没有明确的生理学意义。随着品种和地域的变化,确定各参数值的复杂性随着参数数目的增加而增加,且随着模拟时段的延长,模型的估算精度会降低
BWB 模型 BWB model	在很大程度上描述了气孔的开闭机理,形式简单,对样本的数量要求较低。基于植物生理学特征,可以给出环境 CO ₂ 浓度和叶片相对湿度对气孔导度的影响,也能描述气孔运动所导致的光合作用变化对气孔产生的生理反馈	旨在描述气孔导度与光合速率的关系,模型中环境因子单一,没有表达多个环境因子与气孔导度的关系。在叶面 CO ₂ 浓度不变时,BWB 模型只给出了植物的气孔导度与净光合速率之间的线性关系,而要描述植物的气孔导度对光强的响应曲线并计算最大气孔导度与对应的饱和光强,就必须耦合植物光合作用光响应模型

BWB: Ball-Woodrow-Berry; BBL: Ball-Berry-Leuning

在黑河下游发育着一条沿河流而生长的狭长的荒漠河岸怪柳林生态系统。怪柳是长期适应干旱区内陆河流域环境的产物^[5],是干旱区内陆河流域河流廊道植被类型的主体,在生态结构、功能及植被景观格局中占主导地位^[6]。怪柳不仅能维持荒漠地区生态系统的安全,还能保护干旱区植被的生物多样性^[7-8]。怪柳的生存与生长发育主要依赖地下水,然而,由于降水稀少,水资源短缺,怪柳林植被稀疏,生态环境脆弱。水分是影响干旱区荒漠河岸怪柳林生长与衰败的最为关键的生态因子,而气孔是控制水分出入植物叶片的通道,是植物与外界进行水气交换的门户^[9]。因此,荒漠河岸怪柳林植物叶片气孔导度观测与模拟研究,对于了解

极端干旱条件下怪柳的抗旱机理、提高水资源利用效率具有重要意义。

目前,学者们关于怪柳气孔导度的研究,主要集中在怪柳的环境适应机制^[10-11]及其与环境因子的相互关系^[12-13]方面,而对于数值模拟方面的研究较为少见。因此,本文基于实际观测资料,运用 Jarvis、BWB 和 BBL 模型分别对怪柳叶片气孔导度进行模拟,通过对比分析找到适宜模型,旨在为额济纳绿洲荒漠河岸怪柳林与大气间的通量估算研究提供科学依据。

1 研究区概况

试验地位于黑河下游额济纳绿洲,大致范围介于 99°03'—100°00'E,40°30'—42°30'W,属阿拉善台地的一部分,是黑河末端的大型冲积扇,东为巴丹吉林沙漠,西为马鬃山山地,北到中蒙边界,南到黑河下游上端的鼎新绿洲,绿洲面积 3.12×104 km²。由西南部剥蚀低山残丘、中东部冲积平原、湖盆洼地与南部巴丹吉林沙漠等组成,海拔在 850—1100 m,总地形向东北倾斜;属极端大陆性气候,该地区年均降水量不足 40 mm,最少降水量为 7.0 mm;蒸发量高达 2500—4000 mm,空气相对湿度不足 35%;年均气温 8.6℃,年均风速 4.4 m/s,全年 8 级以上大风日数平均 54 d,属极端干旱区。

试验于阿拉善荒漠生态水文试验研究站西北方向约 200 m 处的群落水热平衡综合观测场内进行,42°02'00.07" N,101°02'59.41" E,面积为 50 m×50 m。盖度约为 55%,平均高度 1.9 m,平均冠幅 226 cm×232 cm,平均地径为 2.0 cm。

2 研究方法

2.1 试验设计

试验于 2015 和 2016 年怪柳主要生长季内进行,在试验样地内选择标准的怪柳灌丛 2 株,每株样树上选取生长状况良好且无病虫害的成熟叶片 9 片作为重复,采用美国 Li-COR 公司生产的 LI-6400 便携式光合作用测定系统(LI-COR, Lincoln, USA)测定怪柳叶片气孔导度(g_s , mol H₂O m⁻² s⁻¹),同时测定的参数还包括:净光合速率(A , mol m⁻² s⁻¹)、蒸腾速率(T_r , mol m⁻² s⁻¹)、大气中 CO₂ 浓度(C_a , mol/mol)、光合有效辐射(PAR, mol m⁻² s⁻¹)、气温(T_a , °C)、叶面大气相对湿度(h_s , %)和水汽压亏缺(VPD, KPa)等。观测时间为每天的 8:00—19:00,每隔 1 h 测定 1 次怪柳叶片气体交换特性,不同月份根据日出、日落的具体情况对观测时间做相应微调。由于怪柳的叶片形状不规则,测定时将其尽量平铺于仪器叶室之内,避免相互遮挡光线。试验结束后,将所观测的同化枝或叶剪下,利用扫描仪扫描后再用分析软件 Delta-T Scan(Technique, Cambridge, UK)计算其实际叶面积,对应算出各项生理参数的真实数值。

2.2 气孔导度模型介绍

Jarvis 模型^[14]综合考虑了 PAR、VPD、 T_a 和 C_a 对植物叶片气孔导度的影响,其表达式如下:

$$g_s = g_p(\text{PAR}) g_D(\text{VPD}) g_T(T_a) g_c(C_a) \quad (1)$$

式中, $g_p(\text{PAR})$ 、 $g_D(\text{VPD})$ 、 $g_T(T_a)$ 、 $g_c(C_a)$ 分别表示光合有效辐射、叶片与冠层内空气之间的饱和水汽压差、大气温度、大气中 CO₂ 浓度对气孔导度的响应函数。在以往的研究中,国内外学者关于单一因子对气孔导度的响应模型给出了不同的表达式:

$$g_{p1}(\text{PAR}) = a_1 + a_2 \text{PAR} \quad (2)$$

$$g_{p2}(\text{PAR}) = \frac{a_1 \text{PAR}}{a_2 + \text{PAR}} \quad (3)$$

$$g_{p3}(\text{PAR}) = \frac{(a_1 + a_2 \text{PAR} / a_3)}{1 + \text{PAR} / a_3} \quad (4)$$

$$g_{D1}(D) = 1 - b_1(D) \quad (5)$$

$$g_{D2}(D) = \frac{1}{1 + b_1(D)} \quad (6)$$

$$g_{D3}(D) = \frac{1 - b_1(D)}{1 + b_2(D)} \quad (7)$$

$$g_T(T_a) = c_1 + c_2 T_a + c_3 T_a^2 \quad (8)$$

$$g_C(C_a) = 1 - d_1 C_a \quad (9)$$

BWB 模型^[15]假设 g_s 和 A 之间呈线性关系,在很大程度上描述了气孔的开闭机理,计算公式如下:

$$g_s = m \frac{A h_s}{C_s} + g_0 \quad (10)$$

式中, h_s 为叶面空气相对湿度,%; C_s 为叶表面 CO_2 浓度, mol/mol ; m 和 g_0 为待定参数。

Leuning 等对 BWB 模型进行了改进,提出了 BBL 模型^[16],其实质仍是 BWB 模型,计算公式如下:

$$g_s = m \frac{A}{(C_a - \Gamma)(1 + \text{VPD}/D_0)} + g_0 \quad (11)$$

式中, Γ 为 CO_2 补偿点, $\mu\text{mol/mol}$; D_0 为待定参数。

2.3 模型模拟精度的评定指标

通过对比实测叶片气孔导度与各模型模拟的气孔导度结果,进而可确定各模型的模拟精度。本文引用 Legates 和 McCabe^[17]研究中所选用的 3 个数据指标来评定模型的模拟精度:修正效率系数(E_1)、修正一致系数(d_1)和平均绝对误差(MAE)。各系数计算公式为:

$$E_1 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^N |O_i - M_i|}{\sum_{i=1}^N |O_i - \bar{O}_i|} \quad (12)$$

$$d_1 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^N |O_i - M_i|}{\sum_{i=1}^N (|O_i - \bar{O}_i| + |M_i - \bar{O}_i|)} \quad (13)$$

$$\text{MAE} = \frac{\sum_{i=1}^N |O_i - M_i|}{N} \quad (14)$$

式中, O_i 为实测叶片气孔导度, $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$; M_i 为模拟气孔导度, $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$; $\bar{O}_i$ 为实测平均气孔导度, $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$; N 为样本总数。如果 R^2 、 E_1 和 d_1 的值较大而 MAE 的值较小,且斜率接近于 1,则该模型模拟精度高。

3 结果与分析

3.1 荒漠河岸怪柳林叶片气孔导度

在 2015 和 2016 年怪柳主要生长季内,每月选择 5—7 天测定怪柳叶片气体交换特性数据,其中,每月选择 1 天晴朗天气条件下的数据以分析怪柳叶片气孔导度日变化,见图 1。

由图 1 可以看出,怪柳叶片气孔导度日变化大致呈先升高后降低的趋势。上午随着太阳辐射逐渐增强,气温逐渐升高,气孔导度值逐渐升高,蒸腾速率也逐渐增大,在 10:00—12:00 时间段内达到最大值。绝大部分观测日内中午 12:00 前后气孔导度呈现出一定的波动,原因在于温度过高致使叶片气孔关闭(图 2)。从图 2 可以看出,在 2015 和 2016 年观测日内,中午时分的最高气温大多在 35°C 以上(个别观测日内最高气温甚至超过 40°C)。随后,太阳辐射减弱,气温逐渐降低,空气中相对湿度增加,怪柳叶片内外水汽压差减小,气孔导度减小导致蒸腾速率下降。

3.2 荒漠河岸怪柳林叶片气孔导度模拟

3.2.1 Jarvis、BWB 和 BBL 模型表达式确定

由 Jarvis 模型中各单一因子对气孔导度的响应模型可以看出,不同因子的计算公式组合而成的 Jarvis 模

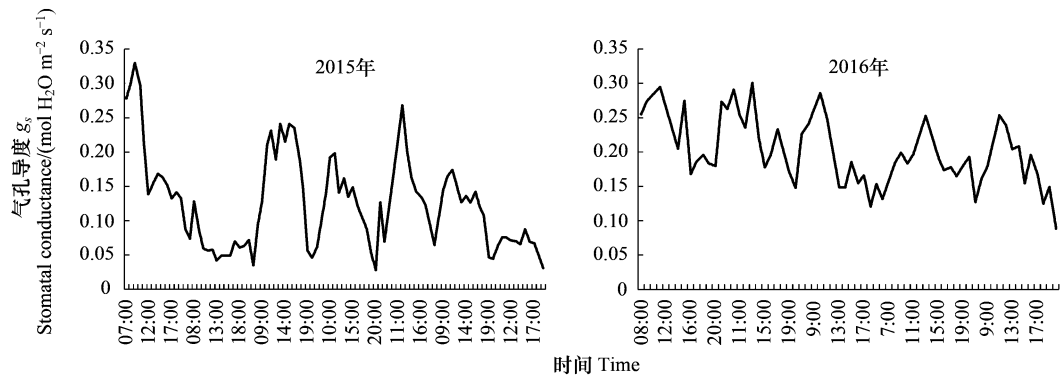


图1 2015 和 2016 年柽柳主要生长季内叶片气孔导度日变化

Fig.1 Diurnal variations of leaf stomatal conductance during the main growing seasons of *Tamarix ramosissima* in 2015 and 2016, respectively

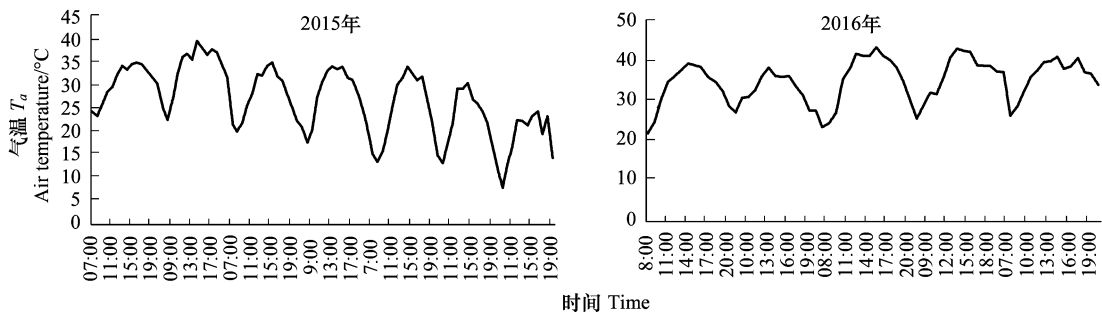


图2 2015 和 2016 年观测日内气温日变化

Fig.2 Diurnal variations of air temperature in observational days in 2015 and 2016, respectively

型的表达式有 9 种形式。本文基于实测叶片气孔导度数据,对 Jarvis 模型不同表达式的决定系数进行对比分析,以确定最优的叶片气孔导度模型表达式。此外,基于 SPSS 17.0 软件对各模型中包含的参数进行拟合,进而确定 Jarvis、BWB 和 BBL 模型表达式,具体结果见表 2 和表 3。

表 2 2015 和 2016 年用于模拟柽柳叶片气孔导度的 Jarvis 模型表达式确定

Table 2 Determination of the Jarvis model expressions for estimating stomatal conductance of *Tamarix ramosissima* in 2015 and 2016, respectively

年份 Year	表达式 Expressions	R^2	年份 Year	表达式 Expressions	R^2
2015	$g_{p1}(\text{PAR}) g_{D1}(D) g_T(T_a) g_C C_a$	—	2016	$g_{p1}(\text{PAR}) g_{D1}(D) g_T(T_a) g_C C_a$	—
	$g_{p1}(\text{PAR}) g_{D2}(D) g_T(T_a) g_C C_a$	—		$g_{p1}(\text{PAR}) g_{D2}(D) g_T(T_a) g_C C_a$	0.516
	$g_{p1}(\text{PAR}) g_{D3}(D) g_T(T_a) g_C C_a$	—		$g_{p1}(\text{PAR}) g_{D3}(D) g_T(T_a) g_C C_a^*$	0.645 *
	$g_{p2}(\text{PAR}) g_{D1}(D) g_T(T_a) g_C C_a$	0.432		$g_{p2}(\text{PAR}) g_{D1}(D) g_T(T_a) g_C C_a$	0.532
	$g_{p2}(\text{PAR}) g_{D2}(D) g_T(T_a) g_C C_a$	0.574		$g_{p2}(\text{PAR}) g_{D2}(D) g_T(T_a) g_C C_a$	0.417
	$g_{p2}(\text{PAR}) g_{D3}(D) g_T(T_a) g_C C_a$	0.513		$g_{p2}(\text{PAR}) g_{D3}(D) g_T(T_a) g_C C_a$	0.551
	$g_{p3}(\text{PAR}) g_{D1}(D) g_T(T_a) g_C C_a$	0.138		$g_{p3}(\text{PAR}) g_{D1}(D) g_T(T_a) g_C C_a$	0.353
	$g_{p3}(\text{PAR}) g_{D2}(D) g_T(T_a) g_C C_a$	0.220		$g_{p3}(\text{PAR}) g_{D2}(D) g_T(T_a) g_C C_a$	0.446
	$g_{p3}(\text{PAR}) g_{D3}(D) g_T(T_a) g_C C_a^*$	0.590 *		$g_{p3}(\text{PAR}) g_{D3}(D) g_T(T_a) g_C C_a$	0.437

* 表示该表达式对应的决定系数最高,为最优 Jarvis 叶片气孔导度模型

表 3 Jarvis、BWB 和 BBL 模型的表达式
Table 3 The expressions of the Jarvis, BWB and BBL models

年份 Year	模型 Model	表达式 Expressions	R^2
2015	Jarvis	$g_s = \frac{0.08 + 0.595 \times \text{PAR}/326.7}{1 + \text{PAR}/326.97} \times \frac{1 - 0.146 \times D}{1 + 0.644 \times D} \times (1.55 \times 10^{-6} \times T_a - 6.446 \times 10^{-7} \times T_a^2) \times (1 - 6.225 \times C_a)^*$	0.590 *
	BWB	$g_s = 0.082 \times \frac{A \times h_s}{C_a} + 0.074$	0.556
	BBL	$g_s = \frac{4.713 \times A}{(C_a - 37.33)(1 - D/53.612)} + 0.058$	0.603 *
2016	Jarvis	$g_s = \frac{-5.683 \times 10^{-7} - 2.809 \times 10^{-6} \times \text{PAR}/2013.925}{1 + \text{PAR}/2013.925} \times (1 - 0.15 \times D) \times (307.355 - 14.073 \times T_a + 0.222 \times T_a^2) \times (1 - 10.304 \times C_a)^*$	0.645 *
	BWB	$g_s = 0.039 \times \frac{A \times h_s}{C_a} + 0.155$	0.414
	BBL	$g_s = \frac{2.356 \times A}{(C_a - 37.33)(1 + D/14.479)} + 0.151$	0.400

* 表示该模型对应的决定系数最高,为最优叶片气孔导度模型

基于最优 Jarvis 叶片气孔导度模型表达式,结合其他实测气象、生理参数便可模拟计算桉柳叶片气孔导度。

3.2.2 气孔导度模型精度对比

2015 和 2016 年桉柳主要生长季内实测气孔导度与 Jarvis、BWB 和 BBL 模型模拟气孔导度对比见图 3、4 和表 4。可以看出,2015 和 2016 年桉柳主要生长季内, Jarvis 模型其修正效率系数(0.775、0.891)、修正一致系数(0.887、0.945)和决定系数(0.590、0.645)均基本高于 BWB 模型(修正效率系数(0.752、0.849)、修正一致系数(0.876、0.925)和决定系数(0.556、0.414))和 BBL 模型(修正效率系数(0.733、0.844)、修正一致系数(0.852、0.922)和决定系数(0.603、0.400))各系数值,而 Jarvis 模型平均绝对误差(0.028、0.022)小于 BWB

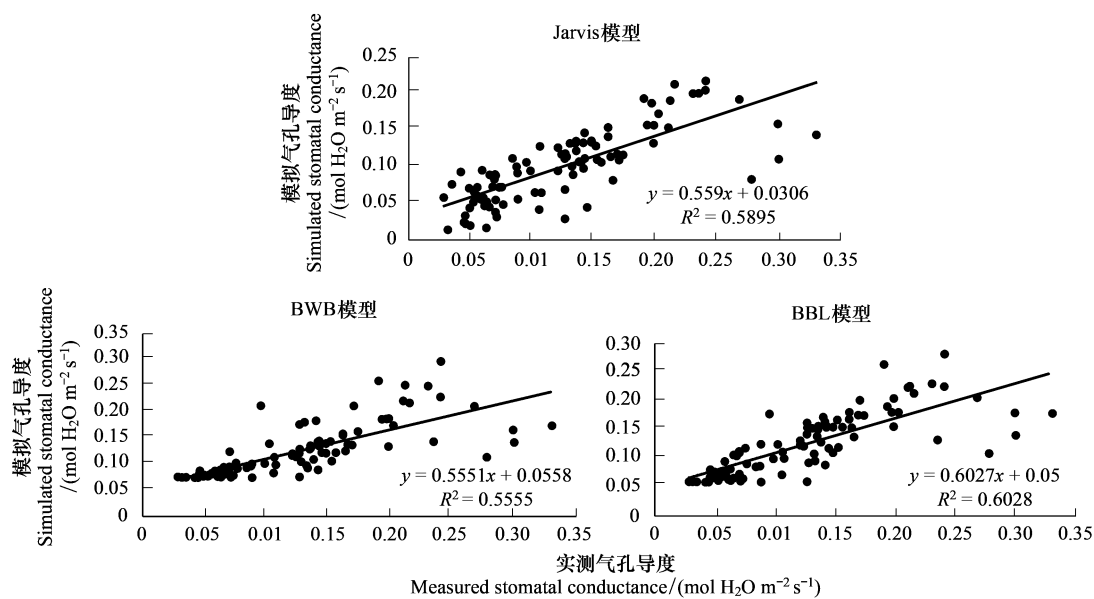


图 3 2015 年桉柳主要生长季内实测气孔导度与模拟气孔导度对比

Fig.3 Comparison between the measured and simulated stomatal conductance during the main growing season of *Tamarix ramosissima* in 2015

(0.031、0.030) 和 BBL 模型(0.033、0.031),说明 Jarvis 模型的模拟效果更好。

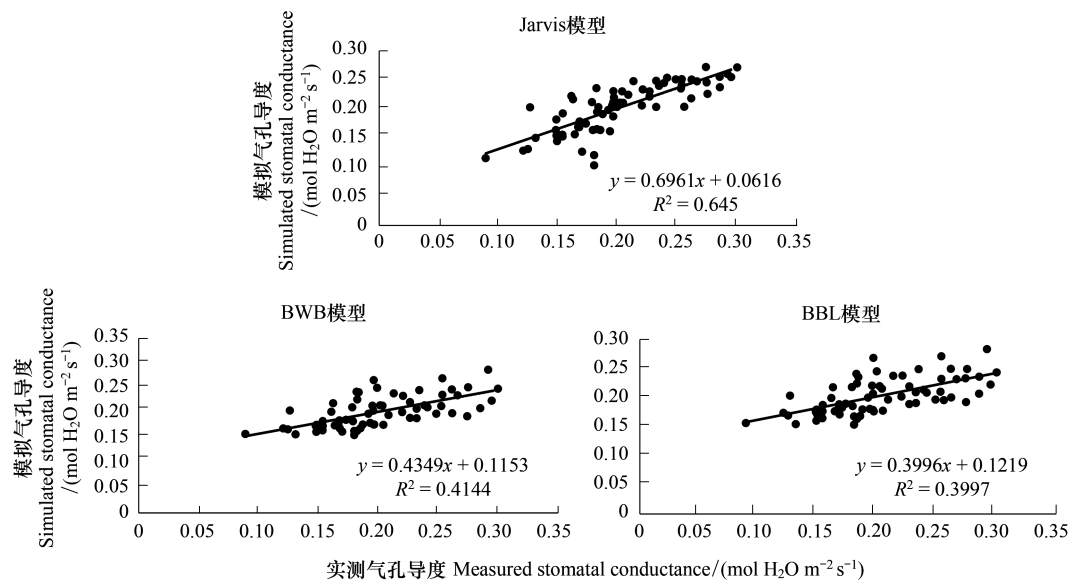


图4 2016 年柽柳主要生长季内实测气孔导度与模拟气孔导度对比

Fig.4 Comparison between the measured and simulated stomatal conductance during the main growing season of *Tamarix ramosissima* in 2016

表4 2015 和 2016 年柽柳主要生长季 Jarvis、BWB 和 BBL 模型模拟精度对比

Table 4 Comparison of accuracies among the Jarvis, BWB and BBL models during the main growing season of *Tamarix ramosissima* in 2015 and 2016, respectively

模型 Model	修正效率系数 E_1 /mm Modified coefficient of efficiency	修正一致性系数 d_1 /mm Modified index of agreement	平均绝对误差 MAE/mm Mean absolute error
Jarvis 模型 Jarvis model (2015) *	0.775	0.887	0.028
BWB 模型 BWB model (2015)	0.752	0.876	0.031
BBL 模型 BBL model (2015)	0.733	0.852	0.033
Jarvis 模型 Jarvis model (2016) *	0.891	0.945	0.022
BWB 模型 BWB model (2016)	0.849	0.925	0.030
BBL 模型 BBL model (2016)	0.844	0.922	0.031

* 表示该模型为最优叶片气孔导度模型

4 讨论

气孔导度的开放程度直接影响植物的蒸腾速率和光合作用^[18],在控制水分平衡中起关键作用^[19]。本文基于黑河下游阿拉善群落水热平衡综合观测场实际观测数据,采用 LI-COR 6400 光合作用测定系统,对荒漠河岸柽柳叶片气孔导度进行观测,分析晴朗天气条件下气孔导度日变化特征,结果显示柽柳叶片气孔导度日变化大致呈先升高后降低的趋势。上午随着太阳辐射的逐渐增强,气温逐渐升高,气孔导度值逐渐升高,蒸腾速率也逐渐增大,在 10:00—12:00 的时间段内达到最大值。绝大部分观测日内中午 12:00 前后气孔导度呈现出一定的波动,原因在于温度过高致使叶片气孔关闭,这与司建华等^[20]对极端干旱区荒漠河岸胡杨、张利平等^[21]对半荒漠地区花棒气孔导度日变化研究结果一致。对于植物叶片气孔导度发生周期性波动的原因,大多学者认为这是一种自然现象^[21-24],主要作用在于调整 CO₂吸收与水分散失之间的矛盾,从而提高水分利用效率,避免温度过高导致过度的水分散失。随后,太阳辐射减弱,气温逐渐降低,空气中相对湿度增加,柽柳叶片内外水汽压差减小,气孔导度减小导致蒸腾速率下降。

目前关于气孔导度的模拟研究,主要采用的是(半)经验模型。其中,Jarvis 模型仅需要考虑特定环境因子对气孔行为的影响便可模拟植物叶片气孔导度,近年来在不同尺度的气孔导度模拟研究中应用广泛^[25-32]。本文研究结果显示,在荒漠干旱地区 Jarvis 模型比其他经验模型的模拟精度高,王海珍等^[33]对塔里木河流域灰胡杨叶片气孔导度模拟、高冠龙等^[34]对黑河下游胡杨叶片气孔导度模拟研究均得出了相同的结论,认为 Jarvis 模型在极端干旱荒漠区具有更好的适用性。然而,从表 2 可以看出,Jarvis 模型的不同表达式间模拟精度存在明显差异,这一点与朱仲元等^[35]对天然杨树不同生育期叶片气孔导度模拟(R^2 介于 0.635—0.992 之间)、罗紫东等^[36]对桂花树叶片气孔导度模拟研究结论一致。因此,Jarvis 模型在实际应用时应对其表达式进行有效确定,遴选出模拟精度最高的表达式。Jarvis 模型为完全的经验模型,在其他植被与气候条件下的叶片气孔导度模拟方面的适用性还有待进一步验证。BWB 模型和 BBL 模型结构相似,区别在于 BBL 模型指出水汽压差与气孔导度的关系比大气湿度更密切,因而在模型中用参数 D 代替了 h_s 。本研究中,用于评定 BWB 模型和 BBL 模型的各数据指标的值都较为接近(表 4),说明 BWB 模型的模拟精度与 BBL 模型相近。因此,用参数 D 代替 h_s 并没有明显提高模型的模拟精度。Van Wijk 等^[37]对花旗松叶片气孔导度的模拟结果也得出,用 D 代替 h_s 模拟叶片气孔导度并不适用。

植物叶片气孔导度受辐射、温度和水汽压亏缺等环境因子影响^[38],木质部汁液中的脱落酸和叶片水势均参与植株水平的气孔控制,且对不同物种的作用不同^[39]。在对气孔的环境响应机理认识不足时,模型模拟成为最有效和适宜的工具^[40]。此外,叶片气孔导度模拟对于气孔导度的尺度提升、生态系统建模和大尺度生态系统模型应用均具有重要意义。

5 结论

本文基于黑河下游阿拉善群落水热平衡综合观测场实际观测数据,采用 LI-COR 6400 光合作用测定系统,对荒漠河岸怪柳叶片气孔导度进行观测,分析晴朗天气条件下气孔导度日变化特征,同时,结合微气象及植物生理相关数据,运用学术界 3 种最常用的(半)经验模型对怪柳叶片气孔导度进行模拟。得到的主要结论如下:

(1) 怪柳叶片气孔导度日变化大致呈先升高后降低的趋势。上午随着太阳辐射的逐渐增强,气温逐渐升高,蒸腾速率逐渐增大,气孔导度值也逐渐升高,在 10:00—12:00 的时间段内达到最大值。随后,太阳辐射减弱,气温逐渐降低,空气中相对湿度增加,怪柳叶片内外水汽压差减小,气孔导度减小导致蒸腾速率下降;

(2) 在 3 种最常用的(半)经验模型中,Jarvis 模型模拟荒漠河岸怪柳叶片的气孔导度精度最高;

(3) BWB 模型与 BBL 模型的模拟精度相近,说明水汽压差、大气湿度与气孔导度的密切程度相近,没有明显的区别。

参考文献(References):

- [1] 刘英,雷少刚,程林森,程伟,卞正富. 采煤塌陷影响下土壤含水量变化对柠条气孔导度、蒸腾与光合作用速率的影响. 生态学报, 2018, 38(9): 3069-3077.
- [2] 董树亭,胡昌浩,周关印. 玉米叶片气孔导度、蒸腾和光合特性研究. 玉米科学, 1993, 1(2): 41-44.
- [3] 张守仁,高荣孚. 白杨派新无性系气孔生理生态特性的研究. 生态学报, 1998, 18(4): 358-363.
- [4] 高冠龙,张小由,常宗强,鱼腾飞,赵虹. 植物气孔导度的环境响应模拟及其尺度扩展. 生态学报, 2016, 36(6): 1491-1500.
- [5] 陈亚宁,李卫红,周洪华,陈亚鹏,郝兴明,付爱红,马建新. 黑河下游荒漠河岸林植物水分传输观测试验研究. 北京师范大学学报:自然科学版, 2016, 52(3): 271-276.
- [6] 付爱红,陈亚宁,李卫红. 中国黑河下游荒漠河岸林植物群落水分利用策略研究. 中国科学:地球科学, 2014, 44(4): 693-705.
- [7] 刘钟龄,朱宗元,郝敦元. 黑河流域地域系统的下游绿洲带资源—环境安全. 自然资源学报, 2002, 17(3): 286-293.
- [8] 赵良菊,肖洪浪,程国栋,宋耀选,赵亮,李彩芝,杨秋. 黑河下游河岸林植物水分来源初步研究. 地球学报, 2008, 29(6): 708-718.
- [9] 成雪峰,张风云,柴守玺. 春小麦对不同灌水处理的气孔反应及其影响因子. 应用生态学报, 2010, 21(1): 36-40.
- [10] 庄丽,陈亚宁. 塔里木河下游干旱胁迫条件下怪柳生理代谢的响应. 科学通报, 2006, 51(4): 442-447.

- [11] 刘冰, 赵文智. 荒漠绿洲过渡带柽柳和泡泡刺光合作用及水分代谢的生态适应性. 中国沙漠, 2009, 29(1): 101-107.
- [12] 邓雄, 李小明, 张希明, 叶万辉, Foezki A, Runge M. 多枝柽柳气体交换特性研究. 生态学报, 2003, 23(1): 180-187.
- [13] 常宗强, 冯起, 张秀凤, 苏永红, 司建华, 席海洋, 曹生奎. CO₂浓度升高对极端干旱区多枝柽柳叶片水分利用效率的影响. 干旱区地理, 2011, 34(3): 499-504.
- [14] Jarvis P G. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 1976, 273(927): 593-610.
- [15] 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//Biggins J, ed. Progress in Photosynthesis Research. Dordrecht: Springer, 1987: 221-224.
- [16] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants. Plant, Cell & Environment, 1995, 18(4): 339-355.
- [17] Legates D R, McCabe Jr J. Evaluating the use of "goodness-of-fit" measures in hydrologic and hydroclimatic model validation. Water Resources Research, 1999, 35(1): 233-241.
- [18] 苏文华, 张光飞. 土壤温度与气温对紫花雪山报春光合作用和蒸腾作用的影响. 西北植物学报, 2002, 22(4): 824-830.
- [19] Lambers H, Chapin III F S, Pons T L. 植物生理生态学. 张国平, 周伟军, 译. 杭州: 浙江大学出版社, 2005: 17-18.
- [20] 司建华, 常宗强, 苏永红, 席海洋, 冯起. 胡杨叶片气孔导度特征及其对环境因子的响应. 西北植物学报, 2008, 28(1): 125-130.
- [21] 张利平, 滕元文, 王新平, 黄子琛, 刘新民. 沙生植物花棒气孔导度的周期波动. 兰州大学学报: 自然科学版, 1996, 31(4): 128-131.
- [22] Levy Y, Kaufmann M R. Cycling of leaf conductance in citrus exposed to natural and controlled environments. Canadian Journal of Botany, 1976, 54(19): 2215-2218.
- [23] Cowan I R. Oscillations in stomatal conductance and plant functioning associated with stomatal conductance: observations and a model. Planta, 1972, 106(3): 185-219.
- [24] Cowan I R, Farquhar G D. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. Symposia of the Society for Experimental Biology, 1977, 31: 471-505.
- [25] Collatz G J, Ball J T, Grievet C, Berry J A. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. Agricultural and Forest Meteorology, 1991, 54(2/4): 107-136.
- [26] Courault D, Lagouarde J P, Aloui B. Evaporation for maritime catchment combining a meteorological model with vegetation information and airborne surface temperatures. Agricultural and Forest Meteorology, 1996, 82(1/4): 93-117.
- [27] Taconet O, Olioso A, Ben Mehrez M, Brisson N. Seasonal estimation of evaporation and stomatal conductance over a soybean field using surface IR temperatures. Agricultural and Forest Meteorology, 1995, 73(3/4): 321-337.
- [28] Xue Y, Sellers P J, Kinter J L, Shukla J. A simplified Biosphere model for global climate studies. Journal of Climate, 1991, 4(3): 345-364.
- [29] Dolman A J, Gash J H C, Roberts J, Shuttleworth W J. Stomatal and surface conductance of tropical rainforest. Agricultural and Forest Meteorology, 1991, 54(2/4): 303-318.
- [30] Seen D L, Chehbouni A, Njoku E, Saatchi S, Mougin E, Monteny B. An approach to couple vegetation functioning and soil-vegetation-atmosphere-transfer models for semiarid grasslands during the HAPEX-Sahel experiment. Agricultural and Forest Meteorology, 1997, 83(1/2): 49-74.
- [31] Li G, Lin L, Dong Y Y, An D S, Li Y X, Luo W H, Yin X Y, Li W W, Shao J Q, Zhou Y B, Dai J F, Chen W P, Zhao C J. Testing two models for the estimation of leaf stomatal conductance in four greenhouse crops cucumber, chrysanthemum, tulip and lilium. Agricultural and Forest Meteorology, 2012, 165: 92-103.
- [32] 王秋玲, 周广胜. 春玉米持续干旱过程中常用气孔导度模型的比较研究. 生态学报, 2018, 38(19): 6846-6856.
- [33] 王海珍, 韩路, 徐雅丽, 牛建龙, 于军. 灰胡杨叶片气孔导度特征及数值模拟. 林业科学, 2016, 52(1): 136-142.
- [34] 高冠龙, 张小由, 鱼腾飞, 常建峰, 赵虹. 极端干旱条件下胡杨叶片气孔导度模拟. 干旱区地理, 2016, 39(3): 607-612.
- [35] 朱仲元, 朝伦巴根, 王志强, 高瑞忠. 基于 Shuttleworth-Wallace 双源模型的天然杨树蒸散量日变化研究. 水利学报, 2007, 38(5): 582-590.
- [36] 罗紫东, 关华德, 章新平, 刘娜, 张赐成, 王婷. 桂花树冠层气孔导度模型的优化及其参数分析. 生态学报, 2016, 36(13): 3995-4005.
- [37] Van Wijk M T, Dekker S C, Bouten W, Bosveld F C, Kohsiek W, Kramer K, Mohren G M J. Modeling daily gas exchange of a Douglas-fir forest: comparison of three stomatal conductance models with and without a soil water stress function. Tree Physiology, 2000, 20(2): 115-122.
- [38] Bunce J A. Responses of stomatal conductance to light, humidity and temperature in winter wheat and barley grown at three concentrations of carbon dioxide in the field. Global Change Biology, 2000, 6(4): 371-382.
- [39] Tardieu F, Davies W J. Integration of hydraulic and chemical signalling in the control of stomatal conductance and water status of droughted plants. Plant, Cell & Environment, 1993, 16(4): 341-349.
- [40] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. Nature, 2003, 424(6951): 901-908.