

植物气孔导度与表面温度的环境 响应模型研究综述

石培华* 冷石林

(中国农科院气象所 北京 100081)

摘 要 本文主要综述60年代以来国内外有关气孔导度和植物表面温度研究的各类环境响应模型,其中包括气孔导度的多因子阶乘模型和组合因子模型,表面温度的植被表面温度模拟的微气象模型;并讨论了模拟模型中存在的问题,做了简单展望。

关键词 气孔导度 表面温度 模型 综述

A Summarize on Environment—Responding Models of Stomatal Resistance and Surface Temperature of plant

Shi Peihua Leng Shilin

(Institute of Agrometeorolog of the Chinese Academy of Africultural Sciences Beijing 100081)

Abstract The various environment—responding models for studying plant stomatal resistance and surface temperature at home and abroad since 1960's were mainly reviewed in present paper, which included models of mutifactors and combined—factor models for stomatal resistance and micrometeorological stimulating models for plant surface temperature. In addition, the achievements existing problems outlook in the model research had been discussed.

Key words stomatal resistance surface temperature models Summarilze

前 言

除植物因素外,当今认为较好的植物气孔导度、冠层温度等干旱诊断指标受土壤水分状况和天气条件两方面因子的综合影响,只有将其区分开,才能准确判断作物的水分亏缺程度,更好的指导灌溉,从而提高旱地农业水分利用效率;目前,建立水分不受限制条件下的环境响应模型是解决该问题较为有效的方法。此外,气孔是植物叶片与环境进行物质交换的重要通道,植物表面温度由土壤—植物—大气连续体(SPAC)内的能量流所决定;气孔导度和表面温度的模拟研究是 SPAC 研究中一个很重要的方面,同时也为不同学科背景领域的研究提供一个有力的连接手段。

本文介绍国内外该项研究的成果以及存在的问题,并进行简要的评述和展望,为 SPAC 和旱

地农业相关领域研究提供参考。

1 气孔导度环境响应模型

气孔对环境响应和各类模型中最常见的是多因子阶层模型,即由各个环境因子对最大气孔导度逐步进行订正;而近年来部分学者依据光合作用与气孔调节之间的偶联关系,以光合速率做中间变量,与叶表面空气相对湿度和CO₂浓度构成组合因子,构造了气孔导度的组合因子模型,该类模型考虑了因子的交互作用及气孔调控中的反馈机制。本文介绍这两类模型。

1.1 因子阶乘模型

土壤水充分充足条件下影响小麦气孔导度的主要因素有光强、空气饱和差、风速、CO₂浓度和作物内部因素。假定各环境变量对气孔导度的作用是相互独立的,通常可以采用如下的一般形式^[1]:

$$g_s = g_n + g_x f(Q_p) g(D_v) h(T_1) i(C_a)$$

式中, g_s 为叶片气孔导度, g_n 、 g_x 分别是最小和最大气孔导度, $f(Q_p)$ 、 $g(D_v)$ 、 $h(T_1)$ 、 $i(C_a)$ 均介于0,1之间,分别是对应各个环境因子的修正函数。最小气孔导度一般出现在夜间,通常接近于零;最大气孔导度 G_x 与最大光合速率 A_x 几乎无一例外地呈线性关系。

1.1.1 气孔导度对光强的响应 光是气孔开张的启动因子,正常情况下气孔随光强的增加而开张,当光强增加到一定程度后,气孔随光强增加而开张的程度变小,最后达到最大值,其响应模型通常用双曲线和直角双曲线描述^[2-4],也有认为用负指数曲线模拟的^[5-6](表1)。

表1 气孔的光响应模型

模型类型	通 式	参 数
双曲线型	$g(Q) = a_1 Q / (a_2 + Q)$	Q 是光强, $g(Q)$ 是 Q 决定的气孔导度, a_1 是最大气孔导度, a_2 是 g 对 Q 的敏感度
直角双线型	$g(Q) = g_d + a / (b + Q)$	g_d 为暗中的气孔导度, a 为 $1 \rightarrow \infty$ 时, $g_s - g_d$ 的极限值, b 为当 $g_s - g_d = a/2$ 时的光强
负指数型	$g(Q) = 1 - \exp(-a_1 - a_2 Q)$	同双曲线型

1.1.2 气孔导度对空气饱和差(气孔下腔一叶面空气水汽压差)的响应 其模型种类很多,反映了气孔运动中人们对湿度调控机制认识过程的深化,从最简单的线性模型到包括前馈机制的控制模型(表2)。

表2 气孔导度对空气饱和差的响应模型

线性模型① ^[7]	曲线模型② ^[4]	控制模型③ ^[8]
$g(D_v) = 1 - b' D_v$	$g(D_v) = 1 / (1 + b'' D_v)$	$g(D_v) = (1 - b_1 D_v) / (1 + b_1 D_v)$

模型③认为,气孔导度除了对空气湿度有间接响应外,还存在直接响应的前馈机制,以避免水汽压差增大时叶片水分的过分散失。

1.1.3 气孔导度对温度的响应 温度对气孔导度的影响相当复杂,一方面与植物种类有关,另一方面,温度与湿度往往共同作用于水汽压差,环境或叶片温度的改变往往使相对湿度和水汽压发生改变,目前普遍采用 Jarvis 模型描述:^[1]

$$h(T_1) = \left(\frac{T_1 - T_n}{T_o - T_n} \right) / \left(\frac{T_x - T_1}{T_x - T_o} \right)^{(T_x - T_o) / (T_x - T_n)}$$

式中, $T_n = 3\text{ }^{\circ}\text{C}$, $T_x = 45\text{ }^{\circ}\text{C}$, $T_o = 26\text{ }^{\circ}\text{C}$,分别是气孔调节功能发挥作用的最低、最高和最适温度, T_1 是叶片温度。

此外,因为 CO_2 对气孔的调节机制并不完全清楚,而白天 CO_2 变化是十分有限的,阶层模型中一般不单独考虑 CO_2 的影响;根据风速的作用是增强气孔湿度的响应的观点,一般把风速看作湿度响应函数的订正因素。

1.2 组合因子模型

气孔导度阶乘模型中没有考虑因子间的交互影响,另外, CO_2 同化速率的大小会反过来影响气孔开闭,这种反馈机制在阶乘模型中也未有体现,因此近年来部分学者构造了气孔导度的综合因子模型^[9]。

$$gs = m \frac{A_n R_H}{C_a} + b$$

式中, R_H , C_a 分别为叶表层空气相对湿度和 CO_2 浓度, A_n 为净同化率, m , b 为参数。该模型把影响气孔导度的环境因子分为两大类,一类直接表达在模型中,另一类如光、温等因子的影响隐含在 A_n 中。

模型中 A_n 可表达为 Q_p , T_L 和 N 的函数形式。据李临颖等^[9]。

$$A_n = \frac{1}{2\theta} [(A_x + aQ_p - \theta R_d) - \{(A_x + aQ_p - \theta R_d)^2 - 4\theta[aQ_p(A_x - (1 - \theta)R_d) - R_d A_x]\}^{1/2}]$$

式中, a 是初始光合速率, Q 是表征 CO_2 物理扩阻力与羧化反应阻力相对大小的无量级参数。 A_x 是特定条件下的光合能力, R_d 是暗呼吸速率,该模型依据光合作用与气孔调节之间的偶联关系,以光合速率作为中间变量。考虑了因子的交互作用及气孔调节中的反馈机制,其导出有明确的生理学意义。

A_x 随环境中 CO_2 的不同而变化。可表达成^[9] $A_x = \frac{\tau C_a A_0}{\tau C_a + A_0}$ 其中, τ 为表征光合对 CO_2 浓度变化敏感程度的参数, A_0 是光强、 CO_2 浓度均处于饱和状态下的光合强度,取决于叶片温度 T_L 和含氮量 N , R_d 取决于 T_L , 一般取 $R_d = R_0 Q_{10}^{\frac{T_L - T_0}{10}}$, 其中 R_0 是 T_0 时的呼吸速率, $Q_{10} = 2$ 。

1.3 评述与展望

(1) 两类模型经过适当的参数估计,对实验数据的拟合效果基本相同,能在相当大的环境变化幅度内描述气孔行为的特征。

(2) 阶乘模型在机理上有很大的缺陷,但便于模拟于单个或综合环境因子与气孔导度之间的关系,很实用,在气孔运动机理并非十分清楚的目前,是最常用的。

(3) 组合因子考虑了因子的交互作用及气孔调控中的反馈机制,利于进一步揭示气孔运动的机理,也有更高的精度,因而有广阔的发展前景。特别是研究大气中 CO_2 浓度升高及其温室效应引起的气候变化所产生的生态效应时,必须考虑 CO_2 浓度升高对光合及蒸腾直接影响,建立不同 CO_2 浓度水平下气孔导度对光、温、湿等环境因子的综合响应模型,是整个模拟工作的核心和基础。

(4) 最大气孔导度模型中引入叶片含氮量有利于将施肥量、叶龄和生育期进程等因素的影响考虑进去,因为叶片氮素水平与这些因素之间可通过数学模型建立联系。

(5) 我国的该项工作主要起步于近10年,主要是利用国外的相关模型进行试验研究及改进^[9-12]。有待进一步的多学科协作研究。

2 表面温度的环境响应模型

表面温度的模拟目前主要有经验模型和微气象学模型两大类。

2.1 经验模型

经验模型可用一个或几个环境因子统计估算植物表面温度,也可以进一步分析和揭示植物生

理生态的某些关系^[19-20]。但这些模型忽略了叶位和遮蔽效应,多数是在假设植物表面温度与环境因子具有线性关系的基础上求出的,仅适用于特定条件,缺乏普遍意义。因此,本文主要介绍微气象模型。

2.2 微气象模型

微气象模型由热量平衡原理推导出,有强的物理基础。分单叶^[21-23]和叶冠层两类模型。但单叶的微气象学模型尚处在理论和实验结合的水平,叶位,遮蔽和风摇动效应方面的研究是其薄弱环节,实践中缺乏实用性。本文介绍植被表面的模拟模型。

植被表面即为植物群落的叶冠面,亦即植物活动面,M. H. 布德科最早根据热量平衡原理推出植被表面温度 TS 计算模型。^[13]

$$T_s = T_a + \frac{R_n - LE - G}{\rho C_p D + 4\epsilon\sigma(T_s + 273)^3}$$

式中, G 是土壤热通量(Wm^{-2}), D 是扩散系数(ms^{-1}),求法见文献^[18], R_n 为净辐射(wm^{-2}), LE 为蒸腾潜热(wm^{-2}), C_p 是空气的定压比热($=1.012\text{Jkg}^{-1}\text{k}^{-1}$), ϵ 是叶面的比辐射率, σ 是斯蒂芬—波尔兹曼常数($=5.6703 \times 10^{-8}\text{wm}^{-2}\text{k}^{-4}$),该模型用气象站常规资料即可近似估算各区域植被表面温度。但模型直接挪用湿润地面的 R_n 、 LE 、 D 和 G 项来代替植被表面的或其下地面的相应项,而二者有一定差异。

80年代初,卫林、江爱良等人发展了布得科方法,导出了与之相类似的模型^[14]:

$$T_s = T_a + \frac{\mu Q - LE}{2\rho C_p / r_a + 8\epsilon\sigma(T_s + 273)^3}$$

式中, μ 是植被表面对短波辐射的平均吸收系数; Q 是射入的短波辐射(wm^{-2}),该模型克服了布德科模型的不足之处,在生态领域内常见应用^[16],但仍然存在下列有待改进的问题:(1)吸收系数因植被类型、发育阶段、季节和地区的不同而有差异。因此,加强吸收系数研究有助于提高模型精度;(2)假设植被表面层向下的热通量与其下方总蒸散潜热通量相等,可能不具普遍意义,从而可能引起计算误差;(3)模型中有关扩散阻抗,使用的是单叶值,而实际应用时应使用植被表面边界层空气动力阻抗和冠面(总气孔)阻抗。

植被表面温度模拟研究中一个较为棘手的问题是确定空气阻抗和总气孔的水汽扩散阻抗。最近,这方面的研究有所进展^[15-17]。为了避开该问题,翁笃鸣等人(1981)^[18]根据局地辐射状况变化规律,推导出如下模型。

$$T_{12} = \left(\frac{\epsilon_1 \sigma T_{a1}^4 - R_2 + R_1 - R_{n2} + R_{n1}}{\epsilon_2 \sigma} \right)^{1/4}$$

式中, R 是反射辐射(wm^{-2}),其它符号同前,温度单位以 K 表示。该式只要求在裸地和植被表面进行同步的辐射平衡和反辐射观测,以及裸地表面温度观测即可,测项少且简便,方法可行。

2.3 评述与展望

(1)以往的研究通常是针对水平、均一和连续植被表面,如何将这模型推广到非水平、非均匀郁闭覆盖的植被群落则少有研究;

(2)为了简化模型所需数据,有必要建立子模型,用标准气象站观测的气象条件来模拟植被表面上某高度的气象条件。这对估算大区域植被表面热状况尤为重要;

(3)尚须对植被表面某些特征参量(比如辐射率和对长、短波吸收系数)做区域和季节变化研究,找出它们与植物物理参数之间的关系。而边界层的显热、潜热等动力阻抗参量的确定,更需进一步研究,使之符合任意自然条件。

(下转第40页)

3.5 波涌灌条件下,不同的灌水时间、停水时间和循环率对土壤的粒度组成没有明显的影响。

3.6 此项研究证明,波涌灌节水并不是由灌水过程中水分的入渗将土壤的细颗粒洗入大孔隙(下移)以减少孔隙来完成的。更大的可能性是耕后土壤在灌溉水流的作用下,地表的团、块土壤崩塌、分散,一方面地表干容重增大而导水率减小,另一方面地表变得光滑,有利于水流的通过造成的。

3.7 事实上,灌水对农田土壤粒度组成的时空分布的影响是个长期的效应,只要灌水流量合理,粒度组成的时空分布几乎不发生很大的改变。

参考文献

- 1 W D Kemper, T J Trout, et al. Mechanisms by Which Surge Irrigation Reduces Furrow Infiltration Rates in a Silty Loam Soil, TRANS. of the ASAE, 1988, 31(3).
- 2 Z A Samani, W R Walker, et al. Infiltration under Surge Flow Irrigation, TRANS. of the ASAE, 1985, 28(5).

(上接第26页)

参考文献

- 1 Jarvis P G. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 1976, 273: 539~610
- 2 Turner. N C. Mechanisms of regulation of Plant growths. Bulleirr, 1974, 12: 1~12
- 3 DaviB. WJ. Kovlowski TT. Can. J. Bot. , 1976, 52: 1 552~1 534
- 4 Mithorpe, F. I. Moorby, J. In: An. Lntroduction ti. crop physiology. 1979, 39~43
- 5 Burrows G. J. Kollowski. ed. Water deficits and Plant. growth Vol. IV. New York: Academic. Press. 1726, 103~152
- 6 SzeiczG, Agric. Meteorol. 1973, 12: 361~389
- 7 Cowen IR. Adv. Bot. Res. , Iv. 1972: 117~228
- 8 Farghhar G D. Aust. J. PLant Physiol. , 1978, 5: 787~800
- 9 李临颖等. 气孔导度对环境因子的实验模拟研究. 1992年全国农业气象学述讨论会
- 10 王宏. 作物水分关系研究. 北京: 中国科学技术出版社, 1992: 259~264
- 11 刘萱等. 农业生态环境研究. 北京: 气象出版社. 1989: P409
- 12 康绍忠等. 冬小麦叶片水势、气孔阻力、蒸腾速率与环境因素的关系. 灌溉排水, 1991. 10(3): 1
- 13 M·N·布德科. 活动面温度及其生物气候学意义. 气象译丛, 1965, 2(2): 143~147
- 14 卫林, 江爱良, 蒋世逵, 农田叶面温度计算方法的研究. 农业气象, 1981. 3(4): 37~42
- 15 卫林, 蒋世逵, 江爱良, 青藏高原作物(小麦)活动面温度的特征. 气象学报, 1986, 44(1): 63~69
- 16 GJR 索尔. 利用遥感作物表面温度估算区域蒸散量和土壤水分状况. 地理译报, 1982, (1): 2~10
- 17 Hatfield J LAgron. J. 1895, 77(2): 279~283
- 18 翁笃鸣, 陈万隆, 沈觉成等. 小气候和农田小气候. 北京: 农业出版社, 1981, 35: 4~356
- 19 landsberg, J. J. 温度的影响与植物的反应. 见: 高亮之主编. 作物气象生态译丛. 北京: 农业出版社, 1984, 1~14
- 20 Khera K L et. Agric. for Meteorol. , 37(3): 245~258
- 21 坪井八十二等编(侯安森等译). 新编农业气象手册. 北京: 农业出版社, 1985, 91~93
- 22 Gates. Transpiration and Leaf temperature. Ann. Rev. Plant Phgsiol. 1968, 19: 211~238
- 23 Monteithe J L. Blackwell Scientific Publications. London, 1981, 1~29