

冠层尺度的生态系统光合-蒸腾耦合模型研究*

任传友^{①②④} 于贵瑞^{①**} 王秋凤^{①④} 关德新^③

(①中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; ②沈阳农业大学, 沈阳 110161; ③中国科学院应用生态研究所, 沈阳 110016; ④中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要 对叶片尺度上的气孔导度-光合-蒸腾耦合模型(SMPT-SB)在冠层尺度上进行了扩展, 探讨了模型参数化方法, 建立了冠层尺度上的生态系统光合-蒸腾耦合模型. 并用中国通量观测网络(ChinaFLUX)长白山站的涡度相关观测数据对模型进行了验证. 结果表明, 冠层气孔内部导度 g_{ic} 可以通过单叶气孔内部导度与光合有效辐射的关系, 通过模拟冠层内的光分布再对冠层进行积分实现由单叶向冠层的尺度转换. 在无水分胁迫情况下, 该模型在冠层尺度上对光合速率具有很高的模拟能力, 模拟值与观测值的直线回归方程斜率为 0.7977, $R^2 = 0.8892$ ($n = 752$), 平均绝对误差为 $3.78 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; 蒸腾速率的模拟值和观测值直线回归方程的斜率为 0.7314, $R^2 = 0.4355$ ($n = 752$), 平均绝对误差为 $1.60 \text{ mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. 同时分析结果表明, 降水过程是影响蒸腾速率模拟效果的最直接原因. 本模型将冠层作为一个整体, 而忽略了冠层内部复杂的反馈机制, 探讨了整个冠层光合和蒸腾与外部环境条件之间的关系, 与传统的基于植物生理生态学过程模型, 相比本模型简单且易于求解, 便于应用. 可以将其作为构建土壤-植被-大气连续体水碳耦合模型的基础模型.

关键词 光合速率 蒸腾速率 SMPT-SB 模型 内部导度 冠层尺度

基于野外观测数据, 科学研究者从各自不同的学科角度建立了一系列碳水耦合循环模型. 这些模型多是以 Jarvis 的气孔导度与环境变量之间的阶乘响应模型^[1], Farquar 等的光合模型^[2]和 Ball 的光合与气孔导度关系模型^[3]为基础, 并在植物单叶^[4~8]、冠层^[9]、景观^[10]、区域^[11]和全球^[12~17]尺度上得到了广泛的应

用. 尽管这些模型对于理解光合与蒸腾的耦合机制方面提供了大量的信息, 但这些模型过于复杂, 在实际应用中需要大量的辅助试验以确定经验常数. 为了使模型简化, Yu 等^[18]通过引入 CO_2 的内部导度, 从另外一个角度建立了一个简单适用的基于气孔行为的气孔导度-光合-蒸腾耦合模型(Synthetic Model of Photo-

2004-07-14 收稿, 2004-11-04 收修稿

* 国家自然科学基金项目(批准号: 30225012)和中国科学院知识创新工程重大项目(编号: KZCX1-SW-01-01A)与国家重点基础研究发展规划项目(编号: 2002CB412501)共同资助

** E-mail: yugr@igsrr.ac.cn

synthesis-Transpiration based on Stomatal Behavior, SMPT-SB), 并在叶片尺度上验证了其适用性^[18,19]. SMPT-SB 模型所需要的参数很少, 便于应用, 但该模型在冠层尺度上的应用性问题一直无人讨论过. 随着中国通量观测网络(ChinaFLUX)的建成和涡度相关观测资料的积累^[20], 为 SMPT-SB 模型在冠层尺度上的扩展提供了可靠的参数确定和模型验证数据.

本文利用 ChinaFLUX 的系统观测资料, 在大叶模型假设的基础上, 探讨了 SMPT-SB 模型在冠层尺度上的适用性和尺度扩展方法, 并对长白山冠层水平上的光合速率和蒸腾速率进行了模拟, 论证了其在冠层尺度上应用的可行性问题. 本研究不仅可为中国陆地其它类型生态系统的水-碳通量模拟提供模型借鉴, 还可为构建土壤-植被-大气连续体水-碳传输模型提供必要的参考.

1 模型描述

SMPT-SB 模型从叶片到冠层的尺度扩展方法是把植物冠层想象为一片大的叶子, 即“大叶模型”的假设. 一般认为, 当冠层的叶面积指数 $L \geq 3$ 时, 大叶模型的假设是基本成立的. 在这个假设下, 系统水分的丧失主要来自于植物的蒸腾, 而蒸发可以忽略不计. 所以本文所指的冠层尺度上的蒸腾速率在大叶模

型假设下近似等于蒸散速率, 与涡度相关测定的水汽通量具有同一概念. 冠层光合速率为生态系统的总光合速率, 定义为单位面积单位时间内系统的 CO_2 同化量, 等同于用涡度相关测定的 CO_2 通量与总生态系统呼吸之和.

CO_2 从大气进入植物体内, 进而被同化为光合产物, 要受到空气动力学阻力、边界层阻力、气孔阻力和细胞内部阻力的影响. 而植物体内的水分通过蒸腾作用进入大气, 则要受到气孔阻力、边界层阻力和空气动力学阻力的影响. 在叶片水平上, 植物的光合和蒸腾是通过气孔行为共同控制的. 图 1 为冠层水平上 CO_2 与水汽进出气孔及其所受到的阻力示意图.

类比于电学上的欧姆定律, 冠层上的蒸腾速率 $E_c(\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$ 可以表述为

$$E_c = \frac{W_i - W_r}{r_a + r_{bw} + r_{sw}}, \quad (1)$$

式中 W_i 为冠层气腔内的水汽的摩尔分量($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), W_r 为参考高度大气中的水汽的摩尔分量($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$). r_a 为空气动力学阻抗($\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{mol}^{-1}$), r_{bw} , g_{bw} 为边界层对水汽的阻抗($\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{mol}^{-1}$), r_{sw} , g_{sw} 为气孔对水汽的阻抗($\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{mol}^{-1}$).

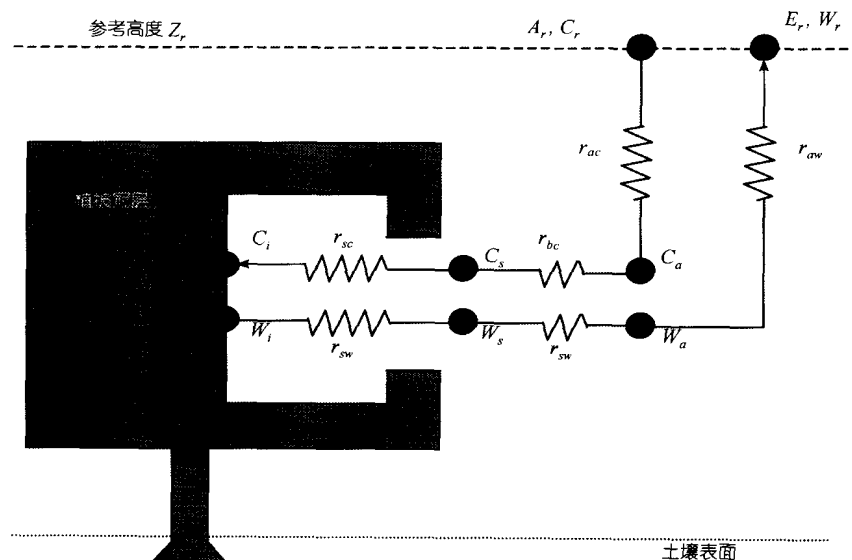


图 1 冠层水平上 CO_2 与水汽的耦合框架图

冠层上的光合速率 $A_c(\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$ 表述为

$$A_c = \frac{C_r - C_i}{r_a + r_{bc} + r_{sc}}, \quad (2)$$

其中 C_i 为胞内 CO_2 的摩尔分量($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), C_r 为参考高度大气中 CO_2 的摩尔分量($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), r_{bc} , g_{bc} 为边界层对 CO_2 的阻抗($\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{mol}^{-1}$), r_{sc} , g_{sc} 为气孔对 CO_2 的阻抗($\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{mol}^{-1}$).

如果忽略水汽进出气孔对光合的影响, 冠层上的光合速率可以表示为:

$$A_c = \frac{C_r - \Gamma^*}{r_a + r_{bc} + r_{sc} + r_{ic}}, \quad (3)$$

式中, Γ^* 为无暗呼吸时的 CO_2 补偿点($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$); r_{ic} 为大叶模型假设下的冠层内部导度.

气孔导度是控制 CO_2 固定和水分散失的重要因子, 其数值大小受环境条件(外在的)和叶片气孔的生理条件(内在的)共同制约. 在单叶尺度上为单叶气孔导度 $g_{s,leaf}$, 在冠层尺度上为冠层气孔导度 g_{sw} , 或简称为冠层导度 g_c . 单叶水平上的气体交换试验建立了一系列的简单的气孔导度与环境变量关系经验模型, 例如, Ball 等提出了下列的线性响应模式^[3]

$$g_{s,leaf} = a_1 A_{leaf} Rh_{s,leaf} / C_{s,leaf}, \quad (4)$$

式中, $g_{s,leaf}$, A_{leaf} , $Rh_{s,leaf}$, $C_{s,leaf}$ 为叶片水平上的单叶气孔导度、光合速率、叶表面相对湿度和 CO_2 浓度, a_1 为常数. Leuning 的研究表明, 将叶表面的相对湿度用一个通用的水汽响应函数代替更合适, 同时为避免在 CO_2 补偿点下出现气孔导度为负值的情况, Ball 模型可修正如下^[4,5]:

$$g_{s,leaf} = g_0 + a_1 A_{leaf} Rh_{s,leaf} / (C_{s,leaf} - \Gamma), \quad (5)$$

式中 g_0 为剩余气孔导度. 单叶气孔导度向冠层导度的尺度转换时, 通常是将冠层内的光透过和吸收看成是冠层叶面积或者高度的函数, 通过气孔导度-光合机理模型对冠层进行积分求解^[14]. 虽然这种自下而上途径模拟的结果与实验观测数据吻合的比较好, 但需要确定大量的与物种有关的参数, 并且需要复杂的迭代运算才能求解, 在一些条件下, 求得的数值解很不稳定^[21]. 另外一种途径是忽略单叶的行为, 将整个冠层看作为一个整体, 仅模拟冠层对外部环境条件的响应. McNaughton 和 Jarvis 的研究表明, 忽略冠层内复杂的反馈机制, 冠层对外部环境条件的响

应要比单叶稳定得多^[22]. 因此, 应用详尽的气孔响应模型通过对冠层进行积分的方法估算冠层尺度通量的途径并不一定能提高模型模拟的精度. 在大叶模型假设下, 借用 Ball^[3] 和 Leuning 修正的气孔行为模型^[4,5], 同时假设冠层尺度下的气孔导度-光合响应机制与叶片尺度的机制相同, 则冠层尺度下的气孔行为模型可以表示为^[23]:

$$g_{sw} = g_0 + a_1 A_c f(D_s) / (C_r - \Gamma), \quad (6)$$

式中, $f(D_s)$ 为水汽对气孔行为响应的函数, a_1 为常数, Γ 为有暗呼吸时的 CO_2 补偿点. 同时假设 $g_{sw} = 1.56 g_{sc}$, $g_{bw} = 1.37 g_{bc}$. 将方程(6)和方程(3)联立, 可以得到冠层尺度上估算光合速率的模型为:

$$A_c = \frac{(C_r - \Gamma^*) - 1.56(C_r - \Gamma) / [a_1 f(D_s)]}{r_a + 1.37 r_{bw} + r_{ic}}, \quad (7)$$

根据 Yu 等^[18]的研究, Γ^* 和 Γ 之间的差异不大, 由于二者的差异造成的光合估算的差异也会很小, 因此方程(7)可以简化为:

$$A_c = \frac{(C_r - \Gamma^*) [1 - 1.56 / (a_1 f(D_s))]}{r_a + 1.37 r_{bw} + r_{ic}}, \quad (8)$$

将方程(6)代入到方程(1)中, 得到估算冠层蒸腾速率的模型为:

$$E_c = \frac{(W_i - W_r)}{r_a + r_{bw} + 1 / [g_0 + a_1 A_c f(D_s) / (C_r - \Gamma^*)]}. \quad (9)$$

2 实验区概况及观测方法

2.1 试验区概况

本研究的试验区位于 ChinaFLUX 长白山站的一号标准样地内($42^\circ 24' \text{N}$, $128^\circ 6' \text{E}$, 海拔 738 m). 该地位于长白山北坡, 土壤为山地暗棕色森林土, 属针阔混交林. 气候属于受夏季风影响的温带大陆性气候, 春季干旱多风, 夏季短暂、温暖湿润, 秋季凉爽多雾, 冬季寒冷干燥, 且雨量充沛, 是我国长江以北降水最多的地区之一. 年均温 $-7.3 \sim 4.9^\circ \text{C}$, 年平均降水量 600~900 mm, 主要集中在 6~8 月. 全年日照时数为 2271~2503 h, 无霜期 109~141 d. 气温的年较差和日较差都很大, 无霜期短、冰冻期长. 观测场附近下垫面地势平坦, 林型为成熟原始林, 建群树种主要为红

松(*Pinus koraiensis*)、椴树(*Tilia amurensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、色木(*Acer mimo*)冠层, 平均高度 26 m.

2.2 观测方法

本研究所用数据来源于 China FLUX 长白山站, 观测林地建有高 62 m 的微气象观测塔, 塔上安装了常规气象观测系统, 包括 7 层风速(A100R, Vector Instruments, Denbighshire, UK)和 7 层大气温湿度(HMP45C, Vaisala, Helsinki, Finland), 安装高度分别为 2.5, 8, 22, 26, 32, 50, 60 m. 冠层上光合有效辐射传感器设于 32 m (LI-190Sb, LiCor Inc., USA), 冠层下 2.0 m 高度处安装了 5 个光合有效辐射传感器(LQS70-10). 土壤中安装了 3 层土壤湿度传感器(CS616-L, Campbell, USA), 深度分别为 5, 20, 50 cm; 土壤热通量板(HFP01, HUKSEFLUX, Netherlands), 设置深度为 5 cm; 和 5 层土壤温度传感器(105T, Campbell, USA), 深度分别为 2, 10, 20, 50, 100 cm. 观测塔 60 m 高度处安装有雨量测量装置(52203, RM YOUNG). 上述要素的原始采样频率为 2 Hz, 通过数据采集器(CR23X and CR10X, Campbell Scientific, USA)采集, 除降水为 30 min 总量外, 其余皆按 30 min 计算平均值进行存储. 同时安装了 7 层 CO₂ 密度梯度观测系统, 安装高度与 7 层常规气象梯度观测系统处于同一高度, 通过采样管送入到分析仪(Li-820, LiCor., USA)进行分析, 原始采样频率为 2 Hz, 通过数

据采集器(CR10X, Campbell Scientific, USA)采集, 并按 30 min 计算平均值进行存储. 涡度相关系统安装在 40 m 高度上, 由三维超声风温仪(CAST3, Campbell, USA)和开路 CO₂/H₂O 分析仪(Li-7500, LiCor Inc., USA)组成, 原始采样频率为 10 Hz, 数据传输给数据采集器(CR10X, Campbell Scientific, USA)进行存储, 同时进行 30 min 的通量计算并存储. 生长季叶面积指数采用 LI-2000 冠层分析仪进行测定(LiCor Inc., USA).

本文选取数据的时间段为 2003 年夏季(6~8 月份), 这段时间的平均温度为 19.2℃, 降水量为 313.8 mm, 占全年总降水量的 63.3%. 图 2 为 2003 年 6~8 月份日总降水量和日平均气温的季节变化图, 与历史同期平均值比较, 2003 年长白山温带阔叶红松林的气候特征为偏暖偏干年份. 在分析时, 随机地将数据分为两组, 一组用于生态系统呼吸方程和模型参数的确定, 另一组用来对模型的模拟能力进行验证.

2.3 数据处理

涡度相关是通过测量物理量的脉动进而来算通量的, 因为此方法求算通量的假设少而被认为是最准确的直接测定下垫面与大气之间 CO₂, 水热通量的方法. 如果不考虑由于冠层储存的影响, 则涡度相关系统测定的结果即为净生态系统交换量 *NEE*. 由于开路涡度相关系统测得的结果受天气条件特别是降水的影响很大, 为保证模型能够真正反映 CO₂ 与水汽随环境因素的变化规律, 对用于参数确定和模型检

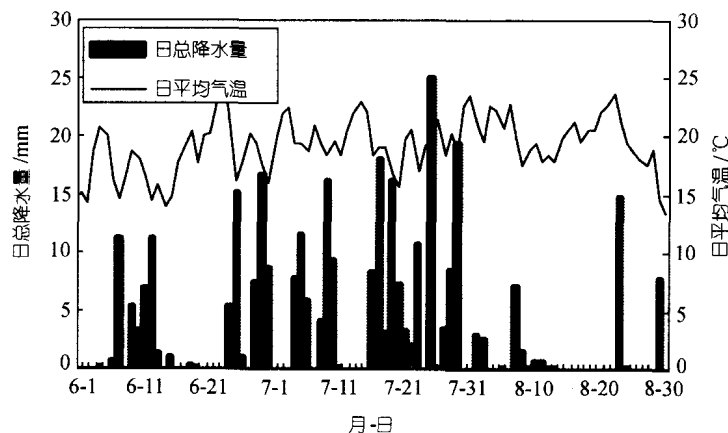


图 2 2003 年 6~8 月长白山日总降水量和日平均温度变化

验的数据进行了严格的筛选, 筛选的标准为: (i) 光合有效辐射 $PAR > 10 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$; (ii) 观测前后两小时内没有降水; (iii) 无异常值。

同时对涡度相关数据进行了三维坐标旋转和 WPL 校正处理。坐标旋转和 WPL 校正的结果表明, 坐标旋转虽然对日总量的影响不大, 但对 CO_2 和潜热通量的日变化的影响很大; 同时 WPL 校正对 CO_2 通量的影响也很大, 但对潜热通量的影响很小。

当考虑冠层储存的影响时, 生态系统的 CO_2 和水汽的净交换量可修正如下:

$$F_i = \overline{w'_r \rho'_{ir}} + \int_0^{z_r} \frac{\partial \bar{\rho}_i}{\partial t} dz, \quad (10)$$

式中, $F_i (i=c$ 表示 CO_2 , $i=w$ 表示水汽) 为地气系统间 CO_2 或水汽的净交换量; w'_r 和 ρ'_{ir} 分别为垂直风速与 CO_2 或水汽的比浓度脉动; $\partial \bar{\rho}_i / \partial t$ 为参考高度 Z_r 下 CO_2 或水汽比浓度随时间的变化率。

3 模型参数的确定

在确定模型参数前, 必须首先确定总生态系统呼吸速率, 才能得到冠层的光合速率。而在方程(8,9)中, 需要确定如下的参数, r_{ic} , r_a , r_{bw} , 水汽响应函数 $f(D_s)$ 的形式, 参数 a_1 和剩余导度 g_0 。

3.1 总生态系统呼吸模型的建立

在夜间, 不存在太阳辐射, 此时涡度相关系统测得的 CO_2 通量 F_c , 可以看成是总生态系统的呼吸 R_{eco} 。在无水胁迫情况下, 总生态系统呼吸是温度的指数函数^[24]:

$$R_{eco} = ae^{(bT_a)}, \quad (11)$$

图 3 为总生态系统呼吸 R_{eco} 与气温 T_a 的相关图, 可以得到总生态系统呼吸模型为:

$$R_{eco} = 0.0254 e^{(0.1701 T_a)}, \quad (12)$$

方程(12)的 $R^2 = 0.5009$, F 检验值为 77.3, 达到 0.01 的极显著水准。

因此, 冠层尺度上生态系统的光合速率和蒸腾速率可以表示成

$$A_c = F_c + R_{eco}, \quad (13)$$

$$E_c = F_w. \quad (14)$$

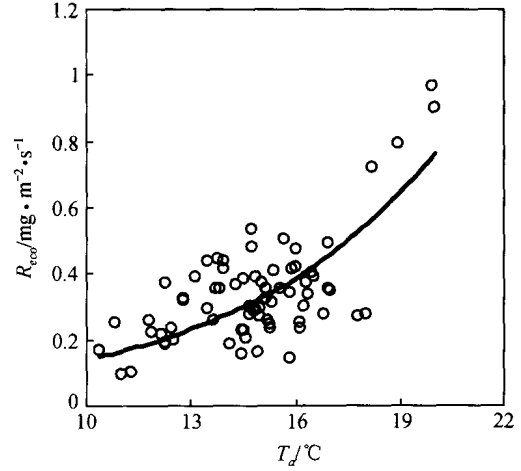


图 3 总生态系统呼吸 R_{eco} 随气温 T_a 的变化曲线

3.2 模型参数的确定

3.2.1 内部导度 g_{ic} 的参数化

方程(2)可以改写成下面的形式:

$$A_c = (C_i - \Gamma^*) / r_{ic} = g_{ic} (C_i - \Gamma^*), \quad (15)$$

研究表明, 胞内 CO_2 浓度 C_i 与外界 CO_2 浓度 C_a 之比在特定的植被类型内近似为一常数, 这就是 C_i/C_a 的保守性。对于 C_3 植物来说, 这个比值在 0.65~0.8 之间, 对于 C_4 植物, 其大小为 0.4 左右。长白山针阔混交林建群树种皆为 C_3 树种, 胞内 CO_2 浓度 C_i 与外界 CO_2 浓度 C_a 的关系采用下面的经验式^[25]:

$$C_i = 0.7 C_a, \quad (16)$$

无暗呼吸时的 CO_2 补偿点 Γ^* , 对于森林而言, 可用二次多项式进行估计^[26],

$$\Gamma^* = 42.7 + 1.68(T_c - 25) + 0.012(T_c - 25)^2, \quad (17)$$

其中 T_c (°C) 为冠层表面温度。

因此, 冠层气孔内部导度为:

$$g_{ic} = A_c / (C_i - \Gamma^*), \quad (18)$$

根据 Yu 等^[18]的研究结果, 在单叶尺度上, 内部导度是光量子通量密度的函数, 二者之间存在着很强的线性关系。因此, 在冠层尺度上, 冠层的内部导度为单叶内部导度在冠层内对光量子通量密度的积分, 可以表示为:

$$g_{ic} = \int_{Q_b}^{Q_t} (a + bQ_p) dQ_p = \left(aQ_p + \frac{1}{2}bQ_p^2 \right) \bigg|_{Q_b}^{Q_t}. \quad (19)$$

根据 Beer-Lambert 定律, 冠层下层的光量子通量

密度 Q_b 可以表示成^[27]:

$$Q_b = Q_t e^{-\varepsilon L}, \quad (20)$$

式中 Q_t 为冠层上部的光量子通量密度; ε 为消光系数, 本文取为 0.55; L 为叶面积指数.

因此, 方程(19)可以写成

$$g_{ic} = aQ_t(1 - e^{-\varepsilon L}) + \frac{1}{2}bQ_t^2(1 - e^{-2\varepsilon L}). \quad (21)$$

在 2003 年的 6~8 月间, 长白山的叶面积指数变化不大, 在 4.62~5.71 之间, 由此可以断定叶面积指数的变化对冠层内部导度的影响不大, 而影响冠层内部导度最大的因素为光量子通量密度. 图 4 为冠层内部导度与冠层上光量子通量密度的关系图. 从图 4 中可以看出, 在冠层尺度上, 冠层内部导度与光量子通量密度之间的关系近似为二次曲线的关系, 与方程(21)的形式一致, 区别于单叶内部导度与光量子通量密度为线性关系^[18]的形式.

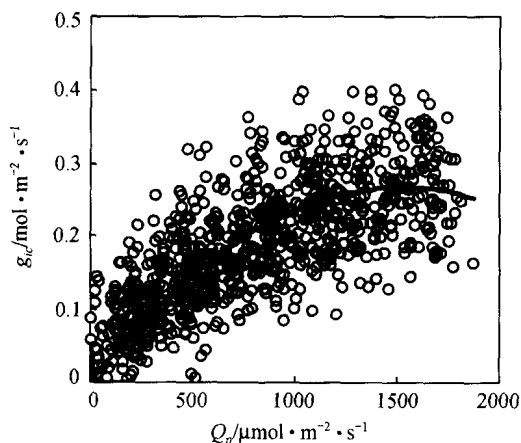


图 4 冠层内部导度 g_{ic} 与光量子通量密度 Q_p 的关系

结合方程(21)的形式, 可以得到冠层内部导度的一般估算式如下:

$$g_{ic} = 3.70 \times 10^{-4} Q_p (1 - e^{-\varepsilon L}) - 1.14 \times 10^{-7} Q_p^2 (1 - e^{-2\varepsilon L}) \quad (R^2 = 0.53, n = 835). \quad (22)$$

3.2.2 空气动力学阻抗 r_a 的计算

空气动力学阻抗 r_a 由冠层植被特性与冠层内和冠层上的气流决定. 在封闭冠层条件下, 中性层结下的冠层空气动力学阻抗采用下面的对数风速廓线形式^[28]:

$$r_a = 2.24 \times 10^{-2} \frac{1}{k^2 u_r} \left[\ln \left(\frac{Z_r - d}{Z_0} \right) \right]^2, \quad (23)$$

式中, u_r 为参考高度 Z_r 处的风速; k 为 Von Karmen 常数, $k = 0.4$; d 和 Z_0 为零平面位移高度和地表粗糙度, 对于森林群落而言, $d = 0.78h$, $Z_0 = 0.075h$, h 为冠层高度.

当考虑大气层结的影响时, r_a 可修正如下^[29]:

$$r_a = 2.24 \times 10^{-2} \frac{1}{k^2 u_r} \left[\ln \frac{Z_r - d}{Z_0} + \Phi_m \right]^2, \quad (24)$$

$$\Phi_m = \begin{cases} (1 - 5R_i)^{-1} & \text{稳定} \\ 1 & \text{中性} \\ (1 - 16R_i)^{-1/4} & \text{不稳定} \end{cases}. \quad (25)$$

式中 R_i 为梯度 Richardson 数.

3.2.3 边界层阻抗 r_{bw} 的参数化

对于叶两面都有气孔分布的植物, 冠层边界层阻抗可以表示成^[29]:

$$r_{bw} = 2.24 \times 10^{-2} \frac{100\alpha}{2L} \frac{(W/u_h)^{1/2}}{1 - \exp(-\alpha/2)}, \quad (26)$$

式中 α 为冠层内风速的衰减系数 ($\alpha = 3$); L 为叶面积指数; W 为叶宽幅(m), 本文取为 5 cm; u_h 为冠层高度 h 处的风速 ($\text{m} \cdot \text{s}^{-1}$); 2.24×10^{-2} 为 r_a 和 r_{bw} 由单位 $\text{s} \cdot \text{m}^{-1}$ 向 $\text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{mol}^{-1}$ 转化的系数.

3.2.4 气孔导度对水汽的响应

在冠层水平上, 冠层导度 g_c 可以认为就是冠层的总气孔导度 g_{sw} , 由 Penman-Monteith 方程, 可以得到计算冠层导度的公式如下:

$$1/g_{sw} = 1/g_c = \frac{\Delta(R_n - G)r_a + \rho VPD_r}{\gamma \lambda E_c} - r_a, \quad (27)$$

式中 Δ 为饱和水汽压-温度曲线的斜率, ρ 为空气密度, VPD_r 为参考高度的饱和差, λ 为潜热蒸发当量, γ 为干湿球常数, R_n 为净辐射, G 为土壤热通量. 在冠层水平上, 当气孔导度对水汽的响应函数取为相对湿度的时候, Ball 模型的线性化趋势最为明显(图 5). 因此, 气孔导度对水汽的响应函数取为下面的形式:

$$f_1(D_s) = h_s. \quad (28)$$

h_s 为冠层表面的相对湿度(%).

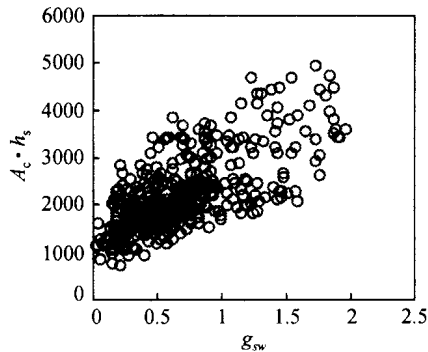


图5 Ball 模型在冠层上的表现

横坐标为冠层气孔导度 $g_{sw}(\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$, 纵坐标为冠层光合速率 $A_c(\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})$ 和相对湿度 $h_s(\%)$ 乘积

将参数化的方程(22, 24, 26, 27)代入方程(8, 9)中, 这样只剩下 a_1 和 g_0 未确定, 只要知道实测的 A_c 和 E_c , 这样两个方程中的两个未知数 a_1 和 g_0 即以确定. 分析得到 a_1 值为 0.0898, 95% 的置信区间为 [0.0383, 0.141]; g_0 为 0.3263, 95% 的置信区间为 [0.0951, 0.5574].

4 模拟结果检验与讨论

4.1 模型检验

将未参加模型建立的同时期的数据代入方程(8, 9)中, 得到冠层尺度上光合速率和蒸腾速率的模拟值, 图 6 为模拟值与观测值的对比图. 图 6(a)中模拟的冠

层光合速率($A_{c, \text{模拟}}$)与涡度相关的测定值(A_c)吻合的比较好, 二者的直线回归的斜率为 0.7977, $R^2 = 0.8892$ ($n = 752$), 平均绝对误差为 $3.78 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. 图 6(b)中为模拟的冠层蒸腾速率($E_{c, \text{模拟}}$)和涡度相关(E_c)的对比图, 相比于光合速率, 模拟精度有所下降, 二者的直线回归的斜率为 0.7314, $R^2 = 0.4355$ ($n = 752$), 平均绝对误差为 $1.60 \text{mmol} \cdot \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. 光合速率和蒸腾速率模拟值与观测值具有相同的日变化规律(图 7).

4.2 讨论

虽然 2003 年长白山属于偏暖偏旱的年份, 但并没有出现水分胁迫的现象. 2003 年 6~8 月份长白山出现了 4 个土壤水分低值期(用 5 cm 土壤体积含水量 $S_w < 0.22 V V^{-1}$ 作为判别指标), 见图 8 中的阴影部分. 虽然这些时期模型所能解释的冠层光合速率从 88.92% 下降到 84.42%(图 9), 但下降的幅度并不大. 这方面的原因有两个: (i) 6~8 月份长白山的叶面积比较大, 都在 4.5 以上(图 8), 大叶模型的假设是成立的; (ii) 长白山是中国长江以北降水最多的地区之一, 虽然 2003 年 6~8 月份降水偏少, 气温偏高, 但此时期深层(30 cm)的土壤水分变化不大, 并没有出现低于 0.25 $V V^{-1}$ 的情况. 由于深层土壤中有大量的水分储备, 在干旱时期深层土壤水分可以源源不断地向浅层土壤传输, 能够保证树木生长发育对水分的需求. 因此, 在长白山的夏季, 水分因素对光合速率的影响并不重要.

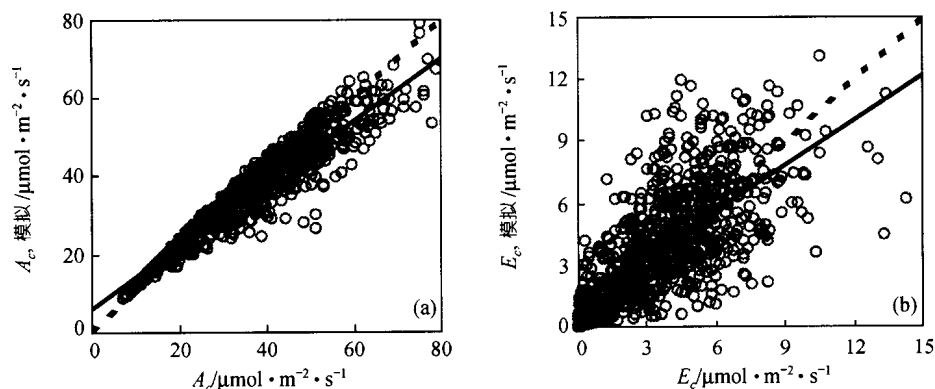


图6 冠层尺度上光合速率 A_c 和蒸腾速率 E_c 的模拟值(纵坐标)和观测值(横坐标)的对比
(a) 为光合速率; (b) 为蒸腾速率. 符号“○”为数据点, 虚线为 1:1 比例线, 实线为拟合曲线

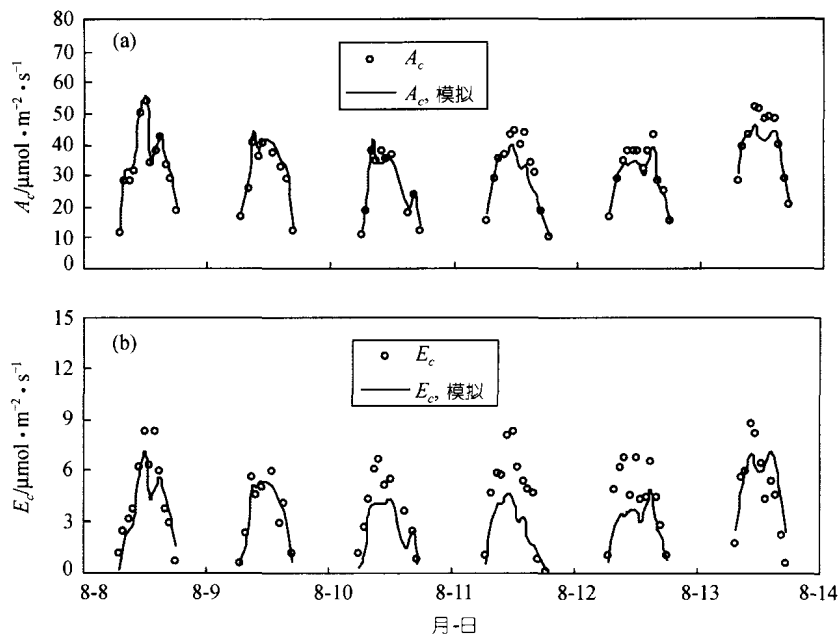
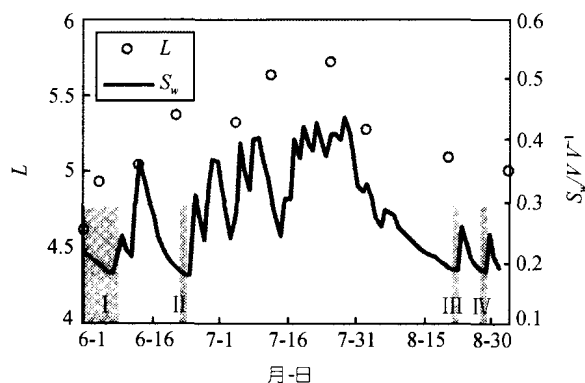
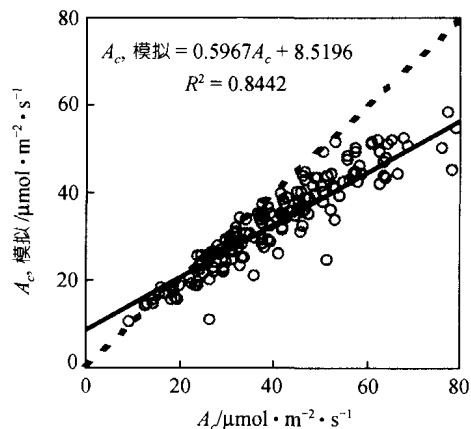


图 7 8 月 8~13 日光合速率和蒸腾速率的日变化

(a) 光合速率; (b) 蒸腾速率. 符号“○”为观测值, 实线为模拟曲线

图 8 2003 年夏季叶面积指数 L 和 5 cm 土壤湿度 S_w 变化
实线为 30 min 5 cm 土壤体积含水量, 符号“○”为实测叶面积指数

本文在大叶模型的假设下忽略了土壤和冠层的蒸发, 而在涡度相关通量(即冠层蒸腾速率)中实际上包括了这一部分. 有研究表明, 冠层蒸腾占总蒸散量的比率与叶面积指数之间呈很强的指数关系^[30], 虽然 2003 年长白山冠层的蒸腾占到生态系统总蒸散量的 60% 以上^[31], 但来自土壤和冠层的蒸发仍然占了一定的比重. 长白山位于我国东北的东部, 其东面近邻北太平洋, 西面为辽阔的东北平原, 受特定地理

图 9 $S_w < 0.22(V/V^{-1})$ 时的冠层光合速率的模拟值(纵坐标)和观测值(横坐标)的比较

符号“○”为数据点, 虚线为 1:1 比例线, 实线为拟合直线

条件和地形的影响, 长白山夏季降水较多, 且多为受地形影响的地形雨, 下雨之后很快就会出现晴朗的天气, 叶表面上截留的水分受到太阳照射很快蒸发掉, 此时涡度相关测定的水汽通量会大大高于冠层的蒸腾速率. 降水前土壤水分分为相对的低值期, 此时来自土壤的蒸发一般很小, 而雨前一般云量较多, 太阳辐射较弱, 温度较低, 植物的光合和蒸腾作用也较

弱, 因此, 雨前的水汽通量一般较小. 但在降水前, 由于受地形影响的雨前天气一般风速较低, 冠层内风速分布已不服从对数规律, 特别是当有高大植被存在时, 冠层上有微风, 而冠层内某一高度以下基本为零, 会造成空气动力学和边界层阻抗模拟精度下降, 因此, 此时的模拟效果一般都不会很好. 而长时期无雨, 由于受雨后模拟偏低的影响, 应该会出现模拟偏高的趋势. 而在上述 3 种情况外的其它时间, 则应该出现比较正常的现象, 此时虽然冠层和土壤的蒸发仍然存在, 但在高叶面积指数下, 完全可以忽略. 图 10 中不同降水过程对蒸腾速率模拟效果的影响表明上述的猜测是正确的. 图 10(d)中模型所能解释的蒸腾速率已由图 6(b)中的 43.55%上升到 55.57%, 之

所以出现在正常天气条件下模拟值与观测值仍比较离散的现象, 是因为在模型中实际上已包含了不同降水过程的所有信息, 特别是降水前和降水后的信息造成的. 综上所述, 蒸腾速率模拟效果偏差主要是由于模型中没有考虑来自冠层和土壤的蒸发和不同降水过程蒸腾占蒸发散的比率不同造成的.

不同月份的光合和蒸腾速率的模拟效果并没有显著的差别(表 1). 光合速率模拟值和观测值线性关系的斜率为 0.7852~0.8659 之间, R^2 为 0.8935~0.9370 之间, 平均相对误差介于 9.94%~10.79%之间. 蒸腾速率模拟值和观测值线性关系的斜率为 0.6024~0.7814 之间, R^2 为 0.3034~0.5339, 平均相对误差介于 41.18%~46.32%之间. 这是由长白山地区 6~8 月为夏

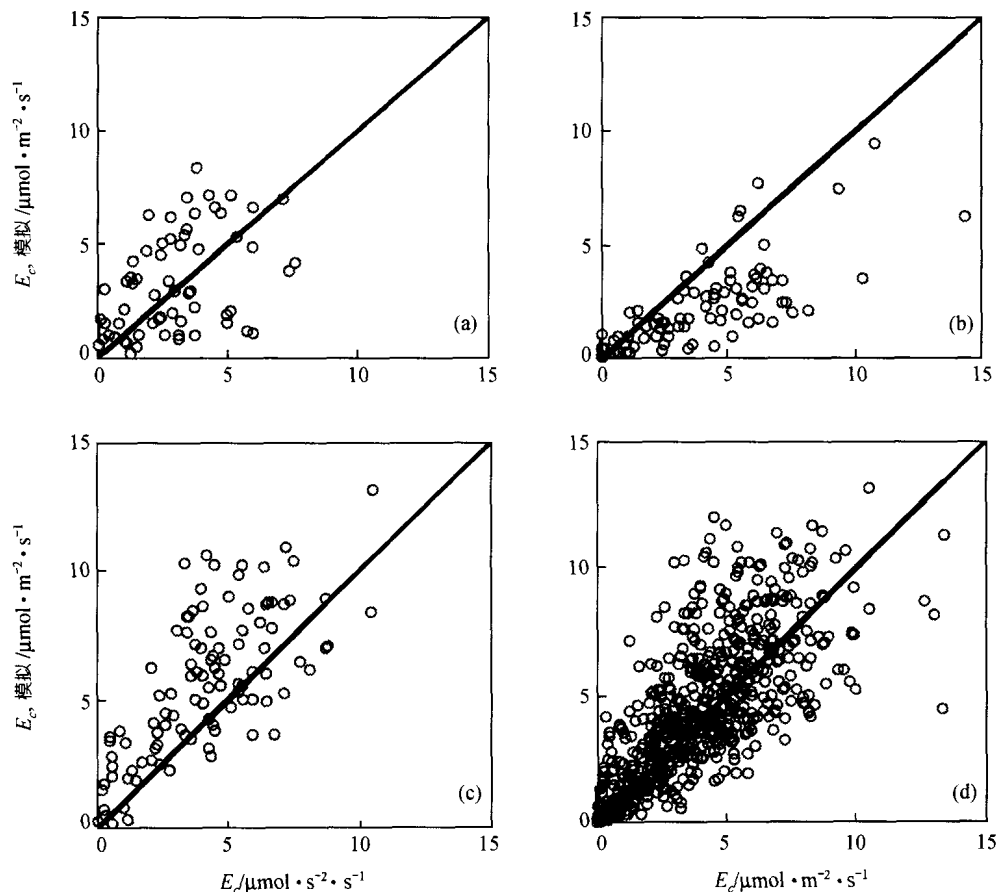


图 10 降水过程对蒸腾速率模拟效果的影响

横坐标 E_c 为蒸腾速率的观测值, 纵坐标 E_c 模拟, 为蒸腾速率的模拟值. (a), (b), (c), (d) 分别为降水前, 降水后, 长时间无雨和正常天气条件下的模拟效果. 降水前限定在降水发生前 5 h, 降水后发生在降水停止后 5 h, 长时间无雨在本文是指 8 月 12~21 日连续 10 d 无雨的时期, 正常天气指除(a), (b), (c)外的其他时间. 符号“○”为数据点, 实线为 1:1 比例线

季, 此时也处于叶面积指数最高的时期, 大叶模型的假设在这段时期的适用性相同引起的必然结果.

表 1 光合速率和蒸腾速率的模拟值和观测值的线性关系方程^{a)}

模型	月份	a	b	R^2	平均相对误差/%	n
光合	6 月	0.8659	4.024	0.9029	9.94	206
	7 月	0.7852	7.2643	0.8935	9.85	258
	8 月	0.8214	4.8449	0.9370	10.79	289
蒸腾	6 月	0.6204	1.2836	0.3034	46.32	206
	7 月	0.7814	1.3332	0.5339	44.45	258
	8 月	0.6844	1.296	0.3525	41.18	289

a) 方程的形式为 A_c , 模拟 = $a A_c + b$; E_c , 模拟 = $a E_c + b$. 其中 A_c , 模拟和 E_c , 模拟为光合速率和蒸腾速率的模拟值. 平均相对误差 = $100 \times \Sigma(Y_c, \text{模拟} - Y_c)/n$ ($Y = A$ 表示光合, $Y = E$ 表示蒸腾)

5 结论

本研究在 SMPT-SB 模型^[18,19]的理论基础上, 探讨了其在冠层尺度上的尺度扩展方法, 结果表明, 模型关键参数冠层内部导度可以应用单叶水平上的内部导度与光合有效辐射的关系, 通过模拟冠层内的光分布, 采用对冠层进行积分的方法实现由单叶向冠层的尺度扩展, 而冠层气孔导度仍然可以沿用 Ball 模型^[3]的形式; 建立了冠层尺度上的光合-蒸腾耦合模型; 讨论了其在冠层尺度上的适用性问题.

在无水分胁迫情况下本模型在冠层尺度上对生态系统的的光合速率具有很高的模拟能力, 能够解释 88.92% 的冠层光合速率, 可以将其作为构建陆地生态系统碳循环模型的基础模型. 相比于光合速率, 蒸腾速率的模拟效果偏差, 仅能解释 43.55% 的冠层蒸腾速率. 这主要是因为本模型中没有考虑土壤和冠层的蒸发, 特别是在不同的降水过程中, 来自土壤和冠层的蒸发占生态系统总蒸散的比重也不一样, 本模型并没有这方面的模拟能力造成的.

本研究工作仅是在大叶模型假设, 在长白山 2003 年的夏季(此时处于高叶面积指数下, 土壤水分并不匮乏, 或即使表层土壤水分匮乏, 而深层仍有充足水分)的特定条件下, 对 SMPT-SB 模型由单叶向冠层进行尺度扩展的初步探讨, 证明了在生长旺季模型的可行性. 但是如何将 SMPT-SB 扩展到生长季的初期和后期以及非生长季, 此时上述的特定条件皆不具备, 冠层已不能看成是生态系统单一的物质“涌源”, 因此, 关键问题是如何模拟生态系统物质通量

的多“涌源”过程, 另外如何更充分地考虑影响蒸腾速率的因素, 提高蒸腾速率的模拟效果, 是有待于进一步解决的问题. 再者如何将本模型扩展到其他地区, 以及如何建立一套适用于一般生态系统的普适化参数方案, 也仍然是有待于进一步解决的问题.

参 考 文 献

- 1 Jarvis P G. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. Phil Trans R. Soc Lond Ser B Biol Sci, 1976, 273: 593~610
- 2 Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. Planta, 1980, 149: 78~90
- 3 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 condition. In: Biggins J, eds. Progress in photosynthesis Research. Dordrecht: Martinus Nijhoff Publisher, 1987. 221~224
- 4 Leuning R. Modeling stomatal behavior and photosynthesis of *Eucalyptus grandis*. Australia Journal of Plant Physiology, 1990, 17: 159~175
- 5 Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C_3 plants. Plant Cell Environment, 1995, 18: 339~355
- 6 Tenhunen J D, Sala S A, Harley P C, et al. Factors influencing carbon fixation and water use by Mediterranean sclerophyll shrubs during summer drought. Oecologia, 1990, 82: 381~393
- 7 Collatz G J, Ball J T, Griwet T C, et al. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. Agricultural and Forest Meteorology, 1991, 54: 107~136
- 8 Collatz G J, Ribas-Carbo M, Berry J A. Coupled photosynthesis-stomatal conductance model for leaves of C_4 plants. Australia Journal of Plant Physiology, 1992, 19: 519~538
- 9 Hatton T J, Walker J, Dawes W R, et al. Simulation of hydro-ecological responses to elevated CO_2 at the catchment scale. Australia Journal of Botany, 1992, 40: 679~696
- 10 McMurtrie R E, Leuning R, Thompson W A, et al. A model of canopy photosynthesis and water use incorporating a mechanistic formulation of leaf CO_2 exchange. Forest Ecological Management, 1992, 52: 261~278
- 11 Zhan X W, Xue Y K, Collatz G J. An analytical approach for estimating CO_2 and heat fluxes over the Amazonian region. Ecological Modelling, 2003, 162: 97~117
- 12 Sellers P J, Dickinson R E, Randall D A, et al. Modeling the exchange of energy, water, and carbon between continents and the atmosphere. Science, 1997, 275(5299): 502~509

- 13 Sellers P J, Berry J A, Collatz G J, et al. Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration. Part III. A reanalysis using enzyme kinetics-electron transport models of leaf physiology. *Remote Sensing Environment*, 1992, 42: 187~216
- 14 Sellers P J, Randall D A, Collatz G J, et al. A revised land surface parameterization(SSiB_2) for atmospheric GCMs. Part I. Model formulation. *Journal of Climate*, 1996, 9: 676~705
- 15 Sellers P J, Bounoua L, Collatz G J, et al. Comparison of radiative and physiological effects of doubled atmosphere CO₂ on climate. *Science*, 1996, 271: 1402~1406
- 16 Woodward F I, Smith T M. Global photosynthesis and stomatal conductance: Modelling the controls by soil and climate. *Advanced Botany research*, 1994, 23: 1~41
- 17 Denning A S, Randall D A, Collatz G J, et al. Simulations of terrestrial carbon metabolism and atmospheric CO₂ in a general circulation model. Part 2. Simulated CO₂ concentration. *Tellus*, 1996, 48(B): 543~567
- 18 Yu G R, Zhuang J, Yu Z L. An attempt to establish a synthetic model of photosynthesis-transpiration based on stomatal behavior for maize and soybean plants grown in field. *Journal of Plant Physiology*, 2001, 158: 861~874
- 19 Yu G R, Kobayashi T, Zhuang J, et al. A coupled model of photosynthesis-transpiration based on the stomatal behavior for maize(*Zea mays L.*) grown in the field. *Plant and Soil*, 2003, 249: 401~416
- 20 于贵瑞, 张雷明, 孙晓敏, 等. 亚洲区域陆地生态系统碳通量观测研究进展. *中国科学, D 辑*, 2004, 34(增刊 II): 15~29
- 21 Baldocchi D D. An analytical solution for coupled leaf photosynthesis and stomatal conductance models. *Tree physiology*, 1994, 14:1069~1079
- 22 McNaughton K G, Jarvis P G. Effects of spatial scale on stomatal control of transpiration. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1991, 54: 269~301
- 23 Anderson M C, Norman J M, Meyers T P, et al. An analytical model for estimating canopy transpiration and carbon assimilation fluxes based on canopy light-use efficiency. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2000, 101: 265~289
- 24 Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 1994, 8: 315~323
- 25 Jones H G. *Plants and Microclimate*, 2nd eds. New York: Cambridge University Press, 1992. 163~214
- 26 Brooks A, Farquar G D. Effect of temperature on the CO₂/O₂ specificity of ribulose-1,5-biophosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light. *Planta*, 1985, 165: 397~406
- 27 Mackay D S, Ahl D E, Ewers B E, et al. Physiological tradeoffs in the parameterization of a model of canopy transpiration. *Advances in Water Resources*, 2003, 26: 179~194
- 28 Monteith J L, Unsworth M H. *Principles of environmental physics*. 2nd ed. London: Edward Arnold, 1990. 291(press)
- 29 于贵瑞. 不同冠层类型的陆地植被蒸发散模型研究进展. *资源科学*, 2001, 23(6): 72~84
- 30 Tomomichi K, Reiji K, Makio K. Estimation of evapotranspiration, transpiration ratio and water-use efficiency from a sparse canopy using a compartment model. *Agricultural Water Management*, 2004, 65:173~191
- 31 王秋凤, 牛栋, 于贵瑞等. 长白山森林生态系统 CO₂ 和水热通量的模拟研究. *中国科学, D 辑*, 2004, 34(增刊 II): 131~140