

羊草叶片气孔导度特征及数值模拟*

王玉辉** 何兴元 (中国科学院沈阳应用生态研究所, 沈阳 110016)

周广胜¹⁾ (中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室, 北京 100093)

【摘要】 对松嫩平原草地羊草叶片气孔导度特征及与环境因子关系的研究结果表明, 羊草叶片气孔导度日变化与环境因子密切相关, 晴天表现为双峰曲线, 阴天为单峰曲线; 同时叶片气孔导度(g_s)对瞬时光合有效辐射(PAR)、叶片与空气间的水汽压亏损(VPD)、空气温度(T_a)反应十分明显。依据野外实测资料, 在对国际上两类代表性气孔导度模型验证比较的基础上, 建立了适用于羊草草原的羊草叶片气孔导度对环境因子的响应模型 $g_s = PAR(2.01 T_a^2 + 147.74 T_a - 2321.11) / ((444.62 + PAR)(-538.04 + VPD))$ 。

关键词 气孔导度 羊草 导度模拟

文章编号 1001-9332(2001)04-0517-05 **中图分类号** Q945 **文献标识码** A

Characteristics and quantitative simulation of stomatal conductance of *Aneurolepidium chinense*. WANG Yuhui, HE Xingyuan (*Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016*) and ZHOU Guangsheng (*Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093*). -*Chin. J. Appl. Ecol.*, 2001, 12(4): 517~521.

Based on field measurements of stomatal conductance and photosynthesis of *Aneurolepidium chinense*, the dynamic characteristics and the relationship between stomatal conductance and environmental conditions were examined to develop a leaf stomatal conductance model for *A. chinense*. The results showed that the variation of stomatal conductance of *A. chinense* was closely correlated with environmental factors, such as physiologically active radiation (PAR), vapor pressure deficit (VPD) and air temperature (T_a). The daily variation of *A. chinense* stomatal conductance could be described as M-type curve at fair-weather, but \cap -type curve at cloudy weather. The value of stomatal conductance increased with the increase of PAR or T_a , but decreased with the increase of VPD. The relationship between stomatal conductance(g_s) and environmental factors could be expressed as: $g_s = PAR(2.01 T_a^2 + 147.74 T_a - 2321.11) / ((444.62 + PAR)(-538.04 + VPD))$. This model would be helpful to simulate the dynamical photosynthesis of leaf and canopy and to further simulate the NPP of ecosystems and the exchange of water and heat among the soil-plant-atmosphere continuum.

Key words Stomatal conductance, *Aneurolepidium chinense*, Conductance simulation.

1 引言

羊草作为我国温带草原的优势建群种, 具有十分重要的生态价值和经济价值。以羊草为建群种的东北松嫩平原草甸草原和内蒙古东部的典型草原, 构成了我国北方生态环境的绿色屏障, 并成为我国北方重要的畜牧业基地。因此, 对羊草开展深入的研究对于保护北方的生态环境和维持草场的持续发展具有重要意义。

植物叶片气孔作为植物体发育的具有复杂调节功能的器官, 对气体和水分的传输状况将直接关系到植物体水分的损失和C的获取程度, 从而影响植物体有机物质的生产和累积。有关羊草气孔导度的研究, 目前还主要局限于观察气孔导度对各种环境因子的反应上^[6, 8, 10, 12], 关于羊草气孔导度模型化的问题仍十分薄弱。为此, 本文以松嫩草甸草原的羊草为研究对象, 试图通过不同时期对羊草叶片气孔导度状况的观测, 分析羊草叶片气孔导度对环境因子的反应, 并依据累

积实验数据, 在对国际两类代表性气孔导度模型比较的基础上, 构建羊草叶片气孔导度模型。

2 研究地区与研究方法

2.1 研究地概况

本研究在吉林省长岭种马场东北师范大学草地生态站进行(44°30'~44°45' N, 124°31'~124°56' E)。该区为松嫩平原南部低洼冲积平原, 地势平坦, 草地辽阔, 海拔高度138~145m, 属温带半湿润草原气候, 年降水量300~500mm, 主要集中于7、8月份, 年蒸发量是降水量的2~3倍。土壤为盐碱化草甸土, 植被类型为盐碱化羊草草甸^[15]。

2.2 实验材料

供试材料为生长于羊草群落中的羊草植株。测试时随机选

1) 第2作者。

* 国家重点基础研究发展规划项目(G1999043407)、国家自然科学基金重点项目(39730110和49835001)、中国科学院知识创新工程项目(KSCX2-1-07)及国家自然科学基金面上项目(49905005、30070642)。

** 通讯联系人。

2000-05-29 收稿, 2000-07-28 接受。

取 5~6 株植株,测定由上至下第 1、2、3 片充分展开的完整叶片,每次测定 15~18 片叶片。

2.3 测试内容及方法

观测实验于 1998~1999 年 6~9 月进行 每月尽量选取晴朗天气观测 2~6d. 观测时使用 CID-301PS 光合作用测定仪,测定叶片气孔阻力(R , $\text{m}^2\cdot\text{s}\cdot\text{mol}^{-1}$),净光合速率(A_n , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),光合有效辐射(PAR $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),大气温度(T_a , $^{\circ}\text{C}$),叶片温度(T_l , $^{\circ}\text{C}$),相对湿度(RH, %)等指标,测定时间一般为 8:00~18:00, 1h 测定 1 次. 观测结束后,利用 CID-201 激光叶面积仪测定羊草叶片叶面积,将叶片气孔阻力换算成气孔导度(g_s , $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 气孔导度为气孔阻力的倒数),并计算叶片与空气间的水汽压亏损(VPD, kPa)。

3 结果与分析

3.1 羊草叶片气孔导度的日变化进程

植物的气孔导度除受植物自身的生物学特性影响外,还对环境因子的变化十分敏感.通常,植物叶片气孔在白天开放,晚上关闭,而且气孔的开张程度与环境因子变化密切相关^[11].图 1 给出晴天和阴天两种典型天气状况下,羊草叶片气孔导度的日变化规律.从中可以看出,两种天气情况下,羊草叶片气孔导度的日变化规律有所差异.晴天羊草叶片气孔导度的日变化呈现双峰曲线,在午间气孔导度有一个降低的过程.阴天,羊草叶片气孔导度呈现单峰型,在午间达到一天内的最高值.气孔导度的这种变化同环境因子的日变化密切相关.有关晴朗天气植物叶片气孔在早晨开张程度大,中午较小的现象已为许多实验所证实^[5].尽管关于植物气孔开张程度的机理性解释仍在探索之中,但从表观上分析,午间气孔导度存在降低的这一现象可能与气孔具有抑制过多水分散失到大气中的调节功能有关.在晴朗天气中午,由于光合有效辐射、空气温度和水汽压亏损都达到了一天内的最高值,此时如果气孔充分开放,就无法避免植物体内水分因蒸腾的加速而过分散失.在没有充足水分供给的情况下,叶片的保卫细胞就会因失水而体积缩小,导致气孔部分关闭,对水汽的阻力增大,从而呈现气孔导度午间降低的现象。

3.2 气孔导度对环境因子的反应

3.2.1 瞬时光合有效辐射(PAR) 太阳辐射是决定气孔导度的重要因子.一般情况下,气孔在光照条件下开张,黑暗中关闭.图 2 给出的羊草叶片气孔导度随光合有效辐射(PAR)的变化,从中可以看出,光合有效辐射较低时,气孔导度随光合有效辐射强度的增加逐渐增加,当光合有效辐射较大时,气孔导度会呈下降趋势。

3.2.2 水汽压亏损(VPD) 已有研究表明,降低周围环境的湿度会造成叶片传导率降低或气孔完全关闭,

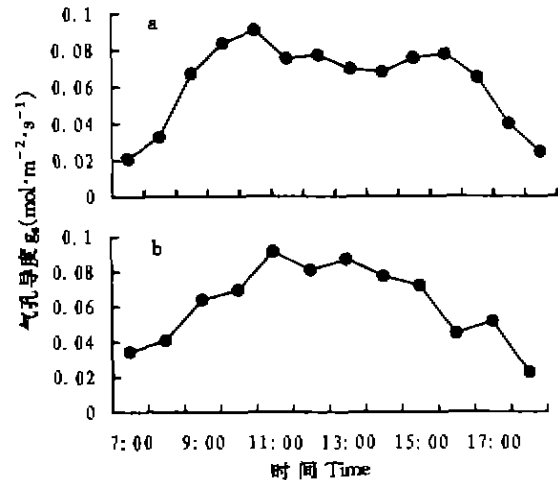


图 1 气孔导度的日变化进程

Fig. 1 Fluctuation of stomatal conductance on the day

a) 8月8日(晴天 Fair-weather), b) 8月5日(阴天 Cloudy weather)

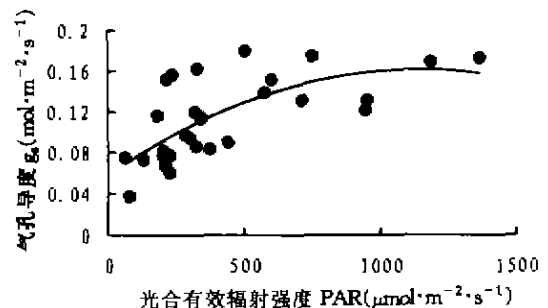


图 2 瞬时光合有效辐射对气孔导度的影响

Fig. 2 Effect of PAR on stomatal conductance(g_s)

也有试验表明气孔对湿度没有明显反应^[3].图 3 给出了羊草叶片气孔导度随水汽压亏损的变化,羊草叶片气孔导度在一定范围内随水汽压亏损的增加而增加,当水汽压亏损达到 2kPa 左右时,气孔导度达到最高值,此后气孔导度随着水汽压亏损的增加而减小.这可能是在水汽压亏损较小的情况下,植物的蒸腾作用相对较弱,损失的水分能够得到及时的补充,未明显引起保卫细胞失水收缩,造成气孔关闭.当水汽压亏损达到一定程度时,植物因蒸腾损失的水分过多,保卫细胞水分得不到充分补给,因此气孔逐渐关闭,气孔导度变小.气孔导度随水汽压亏损的变化状况是在自然环境中各因子综合作用的结果,体现出的变化不仅是对单一因子的反应.在控制条件下,研究者发现随着水汽压亏损的增加,气孔导度呈递减曲线变化^[6,7]。

3.2.3 空气温度(T_a) 温度对于叶片气孔导度的影响取决于温度和湿度对气孔的综合作用^[3].由图 4 可见,羊草叶片气孔导度随着空气温度的上升而增加,在 32 $^{\circ}\text{C}$ 左右达最大导度,此后随着温度的增加,气孔导度

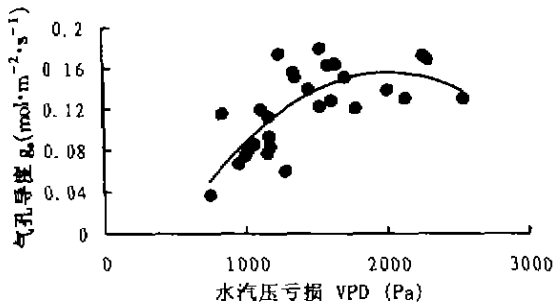


图3 水汽压亏损同气孔导度的关系
Fig. 3 Relationship between vapor pressure deficit (VPD) and stomatal conductance (g_s).

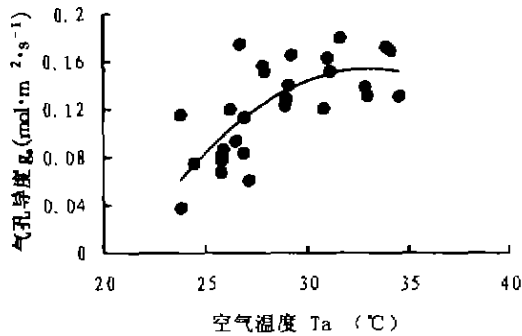


图4 空气温度同水汽压亏损间的相互关系
Fig. 4 Relationship between air temperature and vapor pressure deficit (VPD).

逐渐降低,这一现象同温度升高造成水汽压亏损增大有关。

3.3 羊草叶片气孔导度数值模拟

3.3.1 模型描述

环境因子对叶片气孔导度的影响是一个十分复杂的过程,迄今为止,有关气孔行为的生理机制仍未完全清楚,但已经基于叶片气孔导度对环境因子的响应实验,建立了一系列的经验性或半经验半机理性气孔导度模型^[1,4,5,7]。气孔导度模型的建立为从光合机理上模拟植被生产力动态以及探讨土壤-植物-大气连续系统的水分运输和水分平衡状况奠定了基础。目前被众多学者所接受的,具代表性的气孔导度模型主要是以Jarvis(1967)为代表建立的气孔导度与环境因子的非线性模型和以Ball等(1987)为代表建立的气孔导度与净光合速率和环境因子的线性相关模型:

1)Jarvis的非线性气孔导度模型。Jarvis认为气孔

导度是几个环境因子综合作用的产物,可通过气孔导度对单一环境因子反应叠加得到多个环境因子同时变化时对叶片气孔导度的综合影响,模型的具体形式如下:

$$g_s = g_s(PAR) f_1(VPD) f_2(\varphi) f_3(T) f_4(Ca) \quad (1)$$

式中, $g_s(PAR)$, $f_1(VPD)$, $f_2(\varphi)$, $f_3(T)$, $f_4(Ca)$ 分别为瞬时光合有效辐射,叶片与空气间的水汽压亏损、叶水势、温度和大气中的 CO_2 浓度对气孔导度(g_s)的影响函数,其中 $f_1(VPD)$, $f_2(\varphi)$, $f_3(T)$, $f_4(Ca)$ 的函数值在 0~1 之间。

2)以Ball为代表的线性气孔导度模型。依据稳定状态下,当叶片表层 CO_2 浓度和大气湿度不变时,气孔导度同净光合速率具有线性关系的研究结果,Ball^[1]提出了下列线性气孔导度模型:

$$g_s = m \frac{Anh_s}{C_s} + b \quad (2)$$

式中, An 是净光合速率($\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$); h_s 和 C_s 分别为大气相对湿度和叶表面 CO_2 浓度; m 和 b 为经验系数,其中 Anh_s/C_s 被成为气孔导度指数。

由于该模型在低 CO_2 浓度时受到限制,Leuning对方程进行了修正:

$$g_s = \frac{An}{(C_s - \Gamma)(1 + VPD_s/VPD_0)} + g_{s0} \quad (3)$$

式中, Γ 是 CO_2 补偿点($\mu mol \cdot mol^{-1}$); VPD_s 是叶面的水汽压亏损(Pa), g_{s0} 是在光补偿点处的 g_s 值, m 和 VPD_0 为经验常数。

为了更好地描述羊草叶片气孔导度对环境的响应,依据野外观测资料对上述两类广泛应用的代表性模型进行了比较研究。

3.3.2 主要影响因素筛选 在对羊草叶片气孔导度模拟前,首先利用逐步回归的方法,就不同月份对羊草叶片气孔导度产生最主要影响的环境因子进行了筛选。

依据野外实际观测的羊草叶片气孔导度(g_s)及瞬时光合有效辐射(PAR)、环境温度(T_a)、叶片表面温度(T_l)、叶片与大气的水汽压差(VPD)、大气 CO_2 浓度(Ca)等因子的数据,在显著度 $\alpha = 0.05$ 情况下,得到不同月份羊草叶片气孔导度与各环境因子的回归方程(表1)。

表1 羊草叶片气孔导度与环境因子的回归分析

Table 1 Regression analysis on the relationship between stomatal conductance of *Aneurolepidium chinense* and environmental factors

时间 Time(month)	回归方程 Regression equation	样本数 Sample number	F 检验值 F-test	相关系数 r Correlation coefficient
6	$g_s = 1.24PAR \times 10^{-4} + 3.17Ta \times 10^{-2} - 0.23VPD - 4.03$	130	63.486	0.775
7	$g_s = 9.3PAR \times 10^{-5} + 1.55Ta \times 10^{-2} - 0.12VPD - 0.222$	114	63.214	0.824
8	$g_s = 1.2PAR \times 10^{-4} + 2.47Ta \times 10^{-2} - 0.2VPD - 0.315$	114	350.444	0.95
9	$g_s = 1.24PAR \times 10^{-4} + 1.64Ta \times 10^{-2} - 0.16VPD - 0.155$	115	222.91	0.924

由表1可以看出,在整个生长季的6至9月间对羊草叶片气孔导度影响最为显著的环境因子是 PAR、VPD、Ta。其中气孔导度与 PAR 和 Ta 呈正相关,与 VPD 呈负相关,即在一定范围内,气孔导度将随着 PAR 和 Ta 的升高而增大,随着 VPD 的增大而减小。这一结果同 Jarvis 和 Ball 模型所描述的影响因子相接近,说明是可以依据这两类模型的理论对羊草气孔导度进行模拟分析。

3.3.3 模型参数的估算 根据逐步回归分析结果对 Jarvis 的气孔导度模型进行修正,构建了适于羊草叶片的气孔导度对环境因子的响应模型:

$$g_s = g_s(PAR) f_1(VPD) f_2(Ta) \quad (4)$$

根据 Monteith^[9] 的研究结果, g_s 对 PAR 的反映呈双曲线的关系:

$$g_s(PAR) = PAR / (a_1 + PAR) \quad (5)$$

式中, a_1 为经验常数; PAR 为光合有效辐射强度 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

g_s 对水汽压亏损 (VPD) 的反应函数呈递减曲线^[13]可表示为:

$$f_1(VPD) = 1 / (a_2 + VPD) \quad (6)$$

式中, a_2 (kPa^{-1}) 为经验常数; VPD 为叶片与空气间的水汽压亏损 (kPa)。

根据 Hofstra 和 Hesketh^[2] 的研究结果,空气温度对叶片气孔导度的影响函数表示为:

$$f_2(Ta) = a_3 Ta^2 + a_4 Ta + a_5 \quad (7)$$

式中, Ta 为空气温度 ($^{\circ}\text{C}$); a_3 、 a_4 、 a_5 分别为经验常数。

将方程(5)~(7)代入方程(4)中,整理后得:

$$g_s = g_s(PAR) f_1(VPD) f_2(Ta) = PAR(a_3 Ta^2 + a_4 Ta + a_5) / ((a_1 + PAR)(a_2 + VPD)) \quad (8)$$

对于线性气孔导度模型则采用了 Leuning 对 Ball 的改进方程:

$$g_s = m \frac{An}{(C_s - \Gamma)(1 + VPD_s / VPD_0)} + g_{s0}$$

式中, Γ 是 CO_2 补偿点 ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$); VPD_s 是叶面的水汽压亏损 (Pa), g_{s0} 是在光补偿点处的 g_s 值, m 和 VPD_0 为经验常数。

根据 Brooks 和 Farquhar^[14] 的研究, CO_2 补偿点 Γ 同温度呈二次曲线关系:

$$\Gamma = O[213.88 \times 10^6 + 8.995 \times 10^6 (T_l - 25) + 1.772 \times 10^7 (T_l - 25)^2] \quad (9)$$

式中, O 为胞间氧气浓度 ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), T_l 为叶面温

度 ($^{\circ}\text{C}$)。

依据随机选取的野外同步观测的光合有效辐射、空气温度、水汽压亏损以及气孔导度的瞬时数值和上述气孔导度模型,使用 Statistica 软件的非线性参数估算进行曲线拟合,用非线性最小二乘法确定参数,结果如表 2。

表 2 模型拟合参数表
Table 2 Estimated parameters

模型名称 Modeling name	参数拟合值 Estimated value of parameter	相关系数 r Correlation coefficient
Jarvis 修正模型 Jarvis model	$a_1 = 444.62, a_2 = 538.04, a_3 = 2.01, a_4 = 147.74, a_5 = 2321.11$	0.72
Leuning 改进模型 Leuning's model	$m = 0.8993, g_{s0} = 0.0674, VPD_0 = 11793.8$	0.4112

根据羊草的实测数据,对两个代表性方程参数估算后,共同使用没有参加参数估算的数据对所建模型进行验证和比较(图 5)。从中可以看出,依据 Jarvis 模型所建立的羊草气孔导度模型的模拟结果更均匀地分布于观测值的两侧,而依据 Leuning 对 Ball 模型改进模型所建立的气孔导度模型模拟结果与实测值偏差较

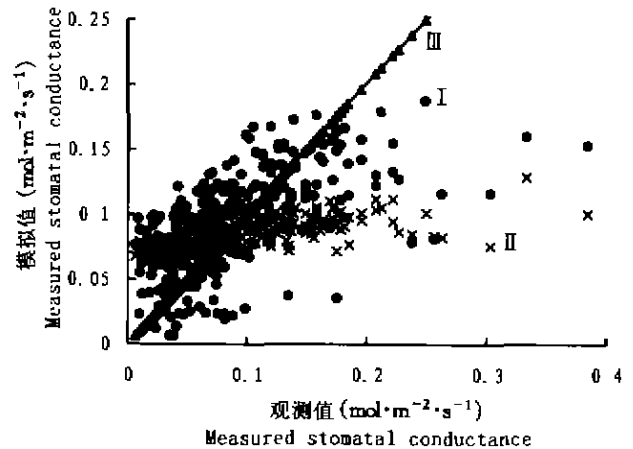


图 5 两者气孔导度模型验证比较
Fig. 5 Test and comparison of two kind of stomatal conductance models. I. Jarvis 模型 Jarvis model, II. Ball 模型 Ball model, III. 实测值 Observed value.

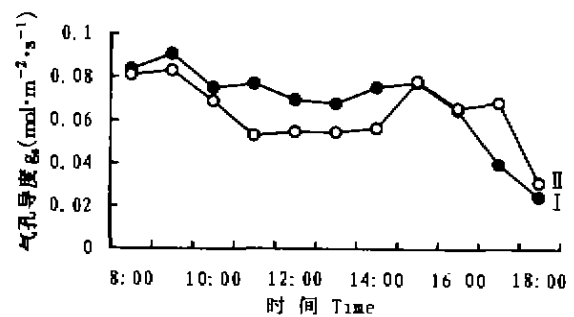


图 6 气孔导度日动态比较
Fig. 6 Comparison of daily variation of stomatal conductance I. 观测值 Observed value, II. 模拟值 Simulated values

大.就现有资料而言,依据 Jarvis 模型所改建的羊草叶片气孔导度模型能够更好地反应羊草叶片气孔导度对环境因子的响应,模型的具体形式为:

$$g_s = \frac{PAR(2.01Ta^2 + 147.74Ta - 2321.11)}{(444.62 + PAR)(-538.042 + VPD)} \quad (10)$$

根据比较验证的结果,利用 Jarvis 模型所建羊草叶片气孔导度模型对羊草叶片气孔导度的日动态进行了模拟计算,从中可以看出,模拟值与实测值间有十分接近的日变化规律.

4 结 论

4.1 羊草叶片气孔导度的日变化状况同环境状况相关,在晴天,羊草叶片气孔导度呈双峰型曲线变化,而阴天则呈现单峰曲线状况.

4.2 不同环境因子对羊草叶片气孔导度的影响程度综合分析表明,光合有效辐射 PAR、叶片与空气间的水汽压差 VPD、环境温度 Ta 3 个环境因子对羊草叶片气孔导度的影响最为显著.

4.3 对目前最具代表性的两类气孔导度模型进行验证与比较结果表明,基于 Jarvis 模型所改建的气孔导度模型比依据 Leuning 对 Ball 等改进模型所建立的模型具有更好的模拟效果,同时模型的模拟值与实测值具有十分接近的日变化规律,最终依据野外实际获得的数据,建立了适用于羊草草原的羊草叶片对环境因子的响应模型, $g_s = \frac{PAR(2.01Ta^2 + 147.74Ta - 2321.11)}{(444.62 + PAR)(-538.042 + VPD)}$.

致谢 东北师范大学李建东和张宝田老师给予大力支持和帮助,特表谢意.

参考文献

- Ball JT. 1988. An analysis of stomatal conductance. Thesis D ed. Stanford University.
- Hofstra G, Hesketh JD. 1969. The effect of temperature on stomatal aperture in different species. *Can J Bot*, 47: 1307~1310
- Huang H-F(黄洪峰). 1997. Principles and Simulation Studies of Soil-Plant-Atmosphere Interaction Beijing: Meteorological Press (in Chinese)
- Jarvis PG, Morison JIL. 1981. The control of transpiration and photosynthesis by the stomata. In: Stomatal Physiology. *Soc Exper Biol*, 8: 247~279
- Jarvis PG. 1976. 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*, 273: 593~610
- Küppers M. 1988. Water vapour and carbon dioxide exchange of leaves as affected by different environmental conditions. *Acta Horti*, 229: 85~112
- Leuning R, Kelliher FM, DE Pury DGG *et al*. 1995. Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: scaling from leaves to canopies. *Plant Cell Environ*, 18: 1183~1200
- Liu X(刘 萱), Wang T-D(王天铎). 1988. Mathematical simulation of responses of wheat stomata to environmental factors in the field. *Acta Phytohyssol Sin*(植物生理学报), 14(2): 136~144(in Chinese)
- Monteith JL. 1965. Light distribution and photosynthesis in field crops. *Ann Bot N S*, 113: 17~37
- Monteith JL. 1995. A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant Cell Environ*, 18: 357~364
- Pan R-Z(潘瑞焱), Dong Y-D(董愚得). 1995. Plant Physiology (Third edition). Beijing: Higher Education Press. 18~20(in Chinese)
- Raschke K. 1975. Stomatal action. *Ann Rev Plant Physiol*, 26: 309~340
- Turner NC, Schulze ED, Gollan T. 1985. The response of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content II. The mesophytic herbaceous species, *Helianthus annuus*. *Oecology*, 65: 348~355
- Upadhyaya SK, Rand RH, Cooke JR. 1983. A mathematical model of the effect of CO₂ on stomatal dynamics. *J Theor Biol*, 101: 415~440
- Zheng H-Y(郑慧莹), Li J-D(李建东). 1993. Grassland and its Utilization of Songnen Plain. Beijing: Science Press. (in Chinese)

作者简介 王玉辉,女,1972年生,博士,主要从事陆地生态系统对全球变化反应的研究,发表论文15篇. Tel: 010-62591431-6268, E-mail: wzhougs@public2.east.cn.net