

盘锦湿地芦苇叶片气孔导度的模拟

周莉¹ 周广胜^{1,2} 贾庆宇² 吕国红² 谢艳兵² 赵先丽²

(1. 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室,北京 100093; 2. 中国气象局沈阳大气环境研究所,沈阳 110016)

摘要:基于2005年5~9月盘锦湿地芦苇叶片气体交换观测数据,针对芦苇叶片气孔导度与光合速率以及光合速率与光合有效辐射之间的关系进行分析。结果表明:芦苇叶片气孔导度与光合速率的关系可应用Ball-Berry模型描述,光合速率与光合有效辐射的关系可应用非直角双曲线光合模型描述,联合Ball-Berry模型与非直角双曲线光合模型可通过环境变量求解叶片气孔导度。模型考虑了气孔导度与光合之间的相互作用。利用实验数据对气孔导度模型验证表明,叶片气孔导度模拟值和观测值回归方程的斜率为0.95,方程决定系数 $R=0.82(P<0.05)$ 。

关键词:湿地;芦苇;气孔导度;模型模拟

湿地是全球三大生态系统之一^[1-2]。气孔是植物体与外界气体交换的主要通道,植物通过调节气孔孔径的大小控制植物光合作用中 CO_2 的吸收和蒸腾过程中水分的散失,气孔导度的大小与光合及蒸腾速率紧密相关^[3]。因此,气孔作为连接生态系统碳循环和水循环的结合点,它的参数化是定量研究植被与大气间通量交换的关键。

盘锦湿地是我国重要的滨海湿地,其主要的湿地植被类型为芦苇,面积约为 900 km^2 ,是亚洲第一大芦苇分布区^[4]。芦苇(*Phragmites communis*)群落生产力大、光合与蒸腾速率高^[5-6],在三角洲湿地植被和大气间的水汽与碳交换过程中占有重要地位,直接影响湿地的水文条件。目前,针对芦苇气孔导度的研究大多集中在其日季动态特征及主导环境因子影响方面^[7-10],关于芦苇叶片气孔导度模拟模型尚未见报道。本文试图通过芦苇叶片生长季各时期的气体交换特征野外观测资料,构建芦苇叶片气孔导度模型,为芦苇湿地植被和大气间的通量估算提供参数。

1 研究方法

1.1 研究区域概况

本研究在中国气象局沈阳大气环境研究所盘锦湿地生态系统野外观测站进行($41^{\circ}08'N, 121^{\circ}54'E$)。该区

域是辽河三角洲湿地的一部分,主要湿地植被类型为芦苇,面积约为 900 km^2 ,是亚洲第一大芦苇分布区^[4],属暖温带大陆性湿润季风气候。盘锦年平均气温为 $8.6\text{ }^{\circ}\text{C}$,7月平均气温为 $24.4\text{ }^{\circ}\text{C}$,1月平均气温为 $-9.8\text{ }^{\circ}\text{C}$;年平均降水量为 631 mm ,降雨量集中在7~9月,占年平均降水量的70%~80%;年蒸发量为 $1\ 390\sim 1\ 705\text{ mm}$,为年平均降水量的2.5倍。

1.2 观测材料和方法

实验于2005年5~9月生长季的晴朗日进行,每月1次,共观测5次。每次选择3~4株能代表群落平均生长状况的芦苇植株,利用LI-6400便携式光合作用测定系统(LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA),观测各植株上位于冠层上、中部和底部的叶片在不同光合有效辐射强度下的气体交换特性,包括叶片气孔导度($G_s, \text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、净光合速率($A_n, \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)等生理生态参数,以及光合有效辐射(PAR, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、大气温度($T_a, ^{\circ}\text{C}$)、大气相对湿度(RH, %)、饱和水汽压差(VPD, kPa)和空气 CO_2 浓度($C_a, \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$)等微环境指标。观测时,所测定叶片温度控制在 $25\text{ }^{\circ}\text{C}$,空气 CO_2 浓度维持在 $380\ \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$;光合有效辐射强度梯度依次为:2 600, 2 200, 1 800, 1 400, 1 000, 700, 400, 200, 150, 100, 50, 20, 0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,共13个光强水平;采用Li-6400 02B控制光源。

收稿日期:2006-06-08;修订日期:2006-07-10。

基金项目:中国气象局科技项目“我国中高纬地区典型下垫面陆一气通量观测系统建设”、“东北地区干旱化和生态系统相互作用的观测与模拟”等共同资助。

作者简介:周莉,女,1975年生,博士研究生,主要从事碳循环方面的研究。

通信作者:周广胜, E-mail: gszhou@ibcas.ac.cn。

1.3 模型

基于单叶水平的气体交换实验,许多研究者已经提出了一系列的气孔导度模型^[11-15]。这些模型是基于不同的假设条件,由不同的数值方程所构成,在模型复杂程度上有很大差异。其中,Ball-Berry模型是一种被广泛采用的半经验气孔导度模型,它是基于稳定状态下,当叶片表层CO₂浓度和大气湿度不变时,气孔导度与净光合速率之间呈线性关系这一实验条件所构建:

$$g_s = m \frac{A_n h_s}{C_s} + g_0 \quad (1)$$

式(1)中, g_s 为气孔导度($\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), m 和 g_0 为经验系数, A_n 为净光合速率($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), h_s 为大气相对湿度(%), C_s 为叶表面空气中的CO₂浓度($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)。其中, $\frac{A_n h_s}{C_s}$ 为气孔导度指数。Ball-Berry模型不仅反映了环境CO₂浓度和空气湿度对气孔导度的影响,同时也考虑了气孔运动所导致的光合作用变化对气孔产生的生理反馈。而且,该模型运行所需要的参数相对于经验模型(如Jarvis模型)较少。但是,其中 A_n 也是一个未知量,Ball-Berry模型需要与叶片的光合模型相耦合,才能得到相应的气孔导度。

芦苇单叶光合作用与光合有效辐射关系最为密切^[6,16]。因此,可以采用光合作用的非直角双曲线模型计算芦苇叶片的光合速率。该模型是基于叶片光合速率随光强变化呈非直角双曲线型变化的特征来模拟叶片光合作用,其优点是模型仅需要3个参数(最大光合速率、表观量子效率和光响应曲线曲率)即可计算叶片光合速率,不仅模拟效果较好,而且便于应用^[17-18]:

$$A_n = \frac{\alpha I + A_{\max} - \sqrt{(\alpha I + A_{\max})^2 - 4\alpha I k A_{\max}}}{2k} - R_d \quad (2)$$

式(2)中, α 为表观量子效率($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ photon}$), I 为是光合有效辐射强度($\mu\text{mol photon} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), A_{\max} 为最大光合速率($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), k 为是曲率, R_d 为光下呼吸速率($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

联立式(1)和式(2),得到下式:

$$g_s = \frac{m h_s}{C_s} \left[\frac{\alpha I + A_{\max} - \sqrt{(\alpha I + A_{\max})^2 - 4\alpha I k A_{\max}}}{2k} - R_d \right] + g_0 \quad (3)$$

经由式(3),叶片的气孔导度(g_s)可通过环境变量的大气相对湿度(h_s)、光合有效辐射强度(I)和空气CO₂浓度(C_s)直接计算。总的来说,该气孔导度模型是基于气孔导度与光合速率以及光合速率与光合有效辐射之间的关系建立的。

1.4 数据处理

利用SPSS12软件对实测数据进行统计分析,模型参数拟合采用非线性最小二乘法,参数拟合结果见表1。

表1 模型参数

模型	参数拟合值	R ²
Ball-Berry 气孔导度模型	$m = 3.972$	0.89
	$g_0 = 0.048$	
	$A_{\max} = 25.9$	
非直角双曲线光合模型	$\alpha = 0.07$	0.84
	$k = 0.26$	

2 结果分析

2.1 气孔导度与光合速率的关系

利用芦苇生长季各时期叶片气体交换特征的观测数据分析芦苇叶片气孔导度与光合速率的关系。结果表明:二者间显著正相关($R^2 = 0.7899$, $P < 0.05$, $n = 221$)(图1),芦苇叶片光合作用主要受到

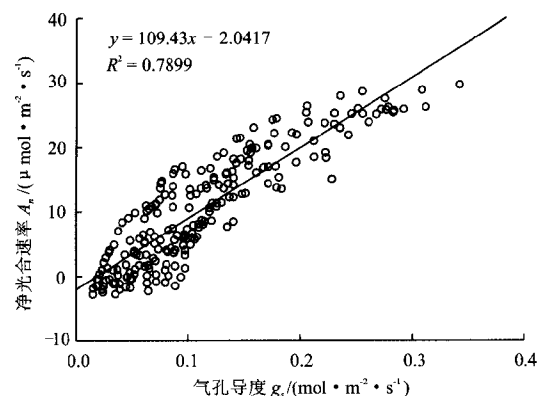


图1 芦苇叶片气孔导度与净光合速率的关系

气孔的影响。这一结果与其他研究者关于芦苇光合生理生态特征的研究结果一致^[6,16]。气孔开启的程度直接影响进入叶片内部参与光合作用的CO₂浓度,从而影响光合作用速率,叶片光合速率随气孔导度的增大而升高。而当气孔导度增加到一定值后,光合速率的增加变缓慢直至平稳,说明此时光合作用主要受到非气孔因素的限制。

图1表明,芦苇叶片的气孔导度与光合速率关

系符合 Ball-Berry 模型的理论基础。因此,采用观测得到的大气相对湿度(RH)、空气 CO_2 浓度(Ca)和芦苇叶片的净光合速率 A_n 计算了 Ball-Berry 模型中的气孔导度指数($\frac{A_n h_s}{C_s}$),将之与实测的气孔导度进行比较,见图 2。从图 2 可以看出,二者呈现显

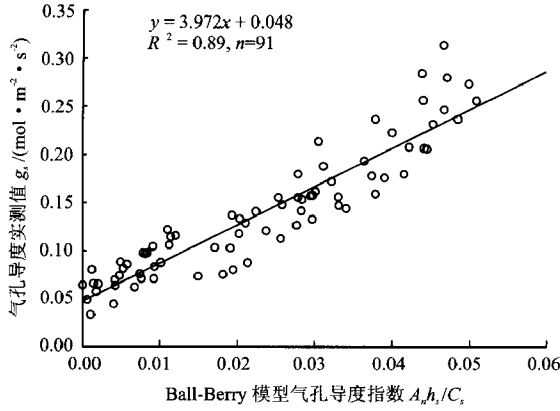


图 2 叶片气孔导度与 Ball-Berry 模型气孔导度指数的关系 著线性关系($R^2 = 0.89, P < 0.05, n = 91$)。通过回 归分析得到式(1)中的参数 m 和 g_0 ,分别为 3.972 和 0.048。 g_0 为光补偿点下的气孔导度,比刘慧颖 等^[19]给出的结果相对较低,说明芦苇叶片在光补偿 点条件下的气孔导度较低。

2.2 光合速率对光合有效辐射强度变化的响应

图 3 给出了芦苇叶片光合光响应曲线。在一定

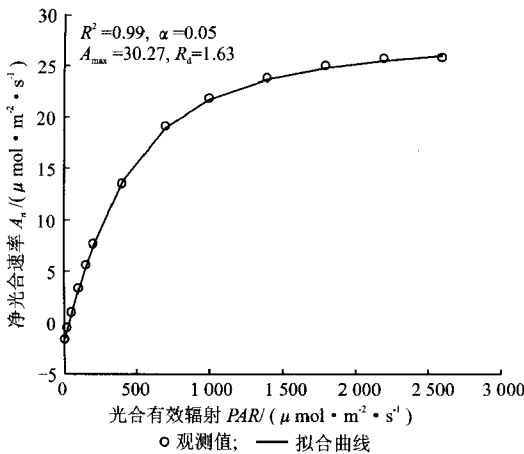


图 3 非直角双曲线光合模型的模拟结果

光强范围内,光合速率随着光合有效辐射的增强而增大,当光强超过一定范围后,这种增大的趋势逐渐减弱,其变化符合双曲线规律。利用芦苇叶片光合作用光响应曲线的观测数据对光合速率与光合有效辐射强度按式(2)进行非线性拟合。结果表明,芦苇叶片的净光合速率与光合有效辐射强度之间存在很好的非直角双曲线关系($R^2 = 0.99$)。拟合曲线的初始斜

率,即芦苇叶片的表观量子效率(α)平均值为 $0.07 \mu mol CO_2 \cdot \mu mol^{-1} photon$,高于 C_3 植物表观量子效率(一般为 0.0524),反映了芦苇叶片在 CO_2 固定过程中对光合有效辐射的利用效率较高;另一方面,表观量子效率是叶片光合光响应曲线起始部分(一般指 $PAR < 200 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)的斜率,其值越大表明对弱光环境的适应越好。光响应双曲线的渐近线与 y 轴的交点即芦苇叶片的最大净光合速率(A_{max}),其平均值为 $25.9 \mu mol CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,代表了芦苇叶片在饱和光强下净光合速率所能达到的最大值。

2.3 模型验证

利用芦苇湿地的气象资料(大气相对湿度 h_s 、光合有效辐射强度 I 和空气 CO_2 浓度 C_s),和没有参与模型参数拟合的芦苇叶片气孔导度实测资料,对所建模型进行验证。图 4 给出了芦苇叶片气孔导度模拟值与观测值的关系,其截距为 0 的回归直线斜率为 0.95,很接近 1;且方程决定系数 R 达到 0.82,表明模型能较好地模拟芦苇叶片气孔导度的变化。

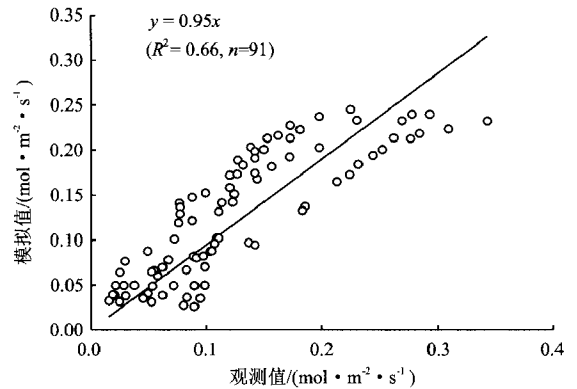


图 4 气孔导度模拟值与观测值的比较

图 5 给出了芦苇叶片气孔导度对光合有效辐射

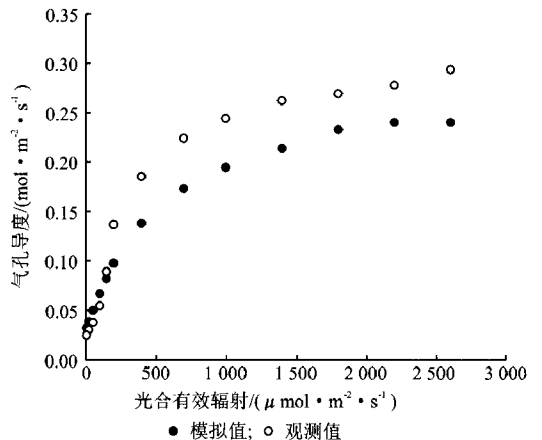


图 5 气孔导度对光合有效辐射变化的响应

变化的响应。从图5可以看出,气孔导度模拟值对光合有效辐射变化的响应规律与实测值非常一致。气孔导度随光合有效辐射强度的增加而增大,当光强达到一定强度以后,这种增大的趋势逐渐减弱。

3 结论

植物叶片气孔控制着植物与外界之间的 CO_2 和水汽交换,气孔导度则是描述植被和大气间通量交换的重要参数^[15,20]。本研究基于盘锦湿地芦苇叶片气体交换整个生长季的观测资料,指出芦苇叶片气孔导度与光合速率之间存在很好的线性关系,可用Ball-Berry模型描述;光合速率与光合有效辐射的关系可用非直角双曲线光合模型描述。由此,本研究提出了基于Ball-Berry模型与非直角双曲线光合模型联合求解芦苇叶片气孔导度模拟方法。该方法考虑了气孔导度与光合作用之间的相互作用,为芦苇湿地水循环研究提供了基本参数。

(致谢:感谢中国科学院植物研究所王云龙、李峰、王旭在实验中给予的支持和帮助;感谢在实验过程中提供帮助的辽宁盘锦鼎翔集团副总经理关恩凯,盘锦监狱第五大队副大队长范锦军,盘锦市气象局原局长赵芳文和刘景涛、张野、姜大鹏、张昆等科技人员)

参考文献

- [1] 宋长春. 湿地生态系统对气候变化的响应[J]. 湿地科学, 2003(1): 122-127.
- [2] 陈宜瑜, 吕宪国. 湿地功能与湿地科学的研究方向[J]. 湿地科学, 2003(1): 7-11.
- [3] Cowan I R. Transport of water in the soil-plant-atmosphere system[J]. Journal of Applied Ecology, 1965, 2: 221-239.
- [4] Xiao D N, Wang X L, Li X Z, et al. Hydrological adjustment and flooding control of wetlands in the Liaohe delta [J]. Journal of Environmental Sciences, 2003, 15(2): 146-151.
- [5] 邵成, 陈中林, 董厚德. 辽河口湿地芦苇的生长及生物量研究[J]. 辽宁大学学报, 1995, 22(1): 89-94.
- [6] 段晓男, 王效科, 冯兆忠, 等. 乌梁素海野生芦苇光合和蒸腾特性研究[J]. 干旱区地理, 2004, 27(4): 637-641.
- [7] 张承烈, 陈国仓. 河西走廊不同生态类型芦苇的气体交换特点的研究[J]. 生态学报, 1991, 11(3): 250-255.
- [8] 高辉远, 李卫军, 徐江, 等. 北疆平原荒漠区不同生长型芦苇光合作用与呼吸作用日变化的研究[J]. 中国草地, 1995(5): 53-59.
- [9] 孙刚, 祝廷成. 芦苇 (*Phragmites communis*) 光合作用与蒸腾作用的日进程[J]. 生物学杂志, 1999, 16(3): 24-26.
- [10] 郭晓云, 杨允菲, 李建东. 松嫩平原不同旱地生境芦苇的光合特性研究[J]. 草业学报, 2003, 12(3): 16-21.
- [11] Jarvis P G. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, 1976, 273: 593-610.
- [12] 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[M]. in Biggins I (ed): Progress in photosynthesis research. Amsterdam: Martinus Nijhoff Publishers, 1987: 221-224.
- [13] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C_3 plants[J]. Plant, Cell and Environment, 1995, 18: 339-355.
- [14] Tuzet A, Perrier A, Leuning R. A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration[J]. Plant, Cell and Environment, 2003, 26(7): 1097-1116.
- [15] Yu Q, Zhang Y Q, Liu Y F, et al. Simulation of the stomatal conductance of winter wheat in response to light, temperature and CO_2 changes [J]. Annals of Botany, 2004, 93: 435-441.
- [16] 李萍萍, 陈歆, 付为国, 等. 北固山湿地芦苇光合作用及其与环境的关系[J]. 江苏大学学报(自然科学版), 2005, 26(4): 336-339.
- [17] Thornley J H M. Instantaneous canopy photosynthesis: Analytical expressions for sun and shade leaves based on exponential light decay down the canopy and an acclimated non-rectangular hyperbola for leaf photosynthesis [J]. Annals of Botany, 2002, 89(4): 451-458.
- [18] Walker. Automated measurement of leaf photosynthetic O_2 evolution as a function of photon flux density[J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, 1989, 323: 313-326.

- [19] 刘颖慧,高琼,贾海坤.半干旱地区3种植物叶片水平的抗旱耐旱特性分析——两个气孔导度模型的应用和比较[J].植物生态学报,2006,30(1):64-70.
- [20] Hatton T J, Walker J, Dawes W R, et al. Simulations of hydroecological responses to elevated CO₂ at the catchment scale[J]. Australian Journal of Botany, 1992, 40: 679-696.

Simulating leaf stomatal conductance of reed (*Phragmites communis*) plant in Panjin wetland

ZHOU Li¹ ZHOU Guangsheng^{1,2} JIA Qingyu² LV Guohong² XIE Yanbing² ZHAO Xianli²

(1. Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093; 2. Institute of Atmospheric Environment, China Meteorological Administration, Shenyang 110016)

Abstract: The stomata are a key channel of gas exchange between plants and their environment. Stomatal conductance is an important parameter for estimating the fluxes between vegetation and atmosphere. Leaf stomatal conductance of reed plant in Panjin wetland were simulated, based on the long term leaf photosynthetically ecophysiological observations of reed plant. It showed that there was a linear relationship between stomatal conductance and photosynthesis rate, and a non-rectangular hyperbolic response of photosynthesis to photosynthetically active radiation (*PAR*). Thus, a leaf stomatal conductance model was constructed by coupling a Ball-Berry model and a non-rectangular hyperbolic photosynthesis model. The model could simulate the stomatal conductance directly from environmental variables, whilst taking account of the interaction between stomata movement and photosynthesis. The simulated values of stomatal conductance were correspondence with the observed data very well ($R = 0.82, P < 0.05$).

Key words: Wetland; Reed; Stomatal conductance; Model simulation