

夏玉米叶片和冠层尺度的水碳耦合模拟

张宝忠^{①②③}, 刘钰^{①②}, 许迪^{①②*}, 蔡甲冰^{①②}, 魏征^{①②}

① 中国水利水电科学研究院, 流域水循环模拟与调控国家重点实验室, 北京 100038;

② 国家节水灌溉北京工程技术研究中心, 北京 100048;

③ 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100094

* 联系人, E-mail: xudi@iwhr.com

2012-08-22 收稿, 2012-11-29 接受, 2013-01-10 网络版发表

国家自然科学基金(51009151, 51109225 和 91125017)、国家重点基础研究发展计划(2006CB403405)和中国水利水电科学研究院科研专项基金(节集 1209)资助

摘要 蒸腾作用和光合作用是两个密切联系、相互耦合的过程, 主导作物的生理活动及产量形成, 研究不同尺度水碳耦合关系对提高水分利用效率(WUE)意义重大. 以光合仪、涡度相关仪等实测数据为依据, 分析了我国华北地区夏玉米叶片和冠层尺度的光合与蒸腾(蒸散)的变化规律, 率定和验证了 SMPT-SB 模型在这两个尺度的应用效果. 结果表明, 在夏玉米生育期典型日内, 叶片尺度的光合与蒸腾速率, 以及冠层尺度的光合与蒸散速率日变化趋势基本一致, 但冠层尺度蒸散受表层土壤含水量的影响较大. SMPT-SB 耦合模型估算的叶片光合、蒸腾和 WUE 与实测值之间的回归系数接近 1, 确定系数大于 0.74, 二者之间的相对误差小于 11%, 能够较好反映叶片光合与蒸腾之间的耦合关系. SMPT-SB 耦合模型估算的冠层尺度光合与实测值一致性也较好, 但该模型低估了表层土壤含水量较高时的冠层蒸散量, 并在一定程度上导致了冠层 WUE 的高估. 该研究为理解不同尺度水碳耦合关系及提高水分利用效率提供科学依据.

关键词

光合
蒸腾
WUE
SMPT-SB 模型
气孔导度
玉米

农田水循环和碳循环是两个密切联系、相互耦合的生态学过程, 与植物的生理活动以及生物产量的形成存在密切关系^[1,2], 因而水碳循环耦合研究对提高水分利用效率(WUE)意义重大. 叶片和冠层作为水碳耦合研究的两个重要尺度, 在这两个尺度上的水碳耦合联合研究不仅能够深刻认识气孔对水碳过程控制的生理生态学机制, 而且能够了解不同尺度间的水碳耦合尺度效应和内在联系, 有助于构建协调统一的水碳耦合模式和 WUE 估算方法.

目前, 直接估算不同尺度蒸散的模型主要基于能量平衡和水量平衡原理, 代表性模型有单叶 Penman-Monteith^[3,4](简称: P-M)、二叶 Shuttleworth-Wallace^[5](简称: S-W)和多叶模型^[6,7]等. 植被光合模型也比较多, 其代表性模型有 Farquhar 和 Von

Caemmerer 于 1982 年提出的叶片光合作用生化模型, 该模型将光合作用速率表示为叶肉细胞间隙二氧化碳(CO₂)浓度、光量子通量密度和温度的函数^[8], 由于该模型参数少, 获得广泛应用^[9-11]. 冠层尺度的光合作用模拟一般是通过将叶片尺度的光合作用模型直接扩展到植被冠层尺度的方法来实现, 大体也分为大叶模型^[12,13]、二叶模型^[14]和多叶模型^[15].

然而, 随着研究的深入, 大量观测试验证明植物叶片的光合和蒸腾对许多环境因子的变化具有趋同性, 而且气孔在植物-大气间水汽和 CO₂ 交换调控作用也得到了进一步明确和证实. 但水碳通量之间并非简单的线性相关, Kosugi 等人^[16], Cowan 等人^[17]和 Leuning 等人^[18]的研究表明, 尽管气孔是叶片蒸腾和光合的主要通道, 但气孔对二者的响应存在一定差

引用格式: 张宝忠, 刘钰, 许迪, 等. 夏玉米叶片和冠层尺度的水碳耦合模拟. 科学通报, 2013, 58: 1121-1130

英文版见: Zhang B Z, Liu Y, Xu D, et al. Water-carbon coupling modeling of summer maize at the leaf and canopy scales. Chin Sci Bull, 2013, 58, doi: 10.1007/s11434-012-5630-0

异,例如,当蒸腾量一定时,叶片会主动调节气孔来实现最大的光合速率.在此基础上,Leuning^[18]和Collatz等人^[19]突破了Jarvis模型构架,提出了将光合作用、水汽、CO₂传输、热量平衡等进行耦合的思路.并以Ball等人^[20]和唐凤德等人^[21]为代表建立了叶片气孔导度与净光合速率和环境因子的相关模型,该模型已广泛应用于叶片尺度、冠层尺度、流域尺度乃至全球尺度^[22-24].于强和王天铎^[25]则考虑了边界层导度的影响,建立了一个由叶片光合作用、蒸腾作用、气孔导度等子模型组成的完整生理模型.此外,大尺度水平上的水碳耦合代表性模型主要有FOREST-BGC^[26],AVIM^[27],SiB2^[28],IBIS^[29]和BEPS^[30,31]等.

尽管这些模型为理解光合与蒸腾的耦合机制提供了大量信息,但这些模型过于复杂,不便于广泛应用.于是,Yu等人^[32,33]基于气孔行为控制的光合与蒸腾的生理机制,通过引入CO₂内部导度,开发了基于气孔行为的光合-蒸腾耦合模型(SMPT-SB模型),有效提高了水碳耦合模型的实用性.该模型已在玉米、大豆以及树木的叶片尺度进行了应用,取得了较好结果^[32,34].任传友等人^[35]尝试将该模型进行尺度提升,构建了适用于长白山温带阔叶林冠层尺度的SMPT-SB模型,获得了较好效果.但该模型在叶片和冠层尺度的联合率定和验证方面尚未见报道.

从以上分析可知,尽管有关水碳通量的研究较多,但大多是将二者分开研究,对水碳耦合关系的研究还不充分,或者只是局限于某一尺度,缺乏对多尺度水碳耦合关系的联合分析^[2,36].因此,本文将我国华北地区夏玉米作为研究对象,分析叶片尺度和冠层尺度光合速率与蒸腾(蒸散)速率的尺度效应,率定这两个尺度的水碳耦合SMPT-SB模型,并以实测数据为依据验证模型估算效果,分析其影响因素.该研究将为理解不同尺度水碳耦合关系及提高水分利用效率提供科学依据.

1 水碳耦合 SMPT-SB 模型

1.1 叶片尺度水碳耦合模型

(i) 蒸腾模型. 叶片水汽(H₂O)通量受大气、植被等诸多因子影响,可以表示为^[33]

$$T_{-L} = \frac{W_{i-L} - W_{a-L}}{1/g_{bw-L} + 1/g_{sw-L}}, \quad (1)$$

式中, T_{-L} 为叶片蒸腾速率, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; W_{i-L} 和 W_{a-L}

分别为叶片的气孔内水汽摩尔分压和大气中水汽摩尔分压, mmol mol^{-1} ; g_{bw-L} 和 g_{sw-L} 分别为叶片的边界层和气孔对水汽的导度, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

叶片气孔导度采用Leuning等修正的Ball模型进行估算^[33,37]:

$$g_{sw-L} = g_{0-L} + a_{1-L} A_{-L} RH_{-L} / (C_{s-L} - \Gamma_{-L}), \quad (2)$$

式中, A_{-L} 为叶片光合速率, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; g_{0-L} 为光补偿点处的叶片气孔导度值, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; C_{s-L} 为叶片周围的CO₂浓度, $\mu\text{mol mol}^{-1}$; Γ_{-L} 为有暗呼吸时的CO₂补偿点, $\mu\text{mol mol}^{-1}$; RH_{-L} 为叶片周围的空气相对湿度; a_{1-L} 为常数.

(ii) 光合模型. 同时考虑边界层、气孔和叶肉中生物化学及光化学过程的综合影响,光合速率模型可写成^[33]:

$$A_{-L} = \frac{C_{a-L} - \Gamma_{*-L}}{1/g_{bc-L} + 1/g_{sc-L} + 1/g_{ic-L}}, \quad (3)$$

式中, C_{a-L} 为环境CO₂浓度, $\mu\text{mol mol}^{-1}$; Γ_{*-L} 为叶片无暗呼吸时的CO₂补偿点, $\mu\text{mol mol}^{-1}$; g_{bc-L} 和 g_{sc-L} 分别为叶片的边界层和气孔对CO₂的导度, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; g_{ic-L} 为叶片的内部导度, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Yu等人^[33]的研究指出,在没有环境胁迫的条件下,内部导度可由下式表示:

$$g_{ic-L} = M + NQ_p, \quad (4)$$

式中, Q_p 为光量子通量密度, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; M 和 N 为常数.

(iii) 光合-蒸腾耦合模型. 在田间试验条件下, Γ_{*-L} 和 Γ_{-L} 近似相等,并且忽略 g_{0-L} 对CO₂扩散的影响^[33].假定 $g_{sw-L} = 1.56g_{sc-L}$ 和 $g_{bw-L} = 1.37g_{bc-L}$,则叶片光合和蒸腾速率可由下式表示^[33]:

$$A_{-L} = \frac{(C_{a-L} - \Gamma_{*-L}) [1 - 1.56/(a_{1-L} RH_{-L})]}{1.37/g_{bw-L} + 1/g_{ic-L}}, \quad (5)$$

$$T_{-L} = \frac{W_{i-L} - W_{a-L}}{\frac{1}{g_{bw-L}} + \frac{1}{g_{0-L} + \frac{(a_{1-L} RH_{-L} - 1.56)}{(1.37/g_{bw-L} + 1/g_{ic-L})}}}. \quad (6)$$

(iv) 水分利用效率模型. 联立式(5)和(6),则基于水碳耦合的水分利用效率为

$$WUE_{-L} = \frac{A_{-L}}{T_{-L}} = \frac{(C_{a-L} - \Gamma_{*-L}) \left[1 - \frac{1.56}{(a_{1-L} RH_{-L})} \right]}{W_{i-L} - W_{a-L}} K_{r-L}, \quad (7)$$

$$K_{r-L} = \frac{1/g_{bw-L}}{1.37/g_{bw-L} + 1/g_{ic-L}} + \frac{1}{g_{0-L} \left(\frac{1.37}{g_{bw-L}} + \frac{1}{g_{ic-L}} \right) + a_{1-L}RH_{-L} - 1.56}, \quad (8)$$

式中, WUE_{-L} 为叶片尺度的水分利用效率, $\mu\text{mol mmol}^{-1}$.

1.2 冠层尺度水碳耦合模型

当叶面积指数大于3时, 可以认为冠层尺度的大叶模型假设成立^[35], 则基于叶片尺度的水碳耦合模型, 冠层尺度的 CO_2 速率可由下式表示:

$$A_{-C} = \frac{(C_{r-C} - \Gamma_{*-C}) \left[1 - 1.56 / (a_{1-C}RH_{-C}) \right]}{1.37 / g_{bw-C} + 1 / g_{ic-C} + 1 / g_{a-C}}, \quad (9)$$

式中, A_{-C} 为冠层尺度光合速率, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; C_{r-C} 为参考高度处大气中 CO_2 摩尔分压, $\mu\text{mol mol}^{-1}$; Γ_{*-C} 为虚拟叶片无暗呼吸时的 CO_2 补偿点, $\mu\text{mol mol}^{-1}$; g_{bw-C} 为冠层尺度虚拟叶片对水汽的边界层导度, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; g_{ic-C} 为虚拟叶片的内部导度, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; g_{a-C} 为空气动力学导度, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; RH_{-C} 为虚拟叶片周围的空气相对湿度; a_{1-C} 为常数.

冠层尺度的蒸散速率可由下式表示:

$$ET_{-C} = \frac{W_{i-C} - W_{r-C}}{\frac{1}{g_{a-C}} + \frac{1}{g_{bw-C}} + \frac{1}{g_{0-C} + \frac{(a_{1-C}RH_{-C} - 1.56)}{\left(\frac{1.37}{g_{bw-C}} + \frac{1}{g_{ic-C}} + \frac{1}{g_{a-C}} \right)}}}, \quad (10)$$

式中, ET_{-C} 为冠层尺度蒸散速率, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; W_{i-C} 和 W_{r-C} 分别为冠层尺度虚拟叶片的气腔内水汽摩尔分压和参考高度处大气中水汽摩尔分压, mmol mol^{-1} ; g_{0-C} 为光补偿点处的虚拟叶片气孔导度值, $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

冠层尺度的内部导度为叶片内部导度在冠层内对光子通量密度的积分:

$$g_{ic-C} = \int_{Q_b}^{Q_t} (M + NQ_p) = MQ_t(1 - e^{-\varepsilon LAI}) + \frac{1}{2}NQ_t^2(1 - e^{-2\varepsilon LAI}), \quad (11)$$

式中, Q_t 和 Q_b 分别为冠层顶部和底部的光子通量密度, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; ε 为消光系数; LAI 为叶面积指数.

联立式(9)和(10), 获得冠层尺度水分利用效率为

$$WUE_{-C} = \frac{A_{-C}}{ET_{-C}} = \frac{(C_{r-C} - \Gamma_{*-C}) \left[1 - \frac{1.56}{(a_{1-C}RH_{-C})} \right]}{W_{i-C} - W_{r-C}} K_{r-C}, \quad (12)$$

$$K_{r-C} = \frac{1/g_{a-C} + 1/g_{bw-C}}{1.37/g_{bw-C} + 1/g_{ic-C} + 1/g_{a-C}} + \frac{1}{g_{0-C} \left(\frac{1.37}{g_{bw-C}} + \frac{1}{g_{ic-C}} + \frac{1}{g_{a-C}} \right) + a_{1-C}RH_{-C} - 1.56}, \quad (13)$$

式中, WUE_{-C} 为冠层尺度的水分利用效率, $\mu\text{mol mmol}^{-1}$. 模型其他参数详见文献[33,35].

1.3 模型评价指标

模型模拟效果主要采用回归系数(b)、确定系数(R^2)、均方根误差(RMSE)、平均绝对误差(MAE)、一致性指数(d_{IA})和均值等指标进行评价, 其计算公式详见文献[38].

2 材料与方法

2.1 试验区概况

田间试验于2008~2010年夏玉米生长期(6~10月)在中国水利水电科学研究院节水灌溉试验研究基地进行, 该试验基地位于北京大兴区(北纬 $39^{\circ}37'$, 东经 $116^{\circ}26'$, 海拔 40.1 m), 属半干旱大陆性季风气候, 多年平均降雨量 540 mm, 且 80% 以上的降雨集中在夏玉米生长季, 年均风速 1.2 m/s, 大于 10°C 的有效积温 4730°C , 年日照时数 2600 h, 平均水面蒸发量 1800 mm 以上, 多年平均气温 12.1°C . 试验区土壤类型为潮土, 质地类型为砂壤土.

2008~2010年夏玉米种植品种为雪糯2号, 各年的播种期、收获期及全生育期降雨量详见表1, 灌水量详见表2.

2.2 试验观测

(i) 叶片尺度光合、蒸腾、气孔导度. 2008~2009年夏玉米生育期内, 每 10~15 d 用 Li-6400 (Li-COR, USA) 测定一组叶片光合(A_{-L})、蒸腾(T_{-L})、气孔导度(g_{sw-L})、光合有效辐射(PAR)、温度和湿度的日变化过程. 2008年和2009年分别测定5次和6

表1 夏玉米播种期、收获期及生育期内降雨量

年份	播种期	收获期	生育期长度(d)	生育期降雨量(mm)
2008	6月25日	10月6日	104	307.2
2009	6月16日	10月2日	109	344.8
2010	6月25日	10月6日	104	258.8

表2 夏玉米全生育期灌水量(包括播前灌)

年份	灌水日期	灌水量(mm)	年份	灌水日期	灌水量(mm)
2008	6月22日	45	2010	6月23日	30
	7月29日	40		7月24日	72
	9月4日	40		8月11日	70
2009	6月30日	40			

次,每次测定时段在8:00~16:00之间,每1小时测定1次.每次测定时,随机选取8株代表性玉米,并从每株玉米上选取上、中、下3片功能叶片,测定叶位为叶片中部,测定时保持目标叶片始终垂直于太阳光线,共测定24片叶片的 A_{-L} , T_{-L} , g_{sw-L} 和相关环境因子.

2010年测定了5次自然状态下的叶片 A_{-L} , T_{-L} , g_{sw-L} 及温度和湿度的日变化过程,每次测定时段在8:00~16:00之间,每2小时测定1次.每次测定时,随机选取2株代表性玉米,并从每株典型玉米上分别选取冠层上、中、下三层的共6片功能叶片进行测定,测定位置为叶片中部,共测定12片代表性叶片自然状态下的叶片 A_{-L} , T_{-L} , g_{sw-L} 和相关环境因子.

(ii) 冠层尺度光合、蒸散. 冠层尺度光合和蒸散速率采用涡度相关系统(Campbell Scientific Inc., USA)测定,其计算公式为

$$F_{-C} = \frac{10^6}{44} \overline{w' \rho'_c}, \quad (14)$$

$$\lambda ET_{-C} = \lambda \rho_a \overline{w' q'}, \quad (15)$$

式中, F_{-C} 为冠层尺度 CO_2 净通量, $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$; λET_{-C} 为冠层尺度潜热通量, $W\ m^{-2}$; ρ_a 为空气密度, $kg\ m^{-3}$; w' 为垂直风速脉动量, $m\ s^{-1}$; ρ'_c 为 CO_2 密度, $g\ m^{-3}$; q' 为水汽密度脉动值, $g\ m^{-3}$; $10^6/44$ 为单位转换系数.

本研究采用的涡度相关系统由 CSAT3 型三维超声风速仪(Campbell Scientific Inc., USA), LI7500 CO_2/H_2O 开路气体分析仪(LI-COR, USA), HMP45C 空气温湿度传感器(Campbell Scientific Inc., USA)和 CR5000 型数据采集器(Campbell Scientific Inc., USA)等组成. 根据试验区盛行东北风和西北风的气候特点,将该系统安装在试验区中南部,确保较大的风浪

区长度. 各探头的安装高度在地表以上 3.1 m, 净辐射 R_n 由 NR01 净辐射传感器(Hukseflux, Netherlands)测定,安装高度为地表以上 4.0 m 处,土壤热通量 G 由两块位于地表以下 2 cm 处的 HFP01 土壤热通量板(HuksefluxUSA, Inc., USA)测定,全部测定项均取 30 min 的平均值作为每次记录值. 在涡度相关实际数据处理过程中,依据以下原则对异常数据进行剔除: ① 降水时段以及前后各 1 h 的数据; ② 明显超出物理含义的数据; ③ 传感器状态出现异常的数据. 此外,通过计算日内波文比修正潜热通量来消除能量不闭合引起的误差^[39].

(iii) 冠层尺度虚拟叶片气孔导度. 利用涡度相关法实测的冠层尺度潜热通量,基于 P-M 公式反推获得冠层尺度虚拟叶片气孔导度 g_{sw-C} , 并作为实测值:

$$g_{sw-C} = \frac{100}{2.24} \times [\gamma \cdot \lambda ET_{-C} \cdot (2.24/100 \cdot g_{a-C})] / [\Delta(R_n - G) + \rho_a C_p VPD \cdot g_{a-C} - (\Delta + \gamma) \cdot \lambda ET_{-C}] - g_{bw-C}, \quad (16)$$

式中, R_n 为净辐射, $W\ m^{-2}$; G 为土壤热通量, $W\ m^{-2}$; VPD 为饱和差, kPa; γ 为湿度计常数, $kPa\ ^\circ C^{-1}$; Δ 为饱和水汽压-温度曲线的斜率, $kPa\ ^\circ C^{-1}$; C_p 为空气的定压比热, $J\ kg^{-1}\ K^{-1}$.

(iv) 其他参数. 每 5 天测定 1 次叶面积指数 LAI, 每次选取 51 株有代表性的植株,分别测取各植株的所有叶片长宽,计算每株玉米叶面积,再根据种植密度得到叶面积指数.

消光系数 ε 采用 SunScan 冠层分析系统(Dynamax, Inc., USA)测定,每 5 天测定 1 次,每次选取 45 个测点,并于 10:00~12:00 之间连续测定冠层顶部和底部的光合有效辐射并取其平均值,最后根据实测

的叶面积指数,求得冠层消光系数^[40].冠层温度采用便携式红外测温仪测定,与叶片光合同步测定.每次随机选取120个测点进行测定,取其均值作为该时刻的冠层温度.降水、湿度和风速等气象要素由位于田间的自动气象站(Monitor Sensors, Australia)测定,每30分钟自动记录一组气象数据.

3 结果与讨论

3.1 叶片和冠层尺度光合与蒸散的变化规律

图1为2010年夏玉米拔节期和抽雄期内两个典型日(8月5日和8月15日,植株高度分别为1.1 m和1.8 m, LAI分别为2.5和3.7)不同冠层高度处自然状态下的叶片光合 A_{-L} 和蒸腾 T_{-L} 以及光合有效辐射

PAR的日变化趋势.图1表明,随着PAR的增加,冠层不同高度处的 A_{-L} 和 T_{-L} 逐渐增大,在12:00左右达到峰值,此后随着PAR的减小, A_{-L} 和 T_{-L} 迅速下降.从图1还可以看出,当PAR差别不大时,冠层下部的叶片光合和蒸腾略小于冠层中上部的叶片光合和蒸腾值,这可能与叶龄有关.从总体上看,冠层不同高度处的叶片光合和蒸腾的日变化趋势基本一致.

从图2可以看出,冠层尺度净光合速率和蒸散的日变化趋势也基本一致.同时我们可以发现,这两天的光合速率差异相对较小,但蒸散的差异较大,这可能是由于8月11日进行了灌溉,期间又有多次降雨,这两天的表层土壤含水量差异较大所致(8月3日根区土壤含水量占田持的70%,表层10 cm的平均土壤含水量占田持的63%;8月15日根区土壤含水量占田

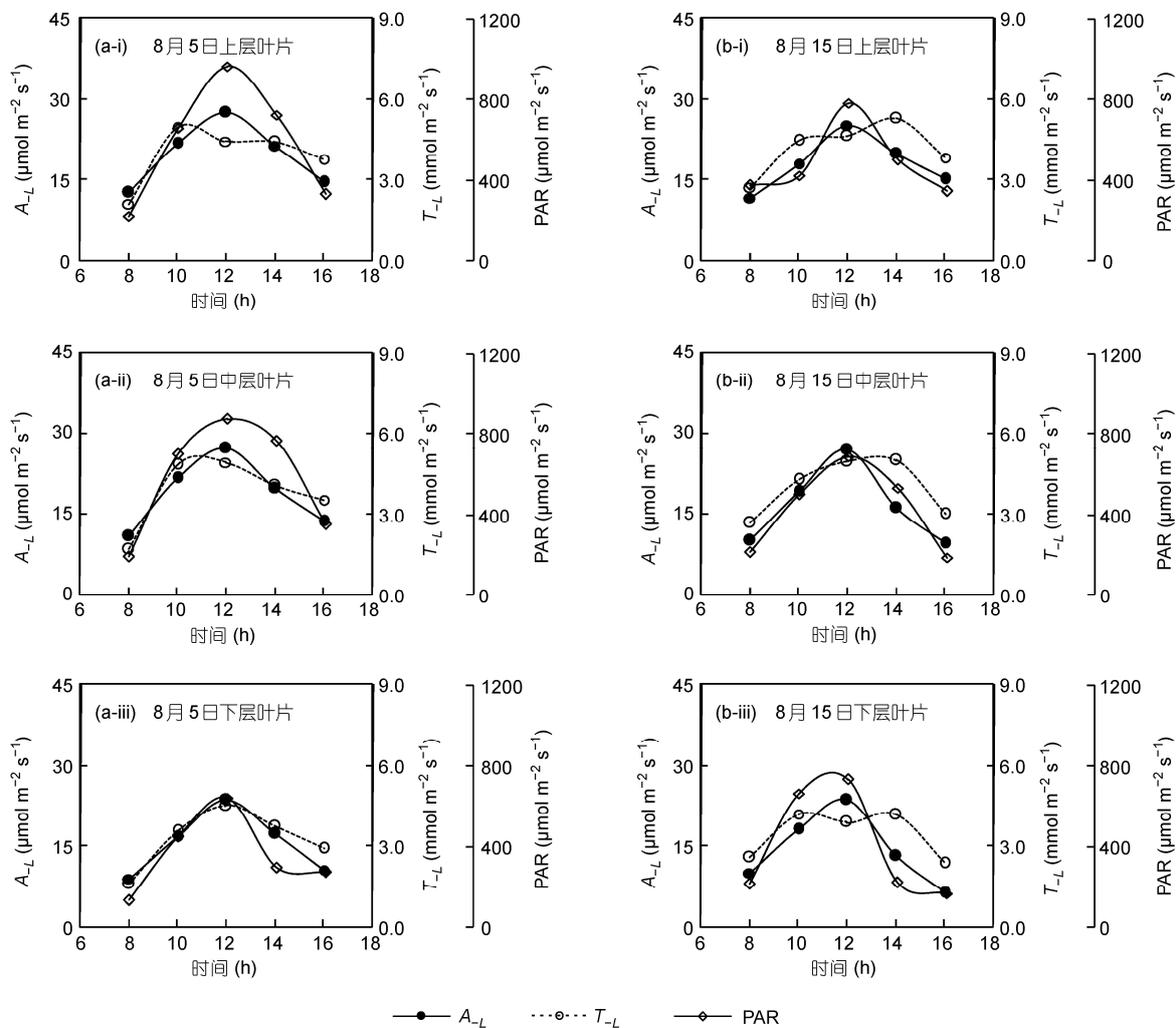


图1 2010年夏玉米生长期典型日的冠层不同高度处自然状态下叶片光合、蒸腾和光合有效辐射的日变化趋势

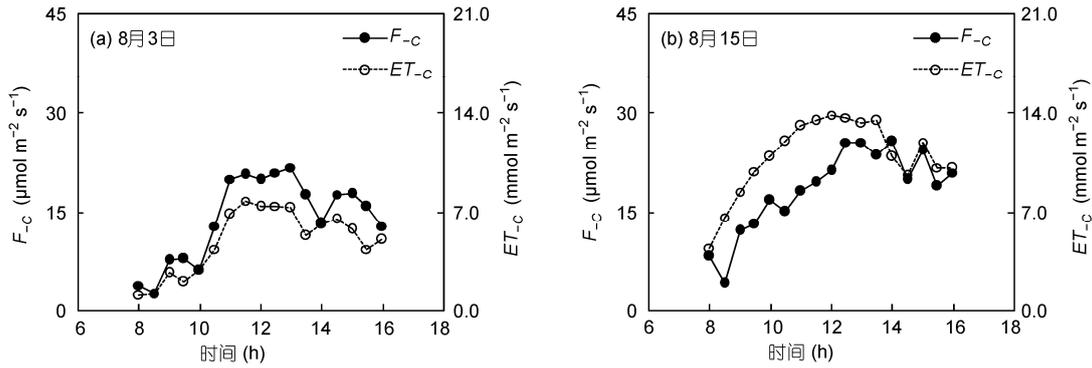


图2 2010年夏玉米生长期典型日的冠层尺度净光合速率和蒸散的日变化趋势

持的80%，表层10 cm土壤水量占田持的85%。

3.2 叶片尺度光合-蒸腾耦合模型模拟结果分析

本文应用2008年夏玉米生长期典型日(叶片光合测定日期)的实测资料对叶片尺度水碳耦合模型进行率定,并运用2009年和2010年的实测数据进行模型验证(图3和4,表3)。图3显示的结果表明,模型估算的光合、蒸腾和WUE与实测值之间的日变化趋势基本一致。结合图4(a)和表3可以看出,模型估算的叶片光合与实测值之间的回归系数 b 为 1.07, 确定系数 R^2 为 0.84, 一致性指数 d_{IA} 为 0.90, 均方根误差 RMSE 为 $4.16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 平均绝对误差 MAE 为 $3.29 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 模型预测的叶片光合均值与

实测值分别为 23.94 和 $22.46 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 表明该估算模型可较好地反映本地区夏玉米叶片光合的变化规律。

从图4(b)和表3可以看出,模型对叶片蒸腾略有高估,模型估算值与实测值之间的回归系数为 1.10, R^2 为 0.86, d_{IA} 为 0.91, RMSE 为 $0.93 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, MAE 为 $0.71 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 模型预测的叶片蒸腾均值与实测值分别为 $4.35 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $3.92 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。模型估算叶片尺度水分利用效率 WUE 的效果也比较好, b 为 0.95, R^2 为 0.74, d_{IA} 为 0.88, RMSE 为 $1.08 \mu\text{mol mmol}^{-1}$, MAE 为 $0.86 \mu\text{mol mmol}^{-1}$ 。

总之,构建的叶片尺度水碳耦合 SMPT-SB 模型能够较好地反映叶片光合与蒸腾之间的耦合关系,

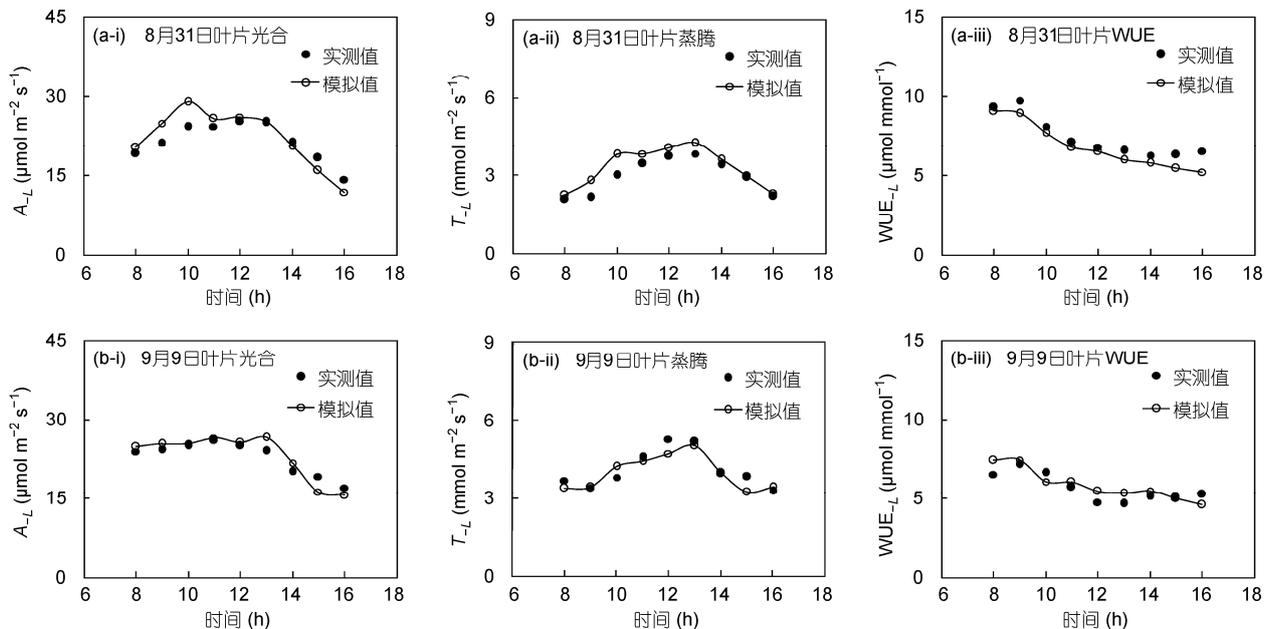


图3 2009年夏玉米生长期叶片光合、蒸腾和WUE模拟值与实测值的日变化趋势对比

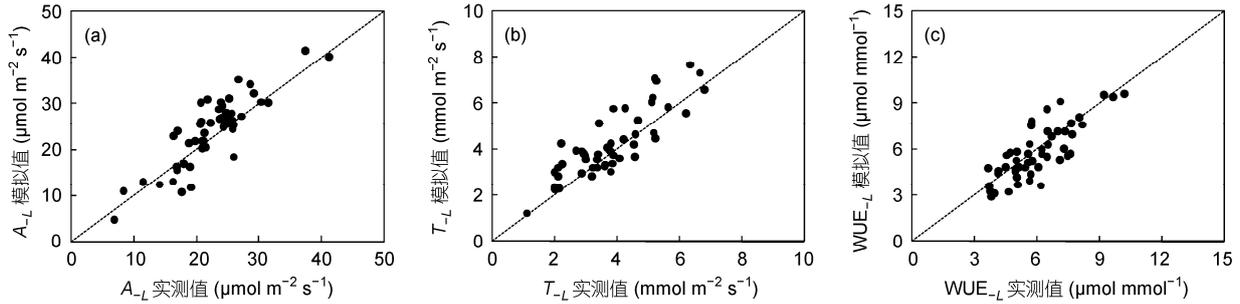


图 4 2009 和 2010 年夏玉米生长期典型日内的叶片光合、蒸腾和 WUE 模拟值与实测值的对比

表 3 2009 和 2010 年夏玉米生长期典型日内的叶片光合、蒸腾和 WUE 模拟值与实测值的统计分析^{a)}

模型	<i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>d</i> _{IA}	RMSE	MAE	$\overline{O-L}$	$\overline{P-L}$
光合	1.07	0.84	0.90	4.16 μmol m ⁻² s ⁻¹	3.29 μmol m ⁻² s ⁻¹	22.46 μmol m ⁻² s ⁻¹	23.94 μmol m ⁻² s ⁻¹
蒸腾	1.10	0.86	0.91	0.93 mmol m ⁻² s ⁻¹	0.71 mmol m ⁻² s ⁻¹	3.92 mmol m ⁻² s ⁻¹	4.35 mmol m ⁻² s ⁻¹
WUE	0.95	0.74	0.88	1.08 μmol mmol ⁻¹	0.86 μmol mmol ⁻¹	6.06 μmol mmol ⁻¹	5.77 μmol mmol ⁻¹

a) $\overline{O-L}$ 为叶片尺度实测值的均值; $\overline{P-L}$ 为叶片尺度模型模拟值的均值

而且也能够较好预测叶片尺度 WUE 的变化特点. Yu 等人^[32]利用玉米和大豆实测数据对叶片尺度 SMPT-SB 模型进行了检验, 结果表明, 在无环境胁迫条件下, 模型对光合、蒸腾和 WUE 的模拟精度都比较高, 与本文结论一致. 然而模型模拟值与实测值之间仍存在一定差异, 可能是由于模型的构建与验证没有充分考虑叶位和叶龄等作物本身的影响, 在一定程度上导致了估算误差. 此外, 土壤水分和养分的变化也会导致模型估算精度的变化^[34].

3.3 冠层尺度光合-蒸散耦合模型模拟结果分析

应用 2008 年夏玉米生长期典型日(夏玉米 LAI 大于 3 时的光合测定日期)的实测资料对冠层尺度水碳耦合模型进行率定, 并运用 2009 年和 2010 年的实测数据进行模型验证(图 5 和表 4). 从图 5(a)和表 4 可以看出, 模型估算的冠层尺度光合与实测值之间的回归系数为 1.08, *R*² 为 0.88, *d*_{IA} 为 0.93, RMSE 为 3.38 μmol m⁻² s⁻¹, MAE 为 2.70 μmol m⁻² s⁻¹, 模型预测的冠层尺度光合均值与实测值分别为 23.49 μmol m⁻² s⁻¹ 和 21.52 μmol m⁻² s⁻¹, 表明该耦合模型可较好地实现冠层尺度光合估算. 相对于光合模拟, 冠层蒸散的模拟精度有所下降(图 5(b)和表 4), 冠层蒸散模拟值与实测值之间回归系数为 0.88, *R*² 为 0.85, *d*_{IA} 为 0.92, RMSE 为 0.97 mmol m⁻² s⁻¹, MAE 为 0.77

mmol m⁻² s⁻¹, 模型预测的冠层尺度蒸散均值与实测值分别为 5.04 和 5.66 mmol m⁻² s⁻¹.

从图 5(b)和表 4 还可以看出, 当冠层尺度的蒸散量较大时, 模型存在低估现象. 结合图 6 和 7 可以发现, 模型低估现象主要出现在蒸散速率较大时, 产生这种现象的原因可能是由于本模型中采用的大叶模型假定忽略了土壤蒸发所致, 特别是当表层土壤含水量较高(如降雨或灌溉后), 土壤蒸发占蒸散总量的比例较大时, 大叶模型中忽略土壤蒸发的假定可能会导致冠层蒸散模拟精度的下降, 所以在下一步的模型改进中需着重考虑土壤含水量的影响. 任传友等人^[35]的研究也指出, 来自土壤的蒸发以及不同降水过程蒸腾占蒸散总量的比率对蒸散的模拟精度影响较大, 与本文结论一致. 但对于冠层尺度光合而言, 由于根区土壤含水量一直较大(未列出数据), 因此尽管表层土壤含水量有一定差别, 但光合速率并无显著差异(图 6 和 8).

从图 5(c)和表 4 可以看出, 模型模拟的冠层尺度水分利用效率 WUE 也存在一定的高估现象, 其主要原因为: ① 当冠层蒸散较小时, 光合作用的较小高估或蒸散的较小低估, 都会造成 WUE 的较大高估, 例如, 图 6(a)中 8:00 的 WUE; ② 模型估算的冠层蒸散偏小, 而光合偏大, 导致估算的冠层 WUE 偏大, 例如图 6(b).

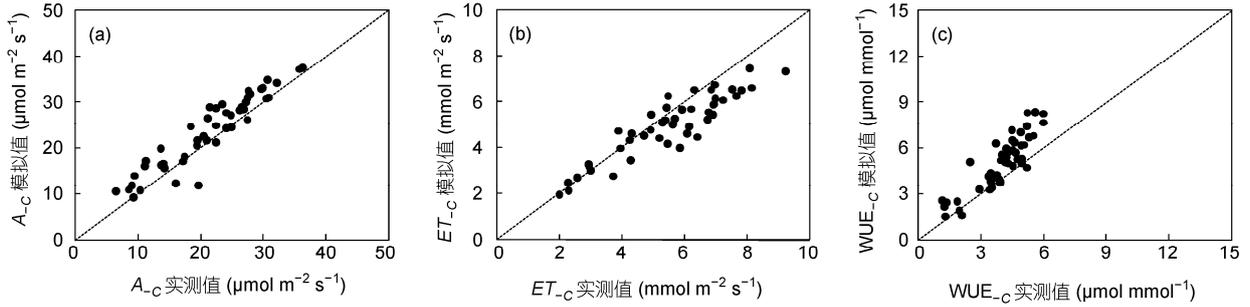


图5 2009和2010年夏玉米生长期典型日内的冠层尺度光合、蒸腾和WUE模拟值与实测值的对比

表4 2009和2010年夏玉米生长期典型日内的冠层尺度光合、蒸散和WUE模拟值与实测值的统计分析^{a)}

模型	<i>b</i>	<i>R</i> ²	<i>d</i> _{IA}	RMSE	MAE	\overline{O}_{-C}	\overline{P}_{-C}
光合	1.08	0.88	0.93	3.38 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	2.70 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	21.52 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	23.49 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
蒸散	0.88	0.85	0.92	0.97 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	0.77 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	5.66 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$	5.04 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$
WUE	1.24	0.77	0.82	1.32 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$	1.04 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$	4.02 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$	4.96 $\mu\text{mol mmol}^{-1}$

a) \overline{O}_{-C} 为冠层尺度实测值的均值; \overline{P}_{-C} 为冠层尺度模型模拟值的均值

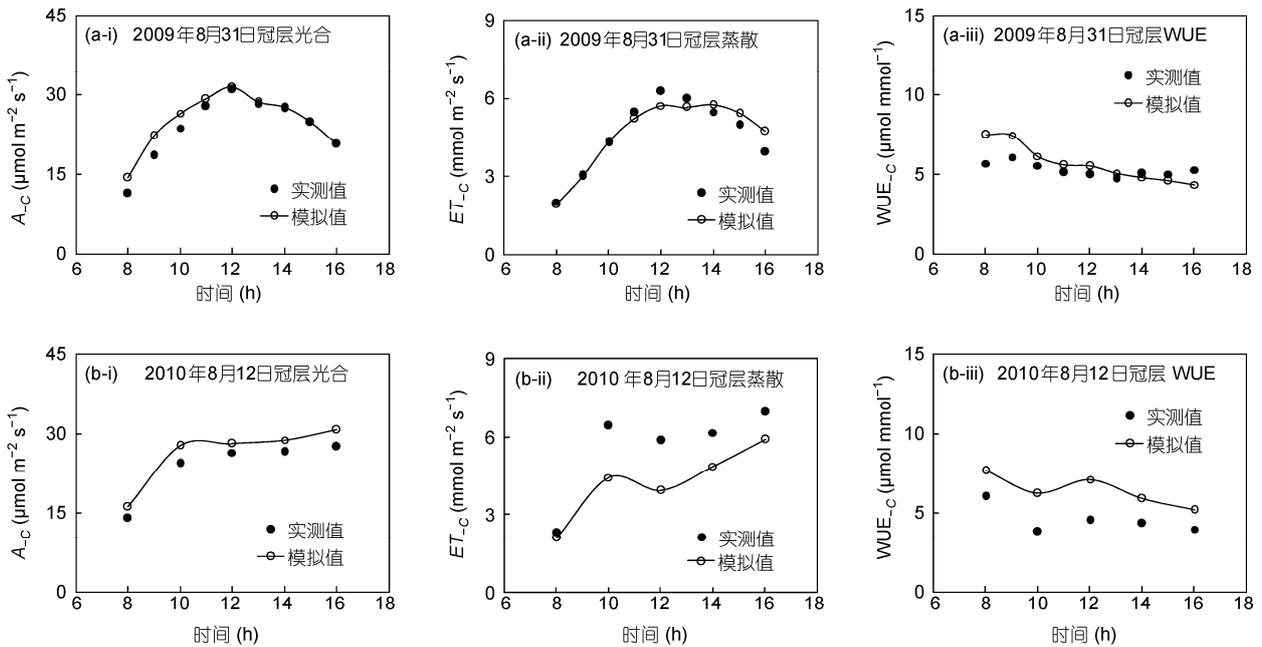


图6 夏玉米生长期冠层尺度光合、蒸散和WUE模拟值与实测值的日变化趋势对比

(a) 表层土壤含水量为田持含水量的67%; (b) 表层土壤含水量为田持含水量的90%

4 结论

本文系统分析了叶片和冠层尺度的光合与蒸腾(蒸散)的日变化规律, 率定和验证了SMPT-SB模型在这两个尺度的应用效果及影响因素, 获得的结论主要有:

(1) 无论是叶片尺度还是冠层尺度, 其光合与蒸腾(蒸散)的日变化趋势基本一致, 可以运用光合-蒸腾耦合模型来统一描述这两个尺度的光合与蒸腾(蒸散)变化规律。

(2) SMPT-SB模型估算的叶片光合、蒸腾和WUE

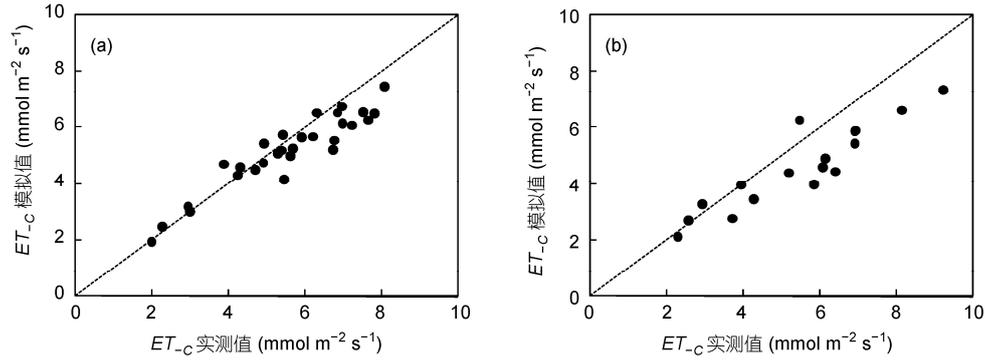


图7 表层土壤不同含水量情况下模型估算的冠层尺度蒸散与实测值的对比
(a) 表层土壤含水量小于田持含水量的 70%; (b) 表层土壤含水量大于田持含水量的 85%

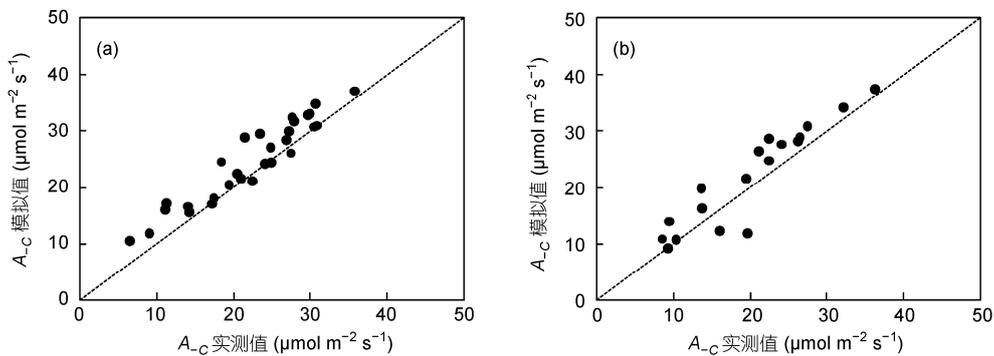


图8 表层土壤不同含水量情况下模型估算的冠层尺度光合与实测值的对比
(a) 表层土壤含水量小于田间持水量的 70%; (b) 表层土壤含水量大于田间持水量的 85%

与实测值一致性较好，能够很好地反映叶片光合、蒸腾及 WUE 对各环境因子的响应过程及水碳之间的耦合关系。

(3) SMPT-SB 模型估算的冠层尺度光合与实测

值一致性较好，但当表层土壤含水量较大时，该模型低估了冠层蒸散速率，并在一定程度上导致 WUE 的高估。因此，在下一步的模型改进中需加入土壤含水量的影响模块。

参考文献

- 1 Yu G R, Wen X F, Sun X M, et al. Overview of China FLUX and evaluation of its eddy covariance measurement. *Agric For Meteorol*, 2006, 137: 125–137
- 2 赵风华, 于贵瑞. 陆地生态系统碳-水耦合机制初探. *地理科学进展*, 2008, 27: 32–38
- 3 Monteith J L, Unsworth M H. *Principles of Environmental Physics*. London: Academic Press, 1990
- 4 Farahani H J, Bausch W C. Performance of evapotranspiration models for maize-bare soil to closed canopy. *Trans ASAE*, 1995, 38: 1049–1060
- 5 Shuttleworth W J, Wallace J S. Evaporation from sparse crops—An energy combination theory. *Q J R Meteorol Soc*, 1985, 111: 839–855
- 6 Zhang B, Kang S, Li F, et al. Comparison of three evapotranspiration models to Bowen ratio-energy balance method for a vineyard in an arid desert region of northwest China. *Agric For Meteorol*, 2008, 148: 1629–1640
- 7 Zhang B, Kang S, Zhang L, et al. An evapotranspiration model for sparsely vegetated canopies under partial root-zone irrigation. *Agric For Meteorol*, 2009, 149: 2007–2011
- 8 Farquhar G D, Von Caemmerer S. *Modelling of Photosynthetic Response to Environmental Conditions*. Berlin: Springer, 1982

- 9 Chen J M, Liu J, Cihlar J, et al. Daily canopy photosynthesis model through temporal and spatial scaling for remote sensing applications. *Ecol Model*, 1999, 124: 99–119
- 10 Luo Y, Medlyn B, Hui D, et al. Gross primary productivity in Duke Forest: Modeling synthesis of CO₂ experiment and eddy-flux data. *Ecol Appl*, 2001, 11: 239–252
- 11 Pitman A J. The evolution of, and revolution in, land surface schemes designed for climate models. *Int J Climatol*, 2003, 23: 479–510
- 12 Sellers P J. Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration. *Int J Remote Sens*, 1985, 6: 1335–1372
- 13 Amthor J S. Scaling CO₂-photosynthesis relationships from the leaf to the canopy. *Photosynth Res*, 1994, 39: 321–350
- 14 Wang Y P, Leuning R. A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy I: Model description and comparison with a multi-layered model. *Agric For Meteorol*, 1998, 91: 89–111
- 15 Wang Y P, Jarvis P G. Description and validation of an array model—MAESTRO. *Agric For Meteorol*, 1990, 51: 257–280
- 16 Kosugi Y, Nakamura A, Tanaka K, et al. Characteristics of CO₂ and H₂O fluxes of leaves of trees under different seasonal and soil moisture conditions in a buffer green zone. *J Jpn Soc Reveget Tech*, 1997, 22: 163–180
- 17 Cowan I R, Farquhar G D. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Soc Exp Biol Symp*, 1977, 31: 471–505
- 18 Leuning R. Modelling stomatal behaviour and photosynthesis of eucalyptus grandis. *Funct Plant Biol*, 1990, 17: 159–175
- 19 Collatz G J, Ball J T, Griwet C, et al. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. *Agric For Meteorol*, 1991, 54: 107–136
- 20 Ball J T. An analysis of Stomatal Conductance. Stanford: Stanford University Press, 1988
- 21 唐凤德, 武耀祥, 韩士杰, 等. 长白山阔叶红松林叶片气孔导度与环境因子的关系. *生态学报*, 2008, 28: 5649–5655
- 22 Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants. *Plant Cell Environ*, 1995, 18: 339–355
- 23 Sellers P J, Randall D A, Collatz G J, et al. A revised land surface parameterization (SiB2) for atmospheric GCMs. Part I: Model formulation. *J Clim*, 1996, 9: 676–705
- 24 Hatton T J, Walker J, Dawes W R, et al. Simulations of hydroecological responses to elevated CO₂ at the catchment scale. *Aust J Bot*, 1992, 40: 679–696
- 25 于强, 王天铎. 光合作用-蒸腾作用-气孔导度的耦合模型及 C₃ 植物叶片对环境因子的生理响应. *植物学报*, 1998, 40: 740–754
- 26 Running S W, Coughlan J C. A general model of forest ecosystem processes for regional applications I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes. *Ecol Model*, 1988, 42: 125–154
- 27 Ji J. A climate-vegetation interaction model: Simulating physical and biological processes at the surface. *J Biogeogr*, 1995, 22: 445–451
- 28 Sellers P J, Los S O, Tucker C J, et al. A revised land surface parameterization (SiB2) for atmospheric GCMs. Part II: The generation of global fields of terrestrial biophysical parameters from satellite data. *J Clim*, 1996, 9: 706–737
- 29 Foley J A, Prentice I C, Ramankutty N, et al. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. *Glob Biogeochem Cycles*, 1996, 10: 603–628
- 30 Liu J, Chen J M, Cihlar J, et al. A process-based boreal ecosystem productivity simulator using remote sensing inputs. *Remote Sens Environ*, 1997, 62: 158–175
- 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: 地球科学*, 2004, 34(增刊 II): 131–140
- 32 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 Soil*, 2003, 249: 401–415
- 33 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. *J Plant Physiol*, 2001, 158: 861–874
- 34 Yu G R, Wang Q F, Zhuang J. Modeling the water use efficiency of soybean and maize plants under environmental stresses: Application of a synthetic model of photosynthesis-transpiration based on stomatal behavior. *J Plant Physiol*, 2004, 161: 303–318
- 35 任传友, 于贵瑞, 王秋凤, 等. 冠层尺度的生态系统光合-蒸腾耦合模型研究. *中国科学 D 辑: 地球科学*, 2004, 34(增刊 II): 141–151
- 36 于贵瑞, 王秋凤, 于振良. 陆地生态系统水-碳耦合循环与过程管理研究. *地球科学进展*, 2004, 19: 831–838
- 37 Leuning R, Kelliher F M, Pury D G G, et al. Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: scaling from leaves to canopies. *Plant Cell Environ*, 1995, 18: 1183–1200
- 38 Popova Z, Pereira L S. Modelling for maize irrigation scheduling using long term experimental data from Plovdiv region, Bulgaria. *Agric Water Manage*, 2011, 98: 675–683
- 39 郭家选, 梅旭荣, 卢志光, 等. 测定农田蒸散的涡度相关技术. *中国农业科学*, 2004, 37: 1172–1176
- 40 祁红彦, 周广胜, 许振柱. 北方玉米冠层光合有效辐射垂直分布及影响因子分析. *气象与环境学报*, 2008, 24: 22–26