

C₃ 植物光合作用日变化的模拟*

于 强

(中国科学院地理研究所禹城试验站, 北京 100101)

任保华

(中国科学技术大学地球和空间科学系, 合肥 230026)

王天铎

(中国科学院上海植物生理研究所光合作用研究室,
上海 200032)

孙菽芬

(中国科学院大气物理研究所大气科学和地球流体力学
数值模拟国家重点实验室, 北京 100080)

摘 要 对前人光合作用-气孔导度耦合模型进行了修正,建立了光合作用-蒸腾作用-气孔导度的耦合模型,它概括了叶片上各主要物理过程和生理过程之间的相互联系和制约关系。用数值方法研究了不同环境因子(太阳辐射、温度、湿度和风速等)对光合作用、蒸腾作用和气孔导度的日变化及中午降低(midday depression)的影响。主要结果是:(1)当边界层导度减小时,光合“午睡”加剧,蒸腾作用减弱,但作为反馈调节,气孔导度增加。(2)气孔导度的最适温度最低,光合作用次之,蒸腾作用最适温度最高。当光合作用中午受到高温的胁迫时,气孔导度下降的幅度最大,光合作用次之,蒸腾作用的降幅最小。一天中,气孔导度降低的持续时间最长,蒸腾作用降低的持续时间最短。(3)空气绝对湿度越低,气孔导度越低,光合午睡越明显。蒸腾作用则决定于饱和水汽压差(V_{pd})和气孔导度两个因素的相反的作用。蒸腾作用随 V_{pd} 增加而增大,但 V_{pd} 超过一定值后,反而使蒸腾作用下降。(4)当温度在光合最适温度以上时,太阳辐射的增加使叶温增加,引起光合“午睡”的加剧和气孔导度的降低。(5) c_i/c_s 在中午的降低表明气孔的关闭是光合作用“午睡”现象的原因。

关键词 光合作用 蒸腾作用 气孔导度 “午睡” 模拟模型

1 引言

在自然条件下,植物光合作用在中午的降低是一个普遍现象^[1,2]。在一定的条件下,许多植物,包括C₃、C₄等种类(CO₂同化的最初产物是3-磷酸甘油酸的植物为C₃植物,如水稻、小麦等;其他是C₄植物,如玉米、甘蔗等),都可以发生光合“午睡”。对这种现象提出的解释,大致可以归纳为气孔因素和非气孔因素,即气孔关闭造成的CO₂供应不畅和叶绿体光合效率下降(如光抑制,photoinhibition)两种情况。其中气孔因素是气孔随蒸腾需求的增加而收缩引起的导度下降,它起到限制光合作用的作用。但是气孔导度的下降同时也限制蒸腾作用以使叶片水分不过分丧失;另一方面,气孔开放也受气孔下腔中CO₂浓度(c_i)的影响,而 c_i 则取决于光合固定CO₂的速率和大气CO₂通过气孔进入气孔下腔的速率的相对关系。这几个因素之间的交互作用形成复杂的关系。本文的

1997-03-10收到,1997-09-19收到修改稿

* 国家攀登计划项目“主要作物高产高效抗逆的生理基础研究”和国家自然科学基金重大项目4989033资助

目的是以叶片水平的生理模型为基础,分析各种环境因子在植物光合“午睡”中的作用,为初级生产力(primary productivity)的评价和作物生长模拟提供一个可以参考的方法。

植物的生理过程是相互联系、相互制约的,以数学模型来表现时,是一联立的方程组。为此Leuning^[3]提出解光合作用子模型和气孔导度子模型的耦联方程组的思路。Collatz等^[4,5]求解了光合^[6]-气孔导度^[7]耦合模型,模拟了边界层导度对光合作用和气孔导度的日变化的影响。由于Ball-Berry^[7]气孔模型中,用相对湿度而不用饱和差(V_{pd})来表达气孔响应大气湿润程度的函数,Leuning^[8]将 V_{pd} 取代相对湿度,修正了该气孔模型。在Ball-Berry模型中,光合作用与气孔导度的关系中,边界层导度的差异不起作用。而实际上边界层导度较大幅度的变化会改变它们的关系^[9]。因而他们的模型不能直接用来研究边界层导度有变化时的情况。本文通过引入叶片的气体交换方程,将边界层因子纳入模型,建立一个由光合作用、蒸腾作用、气孔导度等子模型组成的完整的生理模型,并在此基础上,研究光合作用的日变化,着重分析环境因子对光合作用“午睡”的影响。

2 原理

环境因子对叶片生理过程的影响,大致包括以下几个方面:

(1) 能量传输过程: 太阳辐射除为光合作用中提供能源外,也是叶片热量平衡中的输入项。叶片接受到的太阳辐射能,前者以热传导或湍流等方式进行,后者以蒸腾的方式进行。作为叶片能量平衡的结果的叶温影响光合系统中酶的活性,从而影响光合作用速率。叶温还决定气孔下腔的饱和水汽压,从而影响蒸腾以至于气孔导度。

(2) 物质交换过程: CO_2 通过气孔进入植物体,同时植物体内的水分通过气孔逸失于空气中。 CO_2 和水汽输送的通量取决于气孔导度、边界层导度以及气孔下腔与大气中的 CO_2 或水汽的浓度差。在这些过程中,光合作用、气孔导度和细胞间隙 CO_2 浓度之间有复杂的相互作用。

(3) 生理调节过程: 光合作用是由太阳辐射、叶温和气孔下腔 CO_2 浓度等因子决定的。光合作用与气孔导度之间有相互作用。虽然气孔导度通过影响 CO_2 向叶绿体的输送而影响光合作用,光合作用也通过合成ATP,推动保卫细胞中的离子的运移,而影响保卫细胞的含水量和水势,从而影响气孔导度。同时气孔导度影响蒸腾作用以及热量平衡。Cow an^[10]认为,植物对环境的适应是使得水分利用效率达到最高。即气孔的开度对植物得到 CO_2 和失去水分的调节中符合最优控制的原则。

3 模型

3.1 气孔导度模型

气孔是发育完善的植物器官,目前气孔行为的生理机制仍不完全清楚。在缺乏对机理的描述时,半经验模型常常用于描述气孔对环境因子和生理因子的响应^[4]。其中Ball等^[7]提出了一个半经验模型,认为气孔导度是叶面相对湿度(h_s)、 CO_2 浓度(c_s)和光合速率(A_n)的函数,在植物体水分不亏缺的条件下,有

$$g_{sc} = g_0 + a_1 A_n h_s / c_s, \tag{1a}$$

当光照趋于 0 时的气孔导度接近于 0, a_1 是系数, h_s 和 c_s 分别是叶面上空气的相对湿度和 CO₂ 浓度。以下称式 (1a) 为 B-B 模型, 该模型表示当 c_s 不变时, 气孔导度随叶面相对湿度和光合速率的增加而增加。当周围 CO₂ 增加时, 因 A_n 对 CO₂ 的增加呈米氏响应, c_s 则呈线性的增加, 故计算的气孔导度将降低。式 (1a) 的形式简单, 很快就被广泛应用于各种模型中, 如单叶尺度模型^[3,4,11,12], 冠层尺度模型^[13], 区域尺度模型^[14]和一些全球气候模型^[15,16]。

气孔响应失水而收缩, 失水速率与饱和差而不是与叶面相对湿度成正比^[17,18]。而 Mott & Parkhurst^[19]则指出, 气孔开度 (及它所决定的导度) 与实际失水速率 (即蒸腾速率) 的关系比与饱和差的关系更密切。由于蒸腾速率 E_t 和饱和水汽压差 V_{pd} 有密切关系 ($E_t = g_{sw} V_{pd}$), Leuning^[8]使用 V_{pd} 取代 h_s 修正了 B-B 模型, 即

$$g_{sc} = a_1 A_n / [(c_s - \Gamma) (1 + V_{pd}/V_{pd0})] + g_0, \tag{1b}$$

其中 Γ 为 CO₂ 补偿点 ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)。 V_{pd} 是气孔下腔饱和水汽压与叶面水汽压之差。可以看出, 气孔导度对 V_{pd} 的响应呈双曲线型。式中的参数 V_{pd} 取 1500, a_1 取 10, g_0 取 0。

式 (1a)、(1b) 并不是气孔导度的显式方程。若以环境因子为之自变量, 式中的光合作用和 V_{pd} 都是未知数。 A_n 的增加通过降低 c_i 而加大 g_{sc} , c_s 是通过加大 c_i 而降低 g_{sc} , g_{sc} 对 c_i 又有反馈作用。因而必须结合叶绿体的光合反应模型 (以下称光合作用模型) 和水汽、CO₂ 的传输模型以及热量平衡模型才能求解。

3.2 光合作用模型

从气孔模型 (1b) 预报 g_{sc} , 需要知道净光合速率 A_n 。 Farquhar 等^[6]、 von Caemmerer 和 Farquhar^[20]提出了 C₃ 植物光合作用的生化模型, 将光合作用表达为叶肉细胞间隙 CO₂ 浓度 c_i 、光量子通量密度 (P_{fd}) 和温度 (T_i) 的函数。 Collatz^[4], Leuning^[8]在此基础上进行了修改, 这里以修改后的方程作为光子模型。即

$$A_n = \min\{J_e, J_c, J_s\} - R_d, \tag{2}$$

其具体形式见附录。其中 J_c 是受 RuBisCo 活性限制的光合作用速率; J_e 是由 RuBP 再生速率限制的光合作用速率, 它依赖于电子传递速率; J_s 是光合产物运输或利用的能力, 它表示光强和 CO₂ 达到饱和时的最大光合速率。 $\min\{J_e, J_c, J_s\}$ 表示取其中的最小值。 J_e 、 J_c 和 J_s 都是叶肉细胞间隙 CO₂ 浓度 c_i 和叶温 T_i 的函数, J_e 还是光量子通量密度 (P_{fd}) 的函数。 R_d 为呼吸作用速率。

3.3 气体传输模型

蒸腾速率与气孔导度和饱和水汽压差相联系:

$$E_t = g_{sw} V_{pd} \tag{3}$$

Collatz 等^[4,5]建立了由 Ball 等的气孔导度模型与 Farquhar 光合作用模型组成的光合-气孔耦合模型。但若使用 Leuning 对 B-B 模型的修正形式 (1b), 则 V_{pd} 是未知的。从电学比原理出发, 根据蒸腾作用中水汽从叶肉细胞表面经气孔和叶表面边界层到达大

气之间所经历的几段阻力的排列顺序, 可以用气孔导度 g_{sw} 和总导度 g_{tw} 以及气孔下腔隙和水汽压与空气水汽压之差 $V_{pd, a}$ 表示 $V_{pd}^{[21]}$ 。若忽略叶温- 气温之差 ($T_l = T_a$), 有

$$V_{pd} = V_{pd, a} (1 - g_{sw}/g_{tw}). \quad (4)$$

同样可以得到各阻力段导度之间的关系: 气孔对 CO_2 的导度 (g_{sw}) 与对水汽的导度 (g_{sc}) 相差一个系数, 因为 H_2O 分子量比 CO_2 小, 所以其导度比 CO_2 的大。为两者分子量之比的平方根的倒数:

$$g_{sw} = 1.6 g_{sc} \quad (5)$$

叶片对水汽的总导度 (g_{tw}) 是对水汽的气孔导度 (g_{sw}) 和边界层导度 (g_{bw}) 的串联:

$$g_{tw} = 1/(1/g_{sw} + 1/g_{bw}). \quad (6)$$

相应地叶片对 CO_2 的总导度 (g_{tc}) 可表达为串联的气孔导度 (g_{sw}) 和边界层导度 (g_{bw}) 的函数:

$$g_{tc} = 1/(1.6/g_{sw} + 1.37/g_{bw}). \quad (7)$$

叶面和细胞间隙的 CO_2 浓度, 可从按连续性原理建立的气体交换方程得出:

$$c_s = c_a - A_n/g_{bc}, \quad (8)$$

$$c_i = c_a - A_n/g_{tc} \quad (9)$$

总之, 本模型是利用 Collatz^[4]等光合- 气孔耦合模型, 使用 Leuning^[8]对 B-B 模型的修正形式 (1b), 并引入蒸腾过程中水汽压差 (V_{pd}) 与气孔导度和边界层导度的联系^[21], 建立的叶片水平的光合- 蒸腾- 气孔导度耦合的生理模型。

3.4 热量平衡模型

叶温是叶片热量平衡的结果。叶片吸收的长波和短波辐射 (R_i) 分别用于叶片与空气的显热交换、蒸腾耗热和叶片长波辐射。叶片的热量平衡方程为^[22]

$$R_i = \rho C_p (T_l - T_a)/r_b + \rho C_p [e_s(T_l) - e_a]/[\gamma(r_b + r_s)] + \epsilon \delta T_l^4, \quad (10)$$

ρ 是空气密度, C_p 是空气的定压比热, γ 是湿度常数, r_b 和 r_s 分别为边界层阻力和气孔阻力; ϵ 为叶片辐射放射率 (0.95); δ 为 Stefan-Boltzmann 常数。其中

$$R_i = aQ + b\zeta \delta T_a^4, \quad (11)$$

式中 Q 为太阳辐射 (W/m^2), 与 P_{fd} 有对应关系; a 和 b 分别是叶片对短波辐射和长波辐射的吸收率 (0.66, 0.95); ζ 是空气的辐射放射率 (0.68)。方程 (10) 是关于叶温 T_l 的超越方程, 在气孔阻力已定的情况下, 可以用数值方法 (如迭代法) 求解, 也可以根据 Taylor 近似, 用线性化的方法直接求近似解^[22]。本文用后面一种方法, 有

$$T_l = T_a + (R_i - \epsilon \delta T_a^4) - h_e [e_s(T_l) - e_a]/(4\epsilon \delta T_a^3 + h_l + h_e S). \quad (12)$$

饱和水汽压 $e_s(T_l)$ 仅是温度的函数, 采用 Goff-Gratch 公式计算。S 是饱和水汽压随温度变化的斜率, 即

$$S = \frac{de_s(T_l)}{dT_l}; \quad (13)$$

h_e 是水汽传输系数, 即

$$h_e = \rho C_p / (\gamma(r_b + r_s)); \quad (14)$$

h_i 是热量传输系数, 即

$$h_i = \rho C_p / r_b \quad (15)$$

3.5 数值解法

方程 (1b) ~ (9) 和 (12) 是关于 A_n , E_t , g_{sc} , g_{sw} , g_{tc} , g_{tw} , c_i , c_s , V_{pd} , T_l 等 10 个未知数的非线性完全方程组。其中方程 (2) 的具体形式体现在附录 (A1) ~ (A9) 中。以一组环境因子, 如太阳辐射 (P_{fd})、气温 (T_a)、空气水汽压 (e_a) 和 CO₂ 浓度 (c_a) 等作为模型输入, 求解该方程组, 则输出一组相应的生理因子, 包括上述 10 个未知数。本文使用迭代法求解。即预先给定一个 g_{sc} , 从式 (5)、(6)、(7)、(4)、(12) 得 g_{sw} 、 g_{tw} 、 g_{tc} 、 V_{pd} 、 T_l 等。再用迭代法解光合子模型 $A_n = \min \{J_e, J_c, J_s\}$, 和气体交换公式 $c_i = c_a - A_n / g_{tc}$, 得 A_n 和 c_i 。进而用气孔模型 (1b) 求 g_{sc} 的新值。用这一新值重复这一过程, 直到该 g_{sc} 与上一循环的值相差小于某一小数 (如 10^{-5}) 为止。

4 结果

4.1 植物对环境因子的生理响应

为了便于分析, 先固定几个光照条件, 看光合作用、蒸腾作用和气孔导度对温度的依赖关系。由图 1 可见, 各生理因子随叶温的增加呈单峰型变化, 即存在一个最适温度。超过最适温度后, 气孔导度的下降幅度最大, 光合作用次之, 蒸腾作用最小。因为在其他条件不变时气孔导度与光合速率成比例, 但 V_{pd} 随温度而增加, 气孔导度则随之降低。在较低的温度下, 随着温度的升高, V_{pd} 的增大, 蒸腾作用增加。当温度超过一定值以后, 由于气孔导度随温度的上升而下降, 等到其下降的程度大于 V_{pd} 的上升程度之后, 蒸腾速率也下降。

4.2 植物对环境因子日变化的生理响应

图 2 是用于模拟的太阳辐射和空气温度的日变化。这是华北地区夏季的一个典型情况。太阳辐射的日变化趋势与天文辐射相同, 一天中随时间的增加和降低对称于正午。气温在日出后因太阳辐射而增加; 直到午后 (大约 14:00), 太阳辐射减弱到一定程度后, 逐渐下降。空气水汽压 (e_a) 保持不变 (严格地说是变化很小), 而饱和水汽压随叶温呈近似指数函数形式的上升, 因而 V_{pd} 与气温同步上升和下降。

本文采用改变一个环境因子的日变化, 而其他因子维持单一的日变化的办法, 以观察该因子的变化对生理过程的影响。虽然环境因子之间是相互联系的, 一个因子的变化往往引起另一个因子的变化, 但是环境因子不同大小的组合, 对分析多种因子的作用, 在概念上较为清楚, 而在自然界中也是存在的情况。

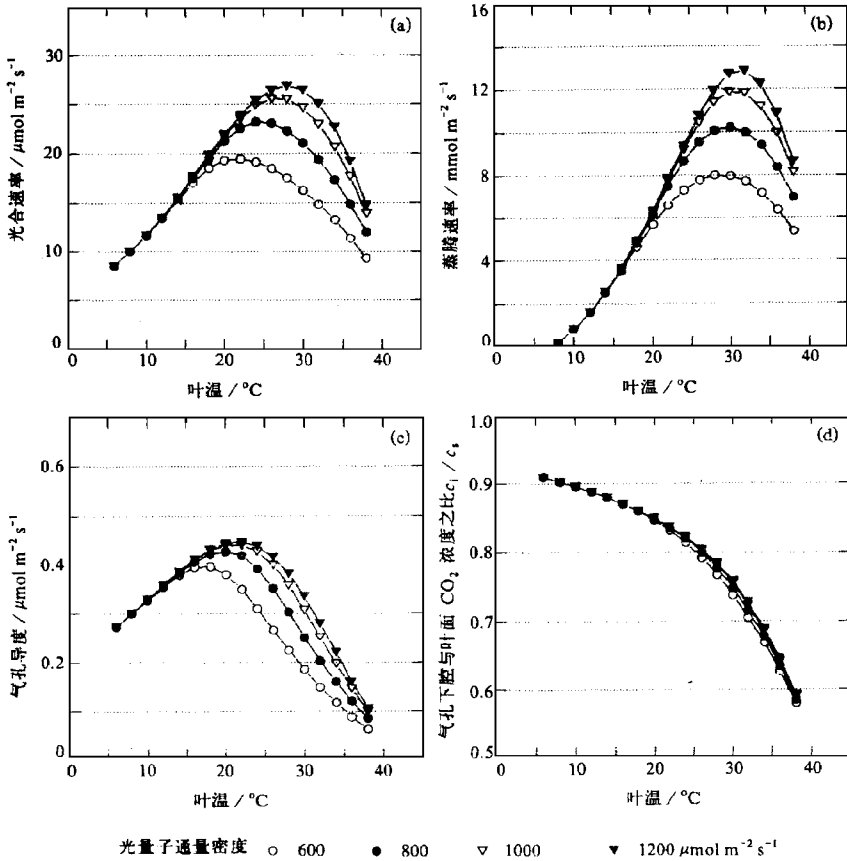


图1 不同光强下光合作用、蒸腾作用和气孔导度随叶温的变化

4.2.1 边界层导度

叶片上的边界层导度取决于边界层厚度。对于同一种植物，其叶片的形状基本固定，大小变化范围也不大，其边界层导度主要依赖于风速。边界层导度的改变引起叶面上的水汽和 CO_2 状况的变化。由此发生一系列的生理响应。图3 是不同边界层导度下，植物的生理响应。由图3 可见，光合作用、蒸腾作用和气孔导度均发生中午降低的现象。但发生的程度和出现的时间范围都有所不同。气孔导度降低的幅度最大，开始的时间最早，结束最迟；光合作用次之，蒸腾作用降低的幅度最小，降低的持续时间最短。边界层导度增加，光合作用和蒸腾作用增加，气孔导度随边界层导度的增加而下降，并且在边界层导度较小时，下降较显著。因为当边界层导度增加时， c_s 和 c_i 均增加。气孔对 c_i 敏感， c_i 增加导致气孔导度下降^[23~26]。

4.2.2 饱和水汽压差

大气的湿润程度可以用相对湿度和绝对湿度表示。绝对湿度只取决于空气中的水汽含量，可用水汽压表示。一天中水汽压看作是不变的。在不同的空气水汽压下， V_{pd} 也

不同。图 4 是不同的 V_{pd} 下, 生理因子的日变化。由图 4 可见, 当 V_{pd} 较大时, 光合作用速率降低, 光合“午睡”现象加剧。早晨及傍晚光通量密度较低, 不同 V_{pd} 造成的光合作用的差异不大。气孔导度随空气湿度的降低, V_{pd} 增大而明显下降, 并伴随 c_i/c_s 的降低。总体上看, 一天之中蒸腾作用随 V_{pd} 增加而增大, 但 V_{pd} 超过一定程度后, 气孔的关闭造成的气孔阻力的上升超过了 V_{pd} 上升的程度, 并由此改变了叶片能量平衡及叶温, 蒸腾作用反而随 V_{pd} 的增加而下降。

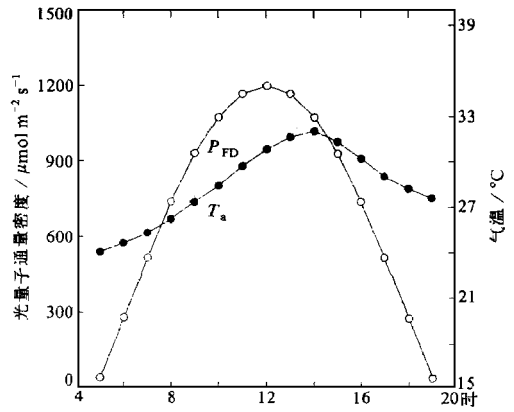


图 2 模拟中使用的光量子通量密度和气温的日变化

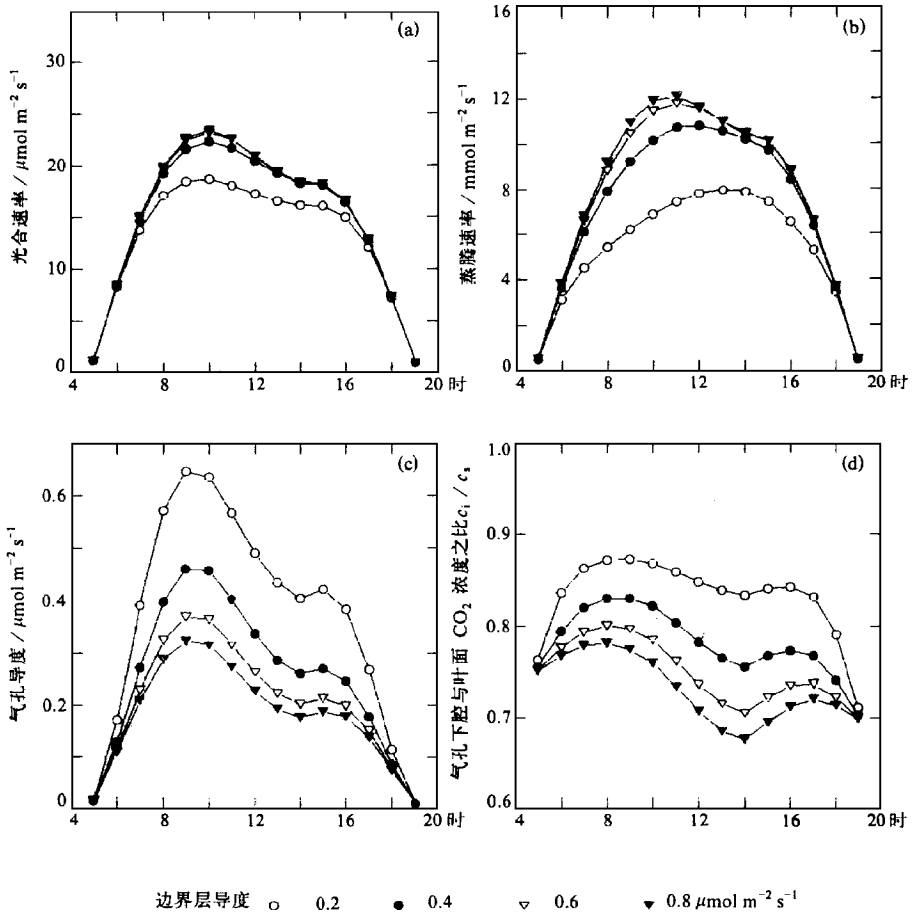


图 3 边界层导度对光合作用、蒸腾作用和气孔导度的日变化的影响 (气温和太阳辐射的日最高值为 35 °C, 1 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

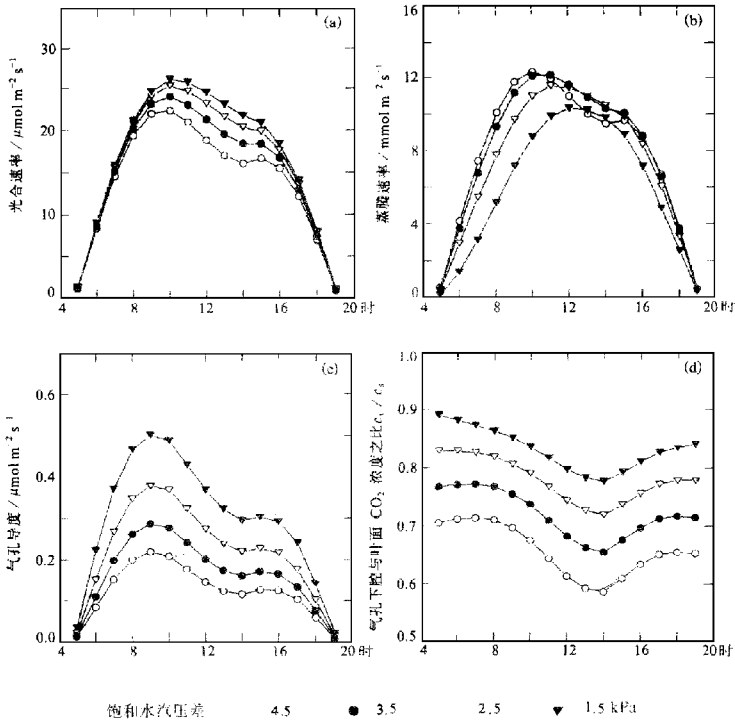


图4 饱和水汽压差 (V_{pd}) 对光合作用蒸腾作用和气孔导度的日变化的影响
(气温和太阳辐射的日最高值为 $35\text{ }^{\circ}\text{C}$ 、 $1\ 200\ \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

4 2 3 空气温度

温度的影响可分为两个方面：一是通过影响光合系统中酶的活性，从而影响光合作用；二是影响气孔下腔的饱和水汽压，从而通过影响 V_{pd} 而影响气孔导度。当温度超过光合最适温度时，温度的增加引起光合作用降低。对于光合作用来说（图 5a），在空气水汽压不变的情况下，当温度较低时（日最高气温 $T_{a, \text{max}} = 23\text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 $28\text{ }^{\circ}\text{C}$ ），中午前后光合作用没有下降。但光合速率，已不随 P_{fd} 的增加而明显增加。变化平缓的原因是在高光强下，光合效率降低。当温度较高时（ $T_{a, \text{max}} = 33\text{ }^{\circ}\text{C}$ ），光合速率在午后出现降低。当温度很高时（ $T_{a, \text{max}} = 38\text{ }^{\circ}\text{C}$ ），光合速率在午后降低的幅度很明显。气孔导度随温度增高而降低的情况与光合作用类似，只是幅度较大（图 5b）。由于 V_{pd} 的上升，蒸腾作用的下降幅度较小，或不下降（图 5c）。当温度较低时（ $T_{a, \text{max}} = 23\text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 $28\text{ }^{\circ}\text{C}$ ），蒸腾作用与温度呈一致的变化趋势，其最高值也接近温度及 V_{pd} 的最高值。当温度较高时（ $T_{a, \text{max}} = 33\text{ }^{\circ}\text{C}$ ），峰值在正午 12 时左右，而午后 V_{pd} 最大时（14 时）略低。至 $T_{a, \text{max}}$ 到 $38\text{ }^{\circ}\text{C}$

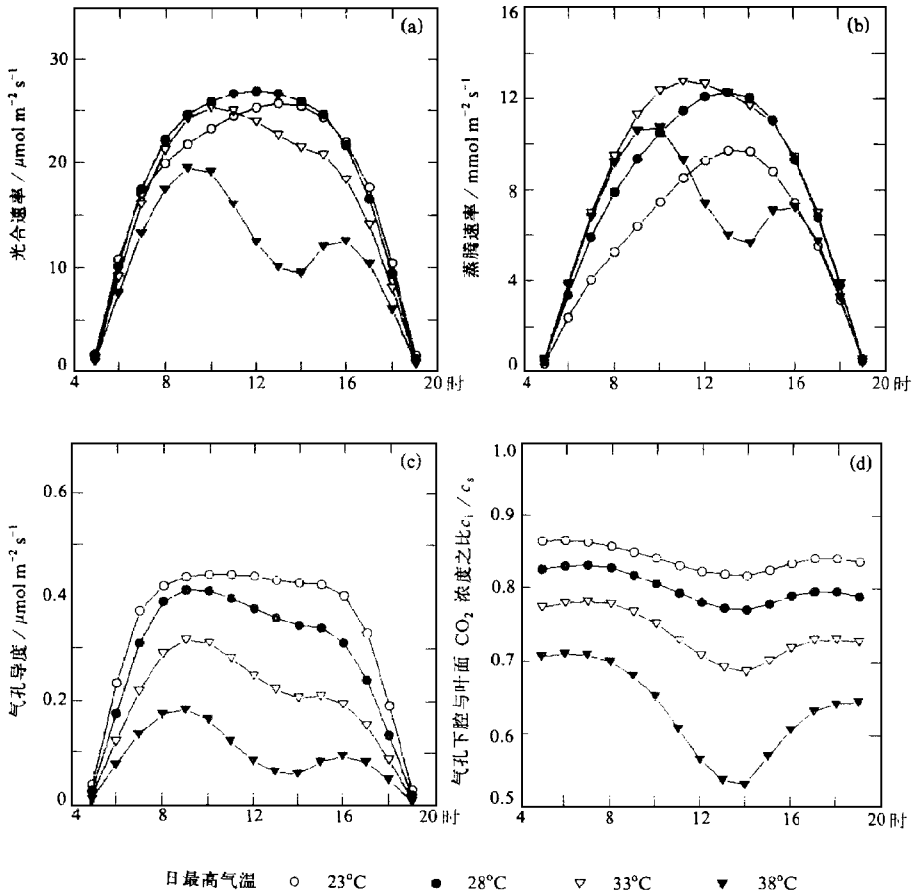


图 5 空气温度对光合作用蒸腾作用和气孔导度的日变化的影响
(空气水汽压和日最高太阳辐射 1 000 Pa, 1 200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)

时, 蒸腾作用则明显降低。由于 V_{pd} 随温度的增加而增大, 蒸腾作用降低的幅度仍不及气孔导度。 c_i/c_s 随气孔的关闭而明显下降。

4 2 4 太阳辐射

太阳辐射是光合作用的驱动因子, 也是叶片热量平衡的主要收入项。太阳辐射强度可以用辐射通量密度或量子通量密度表示。在气温远低于最适温度时, 太阳辐射越强, 光量子通量越高, 叶温越高, 光合作用也越高 (在光合系统不发生破坏的前提下)。如图 6 中上午和下午的情况。在晴天的中午前后, 太阳辐射已经接近饱和, 其加强并不能明显提高光合速率; 如果这时气温已达到或超过光合的最适温度, 如果太阳辐射提高, 叶温也将增加, 光合作用速率降低。如图 6 中午后, 较高的太阳辐射反而对应较低的光合作用。气孔导度的日变化与光合作用类似。其下降的时间较光合作用早, 幅度也较大。蒸腾作用也类似, 说明在同样的空气水汽压下, 蒸腾作用随辐射的变化主要由气孔导度决定,

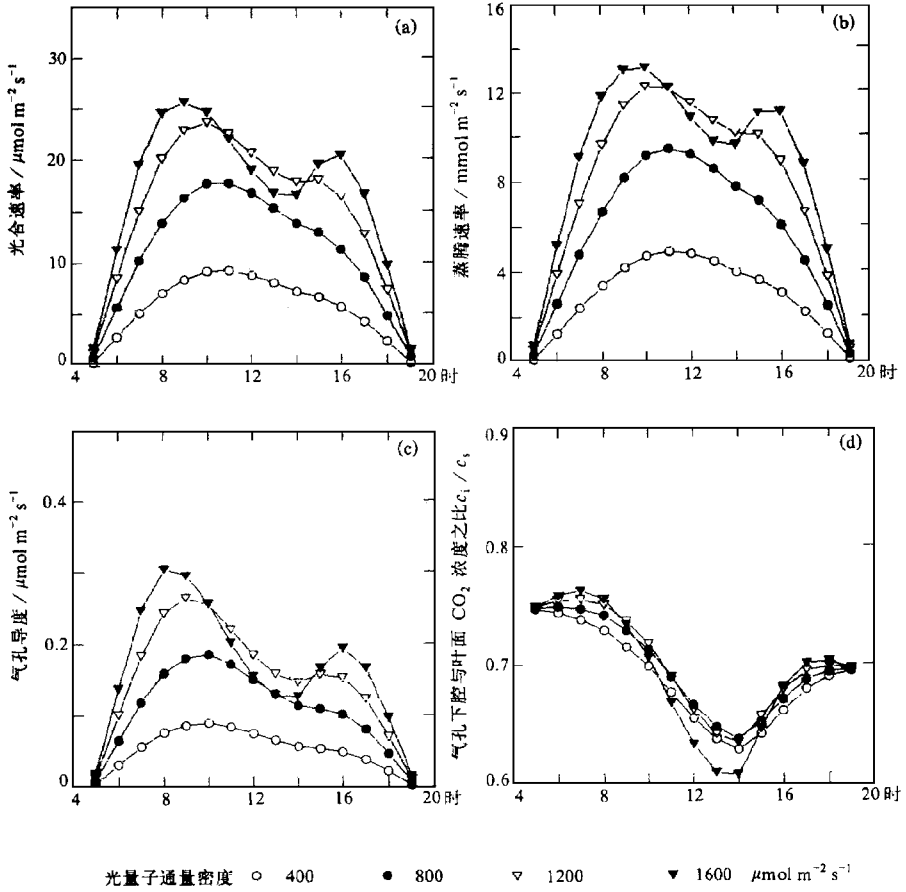


图6 太阳辐射对光合作用蒸腾作用和气孔导度的日变化的影响
(空气水汽压和日最高气温 1 000 Pa, 35 ℃)

即在清晨和傍晚太阳辐射越大，气孔导度越大，蒸腾作用越强。而中午前后太阳辐射越高，气孔导度降低越大， c_i/c_s 降低也越大，蒸腾作用也表现出明显的降低，虽然这时 V_{pd} 随太阳辐射的增加而增加。

5 讨论

对于环境因子在光合“午睡”中的作用，中午前后较低的空气湿度和较高的温度引起饱和差的增大是主要原因^[1, 27]。其主要机理是：(1) 由于气孔导度对 V_{pd} 相当敏感^[28]。蒸腾需求加强时，气孔收缩以减少水分的散失，同时 c_i 降低使光合作用下降。(2) 当温度超过一定程度后，光合作用、蒸腾作用和气孔导度分别下降。除了上述原因外，强烈的光照也被认为是光合午睡的成因。然而在中等光照下也会出现光合作用的中午降低，说

明太阳辐射强不是直接原因。但由此引起了叶温和 V_{pd} 的升高, 因而是光合“午睡”的根本原因^[29]。从理论上说, 边界层导度的降低, 导致 c_i 的降低, 会使光合午睡现象加剧。但是边界层导度在多大程度上影响光合“午睡”, 还需要做进一步的实验。

在自然条件下, 光合作用的日变化由环境因子的日变化和植物光合效率的日变化决定。植物在较强光照下, 光合效率降低, 表现为光抑制。光抑制的机理比较复杂, 其完整的数学模型未见报告。光抑制的因子尚未纳入模型。一般认为, 气孔导度的降低是光合作用的“午睡”的主要原因^[1]。

本模型是稳态 (steady state) 模型, 它反映植物对环境变化的响应达稳定状态时的情况。当环境因子从一种状态转向另一种状态时, 植物的适应有短时的滞后现象, 经过这一过程达到稳定状态。在一天中, 环境因子虽然变化很大, 但在数分钟内可以看成是平缓的或稳定不变的。因而可以应用稳态模型。本文的分析是以水分供应充分为前提的。在有水分胁迫的情况下, 饱和差加大等原因使气收缩更容易发生, 因而午睡更严重, 但是日变化走向相似。

致谢: 许大全先生审阅论文并提出修改意见, 谨致谢意。

参 考 文 献

- 1 许大全, 李德耀, 沈允钢等, 1984, 田间小麦叶片光合作用“午睡”现象的研究, 植物生理学报, 10, 269~ 276
- 2 Demmig-Adams, B., Adams III W. W., Winter K., et al., 1989, Photochemical efficiency of photosystem II, photon yield of O₂ evolution, photosynthetic capacity, and carotenoid composition during the midday depression of net CO₂ uptake in *Abutilon* growing in Portugal, *Planta*, 177, 377~ 387.
- 3 Leuning, R., 1990, Modeling stomatal behavior and photosynthesis of *Eucalyptus grandis*, *Aust. J. Plant Physiol.*, 17, 159~ 175.
- 4 Collatz, G. J., Ball J. T., Grivet C. and Berry J. A., 1991, Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: A model that includes a laminar boundary layer, *Agr. For. Meteorol.*, 54, 107~ 136
- 5 Collatz, G. J., Ribas-Carbo M. and Berry J. A., 1992, Coupled photosynthesis - stomatal conductance model for leaves of C₄ plants, *Aus. J. Plant Physiol.*, 19, 519~ 538
- 6 Farquhar, G. D., von Caemmerer S. and Berry J. A., 1980, A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species, *Planta*, 149, 78~ 90
- 7 Ball, J. T., Woodrow I. E. and Berry J. A., 1987, A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions, *Progress in Photosynthesis Research* (ed. I. Biggins), Martinus Nijhoff Publishers, Netherlands, 221~ 224
- 8 Leuning, R., 1995, A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants, *Plant Cell Environ.*, 18, 339~ 355
- 9 傅伟, 王天铎, 1994, 边界层阻力在叶片气体交换过程中的作用, 植物学报, 36, 614~ 621.
- 10 Cowan, I. R., 1977, Stomatal behaviour and environment, *Adv Bot Res.*, 4, 117~ 228
- 11 Tenhunen, J. D., Sala Serra A., Dougherty R. L. et al. 1990, Factors influencing carbon fixation and water use by Mediterranean sclerophyll shrubs during summer drought, *Oecologia*, 63, 338~ 342
- 12 Harley, P. C., Thomas R. B., Reynolds J. F. and Strain B. R., 1992, Modeling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂, *Plant Cell Environ.*, 15, 217~ 282

- 13 Hatton, T. J., Walker J., Dawes W. R. and Dunin F. X., 1992, Simulations of hydroecological responses to elevated CO₂ at the catchment scale, *Australian Journal of Botany*, 40, 679~ 696
- 14 McMurtrie, R. E., Leuning R., Thompson W. A. and Wheeler A. M., 1992, A model of canopy photosynthesis and water use incorporating a mechanistic formulation of leaf CO₂ exchange, *Forest Ecology and Management*, 52, 261~ 278
- 15 Sellers, P. J., Berry J. A., Collatz G. J., Field C. B. and Hall F. G., 1992, Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration III A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme, *Remote Sensing Environ.*, 42, 187~ 216
- 16 Sellers, P. J., 1996 A revised land surface parameterization (SB2) for atmospheric GCMs Part I Model formulation, *Journal of Climate*, 9, 676~ 705
- 17 Sheriff, D. W., 1984, Epidermal transpiration and stomatal responses to humidity: some hypotheses explored, *Plant Cell Environ.*, 7, 669~ 677.
- 18 Aphalo, P. J. and Jarvis P. G., 1991, Do stomata respond to relative humidity? *Plant Cell Environ.*, 14, 127~ 132
- 19 Mott, K. A. and Parkhurst D. F., 1991, Stomatal responses to humidity in air and helox, *Plant Cell Environ.*, 14, 509~ 515.
- 20 von Caemmerer, S. and Farquhar G. D., 1981, Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves, *Planta*, 153, 376~ 387.
- 21 Aphalo, P. J. and Jarvis P. G., 1993, The boundary layer and the apparent responses of stomatal conductance to wind speed and to the mole fraction of CO₂ and water vapor in the air, *Plant Cell Environ.*, 16, 771~ 783
- 22 Paw, U. K. T., 1987, Mathematical analysis of the operative temperature and energy budget, *J. Therm. Biol.*, 12, 227~ 233
- 23 Farquhar, G. D. and Sharkey T. D., 1982, Stomatal conductance and photosynthesis, *Ann Rev Plant Physiol.*, 33, 317~ 345.
- 24 Morison, J. L., 1987, Intercellular CO₂ concentration and stomatal response to CO₂, *Stomatal Function*, Stanford University Press, 229~ 251.
- 25 Tenhunen, J. D., Pearcy R. W. and Lange O. L., 1987, Diurnal variations in leaf conductance and gas exchange in natural environments, *Stomatal Function*, Stanford University Press, 323~ 346
- 26 Long, S. P. and Drake B. G., 1992, *Photosynthetic CO₂ Assimilation and Rising Atmospheric CO₂ Concentrations*, Elsevier Science Publishers BV, 69~ 103
- 27 Raschke, K. and Resemann A., 1986, The midday depression of CO₂ assimilation in leaves of *Arbutus unedo* L.: diurnal changes in photosynthetic capacity related to changes in temperature and humidity, *Planta*, 168, 546~ 558
- 28 Grantz, D. A., 1990, Plant response to atmospheric humidity, *Plant Cell Environ.*, 13, 667~ 679
- 29 Xu Daquan and Shen Yungang, 1996, Midday depression of photosynthesis, *Handbook of Photosynthesis*, Marcel Dekker, 451~ 459.

A Simulation of Diurnal Variations of Photosynthesis of C₃ Plant Leaves

Yu Qiang

(Institute of Geography, Chinese Academy of Sciences,
Beijing 100101)

Ren Baohua

(University of Science and Technology of China,
Hefei 230026)

Wang Tianduo

(Shanghai Institute of Plant Physiology,
Chinese Academy of Sciences, Shanghai 200032)

Sun Shufen

(Institute of Atmospheric Physics,
Chinese Academy of Sciences, Beijing 100080)

Abstract On the basis of earlier studies of coupled stomatal conductance, photosynthesis model, an integrated photosynthesis-transpiration-stomatal conductance model generalizing the interrelation between and regulating mechanisms of the main physiological processes is developed. The midday depression

sion of photosynthesis caused by environmental factors, such as solar radiation, air temperature and humidity, is simulated by numerical method. The results are as follows: (1) When the boundary layer conductance decreases, midday depression of photosynthesis and transpiration will be enhanced, but stomatal conductance will increase as a feedback. (2) Under certain conditions, the optimal temperature for transpiration is higher than that for photosynthesis, and the optimal temperature for stomatal conductance is lower than that for photosynthesis. When midday depression is caused by high temperature, the extent of decrease in stomatal conductance is the largest and that of transpiration the smallest. The duration of midday depression of stomatal conductance is the longest, and that in transpiration the shortest (Fig. 5). (3) V_{pd} and stomatal conductance are two contradicting factors, which determine transpiration. Transpiration increases with increasing V_{pd} initially, but when V_{pd} exceeds a certain value, it will decrease with increasing V_{pd} caused by a rapid decrease in stomatal conductance and concomitant increase in leaf temperature. (4) When air temperature exceeds a certain value, an increase of solar radiation will cause increasing leaf temperature and the deepness in midday depression. (5) The decrease in c_i/c_s in midday suggests that stomatal closure is an important factor causing midday depression of photosynthesis.

Key words photosynthesis transpiration stomatal conductance midday depression integrated model

附录: C₃ 植物的光合作用模型

光合作用的生化模型, 是由 Farquhar 等^[6]提出的, 以后 Collatz 等^[4]做了修改。它将 c_i 作为已知的量, 所以是光合作用系统的生化模型, 而不包括气孔的调节作用。它认为光合作用是由以下几个潜在速率决定的:

(1) 受 P_{fd} 限制的光合速率 (J_e)

$$J_e = a \times \alpha \times P_{fd}(p_i - \Gamma)/(p_i + 2\Gamma), \quad (A1)$$

其中 a 是叶子对光合有效辐射的吸收率 (0.66), α 是 CO₂ 同化的内禀量子效率 (0.06), Γ 定义为

$$\Gamma = O_a/2\tau, \quad (A2)$$

其中 τ 是动力学参数 (2600), 随温度变化, 描述 RuBP 分配于 Rubisco 羧化和氧化的比率。 O_a 设为常数 (209 hPa)。 $p_i = P \times c_o$, P 为大气压 (1000 hPa)。

(2) 受 Rubisco 限制的光合速率 (J_c)

$$J_c = V_m(p_i - \Gamma)/[p_i + K_c(1 + [O_2]/K_o)], \quad (A3)$$

V_m 是单位面积的叶面上 Rubisco 的最大催化能力。 K_c 和 K_o 分别是 Rubisco 反应中 CO₂ 和 O₂ 的米氏常数。 V_m 依赖于叶温:

$$V_m = V_m\{1 + \exp[(-a + bT_i)/(RT_i)]\}^{-1}, \quad (A4)$$

其中 a , b 为参数, $a = 220 \text{ K Jmol}^{-1}$, $b = 703 \text{ Jmol}^{-1} \text{ K}^{-1}$; V_{m0} 取 $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; R 为理想气体常数。

(3) 光合产物输出或利用的能力 (J_s): 它大致是在饱和光强和饱和 CO₂ 浓度下的光合速率的一半,

$$J_s = V_m/2 \quad (A5)$$

为了使光合作用随不同限制因子发生光滑的变化, 允许 J_e , J_c 和 J_s 共同作用, 解下列方程, 并取较小的根:

$$\theta^{2/p} - J_p(J_e + J_c) + J_s J_c = 0 \quad (A6)$$

和

$$\beta A^2 n - A_n (J_p + J_s) + J_p J_s = 0, \quad (\text{A } 7)$$

其中 A_n 是 CO_2 的总同化速率, J_p 是中间变量, β 是经验常数, 分别为 0.95、0.98, 暗呼吸 (R_d) 与 V_m 成比例关系, 即

$$R_d = 0.0015 V_m. \quad (\text{A } 8)$$

净光合速率为

$$A_n = A - R_d$$

动力学参数 K_c , K_o , τ 随温度变化, 使用 Q_{10} 函数, 即

$$K = K_{25} Q_{10}^{(T-25)/10}, \quad (\text{A } 9)$$

K_{25} 是 K 在参考温度 (25 °C) 时的值, K_c 、 K_o 和 τ 的 Q_{10} 值分别为 2.1、1.2 和 0.57。

第二次青藏高原大气科学实验观测任务圆满完成

青藏高原是世界上面积最大、海拔最高的高原, 位于大气对流层中部, 对全球气候异常与东亚大气环流及中国灾害性天气有着关键性的重大影响。为此, 国家攀登计划 B 项目“青藏高原地—气物理过程及其对全球气候和中国灾害性天气影响的观测和理论研究”组织了第二次青藏高原大气科学试验。

中国科学院大气物理研究所精心设计、精心组织了这次科学试验的观测及相关项目, 派出罗卫东、李爱国、李家伦和张越 4 位同志, 与青海省气象局及西藏自治区气象局的 6 位同志一起, 组成西藏改则大气边界层观测队, 1998 年 5 月 12 日从西宁出发, 穿越平均海拔 5 000 m 以上的安多、班戈、尼玛等藏北无人区, 经受了空气稀薄、气候多变等恶劣的自然条件的考验, 于 5 月 20 日到达改则县观测场地。

改则平均海拔为 4 700 m, 气候恶劣, 属于高原荒漠区, 空气含氧量只有平原地区的 60%。6 月初建站时地表 80 cm 以下为冻土层, 这为观测队建站带来难以想象的困难。观测队的同志们用牛粪烤、用冲击钻一点点掘进, 完成了竖立 20 m 观测塔所需深度为 1.5 m 的 9 个锚坑, 随后立即进行仪器的安装和调试, 出色地完成了各项准备工作, 使改则大气边界层综合探测系统比预定日期提前投入运行。

改则大气边界层观测配备了大气物理研究所研制的 UAT-1 型超声风速温度仪、美国 Radian 公司的 LAP-3000 型低层大气风温廓线仪、ADAS-2 系留气艇系统等先进的仪器设备, 进行了动量、热量、水汽三个通量, 边界层结构, 地面水热过程, 辐射过程, 云总量和气溶胶等项目的观测。科考队员以严格、严谨、严密的科学态度、大无畏的献身精神, 取得了极其宝贵的大量数据, 圆满完成了 42 天的观测任务。

观测情况已向有关专家作了初步汇报, 专家们赞扬了观测队取得的出色成果, 并对数据的可靠性给予肯定。目前数据正在紧张地整理与分析中, 希望这些数据能尽快为全球气候变化、中国灾害性天气预报和大气边界层物理等研究, 提供可靠的、不可替代的科学依据。

(英 辉)