应用生态学报 2016年11月 第27卷 第11期 http://www.cjae.net
Chinese Journal of Applied Ecology, Nov. 2016, 27(11): 3585-3592 DOI: 10.13287/j.1001-9332.201611.033

气孔导度模型在北方农牧交错带的适用性评价——以马铃薯和油葵为例

黄明霞[1] 王 靖[1*] 唐建昭[1] 于 强[2] 张 君[1] 薛庆禹[3] 常 清[1,4] 谈美秀[1]
([1]中国农业大学资源与环境学院, 北京 100193; [2]西北农林科技大学水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨凌 712100; [3]天津市气候中心, 天津 300074; [4]山西省气象服务中心, 太原 030002)

摘 要 基于北方农牧交错带主要作物马铃薯和油葵的叶片气孔导度、净光合速率和气象因子的平行观测数据,对常用气孔导度模型(Jarvis 模型、Ball-Berry 模型、Leuning 模型和 Medlyn 模型)进行了适用性评价.结果表明:马铃薯的气孔导度与净光合速率呈现较强的线性关系,而油葵气孔导度与净光合速率的线性关系较弱.对于马铃薯气孔导度,Ball-Berry 模型模拟效果最佳,Leuning 模型和 Medlyn 模型次之,Jarvis 模型模拟效果最差;各模型的模拟值与观测值的均方根误差(RMSE)分别为 0.0331、0.0371、0.0456 和 0.0794 mol·m^{-2}·s^{-1},归一化均方根误差(NRMSE)分别为 26.8%、30.0%、36.9%和 64.3%,拟合度(R^2)分别为 0.96、0.61、0.91 和 0.88.对于油葵的气孔导度,Jarvis 模型模拟效果略好于 Ball-Berry 模型、Medlyn 模型和 Leuning 模型,其 RMSE 分别为 0.2221、0.2534、0.2547 和 0.2758 mol·m^{-2}·s^{-1},NRMSE 分别为 40.3%、46.0%、46.2%和 50.1%,R^2分别为 0.38、0.22、0.23 和 0.20.气象因子对气孔导度作用的通径分析表明,北方农牧交错带马铃薯和油葵气孔导度日变化主要受饱和水汽压差影响.模型评价结果表明用于油葵的气孔导度模型需要进一步改进.

关键词 Jarvis 模型; Ball-Berry 模型; Leuning 模型; Medlyn 模型; 净光合速率; 便携式光合测定系统

Suitability of four stomatal conductance models in agro-pastoral ecotone in North China: A case study for potato and oil sunflower.

HUANG Ming-xia[1], WANG Jing[1*], TANG Jian-zhao[1], YU Qiang[2], ZHANG Jun[1], XUE Qing-yu[3], CHANG Qing[1,4], TAN Mei-xiu[1] ([1]*College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing* 100193, *China*; [2]*State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling* 712100, *Shaanxi*, *China*; [3]*Tianjin Climate Center, Tianjin* 300074, *China*; [4]*Shanxi Meteorological Service Centre, Taiyuan* 030002, *China*).

Abstract: The suitability of four popular empirical and semi-empirical stomatal conductance models (Jarvis model, Ball-Berry model, Leuning model and Medlyn model) was evaluated based on parallel observation data of leaf stomatal conductance, leaf net photosynthetic rate and meteorological factors during the vigorous growing period of potato and oil sunflower at Wuchuan experimental station in agro-pastoral ecotone in North China. It was found that there was a significant linear relationship between leaf stomatal conductance and leaf net photosynthetic rate for potato, whereas the linear relationship appeared weaker for oil sunflower. The results of model evaluation showed that Ball-Berry model performed best in simulating leaf stomatal conductance of potato, followed by Leuning model and Medlyn model, while Jarvis model was the last in the performance rating. The root-mean-square error (RMSE) was 0.0331, 0.0371, 0.0456 and 0.0794 mol·m^{-2}·s^{-1}, the normal-

本文由国家科技支撑计划项目(2012BAD09B02)、公益性行业(气象)科研专项(GYHY20150616)和中央高校基本科研业务费专项(2015ZH002)资助 This work was supported by the National Science & Technology Support Plan of China (2012BAD09B02), the Special Scientific Research Fund in the Public Interest (GYHY20150616), and the Fundamental Research Funds for the Central Universities (2015ZH002).
2016-03-08 Received, 2016-09-02 Accepted.
* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangj@cau.edu.cn

ized root-mean-square error (NRMSE) was 26.8%, 30.0%, 36.9% and 64.3%, and R-squared (R^2) was 0.96, 0.61, 0.91 and 0.88 between simulated and observed leaf stomatal conductance of potato for Ball-Berry model, Leuning model, Medlyn model and Jarvis model, respectively. For leaf stomatal conductance of oil sunflower, Jarvis model performed slightly better than Leuning model, Ball-Berry model and Medlyn model. RMSE was 0.2221, 0.2534, 0.2547 and 0.2758 mol·m^{-2}·s^{-1}, NRMSE was 40.3%, 46.0%, 46.2% and 50.1%, and R^2 was 0.38, 0.22, 0.23 and 0.20 between simulated and observed leaf stomatal conductance of oil sunflower for Jarvis model, Leuning model, Ball-Berry model and Medlyn model, respectively. The path analysis was conducted to identify effects of specific meteorological factors on leaf stomatal conductance. The diurnal variation of leaf stomatal conductance was principally affected by vapour pressure saturation deficit for both potato and oil sunflower. The model evaluation suggested that the stomatal conductance models for oil sunflower are to be improved in further research.

Key words: Jarvis model; Ball-Berry model; Leuning model; Medlyn model; leaf net photosynthetic rate; Li-6400 portable photosynthesis system.

北方农牧交错带是位于我国北方农耕区和草原牧区相交界的半干旱生态过渡带,是我国面积最大、空间跨度最长的农牧交错带.受东亚季风的影响,北方农牧交错带的降水量低且年际变率大,水分不足是限制该地区农业发展的主要因素[1].如何提高作物水分利用效率是保证农牧交错带高产和稳产的主要科学问题,提高作物水分利用效率的核心是降低作物的无效耗水而增加作物的蒸腾效率.气孔是植物体内水分循环的主要通道,植物通过调节气孔的开闭来控制水分损失和 CO_2 吸收,理解控制作物气孔导度大小的生理物理机制对提高作物水分利用效率有重要意义[2].自 1976 年以来,气孔导度模型得到了不断的发展,Jarvis 模型是最早提出的气孔导度模型,直接根据气象因子来模拟气孔导度的变化[3],由于其形式简单和易用,大量学者对该模型的形式和参数进行了不断丰富[4-6].由于气孔导度和净光合速率间存在反馈机制,Ball 等[7]依据净光合速率与气孔导度间的线性关系,结合对气象因子的统计分析,提出了模拟气孔导度的半经验模型.Leuning[8]针对胞间 CO_2 浓度处于补偿点(τ)时净光合速率为 0,将 Ball-Berry 模型的大气 CO_2 浓度(C_a)订正为 $C_a-\tau$,并根据气孔对大气饱和水汽压差(VPD)比对相对湿度(RH)反应更灵敏的特征,将 RH 修改为 VPD[9].Medlyn 模型[10]由协调 Farquhar 的最优气孔导度[11]和经验模型而得,其在算法上与 Ball-Berry 模型类似,但基于气孔导度最优理论对气孔开闭过程进行了解释.近年来,大量研究基于这 4 种模型对冬小麦[12]、烟草[13]、水稻[14]等作物在不同自然环境中的气孔导度进行了模拟,发现不同模型在不同环境下以及模拟不同作物的表现存在很大差异.马铃薯和油葵分别是北方农牧交错带的主要粮食作物和油料作物,近年来其种植面积在不断增加,提高其水分利用效率对农牧交错带稳产和增产有重要意义.气孔导度是影响作物蒸腾耗水的关键,但鲜有研究揭示其气孔导度的控制机制.本研究拟基于试验观测资料,对 4 种主要气孔导度模型用于农牧交错带马铃薯和油葵气孔导度模拟的适应性进行评价,并比较马铃薯和油葵气孔导度与净光合速率及气象因子间关系的差异,为改进气孔导度模型提供参考.

1 研究地区与研究方法

1.1 试验地点概况

试验于 2013 年 7 月和 2015 年 7—8 月在农业部武川农业环境科学观测试验站(41°26′ N, 118°28′ E,海拔 1756 m)进行.试验站位于北方农牧交错带中部,属干旱和半干旱大陆性气候,年平均气温 2.7 ℃,0 ℃以上多年平均积温 2579 ℃·d,多年平均降水 354 mm,主要集中在 7—8 月,年蒸发量约为降水量的 5 倍,无霜期 105 d,年平均日照时数 2955 h.土壤以栗钙土为主.

1.2 试验材料和测定方法

2013 年试验观测对象为油葵,2015 年试验观测对象为马铃薯和油葵,马铃薯供试品种为‘克新一号’,2 年试验油葵供试品种均为‘内葵杂 3 号’.2013 年油葵播种时间为 5 月 16 日,2015 年马铃薯和油葵播种时间为 5 月 8 日,两年施肥措施均为播前一次性施入尿素 37.5 kg·hm^{-2}、磷酸二铵 75.0 kg·hm^{-2}和氯化钾 37.5 kg·hm^{-2},其余时间不再追肥.2013 年油葵整个生长季处于雨养条件,不进行补水处理.2015 年马铃薯和油葵播种后(5 月 9 日)一

次性补水 30 mm,以保证正常出苗,生长季内其余时间处于雨养条件.2013 年于油葵现蕾阶段(7 月 24 日、7 月 27—28 日)进行测定,2015 年于马铃薯和油葵生长旺盛的苗期后期(7 月 6—7 日)和现蕾期(马铃薯 8 月 12—13 日,油葵 8 月 4—5 日)的典型晴天,选择长势一致的植株中上部叶片,采用 Li-6400 便携式光合测定系统测定叶片的净光合速率(P_n,μmol·m^{-2}·s^{-1})、气孔导度(g_s,mol·m^{-2}·s^{-1}),同时平行观测叶室中光合有效辐射(PAR,μmol·m^{-2}·s^{-1})、相对湿度(RH,%)、气温(T,℃)、叶温(T_l,℃)和 CO_2浓度(C_a,μmol·mol^{-1}).Li-6400 在观测时始终处于开路状态,因此叶室中的相对湿度、气温、叶温和 CO_2浓度与大田环境中的数值相同.测定时段为8:00—18:00,每小时观测一次.测量时保持叶片完全受光,各观测值达到稳定时记录数据.

1.3　气孔导度模型

1.3.1 Jarvis 模型　Jarvis[3] 在综合各环境因子对 g_s 的影响下提出气孔导度阶乘模型:

$$g_s = f(PAR)\,f(VPD_l)\,f(T_l)\,f(C_a) \tag{1}$$

式中:VPD_l为叶面饱和水汽压差(kPa);$f(PAR)$、$f(VPD_l)$、$f(T_l)$和$f(C_a)$分别为光合有效辐射、叶面饱和水汽压差、叶温和大气 CO_2浓度对气孔导度影响的函数,其值均在 0~1 之间变化.

各环境因子的影响函数分别采用以下表达式:

$$f(PAR) = PAR/(a+PAR) \tag{2}$$

$$f(VPD_l) = 1/(b+VPD_l) \tag{3}$$

$$f(T_l) = cT_l^2+dT_l+e \tag{4}$$

$$f(C_a) = \begin{cases} 1 & (C_a<100) \\ 1-n_1C_a & (100\leqslant C_a\leqslant 1000) \\ n_2 & (C_a>1000) \end{cases} \tag{5}$$

在大田条件下,C_a在 100~1000 μmol·mol^{-1},因此$f(C_a)$可简化表达为:

$$f(C_a) = 1-n_1C_a \tag{6}$$

式中:a、b、c、d、e、n_1和 n_2为系数.

将式(2)~(6)代入式(1)整理得:

$$g_s = \frac{PAR(cT_l^2+dT_l+e)(1-n_1C_a)}{(a+PAR)(b+VPD_l)} \tag{7}$$

1.3.2 Ball-Berry 模型　Ball-Berry 模型假设叶表面湿度和 CO_2浓度不变时,气孔导度与净光合速率呈线性关系[7]:

$$g_s = m_1\frac{P_nRH}{C_a}+g_0 \tag{8}$$

式中:m_1为无量纲经验系数;g_0为叶片残存导度[15],表示 P_n为 0 时的气孔导度.

1.3.3 Leuning 模型　Leuning[8-9] 通过研究 CO_2补偿点和饱和水汽压差与气孔导度的关系对 Ball-Berry 模型进行修正:

$$g_s = m_2\frac{P_n}{(C_a-\tau)(1+VPD/VPD_0)}+g_0 \tag{9}$$

式中:VPD 为大气饱和水汽压差(kPa);τ 为 CO_2补偿点,对于 C_3 植物可以认为是常数[16],本文取 40 μmol·mol^{-1};m_2、VPD_0为经验系数.

1.3.4 Medlyn 模型　Medlyn 模型是基于 Farquhar 等[11] 的最优气孔表现,认为气孔开合受最大的碳获取和最小的水分损失之间平衡的调节,结合经验算法得到[10]:

$$g_s = \left(1+\frac{m_3}{\sqrt{VPD_l}}\right)\frac{P_n}{C_a}+g_0 \tag{10}$$

$$m_3 \propto \sqrt{\tau\lambda} \tag{11}$$

式中:m_3为经验系数,要求 $m_3>0$;λ 为单位碳获取的水分消耗.

1.4　模型评价

为保证调参和验证数据的独立性,试验观测数据随机分为两组,马铃薯采用 2015 年 7 月 6 日和 8 月 12—13 日的 126 个数据作为调参数据,7 月 7 日的 120 个数据作为验证数据;油葵采用 2015 年 7 月 6 日和 8 月 4—5 日的 126 个数据作为调参数据,2013 年 7 月 25、27—28 日和 2015 年 7 月 7 日的 417 个数据作为验证数据.其中,马铃薯调参组和验证组数据测定期间 0~60 cm 平均土壤体积含水量分别为 0.163 和 0.162 mm^3·mm^{-3},向日葵调参组和验证组数据测定期间 0~60 cm 平均土壤体积含水量分别为 0.148 和 0.163 mm^3·mm^{-3}.调参先用 1Stopt 软件基于参数生理范围约束进行全局优化拟合,确定模型参数.最后以均方根误差(RMSE)、归一化均方根误差(NRMSE)、拟合度(R^2)和 AIC 信息准则(Akaike information criterion)评价各模型模拟效果,以估计模型的复杂度和模型拟合效果的优良性作为模型优良的判断标准.RMSE、NRMSE、R^2和 AIC 的计算方法如下:

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n}(X_i-Y_i)^2}{n}} \tag{12}$$

$$NRMSE = \frac{\sqrt{\frac{1}{n}\sum_{i=1}^{n}(X_i-Y_i)^2}}{\bar{X}}\times 100\% \tag{13}$$

$$R^2 = \sum_{i=1}^{n}(Y_i - \bar{X})^2 / \sum_{i=1}^{n}(X_i - \bar{X})^2 \quad (14)$$

$$AIC = n\ln\frac{\sum_{i=1}^{n}(X_i - Y_i)^2}{n} + 2(k+1) \quad (15)$$

式中: X_i 为实测值; Y_i 为模拟值; $\bar{X}$ 为实测值的平均值; n 为样本数; k 为模型中参数的个数. R^2 越接近 1, 表明模型模拟的稳定性越好, RMSE 和 NRMSE 反映模拟值与实测值之间的相对误差和绝对误差, 其值越小, 说明模拟值与实测值之间偏差越小, 模拟效果越好. AIC 信息可以估计模型的复杂度和模型拟合效果的优良性, 其值越小, 表示模型的模拟效果越好.

2 结果与分析

2.1 马铃薯、油葵气孔导度和净光合速率的关系

由图 1 可以看出, 尽管马铃薯和油葵的气孔导度(g_s)和净光合速率(P_n)的线性相关均通过了显著性检验($P<0.01$), 但马铃薯气 g_s 与 P_n 的线性相关更强, R^2 达到了 0.61, 而油葵 g_s 与 P_n 的线性关系较弱, R^2 仅为 0.11. 这可能与两种作物光合特性的差异有关, 马铃薯 P_n 与 g_s 大小密切相关, 而油葵 P_n 的大小不完全取决于气 g_s 的大小.

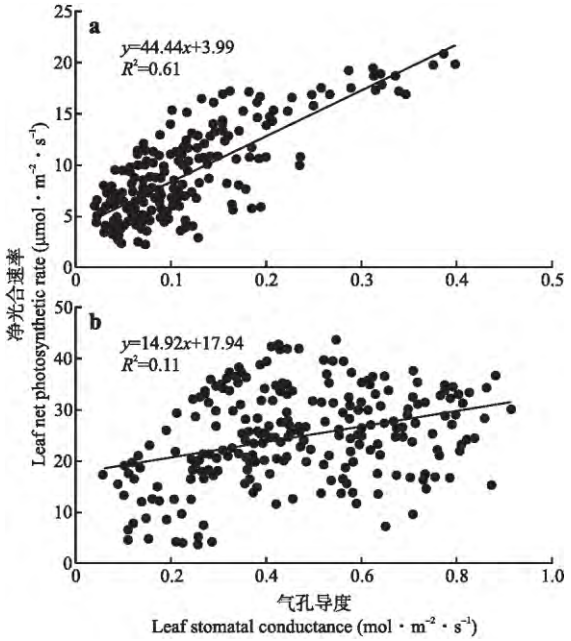

图 1 马铃薯(a)和油葵(b)叶片气孔导度和净光合速率的关系

Fig.1 Relationship between leaf stomatal conductance and net photosynthetic rate of potato (a) and oil sunflower (b).

** $P<0.01$. 下同 The same below.

2.2 马铃薯和油葵气孔导度模型的适用性评价

对 g_s 模型进行调参和验证后获得的参数见表 1. Ball-Berry 模型和 Leuning 模型的 m_1 和 m_2 值可体现土壤水分胁迫对 g_s 的影响[17], 在水分充足时其值为(10±0.2)[18]; 当植物受到水分胁迫时, m_1 和 m_2 值将会随胁迫程度而变化[19-21]. Medlyn 模型的 m_3 值与 CO_2 补偿点(τ)和单位碳获取的水分消耗(λ)呈正比. τ 对于 C_3 植物可认为是常数[16], λ 主要与不同植物对水分利用特性和土壤含水量有关, 因而 m_3 在不同植物和不同土壤类型间存在差异. 本研究的油葵水分利用效率高于马铃薯, 因此油葵的 m_3 值高于马铃薯.

马铃薯和油葵 g_s 模型的调参统计结果见表 2 和图 2. 综合考虑模拟值和观测值的 RMSE、NRMSE、R^2 和 AIC 可得, Ball-Berry 模型对马铃薯 g_s 的模拟

表 1 马铃薯和油葵气孔导度模型参数

Table 1 Parameters of leaf stomatal conductance models for potato and oil sunflower

模型 Model	参数 Parameter	马铃薯 Potato	油葵 Oil sunflower
Jarvis	a	93.35	79.28
	b	−0.40	−0.40
	c	−0.0062	−0.0066
	d	0.41	0.43
	e	−6.15	−6.27
	n_1	0.0016	0.0002
Ball-Berry	m_1	9.16	12.52
	g_0	0.03	0.07
Leuning	m_2	23.07	27.30
	VPD_0	0.34	0.50
	g_0	0.029	0.013
Medlyn	m_3	5.76	9.55
	g_0	0.18	0.01

表 2 马铃薯和油葵叶片气孔导度模型调参的统计结果

Table 2 Statistical results of simulated and observed leaf stomatal conductance of potato and oil sunflower for model calibration ($n=126$)

作物 Crop	模型 Model	R^2	RMSE (mol · m⁻² · s⁻¹)	NRMSE (%)	AIC
马铃薯	Jarvis	0.46	0.0363	36.1	−822
Potato	Ball-Berry	0.71	0.0259	25.8	−914
	Leuning	0.71	0.0263	26.2	−909
	Medlyn	0.67	0.0279	27.7	−896
向日葵	Jarvis	0.70	0.1285	25.1	−503
Oil	Ball-Berry	0.74	0.1154	22.5	−538
sunflower	Leuning	0.85	0.0886	17.3	−603
	Medlyn	0.76	0.1120	21.9	−546

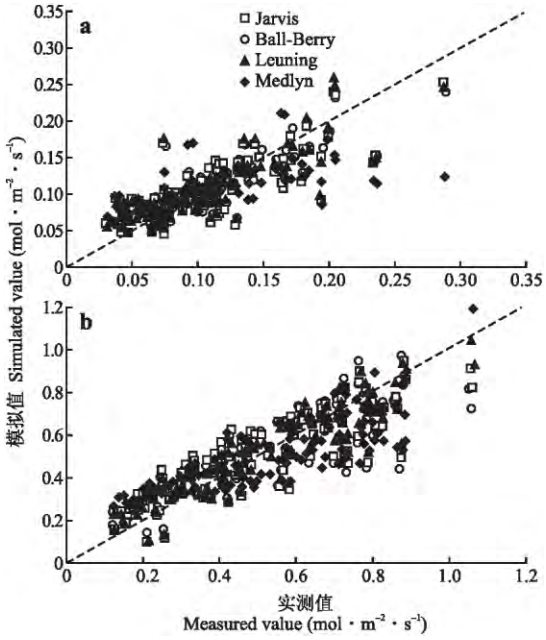

图 2　马铃薯(a)和油葵(b)叶片气孔导度模型调参结果

Fig.2　Comparison between simulated and observed leaf stomatal conductance of potato (a) and oil sunflower (b) for model calibration.

图中虚线为 1∶1 线 Dashed line showed 1∶1 line between simulated and measured values. **下同** The same below.

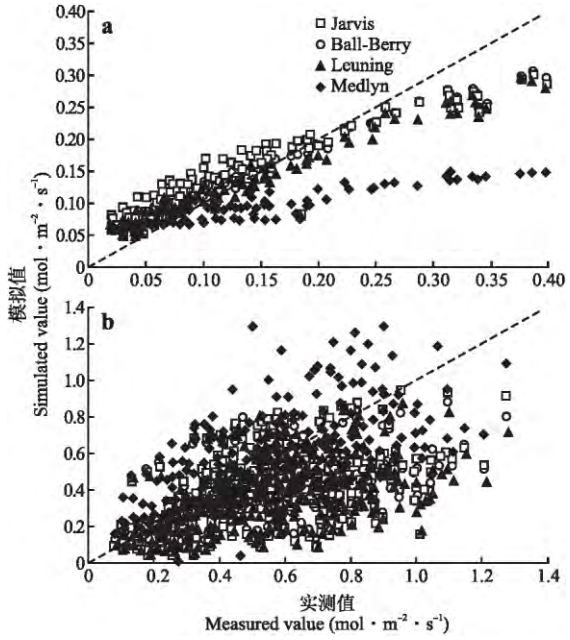

图 3　马铃薯(a)和油葵(b)叶片气孔导度验证结果

Fig.3　Comparison between simulated and observed leaf stomatal conductance of potato (a) and oil sunflower (b) for model validation.

在 4 个模型中最好，Leuning 模型的模拟效果稍差于 Ball-Berry 模型，Jarvis 模型的模拟效果最差. 对油葵 g_s 的模拟中，Leuning 模型效果最好，Ball-Berry 模型和 Medlyn 模型的模拟效果差于 Leuning 模型，Jarvis 模型的模拟效果略差于其他 3 个模型.

马铃薯和油葵 g_s 模型的验证结果见表 3 和图 3，Ball-Berry 模型对马铃薯 g_s 模拟效果最好，其 RMSE、NRMSE 和 AIC 最小，R^2 达到 0.96. 但在马铃薯 g_s 高值区，模拟值较实测值偏低，在 g_s 低值区，模拟值较实测值偏高. Leuning 和 Medlyn 模型模拟效果次于 Ball-Berry 模型，且 Leuning 模型的 R^2 较小，说明对部分 g_s 值模拟效果较差. 而 Jarvis 模型对马铃薯 g_s 的模拟效果最差，其显著低估了马铃薯 g_s（图 3a）. 对于油葵 g_s，综合考虑 RMSE、NRMSE 和 R^2，Jarvis 模型的模拟效果要略好于其他 3 个模型，但相对于马铃薯，各种 g_s 模型的整体模拟效果均较差（图 3b）.

表 3　马铃薯和油葵叶片气孔导度模型验证的统计结果

Table 3　Statistical results of simulated and observed leaf stomatal conductance of potato and oil sunflower for model validation

作物 Crop	n	模型 Model	R^2	RMSE (mol · m⁻² · s⁻¹)	NRMSE (%)	AIC
马铃薯	120	Jarvis	0.88	0.0794	64.3	−594
Potato		Ball-Berry	0.96	0.0331	26.8	−812
		Leuning	0.61	0.0371	30.0	−783
		Medlyn	0.91	0.0456	36.9	−735
向日葵	417	Jarvis	0.38	0.2221	40.3	−1241
Oil		Ball-Berry	0.22	0.2534	46.0	−1139
sunflower		Leuning	0.20	0.2758	50.1	−1066
		Medlyn	0.23	0.2547	46.2	−1135

2.3　气象因子对马铃薯和油葵气孔导度的影响

气象因子对 g_s 影响的通径分析表明（表 4），马铃薯的 g_s 与空气饱和水汽压差（VPD）和气温（T）显著相关，且 VPD 对 g_s 的直接作用远大于间接作用，表示在农牧交错带马铃薯 g_s 的日变化受 VPD 的影响最显著. T 对 g_s 的直接作用为正，但其通过影响 VPD 而最终表现为随温度升高马铃薯 g_s 降低. 马铃薯的 g_s 与光合有效辐射（PAR）和叶室 CO_2 浓度（C_a）的相关系数较低，反映出 PAR 和 C_a 对 g_s 的日变化影响较小.

由表 5 可以看出，与马铃薯不同的是，油葵的 g_s 与 PAR、VPD、T 和 C_a 均显著相关，其中 g_s 与 VPD 的相关系数最高，且直接作用较大. 油葵的 g_s 与 PAR 呈显著正相关，表明油葵对 PAR 的利用效率高于马铃薯. 油葵 g_s 与温度的关系与马铃薯类似，但油葵 g_s 与 C_a 呈显著负相关，随着 C_a 的增加，油葵 g_s 降低，这与气 g_s 模型表达的 g_s 与 C_a 的关系一致.

表 4 气象因子对马铃薯气孔导度影响的通径分析
Table 4 Path analysis for the effects of meteorological factors on leaf stomatal conductance of potato

	相关系数 Correlation coefficient	直接作用 Direct effect	间接作用 Indirect effect				
			合计 Total	PAR	VPD	T	C_a
PAR	0.052	0.098	−0.018		−0.2617	0.2219	0.0229
VPD	−0.592**	−1.392	0.826	0.0184		0.7992	0.0088
T	−0.358**	0.891	−1.216	0.0244	−1.2486		0.0074
C_a	−0.093	−0.135	0.025	−0.0167	0.0905	−0.0490	

表 5 气象因子对油葵气孔导度影响的通径分析
Table 5 Path analysis for the effects of meteorological factors on leaf stomatal conductance of oil sunflower

	相关系数 Correlation coefficient	直接作用 Direct effect	间接作用 Indirect effect				
			合计 Total	PAR	VPD	T	C_a
PAR	0.471**	0.027	0.464		−0.0439	0.5104	−0.0029
VPD	−0.675**	−1.568	0.897	0.0008		0.8930	0.0036
T	−0.189**	1.093	−1.269	0.0126	−1.2811		0.0004
C_a	−0.390**	0.013	−0.389	0.0126	−0.4375	0.0361	

3 讨 论

本研究结果表明,马铃薯的气孔导度与净光合速率间存在显著的线性关系,而油葵的气孔导度与净光合速率间线性关系较弱.气孔导度模型的适用性评价结果表明,半经验模型 Ball-Berry 和 Leuning 以及气孔导度最优化模型 Medlyn 模拟马铃薯气孔导度的效果比经验模型 Jarvis 好,而 Jarvis 模型模拟油葵气孔导度的效果比 Ball-Berry、Leuning 和 Medlyn 模型好.气象因子对气孔导度影响的通径分析表明,对马铃薯和油葵气孔导度日变化影响最大的气象因子均为饱和水汽压差.

本研究结果表明,半经验模型对马铃薯的气孔导度模拟效果比经验模型好,这与前人对冬小麦[12]和烟草[13]的研究结果一致,而经验模型对油葵气孔导度的模拟效果比半经验模型好,这与对水稻[14]的研究结果一致.Ball-Berry、Leuning 和 Medlyn 模型对马铃薯气孔导度模拟的效果整体上优于对油葵气孔导度的模拟.这可能是由于马铃薯较油葵气孔导度与净光合速率有较强的线性关系(图 1),而前两种气孔导度模型是以植物净光合速率与气孔导度呈线性关系的[5]机理而建立的半经验模型,Medlyn 模型的形式类似于 Ball-Berry 模型,因此模拟结果也呈现同样的特征.经验模型 Jarvis 则没有这种差别,且通径分析表明,油葵的气孔导度与光合有效辐射相关性较马铃薯高,4 种模型中仅 Jarvis 模型包含 PAR,因此,相对于半经验模型,Jarvis 模型的模拟效果更好一些.Leuning 模型是在 Ball-Berry 模型基础上修正的,一方面将 C_a 订正为 $C_a-\tau$[8],针对本文的马铃薯研究结果,在大田条件下 C_a 达到 390 μmol·mol^{-1},而 τ 对所有 C_3 作物可以认为是常数[16],因此尽管改进后的模型有效地解释了大气 CO_2 为补偿点时净光合速率为 0 的情况,但对气孔导度模拟精度的提高作用不大.另一方面将相对湿度(RH)订正为饱和水汽压差(VPD)[9],但由 RH 和 VPD 的计算公式 $RH=e_0/e_s$、$VPD=e_s-e_0$(e_s 表示饱和水汽压,e_0 表示实际水汽压)可以看出,它们都是反映大气水汽含量的因子,且订正后模型增加了一个参数 VPD_0,反而降低了参数拟合的精度.关于饱和水汽压差的选取,Leuning 模型采用了大气饱和水汽压差(VPD),而 Jarvis、Ball-Berry 和 Medlyn 模型采用了叶面饱和水汽压差(VPD_l).VPD_l 是根据叶温计算的叶面饱和水汽压差,能够更准确反映相同环境下不同植物光合作用对温度和湿度的响应,因而可以更精准模拟气孔导度.但 VPD_l 的计算需要叶温,叶温相对于气温更难获取,因此,当植物叶温和气温差别较小时可以用 VPD 代替 VPD_l.本研究得到马铃薯和油葵气孔导度日变化受饱和水汽压差影响最大,这与对春小麦[22]、羊草[23]和马占相思林[24]的研究结果一致.

本研究是对模型在同等环境条件下进行的评价,而在特定情况下需要做恰当选择.例如,Ball-Berry 模型的参数个数较其他模型少,参数拟合简便,因而对气孔导度模型改进用于极端环境条件时,采用较广泛[25-26].Jarvis 模型是经验模型,拟合效果对数据依赖性强,不同学者采用了不同的环境因子作

用阶乘函数[4-6]，因而在不同作物和不同环境条件下模拟效果差别很大.但 Jarvis 模型仅以气象因子作为输入，无需考虑气孔导度和净光合速率的耦合关系，便于计算.同时 Jarvis 模型的输入变量间彼此独立，可直接比较环境因子的变化对气孔导度的影响，而其他模型存在环境因子与光合速率的交互影响[27-31].也有学者将经验模型和半经验模型结合，得到了基于气孔导度机理的 Jarvis 类型模型[32]. Medlyn 模型的形式类似于 Ball-Berry 模型，但它基于气孔导度是调节 CO_2 最大吸收和蒸腾最小的最优化假设而建立，Medlyn 在研究时全面解释了各参数的生理意义，且通过参数分析了模型中没有的相关环境因子变化给气孔导度带来的影响[33-35].因此，可以根据不同需要选择不同模型.

当前，大部分气孔导度模型的应用都没有考虑叶水势或土壤水分变化对叶片气孔导度的影响[36-38].主要原因是目前对土壤水分影响叶片气孔导度的机理认识仍然不够清楚，土壤水分对气孔导度的影响常采用经验性较强的函数[39-40].另一方面，土壤水分的日变化小，直接应用土壤水分不能提高气孔导度的日变化模拟精度.而考虑叶水势日变化的模型，参数众多且计算复杂[41]，限制了模型的应用.因此本研究没有采用考虑土壤含水量变化对气孔导度影响的模型.进一步研究需深入开展水分处理试验来分析土壤水分或叶水势变化对叶片气孔导度的影响.

本研究结果表明，油葵的气孔导度模型需要进一步改进.其次，本文主要测定了作物旺盛生长期气孔导度的变化，由于不同作物在不同的生育阶段和不同环境下气孔导度表现存在差异，因此，未来研究应考虑测定更多数据来评价气孔导度模型在不同生育阶段的表现.

参考文献

[1] Tang J-Z (唐建昭), Wang J (王　靖), Pan X-B (潘学标), *et al*. A study on diural variation in photosynthesis and middy depression phenomenon of photosynthesis of oil sunflower in agro-pastoral ecotone. *Journal of China Agricultural University* (中国农业大学学报), 2014, **19**(6): 81-87 (in Chinese)

[2] Wang J (王　靖), Yu Q (于　强), Li X-G (李湘阁), *et al*. Modeling diurnal variations of CO_2 flux over winter wheat with a coupled model of photosynthesis and evaptranspiration. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2004, **14**(11): 2077-2082 (in Chinese)

[3] Jarvis PG. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 1976, **273**: 593-610

[4] Lohammar T, Larsson S, Linder S, *et al*. Fast-simulation models of gaseous exchange in Scots pine. *Ecological Bulletins*, 1980, **32**: 505-523

[5] Yu GR, Nakayama K, Lu HQ. Responses of stomatal conductance in field-grown maize leaves to certain environmental factors over a long term. *Journal of Agricultural Meteorology*, 1996, **52**: 311-320

[6] Yu GR, Nakayama K, Mastuoka N, *et al*. A combination model for estimating stomatal conductance of maize (*Zea mays* L.) leaves over a long term. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1998, **92**: 9-28

[7] Ball JT, Woodrow IE, Berry JA. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. *Progress in Photosynthesis Research*, 1987, **5**: 221-224

[8] Leuning R. Modeling stomatal behavior and photosynthesis of *Eucalyptus grandis*. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1990, **17**: 159-175

[9] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal photosynthesis model for C_3 plants. *Plant, Cell and Environment*, 1995, **18**: 339-355

[10] Medlyn BE, Duursma RA, Eamus D, *et al*. Reconciling the optimal and empirical approaches to modeling stomatal conductance. *Global Change Biology*, 2011, **17**: 2134-2144

[11] Farquhar GD, Von CS, Berry JA. A biochemical model of photosynthetic carbon dioxide assimilation in leaves of 3-carbon pathway species. *Planta*, 1980, **149**: 78-90

[12] Li Y-X (李永秀), Lou Y-S (娄运生), Zhang F-C (张富存). Comparison of stomatal conductance models for winter wheat. *Chinese Journal of Agrometeorology* (中国农业气象), 2011, **32**(1): 106-110 (in Chinese)

[13] Zhong C (钟　楚), Zhu Y (朱　勇). Response of stomatal conductance of light in tobacco. *Chinese Journal of Eco-Agriculture* (中国生态农业学报), 2013, **21**(8): 966-972 (in Chinese)

[14] Peng S-Z (彭世彰), Pang G-B (庞桂斌), Xu J-Z (徐俊增), *et al*. Improvement of stomatal conductance models of rice under water saving irrigation treatment. *Transactions of the Chinese Society of Agricultural Engineering* (农业工程学报), 2009, **25**(4): 19-23 (in Chinese)

[15] Tuzet A, Perrier A, Leuning R. A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell and Environment*, 2003, **26**: 1097-1116

[16] Bauer H, Martha P. The CO_2 compensation point of C3 plants: A re-examination. I. Interspecific variability. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 1981, **103**: 445-450

[17] Tenhunen JD, Sala A, Harley PC, *et al*. Factors influencing carbon fixation and water use by Mediterranean sclerophyll shrubs during summer drought. *Oecologia*, 1990, **82**: 381-393

[18] Collatz GJ, Ball JT, Grivet C, *et al*. Physiological and environmental regulation stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: A model that includes a laminar boundary layer. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1991, **54**: 107-136

[19] Sala A, Tenhunen JD. Simulations of canopy net photosynthesis and transpiration in *Quercus ilex* L. under the influence of seasonal drought. *Agricultural and Forest*

Meteorology, 1996, **78**: 203-222

[20] Baldocchi D. Measuring and modeling carbon dioxide and water vapour exchange over a temperate broad-leaved forest during the 1995 summer drought. *Plant, Cell and Environment*, 1997, **20**: 1108-1122

[21] Misson L, Panek JA, Goldstein AH. A comparison of three approaches to modeling leaf gas exchange in annually drought-stressed ponderosa pine forests. *Tree Physiology*, 2004, **24**: 529-541

[22] Cheng X-F (成雪峰), Zhang F-Y (张凤云), Chai S-X (柴守玺). Stomatal response of spring wheat and related affecting factors under different irrigation. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2010, **21**(1): 36-40 (in Chinese)

[23] Wang Y-H (王玉辉), He X-Y (何兴元), Zhou G-S (周广胜). Characteristics and quantitative simulation of stomatal conductance of *Aneurolepidium chinense*. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2011, **12**(4): 517-521 (in Chinese)

[24] Zhao P (赵 平), Rao X-Q (饶兴权), Ma L (马玲), *et al*. Response of *Acacia mangium* forest to environmental driving factors. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2006, **12**(4): 1149-1156 (in Chinese)

[25] Liu FL, Andersen MN, Jensen CR. Capability of the Ball-Berry model for predicting stomatal conductance and water use efficiency of potato leaves under different irrigation regimes. *Scientia Horticulturae*, 2009, **122**: 346-354

[26] Hu ZM, Li SG, Yu GR, *et al*. Modeling evapotranspiration by combing a two-source model, a leaf stomatal model, and a light-use efficiency model. *Journal of Hydrology*, 2013, **501**: 186-192

[27] Houshmandfar A, Fitzgerald GJ, Armstrong R, *et al*. Modeling stomatal conductance of wheat: An assessment of response relationships under elevated CO_2. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2015, **214/215**: 117-123

[28] Kinose Y, Azuchi F, Uehara Y, *et al*. Modeling of stomatal conductance to estimate stomatal ozone uptake by *Fagus crenata*, *Quercus serrata*, *Quercus mongolica* var. *crispula* and *Betula platyphylla*. *Environmental Pollution*, 2014, **194**: 235-245

[29] Cassimiro JC, Moura BB, Alonso R, *et al*. Ozone stomatal flux and O_3 concentration-based metrics for *Astronium graveolens* Jacq., a Brazilian native forest tree species. *Environmental Pollution*, 2016, **213**: 1007-1015

[30] Rodrigues TR, Vourlitis GL, Lobo FDA, *et al*. Modeling canopy conductance under contrasting seasonal conditions for a tropical savanna ecosystem of south central Mato Grosso, Brazil. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2016, **218/219**: 218-228

[31] Raaba N, Meza FJ, Franck N, *et al*. Empirical stomatal conductance models reveal that the isohydric behavior of an Acacia caven Mediterranean Savannah scales from leaf to ecosystem. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2015, **213**: 203-216

[32] Yu Q, Zhang YQ, Liu YF, *et al*. Simulation of the stomatal conductance of winter wheat in response to light, temperature and CO_2 change. *Annals of Botany*, 2004, **93**: 435-441

[33] Medlyn BE, Duursma RA, Kauwe MGD, *et al*. The optimal stomatal response to atmospheric CO_2 concentration: Alternative solutions, alternative interpretations. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, **182/183**: 200-203

[34] Zhou SX, Duursma RA, Medlyn BE, *et al*. How should we model plant responses to drought? An analysis of stomatal and non-stomatal responses to water stress. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, **182/183**: 204-214

[35] Lu YJ, Duursma RA, Medlyn BE. Optimal stomatal behaviour under stochastic rainfall. *Journal of Theoretical Biology*, 2016, **394**: 160-171

[36] Yu GR, Wang QF, 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. *Journal of Plant Physiology*, 2004, **161**: 303-318

[37] Hu ZM, Li SG, Yu GR, *et al*. Modeling evapotranspiration by combing a two-source model, a leaf stomatal model, and a light-use efficiency model. *Journal of Hydrology*, 2013, **501**: 186-192

[38] Janka E, Körner O, Rosenqvist E, *et al*. A coupled model of leaf photosynthesis, stomatal conductance, and leaf energy balance for chrysanthemum (*Dendranthema grandiflora*). *Computers and Electronics in Agriculture*, 2016, **123**: 264-274

[39] Wang YP, 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. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1998, **91**: 89-111

[40] Wang J, Yu Q, Li J, *et al*. Simulation of diurnal variations of CO_2, water and heat fluxes over winter wheat with a model coupled photosynthesis and transpiration. *Agricultural and Forest Meteorology*, **137**: 194-219

[41] Tuzat A, Perrier A, Leuning R. A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell and Environment*, 2003, **26**: 1097-1116

作者简介 黄明霞,女,1992 年生,硕士研究生.主要从事农业气象研究.E-mail: 1959837491@qq.com

责任编辑 张凤丽

黄明霞, 王靖, 唐建昭, 等. 气孔导度模型在北方农牧交错带的适用性评价——以马铃薯和油葵为例. 应用生态学报, 2016, **27**(11): 3585-3592

Huang M-X, Wang J, Tang J-Z, *et al*. Suitability of four stomatal conductance models in agro-pastoral ecotone in North China: A case study for potato and oil sunflower. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, **27**(11): 3585-3592 (in Chinese)