

植物群体受光结构与光截获研究综述*

王进欣 张一平

王今殊

(中国科学院西双版纳热带植物园 昆明 650223)(河北省永清县第一中学 永清 102650)

摘要 植物群体受光结构与光截获的研究是冠层小气候研究重要领域之一。较为系统地讨论了植物群体受光结构参数及参数获取的新技术新方法、光截获模型及受光结构参数与光截获的关系。在对已有成果综合分析的基础上,探讨了植物群体受光结构与光截获研究中亟待解决的问题。

关键词 受光结构 光截获 模型

Review on studies of the vegetation colony structure and the interception of light by a canopy.

Wang Jinxing, Zhang Yiping (Xishuangbanna Tropical Garden, CAS, Kunming 650223), Wang Jinshu (Yongqing The First Middle School, Hebei Province, Yongqing 102650), *EAR*, 2000, 8(3): 13~16

Abstract Study on vegetation colony structure and the interception of light by a canopy is one of important fields of the study on canopy micro-climate. In this paper, the parameters of vegetation colony structure, up-to-date technique in the parameters obtaining, the model of the interception of light by a canopy and their relation are presented. On the basis of the existing results, the problems in the studies on vegetation colony structure and the interception of light by a canopy are discussed.

Key words Colony structure, Interception of light, Model

植物体内干物质的90%~95%直接或间接来自光合作用,叶子作为光合作用的主要器官直接影响光能利用率及植物的生产力,通过选择最佳植物群体受光结构使更多的光到达底层,从而增加冠层的光截获量,因此植物群体受光结构对群体物质生产效能的研究一直是农学家、农业气象学家关注的焦点。光在植物群落中的分布研究始于20世纪初,1953年日本学者门司正三和左伯敏郎提出了著名的门司指数公式^[3],随着电子计算技术的迅猛发展,植物冠层中光分布的数值模型屡见报道,本文阐述了国内外有关植物群体受光结构与光截获研究概况。

1 植物群体受光结构参数描述

植物群体受光结构不仅影响光截获,而且通过影响林内水、热、气等微环境来调节植物与环境的相互作用,最终影响整个林分的光合效率^[5~6]。故描述群体受光结构参数很有必要,本文重点介绍叶面积指数、叶倾角、叶方位角、消光系数、叶面积垂直分布函数等参数,它们同太阳高度角及天气状况共同构成太阳辐射的入射条件。

叶面积指数(LAI)。1947年Watson首次提出叶面积指数的概念,叶面积是描述群体受光

* 云南省自然科学基金项目(98C098M)

收稿日期:1999-05-17 改回日期:1999-06-07

结构的基础参数,直接影响与决定群体光能截获量和光合生产力^[1]。后来研究发现,叶面积指数过大,植物下部叶片受光条件恶化,产量反而下降,临界叶面积指数(正午遮光达 95% 的 LAI)概念及最大叶面积指数(新老叶平衡状态下停止生长的叶面积指数)^[2]是在此背景下提出的。

叶倾角、叶方位角。叶倾角是叶面法线与铅垂线之间的夹角。通常采用实测法和 Warren-Wilson 面积加权平均估计。平均叶倾角(α):

$$\alpha = \arctg \pi \frac{f_{13}}{2f_{52}} \quad (1)$$

式中, f_{13} 、 f_{52} 分别为倾角 13°、52° 的点样方测得的叶片接触频率; 叶方位角是指从北方顺时针转到叶轴在水平面上投影所需的角度(变化区间为 0°~360°), 通常采用鱼眼照相机、电子仪、激光技术及角罗盘法测量, 这 2 个参数用来表示叶片的排列方式。

消光系数(K)。1953 年 Monsi 和 Saeki 首次提出这一概念, 并将群体受光结构、光分布、干物质积累有机统一在一起, 考虑叶倾角对光分布的影响, 通常采用计算公式为:

$$K = -\frac{\ln(\frac{I}{I_0})}{L} \quad (2)$$

式中, I_0 和 I 分别为冠层上和入射到冠层底部的量子辐射强度, L 为叶面积指数。

叶面积指数垂向分布函数。Ross 和 Nilson 引入叶面积垂直分布函数^[8], 具体形式为:

$$L_0 = \int_0^h u(z) dz \quad (3)$$

式中, L_0 为叶面积指数, $u(z)$ 为高度 z 处叶面积密度, h 为群落高度。Nilson 还引入叶片分散性函数及叶片方位, 并将叶片排列方式归为随机型、规则型、密集型 3 类。另外曾引入一些其他参数, 如叶片分布函数、叶层密度、散射系数, 叶片方位、叶片分散性函数, 叶面积垂向密度函数、叶法线排列函数^[2]。对复杂的冠层结构的测量必须是非破坏性的且考虑其季节性动态变化, 基于此提出许多非破坏性且技术含量高的测量方法。冠层结构测量新技术有铁塔、空中过道(Walkway)、便捷飞行器、升降机等, 这些方法对仪器装备和技术人员素质要求很高。

参数间关系。在植物群体叶面积指数一定的情况下, 叶倾角、叶方位角在空间上的合理配置将会增加植物群体的受光面积, 日本学者黑岩澄雄研究认为植物群体叶倾角随群体的叶面积指数的增加而发生变化, 并据叶倾角垂直分布模式划分出 4 种叶群模型^[4]。上层叶面积指数大, 叶片倾角也较大, 即高的叶面积指数与叶的直立性相关; Nilson T. (1968) 研究发现向阳性叶片受光面积大, 非向阳性叶片受光面积相对较小; 植物群体叶倾角和叶方位角的空间配置与群体光截获能力有关, 影响群体受光态势, 在叶面积一定的情况下影响群体受光面积。

2 植物群体光截获研究

我国群体结构与光能利用的研究始于 1959 年, 群体受光模型基本上是对国外模型的应用, 而复合群体受光结构和光截获的研究在 60 年代随种植制度研究而兴起, 是冠层小气候研究开展较早而又重要的领域。70 年代在以多熟为主的种植制度改革的驱动下广为开展, 80 年代中期走向成熟, 90 年代立体种植引起世人广泛重视, 同时将研究工作进一步推向深入^[7]。

植物群体受光结构与光截获。一般说来, 植物的叶面积越大, 群体受光面积也越大, 植物截获的太阳光越多。如上所述, 植物群体叶面积指数大不一定对吸收太阳辐射光能有利, 如群体

的叶面积指数超过临界叶面积指数,叶片将相互重叠、遮蔽,影响有效受光面积,进而影响光截获量;Monsi 和 Saeki 研究认为,在冠层中随深度的增加,光截获量随所遇到的叶片量的增加或多或少地呈指数下降^[3]。实际上光在穿透群体的过程中,因绿叶对入射光谱具有选择吸收、反射和透射的特性,使得光谱成分发生了变化,随入射深度增加,绿/红、红外/红值增大,而光合有效辐射/近红外值减小^[9]。从叶型而言,斜立叶有利于群体中光能的合理分布与利用(叶片斜立,可使单位面积上容纳更多的叶面积;向外反射光少,向下漏光多),叶面积指数较小时,平叶多有利于光截获,平叶或直叶在上差异不大;叶面积大时反之,且直叶在上为好,理想的叶群结构是不断改变其倾角分布而获得最有效叶面积^[10]。

植物群体光截获模型。研究群体受光结构的目的是为确定获取最大生产力的最佳受光结构,为此须据群体受光结构参数与冠层光分布特征建立光截获模型,以便模拟、解释、预测、设计作物群体。1953 年 Monsi 和 Saeki 建立第 1 个光模型以来,针对直射、散射、漫射光一系列光模型被建立,Lemur R. 和 Blad B. 将其分为几何模型和统计模型 2 类。纵观光截获模型的发展大致表现为以下几个方面:均一连续冠层向异质非连续冠层发展。过去几十年几乎所有模型都是基于 1953 年 Monsi 及 Saeki 首次提出的辐射穿透理论^[3],模型建立在同质均一冠层随机分布叶片假设之上,1973 年 Lemur 对模型做了进一步的研究拓展^[11],并引入叶角和太阳高度角,1981 年 Ross 模型更接近真实冠层^[12],假设冠层为相对同质的连续单元体,将穿透理论应用于每一相对独立的单元,模拟对象经历了从全封闭连续均质冠体到开放非连续异质冠体的过程。1972 年 Jackson J. E. 和 Palmer J. W. 推出更为简洁的模式^[13],将连续行作冠层处理为横切面的矩形的树篱,Allen L. H. ^[14]采用非连续函数光截获过程进行数值模拟,不过该过程仅考虑了直接辐射。Fukai S. 和 Loomis R. S. ^[15]及 Cohen S. 和 Fuchs M. (1987)采用类似的几何模拟作了进一步的拓展,在他们的模型中沿行向将冠层划分为若干矩形柱体,这样仅计算 1 行,然而得到的穿透信息远非 1 行;单一群体向混合群体发展。在过去相当长时间里都是针对单一群体建立普适性模型,多是对 Monsi 及 Saeki 经典理论模型的拓展。后来对复合群体光截获模型进行研究,Mc Murtrie 和 Wolf 建立了林草间作光模型,Rimington, Sinoqnet H., Spitters C. J. T. 和 Aters 建立了混作辐射模式^[2,16],Marshall 和 Willey 提供了 1 种半经验花生-谷子间作模式^[2],Acock 和 Two 建立了树-农作物光竞争模式^[2];一维空间向多维空间发展。对冠层内光环境的异质性进行全面充分描述,建立三维模型是相当必要的。文献中光截获模型大都是一维(垂向)或二维的,通常应用于假设水平均质的作物群体,一些对理想化树形或几何形状规则的树建立的三维模型尽管在理论上有意义,但偏离实际冠层结构,普适性不强,后来球状树冠模型及椭球状树冠模型被建立,这可能更接近实际冠层,但其普适性也不强。1990 年 Wang 和 Jarvis 在椭球状树冠模型基础上发展了 MAESTRO 模型,它考虑了生理特征,能够对光合作用、蒸腾作用及辐射截获进行模拟,但模型参数观测困难,很难应用于大面积的样方。近几年考虑不同株型特征的三维模型已成为研究热点。Knyazikhin Y. 等(1997)基于穿透理论模拟小尺度植物冠层三维辐射分布,并详细论述了输入变量(冠层结构、植物与土壤的光学特性、入射辐射)对辐射场的影响,同时与野外实际观测结果进行对比分析,对模型进行检验并给出模型的分辨率及预测精度。De Castro F. 和 Fetcher N. (1998)通过计算机对冠层光截获进行三维模拟,模型将冠层划分为小的立方体分室,每一分室都赋予平均叶倾角及叶面积指数特征,模型计算一束光线穿透任一给定分室未被路径上叶片截获的概率,利用指数衰减

函数,分别计算直射光、散射光穿透量,该模型已被采自人工植物群落的数据所检验,理论值、实测值相关系数达 0.714,并进行了灵敏性检验和参数分析,利用逐步回归分析法找出对模型输出最有影响的变量为叶面积指数、太阳高度角、平均叶角和入射辐射,叶穿透系数并不明显影响光截获量。

3 亟待解决的问题

用系统科学观点,从生态、生理学入手,以计算机和数理方法为手段,以不破坏植株为前提,引入三维表征参数,对作物群体结构进行系统研究;提高试验技术手段,完善数据支持系统,为模型参数的确定及模型的检验提供较多、较细、较高的试验材料;应将品种的生理学特性、遗传特性、穿透植物群体过程中的光质变化及管理措施纳入模型;比较单作群体和混作群体,从不同叶面积垂向结构采光方式的差异^[2],不同品种类型配置导致光截获效果差异,探求多截光、受光态势好的植物群体结构;开展作物群体结构与源库协调性研究,找出源库协调性指标及改善群体结构的途径^[3],增强源库协调能力,达到扩库增源增产的目的;对作物群体质量调控技术进行研究,优化作物根系结构、冠层结构、株型结构及不同功能叶的比例,促进集约栽培的发展;通过对植物群体边际透光效应(侧向光截获模型)、叶面积指数的消长动态研究等,探讨多因子情况下不同冠层结构品种与环境之间的相互关系。

参 考 文 献

- 1 王天铎.植物生理学专题讲座.北京:科学出版社,1987
- 2 黄高宝.作物群体受光结构与作物生产力研究.生态学杂志,1999,18(1):59~65
- 3 [日]门司 正三,左伯 敏郎.植物群体光的因素及其对植物生长的作用.光合作用与作物生产译丛.北京:中国农业出版社,1980
- 4 [日]黑岩 澄雄.叶群的总光合与叶角的关系.光合作用与作物生产译丛.北京:中国农业出版社,1980
- 5 Aubuchon R. R., Thompson P. R., Hinckley T. M. Environmental influences on photosynthesis within the crown of a white oak. *Oecologia (Berl.)*, 1978, 35(2): 295~306
- 6 Hutchison B. A., *et al.* The architecture of a deciduous forest canopy in eastern Tennessee. *J. Ecol.* 1986, 74(3): 635
- 7 Kira T., Shinozaki K., Hozumi K. Structure of forest canopies as related to their primary productivity. *Plant & Cell Physiol.* 1969, 10(1): 129~142
- 8 Myneni R. B., *et al.* Light scattering in plant canopies: the method of successive orders of scattering approximations (SOSA). *Agric. For. Meteorol.*, 1987, 39: 1~12
- 9 Ross J. Radiative transfer in plant communities. *Vegetation and the Atmosphere*. New York: Academic Press, 1975
- 10 Verhagen A. M., *et al.* Plant production in relation to foliage illumination. *Ann. Bot. N. S.*, 1963, 27: 627~640
- 11 Lemeur R. Effects of spatial leaf distribution on penetration and interception of direct radiation in; Slatyer, R. O. (Ed). *Plants response to climatic factors*. UNESCO. Paris, 1973
- 12 Ross J. The radiation regime and architecture of plant stands. Dr. W. Junk publ., The Hague, Boston, 1981. 391
- 13 Jackson J. E., Palmer J. W. Interception of light by model hedgerow orchards in relation to latitude. Time of year and hedgerow configuration and orientation. *J. APPL. Ecol.*, 1972, 9: 341~357
- 14 Allen L. H. Model of light penetration into a wide-row crop. *Agtron. J.*, 1974, 66: 41~47
- 15 Fukai S., Loomis R. S. Leaf display and light environments in row-planted cotton communities. *Agric. Meteorol.*, 1976, 17: 353
- 16 Spitters C. J. T., *et al.* Separating the diffuse and direct components of global radiation and its implication for modeling canopy photosynthesis. *Agric. For Meteorol.*, 1986, 38: 225~237