第六章 叶片能量收支:辐射与温度效应

1 植株能量平衡

1.1 引言

温度是影响植物分布的主要环境因子。事实上,温度影响植物体内的所有代谢过程,从 酶促反应、膜运输到蒸腾和某些化合物的挥发等物理过程均受温度的影响。植物体内特定的 生理代谢所需的活化能存在种间差异,因而,在光合作用、呼吸作用和生物合成上,不同种 植物对温度的反应有所不同。鉴于温度对植物生理生态的重要作用,有必要探讨影响植株温 度的环境因素。虽然植株温度较为接近当地的大气温度,但植株小气候环境的气温和植物器 官的温度均与当地的平均气温有明显的差异。这样,我们只能从植物小气候和植株能量收支 的角度探讨植物的温度特性及其对温度环境的生理反应。

1.2 能量的收入和支出

1.2.1 叶片能量平衡研究的简要回顾

植物的叶片一般均能有效吸收太阳短波辐射。入射太阳辐射中较小的一部分将被反射、 透射或用于其它过程。日光充足条件下,净太阳辐射是叶片能量输入的主要来源。如果叶片 所吸收的辐射能量无法耗散,则叶温将在不到1分钟的时间内迅速升至100℃。由此可见, 叶片能量的耗散机制对它保持适宜的温度以发挥生理功能至关重要。

叶片的热量耗散可经由如图 6-1 所示的几个过程。叶片可以进行长波辐射;同时,叶片 还能吸收来自周围物体和天空的长波辐射。叶片释放和吸收的净长波辐射值(LR_{net})可正 可负。如果叶片与其周围的气温存在差异,则对流热传导将沿着温度梯度发生。具有降低叶 温作用的蒸腾作用(λE,λ为水汽化所需的能量,E为蒸腾作用)是能量平衡的另一主要内 容。此外,植株内生理代谢产生的热能也是能量平衡的一个组成项,但其贡献相对较小,一 般可以忽略。当气温随着太阳辐射的积累而升高时,能量平衡中与降低叶温有关项的作用增 强,直至叶片能量的收支达到平衡。此时,叶片处于温度平衡状态,能量平衡各项的总和为 零:

$SR_{net}+LR_{net}+C+\lambda E+M=0$ (1)

植物所处的环境条件是变动的。能量平衡中任意一项的改变均将对叶温产生影响。为准 确描述叶温的时间变化,需要引入热容这一术语。除了肉质多汁的叶片外,一般叶片热容较 小,且叶温对环境改变的反应在时间尺度上仅为几分钟或更短。



图 6-1 叶片能量平衡各组成项的简图。包括入射的(in)和发射的(em)短波辐射(SR) 和长波辐射(LR),对流热传导(C)和蒸发热损失(λE)。图中仅标出叶片对上方入射短 波辐射的反射(r)、透射(tr)和荧光发射(FL)。A和M分别表示CO₂的同化所消耗的辐 射和其它代谢过程中产生的热量。

1.2.2 太阳短波辐射

太阳辐射是叶片白天能量输入的主要来源。约 98%的太阳辐射(solar radiation, SR)波 长变动于 300nm 和 3000nm 之间,其中紫外辐射的波长最短,量子能量最高,约占太阳总辐 射的 7%,但它对植株具有潜在的危害(参见辐射和温度效应一章 2.2 节)。植物约吸收 97 %的入射紫外辐射(图 6-2)。太阳总辐射能的 50%左右集中在 400nm 和 700nm 之间,这一 波长区间的辐射被称为光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR),可以驱动 光化学反应;大多数植物能吸收 85%的光合有效辐射。相对而言,太阳短波红外辐射的植 物吸收较少。IR_s 依波长的大小可以分为两部分:波长为 700-1200nm 的辐射占 IR_s辐射能主 要部分,但会因为叶片反射和透射而大量损失;波长为 1200-3000nm 的辐射,容易被叶片 内的水分大量吸收。总体而言,约 50%的 IR_s可被叶片吸收。



图 2 (A) 天窗(60Wm⁻²)、太阳直接辐射(840 Wm⁻²)和 25℃稳态下叶片的红外辐射(900 Wm⁻²)波谱。(B) 叶片对辐射的吸收、反射和透射波谱(Gates, 1965)。

叶片可以调节入射短波辐射、反射和透射等太阳辐射吸收量的大小。在高光强和缺水条件下,多种灌木可以通过减小叶片张角的方式来减少中午高温时的入射短波辐射,并能提高 早晨和下午等低气温、低太阳辐射时段的入射短波辐射。在湿度较大的群落内,叶片张角可 以逐渐增大至水平,这样就可以在中午时段获得更多的入射辐射(Ehleringer, 1988)。圆桶 形仙人掌肉茎在美国向南倾斜,而在智利则向北倾斜;冬季向阳面的花分生组织温度可以提 高15-20℃,而背阴面的入射辐射明显降低。植物还可以通过叶片的运动来调节太阳入射辐 射的大小(参见植物水分关系一章 5.4.6 节;Jurik 等, 1990)。这种运动也称为向日性或太 阳跟踪,它可以使叶片与太阳入射辐射保持垂直(即横向日性,藉此在低温或土壤水分充足 的条件下最大限度地获取入射辐射(图 3)。最为典型的是某些极地和高山植物的花器,如 荷莲豆草(dryas octopetala)等,它们在白天通过向日性运动来最大限度获得太阳辐射。而 抛物线形的花器结构也有利于将太阳辐射反射到子房上去。由此可见,其外形和花冠的向日 运动有利于促进胚珠的快速发育,并能吸引授粉者(参见生命周期一章 3.3.5 节;Kjellberg 等, 1982)。



图 6-3 盛夏三种叶片光合有效辐射的日变化:向日性叶片(入射角的余弦值为 1.0);东西向的垂直叶片;水平叶片及避日性叶片(入射角的余弦值为 0.1)。

在高温和缺水环境中,叶片还可以表现出侧向性生长(parheliotropism),即通过改变叶 片的伸展方向使之与太阳辐射方向平行来最低限度减小入射太阳辐射(Kao 和 Forseth 等, 1992)。通过这样的机制,植物可以将吸收的太阳辐射和叶温限定在适当的范围,借以降低 蒸腾和减小光抑制的程度,最大限度地提高 CO₂ 的同化率。此外,叶片萎蔫和卷曲也是水 分胁迫下植物降低入射辐射的有效机制。

太阳入射辐射中的反射项的一般较小(约占 5-10%,图 6-2),它由叶片表面反射和内部 反射两部分构成,前者具有较强的波长依赖性,后者因为色素的吸收作用而表现出波长特异 性(参见光合作用一章 2.1.1 节)。在某些植物中,因蜡质层、短的白色绒毛或盐晶的存在而 具有很强的表面反射。叶片表面反射因季节的变化而改变。在冬季,沙漠中的灌木 Encelia farinosa 新抽出的叶片具有稀疏的绒毛,这样可以吸收 80%的入射辐射,叶温因之较周围气 温略高几度(图 4)。它在雨水稀少的夏季所抽出的新叶则绒毛密生,对入射辐射的吸收减 少至 30-40%,叶温因而低于周围的气温。此时若去除绒毛,叶温将升高 5-10℃(图 4; 另 见光合作用一章图 2)。与拟南芥(Arobidopsis thaliana)相似, Encelia farinosa 叶片绒毛的 季节形成可能是光周期和赤霉素作用的结果(Chien 和 Sussex, 1996)。通过绒毛的形成, Encelia farinosa 在高温的夏季可以具有适宜光合作用的叶温,这对保持叶片 C 平衡具有决定 性的作用(Ehleringer 和 Björkman, 1978)。在夏季,叶片绒毛的降温作用可以提高 C 的获 得和减少 20-25%的水分散失。滨藜(Atriplex hymenelytra)的盐腺分泌物可在叶表面形成白 色的盐层,反射并减弱太阳入射辐射,这样可以将叶温降低至光合作用的适温,提高 CO₂的同化率和水分利用效率(Mooney 等, 1977)。



图 6-4 冬季和夏季 Encelia farinosa 绿色和白色叶片的日变化及光合作用对温度的反应

叶片所吸收的太阳辐射中有一小部分以荧光的形式发散(参见框图 6-4)。为简化起见, 在叶片能量平衡计算中可将 SR_A(用于光合作用的太阳辐射)和 SR_{FL}省略,但这种省略在 光强较弱或光合作用较强的条件下可能产生显著的误差。

与叶片能量平衡有关的太阳辐射项总结如下,并附以晴天日光充足时植物叶片能量平衡 各组成项的代表值(表 6-1)。

SR,短波太阳辐射(300-3000nm); SR_{in},入射辐射(PAR+IR_s); PAR,光合有效辐射(400-700nm); IR_s,短波红外辐射(700-3000nm);

 $SR_{in} = PAR + IR_s$

(2)

SR_r,被反射的太阳辐射; SR_{tr},被透射的太阳辐射; SR_{abs},被吸收的太阳辐射。

$$SR_{abs} = SR_{in} - SR_r - SR_{tr}$$
(3)

SR_A,用于光合作用的太阳辐射;SR_{FL},以荧光形式发射的太阳辐射

$$SR_{net} = SR_{abs} - SR_A - SR_{FL}$$
(4)

1.1 长波辐射

叶片通过长波红外辐射(LR_{em})向外释放热量。一切温度高于绝对零度的物体均向外释放能量。叶片所释放的长波红外辐射与其绝对温度(T)的4次方及辐射率(ε)成正比。比

率常数(σ, 斯蒂芬-波尔兹曼常数)为5.57×10⁻⁸W·m⁻²K⁻⁴:

$$LR_{em} = \varepsilon \sigma T^4$$
(5)

黑体的 ε 是 1。现实中物体的 ε 值变动于 0 和 1 之间。叶片的长波辐射率约为 0.94-0.99, 在数值上等于 1 减去反射率,且受叶片颜色、叶片粗糙度(如绒毛的有无、疏密)等因素制 约。长波红外辐射所散失的热量是叶片能量平衡中的一个主要项,有时它可能为来自周围物 体和天空的大量长波辐射所平衡。叶片的高辐射率决定了它对周围长波辐射的高吸收率。晴 朗天空虽然在气温为-30℃时即可产生有效的辐射,但它对叶片的长波辐射吸收贡献较小; 光照充足时,裸露面积较大的沙地和岩石的温度可超过 70℃,此时植物将受到较强的的地 面长波辐射(Stoutjesdijk和 Barkman, 1987)。叶片吸收的长波辐射(LR_{abs})通常占冠层总 获得能量的一半(参见后文)。晴夜叶片辐射的负平衡将使其温度下降而低于气温,并在叶 表面形成露珠(吐水作用也能在叶表面形成露珠,参见植物水分关系一章 5.2 节)。晴朗天 空下的遮荫处,叶片辐射的负平衡也将使叶温低于气温,这在北半球高纬度地区的背阴面时 有发生。

	冠层							
	晴天			阴天				
辐射组成	上部	中部	下部	上部	中部	下部		
SR _{in}	1000	200	40	200	80	10		
SR _{abs}	600	100	20	100	40	5		
SR _A	7	2	0.4	2	0.8	0.1		
SR _{net}	593	198	19.6	98	39.2	4.9		
LR _{in}	650	750	833	792	800	802		
LR _{abs}	624	720	800	760	768	770		
LR _{em}	859	800	800	770	770	770		
LR _{net}	-235	-80	0	-10	-2	0		
TR _{abs}	1224	820	820	860	808	775		
TR _{net}	358	118	19.6	88	37.2	4.9		

表 6-1 晴天和阴天森林冠层中上部、中部和下部叶片的能量获得情况*

注:^{*} 假定全球入射辐射值为 833 Wm⁻²,周围物体反射 20%,叶片吸收 0.6,晴天冠层上部的光合速率为 8µmolm⁻²s⁻¹,晴天叶片温度 25℃(上部),20℃(中部和下部),阴天叶片温度 17℃。因周围枝叶的反射,叶片的入射辐射值高于全球辐射值。表中缩写词义同正文。

叶片长波辐射平衡的各个分项总结如下,并附以晴天日光充足时植物叶片能量平衡各组成项的代表值(表 6-1)。

LR,短波(陆地)辐射(300-3000nm);LR_{in},入射辐射(PAR+IR_s);LR_r, 被反射的 长波辐射;LR_{abs}被吸收的长波辐射。

$$LR_{abs} = LR_{in} - LR_r \tag{6}$$

IRem,发射的长波辐射。

$$LR_{net} = LR_{abs} - LR_{em}$$
⁽⁷⁾

TR,总辐射。

$$TR_{abs} = SR_{abs} + LR_{abs}$$
(8)

$$TR_{net} = SR_{net} + LR_{net}$$
(9)

叶片经由冠层而获得的辐射量变化较快,并与天空云量的多少密切相关(表 6-1,图 6-5)。因为周围叶片和其它物体的反射,晴天叶片所获得的入射短波辐射量要高于来自太阳的短波辐射,总吸收能量(1224Wm⁻²,)接近太阳常数(1360 Wm⁻²,即大气上界的太阳辐射量)(Nobel,1983)。而那些未能受到阳光直射或受到冠层遮荫的叶片,总吸收能量将急剧降低。晴天叶片所吸收的长波辐射占总吸收能量的一半以上;在阴天或遮荫条件下,叶片还将吸收来自周围物体的长波辐射,此时吸收的长波辐射占总吸收能量的比例要高于晴天。无论晴天阴天,叶片通过冠层所获得的总净辐射仅占总吸收辐射的一小部分,因而,叶片对大部分吸收能量的耗散也必将"全天候"存在。



图 6-5 表 1 所示的晴天(上图)和阴天(下图)条件下长波(LR)、短波(SR)辐射的输入、 输出情况图示。图中入射辐射的垂直剖面用实线表示,阴影部分所示为净辐射。

1.2.2 对流热传导

叶温还进一步受对流热热交换(C)或显热交换的制约。对流热交换量与叶温(T₁)和 气温(T_a)的差值(ΔT)成正比。在叶温高于气温的晴天,对流热交换对叶片能量平衡的 贡献为负值,而它在阴天或遮荫条件下对叶片能量平衡的贡献为正值。对流热交换量的大小 与边界层的热传导率(g_{ah})有关,g_{ah}与CO₂和H₂O扩散导率成正比(图 6-6):

$$C = g_{ah} (T_l - T_a)$$
(10)



图 6-6 大气和叶片之间的热量和气体交换阻力。CO₂ 交换的阻力有 4 个:叶片表皮层阻力 (r_c)、内部阻力 (r_i)、气孔阻力 (r_s)和边界层阻力 (r_a);水分和热交换阻力仅各有 2 个和 1 个。注意导度与阻力呈反比,g=1/r。

边界层是指叶片(或任何表面)周围,在气体(如 CO₂ 和 H₂O)浓度、温度和气流运动 方式上受叶片制约的一层空气(参见光合作用一章 2.2.2 节)。气流通过叶片的过程中,叶片 表面对它的影响逐渐增加;在叶片表面附近它将受到热量和气体扩散的影响,其后还将受到 距叶表较远的对流热交换的影响(图 6-7)。热流在边界层中运动的快慢与边界层厚度(δ) 成反比;反过来,δ 值还受到风速和迎风面叶片大小(d,即叶片在迎风方向上的宽度)及背 风面对流热交换等因素的制约。

$$\delta = 4\sqrt{d/u} \tag{11}$$

从前面的分析中可以得出,面积较小叶片的温度要比面积较大叶片的温度更接近于周围 气温。在此种意义上,复叶和裂叶与面积较小的叶片相近。干热条件下的植物多采用缩小叶 面积的策略,这样既可以避免大量的蒸腾,又能强化对流传导对吸收的长波和短波辐射的耗 散以降低叶温。植物的另一减少边界层厚度的策略是增加叶片通风的有效速度,例如,杨 树种的 P. tremula 和 P. tremuloides,它们的叶柄薄而扁平,这样即使在风速较低时叶片也可 通过飘摆来增加叶表面的有效风速。



图 6-7 平稳气流流经叶片过程的图示。箭头表示气流的相对速度和方向。气流穿过叶片时, 先形成一个稳定的薄层(短直箭头所示),而后形成湍流层。有效的边界层厚度(δ_{bl})是指 上面两个气层厚度的平均值。

但某些植物并不"遵照"上面的规则。例如非洲的多年生沙漠植物百岁叶(Welwitchia mirabilis),虽然它的叶片宽达 0.5-1.0m、长达 1-2m,但它离地叶片的叶温仅较沙漠酷热的 气温略高 4-6℃(Schulze 等,1980)。如图 6-8 所示,较高的叶片反射率(56%)降低了叶 片的短波辐射吸收;而遮荫下低温土壤对叶片的长波辐射也得以明显降低。此外,在夏季它 的叶片蒸腾非常微弱。上述两种降低叶片能量吸收的途径是百岁叶避免叶温过高主要机制。

在低温环境中,边界层厚度的增加将有利于在辐照度较高条件下提高叶温。高山地区某 些匍匐生长的垫状植物可以通过叶片的聚集来增加边界层的厚度。这些植物的叶片距地面较 近,处在高日温、低风速的地面边界层内。叶片的显热损失得以降低,蒸腾作用也将减弱。 因而,这些高山垫状植物群落内的小气候与周围环境明显不同。例如,如果当地的某徒步旅 行者所感受的气温为 10℃,相对湿度为 50%,风速为 4ms⁻¹,那么此时垫状植物群落内的气 温可能为 27℃,相对湿度可能为 99%,而风速则可能为零。已有研究观测了晴空条件下, *Celmisia longifolia* 和毛蕊花(*Verbascum thapsus*) 等莲座状植物群落小气候的上述特点 (Krner,1983; Salisbury 和 Spomer, 1964)。边界层厚度增加所产生的较高叶温将有利于植 物体内的许多生理过程。低温环境下,植物还可以通过叶表绒毛来增加边界层厚度、提高叶 温。高纬度地区的某些植物叶片具有较长的绒毛,如安第斯山脉中的 *Espeletia timotensis*。 这些植物中绒毛的存在虽可以增加叶片对辐射的反射,但程度较小;更为重要的是,较长的 绒毛将大幅度减小边界层气体和热量的传导率,这样就可以在入射辐射较高时提高叶温,使 之高于周围的气温。由此可见,叶片绒毛对叶片能量平衡的作用具有双重性,反射能力较强 的绒毛减少叶片的能量吸收,而无反射能力的绒毛则可以降低边界层的传导率。



图 6-8 纳米比亚沿海沙漠中百岁叶(Welwitschia mirabilis)叶片的主要能量收支项。图中标出了贴地叶片和离地叶片的能量收支情况

1.2.3 蒸发能量交换

水汽蒸发是一个耗能、散热的过程。它对叶片能量平衡的贡献在白天叶片蒸腾时为负值, 而当夜间水汽在叶表凝结时为正值。由气孔导度(g_s)和边界层导度(g_a)构成的叶片水汽 扩散导度(g_w)及叶片和外部空气之间的气压差(e_l-e_a)等因素对叶片的蒸腾速率均有重要 影响(图 6-6)。叶片和外部空气之间的气压差由叶温和空气的绝对湿度决定(参见光合作 用一章 2.3 节)。在数值上,叶片蒸腾散热量(E)等于蒸腾速率和水的汽化潜热(λ, 20℃ 为 2450Jg⁻¹)的乘积:

$$\lambda E = \lambda g_{w} (e_{l} - e_{a})$$
(12)

人们普遍认为,植物通过调节蒸腾速率来控制叶温。但这一观点在实际中缺乏证据支持, 植物体内并不存在这种温度调节机制。仅在高温条件下,通过提高蒸腾速率来降低叶温是有 益的,但也可能给植物带来某些负面影响,如叶片水分的入不敷出以及与叶片水分短缺相伴 的高温胁迫等(参见植物水分关系一章)。当气温低于最适温度时,光合作用时气孔的开放 也可以促进蒸腾而降低叶温,但这种降温作用相当有限。因而,叶片的蒸腾是光合作用中气 孔开放的附带结果,而不是植物主动降低叶温的调节机制,这在某些动物上也有类似的实例。

一般而言,特定辐照度下对流热交换和蒸发热交换的变化趋势相反。但在叶片的能量平

衡中,随着气孔导度和气孔蒸发散热量的降低,叶温将升高;此时,叶片的蒸发散热量因为 叶片内水蒸气浓度的增加而增加,对流热交换也因为叶片和周围空气的温差增大而增强。



图 6-9 安第斯山区海拔 4500m 的高山稀疏草地上巨型莲座状植物 Espeletia timotensis 叶片温度的日变化。在 自然条件下观测不同时间段具有完整绒毛(实心圆)和它相邻的去除部分绒毛(空心圆)叶片的温度。日 出时间为 6:45 a.m. 当全球辐射超过 300Wm 时,完整叶片的温度开始高于绒毛部分去除的叶片;厚达 30mm 的叶片绒毛增加了边界层的厚度和潜热交换及对流热交换的阻力;但绒毛对太阳辐射的吸收较小。在夜间, 叶片和空气之间对流热传导的减弱使完整叶片的温度略低于绒毛部分去除的叶片

1.2.4 代谢热的产生

叶片能量平衡中的代谢项(M)是指生化反应过程产生的热量。多数情况下代谢产热量 较小,在叶片能量平衡计算中常常可以省略。但在某些植物器官内,代谢热在其能量平衡中 的作用非常明显。例如 Acrceae 的肉穗及番荔枝科(Annonaceae)、Nymiphaceae 的花器内可 以借助极强的交替途径(或抗氰呼吸)释放的热量来提高温度(参见呼吸作用一章 2.6.1 节)。

1.3 能量平衡各项对叶温影响的模型-研究热点总结

仅通过实测手段难以准确分析叶片能量平衡各项对叶温的贡献大小。在早些时候,叶温的估算主要依据基于叶片能量平衡各项之间的物理模型,通过模型内参数值的改变来探讨一个参数或几个参数的组合对叶温及能量平衡各项的影响。尽管在这些模型中作了某些简化的 假定,但所得结果仍能较好地反映客观事实。

表 6-2 和图 6-10 所示为上述模型的一个应用实例。本例以湿润的晴昼、晴夜和沙漠中的 晴昼条件下模型参数的实测值为基础,估算了三种气象条件下叶片与周围空气之间的温差 (ΔT)。在图 6-10 中,以迎风面叶片的宽度(d)、气孔导度(g_s)和风速(u)标绘ΔT 和叶 片能量平衡各项。

	晴昼	晴夜	沙漠	阴天
	(d, g _s , u)	(d)	(d)	(g_s)
气温℃	20	10	30	20
土温℃	20	20	60	20
大气上界温度℃	-20	-20	-20	+20
短波辐射(SR _{in}),Wm ⁻²	800	0	800	100
叶片宽度, mm	100	-	-	100
风速, ms ⁻¹	1	1	1	1
相对湿度,%	65	100	30	80
气孔导度, mmolm ⁻² s ⁻¹	400	0	30	-

表 6-2 图 6-10 中计算所用的参数值*

* 括号内的缩写是图 6-10 中的横坐标。



图 6-10 不同气象条件下叶片能量平衡模型的计算结果(模型由荷兰乌得勒支大学 F. Schieving 提供)。在图中以迎风面叶片的宽度(d)、气孔导度(g_s)和风速(u)标绘叶片与周围空气之间的温差(ΔT)、长波辐

射(LR)、短波辐射(SR)、对流热传导(C)和蒸发热交换(λE)。气象条件为:湿度适当的晴昼、晴夜、 阴天,及沙漠中的晴天。模型中的参数值见表 6-2。

计算结果显示,叶片和大气之间的温差随着迎风面叶片宽度的增加而增大,这是叶宽增 加所导致的边界层导度降低,对流热交换(C)减弱的结果。在晴天,净长波辐射和蒸发的 冷却效应对叶片的整体能量平衡至关重要。夜晚,叶片的热量收支为负,叶温低于气温;水 蒸汽的冷凝作用对叶片能量平衡的作用为正值,夜间的蒸发热交换并没有降低叶温的作用。 白天沙漠地表的温度很高,叶片所受的辐射较强,蒸发的冷却效应也因为气孔的关闭而难以 发挥。只有叶片较小的植物才能利用较强的对流热交换来调控叶温,使其处在可以忍受的范 围,这种情况在晴空下的沙漠和温带的沙丘中时有发生。叶温还会因气孔导度增加所强化的 蒸发冷却效应而降低。多云天气条件下,高气孔导度所带来的蒸发冷却效应是抵消较弱的短 波辐射而维持叶温的主要原因。较大的风速可以增强对流的冷却效应进而降低叶温,但奇怪 的是,风速对蒸腾作用几乎没有影响。风速的增加可以增大边界层导度而促进蒸腾;另一方 面,风的降温作用将导致的叶片和周围空气之间气压差的减小,进而减弱蒸腾,这样就抵消 了前面所提的促进作用。此外,低风速对叶温的影响最大。

2 辐射和温度对植物的影响

2.1 引言

在植物能量平衡一章中,我们讨论了能够避免高辐射损伤的一些植物反应。植物不能仅 仅依靠这些机制来应对高辐射。我们将在 2.2 节探讨辐射对植物所造成的负面影响以及植物 避免辐射伤害的其它机制。在 2.3 节中将介绍紫外线对植物的影响,并探讨植物避免或修复 这种伤害的机制,最后将在第 4 部分中阐述高温和低温对植物的影响。

2.2 辐射

2.2.1 强辐射对植物的影响

对遮荫已经具有了良好遗传适应的物种对强辐射的适应能力非常有限。当光系统吸收的 能量超过光化学反应所需的能量时,野生植物就容易受到高辐射的危害(即光损害, photodamage)。驯化的物种具有某种可以避免光损害的保护机制。集光色素复合体吸收的能 量以热量的形式耗散,质子动力推动的类囊体酸化作用将诱导这种机制的产生。能量在含有 叶黄素循环(xanthophyll cycle,参见光合作用一章 3.3.1节)的 PSII 集光系统中耗散。类囊体的强酸化作用能诱导类叶黄素紫黄质和玉米黄质素的酶促转化。过剩的能量还可以转移至 玉米黄质素,以热量的形式散失,所耗散的能量可以通过测定叶绿素荧光加以测量(参见光 合作用一章框图 6-4 及 3.3.1节)。

2.2.2 紫外线的影响

一个多世纪以来,研究中一直较为关注紫外线对植物的影响。人类的活动对平流层中臭 氧层的破坏,更加引起了人们对这一问题的关注。地球大气层的臭氧层可以阻止所有的紫外 线 C (<280nm)和大部分紫外线 B (280-320nm)到达地球表面(图 6-11)。有违大气层中 的光密度存在地区差异,北极海平面(如 Alaska)上的入射紫外辐射量最低,而高海拔和低 纬度地区(如 Andes)的入射紫外辐射则较多。虽然大多数臭氧层位于 15Km 高的平流层中, 但海拔紫外辐射量的影响不如纬度明显。云层也可以大幅度减少太阳紫外辐射。

(1)紫外线引起的危害

植物细胞中的许多复合物可以吸收紫外区间的光子(图 6-12)。紫外线对核酸的破坏作 用最大,以 DNA 对紫外线最为敏感。DNA 吸收紫外线后,嘧啶多聚体(即二聚体, Dimers) 的形成致使 DNA 生物活性丧失。RNA 和蛋白质也能吸收紫外线,但由于 RNA 和蛋白质在 细胞中的浓度比 DNA 高,只有高剂量的紫外线才能对 RNA 和蛋白质造成损伤,导致它们 生物活性的丧失。



图 6-11 距离普通紫外灯 30cm 处的光谱辐射、大气上界的太阳光谱辐射(未经地球大气层弱化作用)、以及 温带地区夏天海平面午时的光谱辐射。图中给出了植物体内一些化合物的吸收光谱。脱落酸(ABA)和核 酸用同一种曲线表示; 吲哚乙酸(IAA)和两种的形式光敏色素(Pr和Pfr)的曲线与蛋白质相同。紫外光 谱(UV)的波长分类标于图下方。紫外线 B 源自波长为 280nm-320nm 的紫外灯。

藻类和细菌对紫外线辐射的敏感性要强于高等植物的叶片,这可能与它们之间在 DNA 保护上存在的差异有关。对于太阳紫外线敏感的高等植物,叶片扩展能力和光合能力均明显 降低(Van de Staaij 等,1993)。叶片扩展能力的降低可能是光合能力下降的结果,但与细胞 分裂也有一定的联系(图 6-12)。紫外线对叶片的这两方面影响将降低植物生长和繁殖能力, 并对植物发育(如顶端优势)、花器官发育、叶面积和叶子脱落产生一定的影响。

(2) 植物对紫外线的保护反应: 修复或抑制

紫外线对植物核酸的损害可以在分子水平上通过嘧啶多聚体的剪切而得到修复。植物核酸修复的另一途径是以其它单链为模板合成非损伤链来替换受损伤的链,这两种途径已得到实验证实。某些水稻(*Oryza sativa*)基因型因缺乏修复损伤 DNA 的能力而对紫外线格外敏感(Hidema 等, 1997)。植物体内所有含 DNA 的细胞和器官中均具有高效的机制来修复紫外损伤(Stapleton 等, 1997)。



图 6-12 紫外线对分离的蔬菜叶绿体内二氯酚-靛酚还原(光抑制)的损伤效应及对微生物 DNA 的损伤,用 直线和指数两种刻度标绘。

植物可以通过叶片倾斜或者表皮的反射或吸收来最大限度减少紫外辐射,前种方式在低 纬度地区的植物中表现特别明显。表皮细胞内的酚类化合物(如黄酮和类黄酮)可以有选择 地吸收紫外线(Stapleton 和 Walbot 等, 1994)。芸苔属植物(如拟南芥)液泡中的类黄酮和 芥子酸酯也能保护紫外线的辐射(Sheahan, 1996)。叶表绒毛中有时也有酚类化合物。有证 据表明植物的紫外调节和适应均通过表皮内酚类化合物的合成(Ormrod等, 1995)。尽管液 泡中也可以积累酚类化合物,但酚类化合物保护植物免受紫外线辐射的最有效位置主要在表 皮细胞的细胞壁上而不在液泡中。常绿植物的表皮一般可以透射约4%的紫外线,大于32um 的紫外线不能透过表皮;而落叶植物的叶片可以透射28%的紫外线,大于75um的紫外线不 能透过表皮(Day, 1993)。草本植物的液泡中含有大量的可吸收紫外线辐射的酚类化合物, 但它们不能保护植物免受紫外线 B 的辐射,紫外线 B 仍然可以穿过表皮细胞壁(图 6-13; Day 等, 1994)。

生物碱也能吸收紫外辐射。物种中生物碱的出现频率和紫外辐射量成负相关,表明生物碱可能也具有保护机制。角质层的蜡质也可以反射紫外线,尽管它对紫外线的反射程度与其 它波长光线相近(Caldwell, 1981)。



图 6-13 (左)草本植物(Smilacina stellata)和针叶植物(Picea pungens)完整叶片中紫外线 B(UV-B)的相对含量和深度之间的函数关系。用光学纤维显微探针进行测量。E,表皮; Meso,叶肉组织; VC,微管柱; SP,叶肉海绵组织。注意到紫外线 B能够到达草本植物叶片的叶肉组织,但它在针叶树叶片的表皮中会

急剧衰减。(右)草本植物(Smilacina stellata)和针叶植物(Picea pungens)叶片除了表皮以外的组织中紫 外线 B 的透射模式。用显微纤维光学传感器在表皮下面,沿着与叶轴平行的方向进行测量。草本植物吸收 紫外线的化合物存在于液泡,紫外线 B 能穿透表皮细胞之间的细胞壁。针叶植物吸收紫外线的化合物位于 细胞壁,紫外线 B 只能透射一小部分

2.3 极端温度的影响

2.3.1 植物如何避免低温下的由自由基危害?

据光合作用一章中的第7节的结论,不同温度下的植物生长潜力变化可以看作是单位叶 面积光合成速率的变化。寒害通常造成光氧化(photooxidation)。光氧化的发生是因为光合 作用的生物物理反应远不及生物化学反应对温度敏感。低温下的叶绿体能继续吸收光,但产 生的能量不能以足够的速度转移到电子接收组分来避免光抑制的发生。某些耐低温植物具有 一种可以避免光抑制的机制,即通过增加叶黄素循环中的组分来抑制自由基(可以快速失去 电子的有毒活性分子)的形成;在氧还原成超氧化物的过程将产生自由基(Jabs等,1996)。 叶黄素循环存在于所有的植物体内,但这并不排除植物具有其它光合系统保护机制的存在, 尤其是在低温较低但辐射较强的高纬度地区。

植物还具有一些机制来避免低温下的自由基危害,特别是在气温较低但辐射很强的条件 下。在高氧胁迫下的野生植物体内会产生大量的自由基。这将诱导某些酶编码基因的表达, 如参与抗氧化剂合成的查耳酮合成酶(Henkow 等,1996)。高山植物体内含有抗坏血酸(维 生素 C)、α-生育酚(维生素 E)和谷光苷肽等抗氧化剂。它们的浓度随着海拔的升高而增 加(图 6-14)。如图 6-14 所示,山地和洼地上生长的植物所受到的日照量大致相近(Körner 和 Diemer, 1987),但高海拔的植物具有较高水平的抗氧化剂,这可能与较低的早晨温度或 与较高的正午辐射有关。抗氧化剂的浓度也表现昼夜差异,中午最高,晚上较低(Wildi和 Luetz, 1996)。

玉米(Zea mays)的低温适应性会随着土壤水势的下降而增强(Irigoyen 等, 1996)。脱落 酸含量在水分和低温胁迫下都将增加(参见生长与分配一章框图 8),表明脱落酸可能参与 了植物的低水势和低温适应。

2.3.2 热激蛋白

当温度急剧升高而接近致死温度时,编码热激蛋白的 mRNA 将会被诱导产生。植物和动物中编码热激蛋白的基因可能具有部分同源性。热激蛋白首次在果蝇(Drosophila)被发现。

面前,热激蛋白的作用还不明确,但它能够增强植物的耐热性。部分热激蛋白只能在高温条件下表达;而其它的热激蛋白只能在某些极端环境中(如干旱)产生。热激蛋白可能参与光合系统的保护和光氧化的抑制。还有一些热激蛋白属于侣伴蛋白(chapernoes),一般存在于植物细胞中,但含量很少。侣伴蛋白参与蛋白质三级结构的排列。与温度的突然增加相似,温度逐渐地增加也能诱导热激蛋白的表达,只不过表达量较小。因此,热激蛋白也很可能参与了植物对渐进热胁迫的适应。



图 6-14 Homogyne alpina(图 a)和 Soldanella Pucilla(图 b)两种植物分别种植在海拔 1000m 和 2000m 的高度时,叶片中各种抗氧化剂的浓度。

2.3.3 异戊二烯的释放也是植物适应高温的一种机制?

越来越多的证据表明,植物(尤其是一些树类和蕨类)可以通过产生低分子的碳水化合物-异戊二烯来迅速调节叶温。在澳大利亚悉尼附近,这些碳水化合物广泛存在于兰山的薄雾中。但在很长一段时间内,科学家仍不清楚异戊二烯大量释放的原因。植物固定碳的15%、最多达50%将在异戊二烯的释放过程中损失。如果这种释放对植物本身没有意义,就应该有足够的进化压力来消除它。研究发现,在高温和水胁迫下,植物异戊二烯的释放量将增加,由此激发了对异戊二烯释放与植物高温适应之间关系的探讨。植物冠层异戊二烯释放能力的变化与叶黄素循环中间产物的变化相似,表明异戊二烯的释放可能与叶黄素循环一样,是植物避免高光照伤害的一种保护机制(Sharkey, 1997)。事实上,适宜的异戊二烯浓度能使叶片的光合系统免受高温伤害(图 6-5)。

在一般情况下,叶片温度变化的速度有多快?晴空下红橡树(Quercus rubra)的叶温有时比气温高出 14℃ 的温度,但它能在几分钟内降低 8℃。异戊二烯的产生可能是一种快速改变膜特性来追踪叶温的有效方法。而对于不易受高温胁迫或叶温没有如此大幅度改变的植物来说,其它较慢和浪费较少的方法可能较为有效。



图 6-5 有(空心圆)异戊二烯产生和无(实心圆)异戊二烯产生条件下,温度对叶片中光 系统 II 荧光发射的影响。高温下的叶片荧光有所增加,表明用于碳还原的能量较少。在异 戊二烯存在时,能对叶片碳同化产生明显影响的温度值将升高。

2.3.4 冷害和耐冷性

在气温为 10-20°C 时,许多热带、亚热带植物将生长缓慢或受到伤害。这种伤害与发生 在 0°C 以下的霜害不同,我们通常称这种伤害为冷害(chilling injury)。植物对低温胁迫的 敏感性在不同器官和不同生育阶段表现不一。例如,棉花(Gossypium herbaceum)和大豆 (Glycine max)的发芽种子和幼苗对低温的敏感性要明显强于成熟植株。水稻和高粱(Sorghum bicolor)对低温的最敏感时期在开花前。低温可以干扰花粉母细胞的形成,造成不育。热带、 亚热带作物发育中的果实也容易受到低温的伤害。

低温对植物的伤害机制因物种和器官不同而不同,可能包括以下的几个因素: 1.膜流动性的改变; 2.膜结合酶活性和相关过程(如线粒体、叶绿体内的电子传递)以及代谢区室化的改变; 3.某些低温敏感酶活性的丧失。

耐冷性可能与膜的特性有关。膜的特性受膜蛋白和膜脂等膜组分的影响。植物的耐冷性与叶绿体膜内磷酯酰甘油分子中高比例的顺式不饱和脂肪酸有密切的联系。将耐冷植物和低

温敏感植物的3磷酸甘油酰基转移酶基因分别转到烟草(Nicotiana tabacum)植株上,发现来 自耐冷植物的基因过量表达能增加烟草植株的耐冷性,而来自低温敏感植物的基因过量表达 反而使烟草植株对低温更加敏感,这一研究表明膜的组成与植物耐冷性之间的密切联系。转 基因烟草植株的低温敏感性与磷酯酰甘油中不饱和脂肪酸的含量呈正向联系,而植株间不饱 和脂肪酸含量的差异是因为不同来源酶对饱和与不饱和脂肪酸的选择性不同(Bartels 和 Nelson, 1994)。

脂肪酸的饱和程度影响膜的流动性。以线粒体为例:低温敏感植物的不饱和脂肪酸和饱 和脂肪酸的比值约为 2,在耐冷植物上,两者的比值约为 4。低温敏感植物的线粒体膜在温 度稍低时即可能"凝固"(solidify),这样就抑制与膜相关的代谢过程,并导致细胞内各种区 室内涵物的渗漏,甚至流出细胞。膜流动性的减弱还将抑制根部的水分吸收(参见生长与分 配一章 5.2.1 节)。

2.3.5 与耐霜性相关的糖类和蛋白

如植物水分一章中第9节所介绍, 霜害仅在气温低于零度时发生, 因冰晶的形成而导致 膜结构和器官的破坏以及细胞脱水。耐寒性与细胞内水溶性糖类(soluble carbohydrates)的 浓度有关(Crowe 等, 1990; Sakai 和 Yoshida, 1968)。这些糖类在植物的超低温保护 (cryoprotection)中发挥着作用(图6; Sakai 和 Larcher, 1987)。当挪威云杉(*Picea abies*)、 美国黑松(*Pinus contorta*)和欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)在-5.5℃下进行低温锻炼时,它们 之间的耐寒性差异主要表现在糖类浓度的差异。挪威云杉通过大量的储藏物质和较低的呼吸 速率保持较高的糖浓度, 但当糖消耗完后, 它的耐寒性就会很快下降(Ögren 等, 1997)。



图 2-16 致使针叶 10%损伤的温度与针叶中可溶性糖的浓度之间的关系。图中所示为整个植株在寒冬

-8.5-5.5℃气温下,叶片糖浓度在16周内的变化情况。

寒胁迫能引起某些基因的表达,面前人们已经分离出许多寒诱导基因。一部分寒诱导基 因广泛存在于植物中,具有保守的结构元件,这些元件可能对基因功能的发挥有重要作用。 但人们还不清楚这些元件在植物低温适应中的作用。低温诱导基因与在胚成熟过程中表达的 编码亲水蛋白的基因是具有同源性。这些基因在冷胁迫、水分胁迫和盐胁迫中也有表达,说 明它们可能参与了植物对渗透胁迫的反应(Bartels 和 Nelson, 1994)。

许多温带植物每年都要经历霜锻炼-霜锻炼去除这个循环过程;植物的耐寒性在冬天达 到最大。草本植物在气温高于霜冻温度时就能进行霜锻炼。黑麦(Secale cereale)和其它的 耐霜性单子叶植物在 5/2°C(日温/夜温)时,就可以在质体中积累特异蛋白,而这些蛋白与病 原菌诱导的致病相关蛋白相似(参见微生物病原体的影响一章第 3 节;Antikainen 和 Griffith, 1997)。在 0°C 以下时,只有少量离子从叶片中渗漏,表明这些蛋白可以大幅度增强植物的 耐霜性。通过实验将这些蛋白从质外体中去除后,植物的耐寒性就会丧失。因此,这些蛋白 的积累与植物的耐寒性密切相关,它们可能对细胞壁的结冰过程具有一定的抑制作用。卷心 菜(Brassicao leracea)在寒适应过程中,会在其叶片上积累一种具有保护类囊体功能的特 异蛋白。在其它物种如菠菜(Spinacia oleracea)中也发现这种蛋白的存在(Sieg 等,1996)。 低温下的植物会还诱导另一类特异蛋白-脂质转移蛋白的出现。脂质转移蛋白还有其它含义, 但实际上它们不可能参与细胞内脂类的转移。需要进一步研究证实质体转移蛋白与植物抗寒 性之间的关系(Kader, 1997)。

2.4 全球变化和未来的作物

植物经常受到有害射线和不利温度的潜在威胁。植物体内存在着某些共同保护机制,如 叶黄素循环对过量辐射的保护。植物还具有避免紫外线辐射和修复紫外伤害的某些机制。不 同植物在避免紫外线辐射的程度上和修复紫外线伤害的能力上存在差异。人类活动对臭氧层 的破坏已导致紫外辐射的增加,植物因而受到了选择压力,需要一定机制来适应紫外辐射。

在高光照和极端温度下,如果光合作用的暗反应不能与高强度的光反应耦合,就会产生 自由基。叶黄素循环可以通过耗散多余的能量来减轻低温和高温的潜在危害。高温下产生的 异戊二烯也能保护叶片免受高温伤害。特异蛋白和糖类能保护植物免受极端温度伤害。对这 些化合物和编码这些化合物的调节基因进行进一步的生态生理学研究将有助于我们培育应 付极端温度的作物品种。在那些极端温度是作物生产力主要限制因素的地区,这些品种将是 较为理想的选择。

3 气体交换和能量平衡: 从叶片水平到冠层水平

3.1 引言

前一章讨论了叶片水平的气体交换和能量平衡,本章将在冠层水平探讨这一问题。在从 叶片水平上升到冠层水平的研究中,需要区分在两种水平内起作用的共同因素和那些可忽略 的或独立的变量。冠层内距离较近的叶片之间可以相互改变辐射、风速和水汽压等环境条件; 因而,冠层水平的植物水分关系就难以通过单个叶片的蒸腾状况进行描述。冠层内上述环境 的改变将使每一叶片的蒸腾量较同一条件下(即整个冠层所处的外部大气环境)单叶的蒸腾 量大大减小。例如,冠层内的辐照度随着叶面积指数的增加而呈指数递减,这样就减少了每 一叶片的能量耗散。同地表附近的风速较小相似,冠层附近的风速也因冠层阻力而明显降低。 风速在冠层内也将呈指数递减,这样冠层内每一叶片的实际边界层导度要低于相同宽度的叶 片在同样性质气流下(即整个冠层外部未减速的气流)的边界层导度。冠层内相邻叶片的蒸 腾和下面湿土的水分蒸发均将导致冠层内水蒸汽浓度的增加,进而减小叶片蒸腾的驱动力, 显著降低气孔导度对叶片蒸腾调节作用(Jarvis和McNaughton, 1986)。

系统模型内变量及变量之间的互作效应可以用数学函数来表述。一个好的系统模型需要 以其低一级系统(或子系统)的物理过程为基础。在探讨冠层的气体交换和能量平衡时,我 们可以将冠层简化为一个大的叶片而加以研究吗?我们是否有必要考察每一叶片的气体交 换和能量平衡或研究冠层内小气候变化和植物生理过程的诸多复杂细节?这些问题将在随 后的章节中加以论述。

3.2 冠层的水分利用

在光合作用一章 2.2 节,我们利用通风较好且环境条件可控的叶室,探讨了一片单叶的蒸腾作用。叶室内的边界层厚度得以最小化,蒸发对叶片内部和周围的环境几乎没有影响。而在冠层内,边界层的水汽含量要高于冠层周围空气中的含量,这样就需要考虑边界层对蒸腾速率的影响。相对气体交换箱而言,冠层内的叶片蒸腾通常受气孔导度和边界层导度的共同制约。边界层对叶片蒸腾具有负反馈调节效果。因而,气孔导度对冠层的水分散失调节作用要小于它对单叶的调节作用(Jarvis 和 McNaughton, 1986)。

叶室内叶片的蒸腾可以用扩散方程较好地描述,但在探讨冠层内叶片的蒸腾作用时需要 考虑扩散和叶片能量平衡的共同影响。Penman (1948)的蒸发模型首次考虑到了蒸发和扩 散这一相伴的过程。通过引入冠层导度这一参数,将该蒸发模型的应用范围扩展到植被蒸发 (Montheith, 1963, 1965)。该模型构建的思路在于假定植物冠层为一个湿润表面,从而可 以简化估算它的蒸发量;因此,也称为它"单层模型"(single-layer)。模型中的"表面"通常称 为"大叶"(big-leaf),对水汽蒸发具有生理学和动力学意义上的阻力(图 6-17)。通过与单叶 相类比,引入了冠层导度这一参数,并假定各个叶片的导度以并联的方式起作用,这样冠层 导度即为各叶片导度的加权(权重为叶面积)之和(Montheith, 1973)。这种处理忽略了植 物冠层的内部结构而将其简化为一单层(即大叶),(Field, 1991)。大叶模型的应用前提是: 不需要详尽了解冠层内小气候的空间变异,不考虑冠层内各叶片对环境反应的差异(图 6-17)。

冠层内部发生的具体过程(如小气候和生理过程的互作等)对气体交换有着重要的影响, 但大叶模型在此方面无法给出令人满意的结果。为此,Cowan(1968,1988)提出了多层模型(multilayer)。多层模型不仅估算了整个冠层的蒸发,还将其分解为土壤蒸发、冠层下部 和上部蒸发,并考虑到了冠层内小气候特征的影响,例如叶片、气温和空气湿度在冠层内的 剖面结构。

单层模型适用于空间尺度比植被本身大的系统,此中植被可以看作是大气下层和土壤上 层的一个活跃的交换层面。单层模型能较好地满足大尺度或中尺度集水区的水文学研究需 要,例如城市取水区的水文学研究。多层模型则适用于探讨冠层内发生的具体过程或在空间 尺度与植被本身相近的系统中应用。多层模型在小气候和植物生理过程的互作研究或小型集 水区的水文学研究中得到了较好的应用(Raupach 和 Finnigan, 1988)。

植物群落内水分的散失有两条途径:叶片的蒸腾和土壤水分的蒸发。在地中海式气候条件下,麦田的土壤蒸发约占作物耗水量的40%(Siddique等,1990)。土壤蒸发的强度与穿过冠层到达地面的辐射量有关,因而受叶面积指数的制约。此外,土壤含水量、土壤导水率和冠层下界的风速等也是影响土壤蒸发的重要因素。含水量高的土壤蒸发也较强。土壤蒸发的深度随着土壤的干化而逐渐降低,加之表面干土层对蒸发的阻碍作用,土壤蒸发强度将逐渐减弱。冠层下面的土壤蒸发量可用小型蒸散器测量。在大部分入射辐射被冠层阻隔条件下, 土壤蒸发仅占植物群落总蒸发量的一小部分。雨水稀少地区干旱土壤的蒸发可以忽略。而稀 疏植被下土壤的蒸发则不能忽略,在探讨群落的水分散失是需要利用双层蒸发模型(即考虑 植物蒸发和土壤蒸发)。



图 6-17 冠层蒸散的单层模型(A)和多层模型(B)简图。模型参数为:温度(T)、气压(V)和阻力(r)。 下标含义为: can,冠层; Atm,大气; sun,受光叶片; Sha,遮荫叶片。阻力包括气孔阻力(s)、边界层 阻力(b)和冠层内的空气阻力(i)。

根据冠层内叶片与周围空气的耦合程度,可将冠层分为两类:粗糙型冠层和光滑型冠层。 森林和生长在复杂地形中的某些植物群落具有粗糙型冠层。流经的气流将受此类冠层复杂的 表面结构影响而产生较强的湍流,导致此类冠层内各个叶片在温度和湿度环境方面的同质 性。因而,单叶模型在粗糙型冠层中可以得到较好的应用。作物群体和草地等光滑型冠层内 叶片和周围大气的耦合度较低。叶片阻力与边界层阻力通过串联方式共同作用,边界层阻力 与各个叶片阻力的合力密切相关,在低风速时更是如此。在此条件下,叶片阻力的变化对冠 层蒸发没有重要的影响。

3.3 冠层 CO2 通量

植物群体内的 CO₂积累涉及植物与大气和植物与土壤之间的两种 C 交换过程(即光合作 用、植物呼吸作用和微生物呼吸作用)。利用第二节的水分利用模型(单层或双层模型)可 以对整个冠层的光合作用进行估算。但有报道发现,冠层呼吸作用的估算难以像光合作用的 估算一样取得较为满意的结果。这是一个很关键的问题,因为冠层的生长不仅仅是光合作用 的结果。呼吸作用是冠层 C 收支的一个主要且易变的组成项(参见呼吸作用一章第1节和 第4节)。呼吸作用依赖于植株的代谢水平和碳水化合物的浓度,而这两方面难以用模型量 化。在植物生理学的研究中,需要在叶片 CO₂ 通量研究的基础上,进一步研究冠层水平的 CO₂ 通量,这在探讨全球问题时尤其重要。

目前已有研究基于单叶水平的气体交换探讨冠层水平的气体交换。某些以单叶气体交换 方程(如大叶处理方法,big-leaf approach)为基础的冠层气体交换模型已得到了应用。这些 模型虽简单易用,但存在重要缺陷,如对冠层内不同叶片所受光照及其光合能力的平均化处 理将产生较大的误差。此外,还可以借鉴"多层"模型。在冠层光合作用的"大叶模型"中, Rubisco 酶活性和单位地表面积的电子转移能力被看作是冠层内单位叶片活性的总和,这样 就过高估计了冠层的光合作用,因而需要引入光合作用对辐射反应的经验系数(参见光合作 用一章3.2.1节)。这些经验系数并不固定,会随着叶面积指数和N含量的变化而改变(De Pury & Farquhar, 1997)。

冠层光合作用的测定可以在较大的叶室或同化箱内进行。前者可以将整个植物或其冠层部分密闭,后者主要利用微气候学方法,通过比较上升和下降气流中水蒸气和 CO₂ 浓度及热量差异来估算光合作用。全缘叶澳洲坚果(*Macadamia integrifolia*)整株的冠层 CO₂ 同化量和总气孔导度的日变化如图 6-18 所示。从中可以发现,CO₂ 净同化量和气孔导度均与光子辐射有密切关系,但这种关系在晴天和阴天表现不同。

冠层结构的异质性将导致冠层内光环境和叶片生理代谢的可变性(参见光合作用一章第3 节);植物的光合作用和呼吸作用能改变冠层的气体组成,产生湿度、温度和 CO₂浓度梯度, 但这种改变的程度要小于辐射和叶片特性的改变程度。多层模型将冠层细分为几层,可以避 免大叶模型的误差。这样,将叶片光合作用模型、透光模型及冠层内的传输过程等综合起来 即可估算每一高度冠层的气体通量,再将它们累加就可以估算出整个冠层光合作用的大小。 在分析冠层内叶片特性的梯度效应时需要应用多层模型。例如,冠层内叶片间 N 含量的分 布与光照的梯度分布较为接近,这样就需要应用多层模型来分析 N 含量分布 (Field,1983; Hirose 和 Werger, 1987; Pons 等, 1989)。在应用中可以简化多层模型,将冠层分解为受光 叶片和遮荫叶片两项并整合。这样就得到了较为精确和简单的单层受光/遮荫模型。



图 6-18(左)单位土地面积上全缘叶澳洲坚果植株 CO₂同化率(A)、气孔导度(g_s)和叶片蒸腾(E)的 日变化。实线所示为辐射(I)、叶片和大气之间的气压差(D)及气温(T)。(右)单位土地面积上全缘叶 澳洲坚果植株 CO₂同化率、气孔导度和光子辐射之间的关系。实心方块和空心方块分别表示阴天和晴天

3.4 冠层水分利用效率

如果冠层内每个叶片的气体交换活动均受冠层特性的制约,那么某一气象条件下冠层的 水分利用效率就不能是单个叶片的简单累加。不知这是否意味着在因素间相互作用的生态背 景下,叶片水分利用效率基因型差异的消失。这种基因型差异在粗糙型冠层中的确存在。但 在光滑型冠层内,如小麦田间,冠层导度的基因型差异并不存在(图 6-19)。叶片水分利用 效率的基因型差异达 24%,而冠层水分利用效率的基因型差异仅为 5%。这主要是因为冠层 边界层阻力的基因型差异较小,并与低水分利用效率品种较大的叶面积有关。较大的叶面积 减小了边界层阻力,因而抵消了气孔导度增大的影响。另外,随着叶面积增加速率的降低, 土壤蒸发得以加强,这样就抵消了气孔导度和蒸腾下降对冠层水分平衡的影响。



图 6-19 两个光合水分利用效率差别明显的小麦(*Triticum aestivum*)品种叶片导度(g_l,单位叶面积 f)和 冠层导度(G_c,单位地表面积)的日变化比较(de Pury, 1995)。图中,实线和虚线分别表示两个品种的 G_c,带有圆圈的实线和虚线则分别表示两个品种的 g_l

与高 WUE 小麦 (*Triticum aestivum*) 基因型相比,低 WUE 基因型的叶面积扩展较快,叶 面积比 (leaf area ratio, LAR) 较大。这将产生两个重要影响:其一,低 WUE 基因型生长 早期的水分蒸腾较多,但后期群体内较低的温度将使空气水汽压较低,WUE 反而得到提高; 其二,如前文所提到的,低 WUE 基因型的水分利用特点是,土壤蒸发得到抑制,叶片蒸腾 占植株耗水量的比重较大 (Condon 等, 1993)。较高的叶面积比和旺盛的早期生长是影响作 物水分利用的主要因子 (Van den Boogaard 等, 1997)。由此,在育种上需要考虑早期的旺 盛生长和高水分利用效率的整合。

3.5 冠层对小气候的影响:一个实例研究

前文已提及,麦田和草地等光滑型冠层内的叶片与大气的耦合度较低。当气孔导度降低 到一定程度时,叶片的热量耗散将以对流交换为主,冠层内的气温因而升高。气温的升高将 导致冠层内涡流的增强,外来的干燥空气进入冠层,从而促进蒸腾。

暴露于天空下的物体表面在夜间的辐射能净损失将为来自上层大气和和下层土壤的热流 所平衡。霜冻的夜晚,晴空下桉属植物(*Eucalyptus*)的叶温要低于气温 1-3℃。在空气动力 学上,冠层的粗糙度较高,因而空气与草地之间的热交换阻力要小于空气与土壤之间的热交 换阻力。草丛中的空气热阻力很高,致使草地上界的气温明显低于裸地上界的气温。这样, 草地上幼苗的叶温将低于干土上幼苗的叶温,而干土上幼苗的叶温又将低于湿土上幼苗的叶 温。桉树叶片(面积较大)中部的温度要较 E. viminalis 叶片(较小)低 0.5-1.5℃。桉树叶 片水平伸展时的温度也将较垂直时低 0.5-1.5℃(Leuning 和 Cremer, 1988)。由此可见,冠 层对小气候的这种改变将对草地上和裸地上生长的植物产生较大的影响。

3.6 高水平目标

当研究从叶片水平上升到整个冠层或群落水平时,呈现在我们面前的是更多的复杂性。 我们可以应用多层模型详细对不同高度冠层内的叶片作以探讨,也可以建立描述整个冠层气 体交换的模型。然而,在估算整个冠层内部发生的过程时,我们很难甚至不可能获得有关每 一叶片的细节。在这种条件下,大叶模型显得特别有用。

在冠层研究中需要注意的是,在叶片水平上表现出较大差异的某些特性(如 WUE)可能 在冠层水平上差异较小或者不存在差别。生态学家在应用模型探讨全球气温和 CO₂ 浓度变 化对植物初级生产力的影响的过程中,越来越发现有必要将研究从叶片水平提升到冠层水 平。在处理时间维时将面临许多困难;温度对初级生产率的短期影响在驯化植物中差异明显。 本文仅列出了生态学家未来所面临的几个主要挑战。