

中国科学院大学研究生教材系列

植被定量遥感 原理与应用

刘良云 著



科学出版社

中国科学院大学研究生教材系列

植被定量遥感原理与应用

刘良云 著

科学出版社

北 京

内 容 简 介

本书是作者在中国科学院大学“植被遥感”研究生课程的讲义和课件基础上撰写,既包括作者长期科研一线工作成果与经验的总结,又包括国内外植被定量遥感的研究现状和发展趋势。本书注重植被定量遥感基本物理概念的阐述,结合作者在植被定量遥感研究方面的认识和心得,力图深入浅出地介绍植被定量遥感基本概念、原理、模型和应用前沿。全书共9章。第1章介绍植被生理生态基础,第2章介绍植被反射率光谱原理与特征,第3章介绍植被光谱辐射传输模型,第4章介绍植被参数定量遥感反演原理、方法 and 应用案例,第5章介绍植被遥感产品尺度效应与真实性检验,第6章介绍植被叶绿素荧光遥感原理与应用,第7章介绍定量遥感的农业应用,第8章介绍时间序列定量遥感的林业应用,第9章介绍陆地植被生态系统的气候变化响应与适应遥感观测。

本书可作为遥感学科的研究生教材,也可作为遥感基础和应用研究专业人员的参考书。

图书在版编目(CIP)数据

植被定量遥感原理与应用 / 刘良云著. — 北京:科学出版社,2014.6

(中国科学院大学研究生教材系列)

ISBN 978-7-03-040841-9

I. ①植… II. ①刘… III. ①遥感技术-应用-植被-监测-研究生-教材
IV. ①Q948.15-39

中国版本图书馆 CIP 数据核字(2014)第 116556 号

责任编辑:朱海燕 苗李莉 彭胜潮 / 责任校对:鲁素

责任印制:赵德静 / 封面设计:铭轩堂

科学出版社出版

北京东黄城根北街16号

邮政编码:100717

<http://www.sciencep.com>

新科印刷有限公司印刷

科学出版社发行 各地新华书店经销

*

2014年6月第 一 版 开本:787×1092 1/16

2014年6月第一次印刷 印张:20 1/4 插页:14

字数:464 000

定价:118.00 元

(如有印装质量问题,我社负责调换)

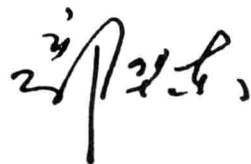
序

全球气候变化正越来越成为包括我国在内的世界各国关注的重大问题。联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)指出,全球气候变暖已经是学术界广泛接受的事实,并将持续变暖。统计数据表明,1850~2006年化石燃料排放 CO_2 的46%留在大气中,54%被陆地和海洋生态系统吸收;这说明地球生态系统有效缓解了温室气体浓度增加。因此,模拟和预测全球变暖对陆地植被生态系统和农业生产的影响,定量评估植被生态系统的气候变化响应幅度与特征,在气候变化背景下具有尤为突出的重要意义。

植被生态系统具有复杂时空演变特点,需要用多种理论和方法开展研究。遥感技术的宏观、动态、快速、准确探测特点,使其在植被生态系统定量观测研究中具有独特优势。近年来,我国的遥感技术取得了长足的进步,在农业、林业、矿产、海洋、测绘、城市、环境各个方面发挥了重要作用。我国于2010年启动了全球变化研究国家重大科学研究计划,遥感技术已成为许多项目不可或缺的技术手段。

刘良云研究员是中国科学院遥感与数字地球研究所年轻的学术带头人,十余年来一直从事植被定量遥感研究工作,取得了一定的创新成果,2013年获得国家自然科学基金委员会首届优秀青年科学基金的资助。作者自2009年在中国科学院研究生院开设“植被遥感”课程,获得了选课同学的好评,被评为“2012~2013中国科学院大学校级优秀课程”,并于2012年入选中国科学院大学“精品数字课程”建设项目。该书是作者团队十余年工作成果的总结,在中国科学院大学4年课件和讲义基础上撰写。作者有丰富的科研工作经历和教学经验,全书注重植被定量遥感基本物理概念的阐述,介绍植被遥感的应用发展与最新成果,涵盖植被定量遥感的基础理论、概念、方法和应用,反映植被定量遥感的最新发展动态,既贴近研究生教学工作,又对科研实践工作具有参考和指导作用。

笔者有机会对该书先睹为快。希望该书能够对读者的学习和研究工作有所帮助,能够对我国定量遥感理论与应用工作有较好的推动作用。我祝愿作者在该领域取得更大进步,并愿青年遥感学者们为我国遥感学科发展和国家建设作出更大的贡献。



中国科学院院士 郭华东

2014年3月26日

前 言

由于人类活动的影响,大气中 CO_2 浓度已由工业革命前的 280ppm^① 增加到如今的近 400ppm。这种以 CO_2 为主温室气体的快速增加导致了全球范围的气候变暖,这势必会影响植物的生理生态特性,从而对植物种群、群落、生态系统乃至整个生物圈产生巨大的影响。植被生态系统作为地球系统能量和物质循环的最主要载体,其生理生态特性的变化也会影响地球系统能量平衡和物质循环,并被证实在缓解大气 CO_2 浓度增加方面发挥了重要作用。

植被生态系统存在高度的时空分异特性,遥感技术是研究全球和区域尺度的植被生态系统功能不可或缺的技术手段。特别是随着定量遥感技术的快速发展,基于遥感的植被生态系统生理生态功能探测的精度越来越高,遥感数据和产品在陆面过程模型模拟、地球辐射收支平衡估算、碳循环计量、农作物长势与产量监测、全球和区域生态功能评价等方面发挥了越来越重要的作用。

本人自 2009 年在中国科学院研究生院开设“植被遥感”研究生课程以来,选修学生连续 3 年超过 100 人,选课学生来自中国科学院地学、植物学科的十余个研究所,反映了植被遥感在当今科研活动中的重要性。令人遗憾的是,本人调研了国内外几乎所有知名大学和研究机构,都没有找到一本特别合适的教材;在过去 4 年的教学过程中,本人调研相关专著和教材,结合自己研究经历,形成了一套植被遥感授课课件,但教材缺乏给同学们的学习带来不便。因此,结合 2012 年启动的中国科学院大学^②“精品数字课程”建设,本人于 2012 年年底申请了“植被遥感”“精品数字课程”,并得到首批资助,在 4 年授课讲义的基础上,经过一年多的努力,完成了“植被遥感”教材的撰稿工作。

本书共分为 9 章。第 1 章介绍植被生理生态基础,第 2 章介绍植被反射率光谱原理与特征,第 3 章介绍植被光谱辐射传输模型原理与模拟软件系统,第 4 章介绍植被参数定量遥感反演原理、方法和应用案例,第 5 章介绍植被遥感产品尺度效应与真实性检验,第 6 章介绍植被叶绿素荧光遥感原理与应用,第 7 章介绍定量遥感的农业应用,第 8 章介绍时间序列定量遥感的林业应用,第 9 章介绍陆地植被生态系统的气候变化响应与适应遥感观测。

本书内容包含本人在北京市农林科学院期间(2003~2007 年)农业遥感研究团队和中国科学院遥感与数字地球研究所(2008 年至今)植被遥感团队的研究成果,感谢赵春江、王纪华、黄文江、宋晓宇、李存军、李伟国、焦全军、彭代亮等同事和张永江、王之杰、鲍艳松、景娟娟、黄木易、赵晶晶、胡勇、程占慧、关琳琳、刘玲玲、孙晨曦、李振旺、唐欢、张苏、张健等博士、硕士研究生的贡献。在撰稿和修改过程中,得到了牛铮、柳钦火、王鹏新、阎

① 1ppm 指每立方米的大气中含有 CO_2 的体积数(cm^3),即 $1\text{ppm}=1\text{cm}^3/\text{m}^3=10^{-6}$

② 中国科学院研究生院于 2012 年更名为中国科学院大学。——编者

广建、肖青、刘强、庞勇、张丽等同行的指导和修改;在组稿和校对过程中,胡姣婵、唐凤莉、张路、刘新杰、王志慧等研究生给予了重要帮助;本人在此表示感谢。

本书获得国家自然科学基金项目(41222008)、国家 973 计划项目(2010CB951701)、中国科学院遥感与数字地球研究所培育方向项目的资助。同时,中国科学院大学“精品数字课程”和研究生教材出版基金对本书的出版提供部分资助。

由于本人水平和精力所限,书中不足之处在所难免,恳请读者不吝指教。

刘良云

2014 年 3 月

目 录

序

前言

第 1 章 植被生理生态基础	1
1.1 植被遥感研究的重要意义	1
1.2 植物生理学基础	2
1.3 光与植物的相互作用	10
1.4 植被生态学基础	14
参考文献	21
第 2 章 植被反射率光谱原理与特征	23
2.1 反射率	23
2.2 遥感表观反射率	25
2.3 地物反射率波谱数据测量原理和处理方法	28
2.4 植被反射光谱特征及其形成机制	31
2.5 植被指数	35
2.6 植被高光谱特征提取	40
参考文献	45
第 3 章 植被遥感物理模型	48
3.1 PROSPECT 叶片光学模型	48
3.2 其他叶片光学特性模型	51
3.3 冠层光谱辐射传输模型	54
3.4 几何光学模型	61
3.5 计算机模拟模型	64
参考文献	67
第 4 章 植被参数定量遥感反演	71
4.1 植被参数遥感反演基础	71
4.2 植被参数的物理模型反演原理与案例	82
4.3 植被含水量的半经验性遥感反演	89
4.4 基于能量平衡的 FPAR 半经验遥感反演模型	93
4.5 典型植被生化组分的统计遥感反演模型与方法	98
参考文献	105
第 5 章 遥感产品尺度效应与真实性检验	107
5.1 遥感产品真实性检验方法基础	107
5.2 尺度效应原理与定量分析方法	109

5.3	MODIS LAI 遥感产品真实性检验指标与流程	117
5.4	内蒙古锡林浩特草原研究区 MODIS LAI 产品检验	122
5.5	西藏那曲草原研究区 MODIS LAI 产品检验	128
	参考文献	134
第 6 章	植被叶绿素荧光遥感原理与应用	136
6.1	植被叶绿素荧光光谱特征	136
6.2	叶片尺度叶绿素荧光探测原理与方法	138
6.3	冠层叶绿素荧光探测原理与方法	143
6.4	卫星平台的叶绿素荧光遥感反演	150
6.5	植被光合作用遥感探测原理与应用	157
6.6	C3 植物、C4 植物荧光遥感分类	165
6.7	小麦条锈病的荧光遥感探测	174
	参考文献	178
第 7 章	定量遥感的农业应用	183
7.1	农业定量遥感的需求与流程	183
7.2	农作物长势监测与营养诊断	186
7.3	农作物产量遥感监测	190
7.4	农作物品质遥感监测预报原理和方法	201
7.5	农业灾害遥感	208
	参考文献	229
第 8 章	时间序列定量遥感的林业应用	231
8.1	Landsat 时间序列遥感数据量化处理模型与方法	231
8.2	榆林地区森林覆盖的时间序列定量遥感监测	234
8.3	榆林地区森林生物量的时间序列定量遥感监测	245
8.4	北京市门头沟区植被覆盖动态监测与评估	251
	参考文献	259
第 9 章	陆地植被生态系统的气候变化响应与适应遥感观测	263
9.1	植被气候变化响应与适应观测研究进展	263
9.2	植被物候的遥感观测与验证研究	269
9.3	全球植被物候的气候变化响应研究	279
9.4	全球 FPAR 遥感监测与气候变化响应	288
9.5	锡林浩特 C3 植物、C4 植物遥感监测与气候变化响应	293
	参考文献	308

第1章 植被生理生态基础

1.1 植被遥感研究的重要意义

植被生态系统是地球辐射收支平衡和碳循环的核心研究内容。

图 1-1 所示为地表能量平衡示意图。式(1-1)为地表能量平衡方程。在能量平衡各环节中,植被生态系统的作用主要表现在两个方面:一是冠层反照率是地球系统辐射强迫的直接驱动要素,植被覆盖的季节和年际变化影响地表能量平衡;二是植被蒸散(ET)作用以潜热的方式降低地表温度。由于植被反照率低于裸露土壤,仅仅从反照率(albedo)的贡献来看,植被覆盖的减少会增大地表反射能量,从而起到地表降温的功能。若考虑反照率和 ET 的综合贡献,从辐射强迫角度来看,低纬度区域,由于 ET 作用的潜热贡献大,植被减少会导致地球系统升温;高纬度区域,由于 ET 作用较小,植被减少、反照率增加导致的辐射强迫变化大于 ET 减小的增温效果,从而会降低地球系统温度。

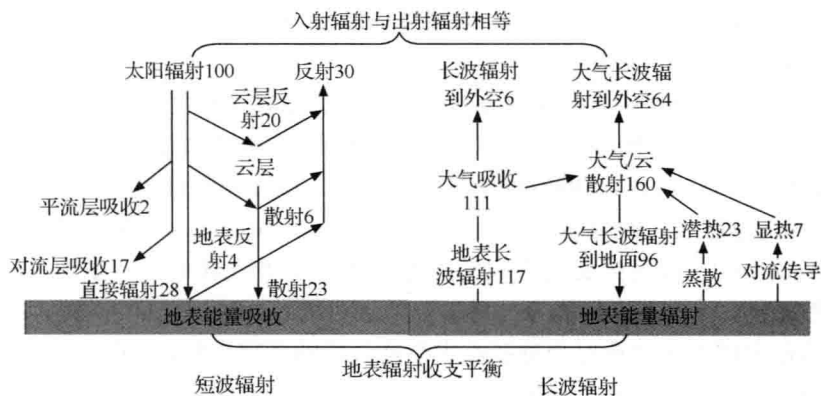


图 1-1 地球系统能量平衡示意图

$$R_n = \lambda E + H + G + \text{Photosynthesis} \tag{1-1}$$

式中, R_n 为净辐射; λE 为潜热; H 为显热; G 为土壤热通量; 式中最后一项为光合作用。

植被生态系统是地球系统物质循环的最主要载体。植被光合作用完成了自然界规模巨大的物质转变,把无机物转化为有机物。图 1-2 所示为地球系统碳循环示意图。全球碳循环发生于大气、海洋和陆地之间。大气圈的碳储量约为 750GtC;陆地圈中碳储量约为 1 750GtC,其中,植被碳储量约为 550GtC,土壤碳储量约为 1 200GtC;海洋圈中分三部分:生物群的碳储量约为 3GtC;溶解态有机碳约为 1 000GtC;溶解态无机碳约为 3 400GtC(Berrien and Braswell, 1994)。由于气候波动、养分动态以及周期性自然干扰的影响,特定区域的生态系统会出现碳源和碳汇之间的不平衡,即表现为生态系统的净吸收和净排放。人们假设化石燃料燃烧排放的碳和土地利用变化导致的碳净排放,除了被陆

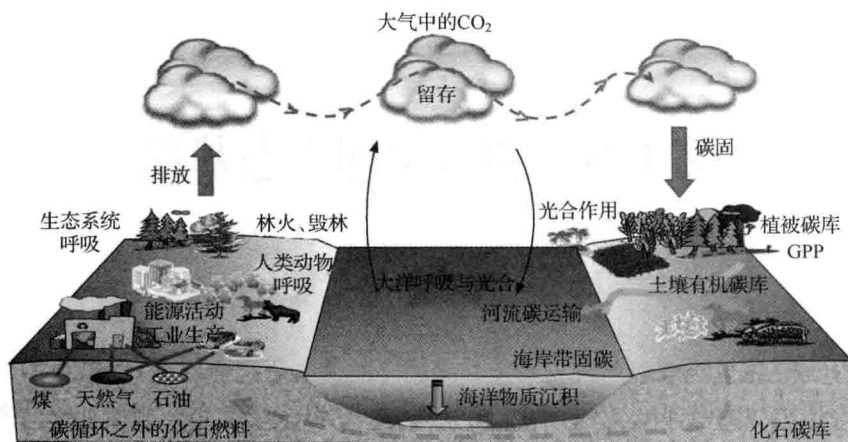


图 1-2 地球系统碳循环示意图

GPP 为总初级生产力

地和海洋生态系统吸收的部分外,其他部分都排放到大气中,形成大气碳库的净增加值,如果生态系统与大气之间达到平衡,则表现为一种源汇平衡状态。Marland 等(1989)研究发现,全球每年化石燃料燃烧排放的碳和土地利用变化导致的碳净排放之和,比每年大气碳库的净增加值和海洋以及陆地吸收的碳之和,即有一部分碳在大气中“失踪”,形成“碳失汇”。Houghton 等(1990)研究全球碳循环发现,1980~1989 年的 10 年间,平均每年的碳失汇高达 $1.6 \pm 1.4 \text{ GtC}$ 。

植被生态系统碳循环研究的不确定性是碳失汇的重要因素之一。目前碳失汇的成因假说还没有定论,广泛流传的有以下几种:第一种是最热的假说,是 CO_2 施肥效应说(Bazzaz and Fajer, 1992);第二种假说是氮沉降增加了海洋和陆地生物圈碳吸收量,并被认为是至少作为部分碳失汇的可能去处(Schindler and Bayley, 1993);第三种假说是 Dai 和 Fung (1993)提出的过去气候变化引起的陆地生物圈净吸收碳增加。虽然 IPCC 报告认为 CO_2 施肥是导致潜在碳失汇能力的最主要原因(IPCC, 1994),但争议较大。然而公认的事实是,这部分碳失汇数量对全球碳收支平衡的影响不容小觑,如果不知道导致碳失汇产生的原因机制,那么对未来全球碳循环的预测将存在极大的不确定性。

统计数据表明,1850~2006 年,化石燃料排放 CO_2 的 46% 留在大气中,54% 被陆地和海洋生态系统吸收。这说明地球生态系统有效缓解了温室气体浓度的增加。因此,模拟和预测全球变暖对陆地植被生态系统和农业生产的影响,定量评估植被生态系统的气候变化响应幅度与特征,在气候变化背景下具有尤为突出的现实意义。

1.2 植物生理学基础

1.2.1 植物生命特征

区别动植物的本质特征是有无细胞壁。在显微镜下观察动植物细胞会发现,植物细胞都有一层又厚又硬的细胞壁(图 1-3),而动物细胞只有细胞膜,却没有细胞壁。

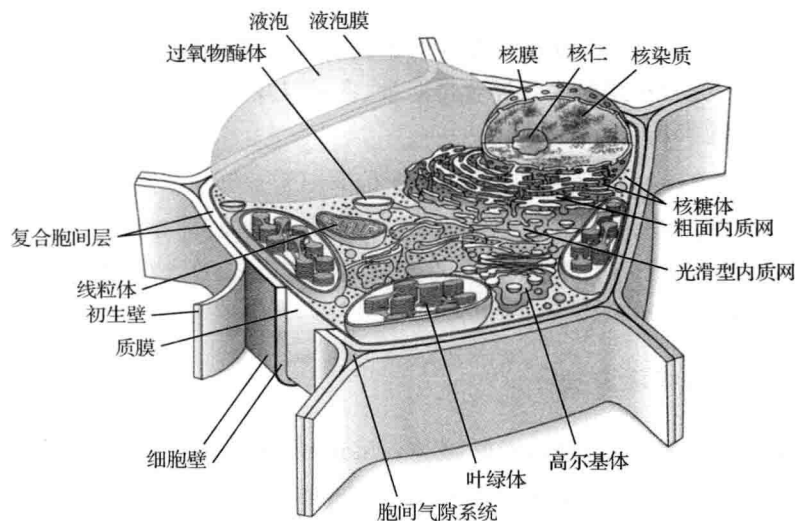


图 1-3 植物细胞结构 (Taiz and Zeiger, 2002)

植物的生命特征如下：

- (1) 地球上的初级生产者,绿色植物是太阳能捕捉器,将光能转换为化学能,存储在碳水化合物的化学键中。
- (2) 植物不能自主移动,但进化了同化碳、氮、矿物质等物质,并进行生长的能力。
- (3) 陆生植物在向光生长时,在结构上得到了增强来支撑其重量,抵抗重力。
- (4) 陆生植物蒸腾作用连续失水,进化了防脱水机制。
- (5) 植物具备将土壤中水分和矿物质运输到光合作用和生长所需要部位的机制,以及将光合作用产物转移到非光合作用器官和组织的机制。
- (6) 植物具有主动和被动的环境响应和适应机制。

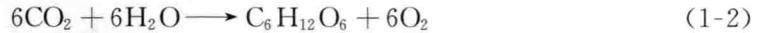
1.2.2 植物光合作用

光合作用是植物的重要生命特征,但不是动植物的本质区别特征。海蛤蜊可能是“生命之树”中动植物界的交叉点。海蛤蜊的细胞能够从藻类获取叶绿素,进行光合作用,从而为其所有生命活动提供足够的能量,包括繁殖。迄今为止,科学家在海蛤蜊基因组里发现了大约十多种藻类基因,这些基因使这种生物在叶绿素合成通道和碳固定循环中具有集光蛋白质和酶类的功能。

1. 光合作用方程

光合作用(photosynthesis)通常是指绿色植物吸收光能,将二氧化碳和水合成有机物,同时释放氧气的过程。地球上一年中通过光合作用约吸收 2.0×10^{11} t 碳素($6.400 \text{ t} \cdot \text{s}^{-1}$),合成 5×10^{11} t 有机物,同时将 3.2×10^{21} J 的日光能转化为化学能,并释放出 5.35×10^{11} t 氧气(曾广文和蒋德安,2000)。光合作用是地球上规模最大地把太阳能转变为可储存的化学能的过程,也是规模最大地将无机物合成有机物和从水中释放氧气的过程。有了光

合作用,需氧生物才得以进化和发展。由于光合作用中氧气的释放和积累而逐渐形成了大气表面的臭氧(O_3)层, O_3 能吸收阳光中对生物有害的紫外辐射,使生物可从水中到陆地上生活和繁衍。光合作用是生物界获得能量、食物以及氧气的根本途径,所以光合作用被称为“地球上最重要的化学反应”:



从式(1-2)中可以看出,光合作用本质上是一个氧化-还原过程。其中, CO_2 是氧化剂, CO_2 中的碳是氧化态的,而 $C_6H_{12}O_6$ 中的碳是相对还原态的, CO_2 被还原到糖的水平。 H_2O 是还原剂,作为 CO_2 还原的氢的供体。

2. 光合色素的吸收光谱

叶片是光合作用的主要器官,而叶绿体(chloroplast)是光合作用最重要的细胞器。用分光光度计能精确测定光合色素的吸收光谱(absorption spectrum)(图 1-4)。叶绿素最强的吸收区有两处:波长 $640 \sim 660\text{nm}$ 的红光部分和 $430 \sim 450\text{nm}$ 的蓝紫光部分。叶绿素对橙光、黄光吸收较少,尤其对绿光的吸收最少,所以叶绿素的溶液呈绿色,以叶绿素为主导色素的植物叶片呈绿色。

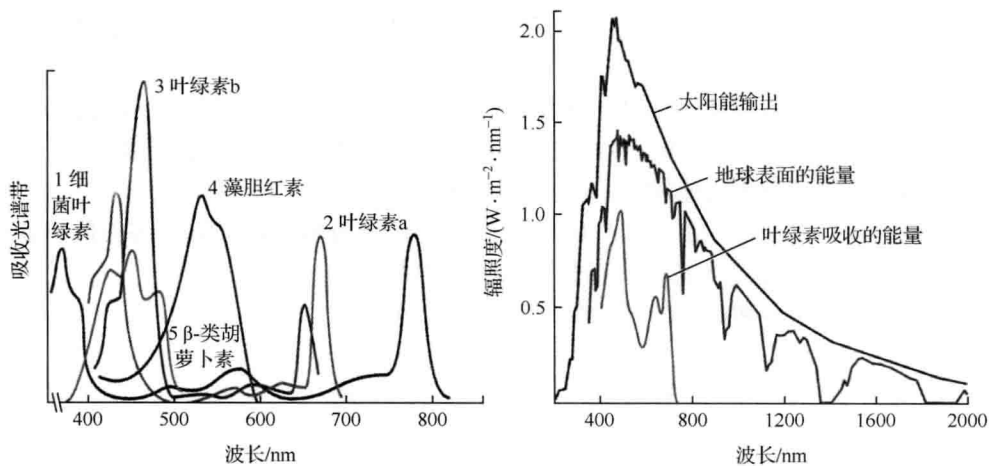


图 1-4 光合色素的吸收光谱曲线与太阳辐射(Avers,1985; Taiz and Zeiger,2002)

叶绿素 a 和叶绿素 b 的吸收光谱很相似,但也略有不同。叶绿素 a 在红光区的吸收峰比叶绿素 b 的高,而蓝光区的吸收峰则比叶绿素 b 的低。也就是说,叶绿素 b 吸收短波蓝紫光的能力比叶绿素 a 强。

一般阳生植物叶片的叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值约为 $3:1$,而阴生植物的叶绿素 a 与叶绿素 b 的比值约为 $2.3:1$ 。叶绿素 b 含量的相对提高就有可能更有效地利用漫射光中较多的蓝紫光,所以叶绿素 b 有“阴生叶绿素”之称。

类胡萝卜素的吸收带在 $400 \sim 500\text{nm}$ 的蓝紫光区,基本不吸收红、橙、黄光,从而呈现橙黄色或黄色。

藻蓝蛋白的吸收光谱最大值是在橙红光部分,而藻红蛋白的吸收光谱最大值则是在绿光部分。

植物体内不同光合色素对光波的选择吸收是植物在长期进化中形成的对生态环境的适应,这使植物可利用各种不同波长的光进行光合作用。

3. 光合作用碳同化途径及 C₃ 植物、C₄ 植物特性与差异

植物利用光反应中形成的乳醛还原酶(NADPH)和三磷酸腺苷(adenosine triphosphate, ATP)将 CO₂ 转化成稳定的碳水化合物过程,称为 CO₂ 同化(CO₂ assimilation)或碳同化。根据碳同化过程中最初产物所含碳原子的数目以及碳代谢的特点,碳同化途径可分为三类:C₃ 途径(C₃ pathway)、C₄ 途径(C₄ pathway)和景天科酸代谢(crassulacean acid metabolism, CAM)途径。

糖和淀粉等碳水化合物是光合作用的产物。卡尔文等探明了光合作用中从 CO₂ 到蔗糖的一系列反应步骤,推导出一个光合碳同化的循环途径,这条途径称为卡尔文循环或卡尔文-本森循环。由于这条途径中 CO₂ 固定后形成的最初产物 PGA 为三碳化合物,所以也称为 C₃ 途径或 C₃ 光合碳还原循环(C₃ photosynthetic carbon reduction cycle, C₃ PCR 循环),并把只具有 C₃ 途径的植物称为 C₃ 植物(C₃ plant)。凭此项研究,卡尔文获得了 1961 年诺贝尔化学奖。

自 20 世纪 50 年代卡尔文等阐明 C₃ 途径以来,科学界曾认为光合碳代谢途径已经搞清楚了,不管是藻类还是高等植物,其 CO₂ 固定与还原都是按 C₃ 途径进行的。即使在 1954 年,哈奇(Hatch)等用甘蔗叶实验,发现甘蔗叶片中有与 C₃ 途径不同的光合最初产物,也未受到应有的重视。直到 1965 年,美国夏威夷甘蔗栽培研究所的科思谢克(Kortschak)等报道,甘蔗叶中¹⁴C 标记物首先出现于 C₄ 二羧酸,以后才出现在 PGA 和其他 C₃ 途径中间产物上,而且玉米、甘蔗有很高的光合速率,这时才引起人们广泛的注意。澳大利亚的哈奇和斯莱克(Slack)于 1966~1970 年重复上述实验,进一步地追踪¹⁴C 去向,探明了¹⁴C 固定产物的分配以及参与反应的各种酶类,于 20 世纪 70 年代初提出了 C₄-双羧酸途径(C₄-dicarboxylic acid pathway),简称 C₄ 途径,也称为 C₄ 光合碳同化循环(C₄ photosynthetic carbon assimilation cycle, PCA 循环),或 Hatch-Slack 途径。至今已知道,被子植物中有 20 多个科约近 2000 种植物按 C₄ 途径固定 CO₂,这些植物称为 C₄ 植物(C₄ plant) (Taiz and Zeiger, 2002)。

与 C₃ 植物相比, C₄ 植物的栅栏组织与海绵组织分化不明显,叶片两侧颜色差异小。C₃ 植物的光合细胞主要是叶片细胞(mesophyll cell, MC),而 C₄ 植物的光合细胞有两类:叶片细胞和维管束鞘细胞(bundle sheath cell, BSC)。C₄ 植物维管束分布密集,间距小(通常每个 MC 与 BSC 邻接或仅间隔 1 个细胞),每条维管束都被发育良好的大型 BSC 包围,外面又密接 1~2 层叶片细胞,这种呈同心圆排列的 BSC 与周围的叶片细胞层称为“花环”(kranz 德语)结构。C₄ 植物的 BSC 中含有大而多的叶绿体,线粒体和其他细胞器也较丰富。BSC 与相邻叶片细胞间的壁较厚,壁中纹孔多,胞间连丝丰富。这些结构特点有利于 MC 与 BSC 间的物质交换,以及光合产物向维管束的就近转运。

C₄ 植物起源于热带,在强光、高温及干燥的气候条件下, C₄ 植物的光合速率要远大于 C₃ 植物。气候干燥时,叶片气孔的开度变小,进入叶肉的 CO₂ 也随之减少,这就限制了 rubisco 的羧化活性;气温高时, CO₂ 和 O₂ 在水中的溶解度虽均降低,但 CO₂ 溶解度降

低得更迅速,这样细胞液中 CO_2/O_2 的比值也降低,从而使得 rubisco 的加氧活性升高,羧化活性下降。在这些情况下, C_3 植物的光呼吸增强。 C_4 植物由于有“ CO_2 泵”浓缩 CO_2 的机制,使得 BSC 中有高浓度的 CO_2 ,从而促进 rubisco 的羧化反应,降低了光呼吸,且光呼吸释放的 CO_2 又易被再固定;加之高光强又可推动电子传递与光合磷酸化,产生更多的同化力,以满足 C_4 植物 PCA 循环对 ATP 的额外需求;另外,鞘细胞中的光合产物可就近运入维管束,从而避免光合产物累积对光合作用可能产生的抑制作用。这些都使 C_4 植物具有较高的光合速率。但是 C_4 植物同化 CO_2 消耗的能量比 C_3 植物多,故在光强及温度较低的情况下,其光合效率还低于 C_3 植物。只是在高温、强光、干旱和低 CO_2 条件下, C_4 植物才显示出高的光合效率来。可见 C_4 途径是植物光合碳同化对热带环境的一种适应方式。

图 1-5 和图 1-6 所示为 C_3 植物、 C_4 植物在不同温度和 CO_2 浓度条件下的生长特性,结果表明,随 CO_2 浓度的增加 C_3 植物光合速率线性增加, C_4 植物的变化不大,全球 CO_2 浓度升高有利于 C_3 植被生长。但是, C_4 植物在全球变暖的高温情景下,不会受到抑制,而 C_3 植物光合速率随温度升高而降低。因此,全球变化背景下, C_3 植物、 C_4 植物的气候变化响应研究具有重大的科学意义,也是全球变化研究的热点。图 1-7 所示为 C_3 植物、 C_4 植物在不同纬度以及不同气候变化情景下的优势比较,结果表明, C_3 、 C_4 草地的气候变化响应与区域的温度、光照和水分有关,对气候变化的响应存在较大的区域差异。

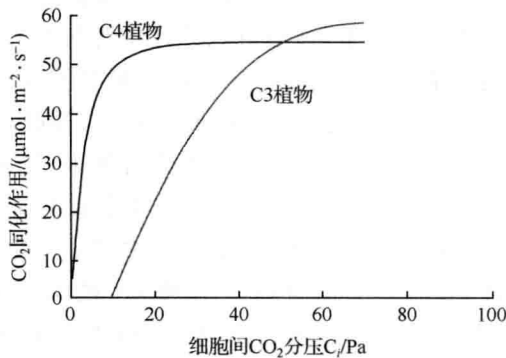


图 1-5 C_3 、 C_4 植物光合速率对环境 CO_2 浓度的响应曲线 (Berry and Downton, 1982)

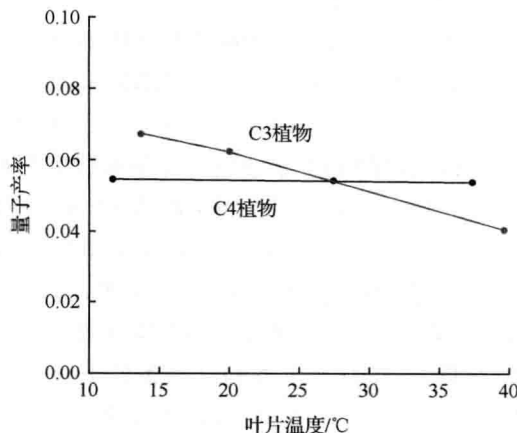


图 1-6 C_3 植物、 C_4 植物在不同温度下的量子效率 (Ehleringer and Bjorkman, 1977)

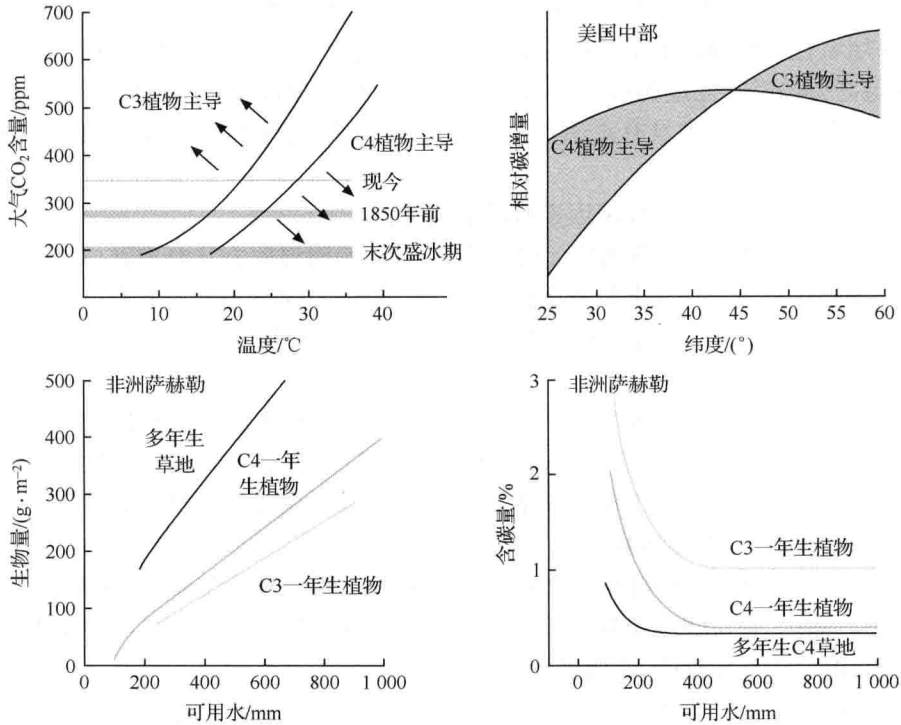


图 1-7 C₃ 植物和 C₄ 植物在不同区域以及不同气候变化情景下的优势比较(Penning and Djiteye, 1982)

1.2.3 植物呼吸作用

呼吸作用(respiration)是指生活细胞内的有机物在酶的参与下,逐步氧化分解并释放能量的过程。呼吸作用的产物因呼吸类型的不同而有差异。依据呼吸过程中是否有氧的参与,可将呼吸作用分为有氧呼吸(aerobic respiration)和无氧呼吸(anaerobic respiration)两大类。呼吸作用对植物生命活动具有十分重要的意义,主要表现在以下三个方面。

(1) 为植物生命活动提供能量。除绿色细胞可直接利用光能进行光合作用外,其他生命活动所需的能量都依赖于呼吸作用。呼吸作用将有机物质生物氧化,使其中的化学能以 ATP 形式储存起来。当 ATP 在 ATP 酶作用下分解时,再把储存的能量释放出来,以不断满足植物体内各种生理过程对能量的需要,未被利用的能量就转变为热能而散失掉。呼吸放热,可提高植物体温,有利于种子萌发、幼苗生长、开花传粉、受精等。另外,呼吸作用还为植物体内有机物质的生物合成提供还原力(如 NADPH、NADH)。

(2) 中间产物是合成植物体内重要有机物质的原料。呼吸作用在分解有机物质过程中产生许多中间产物,其中有一些中间产物化学性质十分活跃,如丙酮酸、 α -酮戊二酸、苹果酸等,它们是进一步合成植物体内新的有机物的物质基础。当呼吸作用发生改变时,中间产物的数量和种类也随之而改变,从而影响其他物质代谢过程。呼吸作用在植物体内的碳、氮和脂肪等代谢活动中起着枢纽作用。

(3) 在植物抗病免疫方面有重要作用。在植物和病原微生物的相互作用中,植物依靠呼吸作用氧化分解病原微生物所分泌的毒素,以消除其毒害。植物受伤或受到病菌感染时,通过旺盛的呼吸促进伤口愈合,加速木质化或栓质化,以减少病菌的侵染。此外,呼吸作用的加强还可以促进具有杀菌作用的绿原酸、咖啡酸等的合成,以增强植物的免疫能力。

影响呼吸速率最显著的环境因素有以下四种:

(1) 温度。呼吸中有一系列酶促化学反应,其速率随温度上升而增高,一般温度系数 $Q_{10} \approx 2$ (即温度上升 10°C ,速率为原值的 2 倍)。但呼吸速率随温度上升有一定限度,温度超过 40°C 后,呼吸作用下降。低温下呼吸微弱。为了延长水果和蔬菜的供应时间,常将它们在低温下冷藏。

(2) 大气成分。提高 CO_2 浓度,可抑制呼吸作用。降低 O_2 分压也可减缓呼吸。种皮透气性不良的种子不能萌发,常常就是因为种子内部 O_2 不足或 CO_2 累积过多、呼吸受抑制所致。在通气不良的土壤下层的根系也常常由于 O_2 浓度过低而呼吸受抑制,从而减弱根对养分的吸收能力,影响植物的生长。

(3) 水分。呼吸速率与组织的含水量关系密切。种子成熟失水时,呼吸速率逐渐降低,直至难以测出,种子吸水萌发时呼吸速率迅速上升。茎叶轻微失水对呼吸无大影响,在接近萎蔫时由于水解加强,呼吸速率上升。

(4) 光照。非光合器官在光下和暗中都进行呼吸,光合器官的呼吸则受光的影响。在光下,光合器官除进行特有的、与光合作用紧密联系的光呼吸以外,一般呼吸是否以与在暗中相同的速率进行,不同的研究者得到的结果不同。

1.2.4 植物蒸腾作用

植物一方面从周围环境中吸收水分,以保证生命活动的需要;另一方面又不断地向环境散失水分,以维持体内外的水分循环、气体交换以及适宜的体温。植物对水分的吸收、运输、利用和散失的过程,称为植物的水分代谢(water metabolism)。

植物经常处于吸水和失水的动态平衡之中。植物一方面从土壤中吸收水分,另一方面又向大气中蒸发水分。陆生植物在一生中耗水量很大,其中只有极少数(占 $1.5\% \sim 2\%$)水分是用于体内物质代谢,绝大多数都散失到体外。其散失的方式,除了少量的水分以液体状态通过吐水的方式散失外,大部分水分则以气态,即以蒸腾作用的方式散失。所谓蒸腾作用(transpiration)是指植物体内的水分以气态散失到大气中去的过程。与一般的蒸发不同,蒸腾作用是一个生理过程,受到植物体结构和气孔行为的调节。

叶片的蒸腾作用方式有两种:一种是通过角质层的蒸腾,称为角质蒸腾(cuticular transpiration);另一种是通过气孔的蒸腾,称为气孔蒸腾(stomatal transpiration)。角质层本身不易让水通过,但角质层中间含有吸水能力强的果胶质,同时角质层也有孔隙,可让水分自由通过。角质层蒸腾和气孔蒸腾在叶片蒸腾中所占的比例,与植物的生态条件和叶片年龄有关,实质上也就是和角质层厚薄有关。例如,阴生和湿生植物的角质蒸腾往往超过气孔蒸腾。幼嫩叶子的角质蒸腾可达总蒸腾量的 $1/3 \sim 1/2$ 。一般植物成熟叶片的角质蒸腾,仅占总蒸腾量的 $3\% \sim 5\%$ 。因此,气孔蒸腾是中生植物和旱生植物蒸腾作

用的主要方式。

气孔的面积小,蒸腾速率高。气孔一般长 $7\sim 30\mu\text{m}$,宽 $1\sim 6\mu\text{m}$ 。而进出气孔的 CO_2 分子和 H_2O 分子的直径分别只有 0.46nm 和 0.54nm ,因而气体交换畅通。气孔在叶面上所占的面积,一般不到叶面积的 1% ,气孔完全张开也只占 $1\%\sim 2\%$,但气孔的蒸腾量却相当于所在叶面积蒸发量的 $10\%\sim 50\%$,甚至达到 100% 。也就是说,经过气孔的蒸腾速率要比同面积的自由水面快几十倍,甚至 100 倍。气孔与叶-气水分和 CO_2 物质交换如图 1-8 所示。

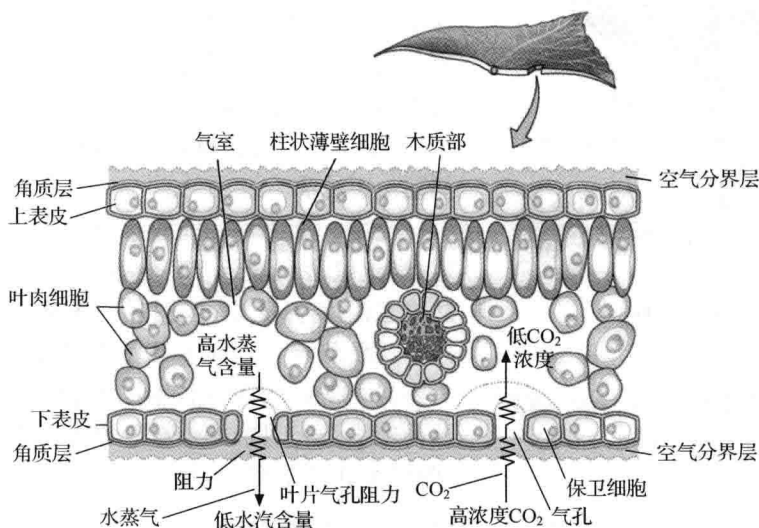


图 1-8 气孔与叶-气水分和 CO_2 物质交换示意图(Taiz and Zeiger, 2002)

气孔运动是由保卫细胞水势的变化而引起的。气孔蒸腾本质上是一个蒸发过程。气孔蒸腾的第一步是位于气孔下腔(substomatal cavities)周围的叶片细胞的细胞壁中的水分变成水蒸气,然后经过气孔下腔和气孔扩散到叶面的扩散层,再由扩散层扩散到空气中去。蒸腾速率与水蒸气由气孔向外的扩散力成正比,而与扩散途径的阻力成反比。扩散力大小决定于气孔下腔蒸气压与叶外蒸气压之差,即蒸气压梯度(vapor pressure gradient)。蒸气压差越大,蒸腾速率越快;反之,则慢。扩散阻力包括气孔阻力和扩散层阻力,其中气孔阻力主要受气孔开度制约,扩散层阻力主要取决于扩散层的厚薄。气孔阻力大,扩散层厚,蒸腾慢;反之则快。

蒸腾作用的强弱,可以反映植物体内水分代谢的状况或植物对水分利用的效率。蒸腾作用常用的指标有:

(1) 蒸腾速率(transpiration rate),又称蒸腾强度或蒸腾率,指植物在单位时间单位叶面积上通过蒸腾作用散失的水量。常用单位为 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 、 $\text{mg} \cdot \text{d} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 。大多数植物白天的蒸腾速率是 $15\sim 250\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$,夜晚是 $1\sim 20\text{mg} \cdot \text{d} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ 。

(2) 蒸腾效率(transpiration ratio)指植物每蒸腾 1kg 水时所形成的干物质的质量(g)。常用单位为 $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。一般植物的蒸腾效率为 $1\sim 8\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ 。

(3) 蒸腾系数(transpiration coefficient)指植物每制造 1g 干物质所消耗水分的质量(g),它是蒸腾效率的倒数。大多数植物的蒸腾系数为 $125\sim 1\,000$ 。木本植物的蒸腾系数比较