

林冠结构、辐射传输与冠层 光合作用研究综述*

张小全 徐德应 赵茂盛

(中国林业科学研究院森林生态环境与保护研究所, 100091, 北京; 第一作者 34 岁, 男, 博士研究生)

摘要 林冠内辐射的分布常用泊松分布、二项分布等来描述, 主要取决于叶片的空间散布状态。冠形与辐射分布和冠层光合作用密切相关, 影响程度与地理纬度、太阳高度、林分密度等有关。叶片方位角为随机分布通常是合理的假设。叶倾角分布对叶片尺度的辐射吸收和光合作用是十分重要的, 但在冠层尺度上的影响则小得多, 并与其它冠层结构因素有关。由于叶倾角的测定十分困难, 因而球面和椭球面叶倾角分布是常用的假设。不同的树冠分布方式及在单个树冠内叶片成簇或随机分布, 都会对冠层辐射分布和光合作用产生重要影响。对树冠高大而叶片较小的林冠, 半影效应可使辐射在叶片上更趋向均匀分布。目前多以圆形叶片作为计算半影效应的基础。尽管叶片的透射、反射和散射只占总辐射的百分之几, 但也是计算辐射分布和冠层光合作用的不可忽视的因素。

关键词 冠层结构; 辐射传输; 冠层光合作用

分类号 S718.5

光合作用及其生产力的形成受林分冠层结构的影响, 因为在一定的环境条件下, 林木光合生产量取决于叶片吸收的光合有效辐射(PAR)和叶片的光合特性, 而冠层内的辐射状况又表现出空间上的异质性和时间上的动态特性。太阳辐射在林冠层中的分布除受太阳辐射强度变化的影响外, 还受许多冠层结构等因素的影响, 如叶面积指数、叶片的形状和大小、叶角分布、叶片散射、吸收和反射、半影效应、叶片空间分布的异质性等特性, 以及这些特征随树木种类、生长发育阶段和林分密度的变化等。因此研究林冠结构、辐射传输与冠层光合作用的模拟计算一直是树木生理生态学的一个热点和难点。

1 辐射传输研究发展概述

冠层光合生产力的模拟研究是在辐射传输取得重大进展的情况下发展起来的。Monsi 和 Saeki 于 1953 年最早将比尔定律用于描述冠层中辐射的传输和分布, 把植冠看成一个均一的整体, 按高度切分成许多层, 并测定每层中的叶面积和光强, 从实际测定和理论推导两个方面建立了光强对叶面积的依赖关系。其基本原理是, 太阳光在经过冠层自上而下照射时, 光强(光通量)逐渐减弱, 穿过一定叶层的光通量为 $I_0 e^{-KL}$ [1], 其中 I_0 为冠层以上的光通量, K 相当于比尔定律中的消光系数, L 为辐射所穿过叶层的累积叶面积指数。但这一方法到 50 年代末和 60 年代初才引起学术界的广泛重视。以后沿这个思路在理论上的发展很快, 主要是根据具体

* 本文属 1998~2000 年国家自然科学基金项目“杉木人工林光合作用尺度转换研究”和 1995~2000 年林业部重点课题“江西大岗山森林生态系统定位研究”的部分内容。

1998-03-16 收稿。

情况对其基本假定作了补充、修改^[2]。此后,基于树冠结构在空间上的异质性,建立了一系列复杂的树冠辐射传输模型,特别是处理特定冠层结构的一些专门模型,例如, Jackson 等^[3-6]有关作物的辐射传输模型; Acock 等^[7-9]有关叶片非随机空间分布的辐射传输模型; Norman 等^[10-13]有关作物和叶片规则排列的辐射模型; Oker-Blom 等^[9,14,15]关于不同树冠形状对辐射传输的影响研究; 以及 Denholm 等^[11-13,16-19]对半影效应的理论计算和应用。这些辐射传输模型所取得的进步,为冠层光合生产力的模拟计算奠定了基础,并广泛应用到各种作物^[5,20]、果树^[21,22]以及阔叶林^[23-25]和针叶林^[15,26]的冠层光合生产力的模拟计算和产量预测中。Ross 等^[27-29]对光在树冠中传输的数学描述作了详细的回顾和论述。我国研究者从80年代初开始对杉木(*Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook.)、落叶松(*Larix principis-rupprechtii* Mayr)和杨树(*Populus deltoides* Bartr. cv. 'Lux 1-69-55)等林冠结构和林内辐射分布进行了研究和探讨^[30-33]。

2 辐射传输的数学描述与冠层光合作用

对于林冠中辐射传输的数学描述,目前大多数用泊松分布函数^[2-7,10-22,26-29],而 Lemeur 和 Blad 指出,如果叶片成有规则的散布,应使用正二项分布;对成丛散布,应使用负二项分布;对可变的散布,则应用马尔柯夫链^[34]。Baldochi 等利用在栎类(*Quercus* spp.)和山核桃(*Carya* sp.)林内实测辐射,对基于均一树冠的几种植物辐射传输模型进行了检验,发现泊松分布函数低估了林冠辐射透射率;并认为对于成丛分布的林冠,应用负二项分布函数^[35]。Baldochi 和 Hutchison^[23]对泊松分布描述的辐射传输模型(假定叶在空间随机散布,叶角呈球面分布)和负二项分布函数描述的辐射传输模型进行了对比。结果表明,用负二项分布辐射传输模型计算的栎-山核桃林冠层光合和气孔导度分别比用实测的光合有效辐射(PAR)计算的结果高8%和9%;而用泊松辐射传输模型的计算结果却低估了17%和10%。用负二项分布的估计误差来自对半影效应的忽略和不能很好地估计低PAR下的漫射辐射^[23]。用负二项分布函数可提高阔叶林冠层光合和气孔传导的估计精度^[23,25]。

3 树冠形状与辐射分布和光合作用

树冠形状主要取决于树种特性,但对同一树种,树冠形状又受林分密度的影响。密度大的林分,冠形窄而小;密度小或疏林,冠形常常较伸展。因此若能找出有利于林分辐射吸收的冠形,对于制定合理密度是十分有意义的。已有不少学者就冠形对辐射传输和冠层光合速率的影响进行过研究^[14,15,26,36-40]。对椭圆形树冠研究表明,冠形和叶面积测定的微小误差可引起计算的瞬时辐射发生很大变化,但对日辐射总量没有明显影响^[14]。Oker-Bolm 等就树木冠形对辐射吸收的影响进行了理论上的计算。其结果是,由于受地理纬度和太阳高度的影响,找不到一种树冠冠形能使其吸收的辐射达到最大,但长柱状和平伸状冠形分别有利于北方和南方树木的辐射吸收;如果要求吸收的辐射尽可能均匀,则窄形锥状树冠最好^[39]。Wang 和 Jarvis 就冠形对辐射分布和冠层光合速率及蒸散影响的研究表明,冠形对光合日总量的影响大于蒸散日总量,但影响均不大。冠形的影响与林分密度有关,对低密度林分,窄形冠和平伸形冠日吸收的PAR和光合作用较大,而处于中间类型的冠形均较低;对高密度林分,平伸形树冠日吸收的PAR和光合日总量最大;不同的冠形引起的PAR日吸收量和光合日总量的相对误差分别不

到 10% 和 15%。不同冠形引起的冠层蒸散日总量的相对误差不到 5%，这是因为对空气动力学粗糙的树冠而言，蒸腾主要取决于空气水汽压饱和差^[15]。Kuuluvainen 和 Pukkala 的研究表明，在林分密度相同的条件下，窄形树冠间遮荫和树冠内遮荫均小于宽形树冠。这意味着，若单从林内光环境来考虑，营造树冠较窄而密度较大的林分在生理生态上是可行的，因为在这种条件下，似乎林分密度对林木间的光竞争影响较小。在一定的冠形和林分密度下，林木在林分中的空间分布对林分的遮荫影响较小，但对规则分布的林分，遮荫的空间变异小于随机分布的林分^[40]。他们还专门研究了冠形对树冠间和树冠内遮荫的影响，即太阳高度角为 5° 和 45° 时的柱形树冠（高径比为 20）和太阳高度角为 85° 的伞形树冠（高径比为 3）具有最大的树冠间遮荫和最低的冠内遮荫；在太阳高度角较低时（5° 和 45°），叶片总的遮荫效应较低；在太阳较高时，水平伸展的树冠获得的辐射最大，因为这时树冠间和树冠内遮荫都较低。如果到达叶片表面的辐射越多对树木越好，则在赤道附近伞形树冠对树木有利，而在高纬度地区垂直伸展的柱状树冠对树木更有利，尤其是对散生的树木^[36, 37, 41]。但如果高纬度地区为了得到窄树冠而加大林分密度，又会增加树木相互之间的遮荫^[9]。通常，树木之间遮荫程度较高时，冠内遮荫就低，反之亦然，主要与太阳高度角有关^[37]。

4 叶角分布与辐射分布和光合作用

Monsi 和 Saeki 提出的公式，是基于叶片为平伸的，即与水平面平行的假设。而实际上的叶角分布可归纳为以下 5 种^[42, 43]：(1) 水平叶角分布：叶倾角全部为 90°；方位角随机；(2) 垂直叶角分布：叶倾角全部为 0°；方位角随机；(3) 锥面叶角分布：叶倾角全部为 0~90° 之间的某一固定角度，方位角随机；(4) 球面叶角分布：叶倾角呈连续随机分布，方位角随机；(5) 椭球面叶角分布：叶倾角呈连续的椭球面分布，方位角随机。其中 Campbell^[43] 提出的椭球面叶角分布可视为一般形式，其消光系数表达式为： $K(x, \Phi) = (x^2 + \tan^2 \Phi)^{-1/2} / A \cdot x$ ，其中 x 为椭球横轴 (a) 与竖轴 (b) 之比； Φ 为太阳天顶角； A 为 x 的函数： $A = 1 + [1.774(x + 1.182)^{-0.733}] / x$ ， x 的值可从 0.1 到 10，包含了无数的叶角分布形式^[43]。其它 4 种类型均为它的特殊情况，即当椭球的竖轴为零时 ($b = 0$)，为水平分布；横轴为零时 ($a = 0$) 为垂直分布；横轴等于竖轴时 ($a = b$)，即 $x = 1$ ， $K(x, \Phi) = 1/2 \cos \Phi$ 为球面分布。Campbell 和 Norman 给出了椭球面叶角分布的分布函数^[44]： $g(\theta) = 2x^2 \sin \theta [A(\cos^2 \theta + x^2 \sin^2 \theta)^2]$ ， θ 为叶倾角。

叶片相对于太阳辐射的角度，还与太阳高度角与方位角有关，太阳高度角的变化可通过准确的天文公式推算，方位角也是经常变化的，但对叶片方位角随机分布的植物来说，太阳方位角的变化对计算无影响^[1]。正如 Norman 指出，很少能找到叶片方位角不对称的植冠^[42]。研究发现，对叶片方位角随机分布植物而言，分别方位角计算冠层光合生产力是没有多大必要的。因此通常均假定叶片方位角随机分布^[24]。但在杨树无性系中，叶片截获的太阳辐射和光合速率受叶片方位角的强烈影响^[45]。

叶角分布对辐射分布和光能利用的影响，决定于树木实际叶角分布状况以及其它冠层结构因素，如叶片空间散布状态、阳叶和阴叶的区分、叶片大小、叶面积密度分布、垂直分层情况等，这些因素对辐射分布和光合作用的影响是相互交叉、相互作用的。Renolds 等研究认为，如果垂直不分层，即使将阳生叶细分为 6 个方位和 3 个叶角计算，仍然会造成相当大的误差；但若只垂直分层 (10 层)，不区分阳生叶和阴生叶及叶角级，将使计算的冠层同化和蒸散夸大 1

倍;将每层的叶片分3个阳生叶角级、1个阴生叶角级便能充分地对应冠层同化速率作出估计;如果允许10%的误差,每层只须区分阳生叶和阴生叶;若允许15%的误差,则可把冠层当成均匀冠层而不分层,只区分阳生叶和阴生叶。对阴生叶不划分叶角级引起的误差是可以忽略的^[46]。Norman也指出,主要的区别是阳生叶和阴生叶之差别,而不是叶角级^[2]。

一些研究认为叶倾角分布对冠层光合作用计算的影响不很明显^[2,47,48]。Stockle对在直立形($x=0.5$)、球形($x=1$)和扁形($x=5$)3种椭球面叶倾角分布下,不同数量的方位角和叶倾角级划分,对日冠层光合和蒸散的影响进行了研究。结果表明,将每层叶方位角和叶倾角分别划分成9级与划分成3级比较,对计算的冠层日光合和蒸散影响很小,相对误差在1%以内^[47]。Goudriaan^[48]的结果类似。有趣的是,从直立形到球形至扁平形椭球面叶倾角分布,冠层日光合明显降低,而蒸散明显提高。如果每层中不区分叶倾角和方位角,其计算的冠层光合和蒸散误差分别仅0%~4.3%和0%~2.7%^[48]。Wang和Jarvis认为,叶片尺度上的PAR吸收、光合作用和蒸散对叶片倾角的反应是非常敏感的,但如果积分到树冠水平,影响就降低了。由于叶倾角的测定非常困难,因此有人建议忽略叶倾角分布而采用平均叶角,另有人建议采用球面叶角分布或更灵活的椭球面叶角分布^[15]。Wang和Jarvis^[49]根据Campbell^[43]给出的椭球面叶角分布公式,进行积分,得出了平均叶角的计算公式。

然而也有研究者认为,叶角分布对冠层光合作用的计算是非常重要的^[15,45]。Wang和Jarvis^[15]应用MAESTRO模型比较了3种叶角分布的影响,结果表明,叶角分布对树冠日PAR吸收和蒸腾的影响很小,但对光合日总量的影响较大。Rauschers等^[45]基于杨树(*Populus spp.*)无性系叶片的光合和辐射截获受方位角影响的认识,在其建立的ECOPHYS生理生态机理模型中详细考虑了叶片和叶柄的方位角和倾角。

研究还表明,叶角分布的影响,还与叶片大小有关。随着叶片增大,球形和直立叶倾角分布林冠光合作用成倍增加,但对水平叶倾角的林冠,光合作用却没有增加^[11-13]。

5 叶片散布状况与辐射分布和光合作用

叶片在植冠中均匀随机分布,也是Monsi和Saeki的基本假定之一。人工成行或成丛栽植的作物或树木,使光通量在行(丛)间和行(丛)内出现差异;冠形高大的树木,叶片在水平和垂直轴上呈不均匀分布;针叶树的针叶成簇着生。林木冠层叶片分布的这些异质特征都是影响光在植冠中传输和光合作用模拟计算的重要因素。

对于叶片水平均匀分布、垂直异质的林冠,如果叶片自遮荫(self-shading)和临近遮荫(shading by neighbor)不存在差异,可将叶片垂直分布函数应用于比尔定律中^[50]。叶片垂直密度分布可用正态分布函数^[51]和 β 分布函数来表达^[15,41,52]。

冠层辐射计算中常要分层计算。Renolds业已证明,如果不分层,其它方面考虑再细也会造成较大估计误差^[46]。Stockle认为,垂直分层的原理,最好是假设每层中无叶片重叠现象,包含最少量的叶倾角和方位角级^[47]。Norman建议,分层时每层中的LAI以0.1为宜,最大不能超过0.5^[42]。Stockle对总叶面积指数为4的球面叶角分布林冠的研究表明,每层LAI从0.1增加到1.0时,冠层日光合和蒸散分别降低0.39%和4.29%;因此每层LAI为0.5就可以了。如果只是计算光合作用,层次还可划粗一些^[47]。

在针叶林中,针叶、小枝、轮枝在主干上成规则排列,所以冠层不可能是均一的^[9,28]。针叶

在小枝上的着生方式,使小枝投影面积小于将小枝上所有针叶取下让其随机排列的投影面积,因为小枝上的针叶存在相互遮荫^[53,54]。小枝内的辐射环境取决于针叶的大小和排列方式,计算针叶林中直射光传输的最简单的方法是用枝的投影面积指数代替叶面积指数(假定小枝在空间上是随机分布的)^[28]。

Oker-Blom 等研究表明,与水平同质林冠相比,欧洲赤松(*Pinus sylvestris* L.) 针叶成簇或小枝成集群状分布,会明显降低林冠对光的吸收^[9]。叶片的集群状分布大大地降低了林冠对辐射的截留并引起明显的空间变化^[28]。但是,由于这种分布使更多的光线通过中上部林冠层,因而能改善林冠底层的光环境;同时,树冠内遮荫远大于树冠间,因而单个树冠内的光环境很大程度上取决于树木本身的结构,特别是在稀疏林分或幼林中。Kellomaki 等在计算冠层光截获时,将簇状叶分布分成两种类型,一是叶簇在水平层随机分布,但由于叶簇的存在,叶的分布不是随机的;每层中叶簇的排列方式与其它层无关;这种类型与叶片在水平层随机分布相似,只不过不是叶片而是叶簇。另一种是水平层中的叶簇不呈随机分布,叶簇排列方式与其它层内叶簇的排列有关。簇状叶分布植冠的上层截获的辐射要少于随机叶分布植冠^[41];因为叶簇内的叶相互遮荫,使叶簇的投影面积小于组成叶簇所有叶的总投影面积;这样使簇状叶植冠的下层可获得比随机叶植冠更高的光合速率。叶簇对光合生产的影响大小与饱和光强的高低有关,即与树木种类有关。对簇状叶林冠,同一水平层中各处所接受的辐射不同,与其上部叶的着生或排列有关;而仅用叶片垂直分布函数来描述叶在冠层内的分布是不够的,因为叶片在水平方向不是随机分布^[50]。

在具有特定树冠结构的辐射和光合生产力计算中,必须考虑冠形及叶片的三维分布;如果林冠和枝成规则的空间分布,则会出现林窗现象,使光线在传输中不能受到截获^[14,15]。辐射穿过特定异质林冠的概率是其所通过的路径(γ)的函数^[55],即: $P = e^{(-G \cdot A(Z) \cdot \gamma)}$, 式中 $A(Z)$ 在阔叶林中为树冠的叶面积密度分布^[10],在针叶林中为小枝投影面积密度^[28]。光线穿过树冠的概率随小枝呈规则排列的程度的增加而增加^[28]。

对孤立树冠或株行距大的林分或郁闭以前的林分而言,计算辐射传输要比连续分布林冠复杂得多,往往要求详细的树冠结构和叶片分布的信息。Oker-Blom 等^[9,14,15,26,36,38]对单棵树冠的光截获进行了描述。在他们的方法中,直射和漫射光截获被分开考虑;分别叶片随机分布和簇状叶分布来计算相邻树冠的光截获概率,相邻树冠对直射光的截获与光线穿过树冠的路径长度和该路径上叶片分布概率有关,其中的路径长度又与冠形、冠高及其与太阳和目的树冠的相对位置有关。树冠之间的间距是计算到达目的树冠外围辐射所要考虑的重要因素之一。目的树冠内直射光的截获又与该树冠内的叶片分布和光线通过该树冠的路径长度有关。由于光线到达树冠内各个位置所经过的相邻树冠和目的树冠的路径都不同,受到截获的概率也不同,因此应分别计算树冠内各点的辐射。Grace 等^[10,14,15,26]在计算树冠中辐射传输时考虑了叶片的三维空间分布格局和不同的冠形,也是目前所有辐射传输模型中最综合的一类模型。但运行这样的模型要求复杂的参数输入,如三维的叶面积分布。Balocchi 认为这个弱点可结合蒙特卡罗统计方法来克服^[55]。

不少研究者还以树木分形几何学为基础,通过模拟树木分枝状况,建立三维林冠结构模型。如描述树木枝和叶片位置、大小和方位的树冠结构分形模型(fractal model)^[56];Myneni 等利用树木分枝几何方法模拟了叶片三维空间分布,并建立了林冠结构的计算机模拟模型^[57]。

Chen 等在描述叶片季节动态的基础上,利用分枝几何学的方法对杨树林冠结构进行了动态模拟,并在此基础上建立了短周期集约经营杨树林三维光传输模型^[56]。

6 半影效应与辐射分布和光合作用

由于太阳不是一个点光源,而是半径为 16 视角的圆盘。当从林冠内某处观察太阳时(在无云天气),会产生 3 种情况:(1)整个太阳面;(2)部分太阳,其余部分为一个或多个叶片所遮挡;(3)太阳被全部遮挡。对于(1)和(3)两种情况的辐射处理,在理论上已不存在问题,但对于(2)的情况,则较复杂。因为叶片边缘的投影是一条由暗到亮的带,称为半影。由于半影的宽度按 $\tan(32^\circ)$ 的比例随距离延长而变宽,所以当叶片很小而叶层间距又大时,如高大的针叶树,半影所占的比例就很大。一般而言,如果太阳视角大于叶片视角,则没有全遮荫,取而代之的是半影,植冠中某处的半影状况取决于叶片视角与太阳视角的比率。但是林冠中的情况要复杂得多,林冠中某处的太阳辐射往往受多个叶片的部分遮挡而产生不同程度的半影状况,其总的半影效应不能通过对各叶片各自的半影效应求和来计算,因为叶片之间存在重叠现象,产生半影重叠和多重半影效应^[29]。

前人早就注意到半影效应的存在,并对光斑周围半影区的光强分布做了理论处理^[2, 4, 9, 11, 16~18, 29, 58, 66, 67]。半影区的辐射通量密度介于光斑和全荫叶片之间,半影概率是叶片大小和叶片与其下面某一参考点距的函数^[55]。因此半影效应与叶片大小和冠层高低有关。对于高大的植冠层,尤其是叶片较小、树冠高大的林分,半影效应很显著^[9, 19, 25, 28, 58]。Norman 等研究表明,计算出的光合速率,不考虑半影效应的明显低于考虑了半影效应的,漆树属植物(*Toxicodendron* spp.)相差达 50%^[58]。Oker-Blom 认为,在叶片大而低矮的林分中,半影效应较少见;但在叶片小(针叶)而高大的林分中,半影效应对辐射分布有重要影响。半影不影响平均的辐射状况,但能使辐射更均匀地分布^[28]。Oker-Blom^[19]采用蒙特卡罗方法,研究了树冠间和树冠内遮荫引起的半影效应,在树冠 1 m 深处,树冠内遮荫引起的半影概率仅约 12%,而全影和全光照概率均达 44%;而在 2 m 深处,提高到 23%,全光照和全影概率分别为 63% 和 14%;而在同样条件下树冠间遮荫引起的半影概率分别达 54% 和 58%,而全光照仅 24% 和 4%;考虑树冠间和树冠内遮荫引起的半影效应计算的欧洲赤松树冠内 1.33、2.00、2.67 m 深处的相对光合速率分别提高 4%、23% 和 42%。对欧洲赤松冠层内 1.33、2.00、2.67 m 深处的半影效应及其对光合速率影响的模拟研究表明,在太阳高度角为 45 时,3 个深度处的半影概率分别为 50%、77% 和 77%,受全光照的概率分别为 28%、2% 和 0%,明显小于未考虑半影效应时的全光照概率(52%、27%、14%)。考虑半影效应计算的光合速率分别增加 23%、60%、69%,越到冠层深处差别越大^[19]。

叶片大小和叶角分布也是影响半影效应的重要因素^[2, 11~13, 29]。Myneni 和 Impens 对林冠辐射状况的模拟进行理论探讨和实际验证,结果考虑和未考虑半影效应对辐射传输和光合速率的影响随叶角分布和叶片大小而异,其差值最高可达 86%^[11~13]。他们还认为,叶片的半影效应不但与叶片大小和叶层距离有关,而且与叶片倾角分布有关,直立叶植冠的半影概率大于水平叶植冠,因为直立叶片的投影远小于水平叶片;并认为树冠内或林冠内的半影概率可达 25%~40%^[29]。Norman^[2]给出了计算半影效应的上限,认为水平叶植冠的半影效应是很大的,但对典型的球面叶分布植冠,半影的最大效应为+15%;并认为现实中半影效应可能远小

于此数值,也许只有百分之几,只有在生长于其它高大的植冠下的水平分布叶植物,半影效应才是重要的。Anisimov 和 Menzhulin 应用蒙特卡罗方法计算了直射和漫射辐射的穿透,发现半影效应还与太阳高度角密切相关,当太阳高度角从 60 降至 20 时,半影在总辐射中的比率从 3% 增加至 7%。他们通过计算还发现,对于玉米和向日葵这样植冠较高的植物,植冠低层的半影效应可使叶片光合速率提高达 50%^[59]。

7 叶片的透射、反射和散射与辐射分布和光合作用

Monsi 和 Saeki 的推导假定叶片为黑体,透射率和反射率均为零,但事实上均不为零。叶片透射率与波长有关,即红光、蓝光减弱迅速,绿光减弱缓慢,因而不能用一个统一的方程来表示各种波长光组成的光的总通量的变化^[1]。而且,比尔定律计算的光在植冠中的传输,只是冠层中某处的平均情况,实际上叶片接收到的太阳辐射不一样。部分叶片处于光斑中,受太阳的直接照射,光强仍为冠层上方的光强。而太阳照不到处也非完全黑暗,所受到的光有 3 个来源:(1)天空漫射;(2)叶片透过和反射的光;(3)半影效应造成光斑边缘处有一区域受部分的太阳照射。因而在计算冠层中光的分布和光合模拟时,常需区分阳生叶(受直射光照射的叶片)和阴生叶(不接受直射的叶片)。叶片反射率在可见光部分一般为 5% 左右。光在冠层中可受到多次反射,而且其中一部分被反射出冠层以外。尽管叶片透射和反射的影响不大,许多辐射和光合模型中考虑到其影响^[2, 23, 60~63]。

叶片吸收的辐射除了太阳辐射和天空漫射外,还有一部分来自叶片对太阳辐射的散射作用^[52]。叶片的散射作用取决于叶片两种光学性质(即反射率和透射率)、相对于入射光的方向和辐射波长^[29]。辐射进入林冠层后,要经过叶片的多次散射,因此叶片的散射作用是多阶的,这给散射辐射的计算带来很大困难。Norman 对叶片引起的散射进行了理论考虑^[42];Lemeur 和 Rosenberg 给出了计算一阶和高阶散射辐射的计算方法^[64];Norman 认为,在考虑光合和气孔传导时,散射是不重要的,因为叶片对 PAR 的吸收率很高;但在计算叶片能量平衡时,就应该仔细考虑,因为在近红外波段(NIR),散射是非常重要的^[42]。Myneni 等^[29, 48]对叶片散射的计算进行了综合评述。Myneni 等认为,叶片散射不到 PAR 的 10%,因此如果仅计算冠层光合速率,可把叶片看成黑体,不考虑叶片的散射作用^[29]。Baldochi 等^[23, 42, 60, 61]在计算林冠层光合速率时,详细考虑了叶片向上和向下的散射辐射。

参 考 文 献

- 1 王天铎. 群体光能利用及其数学模拟. 光合作用研究进展(第二集). 北京: 科学出版社, 1980. 188 ~ 211.
- 2 Norman J M. Interfacing leaf and canopy light interception model. In: Hesketh J D, Jones J W eds. Predicting Photosynthesis for Ecosystem Models. Vol. . Florida: CRC Press, 1980. 49 ~ 68.
- 3 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.
- 4 Allen L H. Model of light penetration into a wide-row crop. Agron. J., 1974, 66: 41 ~ 47.
- 5 Fukai S, Loomis R S. Leaf display and light environments in row-planted cotton communities. Agric. Meteorol., 1976, 17: 353 ~ 379.
- 6 Mann J E. Light penetration in a row-grow-crop with random plant spacing. Agron. J., 1980, 72: 131 ~ 142.
- 7 Acock B, Thornley J H, Wilson J W. Spatial variation of light in the canopy. In: Proceedings of the IBP/PP Technical Meeting. Wageningen: Pudoc., 1970. 91 ~ 102.

- 8 Nilson T. A theoretical analysis of the frequency of gaps in plant stands. *Agric. Meteorol.*, 1971, 8: 25 ~ 28.
- 9 Oker-Blom P, Kellom Nki S. Effect of grouping of foliage on the within-stand and within-crown light regime: comparison of random and grouping canopy models. *Agric. Meteorol.*, 1983, 28: 143 ~ 155.
- 10 Norman J M, Welles J M. Radiative transfer in an array of canopies. *Agron. J.*, 1983, 75: 481 ~ 488.
- 11 Myneni R B, Impens I. A procedural approach for studying the radiation regime of infinite and truncated foliage spaces Part I: Theoretical considerations. *Agric. For. Meteorol.*, 1985, 33: 323 ~ 337.
- 12 Myneni R B, Impens I. A procedural approach for studying the radiation regime of infinite and truncated foliage spaces Part II: Experimental results and discussion. *Agric. For. Meteorol.*, 1985, 34: 3 ~ 16.
- 13 Myneni R B, Impens I. A procedural approach for studying the radiation regime of infinite and truncated foliage spaces Part III: Effect of leaf size and inclination distribution on nonparallel beam radiation penetration and canopy photosynthesis. *Agric. For. Meteorol.*, 1985, 34: 183 ~ 194.
- 14 Grace J C, Jarvis P G, Norman J M. Modelling the interception of solar radiant energy in intensively managed stands. *N. Z. J. For. Sci.*, 1987, 17: 193 ~ 209.
- 15 Wang Y P, Jarvis P G. Influence of crown structural properties on PAR absorption, photosynthesis, and transpiration in sitka spruce: application of a model (MAESTRO). *Tree Physiol.*, 1990, 7: 297 ~ 316.
- 16 Miller E E, Norman J M. A sunfleck theory for plant canopies. Penumbra effect: Intensity distribution along sunfleck segments. *Agron. J.*, 1971, 63: 739 ~ 743.
- 17 Denholm J V. The influence of penumbra on canopy photosynthesis I. Theoretical considerations. *Agric. Meteorol.*, 1981, 25: 145 ~ 166.
- 18 Denholm J V. Influence of penumbra on canopy photosynthesis II. Canopy of horizontal circular leaves. *Agric. Meteorol.*, 1981, 25: 167 ~ 194.
- 19 Oker-Blom P. The influence of penumbra on the distribution of direct solar radiation in a canopy of scots pine. *Photosynthetica*, 1985, 19: 312 ~ 317.
- 20 Gijzen H, Goudriaan J. A flexible and explanatory model of light distribution and photosynthesis in row crops. *Agric. For. Meteorol.*, 1989, 48: 1 ~ 20.
- 21 Cohen S, Fuchs M. The distribution of leaf area, radiation, photosynthesis and transpiration in a shamouti orange hedgerow orchard I. Leaf area and radiation. *Agric. For. Meteorol.*, 1987, 40: 123 ~ 144.
- 22 Cohen S. The distribution of leaf area, radiation, photosynthesis and transpiration in a shamouti orange hedgerow orchard II. Photosynthesis, transpiration and the effect of row shape and direction. *Agric. For. Meteorol.*, 1987, 40: 145 ~ 162.
- 23 Baldocchi D D, Hutchison B A. On estimating canopy photosynthesis and stomatal conductance in a deciduous forest with clumped foliage. *Tree Physiol.*, 1986, 2: 155 ~ 165.
- 24 Caldwell M M. Canopy structure, light microclimate and leaf gas exchange of *Quercus coccifera* L. in Portuguese macchia: Measurements in different canopy layers and simulations with a canopy model. *Trees*, 1986, 1: 25 ~ 41.
- 25 Baldocchi D D. Turbulent transfer in a deciduous forest. *Tree Physiol.*, 1989, 5: 357 ~ 377.
- 26 Grace J C, Rook D A, Lane P M. Modeling canopy photosynthesis in *Pinus radiata* stands. *N. Z. J. For. Sci.*, 1987, 17: 210 ~ 228.
- 27 Ross J ed. The radiation regime and architecture of plant stands. Hague: Junk Publisher, 1981.
- 28 Oker-Blom P. Photosynthetic radiation regime and canopy structure in modeled forest stands. *Acta Forestalia Fennica*, 1986, 197: 1 ~ 44.
- 29 Myneni R B, Ross J, Asrar G. A review on the theory of photo transport in leaf canopies. *Agric. For. Meteorol.*, 1989, 45: 1 ~ 153.
- 30 朱劲伟, 崔启武. 林冠的结构和光的分布——光的吸收理论的探讨. *林业科学*, 1982, 18(3): 258 ~ 265.
- 31 王丽丽. 不同密度杉木林内辐射与叶面积垂直分布对生长的影响. *林业科学研究*, 1990, 3(6): 589 ~ 594.
- 32 刘志刚. 华北落叶松人工林林冠结构与光能利用的研究. [博士论文]. 1993, 35 ~ 102.

- 33 裴保华, 蒋湘宁, 郑均宝, 等. 林分密度对 -69 杨树冠结构和光能分布的影响. *林业科学研究*, 1990, 3(3): 201 ~ 206.
- 34 Lemur R, Blad B L. A critical review of light models for estimation the shortwave radiation regime of plant canopies. *Agric. Meteorol.*, 1974, 14: 255 ~ 286.
- 35 Baldocchi D D. Canopy radiative transfer models for spherical and known leaf inclination angle distributions: A test in an oak-hickory forest. *J. Appl. Ecol.*, 1985, 22: 539 ~ 555.
- 36 Kuuluvainen T, Pukkala T. Simulation of within-tree and between-tree shading of direct radiation in a forest canopy: Effect of crown shape and sun elevation. *Ecol. Model.*, 1989, 49: 89 ~ 100.
- 37 Pukkala T, Kuuluvainen T. Effect of canopy structure on the diurnal interception of direct solar radiation and photosynthesis in a tree stand. *Silva Fenn.*, 1987, 21: 237 ~ 250.
- 38 Oker-Blom P, Pukkala T, Kuuluvainen T. Relationship between radiation interception and photosynthesis in forest canopies: effect of stand structure and latitude. *Ecol. Model.*, 1989, 49: 73 ~ 87.
- 39 Oker-Blom P, Kellomaki S. Theoretical computations on the role of crown shape in the absorption of light by forest trees. *Mathematical Biosciences*, 1982, 59: 291 ~ 311.
- 40 Kuuluvainen T, Pukkala T. Effect of crown shape and tree distribution on the spatial distribution of shade. *Agric. For. Meteorol.*, 1987, 40: 215 ~ 231.
- 41 Kellomaki S, Oker-Blom P, Kuuluvainen T. The effect of crown and canopy structure on light interception and distribution in a tree stand. In: Tigerstedt P M A ed. *Crop Physiology of Forest Trees*. Helsinki: Helsinki University Press, 1986. 107 ~ 115.
- 42 Norman J M. Modeling the complete crop canopy. In: Barfield B J, Gerber J F eds. *Modification of the Aerial Environment of Plants*. Michigan: American Society of Agricultural Engineer, 1979. 249 ~ 277.
- 43 Campbell G S. Extinct coefficients for radiation in plant canopies calculated using an ellipsoidal inclination angle distribution. *Agric. For. Meteorol.*, 1986, 36: 317 ~ 321.
- 44 Campbell G S, Norman J M. The description and measurement of plant canopy structure. In: Russell G ed. *Plant Canopies: Their Growth, Form and Function*. SEB Seminar Series, 31, Cambridge University Press, 1988.
- 45 Rauscher H M, Isberands, Host E, et al. ECOPHYS: An ecophysiological growth process model for juvenile poplar. *Tree Physiology*, 1990, 7: 255 ~ 281.
- 46 Renold J F. Modeling the effects of elevated CO₂ on plants: extrapolating leaf response to a canopy. *Agric. For. Meteorol.*, 1992, 61: 69 ~ 94.
- 47 Stockle C O. Canopy photosynthesis and transpiration estimates using radiation interception models with different levels of detail. *Ecological Modeling*, 1992, 60: 31 ~ 44.
- 48 Goudriaan J. The bare bones of leaf-angle distribution in radiation models for canopy photosynthesis and energy exchange. *Agric. For. Meteorol.*, 1988, 43: 155 ~ 159.
- 49 Wang Y P, Jarvis P G. Mean leaf angles for the ellipsoidal inclination angle distribution. *Agric. For. Meteorol.*, 1988, 43: 319 ~ 321.
- 50 Lavigne M B. Exploring the possibilities of developing a physiological model of mixed stands. In: Keltry M J ed. *The Ecology and Silviculture of Mixed-Species Forest*, Kluwer Academic Publishers, 1992. 143 ~ 161.
- 51 Beadle C L, Talbot H, Jarvis P G. Canopy structure and leaf area index in a mature scots pine forest. *Forestry*, 1982, 55: 105 ~ 123.
- 52 Hari P, Nikinmaa E, Korpilahti E. Modeling: canopy, photosynthesis and growth. In: Raghavendra A S ed. *Physiology of Trees*. New York: John Wiley & Sons, INC, 1991. 419 ~ 444.
- 53 Carter G A, Smith W K. Influence of shoot structure on light interception and photosynthesis in conifers. *Plant Physiol.*, 1985, 79: 1038 ~ 1043.
- 54 Leverenz J W, Hinckley T M. Shoot structure, leaf area index and productivity of evergreen conifer stands. *Tree Physiol.*, 1990, 6: 135 ~ 149.
- 55 Baldocchi D D. Scaling water vapor and carbon dioxide exchange from leaves to a canopy: rules and tools. In:

- Ehleringer J R, Field C B eds. Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe. Academic Press, Inc. Harcourt Brace Jovanovich, 1993. 77 ~ 116.
- 56 Chen S G, Ceulemans R, Impens I. A fractal-based *Populus* canopy structure model for the calculation of light interception. *Forest Ecology and Management*, 1994, 69: 97 ~ 110.
- 57 Myneni R B, Asrar G, Gerstl S A W. Radiative transfer in three dimensional leaf canopies. *Trans. Theory Stat Phys.*, 1990, 19: 205 ~ 250.
- 58 Norman J M, Miller E E, Tanner C B. Light intensity and sunfleck size distribution in plant canopies. *Agron. J.*, 1971, 63: 743 ~ 748.
- 59 Anisimov O A, Menzhulin G V. On the statistical laws of radiation transfer within inhomogeneous vegetation. *Meteorol. and Hydrol.*, 1983, 7: 61 ~ 66.
- 60 Baldocchi D D. Canopy photosynthesis and water-use efficiency in a deciduous forest. *J. Applied Ecol.*, 1987, 24: 251 ~ 260.
- 61 McMurtrie R E, Rook D A, Kelliher F M. Modeling the yield of *Pinus radiata* on a site limited by water and nitrogen. *For. Ecol. Manage.*, 1990, 30: 381 ~ 413.
- 62 Sands P J. Modeling canopy production I. Optim distribution of photosynthetic resources. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1995, 22: 593 ~ 601.
- 63 Sands P J. Modeling canopy production II. From single-leaf photosynthetic parameters to daily canopy photosynthesis. *Aust. J. Plant Physiol.*, 1995, 22: 603 ~ 614.
- 64 Lemeur R, Rosenberg N J. Simulating the quality and quantity of short-wave radiation within and above canopies. In: Halldin S ed. *Comparison of Forest Water and Energy Exchange Models, Proceedings of an IUFRO Workshop held at Uppsala, Sweden*. New York: Elsevier Scientific Publishing Company, 1979, 77 ~ 100.
- 65 Smith J A. Matter-energy interactions in the optical region. In: Colwell R N ed. *Manual of Remote Sensing*. Falls church, 1983, 62 ~ 110.
- 66 Stenberg P. Penumbra in within-shoot and between-shoot shading in conifers and its significance for photosynthesis. *Ecological Modeling*, 1995, 77: 215 ~ 231.
- 67 Oker-Blom P. Penumbra effects of within-plant and between-plant shading on radiation distribution and leaf photosynthesis: a Monte-Carlo simulation. *Photosynthetica*. 1984, 18(4): 522 ~ 528.

Review on Forest Canopy Structure, Radiation Transfer and Canopy Photosynthesis

Zhang Xiaoquan Xu Deying Zhao Maosheng

(The Research Institute of Forest Ecology Environment and Protection, CAF, 100091, Beijing, China)

Abstract Canopy structural factors with radiation distribution and canopy photosynthetic modelling included crown shape, leaf angle distribution, leaf distribution within canopy, penumbra effect, reflection and scattering of leaf on radiation etc. The radiation within canopy was mainly described with Poisson distribution or binomial distribution, depending on the uniformity of leaf distribution. Crown shape was closely related to radiation transfer and canopy photosynthesis, however, influenced by latitude, sun height and stand density, there were no specific crown shape that was absolutely favorable for canopy photosynthesis. Leaf angle was believed to be important at leaf scale but could be neglected at canopy scale. Spherical and / or elliptical leaf angle distribution were proposed hypothesis in canopy radiation and photosynthetic modelling. Leaf distribution within canopy was one of the most important structural factors affecting radiation transfer and canopy photosynthesis. The uneven canopy surface, clumped, regular and / or random crown distribution, and clustered or random leaf distribution within crown would greatly influence radiation transfer and canopy photosynthetic modelling. Penumbra effect within high canopy with small leaf were believed to be significant, however, since penumbra effect was currently estimated on circular leaf, it is necessary to develop a more practical estimation method particularly for coniferous forest. The reflection and scattering of leaf on radiation are also important factors in radiation transfer and canopy photosynthetic modelling although they account for only several percent of total radiation.

Key words canopy structure; radiation transfer; canopy photosynthesis