

黄土高原森林草原区 6 种植物光合特性研究

许红梅* 高琼** 黄永梅 贾海坤

(北京师范大学资源科学研究所 北京师范大学环境演变与自然灾害教育部重点实验室, 北京 100875)

摘要 对黄土高原森林草原区 6 种不同植物的生理生态学特性进行了一个生长季的野外观测。测定了 2002 年生长季早、中、晚期植物叶片的光合、蒸腾速率及相应的微气象因子和土壤水分的含量。在此基础上,采用机理性生理生态学模型对黄土高原森林草原区 6 种植物净光合速率和气孔导度与环境因子的关系进行了分析,净光合速率模型和气孔导度模型分别能够解释 57%~79% 和 40%~59% 生长季中净光合速率和气孔导度的日变化。在此基础上根据拟合得到的参数计算了典型 7 月份天气的净光合速率的日变化。模拟的结果表明:沙棘(*Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinensis* Rousi)的生物化学光合能力最强,茵陈蒿(*Artemisia capillaris*)的光呼吸速率最低,这两种植物的净光合速率高于其它植物种。刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、铁杆蒿(*Artemisia gmelinii*)、茵陈蒿和沙棘在午后出现的净光合速率下降主要是由气孔导度减小引起的,而苹果(*Malus pumila*)和柠条(*Caragana korshinskii*)午后净光合速率的降低与叶肉细胞酶的活性降低有关。这些结论为未来的实验室测定提供了野外观测佐证。

关键词 净光合速率 气孔导度 保卫细胞 碳同化 光呼吸

PHOTOSYNTHETIC CHARACTERISTICS OF SIX PLANT SPECIES IN A FOREST STEPPE OF THE LOESS PLATEAU, CHINA

XU Hong-Mei* GAO Qiong** HUANG Yong-Mei and JIA Hai-Kun
(Institute of Resource Science of Beijing Normal University, Key Laboratory of Environmental Change and Natural Disasters, Ministry of Education of China, Beijing 100875, China)

Abstract Diurnal net photosynthetic and transpiration rates of six plant species on the Loess Plateau were measured in the field during May, July, and September 2002. Photosynthetic characteristics of these species were quantified by applying a model of net photosynthesis and stomatal conductance to the field data. The results indicated that the model could explain up to 79% and 59% of the variation in the net photosynthetic rate and stomatal conductance, respectively. *Hippophae rhamnoides* and *Artemisia capillaris* had higher net photosynthetic rates than the other species because these species had high biochemical photosynthetic efficiencies whereas the other species had low photorespiration coefficients. An afternoon depression in photosynthetic rates in *Robinia pseudoacacia*, *Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinensis* Rousi, *Artemisia gmelinii* and *A. capillaris* was explained by decreased stomatal conductance, and, in *Malus pumila* and *Caragana korshinskii*, the reduction was due to decreased biochemical photosynthetic capacity. These field results provide a basis for future laboratory studies to better understand the ecophysiological properties of these plants.

Key words Net photosynthesis rate, Stomatal conductance, Guard cell, Carbon assimilation, Photorespiration

植物的光合速率受气孔导度和碳同化过程中生物化学控制 (Jones, 1985; Janáček, 1997; Andrew & William, 1998; Farquhar & Sharkey, 1982; Hamlyn, 1998)。植物叶片的气孔运动机制是联系小尺度的生理生态学过程与宏观的植物个体、种群和群落行为的重要环节,而气孔在植物水分散失和 CO₂ 气体交换过程中具有调控作用 (Cowan, 1977; Friend, 1991; Parkhurst & Loucks, 1972)。大量研究表明气孔

导度与大气水汽压亏缺、胞间 CO₂ 浓度和土壤水分状况有关,并建立了气孔导度与环境因子之间的经验性或机理性的模型 (Aphalo & Jarvis, 1991; Nijss *et al.*, 1997; Morison & Gifford, 1983; Jacobs *et al.*, 1996)。对于气孔导度在一定程度上可以控制水分散失和光合作用达成了共识。目前,许多叶片尺度的生物化学光合模型建立了光合速率与胞间 CO₂ 浓度、光强和叶温之间的关系 (Farquhar *et al.*, 1980;

收稿日期:2003-02-17 接受日期:2003-08-28

基金项目:国家重点基础研究发展规划项目(G2000018605)和国家自然科学基金项目(90202008, 90211002)

* 现工作单位:国家气象中心,中国气象局开放研究实验室 Present address: National Climate Center, Laboratory for Climate Studies, China Meteorological Administration, 100081. E-mail: xuhm@cma.gov.cn

** 通讯作者 Author for correspondence E-mail: gaq@bnu.edu.cn

Collatz *et al.*, 1991), 有些模型虽然耦合了气孔导度, 但气孔导度模型大多是经验性的, 并且多未考虑土壤水分条件对气孔导度的影响 (Franks & Wong, 1984; Ball *et al.*, 1987; Leuning, 1995), 因而无法用于土壤水分状况变化较大的区域, 并且也无法揭示植物对干旱环境的反应。

为寻求黄土高原森林草原区生态系统恢复和重建过程的合理途径, 我们在 2002 年生长季对黄土高原 6 种植物的叶片净光合速率和蒸腾速率的日进程进行了观测。在此基础上, 应用基于表观光合作用过程的光合速率模型和基于保卫细胞结构力学性质和细胞水分关系的机理性气孔导度模型, 分析了 6 种植物的光合特性与微环境变量及气孔导度之间的关系。

1 野外观测实验与数据获取

野外观测实验地点设在中国科学院安塞水土保持实验站长期治理的小流域——纸坊沟流域。纸坊沟流域位于 36°51'N, 109°19'E, 居黄土高原腹地, 属典型的梁峁状丘陵沟壑区。该流域属暖温带半干旱气候区, 多年平均降雨量为 524.5 mm, 年平均温度为 8.8 °C。流域处于森林草原过渡带, 由于人类活动的影响, 地带性植被已经破坏殆尽, 自 1973 年以来, 安塞水土保持实验站开始对这个小流域进行治理, 目前流域主要植被类型包括人工种植的刺槐 (*Robinia pseudoacacia*) 和苹果 (*Malus pumila*) 等阔叶林, 沙棘 (*Hippophae rhamnoides* L. subsp. *sinensis* Rousi) 灌丛等人工灌丛以及封禁后自然恢复的茵陈蒿 (*Artemisia capillaris*) 铁杆蒿 (*A. gmelinii*) 等天然草地。本研究选定当地刺槐、苹果、沙棘、柠条 (*Caragana korshinskii*) 铁杆蒿和茵陈蒿, 共计 6 种植物为研究对象。

于 2002 年生长季 (5 月中旬、7 月下旬和 9 月下旬) 利用 LI-6400, 采用开路法, 在自然条件下分别对这几种植物的气体交换特征参数进行了观测。测量分别在 5、7、9 月晴朗无云日 8:00 ~ 18:00 进行, 每 2 h 观测一次。对每种植物随机选择两株, 每个植株按不同方位选择枝条顶端充分展开的 3 片叶, 每次每片叶测量 3 个重复。测定的参数主要包括: 净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i)、叶温 (T)、光合有效辐射 (I_p)、大气压 (P_a)、大气 CO_2 浓度 (C_a) 以及相对湿度 (RH) 等。在进行气体交换测量的同时, 每天 16:00 还利用 TDR (Time Domain Reflectometry) 测定了不同群落的

土壤水分体积含水量。

2 模型介绍

所用的净光合速率模型是 Thornley 和 Johnson (1990) 提出的叶片水平的模型 (以下简称 TJ 模型)。与 Farquhar 等 (1980) 的生化光合作用模型比较, TJ 模型具有简化了的生物化学过程, 但却直接突出了气孔导度的控制作用 (Gao *et al.*, 2003), 因此对北方干旱区的植物有较强的适应性。模型描述了 C_3 和 C_4 植物的净光合速率 (P_n , $\text{mmol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 与光合有效辐射 (I_p , $\text{mmol photon} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔对 CO_2 的导度 (G_{sc} , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、气孔对氧气的导度 (G_{so} , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、叶片温度 (T , °C)、大气中 CO_2 和 O_2 的分压 (C_a , kPa) 和 (O_a , kPa), 以及大气压 (P_a , kPa) 之间的关系。研究所用的 C_3 植物的光合模型结构如下:

$$P_n = \frac{-b - \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a} \quad (1)$$

其中,

$$a = P_a (G_{so} G_x - G_{sc} G_p) \quad (2)$$

$$b = -[G_{sc} G_{so} (\alpha_p I_p + G_x C_a + G_p O_a) - R_d P_a (G_{so} G_x - G_{sc} G_p) + \alpha_p I_p P_a (G_{sc} G_p + G_{so} G_x)] \quad (3)$$

$$c = G_{sc} G_{so} [R_d (\alpha_p I_p + G_x C_a + G_p O_a) + \alpha_p I_p (G_p O_a - G_x C_a)] \quad (4)$$

模型中的参数有: α_p 为光量子效率 ($\text{mmol} \cdot \text{mmol}^{-1}$), G_x 为羧化速率系数 ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kPa}^{-1}$), G_p 为光呼吸速率系数 ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kPa}^{-1}$), R_d 为暗呼吸速率系数 ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 这些参数都是叶温 T (°C) 的函数。

为了实现上述净光合速率模型与气孔导度的耦合, 我们还采用了 Gao 等 (2002) 的气孔导度模型, 模型建立了叶片蒸腾速率 (T_r , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 和气孔导度 (G_s , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 与光合有效辐射 (I_p , $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、水汽压亏缺 (VPD , kPa) 和土壤水势 ψ_s (kPa) 之间的关系。模型的结构如下:

$$G_s = \frac{G_{0m} + k_\psi \Psi_s + k_{\alpha\beta} I_p}{1 + k_{\alpha\beta} d_{vp}} \quad (5)$$

$$T_r = G_s d_{vp} \quad (6)$$

式中 G_{0m} 为黑暗条件下的土壤水势为最高时的气孔导度 ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), k_ψ 为保卫细胞结构的屈服系数 ($\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kPa}^{-1}$), $k_{\alpha\beta}$ 为气孔导度对光合有效辐射的敏感性 ($\text{mmol} \cdot \text{mmol}^{-1}$), $k_{\beta\gamma}$ 为气孔导度对水汽压亏缺的敏感性 (无单位), d_{vp} 为大气水汽压

相对亏缺 (VPD 除以大气压 P_a)

3 参数拟合以及 7 月份典型天气条件下光合日进程模拟

模型的参数通过对方程 (1) 和 (5) 的非线性回归获得。在方程 (1) 中,以每次观测获得的净光合速率 (P_n) 为因变量,测定的气孔导度 (G_s)、光合有效辐射 (I_p)、大气压 (P_a)、 CO_2 分压 (C_a) 和叶温 (T) 作为自变量对模型进行非线性拟合。拟合参数为光量子效率 (α_p)、羧化速率系数 (G_x)、光呼吸系数 (G_p) 以及暗呼吸系数 (R_d)。在方程 (5) 的气孔导度分析中, G_{0m} , k_ψ , $k_{a\beta}$, $k_{\beta g}$ 为拟合参数;自变量 I_p 为 LI-6400 观测值, d_{vp} 通过大气饱和水汽压以及观测的 RH 和 P_a 计算获得, ψ_s 是根据 Van Genuchten 方程 (Vereecken *et al.*, 1989), 根据土壤质地以及测定的不同植物群落土壤体积分含水量计算获得的。以每次观测得到的气孔导度的平均值 (对植株作平均) 作为因变量,土壤水势、光合有效辐射和水汽压亏缺作为自变量对模型进行非线性拟合。

根据上述模型拟合获取的参数和 7 月份典型天气状况,模拟了 6 种植物在典型天气条件下净光合速率和气孔导度的日变化。

4 结果与讨论

4.1 净光合速率和气孔导度的非线性回归的结果

表 1 和表 2 给出了根据 6 种植物的野外气体交换测量数据,经过非线性回归得到的净光合速率模型和气孔导度模型的参数。图 1 和图 2 反应了 6 个植物种的净光合速率和蒸腾速率观测值与相应的模型预测值之间的关系。通过对模拟结果的统计检验,可以看出净光合速率模型和气孔导度模型和应用的 R^2 分别在 56% ~ 79% 和 40% ~ 59% 之间。所有植物中的回归结果均通过了 ANOVA 的 F 检验 (结果未列出),说明回归分析在统计上是显著的。

光量子效率和羧化速率系数反应了电子传递和羧化这两个光合作用的基本过程,揭示了植物的生物化学光合能力。从表 1 可以看出,刺槐、苹果、沙棘和柠条的生物化学光合能力高 ($\alpha_p \cdot G_x > 0.1$),而铁杆蒿和茵陈蒿的生物化学光合能力低。这可能是由于刺槐等阳生和中生植物种叶片内电子传递载体含量比铁杆蒿、茵陈蒿这类阴生植物种高的原因 (Demmig-Adams & Adams, 1992)。

光合电子流一部分用于热耗散,其余的光合电子流主要用于 RuBP 的羧化和光呼吸。在这 6 种植物中,沙棘和茵陈蒿的羧化速率系数大,而刺槐、苹果、柠条和铁杆蒿的羧化速率系数小。沙棘的光呼吸速率系数最大,而铁杆蒿和茵陈蒿的光呼吸速率系数较低。

表 1 黄土高原森林草原区 6 种植物净光合速率非线性回归结果

Table 1 Result of non-linear regression of photosynthesis data for six plant species in forest-steppe region of Loess Plateau

植物种 Species	α_p	G_x	G_p	R_d	$\alpha_p \cdot G_x$	G_x / G_p	R^2 (%)
刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	0.084 8	1.618 1	1.154	0.612	0.119 2	1 401.6	70.95
苹果 <i>Malus pumila</i>	0.103 3	1.788 7	1.729	0.151	0.184 7	1 034.5	56.76
沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	0.117 5	3.498 7	2.183	2.399	0.411 2	1 602.5	78.36
柠条 <i>Caragana korshinskii</i>	0.058 3	1.872 0	1.333	0.546	0.109 1	1 404.0	78.06
铁杆蒿 <i>Artemisia gmelinii</i>	0.049 2	1.233 8	0.709	0.259	0.060 7	1 740.6	69.60
茵陈蒿 <i>A. capillaris</i>	0.044 3	2.113 8	0.252	0.000 001	0.093 7	8 388.0	60.44

α_p : 光量子效率 Photon efficiency ($mol \cdot mol^{-1}$) G_x : 羧化速率系数 Carboxylation coefficient ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1} \cdot kPa^{-1}$) G_p : 光呼吸速率系数 Photorespiration coefficient ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1} \cdot kPa^{-1}$) R_d : 暗呼吸系数 Dark respiration coefficient ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)

表 2 黄土高原森林草原区 6 种植物气孔导度非线性回归结果

Table 2 Result of non-linear regression of stomatal conductance data for six plant species in forest-steppe region of Loess Plateau

植物种 Species	G_{0m}	k_ψ	$k_{a\beta}$	$k_{\beta g}$	R^2 (%)
刺槐 <i>Robinia pseudoacacia</i>	614.96	0.082 1	570.00	407.13	54.41
苹果 <i>Malus pumila</i>	265.88	0.171 4	163.23	77.86	40.15
沙棘 <i>Hippophae rhamnoides</i>	667.46	4.538 0	196.75	44.59	41.33
柠条 <i>Caragana korshinskii</i>	271.73	0.332 7	238.14	40.31	55.78
铁杆蒿 <i>Artemisia gmelinii</i>	2 205.40	15.758 3	902.22	344.18	58.93
茵陈蒿 <i>A. capillaris</i>	3 613.40	22.200 0	200.04	219.60	46.19

G_{0m} : 黑暗条件下大气和土壤水均饱和时的气孔导度 Stomatal conductance at zero incident light intensity and saturated soil water content and vapor pressure ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$) k_ψ : 保卫细胞结构的屈服系数 Elastic compliance of guard cell structure ($mmol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1} \cdot kPa^{-1}$) $k_{a\beta}$: 气孔导度的光敏系数 (无量纲) Stomatal sensitivity to incident light (dimensionless) $k_{\beta g}$: 气孔导度对水汽压亏缺的敏感系数 (无量纲) Stomatal sensitivity to vapor pressure deficit (dimensionless)

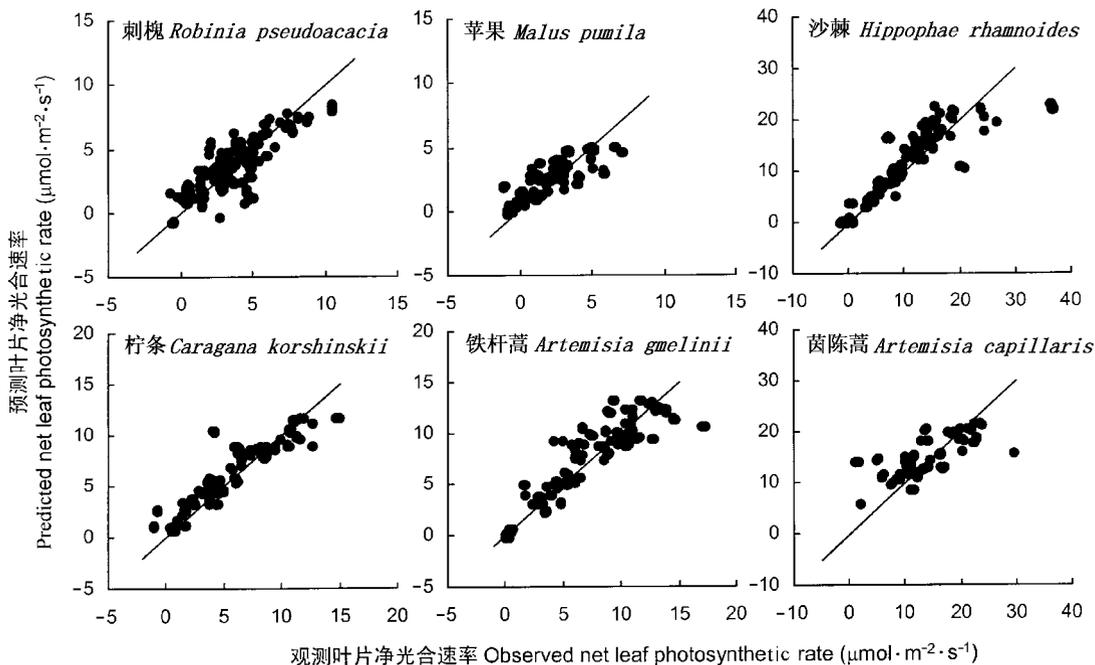


图1 黄土高原森林草原区 6 种植物净光合速率模拟结果

Fig.1 Result of application of leaf photosynthesis model to six plant species in forest-steppe region of Loess Plateau

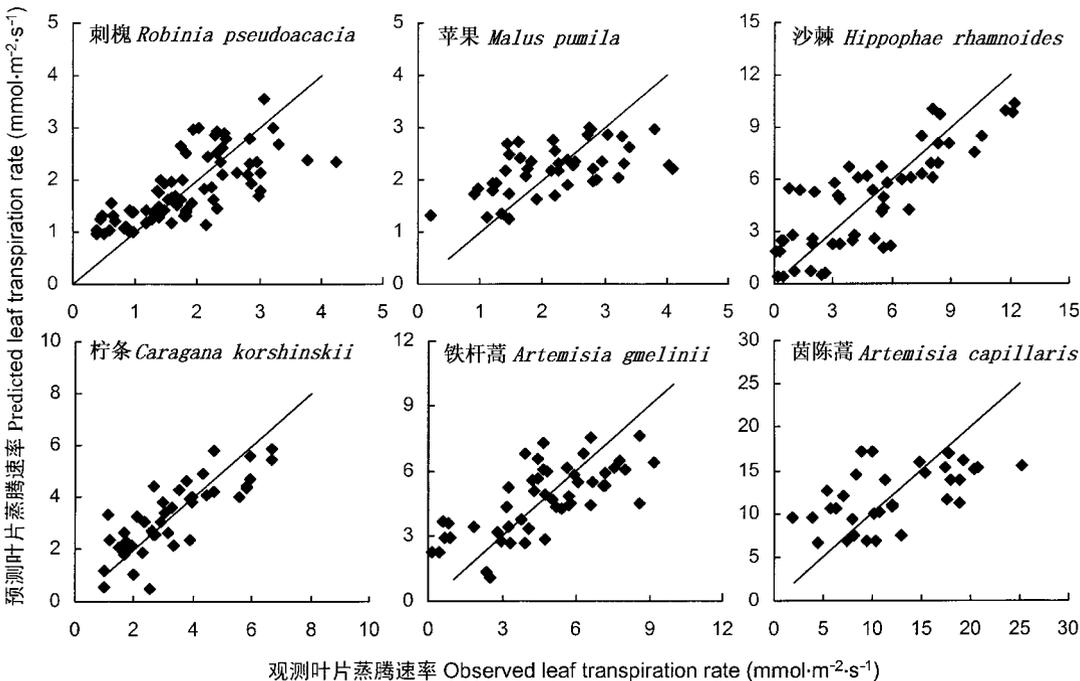


图2 黄土高原森林草原区 6 种植物气孔导度模拟结果

Fig.2 Result of application of stomatal conductance model to six plant species in forest steppe region of Loess Plateau

通过羧化速率系数和光呼吸速率系数的分析可以看出,茵陈蒿的羧化速率远大于光呼吸速率,所以虽然该植物种对光能的利用率低,但光合电子流用于羧化的比例很大,因此净光合速率高于其它植物种。而沙棘不但光量子效率高,而且光合电子流用于羧化的比例也高,这可能是沙棘净光合速率较高

的原因。

表 2 的气孔导度模型应用结果显示了模型从整体上解释了实测气孔导度数据中 40% ~ 60% 的变化量(信息)。均可以通过回归分析统计有效性的 F 检验 $[(总平方和 - 残差平方和) / 参数个数] / [残差平方和 / (总自由度 - 参数个数)]$ (Snedecor &

Cochran, 1980)。但由于残差量比较大,苹果、沙棘、茵陈蒿的 R^2 均小于 50%。其结果是回归分析得到的参数也带有比较大的不确定性(即参数的方差比较大),致使我们没有办法对参数进行植物种之间的比较分析(Allen & Cady, 1982)。根据 Gao 等(2002),在假定土壤水分的日变化可以忽略的条件下,该模型对湿润区的乔木气孔导度变化的解释达到 70%以上。相比之下,这个模型对区域极端条件下的干旱区植物的应用结果远不如在湿润条件下乔木的情况,这里面极有可能是因为干旱区是土壤和植物体内水分的日变化比较大的缘故。好在本文运用气孔导度模型的目的主要只是为了满足典型 7 月天气下的 6 种植物的光合日进程的计算中的气孔导度日变化计算的需要(下一小节)。

4.2 净光合速率日变化分析

图 3 给出了研究区 7 月份典型天气条件下的辐射、气温和相对湿度的日变化,图 4 给出了典型天气条件下 6 种植物气孔导度和净光合速率日变化的模拟结果。

典型天气情况下,7 月太阳辐射在中午 12:00 达到最高,而气温在日出后因太阳辐射而增加,直到午后 14:00,当太阳辐射衰减到一定程度后,温度才开始降低。

在本文典型天气状况下气孔导度日变化模拟中,没有考虑土壤水分变化对气孔导度的影响(土壤水势值为 0)。所以这里模拟的情况只代表土壤水分供应充足的光合作用日进程。真实情形条件下土壤水分胁迫的程度千差万别。而本文的模拟仅仅提供一个没有土壤水分胁迫条件下的本底情形,给未来的实验和理论研究提供参考和对照。通过气孔导度日变化的模拟可以看出,沙棘、铁杆蒿和茵陈蒿的气孔导度只在 8:00 中出现一个峰值,而在 8:00 之后气孔导度并没有随着光合有效辐射的增加而继续

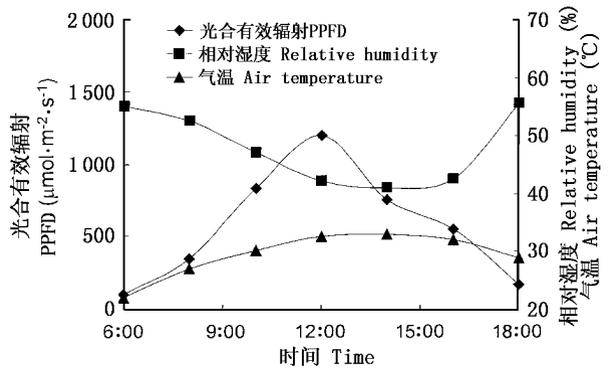


图 3 黄土高原森林草原区 7 月典型天气下光合有效辐射、气温和相对湿度的日变化
Fig.3 Diurnal variation of photosynthetic photon flux density (PPFD), air temperature and relative humidity in forest steppe region of Loess Plateau during a typical day in July

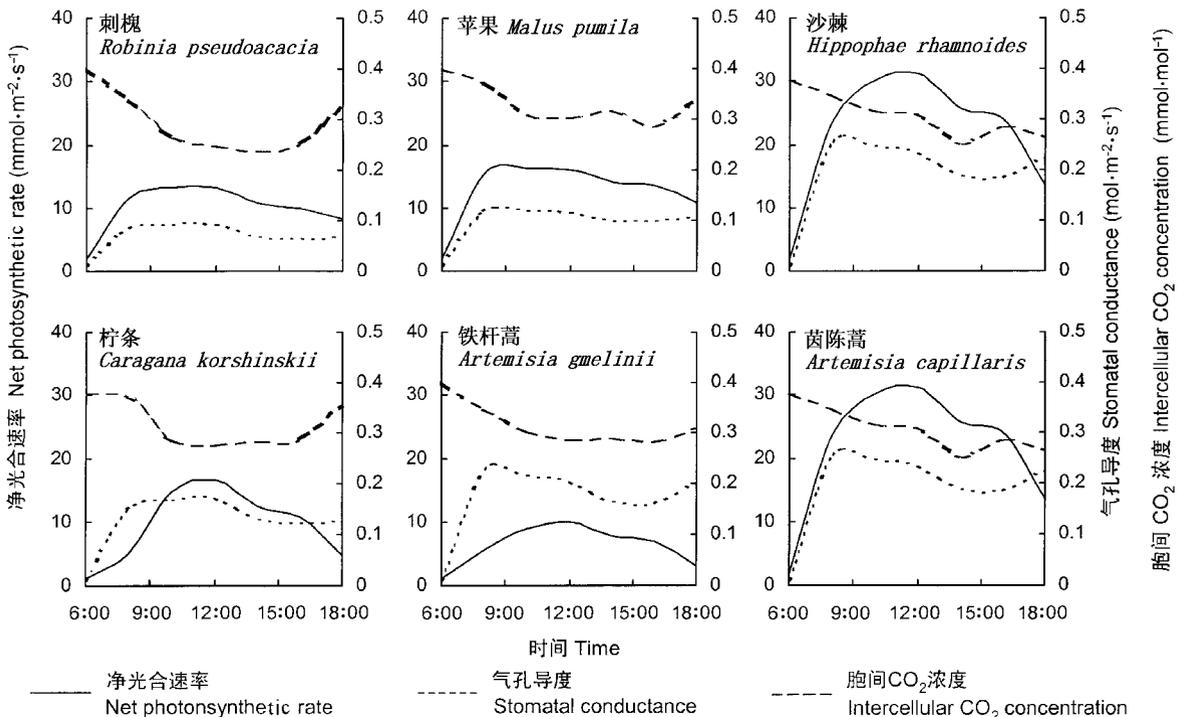


图 4 7 月典型天气情况下黄土高原森林草原区 6 种植物气孔导度和净光合速率日变化模拟结果
Fig.4 Diurnal variation of stomatal conductance and net photosynthetic rate for six plant species in forest steppe region of Loess Plateau during a typical day in July

增加。在 8:00~16:00 期间,气孔导度随着水汽压亏缺的增大气孔导度下降较为明显。

通过对 6 种植物典型天气下的净光合日变化模拟可以看出,植物的光合速率日变化与辐射的日变化相关性极强,6 种植物的光合速率日变化都在正午 12:00 达到峰值。从 12:00 之后,6 种植物的净光合速率都呈下降趋势,其中刺槐、铁杆蒿和茵陈蒿在 12:00~16:00 期间,沙棘在 12:00~14:00 期间,净光合速率降低的同时伴随着气孔导度和胞间 CO_2 的降低,所以此时气孔导度可能是光合速率降低的主要影响因素,而苹果和柠条净光合速率和气孔导度在午后都呈下降趋势,但胞间 CO_2 浓度却呈增加趋势,所以净光合速率的下降是由叶肉细胞光合活性降低造成的(周海燕等,2001;张利平等,1998;冯金朝等,1997)。

5 结 论

利用净光合速率和气孔导度模型拟合黄土高原森林草原区 6 种植物的净光合速率与气孔导度及与环境因子之间的关系,并模拟了 7 月典型天气情况下气孔导度和净光合速率的日变化,分析了气孔导度对净光合速率的影响。模型的拟合结果经统计检验,回归结果统计性显著。通过对拟合结果的分析可以得出以下结论:1)沙棘生物化学光合能力最高,苹果、刺槐和柠条次之,而铁杆蒿和茵陈蒿的较低。铁杆蒿和茵陈蒿的光呼吸速率系数明显低于其它植物种。2)6 种植物的光合作用的日变化都与光合有效辐射的日变化相关性较强,并在中午 12:00 达到峰值,刺槐、铁杆蒿、茵陈蒿和沙棘在午后出现的净光合速率下降主要是由气孔导度减小引起的,而苹果和柠条午后净光合速率的降低与叶肉细胞光合活性降低有关。这些结论是通过野外观测得到的数据进行非线性回归分析得到的结果,旨在为未来的生理学研究提供一些可能探讨的途径和思路及野外试验佐证。根据大量的第一手资料的统计分析得到的这些结果所反映的背后的微观生理学机制,有待于生理学家们在未来的实验室工作进一步加以验证。

参 考 文 献

- Allen, D. M. & F. B. Cady. 1982. Analyzing experimental data by regression. Belmont, CA: Lifetime Learning Publications.
- Aphalo, P. J. & P. G. Jarvis. 1991. Do stomata respond to relative humidity? *Plant, Cell and Environment*, **14**: 127~132.
- Ball, J. T., I. E. Woodrow & J. A. Berry. 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In: Biggins, J. ed. *Progress in photosynthesis research IV*. Dordrecht, the Netherlands: Martinus Nijhoff Publishers. 221~224.
- Collatz, G. J., J. T. Ball, C. Grivet & J. A. Berry. 1991. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer. *Agricultural and Forest Meteorology*, **54**: 107~136.
- Cowan, I. R. 1977. Stomatal behaviour and environment. *Advances in Botanical Research*, **4**: 117~228.
- Demmig-Adams, B. & W. W. Adams. III. 1992. Photoprotection and other responses of plants to high light stress. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **43**: 599~626.
- Farquhar, G. D., S. von Caemmerer & J. A. Berry. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta*, **149**: 78~90.
- Farquhar, G. D. & T. D. Sharkey. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, **33**: 317~345.
- Feng, J. C. (冯金朝), C. L. Zhang (张承烈), Z. C. Huang (黄子琛) & H. G. Liang (梁厚果). 1997. Study on CO_2 exchange characteristics of desert plant under different environmental condition. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica (西北植物学报)*, **17**: 135~141. (in Chinese with English abstract)
- Franks, P. J. & S. C. Wong. 1984. An empirical model of stomatal conductance. *Australian Journal of Plant Physiology*, **11**: 191~210.
- Friend, A. D. 1991. Use of a model of photosynthesis and leaf microenvironment to predict optimal stomatal conductance and leaf nitrogen partitioning. *Plant, Cell and Environment*, **14**: 895~905.
- Gao, Q., S. Peng, P. Zhao, X. Zheng, X. Cai, M. Yu, W. Shen & Y. Liu. 2003. Explanation of vegetation succession in subtropical southern China in light of ecophysiological characteristics of plant species. *Tree Physiology*, **23**: 641~648.
- Gao, Q., P. Zhao, X. Zheng, X. Cai & W. Shen. 2002. A model of stomatal conductance to quantify the relationship between leaf transpiration, microclimate and soil water stress. *Plant, Cell and Environment*, **25**: 1373~1381.
- Hamlyn, G. J. 1998. Stomatal control of photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany*, **49**: 387~398.
- Janáček, J. 1997. Stomatal limitation of photosynthesis as affected by water stress and CO_2 concentration. *Photosynthetica*, **34**: 473~476.
- Jacobs, C. M. J., B. J. M. Vandenhurk & H. A. R. Debruin. 1996. Stomatal behaviour and photosynthetic rate of unstressed grapevines in semi-arid conditions. *Agricultural and Forest Meteorology*, **80**: 111~134.
- Jarvis, A. J. & W. J. Davis. 1998. The coupled response of stomatal conductance to photosynthesis and transpiration. *Journal of Experimental Botany*, **49**: 399~406.
- Jones, H. G. 1985. Partitioning stomatal and non-stomatal limitations to photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, **8**: 95~104.
- Leuning, R. 1995. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C_3 plants. *Plant, Cell and Environment*,

- 18**: 339 ~ 355.
- Morison, J. I. L. & R. M. Gifford. 1983. Stomatal sensitivity to carbon dioxide and humidity: a comparison of two C₃ and two C₄ grass species. *Plant Physiology*, **71**: 789 ~ 796.
- Nijs, I., R. Ferris, H. Blum, G. Hendrey & I. Impens. 1997. Stomatal regulation in a changing climate: a field study using free air temperature increase (FATI) and free air CO₂ enrichment (FACE). *Plant, Cell and Environment*, **20**: 1041 ~ 1050.
- Parkhurst, D. F. & O. L. Loucks. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology*, **60**: 505 ~ 537.
- Snedecor, G. W. & W. G. Cochran. 1980. *Statistical methods*. 7th ed. Ames, Iowa: The Iowa State University Press.
- Thornley, J. M. & I. R. Johnson. 1990. *Plant and crop modelling*. Oxford: Clarendon Press.
- Vereecken, H., J. Maes & J. Feyen. 1989. Estimating of soil moisture retention characteristic from texture, bulk density, and carbon content. *Soil Science*, **148**: 389 ~ 403.
- Zhang, L. P. (张利平), X. P. Wang (王新平), L. C. Liu (刘立超), Z. C. Huang (黄子琛) & X. M. Liu (刘新民). 1998. Study on gas exchange characteristics of main constructive plants *A. ordosica* and *C. korshinskii* in Shapotou region. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **18**: 133 ~ 137. (in Chinese with English abstract)
- Zhou, H. Y. (周海燕), J. G. Zhang (张景光), L. Q. Long (龙利群) & L. Zhao (赵亮). 2001. Photosynthesis of several dominant shrub of genus *Caragana* L. in ecotone. *Journal of Desert Research (中国沙漠)*, **21**: 227 ~ 231. (in Chinese with English abstract)

责任编辑:周广胜 责任编辑:周玉荣