

基于气孔导度和光合模型的植物功能类群合并问题

朱玉洁 高琼* 刘峻杉 徐霞 周婵

(北京师范大学资源学院, 景观综合模拟分析实验室, 北京 100875)

摘要 尺度扩展(Scaling up)过程中的植物类群合并问题是生态系统建模领域的难点之一。该文采用机理性生理生态学模型对内蒙古典型草原 9 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平均解释生长季内 78.19% 和 55.87% 的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 8 个植物生理参数进行聚类分析, 将内蒙古典型草原 9 种植物分为 3 个植物功能类群: 克氏针茅 (*Stipa krylovii*)、阿尔泰狗娃花 (*Heteropappus altaicus*)、冷蒿 (*Artemisia frigida*)、银灰旋花 (*Convolvulus ammannii*) 和小叶锦鸡儿 (*Caragana microphylla*) 抗旱性强, 生物化学光合能力中等, 归为一类称为强抗旱中光合植物功能类群; 羊草 (*Leymus chinensis*) 及芨芨草 (*Achnatherum splendens*) 和馬薊 (*Iris lactea*) 抗旱性中等, 生物化学光合能力较强, 归为一类称为中抗旱高光合植物功能类群; 串铃草 (*Phlomis mongolica*) 抗旱性和生物化学光合能力都比较低, 称为低抗旱低光合植物功能类群。在对多种植物存在的自然生态系统进行模拟时可以按此方法将植物分成若干具有相似特点的功能类群, 而不必对每一种植物都作模拟。这种处理方法可以降低模型复杂性和节省运算时间, 较之于只用优势种来代替所有物种的模拟也更加接近实际情况。这将为生态系统模型尺度扩展过程中如何合理有效合并植物类群, 从而正确判别植物功能型提供一种可行的方法。

关键词 生态系统模型 参数拟合 植物功能类群合并 聚类分析 尺度扩展 功能型

AGGREGATION OF PLANT FUNCTIONAL TYPES BASED ON MODELS OF STOMATAL CONDUCTANCE AND PHOTOSYNTHESIS

ZHU Yu-Jie, GAO Qiong*, LIU Jun-Shan, XU Xia, and ZHOU Chan

Laboratory of Integrated Landscape Analysis and Modeling, College of Resources Science and Technology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract Aims The issue of rationally classifying plant species into plant functional types at different scales has been a major challenge in ecosystem sciences, especially ecosystem simulation. A typical steppe in Inner Mongolia of China was chosen for study. We asked: 1) Can plant species be classified into several plant functional groups according to their ecophysiological characteristics of stomatal conductance and net photosynthesis? 2) Are there common ecophysiological traits of each plant functional group? 3) What are the advantages and disadvantages of this classification method in ecological modeling?

Methods Diurnal stomatal conductance and net photosynthetic rate of nine plant species were measured in the field during May, July, and late August 2005. Ecophysiological characteristics of these species were quantified by applying models of stomatal conductance and net photosynthesis to the field data. The models were fitted to the data to obtain model parameters for each species. The analysis showed that the model explained up to 55.87% and 78.19% of the variation in the stomatal conductance and net photosynthetic rate, respectively. Cluster analysis was then applied to identify plant functional types on the basis of the model parameters, which are regarded as ecophysiological traits of plant species.

Important findings Nine plant species were classified into three plant functional groups: 1) highly drought-resistant plants with moderate photosynthetic efficiencies, including *Stipa krylovii*, *Heteropappus altaicus*, *Artemisia frigida*, *Convolvulus ammannii* and *Caragana microphylla*; 2) medium drought-resistant plants with high photosynthetic efficiencies, including *Leymus chinensis*, *Achnatherum splendens* and *Iris lactea*; 3) low drought-resistant plants with low photosynthetic efficiencies, including *Phlomis mongolica*. This study suggests that plant species in natural ecosystems can be classified into several plant functional groups using our meth-

ods. Therefore, the complexity of ecological models and calculation times can be reduced by substituting plant functional groups for individual species. Our approach can be an effective way to quantitatively distinguish plant traits, thus contributing to scaling up of ecosystem simulation.

Key words ecosystem model, parameter fitting, aggregation of plant functional group, cluster analysis, scaling up, plant functional type

尺度上推是生态学研究常用的方法(Allen *et al.*, 1994; Gao *et al.*, 2001; Wu & Hobbs, 2002)。多植物种构成的群落的综合特性——类群的合并问题,即属于生态学里尺度上推问题之一。如何划分植物功能类群或功能型,才能在模型中准确地预测系统整体的行为,是生态系统模拟中基础但又十分重要的问题。这个问题的有效解决,可以为大尺度的景观动态模拟提供更加坚实的理论基础。

植物功能分类最初是按照对它们功能的了解或基于观测到的形态的、生理的、生化的、生殖的或种群数量特征之间的相关性(Woodward & Cramer, 1996; Gitay & Noble, 1997),人们假定这些分类将允许预测由全球变化带来的植物种的组成的变化而导致的生态系统过程的变化。虽然人们一直在努力提炼植物功能型(Plant functional type, PFT)的概念和术语(Gitay & Noble, 1997; Lavorel *et al.*, 1997; Lavorel & Garnier, 2002),但是探寻一个单一的、功能全面的但又相对简单的植物功能分类还是一个难点。

早在植物功能型概念明确提出以前,已经出现一些在模型中合并植物类群的研究。如早期广泛应用于全球尺度的生物化学分类模型“Holdridge 生命地带”(Holdridge, 1947),以及在全球尺度划分植物生活型来联系气候与植被关系的“生理生态经济”生长型(Box, 1981, 1996)。基于过程的平衡态陆地生物圈模型“BIOME”系列(Prentice *et al.*, 1992; Haxeltine *et al.*, 1996; Haxeltine & Prentice, 1996)也以植物功能型作为基本研究单元。Melillo 等(1993)建立的陆地生态系统模型是以生态生理参数,如光合潜力、氮吸收能力、理想碳氮比例、叶面积季相特征、枝叶脱落比率,以及碳氮分解矿化速率等为指标,把陆地生态系统分为 18 个类型,从而计算生态系统的生产力和碳氮循环。Bugmann(1996)基于植物对全球变化的响应和反馈的 4 个自身特点:长绿/落叶、耐寒、耐旱和耐阴,将温带和北部森林划分了 6 种功能型,并在欧洲和美国东北应用于林窗模型 ForClim。Condit 等(1996)基于人口统计学(Demography)、生长型(Growth form)、物候期(Phenology)以及湿度需要,对热带树种进行分类,并利用巴拿马 50 hm² 的森林动

态点数据进行了聚类分析。Pan 等(2002)的植被动态模型 TEM-LPJ 考虑了温带落叶林、温带松林、温带 C₃ 草地 3 个功能型。在生态系统模拟研究中,还有许多模型利用合并功能型来削减模拟对象的复杂性(Neilson *et al.*, 1992; McGuire *et al.*, 1995; Woodward & Cramer, 1996; Mckane *et al.*, 1997; Epstein *et al.*, 2001)。在气象上,陆面过程模型也需要从植物的蒸腾和光合特性出发,划分植物的功能类型,以便模拟生态系统的辐射平衡和水热传输。

国内唐海萍和蒋高明(2000)、孙国钧等(2003)、孙慧珍等(2004)、李荣平等(2004)以及翁恩生和周广胜(2005)对植物功能型的划分标准分别进行了理论性的概括和总结。沈泽昊和张新时(2000)提出基于植物分布的地形格局划分植物功能型(PFTs)的思路,根据不同地形部位群落中的数量特征,将位于中国亚热带北部的大老岭的常绿阔叶树种划分成 10 个植物功能型,讨论了这种功能型划分途径的有效性和局限。倪健(2001)利用“生态-外貌”原则,根据中国的现状植被类型及其分布,确定中国的 39 种优势植物功能型。陈旭东等(1998)在模型中用 Holdridge 生命地带方法对鄂尔多斯高原的生物群区进行了分类研究,模拟结果与实际情况基本吻合。Gao 和 Reynolds(2003)的干旱区景观综合模拟器 MALS,将研究区植物分为常绿灌木、落叶灌木和草本植物 3 种生活型或功能型,调查了 20 世纪南墨西哥 Jornada 盆地降雨对草灌变迁所起的潜在作用。

植被的光合生产力是推动和支撑整个生态系统的原初动力。模拟光合生产力及蒸散,是评价全球和区域初级生产力、模拟作物生长、研究陆面过程与气候相互作用和预测生态环境变化等的重要手段,对研究地球表层能量物质迁移、地球生物化学循环等有重要意义(于强等,1999)。气孔是空气中 CO₂ 进入植物体和植物体内水分蒸发的主要通道,它是连接大气和陆地植物的重要角色(郑凤英和彭少麟, 2003)。气孔的运动状况一定程度上反应了植物体内的代谢情况,而它对环境变化的灵敏度也是植物的一个重要抗旱特征(张守仁和高荣孚, 1998; 阮成江和李代琼, 2001)。

对一个生物多样性丰富的自然生态系统进行模拟时,如何合理合并植物类群以减少模型的复杂性,如何节省运算时间,是目前生态系统科学亟待解决的问题之一。本文尝试以基于机理的气孔导度模型(Gao *et al.*, 2002)和光合模型(Thornley & Johnson, 1990)参数拟合结果作为分类指标划分植物类群,评价不同植物类群的植物生理生态特点,旨在为简化多植物种生态系统的模拟工作探索一条可行的发展道路。

1 野外观测实验与数据获取

野外观测实验地点设在内蒙古自治区锡林郭勒盟南段的北京师范大学太仆寺旗实验基地。地理坐标范围为 $42^{\circ}03'55'' \sim 42^{\circ}10'37''$ N、 $115^{\circ}20'32'' \sim 115^{\circ}29'43''$ E。在“国家生态系统野外观测研究站网络布局分区”中,太仆寺旗处于中温带半干旱地区内蒙古高原南缘农牧交错脆弱生态区(II C4),属我国北方典型的半干旱农牧交错带。低山丘陵与盆地相间分布的波状起伏地形,温带亚干旱大陆性气候,年平均气温为 1.6°C ,年平均降水量为 407 mm ,年均风速为 $3.4\text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$,全年大风日数平均为 53.7 d ,土壤以栗钙土为主,质地较粗,富含沙和砾石,土壤贫瘠,有机质含量低。

2001年以来,该实验基地设置围栏禁牧打草。目前该区域主要植物种包括克氏针茅(*Stipa krylovii*)、羊草(*Leymus chinensis*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)、芨芨草(*Achnatherum splendens*)、银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)、串铃草(*Phlomis mongolica*)、阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)、马蔺(*Iris lactea*)和小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)等。本研究中选择以上9种植物为研究对象。于2005年生长季(5月中旬、7月下旬和8月下旬)利用LI-6400光合仪,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。测量分别选择晴朗无云日8:00~18:00进行,每2h观测1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6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。另外,研究组在太仆寺旗基地设有涡度相关系统和常规气象站,观测气象要素及 CO_2 通量。

2 模型介绍

2.1 气孔导度模型

气孔是 H_2O 和 CO_2 进出叶肉细胞的门户。气孔行为是调节蒸腾大小的重要手段,它反映的灵敏度是植物的一个重要抗旱特征(阮成江和李代琼, 2001)。本文所采用的气孔导度模型是Gao等(2002)基于气孔保卫细胞结构的力学性质和保卫细胞水分关系建立的机理性气孔导度模型。该模型中 g_s 、 I_p 、饱和水汽压差(VPD)和土壤水势(ψ_s)之间的关系为:

$$g_s = \frac{g_{0m} + k_{\psi}\psi_s + k_{\alpha\beta}I_p}{1 + k_{\beta g}d_{vp}} \quad (1)$$

式中: g_{0m} 为最大可能的黑暗条件下的气孔导度, k_{ψ} 为保卫细胞结构的弹性屈服系数($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{kPa}^{-1}$), $k_{\alpha\beta}$ 为气孔导度对光合行为的敏感性参数(Dimensionless), $k_{\beta g}$ 为气孔导度对水气压亏缺的敏感性参数, d_{vp} 为大气水汽压相对亏缺(VPD 除以大气压 P_a)。

参数 π_0 、 α 、 β 和 g_z 根据下式计算得出: $k_{\psi} = 1/\beta$, $k_{\alpha\beta} = \alpha/\beta$, $k_{\beta g} = 1/\beta g_z$, $\pi_0 = -g_{0m}/k_{\psi}$ 。其中, π_0 为保卫细胞黑暗中的渗透势(kPa); α 为渗透势对光合有效辐射的敏感性($\text{kPa}\cdot[\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}]^{-1}$); β 为保卫细胞的弹性模量($\text{kPa}\cdot[\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}]^{-1}$),是 k_{ψ} 的倒数; g_z 为水分从土壤到叶片的导度($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{kPa}^{-1}$)。

2.2 净光合速率模型

本文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,经Gao等(2003)修改后的版本,消除了海拔和气压对模型中各种参数的影响。与Farguhar等(1980)的生化光合作用模型比较,改进的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,因此对中国北方干旱半干旱区的植物有较强的适用性。根据黄土高原11种植物野外观测数据对两个模型行为进行的比较,表明TJ模型并不比Farquhar模型的非线性拟合结果差,并且对气孔导度的变化更为敏感(Gao *et al.*, 2004)。模型描述了植物的 P_n 与 I_p 、气孔对 CO_2 的导度(g_{sc})、气孔对氧气的导度(g_{so})、 T 、大气中 CO_2 和 O_2 的分压(C_a 和 O_a)之间的关系。

对于 C_3 植物,净光合速率模型为:

$$P_n = g_{sc}g_{so}(\alpha I_p + g_x C_a + g_p O_a) - R_d P_a (g_{so}g_x - g_{sc}g_p) + \alpha I_p P_a (g_{sc}g_p + g_{so}g_x) / 2 P_a (g_{so}g_x - g_{sc}g_p) - [g_{sc}g_{so}(\alpha I_p + g_x C_a + g_p O_a) - R_d P_a (g_{so}g_x - g_{sc}g_p) + \alpha I_p P_a (g_{sc}g_p + g_{so}g_x)]^2 + 4 P_a (g_{so}g_x - g_{sc}g_p) [g_{sc}g_{so} [R_d$$

$$\left(\alpha I_p + g_x C_a + g_p O_a \right) + \alpha I_p \left(g_p O_a - g_x C_a \right) \Big] / 2 P_a \left(g_{s0} g_x - g_{sc} g_p \right) \quad (2)$$

式中: P_n 为植物的净光合速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), P_a 是大气压 (kPa), g_{s0} 为对 O_2 的气孔导度 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), g_{sc} 为对 CO_2 的气孔导度 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), g_x 为羧化速率系数 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kPa}^{-1}$), g_p 为光呼吸速率系数 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{kPa}^{-1}$), α 为光量子效率 ($\mu\text{mol} \cdot \mu\text{mol}^{-1}$), I_p 为光合有效辐射 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), C_a 为大气中 CO_2 分压 (kPa), O_a 为大气中 O_2 的分压 (kPa), R_d 为暗呼吸速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

暗呼吸速率为温度的函数:

$$R_d = R_{d0} \exp\left(\frac{T_{\text{leaf}} - 25}{14.427}\right) \quad (3)$$

式中: R_{d0} 是常数 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 定义为 25 °C 时的暗呼吸速率。 T_{leaf} 是叶片温度 (°C)。

$$g_x = g_{x0} [1 + k_i (T_{\text{leaf}} - 20)] \quad (4)$$

$$g_p = g_{p0} [1 + k_i (T_{\text{leaf}} - 20)] \quad (5)$$

$$\alpha = \alpha_0 [1 + k_i (T_{\text{leaf}} - 20)] \quad (6)$$

式中: g_{x0} 、 g_{p0} 、 α_0 分别是羧化速率、光呼吸速率以及光合效率在 20 °C 时的系数。 k_i 为经验系数, 设定为 0.05。 本研究中所选物种均是 C_3 植物。

3 数据分析

3.1 参数拟合

模型的参数通过对方程 (1) 和 (2) 的非线性回归获得。

气孔导度分析中, 以每次观测得到的 g_s 对叶片的平均值作为因变量, ψ_s 、 I_p 和相对水汽压亏缺 (d_{vp}) 作为自变量, 采用非线性最小二乘法对模型进行参数拟合。

g_{0m} 、 k_ψ 、 $k_{\alpha\beta}$ 、 $k_{\beta g}$ 为拟合参数, 另外 4 个参数 (α 、 β 、 g_z 、 π_0) 分别根据公式计算得出。 由于土壤水分随深度而变化, 考虑了 80 cm 深的土层厚度, 共分 3 层 0~15、15~40、40~80 cm。 根据各层体积含水量和土壤质地 (容重、粘粒含量等), 分别计算逐层土壤水势, 并结合根系在各层的分布比例, 计算出 3 层的土壤的总水势。 模型中应用的是 3 层土壤的总水势, 具体计算方法参见文献 Campbell 等 (1993)。

光合模型分析中, 以每次观测获得的 P_n 为因变量, 测定的 g_s 、 I_p 、 P_a 、 C_a 和 T 作为自变量, 采用非线性最小二乘法对模型进行参数拟合。 对于 C_3 植物, 拟合参数为光量子效率 (α_0)、羧化速率系数

(g_{x0})、光呼吸系数 (g_{p0}) 和暗呼吸系数 (R_{d0})。

根据上述模型拟合获取的参数和生长季典型天气状况, 模拟了 9 种植物净光合速率、蒸腾速率和气孔导度的日变化。

3.2 聚类分析

根据 2005 年生长季观测数据, 对 9 个植物种的 4 个气孔导度模型参数和 4 个光合模型参数分别进行了聚类分析。 运用 SPSS 软件, 对各个参数进行了 "z-zone" 标准化处理后, 采用系统聚类分析 (Hierarchical cluster analysis) 中的最长距离法, 对距离的测度方法采用的是欧式距离。

4 结果与讨论

4.1 净光合速率和气孔导度的非线性回归结果与讨论

表 1 和表 2 给出了根据 9 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。 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的 R^2 平均值分别为 78.19% 和 55.87%。 下面分别对两个模型拟合结果进行分析和讨论。

4.1.1 气孔导度模型

从表 1 可以看出, 多数植物的拟合效果较好, 其中串铃草、羊草和银灰旋花的 R^2 值达到了 70% 以上。

在气孔导度模型参数中, g_{0m} 、 k_ψ 、 π_0 揭示了植物抵抗干旱和维持气孔开启的能力。 具体说来, g_{0m} 是在土壤水分饱和和以及黑暗条件下最大可能的气孔导度。 k_ψ 是保卫细胞结构的弹性屈服系数, k_ψ (或弹性模数 β) 反应了气孔导度与土壤水势之间的关系。 对于一个给定的土壤水势的减小, 一个大的 k_ψ 值 (或者一个小的 β) 意味着较大的气孔导度的减小, 即说明此植物种对于土壤水分的变化敏感, 因此 k_ψ (或者 β) 被看作是针对不断增加的土壤水分胁迫的抗旱性 (Drought resistance) 指标 (Gao *et al.*, 2002)。 k_ψ 值越大, 植物对于土壤水分就越敏感, 植物抵抗干旱胁迫的能力就越弱。 $\pi_0 = -g_{0m}/k_\psi$ 是保卫细胞关闭时的土壤水势 (等于黑暗情况下保卫细胞的渗透势), 表征植物在水分胁迫条件下的保持气孔开放的能力。 换句话说, 当土壤水势大于 π_0 时气孔保持开放状态, 当低于 π_0 时, 气孔关闭。 因此 π_0 做为植物的耐旱性 (Drought tolerance) 指标。 在这 9 种植物中, 芨芨草、小叶锦鸡儿以弹性模数较大、渗透

表 1 内蒙古典型草原区 9 种植物气孔导度非线性回归结果

Table 1 Non-linear regression of stomatal conductance parameters of nine plant species in the Inner Mongolia typical steppe

物种名 Species	g_{0m}	k_{ψ}	$k_{\alpha\beta}$	$k_{\beta g}$	π_0	α	β	g_z	R^2 (%)
小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	6 391.652 0	1.520 0	234.142 5	737.083 5	-4 205.067 7	154.042 3	0.657 9	0.002 1	68.76
克氏针茅 <i>Stipa krylovii</i>	418.008 5	0.402 7	65.583 2	21.325 2	-1 037.941 6	162.847 2	2.483 1	0.018 9	52.88
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	1 244.646 6	1.670 1	563.785 3	175.818 7	-745.252 8	337.575 8	0.598 8	0.009 5	79.14
芨芨草 <i>Achnatherum splendens</i>	8 804.484 6	1.303 1	2 710.841 9	1 911.986 1	-6 756.328 5	2 080.228 4	0.767 4	0.000 7	43.55
阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	1 888.120 9	3.040 6	245.310 5	112.494 2	-620.974 2	80.678 9	0.328 9	0.027 0	40.02
冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	332.486 9	0.350 6	22.481 8	6.219 3	-948.421 4	64.129 5	2.852 5	0.056 4	62.53
串铃草 <i>Phlomis mongolica</i>	2 550.800 0	17.124 0	6 481.200 0	1 025.600 0	-148.960 5	378.486 3	0.058 4	0.016 7	85.53
马蔺 <i>Iris lactea</i>	2 006.300 0	2.709 5	1 402.000 0	259.070 0	-740.468 7	517.438 6	0.369 1	0.010 5	54.41
银灰旋花 <i>Convolvulus ammannii</i>	372.081 9	0.473 8	34.812 3	0.425 4	-785.366 3	73.479 5	2.110 7	1.113 7	73.22

g_{0m} : 土壤水势为零时的黑暗条件下的最大可能气孔导度 The maximum possible stomatal conductance at dark with zero soil water vapor potential (saturated soil water content) ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) k_{ψ} : 保卫细胞结构的弹性柔顺系数 Elastic compliance of guard cell structure ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{kPa}^{-1}$) $k_{\alpha\beta}$: 表征气孔导度对光合行为的敏感性的参数(无量纲) Stomatal sensitivity to incident light (dimensionless) $k_{\beta g}$: 表征气孔导度对于饱和水汽压差敏感性的参数(无量纲) Stomatal sensitivity to vapor pressure deficit (dimensionless) π_0 : 保卫细胞黑暗中的渗透势 Osmotic potential at dark (kPa) α : 保卫细胞渗透压对于光的敏感性系数 Constant coefficient describing the sensitivity of osmotic potential to photosynthetically active radiation ($\text{kPa}^{-1}\cdot[\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}]^{-1}$) β : 保卫细胞的弹性模数 Elastic modulus of guard cell structure ($\text{kPa}^{-1}\cdot[\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}]^{-1}$) g_z : 土壤到叶的传导阻力 Conductance coefficient termed soil-to-leaf conductance hereafter ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{kPa}^{-1}$)

表 2 内蒙古典型草原区 9 种植物净光合速率非线性回归结果

Table 2 Non-linear regression of photosynthesis parameters of nine plant species in the Inner Mongolia typical steppe

物种名 Species	α_0	g_{x0}	$g_{\rho 0}$	R_{d0}	$\alpha_0\cdot g_{x0}$	$g_{x0}/g_{\rho 0}$	R^2 (%)
小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	0.098 936	3.470 717	0.002 134	0.002 746	0.343 378	1 626.734	95.34
克氏针茅 <i>Stipa krylovii</i>	0.094 221	0.797 234	0.000 488	0.000 819	0.075 116	1 632.72	40.79
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	0.370 876	7.796 803	0.007 891	0.001 268	2.891 644	988.076 6	72.54
芨芨草 <i>Achnatherum splendens</i>	0.275 366	2.714 535	0.002 331	0.005 93	0.747 49	1 164.505	83.47
阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	0.093 729	4.731 7	0.003 463	0.005 385	0.443 496	1 366.514	47.46
冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	0.079 658	6.578 966	0.006 029	0.000 952	0.524 066	1 091.189	77.15
串铃草 <i>Phlomis mongolica</i>	0.061 603	3.113 858	0.002 024	0.000 876	0.191 823	1 538.135	94.30
马蔺 <i>Iris lactea</i>	0.053 508	6.044 045	0.004 673	0.001 697	0.323 407	1 293.323	94.47
银灰旋花 <i>Convolvulus ammannii</i>	0.130 856	1.825 062	0.001 003	0.002 176	0.238 82	1 819.592	67.60

α_0 : 光子效率系数 Photon efficiency coefficient ($\mu\text{mol}\cdot\mu\text{mol}^{-1}$) g_{x0} : 羧化速率系数 Carboxylation coefficient ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{kPa}^{-1}$) $g_{\rho 0}$: 光呼吸速率系数 Photorespiration coefficient ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{kPa}^{-1}$) R_{d0} : 暗呼吸速率系数 Dark respiration coefficient ($\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)

势低而具有较强的抗旱能力和耐旱性,而串铃草和马蔺的保卫细胞弹性模数较小,渗透压较高,因而抗旱能力和耐旱性最差,其它植物居中。具有较大的渗透压(较低的渗透势)和较大的保卫细胞结构的弹性模数的植物具有较强的抵抗干旱和维持气孔开启的能力,但从保持土壤水分,以抵抗北方地区长期和严重干旱的角度出发,具有较软保卫细胞结构的植物对水分胁迫具有较大的敏感性,在干旱的情况下迅速降低气孔导度,可能更具有生存的优势(李根前等,2000;杨建伟等,2002;崔晓勇等,2000;许红梅等,2004)。

$k_{\alpha\beta}$ 反映了气孔导度与光合有效辐射的敏感性。在这 14 种植物中以串铃草和芨芨草的气孔导度对光合行为反应敏感,而其它植物种对光合反应不敏感。所谓气孔导度对光合行为反应敏感是指当光合速率增加时,气孔导度增加较大。由于 $k_{\alpha\beta} = \alpha/\beta$,所以气孔导度和光合行为之间的关系与保卫细胞渗

透压对光合有效辐射的敏感性以及保卫细胞的弹性模数相关。

$k_{\beta g}$ 反映了气孔导度对于饱和水汽压差的敏感性,气孔导度对饱和水汽压差反应敏感意味着较大的饱和水汽压差可能导致保卫细胞水分过量损失和气孔开度的急剧降低。从图 1 可以看出,在这 9 种植物中以芨芨草、串铃草和小叶锦鸡儿的气孔导度对光合行为反应最为敏感,银灰旋花和冷蒿对光合反应最不敏感,其它植物居中。

芨芨草、串铃草和小叶锦鸡儿 $k_{\beta g}$ 值较大,说明其随着饱和水汽压差的增大,气孔导度会明显减小。由 $k_{\beta g} = 1/\beta g_z$ 可以看出, $k_{\beta g}$ 大可能是保卫细胞结构较软和水分从土壤到叶片的导度(土壤到根系的导度与导管导度串接)较低,其中任何一个因素或两个因素综合作用所导致的。通过气孔导度模型推导得到的参数可知,小叶锦鸡儿气孔导度对于饱和水汽压差的敏感性是由较柔软的保卫细胞和较小的导度

共同导致了较大的 $k_{\beta g}$ 值;串铃草则主要因为其保卫细胞的弹性模数较小,细胞比较柔软,膨压的改变对气孔孔径影响大造成的;芨芨草主要是因为水分从土壤到叶片的导度小而造成的大的 $k_{\beta g}$ 值。冷蒿和银灰旋花对饱和水汽压差反应不明显是因为 g_z 大,保卫细胞供水充足,但由于内蒙古典型草原地区土壤水分经常处于亏缺状态而导致土壤供水不足,所以这几种植物的气孔导度在中午也有可能随着饱和水汽压差的增大而出现关闭的现象。

4.1.2 净光合速率光合模型

光量子效率(α_0)和羧化速率系数(g_{x0})反映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,二者乘积 $\alpha_0 \cdot g_{x0}$ 可以反映这种能力(许红梅等,2004)。从表2可以看出,羊草、芨芨草、银灰旋花的光量子效率(α_0)比较高,其中羊草最高(羊草 > 芨芨草 > 银灰旋花),而冷蒿、串铃草、马蔺的光量子效率(α_0)比较低(冷蒿 > 串铃草 > 马蔺),其中马蔺最低,阿尔泰狗哇花、克氏针茅、小叶锦鸡儿中等,且三者很接近(平均为 $0.0956 \mu\text{mol} \cdot \mu\text{mol}^{-1}$);对于羧化速率系数(g_{x0}),羊草、冷蒿和马蔺相对其它物种呈现明显的高值,羊草最高(羊草 > 冷蒿 > 马蔺),而芨芨草、银灰旋花和克氏针茅的羧化效率相对较小,克氏针茅最小(芨芨草 > 银灰旋花 > 克氏针茅),串铃草、小叶锦鸡儿、阿尔泰狗哇花中等;对于植物种的生物化学光合能力($\alpha_0 \cdot g_{x0}$),羊草的光合能力最强,其次是芨芨草,冷蒿、阿尔泰狗哇花、小叶锦鸡儿也有较强的光合能力,而克氏针茅的光合能力最低,串铃草和银灰旋花的光合能力也相对较低。

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。光合电子流的分配比例在很大程度上也决定了净光合速率的高低(林植芳等,2000)。 g_{p0} 表示植物的光呼吸速率, R_{d0} 表示植物的暗呼吸速率, g_{x0}/g_{p0} 反映了植物的同化能力,数值越高,用于羧化的份额就越大,用于光呼吸的份额就越小,在其它条件相当时,净光合速率也可能比较高。

在所有种类中,羊草、冷蒿、马蔺光呼吸最高(羊草 > 冷蒿 > 马蔺),串铃草、银灰旋花、克氏针茅光呼吸最低(串铃草 > 银灰旋花 > 克氏针茅),其它植物居中。芨芨草、阿尔泰狗哇花、小叶锦鸡儿暗呼吸最高(芨芨草 > 阿尔泰狗哇花 > 小叶锦鸡儿),冷蒿、串铃草、克氏针茅暗呼吸最低(冷蒿 > 串铃草 > 克氏针茅),其它植物居中。

在所有种类中,银灰旋花、克氏针茅、小叶锦鸡儿这3种植物的 g_{x0}/g_{p0} 值最大(银灰旋花 > 克氏针茅 > 小叶锦鸡儿),说明其光合能力虽然一般,但是光合生化能力和光合电子流用于同化的比例比较大,用于光呼吸的比例比较低。芨芨草、冷蒿、羊草,这3种植物的 g_{x0}/g_{p0} 值比较小(芨芨草 > 冷蒿 > 羊草),说明光合生化能力和光合电子流用于羧化的比例比较低。

4.2 聚类分析结果与讨论

4.2.1 基于气孔导度参数的聚类结果与讨论

如图1所示,从距离5处可以分成4类:

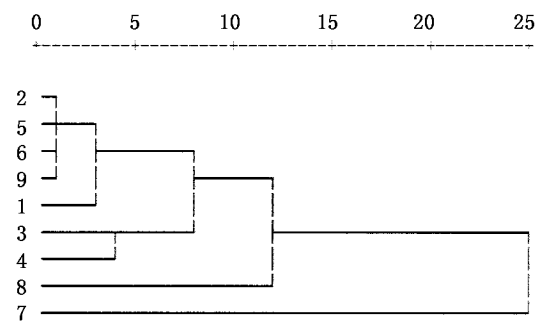


图1 基于气孔导度模型参数的聚类分析

Fig.1 Cluster analysis based on the parameters of stomatal conductance model

1. 小叶锦鸡儿 *Caragana microphylla*
2. 克氏针茅 *Stipa krylovii*
3. 羊草 *Leymus chinensis*
4. 芨芨草 *Achnatherum splendens*
5. 阿尔泰狗哇花 *Heteropappus altaicus*
6. 冷蒿 *Artemisia frigida*
7. 串铃草 *Phlomis mongolica*
8. 马蔺 *Iris lactea*
9. 银灰旋花 *Convolvulus ammannii*

第一类种类最多,包括克氏针茅、阿尔泰狗哇花、冷蒿、银灰旋花和小叶锦鸡儿。从气孔导度模型参数的生理意义来看,这类植物的共同特点是保卫细胞结构较硬,抗旱性和耐旱性很强,对光和水气压亏缺很不敏感。依照植物水分生态类型,除阿尔泰狗哇花属于中旱生之外,克氏针茅、冷蒿和银灰旋花均属于旱生植物,小叶锦鸡儿属于典型的旱生灌木,此类可称作强抗旱性植物功能类群。

第二类包括羊草和芨芨草,这类植物的共同特点是保卫细胞结构中等,抗旱性能中等。9种植物中芨芨草的气孔导度最大,保卫细胞结构中等,但渗透势最低,说明其耐旱性很强,抗旱性一般,且 $k_{\beta g}$ 最大,对水汽压亏缺非常敏感,主要是由于土壤至叶片的导度小造成的。芨芨草通常生长在比较湿润的盐沼生境,有一定的耐盐胁迫能力,故其渗透势较低以适应盐分的胁迫,但其气孔导度对大气干旱的敏感最终导致其综合抗旱能力不足。依照植物水分生态

类型 羊草和芨芨草分别属于旱中生和中旱生植物，此类可称作中抗旱性植物功能类群。

马蔺和串铃草各自单独成为一类，分别为第三类和第四类。马蔺是分布于半干旱生境中的中生耐盐植物， k_{ψ} 和 π_0 值均中等偏高，相对于其它 7 种植物来说，马蔺的抗旱和耐旱性能比较低。串铃草是中旱生多年生草本，在 9 种植物中 k_{ψ} 值(17. 124 0 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{kPa}^{-1}$)最大，相应的 β 值(0. 058 4 $\text{kPa}^{-1}\cdot[\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}]^{-1}$)最小，即保卫细胞结构最软，并且 π_0 值(- 148. 960 5 kPa)最大，这说明串铃草的抗旱能力和耐旱能力都是最差的。另外，串铃草 $k_{a\beta}$ 值(6 481. 200 0)最高， $k_{\beta g}$ 值(1 025. 600 0)仅次于芨芨草，可见它对光和水气压亏缺都十分敏感。第三类和第四类可统称为弱抗旱性植物功能类群。

从第一类到第四类植物功能类群，水分生态型由旱生向中旱生、旱中生和中生逐渐过渡。结合气孔导度模型参数的生理意义则更容易理解：从第一类到第四类 k_{ψ} 和 π_0 值由小变大，故而植物抗旱耐旱性也由强变弱。台培东等(2000)比较研究了 4 种不同水分生态型植物在不同水分胁迫下的光合作用、叶片含水量和气孔阻力等生理指标的反应。结果表明，不同水分生态型植物抵御干旱的机制是不同的。中生植物主要是通过增加气孔阻力限制蒸腾失水。而旱生植物则依靠高浓度的细胞原生质减少水分的散失，后者保水效率远高于前者。植物从中生种到旱生种，生理特性亦显示出规律性的种间差异，叶片含水量和气孔阻力水平降低，而单位叶面积的净光合速率增加。

4.2.2 基于光合模型参数的聚类结果与讨论

如图 2 所示，从距离为 10 处可以分成 3 类。阿尔泰狗哇花、串铃草、小叶锦鸡儿、冷蒿和马蔺为第一大类，羊草和银灰旋花为第二大类，克氏针茅和芨芨草为第三大类。

第一类植物类群的显著特点是光量子效率系数很低但羧化速率系数很高，两者综合作用使得生物化学光合能力居中等水平，并且光呼吸和暗呼吸也都处于中等水平。

第二类植物羊草和银灰旋花光量子效率系数和羧化速率系数都比较高，生物化学光合能力也是 3 类植物中较高的。尤其是羊草特点鲜明，它的光合能力在所有植物种中最强。具体表现为光量子效率系数、羧化速率系数、生物光化学能力以及光呼吸都是 9 种植物中最高的，光合生化能力和光合电子流用于同化的比例是 9 种植物中最低的，暗呼吸中等

偏下。说明羊草虽然生物光化学能力最强，但是光呼吸也很强，且用于同化的比例很低，以至于羊草的净光合速率并不是最高。光合生化能力和光合电子流用于同化的比例最大，用于光呼吸的比例最小。

第三类植物克氏针茅和芨芨草光量子效率系数偏高但羧化速率系数偏低，光合生化能力和光合电子流用于同化的比例比较大，用于光呼吸的比例比较小。

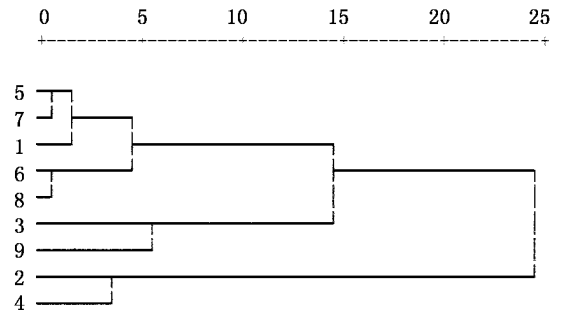


图 2 基于光合模型参数的聚类分析

Fig.2 Cluster analysis based on the parameters of photosynthesis model 1~9: 见图 1 See Fig. 1

4.2.3 综合气孔导度和光合模型的参数聚类结果与讨论

基于气孔导度和光合模型 8 个参数聚类分析的结果，概括了植物抗旱耐旱性以及光合、呼吸等生理生态特点，能比较综合的反映植物品种的异同情况。如图 3 所示，在距离 10 处可以分为 3 大类：

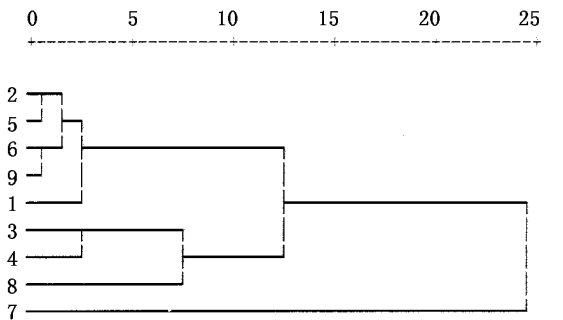


图 3 基于气孔导度-光合模型参数的聚类分析

Fig.3 Cluster analysis based on the parameters of both stomatal conductance and photosynthesis model 1~9: 见图 1 See Fig. 1

第一类植物类群与仅用气孔导度模型参数聚类分析结果相同，包括克氏针茅、阿尔泰狗哇花、冷蒿、银灰旋花和小叶锦鸡儿，可称作强抗旱中光合植物功能类群。这类植物的共同特点是保卫细胞结构较硬，抗旱性和耐旱性很强，对光和水气压亏缺最不敏

感,生物化学光合能力中等。

第二类植物包括羊草、芨芨草和马蔺,可称作中抗旱高光合植物功能类群。这一类的共同特点是抗旱耐寒性能中等,但生物光化学能力很高。

第三类植物可称作低抗旱低光合植物功能类群,就串铃草一种。它对光和水气压亏缺都很敏感,但保卫细胞弹性模数小,渗透势最高,抗旱性和耐旱性都比较差,并且生物光化学能力也较差。

5 结 论

蒸腾和光合作用是植物的重要生理功能,水分和光合生理特性与环境因子的关系是植物长期适应气候和生境条件的结果。内蒙古典型草原地区植物在长期对干旱半干旱草原地区光照充足、年降水量较少而且集中、生长期始末气温下降迅速等气候和生境条件的生态适应中,在形态、生理和行为方面形成了各种适应机制和特有的旱生特性。本文模拟了内蒙古典型草原区 9 种植物的净光合速率和气孔导度,并分析了各种植物的水分和光合特点。拟合结果经统计检验分别能够解释 78.19% 和 55.87% 生长季中净光合速率和气孔导度的日变化。结合植物水分生态型和光合生理生态特性,以气孔导度和光合模型共 8 个参数为指标对研究区 9 种植物进行聚类分析。结果表明,研究区 9 种植物可以为 3 种功能类群: 1) 强抗旱中光合植物功能类群,这类植物的共同特点是保卫细胞结构较硬,抗旱耐旱性强,生物化学光合能力中等,克氏针茅、阿尔泰狗娃花、冷蒿、银灰旋花和小叶锦鸡儿属于此类。2) 中抗旱高光合植物功能类群,这一类的共同特点是抗旱耐寒性能中等,但生物光化学能力很高,羊草、芨芨草和马蔺属于此类。3) 低抗旱低光合植物功能类群,这一类的共同特点是植物对光和水气压亏缺都很敏感,但保卫细胞弹性模数小,渗透势最高,抗旱性和耐旱性都比较差,并且生物光化学能力也较差,串铃草属于此类。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。

模型以气孔导度和净光合速率的生理参数为指标进行的聚类分析能够综合考虑植物种的水分和光合生理生态特性。大尺度的空间模拟模型可依此结果为基础,对于多物种存在的区域(事实上,客观的生态系统中必将是几种、几十种的植物种共存的情况)只考虑分类后若干个大的植物类群的生理生态特点,即只需要对每个大的植物功能类群有一套生理生态参数,而不必对每种植物都设定参数单独模

拟。这样处理较之于每一种物种都作模拟的方法将会减小程序复杂的程度,大大降低运算量。本文为模拟多植物种的复杂生态系统如何进行植物功能种类群合并提供了一种思路,但这样是否会牺牲模拟精度,对模拟精度的影响究竟能到何种程度,这与试验数据的可靠性、拟合结果的相关系数、植物功能类群划分的合理性等因素都有关系,具体情况还有待生态系统模型研究的进一步深入。

参 考 文 献

- Allen TFH, King AW, Milne BT, Johnson A, Turner S (1994). The problem of scaling in ecology. *Evolutionary Trends in Plants*, 7, 3–8.
- Box EO (1981). *Macroclimate and Plant Forms: an Introduction to Predictive Modeling in Phytogeography*. Dr. W. Junk Publishers, the Hague.
- Box EO (1996). Plant functional types and climate at the global scale. *Journal of Vegetation Science*, 7, 309–320.
- Bugmann H (1996). Functional types of trees in temperate and boreal forests: classification and testing. *Journal of Vegetation Science*, 7, 359–370.
- Campbell GS, Jungbauer JD, Shiozawa S, Hungerford RD (1993). A one-parameter equation for water sorption isotherms of soils. *Soil Science*, 156, 302–305.
- Chen XD (陈旭东), Chen ZX (陈仲新), Zhao YX (赵雨兴) (1998). The determination of ecotone and the characteristics of biome on Ordos Plateau. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 22, 312–318. (in Chinese with English abstract)
- Condit R, Hubbell SP, Forster RB (1996). Assessing the response of plant functional types to climatic change in tropical forests. *Journal of Vegetation Science*, 7, 405–416.
- Cui XY (崔晓勇), Du ZC (杜占池), Wang YF (王艳芬) (2000). Photosynthetic characteristic of a semi-arid sandy grassland community in Inner Mongolia. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 541–546. (in Chinese with English abstract)
- Farquhar GD, Caemmerer SV, Berry JA (1980). A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 149, 78–90.
- Gao Q, Peng SL, Zhao P, Zeng XP, Cai X, Yu M, Shen WJ, Liu YH (2003). Explanation of vegetation succession in subtropical southern China in light of ecophysiological characteristics of plant species. *Tree Physiology*, 23, 641–648.
- Gao Q, Reynolds JF (2003). Historical shrub-grass transition in the northern Chihuahuan Desert: modeling the effect of shifting rainfall seasonality and event size over a landscape gradient. *Global*

- Change Biology*, 9, 1475 – 1493.
- Gao Q, Yu M, Yang XS, Wu JG (2001). Scaling simulation models for spatially heterogeneous ecosystems with diffusive transportation. *Landscape Ecology*, 16, 289 – 300.
- Gao Q, Zhang XS, Huang YM, Xu HM (2004). A comparative analysis of four models of photosynthesis for 11 plant species in the Loess Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 126, 203 – 222.
- Gao Q, Zhao P, Zeng X, Cai X, Shen W (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.
- Gitay H, Noble IR (1997). What are functional types and how should we seek them? In: Smith TM, Shugart HH, Woodward FI eds. *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*. Cambridge University Press, Cambridge, 3 – 19.
- Haxeltine A, Prentice IC (1996). BIOME3: an equilibrium terrestrial biosphere model based on ecophysiological constraints, resource availability, and competition among plant functional types. *Global Biogeochemical Cycles*, 10, 693 – 709.
- Haxeltine A, Prentice IC, Creswell ID (1996). A coupled carbon and water flux model to predict vegetation structure. *Journal of Vegetation Science*, 7, 651 – 666.
- Holdridge LR (1947). Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*, 105, 367 – 368.
- Epstein HE, Chapin FS III, Walker MD, Starfield AM (2001). Analyzing the functional type concept in arctic plants using a dynamic vegetation model. *Oikos*, 95, 239 – 252.
- Lavorel S, Garnier E (2002). Predicting the effects of environmental changes on plant community composition and ecosystem functioning: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545 – 556.
- Lavorel S, McIntyre S, Landsberg J, Forbes D (1997). Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 12, 474 – 478.
- Li GQ (李根前), Tang DR (唐德瑞), Zhao YQ (赵一庆) (2000). The biological property and ecological habit of *Hippophae*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 20, 892 – 897. (in Chinese with English abstract)
- Li RP (李荣平), Liu ZM (刘志民), Jiang DM (蒋德明), Li XH (李雪华) (2004). Plant functional types and research methods. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 23(1), 102 – 106. (in Chinese with English abstract)
- Lin ZF (林植芳), Peng CL (彭长连), Sun ZJ (孙梓健), Lin GZ (林桂珠) (2000). Effect of light intensity on the partitioning of photosynthetic electron transport to photorespiration in four subtropical forest plants. *Science in China (Series C)* (中国科学 C 辑), 30(1), 72 – 77. (in Chinese)
- McGuire AD, Melillo JM, Kicklighter DW, Joyce LA (1995). Equilibrium responses of soil carbon to climate change: empirical and process-based estimates. *Journal of Biogeography*, 22, 785 – 796.
- McKane RB, Rastetter EB, Shaver GR, Nadelhoffer KJ, Giblin AE, Laundre JA, Chapin FS (1997). Climatic effects on tundra carbon storage inferred from experimental data and a model. *Ecology*, 78, 1170 – 1187.
- Melillo JM, McGuire AD, Kicklighter DW, Moore B III, Vorosmarty CJ, Schloss AL (1993). Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, 363, 234 – 240.
- Neilson RP, King GA, DeVelice RL, Lenihan JM (1992). Regional and local vegetation patterns: the responses of vegetation diversity to subcontinental air masses. In: Hansen AJ, di Castri F eds. *Landscape Boundaries*. Springer-Verlag, New York.
- Ni J (倪健) (2001). Plant functional types and biomass of China at a regional scale. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 43, 419 – 425. (in Chinese with English abstract)
- Pan YD, McGuire AD, Melillo JM, Kicklighter DW, Sitch S, Prentice IC (2002). A biogeochemistry-based dynamic vegetation model and its application along a moisture gradient in the continental United States. *Journal of Vegetation Science*, 13, 369 – 382.
- Prentice IC, Cramer W, Harrison SP, Leemans R, Monserud RA, Solomon AM (1992). A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography*, 19, 117 – 134.
- Ruan CJ (阮成江), Li DQ (李代琼) (2001). Stomatal conductance and influence factors of seabuckthorn in Loess Hilly Region. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 21, 1078 – 1084. (in Chinese with English abstract)
- Shen ZH (沈泽昊), Zhang XS (张新时) (2000). A study on the classification of the plant functional types based on the topographical pattern of plant distribution. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 42, 1190 – 1196. (in Chinese with English abstract)
- Sun GJ (孙国钧), Zhang R (张荣), Zhou L (周立) (2003). Trends and advances in researches on plant functional diversity and functional groups. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 23, 1430 – 1435. (in Chinese with English abstract)
- Sun HZ (孙慧珍), Guo QX (国庆喜), Zhou XF (周晓峰) (2004). Classification attribute and approach of plant functional types. *Journal of Northeast Forestry University* (东北林业大学

- 学报), 32(2), 81 – 83. (in Chinese with English abstract)
- Tai PD (台培东), Guo SH (郭书海), Song YF (宋玉芳), Sun TH (孙铁珩), Li PJ (李培军) (2000). Comparison of physiological characteristics of different ecotype plants. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 1, 53 – 56. (in Chinese with English abstract)
- Tang HP (唐海萍), Jiang GM (蒋高明) (2000). Plant functional type and its significance in ecological research. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 11, 461 – 464. (in Chinese with English abstract)
- Thornley JM, Johnson IR (1990). *Plant and Crop Modelling*. Clarendon Press, Oxford, UK.
- Weng ES (翁恩生), Zhou GS (周广胜) (2005). Defining plant functional types in China for global change studies. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 29, 81 – 97. (in Chinese with English abstract)
- Woodward FI, Cramer W (1996). Plant functional types and climatic changes: introduction. *Journal of Vegetation Science*, 7, 306 – 308.
- Wu JG, Hobbs R (2002). Key issues and research priorities in landscape ecology: an idiosyncratic synthesis. *Landscape Ecology*, 17, 355 – 365.
- Xu HM (许红梅), Gao Q (高琼), Huang YM (黄永梅), Jia HK (贾海坤) (2004). Photosynthetic characteristics of six plant species in a forest steppe of the Loess Plateau, China. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 28, 157 – 163. (in Chinese with English abstract)
- Yang JW (杨建伟), Han RL (韩芮莲), Wei YK (魏宇昆), Sun Q (孙群), Liang ZS (梁宗锁) (2002). Water relation and growth of seabuckthorn and poplar under different soil water content. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 22, 579 – 586. (in Chinese with English abstract)
- Yu Q (于强), Xie XQ (谢贤群), Sun SF (孙菽芬), Wang TD (王天铎), Lu PL (陆佩玲) (1999). Advances in simulation of plant photosynthetic productivity and canopy evapotranspiration. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 19, 744 – 753. (in Chinese with English abstract)
- Zhang SR (张守仁), Gao RF (高荣孚) (1998). Study on the stomatal ecophysiological characters of two new clones of *Sect. Leuce*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 18, 358 – 363. (in Chinese with English abstract)
- Zheng FY (郑凤英), Peng SL (彭少麟) (2003). Responses of plant stomatal conductance to elevated CO₂ at different scales. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 22(1), 26 – 30. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 万师强 责任编辑: 张丽赫