

# 植物气孔导度对CO<sub>2</sub>响应模型的构建

叶子飘<sup>1</sup> 于冯<sup>2,3</sup> 安婷<sup>1</sup> 王复标<sup>1</sup> 康华靖<sup>2,3,4\*</sup>

<sup>1</sup>井冈山大学数理学院生物物理研究所, 江西吉安 343009; <sup>2</sup>温州市农业科学研究院, 浙江温州 325006; <sup>3</sup>温州市农林渔生态系统增汇减排重点实验室, 浙江温州 325006; <sup>4</sup>浙江省浙南作物育种重点实验室, 浙江温州 325006

**摘要** 构建一个普适性的植物叶片气孔导度( $g_s$ )对CO<sub>2</sub>浓度响应( $g_s$ - $C_a$ )的模型, 对定量研究植物叶片 $g_s$ 对CO<sub>2</sub>浓度的响应变化尤为必要。该研究运用便携式光合仪(LI-6400)测量了大豆(*Glycine max*)和小麦(*Triticum aestivum*)光合作用对CO<sub>2</sub>的响应曲线( $A_n$ - $C_a$ ), 在比较传统的Michaelis-Menten模型(M-M模型)和叶子飘构建的CO<sub>2</sub>响应模型拟合大豆和小麦 $A_n$ - $C_a$ 效果的基础上, 构建了 $g_s$ - $C_a$ 响应新模型。然后用新构建的模型拟合大豆和小麦的 $g_s$ - $C_a$ 曲线, 并将拟合结果与传统模型的拟合结果, 以及与其对应的观测数据进行比较, 以判断所构建模型是否合理。结果显示: 叶子飘构建的 $A_n$ - $C_a$ 模型可较好地拟合大豆和小麦的 $A_n$ - $C_a$ 曲线, 确定系数( $R^2$ )均高达0.999。M-M模型拟合大豆和小麦的 $A_n$ - $C_a$ 曲线时的 $R^2$ 值虽然也较高, 但在较高CO<sub>2</sub>浓度时的拟合曲线偏离观测曲线。因此, 基于叶子飘的 $A_n$ - $C_a$ 模型构建 $g_s$ - $C_a$ 模型更为可行。新构建的 $g_s$ - $C_a$ 模型可较好地拟合大豆和小麦的 $g_s$ - $C_a$ 曲线,  $R^2$ 分别为0.995和0.994, 而且还可以直接给出最大气孔导度( $g_{s-max}$ )、最小气孔导度( $g_{s-min}$ ), 以及与 $g_{s-min}$ 相对应的CO<sub>2</sub>浓度值( $C_{s-min}$ )。拟合得到大豆和小麦的 $g_{s-max}$ 分别为0.686和0.481 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 与其对应的观测值(分别为0.666和0.471 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)之间均不存在显著差异; 同样, 拟合得到大豆和小麦的 $g_{s-min}$ 分别为0.271和0.297 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>, 与其对应的观测值(分别为0.279和0.293 mol·m<sup>-2</sup>·s<sup>-1</sup>)之间也均不存在显著差异; 此外, 新构建的 $g_s$ - $C_a$ 模型给出大豆和小麦的 $C_{s-min}$ 值分别为741.45和1 112.43 μmol·mol<sup>-1</sup>, 与其对应的观测值(732.78和1 200.34 μmol·mol<sup>-1</sup>)也不存在显著差异。由此可见, 该研究新构建的 $g_s$ - $C_a$ 模型可作为定量研究植物叶片气孔导度对CO<sub>2</sub>浓度变化的有效数学工具。

**关键词** 气孔导度; CO<sub>2</sub>响应模型; CO<sub>2</sub>浓度; 光合作用

叶子飘, 于冯, 安婷, 王复标, 康华靖 (2021). 植物气孔导度对CO<sub>2</sub>响应模型的构建. 植物生态学报, 45, 00-00. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0326

## Investigation on CO<sub>2</sub>-response model of stomatal conductance for plants

YE Zi-Piao<sup>1</sup>, YU Feng<sup>2,3</sup>, AN Ting<sup>1</sup>, WANG Fu-Biao<sup>1</sup>, and KANG Hua-Jing<sup>2,3,4\*</sup>

<sup>1</sup>The Institute of Biophysics in College of Math and Physics, Jingtangshan University, Ji'an, Jiangxi 343009, China; <sup>2</sup>Wenzhou Academy of Agricultural Sciences, Wenzhou, Zhejiang 325006, China; <sup>3</sup>Wenzhou Key Laboratory of Adding Carbon Sinks and Reducing Carbon Emissions of Agriculture, Forestry and Fishery Ecosystem, Wenzhou, Zhejiang 325006, China; and <sup>4</sup>Southern Zhejiang Key Laboratory of Crop Breeding of Zhejiang Province, Wenzhou, Zhejiang 325006, China

### Abstract

**Aims** To quantify the responses of stomatal conductance ( $g_s$ ) to CO<sub>2</sub> concentration ( $g_s$ - $C_a$ ) under current and future climate conditions, it is necessary to build a generally applicable model suitable for simulating this process at plant leaf levels.

**Methods** The response curves ( $A_n$ - $C_a$ ) of photosynthesis of soybean (*Glycine max*) and wheat (*Triticum aestivum*) to CO<sub>2</sub> were fitted using data collected from a portable photosynthetic apparatus (LI-6400). Based on the comparison between the traditional Michaelis-Menten model (M-M model) and the CO<sub>2</sub> response model developed by Ye, a new  $g_s$ - $C_a$  response model was proposed. Then, the measured  $g_s$ - $C_a$  curves of soybean and wheat were fitted with the new model. The model results were compared with those of the traditional model and the corresponding observation data to judge the rationality of the model.

**Important findings** The  $A_n$ - $C_a$  model developed by Ye could fit well the  $A_n$ - $C_a$  curve of soybean and wheat, and the coefficient of determination ( $R^2$ ) is as high as 0.999. Although the  $R^2$  values of M-M model fitting the  $A_n$ - $C_a$  curves of soybean and wheat were also high, the fitting curves deviated from the observation at higher CO<sub>2</sub> concentrations. Meanwhile, M-M model greatly overestimated the maximum photosynthetic rate and could not estimate the saturation CO<sub>2</sub> concentrations. Therefore, it was more feasible to develop  $g_s$ - $C_a$  model based on the  $A_n$ - $C_a$

收稿日期Received: 2020-10-09 接受日期Accepted: 2021-01-16

基金项目: 国家自然科学基金(31960054和31560069)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31960054 and 31560069).

\* 通信作者Corresponding author (kanghuajing@126.com)

model of Ye. The new model of  $g_s-C_a$  could fit well the  $g_s-C_a$  curves of soybean and wheat, and the  $R^2$  were 0.995 and 0.994, respectively. Moreover, the maximum stomatal conductance ( $g_{s-max}$ ), the minimum stomatal conductance ( $g_{s-min}$ ) and the  $CO_2$  concentration corresponding to  $g_{s-min}$  ( $C_{s-min}$ ) could also be generated directly.  $g_{s-max}$  of soybean and wheat fitted by the  $g_s-C_a$  model was 0.686 and 0.481  $mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ , respectively, and there was no significant difference between the fitted values and corresponding observation values (0.666 and 0.471  $mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ , respectively). The new model of  $g_s-C_a$  could also obtain the minimum  $g_s$  ( $g_{s-min}$ ) of soybean and wheat (0.271 and 0.297  $mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ , respectively), and there was also no significant difference between the fitted values and corresponding observation values (0.279 and 0.293  $mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ , respectively). In addition, the new model of  $g_s-C_a$  generated the  $C_{s-min}$  values of 741.45 and 1 112.43  $\mu mol \cdot mol^{-1}$  for soybean and wheat, respectively, and also showed no significant difference from the observed value (732.78 and 1 200.34  $\mu mol \cdot mol^{-1}$ , respectively). Consequently, the  $g_s-C_a$  model developed in this paper can be used as an effective mathematical tool to quantitatively study the effect of stomatal conductance on  $CO_2$  concentration.

**Key words** stomatal conductance;  $CO_2$  response model;  $CO_2$  concentration; photosynthesis

Ye ZP, Yu F, An T, Wang FB, Kang HJ (2021). Investigation on  $CO_2$ -response model of stomatal conductance for plants. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 00-00. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0326

未来大气 $CO_2$ 浓度上升、温度升高与水资源短缺将威胁着人类的生存环境并极大地影响着全球的粮食安全(Drakea *et al.*, 2017; 刘英等, 2018)。提高作物的水分利用效率是减少单位水量的消耗以产生更多碳同化量的重要途径。气孔作为高等植物与外界环境进行水汽和 $CO_2$ 气体交换的主要通道(王建林等, 2012), 它在调节植物的碳同化、蒸腾作用, 以及调控土壤、植物和大气连续体系统中水循环与碳循环等方面具有重要的作用, 直接决定生态系统的水热平衡过程(Bonan, 2008)。

多年来, 构建气孔导度( $g_s$ )与环境因子间的响应关系模型一直被国内外学者关注, 并围绕气孔运动的机理开展了大量研究。目前建立了一系列经验或半经验模型, 主要有Jarvis (1976)建立的经验型阶乘模型(Jarvis模型)、Ball等(1987)建立的半经验模型(BWB模型)、Ball-Berry-Leuning模型(BBL模型)(Leuning, 1990, 1995)、Tuzet-Perrier-Leuning模型(Tuzet模型)(Tuzet *et al.*, 2003)、Medlyn等(2011)的优化模型以及叶子飘和于强(2009a)构建的机理模型等, 其中国内学者主要用Jarvis模型和BWB模型或BBL模型研究植物的 $g_s$ 对环境因素的响应(成雪峰等, 2010; 李永秀等, 2011; 郭冰寒等, 2018; 王秋玲和周广胜, 2018; 高冠龙等, 2020); 国外学者则主要是用Medlyn的优化模型和Tuzet模型研究植物的 $g_s$ 对环境因素的响应(Buckley & Mott, 2013; Flexas *et al.*, 2016; Miner & Bauerle, 2017)。此外, 当 $CO_2$ 浓度确定时, 除Jarvis模型外, 其他模型主要研究 $g_s$ 与净光合速率( $A_n$ )或光强、叶面大气相对湿度、大气

$CO_2$ 浓度( $C_a$ )、水汽压亏缺和叶水势函数等环境因子中的一个或多个因子之间的关系(Jarvis, 1976; Ball *et al.*, 1987; Leuning, 1990, 1995; Tuzet *et al.*, 2003; 叶子飘和于强, 2009a; Medlyn *et al.*, 2011; 钟楚和朱勇, 2013; 王海珍等, 2015)。

大气 $CO_2$ 浓度对植物的光合来说是极为重要的环境因子。已有的气孔导度模型往往仅将 $C_a$ 作为常量讨论 $g_s$ 与 $A_n$ 和其他环境因子之间的关系(Jarvis, 1976; Ball *et al.*, 1987; Leuning, 1990, 1995; Tuzet *et al.*, 2003; 叶子飘和于强, 2009a; Medlyn *et al.*, 2011)。但这些模型不能用于研究植物叶片 $g_s$ 对 $C_a$ 的响应规律。为了探究 $g_s$ 对 $C_a$ 的响应关系, 国内学者王建林(2009)、王建林和温学发(2010)利用Farquhar等(1980)生化模型中描述核酮糖-1,5-双磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco)活性限制子模型得到 $g_s$ 与变量 $C_a$ 之间存在非线性下降的关系, 该模型可以较好地拟合 $g_s$ 随 $C_a$ 增加而下降的趋势。然而, 也有实验数据表明植物叶片的 $g_s$ 随 $CO_2$ 浓度的增加先下降到达最小值, 之后又随 $CO_2$ 浓度的增加而上升(Yu *et al.*, 2004; 李菲等, 2018)。 $g_s$ 这种变化趋势与王建林(2009)、王建林和温学发(2010)所给出的模型所描述的响应曲线存在较大的差异。由此可见, 迄今为止尚无一个普适性的气孔导度模型能够准确地描述植物叶片 $g_s$ 对 $C_a$ 或胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )响应曲线的文献报道。这对深入研究未来 $CO_2$ 浓度升高对植物叶片气孔导度的影响极为不利。而未来干旱和 $CO_2$ 浓度升高等全球气候变化正在通过影响气孔导度进而影响着植物的光合作用和气体交换(Tao *et al.*, 2008; Guo *et al.*, 2010;

Allen *et al.*, 2011; Köhler *et al.*, 2016)。因此, 构建一个合理的植物叶片气孔导度对 CO<sub>2</sub> 响应模型, 对定量研究植物叶片的气孔导度对 CO<sub>2</sub> 浓度响应的变化规律尤为必要。

本文的研究目的主要为: (1) 基于叶子飘(2010)构建的光合作用对 CO<sub>2</sub> 响应模型构建  $g_s$  对 CO<sub>2</sub> 的响应模型; (2) 测量大豆(*Glycine max*)和小麦(*Triticum aestivum*) 在光合有效辐射强度(PAR)为 2 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  时的气体交换数据, 即光合作用对 CO<sub>2</sub> 的响应曲线 ( $A_n-C_a$ ), 然后用传统的 Michaelis-Menten 模型(M-M 模型)(Harley *et al.*, 1992)和近年来叶子飘(2010)构建的 CO<sub>2</sub> 的响应模型(简称叶模型)拟合这些  $A_n-C_a$  曲线, 比较两种模型的拟合效果; (3) 用构建的  $g_s$  对  $C_a$  的响应模型拟合测量曲线, 并将拟合结果与王建林(2009)构建模型的拟合结果以及观测数据进行比较, 以判断所构建模型是否合理。

## 1 模型简介

### 1.1 气孔导度对 CO<sub>2</sub> 响应模型的构建

#### 1.1.1 新模型的构建

叶子飘(2010)构建的植物叶片  $A_n$  对 CO<sub>2</sub> 的响应曲线 ( $A_n-C$ ) 模型为:

$$A_n = \alpha \frac{1 - \beta C}{1 + \gamma C} C - R_p \quad (1)$$

式中,  $\alpha$  为  $A_n-C$  曲线的初始斜率;  $C$  为 CO<sub>2</sub> 浓度, 它可以表示为大气 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $C_a$ ), 也可以表示为胞间 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $C_i$ );  $\beta$  和  $\gamma$  分别称为加氧和羧化系数;  $R_p$  是 CO<sub>2</sub> 浓度为 0  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$  时植物叶片的光下呼吸速率。因此, 公式(1)既可以描述植物叶片光合作用对大气 CO<sub>2</sub> 浓度的响应曲线 ( $A_n-C_a$ ), 也可以用于描述光合作用对胞间 CO<sub>2</sub> 浓度的响应曲线 ( $A_n-C_i$ )。并由此可以得到植物叶片的最大羧化速率 ( $A_{n\text{max}}$ )、饱和 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $C_{i,TPU}$ )、CO<sub>2</sub> 补偿点 ( $T$ ) 和  $R_p$  等光合参数。该模型发表后获得广泛引用和应用, 且拟合得到的光合参数与观测值均较为接近(李丽霞等, 2017; 任博等, 2018; 丁林凯等, 2019; 郭芳芸等, 2019; 邢换丽等, 2020)。公式(1)称为叶子飘模型(叶模型)。

Farquhar 等(1980)根据 Rubisco 酶动力学反应和核酮糖-1,5-双磷酸(RuBP)再生反应化学计量学而提出的 C<sub>3</sub> 植物的光合生化模型认为, 光合作用的关键酶是核酮糖-1,5-双磷酸羧化酶/加氧酶(Rubisco), 其活性受叶肉细胞  $C_i$  和氧气浓度 ( $O_i$ ) 决定, 而植物的

光合作用又可改变叶肉细胞的 CO<sub>2</sub> 浓度并最终驱动气孔运动。由此分析并结合 CO<sub>2</sub> 浓度为 0  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$  时植物叶片  $g_s$  为最大值的实验事实, 同时基于公式(1)可以较好地描述植物叶片  $A_n$  对 CO<sub>2</sub> 的响应曲线, 我们推测植物叶片  $g_s$  对 CO<sub>2</sub> 的响应模型的表达式可以表示为,

$$g_s = g_{s\text{-max}} - \alpha_i \frac{1 - \beta_i C}{1 + \gamma_i C} \quad (2)$$

式中,  $\alpha_i$  为  $g_s$  对 CO<sub>2</sub> 的响应 ( $g_s-C$ ) 曲线的初始斜率;  $\beta_i$  和  $\gamma_i$  为系数;  $g_{s\text{-max}}$  为最大气孔导度。由公式(2)可知, 当 CO<sub>2</sub> 浓度等于 0  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$  时,  $g_s$  就等于  $g_{s\text{-max}}$ 。同样, 公式(2)既可以描述植物叶片的  $g_s$  对大气 CO<sub>2</sub> 浓度的响应曲线 ( $g_s-C_a$ ), 也可以用于描述  $g_s$  对胞间 CO<sub>2</sub> 浓度的响应曲线 ( $g_s-C_i$ )。公式(2)简称为气孔导度对 CO<sub>2</sub> 响应新模型(新模型)。

由于公式(2)是一个有极点的函数, 因此, 可以由式(2)得到与最小  $g_s$  ( $g_{s\text{-min}}$ ) 相对应的 CO<sub>2</sub> 浓度 ( $C_m$ ), 即

$$C_m = \frac{\sqrt{(\beta_i + \gamma_i) / \beta_i} - 1}{\gamma_i} \quad (3)$$

把公式(3)代入公式(2), 那么  $g_{s\text{-min}}$  可以由下式得到, 即

$$g_{s\text{-min}} = g_{s\text{-max}} - \alpha_i \left( \frac{\sqrt{\beta_i + \gamma_i} - \sqrt{\beta_i}}{\gamma_i} \right)^2 \quad (4)$$

#### 1.1.2 现有模型介绍

王建林(2009)、王建林和温学发(2010)利用 Farquhar 等生化模型中描述 Rubisco 酶活性限制的子模型得到气孔导度与变量  $C_a$  之间的关系为:

$$g_s = \frac{g_{s\text{-max}}}{1 + C/C_{s0}} \quad (5)$$

式中,  $g_{s\text{-max}}$  称为最大气孔导度;  $C_{s0}$  为常数。同样地, 公式(5)既可以描述植物叶片的  $g_s$  对大气 CO<sub>2</sub> 浓度的响应曲线 ( $g_s-C_a$ ), 也可以用于研究  $g_s$  对胞间 CO<sub>2</sub> 浓度的响应曲线 ( $g_s-C_i$ )。此外, 从公式(5)可知,  $g_s$  随 CO<sub>2</sub> 浓度的增加而非线性下降。公式(5)简称为气孔导度对 CO<sub>2</sub> 响应的经验模型(经验模型)。

## 1.2 材料培养及数据测量

以大豆和小麦为供试材料。小麦播种于 2012 年 10 月, 大豆种植于 2013 年 6 月 17 日, 大田常规管理。小麦和大豆的气体交换数据分别于 2013 年 5 月 2-3 日和 2013 年 8 月 1-2 日的晴天进行。小麦处于盛花期,

大豆处于旺盛营养生长期。随机选长势较为一致的健壮植株,小麦以其旗叶作为测量对象,大豆则以自上而下第4复叶的顶叶作为测量对象。此时所选叶片已完全展开,叶色深绿,叶形饱满。利用便携式光合仪(LI-6400-40, LI-COR, Lincoln, USA)于9:00–11:30进行数据测量。数据测量前进行开机预热及各项检查。采用开放式气路,流速为 $400 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}$ 。测量期间外界温度较为稳定,小麦和大豆的叶室温度分别稳定在 $29.33$ 和 $37.12 \text{ }^{\circ}\text{C}$ 左右。空气相对湿度控制在 $45\%$ – $70\%$ ,光合有效辐射强度(*PAR*)设置为 $2000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ,应用 $\text{CO}_2$ 注入系统提供不同的外界 $\text{CO}_2$ 浓度:1600(大豆测量未设置该梯度)、1400、1200、1000、800、600、380、200、150、100、80、50和 $0 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。应用自动测量程序(Flr  $A_n$ - $C_a$  curve)进行数据测量。每次程序记录最小等待时间为2 min,最大等待时间为3 min,数据记录前仪器均自动进行参比室和样品室之间的匹配。

### 1.3 数据处理

$\text{CO}_2$ 补偿点的观测值是用内插法得到。其他光合参数则是利用“光合模型拟合软件(PMSS)”<http://photosynthetic.sinaapp.com/calc.html>(井冈山大学数理学院)中有关模型对 $A_n$ - $C_a$ 和 $g_s$ - $C_a$ 曲线进行拟合,并获得相应的光合参数。数据分析均取5个重复(平均值 $\pm$ 标准误,  $n = 5$ ),用SPSS 18.5软件(SPSS, Chicago, IL, United States)对拟合结果与观测值之间进行方差分析。用Origin 8.5软件作图,最后用Adobe Illustrator CS 5进行图形处理。此外,文中用

确定系数( $R^2 = 1 - \text{SSE}/\text{SST}$ ,其中 $\text{SST}$ 和 $\text{SSE}$ 分别为平方总和与误差平方和)表示模型拟合与观测点的符合程度。

## 2 结果和分析

### 2.1 光合作用对 $\text{CO}_2$ 的响应

图1为大豆和小麦的 $A_n$ - $C_a$ 曲线。由图1可知,在低 $\text{CO}_2$ 浓度( $\leq 400 \mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )时,大豆和小麦的 $A_n$ 随 $C_a$ 的增加而快速上升,之后 $A_n$ 随 $C_a$ 的增加而缓慢递增直到饱和,出现磷酸丙糖利用(*TPU*)的限制阶段。由图1还可知,叶模型可较好地拟合大豆和小麦的 $A_n$ - $C_a$ 曲线, $R^2$ 分别高达 $0.9998$ 和 $0.9999$ 。此外,从图1也可知,虽然用M-M模型拟合大豆和小麦的 $A_n$ - $C_a$ 曲线时的 $R^2$ 也较高,但在较高 $\text{CO}_2$ 浓度时的拟合曲线偏离观测曲线。

表1给出了用公式(1)和M-M模型分别拟合大豆和小麦的 $A_n$ - $C_a$ 曲线得到的主要光合参数。由表1数据可知,公式(1)可较好地拟合大豆和小麦的 $A_n$ - $C_a$ 曲线,确定系数分别为 $0.9998$ 和 $0.9999$ 。由公式(1)拟合大豆的 $A_n$ - $C_a$ 曲线得到的各个光合参数与其对应的观测值之间均不存在显著差异( $p > 0.05$ )(表1)。而由M-M模型拟合大豆和小麦的 $A_n$ - $C_a$ 曲线得到的 $A_{n\text{max}}$ 和 $R_p$ 与其对应的观测值之间均存在显著差异( $p < 0.05$ )。由M-M模型拟合大豆和小麦得到的 $A_{n\text{max}}$ 值甚至比其观测值分别高估了 $91.25\%$ 和 $86.75\%$ 。由此可知,基于公式(1),即由叶模型构建 $g_s$ 对 $C_a$ 的响应模型是可行的。

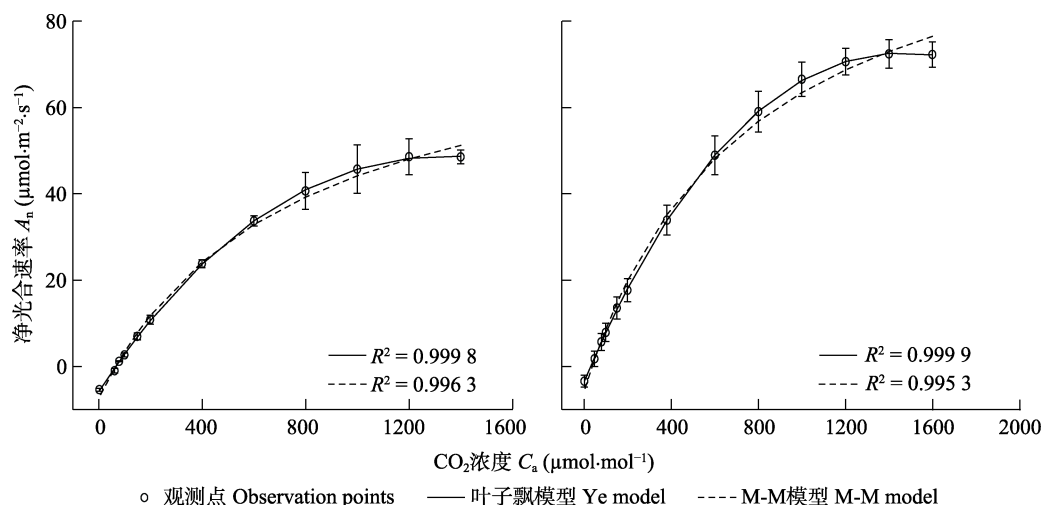


图1 大豆(A)和小麦(B)光合作用对大气 $\text{CO}_2$ 浓度的响应曲线(平均值 $\pm$ 标准误,  $n = 5$ )。

**Fig. 1**  $\text{CO}_2$ -response curves of photosynthesis for air  $\text{CO}_2$  concentrations for soybean (A) and wheat (B)(mean  $\pm$  SE,  $n = 5$ ).  $A_n$ , net photosynthetic rate;  $C_a$ , air  $\text{CO}_2$  concentration.

### 2.2 气孔导度对大气CO<sub>2</sub>浓度响应

用新模型和经验模型拟合大豆和小麦的 $g_s$ - $C_a$ 曲线(图2), 对于大豆的 $g_s$ - $C_a$ 曲线(图2A)而言,  $g_s$ 先随CO<sub>2</sub>浓度升高而下降, 当CO<sub>2</sub>浓度为800  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 时 $g_s$ 最小, 之后 $g_s$ 随CO<sub>2</sub>浓度的升高而增加; 对于小麦的 $g_s$ - $C_a$ 曲线(图2B)而言,  $g_s$ 随CO<sub>2</sub>浓度升高而下降, 当CO<sub>2</sub>浓度大于1 000  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 后 $g_s$ 基本保持稳定。由此可知, 新构建的 $g_s$ - $C_a$ 模型, 即新模型可以很好地拟合大豆和小麦的 $g_s$ - $C_a$ 曲线,  $R^2$ 分别为0.995 1和0.994 1。而经验模型只可较好地拟合小麦的 $g_s$ - $C_a$ 曲线(图2B),  $R^2$ 为0.984 2, 但拟合大豆的 $g_s$ - $C_a$ 曲线的效果较差, 不能真实地反映大豆的 $g_s$ 对 $C_a$ 的变化趋势,  $R^2$ 仅为0.727 3(图2A)。

表2给出了用新模型和经验模型分别拟合大豆和小麦的 $g_s$ - $C_a$ 曲线得到的主要参数。由表2可知, 由新模型和经验模型拟合大豆 $g_s$ - $C_a$ 曲线得到的 $g_{s\text{-max}}$

分别为0.686和0.615  $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ; 拟合小麦 $g_s$ - $C_a$ 曲线得到的 $g_{s\text{-max}}$ , 分别为0.481和0.438  $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ , 与其对应的观测值(大豆和小麦分别为0.666和0.471  $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )之间均不存在显著差异( $p > 0.05$ )。

此外, 由新模型拟合大豆和小麦的 $g_s$ - $C_a$ 曲线还可以得到它们的 $g_{s\text{-min}}$  (分别为0.271和0.297  $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) 以及其相对应的最低CO<sub>2</sub>浓度( $C_{s\text{-min}}$ ) (分别为741.45和1 112.43  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ ), 且 $C_{s\text{-min}}$ 与其对应的观测值之间同样也无显著差异( $p > 0.05$ )(表2)。而由经验模型拟合大豆和小麦的 $g_s$ - $C_a$ 曲线得到的 $C_{s0}$ 分别为6 725.12和2 781.66  $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ , 该值远超过所设置的CO<sub>2</sub>浓度, 目前尚不清楚该参数的生物学意义。

### 3 讨论和结论

气孔导度的开放程度直接影响植物的蒸腾速率和光合作用(苏文华和张光飞, 2002; Bonan, 2008;

表1 用叶模型和M-M模型拟合大豆和小麦叶片的 $A_n$ - $C_a$ 曲线得到光合参数及与其对应的观测数据(平均值 $\pm$ 标准误,  $n = 5$ )  
Table 1 Observed data and results fitted by Ye model and M-M model for  $A_n$ - $C_a$  curves of soybean and wheat (mean  $\pm$  SE,  $n = 5$ )

参数 Parameter	物种 Species					
	大豆 Soybean			小麦 Wheat		
	叶模型 Ye model	M-M模型 M-M model	观测值 Observed data	叶模型 Ye model	M-M模型 M-M model	观测值 Observed data
初始斜率 $\alpha$	0.101 $\pm$ 0.019 <sup>b</sup>	0.128 $\pm$ 0.014 <sup>a</sup>	—	0.101 $\pm$ 0.001 <sup>b</sup>	0.132 $\pm$ 0.001 <sup>a</sup>	—
最大羧化速率 $A_{n\text{max}}$ ( $\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	48.61 $\pm$ 5.52 <sup>b</sup>	93.71 $\pm$ 17.67 <sup>a</sup>	49.00 $\pm$ 4.33 <sup>b</sup>	68.13 $\pm$ 1.62 <sup>b</sup>	127.03 $\pm$ 4.42 <sup>a</sup>	68.02 $\pm$ 1.45 <sup>b</sup>
饱和CO <sub>2</sub> 浓度 $C_{i\text{,TPU}}$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )	1 328.28 $\pm$ 79.07 <sup>a</sup>	—	1 332.72 $\pm$ 66.52 <sup>a</sup>	1 596.73 $\pm$ 31.88 <sup>a</sup>	—	1 599.46 $\pm$ 0.25 <sup>a</sup>
CO <sub>2</sub> 补偿点 $\Gamma$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ )	66.32 $\pm$ 4.04 <sup>a</sup>	66.02 $\pm$ 4.48 <sup>a</sup>	70.32 $\pm$ 2.33 <sup>a</sup>	63.82 $\pm$ 1.59 <sup>b</sup>	64.91 $\pm$ 1.26 <sup>a</sup>	65.18 $\pm$ 1.13 <sup>ab</sup>
光下呼吸速率 $R_p$ ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ )	6.22 $\pm$ 0.62 <sup>b</sup>	7.58 $\pm$ 0.19 <sup>a</sup>	5.39 $\pm$ 0.32 <sup>b</sup>	6.29 $\pm$ 0.22 <sup>b</sup>	8.06 $\pm$ 0.15 <sup>a</sup>	6.22 $\pm$ 0.26 <sup>b</sup>
确定系数 $R^2$	0.999 8	0.996 3	—	0.999 9	0.995 3	—

数值右上角的不同小写字母表示为每个作物两个模型估算值与观测值之间差异显著( $p < 0.05$ )。

Values followed by the different lowercase letters are significantly different among fitted values by two model for  $P_n$ - $C_a$  curves and observed values for each species at 0.05 level.  $\alpha$ , initial slope;  $A_{n\text{max}}$ , the maximum rate of carboxylation;  $C_{i\text{,TPU}}$ , saturation CO<sub>2</sub> concentration;  $\Gamma$ , CO<sub>2</sub> compensation point;  $R_p$ , photorespiratory rate;  $R^2$ , determination coefficient.

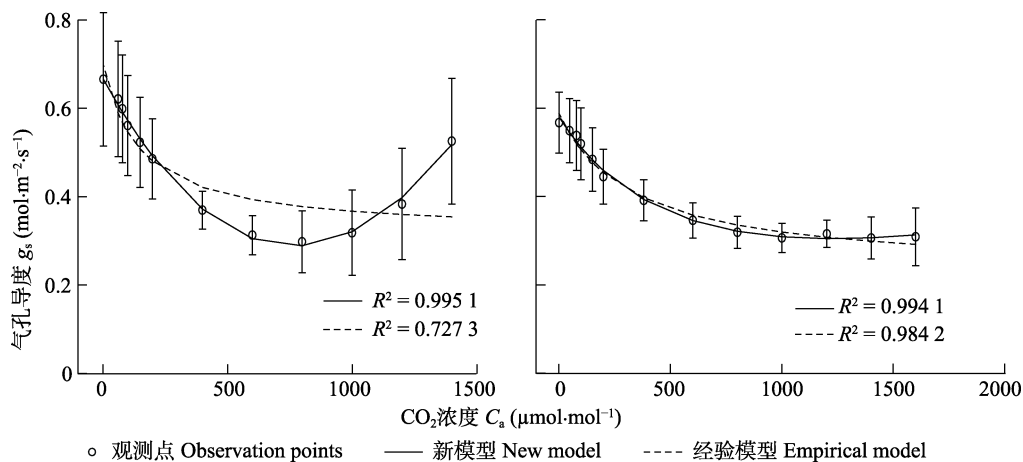


图2 大豆(A)和小麦(B)叶片的气孔导度对大气CO<sub>2</sub>浓度的响应曲线 (平均值 $\pm$ 标准误,  $n = 5$ )。

Fig. 2 CO<sub>2</sub>-response curves of stomatal conductance for air CO<sub>2</sub> concentrations for soybean (A) and wheat (B) (mean  $\pm$  SE,  $n = 5$ ).  $C_a$ , air CO<sub>2</sub> concentration;  $g_s$ , stomatal conductance.

表2 由新模型和经验模型拟合大豆和小麦叶片的 $g_s$ - $C_a$ 曲线得到参数及与它们对应的观测数据(平均值 $\pm$ 标准误,  $n = 5$ )Table 2 Observed data and results fitted by new model and empirical model for  $g_s$ - $C_a$  curves of soybean and wheat (mean  $\pm$  SE,  $n = 5$ )

参数 Parameter	物种 Species					
	大豆 Soybean			小麦 Wheat		
	新模型 New model	经验模型 Empirical model	观测值 Observed data	新模型 New model	经验模型 Empirical model	观测值 Observed data
初始斜率 $\alpha_i$	$(1.42 \pm 0.68) \times 10^{-3}$	—	—	$(7.22 \pm 1.43) \times 10^{-4}$	—	—
系数 $\beta_i$ ( $\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	$(6.14 \pm 0.33) \times 10^{-4}$	—	—	$(2.34 \pm 0.73) \times 10^{-4}$	—	—
系数 $\gamma_i$ ( $\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	$(7.02 \pm 0.68) \times 10^{-4}$	—	—	$(2.08 \pm 0.35) \times 10^{-3}$	—	—
最大气孔导度 $g_{s-\max}$ ( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$0.686 \pm 0.154^a$	$0.615 \pm 0.161^a$	$0.666 \pm 0.151^a$	$0.481 \pm 0.023^a$	$0.438 \pm 0.013^a$	$0.471 \pm 0.023^a$
常数 $C_{s0}$ ( $\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	—	$6\ 725.12 \pm 3\ 765.30$	—	—	$2\ 781.66 \pm 792.63$	—
最小气孔导度 $g_{s-\min}$ ( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	$0.271 \pm 0.062^a$	—	$0.279 \pm 0.066^a$	$0.297 \pm 0.018^a$	—	$0.293 \pm 0.020^a$
CO <sub>2</sub> 浓度 $C_{s-\min}$ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	$741.45 \pm 143.22^a$	—	$732.78 \pm 133.14^a$	$1\ 112.43 \pm 149.31^a$	—	$1\ 200.34 \pm 200.38^a$
确定系数 $R^2$	0.995 1	0.727 3	—	0.994 1	0.984 2	—

数值右上角的不同小写字母表示为每个作物两个模型估算值与观测值之间差异显著( $p < 0.05$ )。

Values followed by the different lowercase letters are significantly different among fitted values by two model for  $g_s$ - $C_a$  curves and observed values for each species at 0.05 level.  $\alpha_i$ , initial slope;  $\beta_i$ , coefficient;  $\gamma_i$ , coefficient;  $g_{s-\max}$ , the maximum stomatal conductance;  $C_{s0}$ , constant;  $g_{s-\min}$ , the minimum stomatal conductance;  $C_{s-\min}$ , CO<sub>2</sub> concentration corresponding to  $g_{s-\min}$ ;  $R^2$ , determination coefficient.

Drakea *et al.*, 2017), 且在控制水分平衡中起关键作用(Flexas *et al.*, 2016)。当前, 被学术界广泛用于估算气孔导度对环境因子响应的模型只有两类: 即Jarvis模型(Jarvis, 1976)和BWB模型(Ball *et al.*, 1987)以及BWB的修正模型(BBL模型)(Leuning, 1990, 1995)。Jarvis模型是一个连乘型的经验模型, 被认为仅仅是数学上的拟合, 且拟合程度不高(高冠龙等, 2020), 同时具有较大的不确定性(王建林和温学发, 2010)。BWB模型则是在实验数据的基础构建的半机理模型, 给出了气孔导度与净光合速率、相对湿度以及叶表面CO<sub>2</sub>浓度之间的关系(Ball *et al.*, 1987)。然而, 高冠龙等(2020)用3个模型(Jarvis模型、BWB模型和BBL模型)拟合2015年和2016年柽柳(*Tamarix ramosissima*)叶片的气孔导度时发现, 拟合曲线与观测点之间差异较大, 如用BBL模型拟合其响应曲线则给出的确定系数仅有0.603和0.400。此外, 由该模型的数学表达式可知, 该模型无法直接拟合气孔导度对光的响应曲线( $g_s$ - $I$ )。要获得植物叶片的气孔导度以及 $g_{s-\max}$ 相对应的饱和光强就必须把模型耦合到其他光响应模型。Ye和Yu (2008)把该模型耦合到由Ye (2007)构建的光合作用对光响应新模型后可较好地拟合冬小麦的 $g_s$ - $I$ 曲线, 且可以得到冬小麦的 $g_{s-\max}$ 、饱和光强与其对应的观测值非常接近。钟楚和朱勇(2013)以及王海珍等(2015)利用该耦合模型分别拟合了烟草(*Nicotiana tabacum*)和灰胡杨(*Populus pruinosa*)叶片的气孔导度, 也得到类似的结果。叶子飘(2010)构建的植物叶片 $A_n$ 对CO<sub>2</sub>的响

应模型, 可较好地拟合大豆和小麦的 $A_n$ - $C_a$ 曲线, 拟合得到的主要光合参数与其对应的观测值高度一致(表1)。鉴于此, 为了构建 $g_s$ - $C_a$ 模型, 本文借鉴了Farquhar的生化模型中的思路, 在叶子飘(2010)构建的光合作用对CO<sub>2</sub>响应模型基础上构建了植物叶片的气孔导度对CO<sub>2</sub>浓度的响应模型。

大量的研究表明, 较低浓度CO<sub>2</sub>促使气孔张开, 而较高浓度的则能诱导气孔关闭, 即高CO<sub>2</sub>浓度可降低植物叶片的气孔导度, 但 $g_s$ 对高CO<sub>2</sub>浓度的响应同光合作用一样随植物种类的不同和环境条件的不同而变化(郑凤英和彭少麟, 2003)。在本研究中, 大豆和小麦的 $g_s$ 随CO<sub>2</sub>浓度的升高而下降, 大豆的 $g_s$ 到最小值之后大豆的气孔导度随CO<sub>2</sub>浓度的升高有较大的上升(图2A), 而小麦在气孔导度出现最小值之后略有增加(图2B)。而王建林(2009)用其构建的模型拟合燕麦(*Avena sativa*)的 $g_s$ - $C_a$ 曲线, 其拟合结果表明, CO<sub>2</sub>浓度越高, 气孔导度越小, 且其气孔导度随CO<sub>2</sub>浓度的升高而一直下降, 但其模型拟合得到的最大气孔导度是观测值的57.33%。同时, 王建林和温学发(2010)利用Farquhar等(1980)生化模型中描述的Rubisco酶活性限制子模型得到气孔导度与变量 $C_a$ 之间的关系, 并用此模型研究了9种植物叶片的气孔导度对CO<sub>2</sub>浓度的响应。但在CO<sub>2</sub>浓度大于500  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 左右时, 由该模型拟合羊草(*Leymus chinensis*)、玉米(*Zea mays*)和柑橘(*Citrus reticulata*)3种植物叶片的气孔导度与观测点偏差较大(王建林和温学发, 2010), 不能真实反映这3种植物 $g_s$ - $C_a$ 曲

线的变化趋势。同时, 该模型给出的9种植物C<sub>s0</sub>值从最小的182 μmol·mol<sup>-1</sup>到最大的985 μmol·mol<sup>-1</sup>, 为何C<sub>s0</sub>有这么大的差异则尚不清楚。因此, 该模型存在一定的局限性。其原因是Farquhar等(1980)生化模型认为Rubisco酶活性满足M-M模型, 而已有的实验结果表明, M-M模型远远高估植物的最大光合能力(Yu *et al.*, 2004; 叶子飘和于强, 2009b; 唐星林等, 2017; 丁林凯等, 2019), 本实验结果(表1)也验证了这个结论。

此外, 还有学者发现, 植物叶片的气孔导度对C<sub>a</sub>的响应并非单纯的非线性下降, 还存在其他的变化趋势(Yu *et al.*, 2004; 李菲等, 2018; Batke *et al.*, 2020)。比如, Batke等(2020)研究了*Sambucus racemosa*、*Populus tremula*和*Populus tremuloides* 3种植物气孔导度对CO<sub>2</sub>浓度的响应问题, 发现这些植物既存在气孔导度随CO<sub>2</sub>浓度的增加而下降的情况, 也存在气孔导度随CO<sub>2</sub>浓度的增加先下降后上升的情况。对于后者, 尚不能用经验模型描述其气孔对CO<sub>2</sub>浓度响应的变化趋势。与经验模型相比较, 新模型不仅可以很好地拟合大豆和小麦的气孔导度对CO<sub>2</sub>浓度的变化趋势, 而且还可以估算其最大气孔导度、最小气孔导度以及相对应的CO<sub>2</sub>浓度等参数。同时, 模型中各个参数具有明确的生物学意义。因此, 新模型可以真实地反应大豆和小麦的气孔导度对CO<sub>2</sub>的响应变化趋势。

总之, 新构建的气孔导度对CO<sub>2</sub>浓度响应的模型不仅可以很好地拟合大豆和小麦叶片的气孔导度对CO<sub>2</sub>浓度的响应曲线, 而且还可以直接准确地得到大豆和小麦的最大气孔导度、最小气孔导度以及与最小气孔导度相对应的CO<sub>2</sub>浓度, 且得到的这些参数与观测值非常接近。因此, 本研究新构建的g<sub>s</sub>-C<sub>a</sub>模型可作为定量研究植物叶片气孔导度对CO<sub>2</sub>浓度变化的有效数学工具。

**致谢** 感谢温州市重点科技创新团队项目(C20150008)资助。

## 参考文献

- Allen LH, Kakani VG, Vu JCV, Boote KJ (2011). Elevated CO<sub>2</sub> increases water use efficiency by sustaining photosynthesis of water-limited maize and *Sorghum*. *Journal of Plant Physiology*, 168, 1909-1918.
- Ball JT, Woodrow IE, Berry JA (1987). A model predicting

stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions//Biggens J. *Progress in Photosynthesis Research*. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht. 221-224.

- Batke SP, Yiotis C, Elliott-Kingston C, Holohan A, McElwain J (2020). Plant responses to decadal scale increments in atmospheric CO<sub>2</sub> concentration: comparing two stomatal conductance sampling methods. *Planta*, 251, 52. DOI: 10.1007/s00425-020-03343-z.
- Bonan GB (2008). Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320, 1444-1449.
- Buckley TN, Mott KA (2013). Modelling stomatal conductance in response to environmental factors. *Plant, Cell & Environment*, 36, 1691-1699.
- Cheng XF, Zhang FY, Chai SX (2010). Stomatal response of spring wheat and related affecting factors under different irrigation treatments. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 21, 36-40. [成雪峰, 张凤云, 柴守玺 (2010). 春小麦对不同灌水处理的气孔反应及其影响因子. *应用生态学报*, 21, 36-40.]
- Ding LK, Kan F, Li L, Yue N, Zhou LL, Wei GX (2019). Response model of maize to light and CO<sub>2</sub> concentration in semi-arid area of central Gansu Province. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 47, 86-91. [丁林凯, 阚飞, 李玲, 岳宁, 周琳琳, 魏国孝 (2019). 陇中半干旱区玉米对光和CO<sub>2</sub>浓度的响应模型. *江苏农业科学*, 47, 86-91.]
- Drake JE, Power SA, Duursma RA, Medlyn BE, Aspinwall MJ, Choat B, Creek D, Eamus D, Maier C, Pfautsch S, Smith RA, Tjoelker MG, Tissue DT (2017). Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis for four tree species under drought: a comparison of model formulations. *Agricultural and Forest Meteorology*, 247, 454-466.
- Farquhar GD, Caemmerer S, Berry JA (1980). A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*, 149, 78-90.
- Flexas J, Díaz-Espejo A, Conesa MA, Coopman RE, Douthe C, Gago J, Gallé A, Galmés J, Medrano H, Ribas-Carbo M, Tomás M, Niinemets Ü (2016). Mesophyll conductance to CO<sub>2</sub> and Rubisco as targets for improving intrinsic water use efficiency in C<sub>3</sub> plants. *Plant, Cell & Environment*, 39, 965-982.
- Gao GL, Feng Q, Liu XD, Li W (2020). Simulating the leaf stomatal conductance of the desert riparian *Tamarix ramosissima* Ledeb. based on three empirical models. *Acta Ecologica Sinica*, 40, 3486-3494. [高冠龙, 冯起, 刘贤德, 李伟 (2020). 三种经验模型模拟荒漠河岸怪柳叶片气孔导度. *生态学报*, 40, 3486-3494.]
- Guo BH, Wang RS, Xiao HJ (2018). Response of leaf water potential and stomatal conductance of sea-buckthorn to water stress during seedling stage. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 32, 609-616. [郭冰寒, 王若水, 肖辉

- 杰 (2018). 沙棘苗期叶水势与气孔导度对水分胁迫的响应. *核农学报*, 32, 609-616.]
- Guo FY, Ha R, Ma YP, Cao B (2019). Effects of elevated CO<sub>2</sub> concentration on photosynthesis characteristics and biomass allocation of *Lycium barbarum* seedlings. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 39, 302-309. [郭芳芸, 哈蓉, 马亚平, 曹兵 (2019). CO<sub>2</sub>浓度升高对宁夏枸杞苗木光合特性及生物量分配影响. *西北植物学报*, 39, 302-309.]
- Guo RP, Lin ZH, Mo XG, Yang CL (2010). Responses of crop yield and water use efficiency to climate change in the North China Plain. *Agricultural Water Management*, 97, 1185-1194.
- Harley PC, Thomas RB, Reynolds JF, Strain BR (1992). Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO<sub>2</sub>. *Plant, Cell & Environment*, 15, 271-282.
- Jarvis PG (1976). The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, 273, 593-610.
- Köhler IH, MacDonald AJ, Schnyder H (2016). Last-century increases in intrinsic water-use efficiency of grassland communities have occurred over a wide range of vegetation composition, nutrient inputs, and soil pH. *Plant Physiology*, 170, 881-890.
- Leuning R (1990). Modelling stomatal behavior and photosynthesis of *Eucalyptus grandis*. *Australian Journal of Plant Physiology*, 17, 159-175.
- Leuning R (1995). A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C<sub>3</sub> plants. *Plant, Cell & Environment*, 18, 339-355.
- Li F, Liu L, Zhang H, Wang QT, Guo LL, Hao LH, Zhang XX, Cao X, Liang WJ, Zheng YP (2018). Effects of CO<sub>2</sub> concentrations on stomatal traits and gas exchange in leaves of soybean. *Acta Agronomica Sinica*, 44, 1212-1220. [李菲, 刘亮, 张浩, 王清涛, 郭丽丽, 郝立华, 张茜茜, 曹旭, 梁伟佳, 郑云普 (2018). CO<sub>2</sub>浓度对大豆叶片气孔特征和气体交换参数的影响. *作物学报*, 44, 1212-1220.]
- Li LX, Liu JM, Huang XL, Wang JC, Luo C, Liu JJ, Xiong X (2017). Response characteristic of *Cinnamomum migao* seedling's photosynthesis to CO<sub>2</sub> in different conditions of nitrogen. *Journal of Northeast Agricultural University*, 48, 29-36. [李丽霞, 刘济明, 黄小龙, 王军才, 骆畅, 柳嘉佳, 熊雪 (2017). 不同氮素条件米槁幼苗光合作用对CO<sub>2</sub>响应特征. *东北农业大学学报*, 48, 29-36.]
- Li YX, Lou YS, Zhang FC (2011). Comparison of stomatal conductance models for winter wheat. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 32, 106-110. [李永秀, 娄运生, 张富存 (2011). 冬小麦气孔导度模型比较. *中国农业气象*, 32, 106-110.]
- Liu Y, Lei SG, Cheng LS, Cheng W, Bian ZF (2018). Effects of soil water content on stomatal conductance, transpiration, and photosynthetic rate of *Caragana korshinskii* under the influence of coal mining subsidence. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 3069-3077. [刘英, 雷少刚, 程林森, 程伟, 卞正富 (2018). 采煤塌陷影响下土壤含水量变化对柠条气孔导度、蒸腾与光合作用速率的影响. *生态学报*, 38, 3069-3077.]
- Medlyn BE, Duursma RA, Eamus D, Ellsworth DS, Prentice IC, Barton CVM, Crous KY, Angelis PDE, Freeman M, Wingate L (2011). Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance. *Global Change Biology*, 17, 2134-2144.
- Miner GL, Bauerle WL (2017). Seasonal variability of the parameters of the Ball-Berry model of stomatal conductance in maize (*Zea mays* L.) and sunflower (*Helianthus annuus* L.) under well-watered and water-stressed conditions. *Plant, Cell & Environment*, 40, 1874-1886.
- Ren B, Li J, Tong XJ, Mu YM, Meng P, Zhang JS (2018). Simulation on photosynthetic-CO<sub>2</sub> response of *Quercus variabilis* and *Robinia pseudoacacia* in the southern foot of the Taihang Mountain, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 29, 1-10. [任博, 李俊, 同小娟, 母艳梅, 孟平, 张劲松 (2018). 太行山南麓栓皮栎和刺槐光合作用-CO<sub>2</sub>响应模拟. *应用生态学报*, 29, 1-10.]
- Su WH, Zhang GF (2002). The effect of soil and air temperature on photosynthesis and transpiration of *Primula sinopurpurea*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 22, 824-830. [苏文华, 张光飞 (2002). 土壤温度与气温对紫花雪山报春光合作用和蒸腾作用的影响. *西北植物学报*, 22, 824-830.]
- Tang XL, Cao YH, Zhou BZ, Zhou Y, Gu LH (2017). Comparison of light response modeling of photosynthesis in *Castanopsis sclerophylla* leaves under different CO<sub>2</sub> concentrations. *Chinese Journal of Ecology*, 36, 2060-2067. [唐星林, 曹永慧, 周本智, 周燕, 顾连宏 (2017). 不同CO<sub>2</sub>浓度下苦槠(*Castanopsis sclerophylla*)叶片光合响应模型模拟比较. *生态学杂志*, 36, 2060-2067.]
- Tao FL, Hayashi Y, Zhang Z, Sakamoto T, Yokozawa M (2008). Global warming, rice production and water use in China: developing a probabilistic assessment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 148, 94-110.
- Tuzet A, Perrier A, Leuning R (2003). A coupled model of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Plant, Cell & Environment*, 26, 1097-1116.
- Wang HZ, Han L, Xu YL, Niu JL (2015). Model analysis of the stomatal conductance response to light in *Populus pruinosa* at different temperatures in the Taklimakan desert. *Ecology and Environmental Sciences*, 24, 741-748. [王海珍, 韩路, 徐雅丽, 牛建龙 (2015). 不同温度下灰胡杨叶片气孔导度对光强响应的模型分析. *生态环境学报*, 24, 741-748.]
- Wang JL (2009). Response of photosynthetic rate and stomatal conductance of oat to light intensity and CO<sub>2</sub> concentra-



- tion and its modeling. *Acta Agriculturae Boreali-Sinica*, 24, 134-137. [王建林 (2009). 燕麦叶片光合速率、气孔导度对光强和CO<sub>2</sub>的响应与模拟. 华北农学报, 24, 134-137.]
- Wang JL, Wen XF (2010). Modeling the response of stomatal conductance to variable CO<sub>2</sub> concentration and its physiological mechanism. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 4815-4820. [王建林, 温学发 (2010). 气孔导度对CO<sub>2</sub>浓度变化的模拟及其生理机制. 生态学报, 30, 4815-4820.]
- Wang JL, Wen XF, Zhao FH, Fang QX, Yang XM (2012). Effects of doubled CO<sub>2</sub> concentration on leaf photosynthesis, transpiration and water use efficiency of eight crop species. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 438-446. [王建林, 温学发, 赵风华, 房全孝, 杨新民 (2012). CO<sub>2</sub>浓度倍增对8种作物叶片光合作用、蒸腾作用和水分利用效率的影响. 植物生态学报, 36, 438-446.]
- Wang QL, Zhou GS (2018). Comparisons between common stomatal conductance models under progressive drought in spring maize. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 6846-6856. [王秋玲, 周广胜 (2018). 春玉米持续干旱过程中常用气孔导度模型比较研究. 生态学报, 38, 6846-6856.]
- Xing HL, Zhou WB, Hao WP, Li L, Wang C, Ma HY, Wang YS (2020). Inhibition of nitrogen increasing on maize growth under water stress. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 41, 240-252. [邢换丽, 周文彬, 郝卫平, 李丽, 王超, 马海洋, 王耀生 (2020). 水分胁迫下氮素增加对玉米生长的抑制作用. 中国农业气象, 41, 240-252.]
- Ye ZP (2007). A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa*. *Photosynthetica*, 45, 637-640.
- Ye ZP (2010). A review on modeling of responses of photosynthesis to light and CO<sub>2</sub>. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 727-740. [叶子飘 (2010). 光合作用对光和CO<sub>2</sub>响应模型的研究进展. 植物生态学报, 34, 727-740.]
- Ye ZP, Yu Q (2008). A coupled model of stomatal conductance and photosynthesis for winter wheat. *Photosynthetica*, 46, 637-640.
- Ye ZP, Yu Q (2009a). Mechanism model of stomatal conductance. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 33, 772-782. [叶子飘, 于强 (2009a). 植物气孔导度的机理模型. 植物生态学报, 33, 772-782.]
- Ye ZP, Yu Q (2009b). A comparison of response curves of winter wheat photosynthesis to flag leaf intercellular and air CO<sub>2</sub> concentrations. *Chinese Journal of Ecology*, 28, 2233-2238. [叶子飘, 于强 (2009b). 光合作用对胞间和大气CO<sub>2</sub>响应曲线的比较. 生态学杂志, 28, 2233-2238.]
- Yu Q, Zhang YQ, Liu YF, Shi PL (2004). Simulation of the stomatal conductance of winter wheat in response to light, temperature and CO<sub>2</sub> changes. *Annals of Botany*, 93, 435-441.
- Zheng FY, Peng SL (2003). Responses of plant stomatal conductance to elevated CO<sub>2</sub> at different scales. *Chinese Journal of Ecology*, 22, 26-30. [郑凤英, 彭少麟 (2003). 不同尺度上植物叶气孔导度对升高CO<sub>2</sub>的响应. 生态学杂志, 22, 26-30.]
- Zhong C, Zhu Y (2013). Response of stomatal conductance to light in tobacco plants. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 21, 966-972. [钟楚, 朱勇 (2013). 烟草气孔导度对光强的响应. 中国生态农业学报, 21, 966-972.]

特邀编委: 于强 责任编辑: 李敏