

# 模拟光条件下禾本科植物和藜科植物蒸腾特性与水分利用效率比较

孙 伟, 王德利\*, 王 立, 杨允菲

(东北师范大学草地研究所, 植被科学教育部重点实验室, 长春 130024)

**摘要:** 利用人工模拟光源研究了两种  $C_4$  光合途径禾本科植物(虎尾草、狗尾草)和两种  $C_3$  光合途径藜科植物(藜、绿藜)的光合速率( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )、水分利用率( $WUE$ )、气孔导度( $G_s$ )、胞间  $CO_2$  浓度( $C_i$ )及叶面饱和蒸气压亏缺( $V_{pdl}$ )随模拟光辐射( $SPR$ )增强的变化规律及  $G_s$ 、 $C_i$ 、 $V_{pdl}$  对  $T_r$  和  $WUE$  的影响。结果表明:(1)4种植物的  $P_n$  和  $T_r$  均随  $SPR$  增强而增大,两种藜科植物最大净  $P_n$  和  $T_r$  均高于两种禾本科植物的最大净  $P_n$  和  $T_r$ 。(2) $WUE$  随  $SPR$  增强先增大后减小,两种禾本科植物和两种藜科植物分别在  $SPR$  为 400、1200  $\mu mol/(m^2 \cdot s)$  时达到最大值,禾本科植物的最大  $WUE$  明显高于藜科植物。(3)4种植物的  $G_s$ 、 $C_i$  均随  $SPR$  的增强而减小,两种藜科植物的  $G_s$  和  $C_i$  均显著高于两种禾本科植物。4种植物的  $V_{pdl}$  均随  $SPR$  增强而增大,禾本科植物高于藜科植物。实验表明,在以水分为限制因素的半干旱草原区,禾本科植物具有更好的保水机制和更高的水分利用效率,与藜科植物相比,在水分生态上具有一定的竞争优势。

**关键词:** 模拟光源; 禾本科植物; 藜科植物; 蒸腾特性; 水分利用率

## A comparison of transpiration characteristics and water use efficiency between poaceae plants and chenopodiaceae plants under the simulated light source

SUN Wei, WANG De-Li, WANG Li, YANG Yun-Fei (Key Laboratory for Vegetation Ecology, Ministry of Education; Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(4): 814~819.

**Abstract:** A comparison of photosynthetic rate ( $P_n$ ), transpiration rate ( $T_r$ ), water use efficiency ( $WUE$ ), stomatal conductance ( $G_s$ ), intercellular  $CO_2$  concentration ( $C_i$ ) and vapor pressure deficit at the leaf surface ( $V_{pdl}$ ) between Poaceae  $C_4$  plants (*Chloris virgata* and *Setaria viridis*) and Chenopodiaceae  $C_3$  plants (*Chenopodium album* and *Chenopodium glaucum*) under the simulated photosynthetic radiation ( $SPR$ ) was conducted in this study. The experimental results summarized as followings: Net  $P_n$  rate and  $T_r$  rate enhanced with an increase of  $SPR$  for Poaceae and Chenopodiaceae plants. As  $SPR$  intensity increased to a certain extent,  $SPR$  would give less and less contribution to  $P_n$  for all experimental plants, but there was an increment trend in  $T_r$  with  $SPR$ . Net  $P_n$  and  $T_r$  of Chenopodiaceae plants were higher

基金项目:国家重点基础研究发展规划资助项目(G19990437);国家自然科学基金资助项目(30070545)

\* 通讯作者 Author for correspondence, E-mail: Wangd@nenu.edu.cn

收稿日期:2002-02-03;修订日期:2002-10-10

作者简介:孙 伟(1976~),男,吉林农安县人,主要从事草地生态学研究。E-mail:Sunwei8868@sina.com.cn.

**Foundation item:** National Key Basic Research Special Fundamental Project (G19990437); National Natural Science Foundation of China(30070545)

**Received date:** 2002-02-03; **Accepted date:** 2002-10-10

**Biography:** SUN Wei, interested in grassland ecology research. E-mail: Sunwei8868@sina.com.cn.

than that of Poaceae plants. *WUE* raised with an increase of *SPR* firstly, and then declined despite *SPR* still intensified. *WUE* of Poaceae and Chenopodiaceae plants reach the maximum value when *SPR* moved to 400 and 1200  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  respectively. There were higher *WUE* maximum values for Poaceae plants than that for Chenopodiaceae plants. For four plant species, both stomatal conductance and *Ci* descended with *SPR* increasing. Stomatal conductance and *Ci* of Chenopodiaceae plants were higher than that of Poaceae plants. And also *VpdI* became larger with *SPR* increasing. Compared with Chenopodiaceae plants, Poaceae plants had higher maximum value of *VpdI*. Since possessing  $C_4$  photosynthetic pathway, Poaceae plants manifested higher *Pn* rate although their stomatal conductance were less than that of Chenopodiaceae plants. Meanwhile, that Poaceae plants possess less stomatal conductance led to decreasing transpiration consumption, as a result, their *WUE* became higher. Poaceae plants could maintain normal physiological function with the biggish water vapor deficit. In comparison with Chenopodiaceae plants, Poaceae plants had more capacity to conserve water. In semi-arid grassland areas, water factor mainly had limitation to annual plant species either in their distribution or competition ability in communities. With less stomatal conductance, lower transpiration rate and higher net photosynthetic rate Poaceae plants developed to have competitive advantages in water physiology than Chenopodiaceae plants. However, distribution areas for different species were dependent upon not only unitary ecological factor (as water), but also the integration of entire environmental factors.

**Key words:** simulated light source; poaceae plants; chenopodiaceae plants; transpiration characteristics; water use efficiency

文章编号:1000-0933(2003)04-0814-06 中图分类号:Q945.11,Q945.79 文献标识码:A

随着植物不同光合途径的发现,人们对这些不同的  $\text{CO}_2$  固定机制所导致的生态和进化结果越来越感兴趣<sup>[1,2]</sup>,进行了大量的  $C_3$  和  $C_4$  植物光合作用和蒸腾作用对不同生境响应的对比实验研究<sup>[3,4]</sup>,试图揭示物种的分布和生产模式。绝大多数关于  $C_3$  和  $C_4$  植物生理生态的研究表明,由于  $C_4$  植物的初始羧化酶固定  $\text{CO}_2$  能力较高,光合速率较高,而气孔对水蒸气导度较小,蒸腾失水较少,因而具有更高的水分利用效率<sup>[1]</sup>。已有关于有效光辐射对不同光合途径植物光合特性、蒸腾特性研究很多,但是多为在固定光照强度或自然光照条件下获得的结果<sup>[1,5]</sup>,其可靠性与可比性较差。而连续精确模拟有效光辐射条件下,不同光合途径植物的生理生态特性对光照强度动态响应的研究较为缺乏。水分是 1 年生植物能否完成生活史的决定因素,研究不同科属植物的蒸腾特性及水分利用效率将有助于揭示植物的竞争策略和分布规律。

本实验选取了羊草(*Leymus chinensis*)草甸草原区两种 1 年生禾本科(Poaceae) $C_4$  光合途径植物虎尾草(*Chloris virgata*)和狗尾草(*Setaria viridis*)以及两种 1 年生藜科(Chenopodiaceae) $C_3$  光合途径植物藜(*Chenopodium album*)和绿藜(*Chenopodium glaucum*)为对象,在模拟有效光辐射条件下比较了不同科属不同光合途径植物的蒸腾特性及水分利用率的差异,从生理生态角度分析不同植物的潜在生存及竞争对策。

## 1 研究地区自然概况

本实验于 2001 年 6 月 11 日在吉林省长岭县东北师范大学松嫩草原生态研究站内进行,地理位置 N  $44^{\circ}40' \sim 44^{\circ}44'$ , E  $123^{\circ}44' \sim 123^{\circ}47'$ 。该地区属温带半湿润大陆性季风气候,年均降雨量 449.5mm,多集中在 6~8 月份,年均蒸发量 1668mm,约为降雨量的 3.5 倍。年均气温为 4.6~6.4℃。

## 2 实验原理与取样方法

利用红外气体分析仪(LI-6400P)配备红、蓝人工光源测量不同光照强度下植物的光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间  $\text{CO}_2$  浓度和叶面饱和蒸气压亏缺,模拟光辐射强度的梯度设置为:0,20,50,100,200,400,800,1200,1600,2000,2400,2800  $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ,改变光强以后,最少稳定时间为 60s,当测量结果变异率小于 0.05 时,红外气体分析仪自动记录。测量过程中温度为  $26.7 \pm 1.05 \text{ } ^\circ\text{C}$ ,湿度为  $51.5\% \pm 2.6\%$ 。

选取自然生长条件下,两种 1 年生禾本科植物虎尾草、狗尾草和两种藜科植物藜、绿藜健康植株的正

常叶片,每种植物测量 3 株,每株选取 1 个叶片。虎尾草和狗尾草叶片较小,利用刻度尺测量叶片宽度,计算并输入叶面积;两种藜科植物叶片较大,可以充满叶室,直接输入叶面积。将叶片放入叶室内,每个光照强度读取 3 个数值,利用 SPSS 软件对结果进行统计分析。水分利用率为瞬时净光合速率与蒸腾速率的比值。

### 3 结果与分析

#### 3.1 光合速率和蒸腾速率

随 *SPR* 强度的增加,净光合速率( $P_n$ )及蒸腾速率( $T_r$ )均呈增大趋势。 $P_n$  与  $T_r$  的增加趋势不同, $P_n$  随 *SPR* 增强的增幅越来越小,即单位数量 *SPR* 的增加,对植物  $P_n$  的增大贡献随光照强度的增大而减小(图 1)。但是除起始阶段以外,四种植物的  $T_r$  始终随 *SPR* 的增强而保持相对恒定的增幅(图 2)。两科植物之间  $P_n$  和  $T_r$  存在明显差异,藜和绿藜虽为  $C_3$  植物,仍具有较高的净  $P_n$ ,而其最大净  $P_n$  与狗尾草相近,高于虎尾草(表 1)。Percy 等的研究认为,相同或相近科属植物中, $C_4$  植物的净  $P_n$  明显高于  $C_3$  植物<sup>[1]</sup>,本实验表明,不同科属植物之间光合途径差异对  $P_n$  的影响可能小于形态解剖结构的影响。两种藜科植物的  $T_r$  明显高于两种禾本科植物,表明藜科植物较高净  $P_n$  的获得,是以水分的巨大消耗为代价的,这一结果与已有的  $C_4$  植物蒸腾失水较少的研究结论相符<sup>[1,5]</sup>。

#### 3.2 水分利用率

4 种植物的  $WUE$  在起始阶段都随 *SPR* 强度的增加逐渐增大,当达到一定光强以后, $WUE$  达到最大值,然后随 *SPR* 的继续增强而逐渐下降(图 3)。但是两科植物达到  $WUE$  最大值时的光强不同,虎尾草和狗尾草都在 *SPR* 为  $400\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时达到最大水分利用率,而藜和绿藜则在 *SPR* 为  $1200\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时才达到最大值。 $WUE$  由  $P_n$  和  $T_r$  决定,*SPR* 增加的初期阶段,植物叶片  $P_n$  的增幅大于  $T_r$  的增幅, $WUE$  呈上升趋势,当 *SPR* 超过一定强度以后,植物叶片  $P_n$  的增幅小于  $T_r$  的增幅,导致  $WUE$  逐渐下降。对禾本科植物而言,在弱光条件下光能利用效率较高,其  $P_n$  的增幅较大,而  $T_r$  增幅较小,所以其在 *SPR* 为  $400\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时就达到了  $WUE$  的最大值。虎尾草和狗尾草的最大  $WUE$  分别是 12.65 和 12.99  $\mu\text{molCO}_2/\text{mmolH}_2\text{O}$ ,藜和绿藜最大  $WUE$  分别是 5.21 和 6.18  $\mu\text{molCO}_2/\text{mmolH}_2\text{O}$ (表 1),两种禾本科植

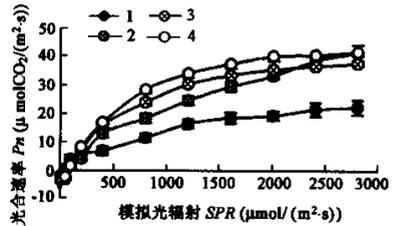


图 1 4 种植物光合速率对模拟光辐射增强的响应

Fig. 1 Responses of photosynthetic rate to enhancing of simulated photosynthetic radiation intensity for four plant species

①虎尾草 *Chloris virgata*; ②狗尾草 *Setaria Viridis*; ③藜 *Chenopodium album*; ④绿藜 *Chenopodium glaucum*, 下同 the same below

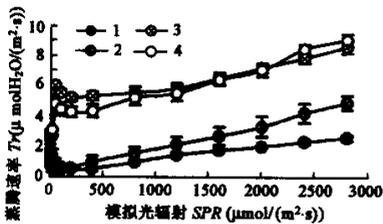


图 2 4 种植物蒸腾速率对模拟光辐射增强的响应

Fig. 2 Responses of transpiration rate to enhancing of simulated photosynthetic radiation intensity for four plant species

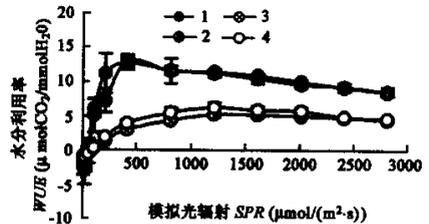


图 3 4 种植物水分利用率对模拟光辐射增强的响应

Fig. 3 Responses of water use efficiency to enhancing of simulated photosynthetic radiation intensity for four plant species

物的最大  $WUE$  明显高于两种藜科植物的最大  $WUE$ 。这一结果与 Pearcy 等的研究结论一致<sup>[1]</sup>, 即  $C_4$  光合途径植物的  $WUE$  远高于  $C_3$  植物。

### 3.3 气孔导度

气孔是植物叶片与大气进行气体交换的通道, 其闭合程度直接影响光合作用和蒸腾作用, 间接影响  $WUE$ 。4 种植物的气孔导度 ( $G_s$ ) 均随模拟光辐射强度的升高而增大 (图 4), 两种藜科植物的最大  $G_s$  明显高于两种禾本科植物 (表 1)。高  $G_s$  导致藜科植物高  $C_i$ 、 $P_n$ 、 $T_r$  与低  $WUE$ , 相对而言, 禾本科植物  $G_s$  较低, 蒸腾失水较少,  $T_r$  较小,  $C_i$  较低, 但是禾本科植物因具有  $C_4$  光合途径, 初始羧化酶固定  $CO_2$  能力较强, 具有高的  $CO_2$  利用效率, 同样具有较高的净  $P_n$ , 而蒸腾失水却相对较少, 最终导致两种禾本科植物的  $WUE$  远高于两种藜科植物。

表 1 4 种植物主要生理参数比较 (极值)

Table 1 Comparison of principal physiological parameters between four plant species (Max. or Min.)

生理参数 Physiological parameters	虎尾草 <i>Chloris virgata</i>	狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	藜 <i>Chenopodium album</i>	绿藜 <i>Chenopodium glaucum</i>
净光合速率 Net Photosynthetic rate ( $\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2\text{s}$ ) (Max.)	22.43	41.33	37.60	41.55
蒸腾速率 Transpiration rate ( $\text{mmolH}_2\text{O}/\text{m}^2\text{s}$ ) (Max.)	2.64	4.92	8.59	9.05
水分利用率 Water use efficiency ( $\mu\text{molCO}_2/\text{mmolH}_2\text{O}$ ) (Max.)	12.65	12.99	5.21	6.18
气孔导度 Stomatal conductance ( $\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ ) (Max.)	0.14	0.22	0.92	0.92
胞间 $CO_2$ 浓度 Intercellular $CO_2$ concentration ( $\mu\text{molCO}_2/\text{mol}$ ) (Min.)	10.27	33.77	283.00	290.33
叶面饱和和蒸汽压亏缺 Vapor pressure deficit at the leaf surface (MPa) (Max.)	1.91	1.75	1.18	1.25

### 3.4 胞间 $CO_2$ 浓度

4 种植物的胞间  $CO_2$  浓度 ( $C_i$ ) 均随  $SPR$  的增强、 $P_n$  的增大而减小, 但是两科植物之间的减小程度有差异。藜科植物的  $C_i$  减小至  $250\mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$  左右即维持平衡, 而两种禾本科植物的  $C_i$  在  $SPR$  从 0 增至  $400\mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$  时有一个急速下降的过程, 最低至  $10\sim 30\mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$ , 然后  $C_i$  有所增加, 至  $80\sim 90\mu\text{molCO}_2/\text{mol}$  时维持平衡 (图 5), 两种藜科植物最低  $C_i$  明显高于两种禾本科植物的最低  $C_i$  (表 1)。随  $SPR$  增强, 光合作用增强,  $CO_2$  消耗增大, 导致  $C_i$  降低。两种禾本科植物在  $SPR$  增强的初始阶段有一个大量消耗  $CO_2$  过程, 加之气孔导度较小, 外界补充  $CO_2$  量远小于光合消耗量, 其  $C_i$  急速下降。藜科植物因具有较大的气孔导度, 其补充  $CO_2$  消耗能力较强, 因此  $C_i$  随  $SPR$  的变化较平缓。不同植物  $C_i$  的差异与其初始羧化酶固定  $CO_2$  能力大小有关, 两种藜科植物属  $C_3$  光合途径, 其初始羧化酶固定  $CO_2$  能力较弱, 光合作用必须高  $C_i$  环境才能正常进行, 而两种禾本科植物植物属  $C_4$  光合途径, 初始羧化酶固定  $CO_2$  能力较强, 其光合作用在低  $C_i$  环境下仍能正常进行。所以, 藜科植物进化出较大的气孔导度, 以满足其对高  $C_i$  的需求, 但是也导致了水分的巨大消耗。这一结果也证实了  $C_4$  植物的  $C_i$  低于  $C_3$  植物这一结论<sup>[6]</sup>。

### 3.5 叶面饱和和蒸气压亏缺

两种禾本科植物的叶面饱和和蒸气压亏缺 ( $V_{pdl}$ ) 当  $SPR$  从 0 增至  $200\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  时有一个小的下降过程, 之后随  $SPR$  增强而增大 (图 6)。两种藜科植物的  $V_{pdl}$  均随  $SPR$  的增强而增大, 但藜的增大幅度较小。  $V_{pdl}$  是蒸腾到空气的动力, 伴随  $V_{pdl}$  的增大,  $G_s$  增大,  $T_r$  逐渐增大, 同时,  $C_i$  减小,  $P_n$  的增加幅度减小, 导致  $WUE$  在  $SPR$  超过一定强度以后逐渐减小。  $SPR$  增强的整个过程中, 虎尾草与狗尾草

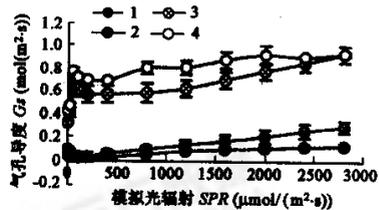


图 4 4 种植物气孔导度对模拟光辐射增强的响应

Fig. 4 Responses of stomatal conductance to enhancing of simulated photosynthetic radiation intensity for four plant species

草的最大  $V_{pdl}$  分别为 1.91MPa 和 1.75MPa, 藜与绿藜的最大  $V_{pdl}$  分别为 1.18MPa 和 1.25MPa(表 1), 两种禾本科植物的  $V_{pdl}$  明显高于两种藜科植物, 表明禾本科植物具有更强的保水机制, 其植株在大的  $V_{pdl}$  情况下依然维持正常的生理过程, 而藜科植物则因大量的水分蒸散消耗, 叶面小环境湿度高, 水蒸气压力大, 叶内外水蒸气压差值小, 而具有较低的  $V_{pdl}$ 。

4 结论与讨论

不同光合途径或同种光合途径植物, 甚至是同种植物的趋异类型之间在光合、蒸腾生理生态特性上都存在明显的差异<sup>[8]</sup>, Epstein 与 Brow 等对北美大平原植物分布与生产模式研究结果表明, 不同光合途径植物分布区域存在明显差异<sup>[8,9]</sup>, 而 Turner 与 Coleman 等的研究结果则表明,  $C_3$  与  $C_4$  两种光合途径植物之间及同一光合途径之内, 植物对  $CO_2$ 、光、水及营养成分的利用形式存在明显差异<sup>[10,11]</sup>。可见, 生理生态特性差异将影响植物的潜在分布和竞争策略。对于干旱区植物而言, 水分对其是否能够完成整个生活史起决定性作用, 不同科属, 以及不同光合途径一年生植物间蒸腾特性与水分利用效率的比较分析, 有助于揭示植物是否具有水分竞争优势。

本实验测得两种  $C_3$  光合途径的藜科植物  $P_n$  高于两种  $C_4$  光合途径的禾本科植物, 但是其水分的散失却远远多于禾本科植物, 进而导致藜科植物  $WUE$  较低。气孔导度与初始羧化酶固定  $CO_2$  能力的差异是两种植物  $P_n$ 、 $Tr$  和  $WUE$  之间存在差异的原因。气孔是一种进化完全的器官, 可以响应环境因子的变化, 控制植物体过多水分散失的同时, 使植物达到最大水分利用效率<sup>[12]</sup>。  $G_s$  于  $Tr$  之间存在极显著的线性关系(表 2),  $Tr$  对  $G_s$  的变异非常敏感, 这已为大量实验和耦合模型所证实<sup>[7,13,14]</sup>。两种植物之间  $G_s$  的显著差异是导致  $P_n$ 、 $Tr$ 、 $WUE$  显著差异的直接原因。 $G_s$  大的植物, 利于  $CO_2$  的扩散, 其  $C_i$  相对较高, 能够增进光合作用, 尽管两种藜科植物为  $C_3$  光合途径, 但是仍具有较高的  $P_n$ 。与  $G_s$  较大对  $P_n$  增大的影响相比, 其对  $Tr$  增大的影响更为显著, 最终导致两种藜科植物的平均  $WUE$  远低于两种禾本科植物的平均值。虽然禾本科植物气孔导度较小, 因为具有  $C_4$  光合途径, 初始羧化酶固定  $CO_2$  能力较强, 所以其  $Tr$  较低的情况下, 依然保持较高的  $P_n$ , 从而具有较高的水分利用效率。

表 2 4 种植物蒸腾速率、气孔导度和叶面饱和和蒸气压亏缺之间的相关系数

Table 2 Coefficient of correlation between transpiration rate, stomatal conductance and water vapor deficit at the leaf surface for four plant species

物种 Species	虎尾草 <i>Chloris virgata</i>	狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	藜 <i>Chenopodium album</i>	绿藜 <i>Chenopodium glaucum</i>
蒸腾速率与气孔导度 $Tr$ and $G_s$	0.996**	0.999**	0.991**	0.888**
蒸腾速率与叶面饱和和蒸气压亏缺 $Tr$ and $V_{pdl}$	0.941**	0.869**	0.902**	0.962**
气孔导度与叶面饱和和蒸气压亏缺 $G_s$ and $V_{pdl}$	0.908**	0.834**	0.861**	0.730**

\*\*  $P < 0.01$  万方数据

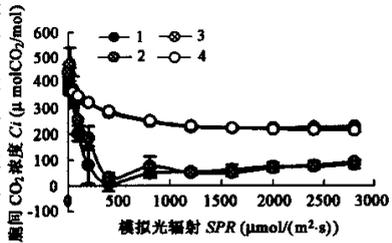


图 5 4 种植物胞间  $CO_2$  浓度对模拟光辐射增强的响应  
Fig. 5 Responses of intercellular  $CO_2$  concentration to enhancing of simulated photosynthetic radiation intensity for four plant species

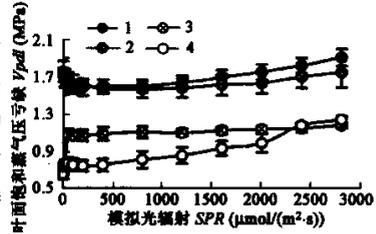


图 6 4 种植物叶面饱和和蒸气压亏缺对模拟光辐射增强的响应  
Fig. 6 Responses of vapor pressure deficit at the leaf surface to the enhance of simulated photosynthetic radiation intensity for four plant species

$V_{pdl}$  是叶细胞与叶面空气的蒸气压差值,与叶片蒸腾过程存在密切关系<sup>[13,15]</sup>。在叶面小环境范围内, $Tr$  增大响应于  $V_{pdl}$  的升高,而植物叶片为了控制过多的水分消耗,又通过  $G_s$  的降低控制  $Tr$  的增大,三者之间经长期进化形成一个反馈调控机制<sup>[15]</sup>。但是本实验中,短期  $SPR$  升高并未见到这一现象,三者之间均存在极显著的正相关关系(表 2),可能是因为在较短的测量时间内,三者之间的反馈调节作用未能显现。 $V_{pdl}$  的大小与叶面小环境水蒸气压的大小有关,禾本科植物单位叶面积内蒸腾失水较少,湿度亏缺较大, $V_{pdl}$  值较高。而藜科植物蒸腾失水较多,叶面水蒸气压较高,叶片内外湿度亏缺小, $V_{pdl}$  值相对较小,表明禾本科植物具有较强的保水能力,与藜科植物相比在水分竞争上具有一定的优势,尤其是在半干旱草原区,干旱时常发生,水分胁迫严重影响 1 年生植物生活史的完成。但是植物的分布范围广泛与否及是否获得生存竞争优势是多种内在和外在因素综合作用结果,绝非一种因素作用所能决定的。

## References:

- [1] Pearcy R W and Ehleringer J. Comparative eco-physiology of  $C_3$  and  $C_4$  plants. *Plant, Cell and Environment*, 1984, **7**:1~13.
- [2] Monson R K. On the evolutionary pathways resulting in  $C_4$  photosynthesis and crassulacean acid metabolism (CAM). *Advances in Ecological Research*, 1989, **19**:57~110.
- [3] Bunce J A. Differential sensitivity to humidity of daily photosynthesis in the field in  $C_3$  and  $C_4$  species. *Oecologia*, 1983, **57**:262~265.
- [4] Hicks R A, Briske D D, Call C A, et al. Co-existence of a perennial  $C_3$  bunchgrass in a  $C_4$  dominated grassland: an evaluation of gas exchange characteristics. *Photosynthetica*, 1990, **24**:63~74.
- [5] Alan K K. Gas exchange dynamics in  $C_3$  and  $C_4$  grasses: consequences of differences in stomatal conductance. *Ecology*, 1993, **74**:113~123.
- [6] Yin L J, Wang P. Distribution of  $C_3$  and  $C_4$  photosynthetic pathways of plants on the steppe of Northeastern China. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, **17**(2):113~123.
- [7] Wang D L, Wang Z W, Zhang X J. The comparison of photosynthetic physiological characteristics between the two divergent *Aneurolepidium chinense* types. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, **19**(6):837~843.
- [8] Epstein H E, Lauenroth W K, Burke I, et al. Productivity patterns of  $C_3$  and  $C_4$  functional types in the U. S. great plains. *Ecology*, 1997, **78**:722~734.
- [9] Brown D A. Early nineteenth-century grasslands of the mid-continent plains. *Annals of the Association of American Geographers*, 1993, **83**:589~612.
- [10] Turner C L and Knapp A K. Responses of a  $C_4$  grass and three  $C_3$  forbs to variation in nitrogen and light in tallgrass prairie. *Ecology*, 1996, **77**:1738~1749.
- [11] Coleman J S and Bazzaz F A. Effects of  $CO_2$  and temperature on growth and resource use of co-occurring  $C_3$  and  $C_4$  annuals. *Ecology*, 1992, **73**:1244~1259.
- [12] Cowan I R. Stomatal behavior and environmental. *Advance Botany Research*, 1977, **4**:117~228.
- [13] Zu Y G, Yin X F, Zhang W H, et al. Gas exchange and water use efficiency of *Adenophora lobophylla* (Campanulaceae) at different altitudes on the east boundary of the Qing-Zang plateau. *Acta Botanica Sinica*, 1998, **40**(10):947~954.
- [14] Guo Z H, Wang B S, Zhang H D. On the characteristics of transpiration and its responses to shade in *Ginkgo biloba*. *Acta Botanica Sinica*, 1998, **40**(6):567~572.
- [15] Yu Q, Wang T D. Simulation of the physiological responses of  $C_3$  plant leaves to environmental factors by a model which combines stomatal conductance, photosynthesis and transpiration. *Acta Botanica Sinica*, 1998, **40**(8):740~754.

## 参考文献:

- [6] 殷立娟,王萍. 中国东北草原植物中的  $C_3$  和  $C_4$  光合作用途径. *生态学报*, 1997, **17**(2):113~123.
- [7] 王德利,王正文,张喜军. 羊草两个趋异类型的光合生理生态特性比较的初步研究. *生态学报*, 1999, **19**(6):837~843.
- [13] 祖元刚,阎秀峰,张文辉,等. 青藏高原东部不同海拔高度裂叶沙参气体交换与水分利用效率. *植物学报*, 1998, **40**(10):947~954.
- [14] 郭志华,王伯荪,张宏达. 银杏的蒸腾特性及其对遮阴的响应. *植物学报*, 1998, **40**(6):567~572.
- [15] 于强,于天祥. 光合作用-蒸腾作用-气孔导度的耦合模型及  $C_3$  植物叶片对环境因子的生理响应. *植物学报*, 1998, **40**(8):740~754.