

蒙古栎 (*Quercus mongolica*) 光合参数 对水分胁迫的响应机理

曾 伟¹, 蒋延玲¹, 李 峰¹, 周广胜^{1,2,*}

(1. 中国科学院植物研究所植被与环境变化重点实验室, 北京 100093; 2. 中国气象局沈阳大气环境研究所, 沈阳 110016)

摘要: 针对当前植物光合机理模型中植物光合参数没有考虑干旱胁迫影响的不足, 以东北地区蒙古栎为研究对象, 基于蒙古栎对不同水分响应的植物生理生态模拟试验, 探讨了蒙古栎光合参数对水分胁迫的定量响应。结果表明, 水分胁迫严重影响蒙古栎叶片的光合参数。其最大净光合速率($P_{\max}$)与土壤含水量呈抛物线关系($P < 0.01$), 且在土壤体积含水量 35.45% (相当于土壤质量含水量 23.63%) 接近田间持水量(27.4%) 时达到最大值。蒙古栎幼苗叶片的最大羧化速率($V_{\max}$)、最大电子传递速率($J_{\max}$)和磷酸丙糖利用率(TPU)均与土壤水分呈抛物线关系($P < 0.01$), 即 $V_{\max}$ 、 $J_{\max}$ 、 TPU 对土壤水分具有相同的响应趋势, 但各光合参数达到最大时的土壤水分阈值却不相同。同时, 基于蒙古栎光合作用参数对水分变化响应的定量分析, 建立了水热因子协同影响的植物光合参数模型, 为最终建立适用于所有植物的水热因子协同影响的光合参数模型提供了依据与技术示范。

关键词: 蒙古栎; 最大净光合速率; 最大羧化速率; 最大电子传递速率; 磷酸丙糖利用率; 光合参数; 土壤含水量

文章编号: 1000-0933(2008)06-2504-07 中图分类号: Q141, Q142, Q945, Q948 文献标识码: A

Responses of *Quercus mongolica*'s photosynthetic parameters to soil moisture stress

ZENG Wei¹, JIANG Yan-Ling¹, LI Feng¹, ZHOU Guang-Sheng^{1,2,*}

1 Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

2 Institute of Atmospheric Environment, China Meteorological Administration, Shenyang 110016, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(6): 2504 ~ 2510.

Abstract: Considering that the effects of drought on plant photosynthetic parameters have not been quantitatively described in plant mechanistical photosynthesis models, the seedlings of *Quercus mongolica* from northeast China were used as a case study to analyze the responses of its photosynthetic parameters to different soil water contents. The results showed the relationship between the maximum net leaf photosynthesis rate ($P_{\max}$) of *Quercus mongolica* and soil moisture could be expressed as a quadratic curve ($P < 0.01$), and $P_{\max}$ reached a maximum when soil volume water content was 35.45% close to field water holding capacity. The maximum rate of carboxylation ($V_{\max}$), the maximum potential rate of electron transport ($J_{\max}$) and triose phosphate utilization rate (TPU) of *Quercus mongolica* also had quadratic relationships with soil water content ($P < 0.01$). Namely, $V_{\max}$, $J_{\max}$, TPU had similar response curves to soil water, but had different optimal soil water

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(973)资助项目(2006CB400502); 国家高技术研究发展计划(863)资助项目(2006AA10Z225); 国家杰出青年科学基金资助项目(40625015)

收稿日期: 2007-03-26; **修订日期:** 2007-10-23

作者简介: 曾伟(1982~), 男, 江西人, 博士生, 主要从事生态模型和全球生态学研究. E-mail: zengwei@ibcas.ac.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gszhou@ibcas.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Key Basic Research Specific Foundation (No. 2006CB400502); National High Technology Research and Development Programme (No. 2006AA10Z225) and National Natural Science Foundation of China (No. 40625015)

Received date: 2007-03-26; **Accepted date:** 2007-10-23

Biography: ZENG Wei, Ph. D., mainly engaged in ecosystem modeling and global change ecology. E-mail: zengwei@ibcas.ac.cn

contents. This function based on the temperature and water responses of plant photosynthetic parameters provides the researchers with the parameters and methodology for understanding and simulating the responses of plant photosynthetic parameters to drought stress.

Key Words: *Quercus mongolica*; maximum rate of net photosynthesis; maximum rate of carboxylation; maximum potential rate of electron transport; triose phosphate utilization rate; photosynthetic parameter; soil moisture

自 18 世纪中叶以来,矿物燃料的燃烧,土地利用的变化及其他人类活动的影响致使地球大气中的温室气体,特别是 CO_2 浓度不断增加^[1,2],由此产生的温室效应影响了地球的能量平衡,导致了全球气候变化^[3,4],并对陆地生态系统产生了重要影响^[5~8]。

为了预测未来全球变化对陆地生态系统的可能影响,近 20a 来科学家们发展了一系列的模型,包括陆地表面过程模型、生物地球化学模型及动态植被模型等^[9~12]。这些模型的发展与应用增进了人们对全球变化及其影响的理解,同时也为政府制订应对全球变化的决策提供了依据。而其中许多模型都是基于 Farquhar 光合作用机理模型来模拟植物光合作用,这些模型在模拟植物光合作用时仅考虑了温度对植物光合作用参数的影响,还没有包含水分胁迫的影响,从而影响了模型模拟的准确性。研究表明,水分通过影响 CO_2 的施肥效应^[13]、光合作用参数^[14,15],影响植物光合作用及其生产力,从而也影响陆地生态系统的碳收支。为定量分析水分对植物光合作用参数的影响,更准确地评估植物光合作用及生产力,本文试图以东北地区蒙古栎为研究对象,通过蒙古栎对不同水分响应的植物生理生态模拟试验,探讨蒙古栎光合作用参数对水分响应的定量关系,为进一步建立区域甚至全球尺度的水分对植物光合作用参数影响模型提供依据与技术示范。

蒙古栎是温带针阔混交林区域地带性植被类型松林的重要伴生树种之一,是在松林被干扰后形成次生阔叶林面积比例最大的建群树种,主要分布于我国东北三省、内蒙古和河北省北部,为落叶阔叶林的主要树种。上世纪以来,全球尤其是北方地区,气候明显变暖,且这种增暖趋势将随着温室气体增加将继续上升^[16],从而将对北方森林的结构和功能产生深远的影响^[17~20]。研究表明,东北森林在未来气候变暖条件下,以蒙古栎为优势种的阔叶林将取代目前分布于小兴安岭和长白山的红松以及大兴安岭的兴安落叶松,成为东北森林的主要树种^[21,22]。不仅如此,大面积采伐森林亦导致东北东部林区的干旱化,使得蒙古栎林的分布面积越来越大^[23,24]。

目前,关于蒙古栎对水分胁迫的响应研究主要集中在水分胁迫对蒙古栎的生理生态特征、生物量再分配和光合特性的影响方面^[15,25],关于蒙古栎光合参数对水分胁迫的响应机制及其阈值的研究还未见报道。本文试图基于蒙古栎对不同水分响应的植物生理生态模拟试验,围绕植物光合生理特征参数:最大净光合速率($P_{\max}$)、最大羧化速率(V_{cmax})、最大电子传递速率($J_{\max}$)、磷酸丙糖利用率(TPU),探讨蒙古栎光合作用参数对水分变化的响应及其定量关系,为建立植物光合作用参数对水热因子协同响应模型提供依据与技术示范。

1 实验材料

蒙古栎(*Quercus mongolica*),也称柞树,为壳斗科、栎属,主要分布于我国东北三省、内蒙古和河北省北部,为落叶阔叶林的主要树种。蒙古栎喜光、耐寒,喜凉爽气候;根系发达、耐干旱、耐瘠薄、耐火烧、不耐盐碱、喜中性至酸性土壤。模拟实验在中国科学院植物研究所温室进行,实验材料是 2005 年 5 月下旬从东北林业大学帽儿山林场挖取的 3 年生蒙古栎幼苗。

2 研究方法

2.1 实验设计

将 3 年生蒙古栎幼苗木移植盆栽(盆直径 28cm,高 25cm),每盆种植 1 株,盛土 10 kg。缓苗期时将所有的苗木充分灌溉保证苗木水分供应充足,之后于 2005 年 8 月 8 日开始按 6 个水分梯度进行水分控制试验。每个处理有 26 个重复,总计 156 盆。实验设 6 个水分处理(SI、SII、SIII、SIV、SV、SVI),每次浇水量分别为

2000ml、1500ml、1000ml、600ml、200ml、0ml,浇水频率为每 10d 1 次。所采用土壤的田间持水量为 27.4%。

水分控制之后分别于 9、10、11 月的 8~15 日 9:00~11:00 对蒙古栎幼苗进行生理生态观测,每个处理做 3 个重复,测量内容包括幼苗的光合特性(光响应曲线、二氧化碳响应曲线)(Li-6400 便携式光合测定仪, Li-cor 公司, USA)、土壤含水量(HydroSense 土壤水分仪, Campbell 公司, USA)及基径、主根、侧根等。

2.2 最大净光合速率($P_{\max}$)

最大净光合速率($P_{\max}$)采用非直角双曲线方程对不同水分下蒙古栎叶片的光响应曲线拟合求取^[26]:

$$P_n = \{ \Phi + P_{\max} - \sqrt{[(\Phi + P_{\max})^2 - 4\Phi k P_{\max}]} \} / 2k - R_{\text{day}} \quad (1)$$

式中, P_n 为净光合速率 ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$); $P_{\max}$ 为最大净光合速率 ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$); R_{day} 为暗呼吸速率 ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$); k 为反映光合曲线弯曲程度的凸度; Φ 为表观光量子效率 ($\text{molCO}_2/\text{mol}$ 光子), 可由 P-PFD 曲线的初始斜率 ($\text{PFD} < 100 \mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$) 求取。

2.3 最大羧化速率、最大电子传递速率和磷酸丙糖利用率

研究表明^[27~30], 叶片光合速率取决于以下 3 个过程的最小速率: ①受 Rubisco 蛋白酶活性限制的羧化速率 W_c ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$), ②受 1,5-磷酸核酮糖 (RuBP) 再生限制的羧化速率 W_j ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$), 而 1,5-磷酸核酮糖 (RuBP) 的再生又受电子传递速率的限制, ③受磷酸丙糖利用率 (TPU) 限制的羧化速率 W_p ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$), 并建立了 C_3 植物光合作用机理模型:

$$P_n = V_c(1 - 0.5P_o/\tau P_c) - R_d \quad (2)$$

式中, 羧化作用速率 $V_c = \min \{ W_c, W_j, W_p \}$, P_o 和 P_c 分别为叶片胞间氧气 (O_2) 和二氧化碳 (CO_2) 分压 (Pa), τ 是 CO_2 相对于 O_2 的 Rubisco 蛋白酶特征因子 (J/mol), R_d 为叶片暗呼吸速率 ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$)。

当叶片胞间 CO_2 浓度小于 20Pa, 此时 1,5-磷酸核酮糖 (RuBP) 是足量的, 限制光合作用的主要是 Rubisco 酶活性, 羧化作用速率可表达为:

$$W_c = V_{\text{cmax}} P_c / [P_c + K_c(1 + P_o/K_o)] \quad (3)$$

式中, V_{cmax} 为受 Rubisco 酶活性制约的最大羧化作用速率, 参数 K_c 和 K_o 分别为受 Rubisco 酶活性与数量制约的羧化和氧化竞争过程的 Michaelis 系数 (J/mol), 其中 V_{cmax} 可表达为:

$$V_{\text{cmax}} = (P_n + R_d) [P_c + K_c(1 + P_o/K_o)] / (P_c - 0.5P_o/\tau) \quad (4)$$

当 RuBP 再生能力制约光合作用时, 羧化作用速率可表示为:

$$W_j = JP_c / 4(P_c + P_o/\tau) \quad (5)$$

式中, 太阳辐射 I (μmol 光子 $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 驱动的电子传输 J (μmol 电子 $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 的表达式^[27,29]:

$$J = \alpha I / (1 + \alpha^2 I^2 / J_{\text{max}}^2)^{0.5} \quad (6)$$

式中, J_{max} 是最大电子传输速率 (μmol 电子 $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$), 参数 α 是光转换系数 (mol 电子/ mol 光子)^[29]。

根据最适理论, J_{max} 与 V_{cmax} 具有很好的线性相关性^[31,32]。Wullschelegger^[32] 基于 106 种植物的 J_{max} 与 V_{cmax} 资料建立了如下关系:

$$J_{\text{max}} = 29.1 + 1.64V_{\text{cmax}} \quad (7)$$

如果制约光合作用的主要是磷酸丙糖利用能力, 则羧化作用速率可表达为:

$$W_p = 3TPU + 0.5W_{\text{min}}P_o/\tau P_c \quad (8)$$

式中, TPU 是磷酸丙糖利用率 ($\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$), W_{min} 是 W_c 与 W_j 中的最小量, 即 $W_{\text{min}} = \min \{ W_c, W_j \}$ 。正如 V_{cmax} 与 J_{max} 有很好的线性相关性一样, TPU 与 J_{max} 也有很好的线性相关性^[32]:

$$TPU = 5.79 \times 10^{-7} + 0.0569J_{\text{max}} \quad (9)$$

2.4 最大羧化速率、最大电子传递速率和磷酸丙糖利用率的温度函数

最大羧化速率、最大电子传递速率和磷酸丙糖利用率的温度响应函数为:

$$f(T_K) = k_{25} \exp \{ [E_a(T_K - 298)] / (298RT_K) \} \quad (10)$$

式中, k_{25} 为 25℃ 时的光合参数, E_a 为指数增长率, R 为摩尔气体常数, 单位为 $\text{J} \cdot \text{mol}^{-1} \cdot \text{K}^{-1}$, T_K 为开尔文温度, 单位为 K。

2.5 数据分析

对实验所观测的叶片光合参数与土壤含水量数据采用微软公司的视窗 Excel 软件进行统计分析和绘图, 同时运用 SPSS13.0 软件对数据进行数学公式拟合, 用方差分析检验每个生理指标的差异显著性。

3 结果与分析

3.1 土壤含水量对蒙古栎叶片最大净光合速率($P_{\max}$)的影响

植物最大净光合速率不仅受温度的影响, 亦与土壤含水量关系密切(图 1)。在 25℃ 时, 蒙古栎叶片最大净光合速率与土壤含水量呈显著的抛物线关系($P < 0.01$), 与刘建栋等^[33]的研究结果一致。当土壤体积分含水量在 10% ~ 35.45% 时, 蒙古栎叶片的最大净光合速率随土壤水分增大而增大, 且在土壤体积分含水量为 35.45% 时达到最大值; 当土壤体积分含水量在 35.45% ~ 58% 时, $P_{\max}$ 随着土壤水分增大而减小。

一般而言, 干旱将抑制蒙古栎的生长, 减小蒙古栎林的叶面积, 进而影响蒙古栎林的光合性能^[34,35], 在光合作用方面表现为叶片气孔导度严重下降, 并影响到光合系统的电子传递、光合磷酸化和 CO_2 固定的暗反应机制^[36], 影响叶绿素光合机制^[35,37], 改变叶绿素的组分, 降低叶绿素含量^[38]。当植物受到轻度干旱胁迫时, 虽然叶片的气孔导度降低, 但光合速率、RuBp 羧化酶的初始活性及叶肉导度有不同程度的上升, 说明叶片组织具有对轻度干旱的适应性^[37]。因此, $P_{\max}$ 随着土壤含水量的增加而增加。而当土壤含水量超过了 35.45% 后, $P_{\max}$ 随着土壤含水量的增加而减小, 可能是因为过多的土壤水分使蒙古栎的根系缺氧, 根际的氧化还原过程受到影响, 进而导致植物光合作用受阻^[39], 导致 $P_{\max}$ 减小。

3.2 土壤含水量对蒙古栎叶片最大羧化速率(V_{cmax})的影响

最大羧化速率(V_{cmax})的大小主要受到 Rubisco 蛋白酶的活性、数量的影响。Rubisco 蛋白酶是植物叶片光合作用过程中催化 RUBP 固定 CO_2 的关键性酶, 约占叶片可溶性蛋白质含量的 50%^[40]。干旱将促进植物衰老, 导致植物可溶性蛋白质含量下降, 从而引起 Rubisco 蛋白酶含量的下降^[41], 但其活性的降低要大于其含量的降低^[42]。蒙古栎叶片最大羧化速率(V_{cmax})随着水分的降低而降低(图 2), 两者存在显著的抛物线关系($P < 0.01$), 即 V_{cmax} 可表达为: $V_{\text{cmax}} = f(T_K)f(W) = f(T_K)(-0.02X^2 + 2.14X - 4.36)$ 。因此, 可以采用二次方程定量描述蒙古栎叶片最大羧化速率(V_{cmax})对于干旱胁迫的响应。

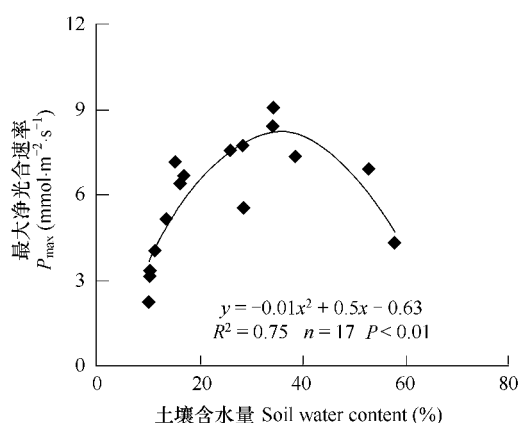


图 1 土壤含水量与最大净光合速率的关系

Fig. 1 Relationship between soil water content and $P_{\max}$

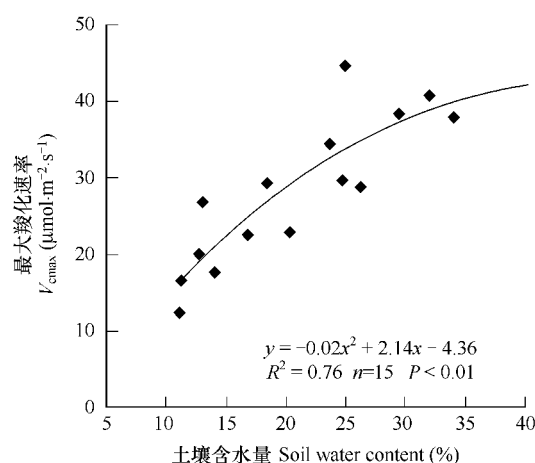


图 2 土壤含水量与最大羧化速率的关系

Fig. 2 Relationship between soil water content and V_{cmax}

3.3 土壤含水量对蒙古栎叶片最大电子传递速率($J_{\max}$)的影响

电子传递是在光合膜上的电子或质子传递体中进行的, 水作为电子传递链中电子的提供者, 水分的变化

必将影响电子传递速率。植物通过光合电子传递链传输 4mol 电子,则能在碳循环中产生足够再生 1 mol RuBP 的化学能,低的电子传递速率将明显限制光合磷酸化作用和 NADPH^+ 的合成,从而限制 RuBP 再生^[29],进而限制了叶片的羧化速率 W_j 。蒙古栎幼苗叶片的最大电子传递速率($J_{\max}$)随土壤含水量的减少而降低(图 3),与卢从明等^[43]的研究结果一致。特别是,蒙古栎幼苗叶片的最大电子传递速率($J_{\max}$)与土壤含水量呈显著的抛物线关系($P < 0.01$),即 $J_{\max}$ 可表达为: $J_{\max} = f(T_K)f(W) = f(T_K)(-0.05X^2 + 6.64X - 1.56)$,从而为定量描述最大电子传递速率($J_{\max}$)对于旱响应提供了依据。

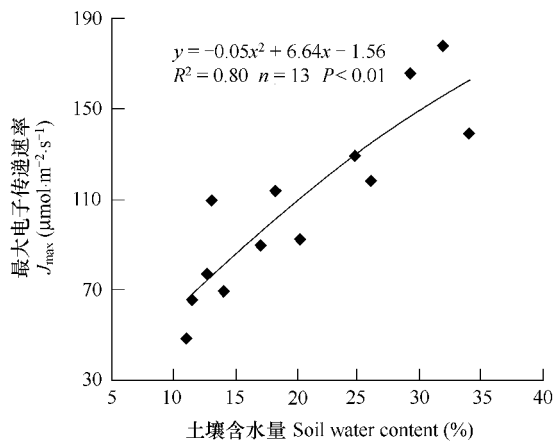


图3 土壤含水量与最大电子传递速率的关系

Fig. 3 Relationship between soil water content and $J_{\max}$

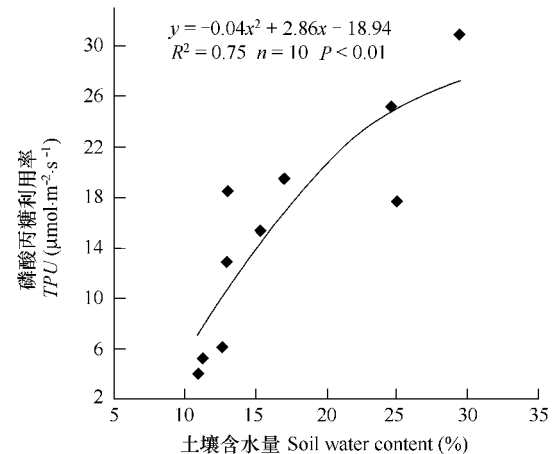


图4 土壤含水量与磷酸丙糖利用率的关系

Fig. 4 Relationship between soil water content and TPU

3.4 土壤含水量对蒙古栎磷酸丙糖利用率(TPU)的影响

植物韧皮部的运输与光合作用(提供运输的底物)和库的代谢有关。磷酸丙糖(TP)是光合作用的最初产物,水分亏缺将使叶片光合产物输出变慢,加之缺水时,叶片中淀粉水解加强,糖类积累,产生负反馈光合抑制现象,从而导致叶片光合速率下降。在伸展的叶片中,水分胁迫降低光合作用和同化物的消耗。因此,水分胁迫间接降低光合最初产物(TP)从叶片中输出的量^[44],即降低了磷酸丙糖利用率(TPU)。蒙古栎幼苗叶片磷酸丙糖利用率(TPU)随着土壤水分的减少而降低(图 4),且两者呈显著的抛物线关系($P < 0.01$),即 TPU 可表达为: $TPU = f(T_K)f(W) = f(T_K)(-0.04X^2 + 2.86X - 18.94)$ 。因此,可以用二次方程定量描述蒙古栎叶片磷酸丙糖利用率(TPU)对于干旱胁迫的响应。

4 结果与讨论

植物光合作用参数的准确性直接影响光合作用模型模拟植物光合作用与生产力的准确性,也影响陆地生态系统碳收支评估的准确性。为建立水热因子综合影响的植物光合参数估算模型,本研究以东北地区蒙古栎为研究对象,开展了蒙古栎对不同水分响应的植物生理生态模拟试验,探讨了蒙古栎光合作用参数对水分变化的响应。结果表明,蒙古栎幼苗叶片最大光合速率与土壤水分呈显著的抛物线关系($P < 0.01$),且在土壤体积含水量 35.45% (相当于土壤质量含水量 23.63%) 接近田间持水量(27.4%) 时达到最大值,与王森等^[15]得到的幼苗蒙古栎叶片的 $P_{\max}$ 在土壤质量含水量为 23.29% ~ 27.4% 时达到最大的结果一致。蒙古栎幼苗叶片的最大羧化速率($V_{\max}$)、最大电子传递速率($J_{\max}$)和磷酸丙糖利用率(TPU)均与土壤水分呈极显著的相关关系,并对土壤水分具有相同的响应趋势,但各光合参数达到最大时的土壤水分阈值却不相同,即抛物线的拐点不同。

由于不同的物种特性、叶片状况及环境因子的不同,不同物种叶片光合参数达到最大时的土壤水分阈值亦不一致,但其对土壤水分响应的趋势是一致的。本文通过探讨蒙古栎光合作用参数对水分变化的响应及其定量关系,建立了光合参数对水热因子响应函数,为定量描述植物光合参数对于干旱胁迫的响应提供了依据,亦

为最终建立水热因子综合影响的植物光合参数估算模型提供了依据与技术示范。

References:

- [1] Keeling C D, Bacastow R B, Carter A F, *et al.* A three-dimensional model of atmospheric CO₂ transport based on observed winds. In: D. H. Peterson ed. Aspects of climate Variability in the Pacific and the Western Americas. Washington D. C.: J. Geophys. Res ,55: 165 — 236.
- [2] Waston R T, Rodhe H, Oeschger H, Siegenthaler U. Greenhouse gases and aerosols. In: J. T. Houghton, G. J. Jenkins, J. J. Ephraums eds. Climate Change. New York: Cambridge University Press, 1990. 282 — 310
- [3] Mitchell J F B, Manabe S, Meleshiko V, *et al.* Equilibrium climate change and its implications for the future. In: J. T. Houghton, G. J. Jenkins, J. J. Ephraums eds. Climate Change. New York: Cambridge University Press, 1990. 131 — 170.
- [4] Schlesinger M E, Mitchell J F B. Model projections of the equilibrium climate response to increased carbon dioxide. In: M. C. MacCracken and F. M. Luther eds. Projecting the Climate Effect of Increasing Carbon Dioxide, DOE/ER-0237. Washington D. C. : Carbon Dioxide Res. Div. , U. S. Dep. Energ, 1985. 80 — 147.
- [5] Bazzaz F A. The response of nature ecosystems to the rising global CO₂ levels. Annu. Rev. Ecol. Syst. , 1990, 21: 167 — 196.
- [6] Larcher W. Physiological Plant Ecology. 2nd ed. New York: Springer-Verlag, 1980.
- [7] Melillo J M, McGuire A D, Kicklighter D W, *et al.* Global climate and change terrestrial net primary production. Nature, 1993, 363: 234 — 240.
- [8] Woodward F I. Climate and plant Distribution. New York : Cambridge University Press, 1987.
- [9] Dickinson R E, Henderson-Sellers A, Kennedy P J, *et al.* Biosphere- Atmosphere Transfer Scheme(BATS) for the NCAR CCM. NCAR/TN-275-STR. National Centre for Atmospheric Research, 1986.
- [10] Foley J A, Prentice I C, Ramankutty N, Levis S. *et al.* An integrated model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. Global Biogeochem Cycles, 1996, 10(4): 603 — 628.
- [11] Parton W J, Scurlock J M O, Ojima D S, *et al.* Observation and modeling of biomass and soil organic matter dynamics for the grassland biome worldwide. Global Biogeochem Cycles, 1993, 7: 785 — 809.
- [12] Prentice I C, Cramer W, Harrison S P, Leemans R, *et al.* A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. J. Biogeogr. , 1992, 19: 117 — 134.
- [13] Levis S, Foley J A, Pollard D. Large-scale vegetation feedbacks on a doubled CO₂ climate. J. Climate, 2000, 13: 1313 — 1325.
- [14] Dev Niyogi, Yongkang Xue. Soil moisture regulates the biological response of elevated atmospheric CO₂ concentrations in a coupled atmosphere biosphere model. Global and Planetary Change, 2006, 54: 94 — 108.
- [15] Wang M, Dai L M, Ji L Z, *et al.* Effect of drought stress on apparent resource utilization efficiency of *Quercus mongolica*. Chin J Appl Ecol, 2002, 13(3): 275 — 280.
- [16] Jacobs J D. Climate Change 1995 — The Science of Climate Change: Contribution of Working Group I to the second assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Canadian Geographer-Geographe Canadien , 1998, 42 (1): 105 — 106.
- [17] Beerling D J. Long-term Responses of Boreal Vegetation to Global Change: An Experimental and Modelling Investigation. Global Change Biol. , 1999, 5: 55 — 74.
- [18] Ceulemans R, Mousseau M. Effects of Elevated Atmospheric CO₂ on Woody Plants. New Phytol. , 1994 , 127: 425 — 446.
- [19] Goulden M L, Wofsy S C, Harden J W, *et al.* Sensitivity of Boreal Forest Carbon Balance to Soil Thaw. Science, 1998, 279: 217.
- [20] Jones T H, Thompson L J, Lawton J H, *et al.* Impacts of Rising Atmospheric Carbon Dioxide on Model Terrestrial Ecosystems. Science , 1998, 280: 441 — 443.
- [21] Yan X D, Zhao S D, Yu Z L. Modeling growth and succession of Northeastern China forests and its applications in global change studies. Acta Phytocologica Sinica, 2000, 24(1): 1 — 8.
- [22] Zhao S D, *et al.* Advance on the study of potential impacts of climate change on Northeastern China forest. Acta Ecologica Sinica , 1995, 15(Supp. B): 1 — 9.
- [23] Chen D K, Zhou X F, Zhu N. Natural secondary forest — structure · function · dynamics and management. Harbin: Northeast Forestry University Press, 1994. 237 — 242.
- [24] Liu S E. Selected works of Liu Shene. Beijing: Science Press, 1985, 7: 190 — 195.
- [25] Wang M, Dai L M, Ji L Z. A preliminary study on ecological response of dominant tree species in Korean pine broadleaf forest at Changbai Mountain to soil water stress and their biomass allocation. Chin J Appl Ecol, 2001, 12(4): 496 — 500.
- [26] Prioul J L, Chartier P. Partitioning of transfer and carboxylation components of intracellular resistance to photosynthetic CO₂ fixation: a critical analysis of methods used. Ann. Bot, 1977, 41: 789 — 800.

- [27] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biogeochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, 1980, 149: 78—90.
- [28] Harley P C, Sharkey T D. An improved model of C3 photosynthesis at high CO₂: Reversed O₂ sensitivity explained by lack of glycerate reentry into the chloroplast. *photosyn. Res.*, 1991, 27: 169—178.
- [29] Harley P C, Thomas R B, Reynolds J F, *et al.* Modeling photosynthesis of cotton in elevated CO₂. *Plant Cell and Environment*, 1992, 15: 271—282.
- [30] Sharkey T D. Photosynthesis in intact leaves of C3 plant: Physics, physiology and rate limitation. *Bot. Rev.*, 1985, 51: 53—105.
- [31] Reynolds J F, Hilbert D W, Chen J L, *et al.* Modeling the response of plants and ecosystems to elevated CO₂ and climate change, DOE/ER-60490T-H1. Washington D. C.: Rep., Carbon dioxide Res. Div., U. S. Dep. Energ, 1992.
- [32] Wullschlegel S D. Biochemical limitations to carbon assimilation in C3 plants-A retrospective analysis of the A/Ci curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany*, 1993, 44: 907—920.
- [33] Liu J D, Wang F T, Yu Q, *et al.* Application of the leaf photosynthesis model for forecasting effect of drought on winter wheat in north China plain. *Journal of Applied Meteorological Science*, 2003, 14(4): 469—478.
- [34] Santabumdrim M, Berkowitz G H. Correlation between the maintenance of photosynthesis and in situ protoplast volume at low water potentials in drought wheat. *Plant Physiol.*, 1990, 92: 733.
- [35] Schulze E D. Carbon dioxide and water vapor exchange in response to drought in the atmosphere and in the soil. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1986, 37: 247—274.
- [36] Kaiser W M. Effect of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiol. Plantarum*, 1987, 71: 142—149.
- [37] Dai X B, Zhai H Q, Zhang H Sh, *et al.* Effect of Soil Drought Stress on Photosynthetic Rate and Carbonic Anhydrase Activity of Rice Leaf. *Acta Phytophysiological Sinica*, 2000, 26(2): 133—136.
- [38] Xu Z Z, Li C R, Chen P, *et al.* Effect of soil drought on physiological characteristics and dry matter accumulation in winter wheat. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2000, 18(1): 113—123.
- [39] Zhu T C. Yang-Cao Biological Ecology. Changchun: Jilin Science and Technology Press, 2004. 481—482.
- [40] Hartman F C, Harpel M R. Structure, function, regulation, and assembly of ribulose-1,5-Bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Annual Review of Biochemistry*, 1994, 63: 197—234.
- [41] Xu Z Z, Zhou G S. Progress on Responses and Adaptions of Physiological Ecology of Crop to Drought. In: Zhou G S ed. *Northeast China Transect and Global Chang.* Beijing: Meteorology Press, 2002. 193—204.
- [42] Chenyad ev I I, Monakhova O F. The activity and content of ribulose-1,5- bisphosphate carboxyase/oxygenase in wheat plants as affected by water stress and kartolonn-4. *Phtosynthetica*, 1998, 35(4): 603—610.
- [43] Lou C H, Wang X C. Physiological Basis of Crop Yield — Water Stress and Photosynthesis. Beijing: China Agriculture Press, 2001. 39—51.
- [44] Zhu T C. Yang-Cao Biological Ecology. Changchun: Jilin Science and Technology Press, 2004. 77—78.

参考文献:

- [15] 王森, 代力民, 姬兰柱, 等. 干旱胁迫对蒙古柞表观资源利用率影响的研究. *应用生态学报*, 2002, 13(3): 275—280.
- [21] 延晓东, 赵士洞, 于振良. 中国东北森林生长演替模拟模型及其在全球变化研究中的应用. *植物生态学报*, 2000, 24(1): 1—8.
- [22] 赵士洞等. 气候变化对中国东北森林的潜在影响. *生态学报*, 1995, 15(Sup. B): 1—9.
- [23] 陈大珂, 周晓峰, 赵惠勋, 等. 天然次生林——结构, 功能, 动态与经营. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1994. 237—242.
- [24] 刘慎谔. 刘慎谔文集. 北京: 科学出版社, 1985. 7, 190—195.
- [25] 王森, 代力民, 姬兰柱. 长白山阔叶红松林主要树种对干旱胁迫的生态反应及生物量分配的初步研究. *应用生态学报*, 2001, 12(4): 496—500.
- [33] 刘建栋, 王馥棠, 于强, 等. 东北地区冬小麦叶片光合作用模型在农业干旱预测中的应用研究. *应用气象学报*, 2003, 14(4): 469—478.
- [37] 戴新宾, 翟虎渠, 张红生, 等. 土壤干旱对水稻叶片光合速率和碳酸酐酶活性的影响. *植物生理学报*, 2000, 26(2): 133—136.
- [38] 许振柱, 李长荣, 陈平, 等. 土壤干旱对冬小麦生理特性和干物质积累的影响. *干旱地区农业研究*, 2000, 18(1): 113—123.
- [39] 祝廷成. 羊草生物生态学. 长春: 吉林科学技术出版社, 2004. 481—482.
- [41] 许振柱, 周广胜. 农作物生理生态特性对干旱响应与适应性的研究进展. 见: 周广胜主编. *东北样带与全球变化*. 北京: 气象出版社, 2002. 193—204.
- [43] 姜成后, 王学臣. 作物产量形成的生理学基础. 北京: 中国农业出版社, 2001. 39—51.
- [44] 祝廷成. 羊草生物生态学. 长春: 吉林科学技术出版社, 2004. 77—78.