

长白山阔叶红松林叶片气孔导度与环境因子的关系

唐凤德^{1,2}, 武耀祥³, 韩士杰^{2,*}, 张军辉²

(1. 辽宁大学环境学院, 沈阳 110036; 2. 中国科学院沈阳生态应用研究所, 沈阳 110016;

3. 长白山自然保护区管理局, 吉林安图 133613)

摘要:通过对阔叶红松林主要树种叶片的野外测定,研究了长白山阔叶红松林叶片气孔导度对环境因子的响应,结果表明,阔叶红松林叶片的气孔导度与瞬时光合有效辐射(PAR)和温度(T_a)呈正相关,而与水汽压亏损(VPD)呈负相关。对气孔导度模型的验证表明:Jarvis 的非线性模型比 Ball 的线性模型更适于阔叶红松林叶片的气孔导度模拟。长白山阔叶红松林叶片的气孔导度对环境因子的响应模型为: $g_s = PAR(1.606T_a^2 + 118.19T_a - 1878.67)/(355.70 + PAR)(-430.433 + VPD)$ 。此模型有助于进一步估算叶片光合作用,通过尺度化模拟阔叶红松林群落生产力以及土壤-植物-大气系统之间的水热交换奠定了基础。

关键词:阔叶红松林;叶片;气孔导度;环境因子;模拟

文章编号:1000-0933(2008)11-5649-07 中图分类号:Q501 文献标识码:A

Relationship of stomatal conductance of leaf with environmental factors in broad-leaved Korean pine forest at Changbai Mountain

TANG Feng-De^{1,2}, WU Yao-Xiang³, HAN Shi-Jie^{2,*}, ZHANG Jun-Hui²

1 College of Environmental Sciences, Liaoning University, Shenyang 110036, China

2 Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China

3 Management Bureau of Changbai Mountain Natural Reserve, Antu 13361, Jilin Province, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(11): 5649 ~ 5655.

Abstract: Based on the field measurements of the stomatal conductance of the dominant tree species in broad-leaved Korean pine forest, the responses of stomatal conductance of the single leaf to environmental factors were used to analyze the relationship between stomatal conductance of leaf and environmental factors and develop the single leaf model. The results show that the stomatal conductance of the leaves are sensitive to photosynthesis active radiation (PAR), vapor pressure deficit (VPD), and air temperature (T_a). The stomatal conductance of leaf increase with PAR and T_a and decreased with the VPD . The validations of Ball's linear and Jarvis's non-linear models based on field data of leaf stomatal conductance (g_s) on the broad-leaved Korean pine forest indicate that the Jarvis's model is better estimate of g_s than Ball's. The relationship between stomatal conductance (g_s) of the leaf and environmental factors could be expressed as:

$$g_s = PAR(1.606T_a^2 + 118.19T_a - 1878.67)/(355.70 + PAR)(-430.433 + VPD)$$

The model will be helpful to simulate the dynamic photosynthesis at leaf and canopy scales and also to simulate NPP and

基金项目:中国科学院知识创新工程重大资助项目(KZCX2-YW-416);国家重点基金资助项目(90411020)

收稿日期:2007-12-19; **修订日期:**2008-09-28

作者简介:唐凤德(1967~),男,辽宁建昌人,博士,副教授,主要从事森林碳循环和生态恢复研究. E-mail: tangfd1218@126.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hansj@iae.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by Knowledge Innovation Project of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX2-YW-416) and the Key Research Foundation of China (No. 90411020)

Received date: 2007-12-19; **Accepted date:** 2008-09-28

Biography: TANG Feng-De, Ph. D., Associate professor, mainly engaged in carbon cycling of forestry ecosystem and ecological restoration. E-mail: tangfd1218@126.com

energy and water balances of broad-leaved Korean pine forest ecosystem in the Soil-Plant-Atmosphere Continuum (SPAC).

Key Words: broad-leaved Korean pine forest; leaf; stomatal conductance; environmental factors

长白山阔叶红松林是我国东北东部中温带湿润地区的典型植被类型,因具有较大的面积和较高的生产力而成为森林碳循环研究的重要对象,被列入全球变化研究的中国东北样带,也是 ChianFLUX 的观测站点之一^[1]。现有研究表明,长白山阔叶红松林的植物种类组成、生产力及土壤碳储量对气候变化非常敏感^[2~4]。因此,研究和探讨全球变化对阔叶红松林生态系统和结构的影响,揭示阔叶红松林生态系统对全球变化的反应机理,对找出适应和减缓全球变化的影响具有重要的现实意义和理论意义。

植物气孔是植物调节 CO₂ 和 H₂O 运输过程的重要功能器官。它既是防止植物因蒸腾作用所引起的水分过多损失、确保植物能够获得充足的 CO₂ 气体进行光合作用的通道,又是调控土壤与植被与大气这个连续体之间物质和能量交换的关键环节。弄清叶片气孔导度与环境因子之间的相互关系是从机理上深入探讨阔叶红松林生产力动态及其在全球气候变化背景下群落植被表面能量和水分交换动态的基础。

迄今为止,国际上已开展了大量的从保卫细胞到叶片、单株植物到群落冠层等不同尺度上的叶片气孔运动实验研究,深入探讨了气孔运动与环境因子之间的关系^[5~11];国内一些学者也对不同植物叶片气孔导度的变化特征及环境因子对气孔导度的影响进行了有意义的研究^[12~19]。然而,叶片气孔行为的生理机制仍未完全清楚,叶片气孔导度与环境因子关系的模型还处于半经验半机理状态^[9,11],代表性模型主要是多元非线性模型和线性相关模型^[5,9,12]。

有学者根据长白山阔叶红松林内的涡度相关观测资料进行了气孔导度从叶片到冠层尺度转换的模拟研究^[2]和 OTC 对主要建群树种红松进行了气孔导度的研究^[20]。为此,本文以长白山阔叶红松林生态系统主要树种为对象,试图基于主要树种单个叶片的气孔导度及其环境因子之间的野外观测,分析影响长白山阔叶红松林叶片气孔导度的主要影响环境因子。鉴于长白山阔叶红松林是复层混交林,本文将野外实测的每个树种叶片气孔导度按照该树种叶面积指数占整个生态系统叶面积指数的百分比进行分配,最后计算得到长白山阔叶红松林叶片的气孔导度。在此基础上,分析影响长白山阔叶红松林叶片气孔导度的主要野外环境因子,并比较 2 种主要典型的气孔导度模型,进而建立适于阔叶红松林叶片的气孔导度模型。该模型的建立为模拟阔叶红松林叶片、植株、冠层等不同尺度的光合动态特征及整个生态系统的净初级生产力提供重要的依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 自然概况

研究位于中国科学院长白山森林生态系统定位站 1 号标准地(41°24'N,128°06'E),该标准地位于长白山北坡,海拔 738m,该区为受季风影响的温带大陆性山地气候,年平均气温为 3.6℃,日平均气温稳定通过 0℃ 的积温为 2763℃,无霜期为 139d;年辐射总量 4900MJ·m⁻²,年日照时数 2137h,年日照百分率为 48%;年降水量 746.8mm,生长季降水量约占全年降水总量的 80%,年蒸发量为 1272mm。年平均风速为 2.0m·s⁻¹,地带性土壤为暗棕壤^[21]。阔叶红松林是亚洲北温带典型植被,分布最广、植物种类最为丰富、林分结构为复层混交异龄林^[22,23]。

1.2 研究方法

选取长白山阔叶红松林主要建群树种:红松(*Pinus koraiensis*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、紫椴(*Tilia armurensis*)和色木槭(*Acer mono*)等,在植物生长的旺盛时期开始,选择标准地中生长健康成年的红松、水曲柳、蒙古栎、紫椴和色木槭 3~4 植株,砍下生长良好的枝条并插入水中,选取充分展开且生长健康的叶片,每个树种每次测定 8~12 个叶片。

实验选择在 2002~2003 年 6~8 月晴朗的天气进行,CO₂ 浓度采用配气法配制,然后模拟不同的 CO₂ 浓度梯度和温度进行观测。其中 CO₂ 浓度(*C_a*)的梯度为 250、360、550、720μmol·mol⁻¹,温度(*T_a*)梯度为 15、20、

25、30℃。用便携式光合作用系统 LI-6400 分析仪(美国 Li-COR 公司生产)对选定叶片的气孔导度(g_s , $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)进行测定,同时测定净光合速率(A_n , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、叶片与大气的水汽压差(VPD , Pa)和相对湿度(h_s , %)等指标。水曲柳、蒙古栎、紫椴和色木槭等阔叶树种的气孔导度测定采用的光合有效辐射(PAR , $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)为人工光源,而红松的气孔导度测定则采用自然光照。

阔叶红松林生态系统叶片气孔导度实测数据是按照每次实测的每个树种叶片气孔导度的数据按其叶面积指数在整个冠层叶面积指数中所占的比例进行分配的^[18,20]。这样,阔叶红松林叶片气孔导度就简单化为每个树种野外实测的气孔导度所占的比例的叠加,进而用于建立阔叶红松林叶片气孔导度模型。

2 结果与分析

2.1 环境影响因子分析

植物叶片的气孔导度对诸如瞬时光合有效辐射、温度、水汽压亏缺及环境中的 CO_2 浓度等环境因子反映十分敏感^[15]。为了建立阔叶红松林叶片气孔导度模型,首先采用多元逐步回归分析的方法,寻找影响长白山阔叶红松林叶片气孔导度的主要环境因子。

依据野外测定的各个树种的叶片气孔导度(g_s)、瞬时光合有效辐射(PAR)、环境温度(T_a)、二氧化碳浓度(C_a)、叶片与大气的水气压差(VPD)等因子的数据,得到生长季各月份阔叶红松林叶片气孔导度与环境因子的回归方程(见表1)。回归分析结果表明,阔叶红松林叶片气孔导度的回归方程表现出显著的回归关系,但 t 检验的结果得知, C_a 变量的偏回归斜率均未达到显著水平,因此在回归方程中没有列出该项。这既是由于红松等针叶树叶片对高浓度 CO_2 反应不敏感^[20,24] 及高浓度 CO_2 对植物叶片气孔导度影响是一个长期过程^[25,26],又是由于红松叶面积指数在整个生态系统叶面积指数所占的比重大^[27]。

长白山阔叶红松林叶片气孔导度主要受环境因子 PAR 、 C_a 、 T_a 、 VPD 的影响。其中气孔导度与 PAR 和 T_a 呈正相关,与 VPD 和 C_a 呈负相关,即在一定范围内,气孔导度将随着 PAR 和 T_a 的升高而增大,随着 VPD 和 C_a 的增大而减小,但与 C_a 相关性非常小。这一分析结果同 Jarvis 和 Ball 模型所描述的影响因子相接近,表明可以依据这两类模型的理论对阔叶红松林叶片气孔导度进行模拟分析。

表1 阔叶红松林叶片气孔导度与环境因子关系的回归分析

Table 1 Step regression analysis on the relationship between stomatal conductance of single-leaf of broaded-leave Korean pine forest and environmental factors

月份 Month	回归方程 Regression equation	样本数 Sample No	F 检验 F value	相关系数 Correlation coefficient (R)
6	$g_s = 1.166PAR \times 10^{-4} + 0.948T_a \times 10^{-2} - 0.307VPD - 3.098$	89	34.458 **	0.435 *
7	$g_s = 7.703PAR \times 10^{-5} + 1.248T_a \times 10^{-2} - 0.107VPD - 0.298$	103	88.106 **	0.688 **
8	$g_s = 0.093PAR \times 10^{-4} + 1.848T_a \times 10^{-2} - 0.207VPD^6 - 0.435$	94	51.047 **	0.514 **

显著水平 level of significance: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$; 相关系数显著水平的检验为 t 检验 the test of the significance for the correlation coefficient was t test; 下同 the same below

2.2 叶片气孔导度模型的构建

描述气孔导度与环境因子之间的相互关系的定量模型大致归为 Jarvis-类的非线性模型和 Ball-类的线性模型。Jarvis-类非线性气孔导度模型最早为 Jarvis 提出,气孔导度与环境因子之间的反映是非线性的。Ball-类的线性气孔导度模型最初由 Ball 等人根据气孔导度和 CO_2 同化速率之间的经验关系得到的,气孔导度与净光合速率的反映为线性,后人在此基础上又有很多发展^[10,28,29]。

2.2.1 非线性气孔导度模型

根据逐步多元回归分析结果,对于阔叶红松林叶片气孔导度产生影响的主要环境因子为 PAR 、 T_a 和 VPD 等。为此,依据 Jarvis 的气孔导度模型来构建阔叶红松林叶片气孔导度模型。鉴于大气 CO_2 浓度对叶片气孔导度影响不显著,因而在阔叶红松林叶片气孔导度模型构建过程中对 CO_2 浓度的影响忽略不计,具体形式

如下:

$$g_s = g_s(PAR) f_1(VPD) f_2(T_a) \quad (1)$$

式中, $g_s(PAR)$, $f_1(VPD)$, $f_2(T_a)$ 分别为瞬时光合有效辐射、叶片与空气间的水汽压亏缺和温度对气孔导度的影响函数, 其中 $f_1(VPD)$, $f_2(T_a)$ 的函数值在 0 ~ 1 之间。

研究表明^[31], 气孔导度 g_s 对 PAR 的反映呈双曲线关系:

$$g_s(PAR) = PAR / (\alpha_1 + PAR) \quad (2)$$

式中, α_1 为经验常数; PAR 为光合有效辐射强度。

g_s 对水汽压亏缺 (VPD) 的反应函数呈递减曲线^[32]:

$$f_1(VPD) = 1 / (\alpha_1 + VPD) \quad (3)$$

式中, α_1 为经验常数、 VPD 为叶片与空气之间的水汽压亏缺, 单位为 Kpa。

气孔导度与空气温度之间呈二次曲线关系:

$$f_2(T_a) = \alpha_3 T_a^2 + \alpha_4 T_a + \alpha_5 \quad (4)$$

式中, T_a (°C) 为空气温度, α_3 、 α_4 、 α_5 为经验常数。

将方程(2) ~ (4)代入方程(1)中, 整理后得到^[10]:

$$g_s = PAR \frac{a_3 T_a^2 + a_4 T_a + a_5}{(\alpha_1 + PAR)(a_2 + VPD)} \quad (5)$$

依据随机选取的野外同步观测的光合有效辐射、空气温度、水汽压亏损以及气孔导度的瞬时数值, 用 Statistic6.0 版本统计软件进行非线性参数估算及拟合, 得到各参数的估计值(表 2)。于是, 阔叶红松林叶片气孔导度与环境因子之间的关系表达式为:

$$g_s = PAR(1.606T_a^2 + 118.192T_a - 1878.67) / (355.700 + PAR)(-430.433 + VPD) \quad (6)$$

表 2 模型拟合参数

Table 2 Estimated parameters at Jarvis' Leuning's models

模型名称 Modeling name	参数模拟值 Estimated value of parameter	相关系数 r Correlation coefficient
Jarvis 修正模型 Jarvis' model	$a_1 = 355.700$; $a_2 = -430.433$; $a_3 = 1.606$; $a_4 = 118.192$; $a_5 = 1878.67$	0.571 **
Leuning 改进模型 Leuning's model	$m = 0.688$; $g_{so} = 0.074$; $VPD_o = 8734.915$	0.322 *

该模型对阔叶红松林叶片气孔导度变异程度的总体解释能力为 47.56% ($F_{0.01} = 41.09\%$) 且达到极显著水平; 参数估算时的模拟值与实测值的相关系数为 0.6536 ($t_{0.01} = 0.5647$) 并达到极显著水平。这说明非线性气孔导度模拟能够很好说明阔叶红松林叶片气孔导度与环境因子之间的动态关系。

2.2.2 线性气孔导度模型

在气孔导度与净光合速率具有线性关系的研究基础上, Ball 提出了气孔导度模型为^[33]:

$$g_s = m \frac{A_n \cdot h_s}{C_s} + b \quad (7)$$

式中, A_n ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 是净光合速率, h_s (%) 是大气相对湿度, C_s ($\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 为叶片表面 CO_2 浓度, m 和 b 是经验系数。

Leuning^[10] 采用 $C_s - \Gamma$ 代替 C_s , 用 VPD 代替大气湿度, 这样 Leuning 的 Ball 气孔导度模型的改进的具体形式为:

$$g_s = m \frac{A_n}{(C_s - \Gamma)(1 + VPD_s/VPD_o)} \quad (8)$$

式中, C_s 为叶面 CO_2 浓度 ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), Γ 为 CO_2 补偿点 ($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), VPD_s 为叶面的水汽压亏损 (Pa), g_{so} 为在光补偿点处的 g_s 值, m 为饱和光辐射条件下与细胞间 CO_2 浓度相关的参数, VPD_o 为反映气孔导度对

VPD 敏感度的经验常数。

研究表明^[34], CO_2 补偿点 Γ 同叶面温度 T_l 成二次曲线关系:

$$\Gamma = 0[213.88 \times 10^{-6} + 8.995(T_l - 25) + 1.772 \times 10^{-7}(T_l - 25)^2] \quad (9)$$

依据随机选取的野外观测参数(光合有效辐射、空气温度、水汽压亏损以及气孔导度)的瞬时值和气孔导度模型,使用 Statistic 软件 6.0 版本进行非线性参数估算进行曲线拟合,用非线性最小二乘法确定参数(见表 2)。这样,长白山阔叶红松林叶片气孔导度的 Leuning 改进模型为:

$$g_s = 0.688 \frac{A_n}{(C_s - \Gamma)[1 + \text{VPD}_s/8734.915]} + 0.074 \quad (10)$$

该线性气孔导度模型对阔叶红松林叶片气孔导度变异的总体解释能力为 21.41% ($F_{0.05} = 19.81\%$),参数估算时的模拟值与实测值的相关系数为 0.3229 ($t_{0.05} = 0.3109$),它们均达到显著水平。

由此可以看出, Jarvis 非线性气孔导度模型比 Ball 线性气孔导度模型更好地反映阔叶红松林叶片气孔导度与环境因子之间的动态关系。

2.3 模拟效果比较

为了进一步比较两个长白山阔叶红松林叶片气孔导度模型的模拟效果,利用没有参加参数估算的实测数据与模型模拟进行验证和比较,结果如图 1 所示。

由图 1 可以看出,依据 Jarvis 模型构建的阔叶红松林叶片气孔导度模型的模拟结果比较均匀地分布于实测值的两侧,而依据 Leuning 对 Ball 的改进模型所建立的气孔导度模型模拟结果与实测值偏差较大。同时根据两个模型的相关系数和绝对平均残差也可以看出, Jarvis 的非线性气孔导度模型好于 Ball 的线性气孔导度模型模,这是由于气孔导度对环境因子的响应是一种非线性的。

3 结论

本文利用中国科学院森林生态系统定位站 1 号样地的阔叶红松林主要建群树种叶片气孔导度野外观测数据分析了阔叶红松林叶片气孔导度与环境因子之间的相互关系,结果表明:

(1) 阔叶红松林叶片气孔导度与环境因子相关较为密切,以光合有效辐射 PAR 、叶片与空气间的水汽压 VPD 、环境温度 T_a 这 3 个环境因子影响显著。

(2) 根据实测资料对 2 种气孔导度模型进行了验证与比较,表明基于 Jarvis 非线性模型构建的气孔导度模型比基于 Leuning 改进的 Ball 线性模型构建的模型具有更好的模拟效果,因此长白山阔叶红松林叶片气孔导度与环境因子的关系为:

$$g_s = PAR(1.606T_a^2 + 118.192T_a - 1878.67)/(355.70 + PAR)(-430.433 + VPD)$$

由于气孔对环境因子响应的复杂性,特别是在野外的自然条件下,各种环境因子都对气孔导度影响存在交互作用。试图通过控制一个环境因子来研究阔叶红松林叶片气孔导度的变化规律时,无法消除其群落和环境因子相互作用的复杂性所带来的影响。因此,该结果仅能粗略地反映长白山阔叶红松林叶片气孔导度与环境因子之间的相互关系。为此,今后应该不断完善森林生态系统叶片气孔导度与环境之间相互关系的模拟研究。

叶片气孔导度模拟是为模拟叶片光合作用奠定机理基础的关键。长白山阔叶红松林叶片气孔导度模型

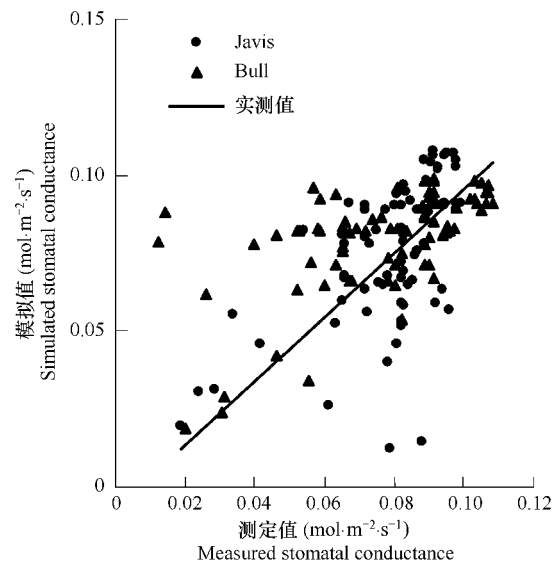


图 1 Jarvis 模型和 Ball 模型验证比较

Fig. 1 Validation and compason of the Ball's linear model and Jarvis's non-linear model

的建立,使得结合叶片光合作用模型对长白山阔叶红松林植物群落和区域尺度初级生产力以及土壤-植被-大气系统的水分和能量平衡模拟成为可能,并为通过尺度化和数据转换进一步模拟长白山阔叶红松林冠层、群落和整个生态系统的生产力奠定了基础。

References:

- [1] Zhou G S, Wang Y H, Jiang Y L. Global change and water-driven IGBP-NECT. *Northeast China Earth Science Frontiers*, 2002, 9 (1): 198 — 216.
- [2] Ren C Y, Yu G R, Wang Q F, *et al.* A coupled model of photosynthesis-transpiration of an ecosystem in the canopy scale. *Chinese Sciences, Series D*, 2004, 34 (Supplement II): 141 — 151.
- [3] 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.
- [4] Liu S R, Guo Q S, Wang B. Prediction of net primary productivity of forests in China in response to climate change. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, 18 (5): 478 — 483.
- [5] Ball J T, Woodrow I E, Berry J A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. In: Biggins J., ed. *Progress in Photosynthesis Research*. Dordrecht: Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht, 1987. 4: 221 — 234.
- [6] Carlson T N. Modeling stomatal resistance: An overview of the 1989 workshop at the Pennsylvania State University. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1991, 54: 103 — 106.
- [7] Cowan I R, *et al.* A possible role for abscisic acid in stomatal conductance and photosynthetic carbon metabolism in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1982, 1: 489 — 498.
- [8] Farquahar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1992, 33: 317 — 345.
- [9] Jarvis P G. 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, Series B*, 1976, 273: 593 — 610.
- [10] Leuning R, Kellithier F M, de Pury D G G, *et al.* Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: Scaling from leaves to canopies. *Plant, Cell and Environment*, 1995, 18: 1183 — 1200.
- [11] Mediavilla S, Escudero A. Stomatal responses to drought at a Mediterranean site: a comparative study of co-occurring woody species differing in longevity. *Tree Physiology*, 2003, 23: 987 — 996.
- [12] Niu H S, Xu R, Zhang Z C, *et al.* A Jarvis stomatal conductance model under considering soil moisture condition. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24 (11): 1287 — 1290.
- [13] Gao Q, Zhao P, Zeng X, *et al.* A model of stomatal conductance to quantify the relationship between leaf transpiration, microclimate and soil water stress. *Plant, Cell and Environment*, 2002, 25: 1373 — 1381.
- [14] Gao Q, Zhang X S, Huang Y M, *et al.* A comparative analysis of four models photosynthesis for 11 plant species in the Loess Plateau. *Agriculture and Forest Meteorology*, 2004, 126: 203 — 222.
- [15] Li Y P, Ji J J. Progress in modeling plant ecophysiological processes in the study of terrestrial carbon cycles. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22 (12): 2227 — 2237.
- [16] Gao Z Q, Zhang X C, Wang X W. Mathematical simulation of canopy transpiration rate of peach tree canopy. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26 (2): 489 — 495.
- [17] Wu D Q, Xu F, Guo W H, *et al.* Impact factors and model comparison of summer stomatal conductance of six common greening species in cities of Northern China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27 (10): 4141 — 4148.
- [18] Xu H M, Jia H K, Huang Y M. A simulation model of net primary productivity at watershed scale in hilly area of Loess Plateau China. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (5): 1064 — 1074.
- [19] Liu Y H, Gao Q, Jia H K. Leaf-scale drought resistance and tolerance of three plant species in a semi-arid environment: application and comparison of two stomatal conductance models. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30 (1): 64 — 70.
- [20] Zhou Y M, Han S J, Hu Y L, *et al.* Effects of elevated CO₂ concentration on photosynthesis parameters of *Pinus koraiensis* needles. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28 (1): 0423 — 0429.
- [21] Guan D X, Wu J B, Wang A Z, *et al.* Simulation of crown leaf area index of Korean pine and broadleaved mixed forest in Changbai Mountain. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2007, 18 (3): 499 — 503.
- [22] Wang Z, Xu Z B, Li X, *et al.* The main forest types and their features of community structure in Northern slope of Changbai Mountain. *Research of*

Forest Ecosystems, 1980, 1: 25—43.

- [23] Xu Z B. Study on the biomass and productivity of broadleaved Korean pine forest in Changbai Mountain. Research of Forest Ecosystems, 1985, 2: 33—48.
- [24] Curtis P S, Wang X Z. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form and physiology. Oecologia, 1998, 113:299—313.
- [25] Field C B, Jackson R B, Mooney H A. Stomatal responses to increased CO₂: implications from the plant to the global scale. Plant, Cell and Environment, 1995, 18:1214—1225.
- [26] Pataki D E, Oren R, Tissue D T. Elevated carbon dioxide does not affect average canopy stomatal conductance of *Pinus taeda* L. Oecologia, 1998, 117: 47—52.
- [27] Saxes H, Ellsworth D S, Heath J. Tree and forest functioning in an enriched atmosphere. New Phytologist, 1998, 139: 395—432.
- [28] Abril M, Hanano R. Ecophysiological responses of three evergreen woody Mediterranean species to water stress. Acta Oecology, 1998, 19(4):377—387.
- [29] Blackman P G, Davies W J. Root to shoot communication in maize plants of the effect of soil drying. Journal of Experiment Botany, 1985, 36:39—48.
- [30] Farquahar G D, Caemmerer S V, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. Planta, 1980, 149: 78—90.
- [31] Joon K, Shashi B V. Modelling canopy stomatal conductance in a temperature grassland ecosystem. Agriculture and forest Meteorology, 1991, 55: 149—166.
- [32] Turner, N C, Schulze E D, Gollan T. The response of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content in the mesophytic herbaceous species *Helianthus annuus*. Oecologia, 1985, 65: 3483—551.
- [33] Ball J T. An ananlysis of stomatal conductance. Ph. D. thesis Stanford University, Standford, USA, 1988. 89.
- [34] Upadhyaya S K, Rand R H, Cooke J R. A mathematical model of the effect of CO₂ on stomatal dynamics. Journal of Theoretical Biology, 1983, 101: 415—440.

参考文献:

- [1] 周广胜,王玉辉,蒋延玲. 全球变化与东北样带(NECT). 地学前沿, 2002,9(1):198~216.
- [2] 任传友,于贵瑞,王秋凤,等. 冠层尺度的生态系统光合-蒸腾耦合模型研究. 中国科学 D 辑, 地球科学, 2004, 34 (增刊 II):141~151.
- [3] 延晓冬,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.
- [4] 刘世荣,郭泉水,王兵. 中国森林生产力对气候变化响应的预测研究. 生态学报,1998, 18(5):478~483.
- [12] 牛海山,旭日,张志诚,等. 羊草气孔导度 Jarvis-的类模型. 生态学杂志, 2005, 24(11):1287~1290.
- [15] 李银朋,季劲钧. 陆地碳循环研究中植物生理生态过程模拟进展. 生态学报, 2002,22(12):2227~2237.
- [16] 高照权,张显川,王小伟. 桃树冠层蒸腾动态的数学模拟. 生态学报 200,6,26(2):489~495.
- [17] 吴大千,徐飞,郭卫华,等. 中国北方城市常见绿化植物夏季气孔导度影响因素及模型比较. 生态学报,2007,27(10):4141~4148.
- [18] 许红梅,贾海坤,黄永梅. 黄土高原丘陵沟壑区小流域植被净第一性生产力模型. 生态学报,2005,25(5):1064~1074.
- [19] 刘颖慧,高琼,贾海坤. 半干旱地区 3 种植物叶片水平的抗旱耐旱特征分析——两个气孔导度模型的应用和比较. 植物生态学报,2006, 20(1):64~70.
- [20] 周玉梅,韩士杰,胡延玲,等. 高浓度 CO₂ 对红松(*Pinus koraiensis*) 针叶光合生理参数的影响. 生态学报,2008,28(1):423~429.
- [21] 关德新,吴家兵,王安志,等. 长白山红松阔叶混交林冠层叶面积指数模拟分析. 应用生态学报, 2007,18(3):499~503.
- [22] 王战,徐振帮,李昕,等. 长白山北坡主要森林类型及其群落结构特征(之一). 森林生态系统研究, 1980,1:25~43.
- [23] 徐振帮. 长白山阔叶红松林的生物量和生产力的研究(之二). 森林生态系统研究,1985,2: 33~48.