

气孔导度对 CO₂ 浓度变化的模拟及其生理机制

王建林^{1,2}, 温学发^{2,*}

(1. 青岛农业大学, 青岛 266109; 2. 中国科学院地理科学与资源研究所生态网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101)

摘要: 基于气孔运动的生理生化机制重点进行了气孔导度(g_s)对 CO₂ 浓度变化的响应机制分析, 并推导得到气孔导度(g_s)对 CO₂ 浓度变化响应模型, 并以 9 种植物进行了模型验证。结果表明: 随着 CO₂ 浓度的升高, 气孔导度会逐渐降低, 且下降的幅度会随着 CO₂ 浓度的升高而逐渐减弱。气孔导度对 CO₂ 浓度(C_s)变化的响应模型可以表达为 $g_s = g_{\max} / (1 + C_s / C_{s0})$, 其中 $g_{\max}$ 是最大气孔导度和 C_{s0} 是实验常数。该模型较好地模拟了气孔导度随 CO₂ 浓度变化的规律, 模型参数具有明确的生理意义, 与 Jarvis 模型和 Ball-Berry 模型相比, 该模型如何实现多种环境因子的耦合有待进一步突破。另外, 模型是在短期改变叶片 CO₂ 浓度的条件下得出的, 在 CO₂ 浓度长期胁迫下的适用性也有待进一步确认。

关键词: 气孔导度; CO₂ 浓度; 模型

Modeling the response of stomatal conductance to variable CO₂ concentration and its physiological mechanism

WANG Jianlin^{1,2}, WEN Xuefa^{2,*}

1 Qingdao Agricultural University, Qingdao 266109, China

2 Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract: As commonly recognized, global warming is mainly caused by the emission of carbon dioxide (CO₂). Stomatal conductance (g_s) plays an important role between the vegetation and atmosphere water and carbon exchanges, and therefore it is also a key model parameter in the water and carbon models. Accompanying with the elevated CO₂ concentration, the response of stomatal conductance, correlating with transpiration and photosynthetic capacity, to elevated CO₂ concentration is open to question. Stomatal conductance as an important index shows sensitive responses to elevated CO₂ concentration, i. e., stomatal conductance decreases with elevated CO₂ concentration and maintains lower intercellular CO₂ pressure by 20%–30% than atmosphere CO₂ concentration. We elucidated current understanding of the mechanisms that underlay the response of stomatal conductance to variable CO₂ concentration, and an model that described the response of stomatal conductance to variable CO₂ concentration was derived based on the physiological and biochemical mechanism of stomatal movement. By using Li-6400 portable photosynthesis system, stomatal conductance at leaf level was measured under controlled photosynthetic photons flux density (PPFD) and variable CO₂ concentration conditions across 9 plant species, including crops such as maize (*Zea mays*), soybean (*Glycine max*), rice (*Oryza sativa*) in Northeast China, and woody plants such as slash pine (*Pinus elliotii*), Banana Shrub (*Michelia figo*), Orange (*Citrus*) in Southeast China and herbaceous plants such as *Leymus chinensis*, *Agropyron mongolicum* and *Stipa grandis* in Northwest China. Meanwhile, the model was verified using the dataset of 9 plant species at leaf level and at short-term. Both the observation and model results showed that the stomatal conductance gradually reduced with the increase of CO₂ concentration, but this increasing trend would decrease with the gradually increase of CO₂ concentration. The model could be expressed by $g_s = g_{\max} / (1 + C_s / C_{s0})$,

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30871485, 30970517, 30971687); 中国科学院地理科学与资源研究所自主部署创新项目(200906001); 中国科学院知识创新工程重要方向项目(KZCX2-YW-423)

收稿日期: 2009-11-09; 修订日期: 2010-04-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wenxf@igsnrr.ac.cn

where g_s is the stomatal conductance, C_s is the CO_2 concentration, $g_{\max}$ is the maximum stomatal conductance, and C_{s0} is the experimental constant. The model also showed that the responses of stomatal conductance to variable CO_2 concentration were hyperbolic. The parameters, $g_{\max}$ and C_{s0} , were provided for the 9 plant species. This model could simulate the response of stomatal conductance to variable CO_2 concentration well, with the specific physiological meaning of the model parameters. However, the impact of the model under elevated CO_2 concentration should further be investigated on the water and carbon exchanges. The model only accounted for the variable CO_2 concentration, and not for other different environmental factors. Compared with the Jarvis and Ball-Berry stomatal conductance models, breakthroughs in this model should be achieved in the response of the coupling different environmental factors in future. Furthermore, this model was only verified under the changing CO_2 concentration in short-term, but the adaptability of this model under long-term of elevated CO_2 concentration should also be confirmed.

Key Words: stomatal conductance; CO_2 concentration; model

气孔是植物体与外界大气进行气体交换的门户,是陆地植物不可或缺的器官^[1]。Hetherington & Woodward 总结了自 20 世纪以来有关植物气孔的研究结果在《Nature》撰文指出:气孔在感应和驱动环境变化的过程中扮演着越来越重要的角色,确定了其在植物生理学、甚至全球生态学等学科中的核心地位^[2]。气孔通过控制 CO_2 和水汽进出叶片控制着植物的光合作用和蒸腾作用^[2],而光合作用是陆地生态系统生产力形成与演化的基础,植物生产力水平的高低,直接反映其为人类生存提供产品的能力,影响全球碳循环过程^[3],蒸腾作用是水分在 SPAC (soil-plant-atmosphere-continuum) 体系运移的驱动力,直接影响生态系统水热平衡^[4]。因此,气孔通过控制 CO_2 和水汽交换驱动陆地生态系统碳循环和水循环,对气孔行为的理解是研究陆地生态系统碳循环和水循环及其耦合关系的核心^[5-6]。

在陆地生态系统碳循环和水循环研究中,气孔导度作为解析植物-大气间的 CO_2 和水蒸汽通量时经常使用的生物学参数被广泛应用于单叶^[7]、冠层^[8-9]、景观^[10]、区域^[11-12]乃至全球^[13-14]各种尺度的模型研究。国际上许多著名的碳-水耦合循环模型如 BIOME-BGC^[15]、SiB2^[16]、BEPS^[17]、AVIM^[18]、CEVSA^[19]等均以气孔导度为桥梁将水循环和碳循环过程耦合在一起。近几十年来,科学家利用数学建模与计算机模拟的方法在不同尺度上描述气孔导度对环境因子的响应过程,但到目前还未能从理论上建立推测气孔导度的机理模型,只能通过实测或者应用经验公式来估算。这些公式包括 Jarvis 模型^[20]、Ball-Berry 模型^[21],但它们不能体现气孔响应环境因子变化的生理过程,模型的经验常数具有极大的不确定性。此外,也有人把欧姆定律引入气体交换过程的研究,提出气孔导度的电类比模型^[22]。电类比模型依赖于气孔内外 CO_2 (或水汽) 浓度差与光合作用 (或蒸腾作用) 的关系来计算,因此它不能充分体现环境因子对气孔导度的作用,也不是气孔导度的显式方程。作者等^[23-24]曾采用相关的经验公式模拟过气孔导度对 CO_2 浓度变化的响应特征,但未能揭示其生理机制。因此,基于气孔开闭的生理学机制,开发气孔导度数学模型的研究一直是植物生理学、作物学、气象学、生态学等众多学科所关注的重要课题。而从气孔运动的机理^[25]可以看出, CO_2 浓度变化是引起气孔开闭的原动力,抽象出气孔导度对 CO_2 浓度变化的响应模型是准确模拟气孔导度的核心。特别是随着大气 CO_2 浓度升高及其所导致的全球气候变化,气孔导度对 CO_2 浓度变化的响应机制越来越成为研究和预测植被及陆地生态系统对全球气候变化响应的关键过程。因此,本研究从气孔运动的生理生化机制入手,旨在提出气孔导度对 CO_2 浓度变化响应的机理模型,为准确模拟大气 CO_2 浓度逐年升高背景下的陆地生态系统水-碳耦合过程提供一定的理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料与实验地

试验于 2002—2004 年 7—9 月分别在沈阳农业大学和中国科学院千烟洲试验站和中国科学院锡林郭勒

草原生态试验站进行。沈阳的试验田位于北纬 41°48′、东经 123°24′, 试验旱田为棕壤土, 质地粘重, 地力肥沃; 试验水田为棕壤土, 质地偏轻, 土壤肥力中等。研究中选择东北地区当前主栽品种玉米 (*Zea mays*)、大豆 (*Glycine max*)、水稻 (*Oryza sativa*) 3 种作物进行试验, 其中玉米、大豆在 5 月上旬播种, 田间施纯氮量 225 kg hm⁻², P₂O₅ 82.5 kg hm⁻², K₂O 187.5 kg hm⁻²; 水稻秧田采用开闭式保温旱育秧, 4 月 13 日育秧, 5 月 23 日插秧。插秧行距为 30 cm, 穴距为 13.3 cm, 每穴插单苗, 井水灌溉, 田间施纯氮 200 kg hm⁻², P₂O₅ 20 kg hm⁻², 整个生育期栽培管理同一般生产田。千烟洲的试验样地位于北纬 26°45′, 东经 115°04′, 为典型的亚热带红壤丘陵陵区。对试验站样地内的湿地松 (*Pinus elliottii*)、含笑 (*Michelia figo*)、柑橘 (*Citrus*) 3 种树木进行试验。锡林郭勒的试验样地位于内蒙古高原东部的锡林河流域, 北纬 43°33′, 东经 116°41′, 为典型的温带草原, 在中国温带草原及整个欧亚大陆草原区域均具明显代表性, 选择试验站样地内的羊草 (*Leymus chinensis*)、蒙古冰草 (*Agropyron mongolicum*)、大针茅 (*Stipa grandis*) 3 种牧草进行试验。

1.2 测定方法

用 LI-6400 便携式光合测定仪 (LI-COR 公司生产) 对成熟健康的功能叶片气孔导度以及相应的生态环境要素进行测定。在测定过程中, 光合测定仪的流速均设定为 500 μmol s⁻¹。根据测定冠层的实际受光强度, 6 种草本植物的光合有效辐射通量密度 (PPFD) 设定为 1400 μmol m⁻² s⁻¹, 3 种木本植物的光合有效辐射通量密度 (PPFD) 设定为 800 μmol m⁻² s⁻¹, 光强由 LI-6400 的 red-blue 光源控制。测定采用自动程序进行, CO₂ 浓度梯度由 LI-6400 的 CO₂ 泵控制, 参比室 CO₂ 浓度设定在 0—1000 μmol mol⁻¹ 之间, 不同植物设有 8—11 个梯度, 每个测定数据点的响应时间设定为草本植物 > 120 s, 木本植物 > 180 s。每种植物的测定时间均在 9:00—11:30 之间进行, 每种植物在同一日和不同日进行 3—5 次重复, 不同植物因天气情况重复数略有不同。

2 响应机制分析

由于气孔运动本身是一个非常复杂的过程, 目前有关气孔运动的机理也有多种学说, 如光合作用促进气孔开放的学说、淀粉—糖互变学说、无机离子泵学说、苹果酸代谢学说等等^[25]。其中苹果酸代谢学说综合了多种学说的特点, 可以解释多种气孔运动现象, 并可以解释 CO₂ 浓度降低引起气孔开张的机理。该学说得到了学术界的广泛认可。在该学说中, 光合作用改变叶肉细胞 CO₂ 浓度并最终驱动气孔运动。光合作用的关键酶是 Rubisco, 其活性受叶肉细胞 CO₂ 浓度 (C_i) 和氧气浓度 (O_i) 决定。受 Rubisco 活性控制的生化反应速率可以表示为^[26]:

$$V = \frac{C_i V_{\max}}{C_i + K_c (1 + O_i / K_o)} \quad (1)$$

式中, $V_{\max}$, K_c 和 K_o 分别是该生化反应的最大速率和 Rubisco 对 CO₂ 与氧气响应的 2 个米氏常数。当叶面 CO₂ 浓度改变时, 叶肉细胞 CO₂ 浓度 C_i 也随之改变, 并改变 Rubisco 活性, 进而影响光合作用的反应进程, 并最终改变气孔的开张程度, 当 $C_i \rightarrow 0$, $g_{sw} \rightarrow g_{\max}$ 。假设 CO₂ 浓度的改变对气孔运动影响遵循苹果酸代谢学说, 整个过程的限速反应是受 Rubisco 活性控制的生化反应, 则由 CO₂ 浓度变化引起的气孔导度的改变量 (Δg_{sw}) 可以表示为:

$$\Delta g_{sw} = g_{\max} - g_{sw} = \frac{C_i g_{\max}}{C_i + K_c (1 + O_i / K_o)} \quad (2)$$

式中, $g_{\max}$ 为潜在最大气孔导度。整理后有:

$$g_{sw} = \frac{g_{\max} [K_c (1 + O_i / K_o)]}{C_i + [K_c (1 + O_i / K_o)]} \quad (3)$$

定义气孔内外的 CO₂ 浓度之比为 α , 即:

$$C_i / C_s = \alpha \quad (4)$$

将式(4)代入式(3), 则有:

$$g_{sw} = \frac{g_{\max} [K_c (1 + O_i / K_o)]}{\alpha C_s + [K_c (1 + O_i / K_o)]} \quad (5)$$

自然条件下氧气浓度 O_i 可以视为不变的, 当温度、大气压等条件一定时 K_c 和 K_o 两个米氏常数也为常数, 且许多实验已经表明气孔内外的 CO_2 浓度之比对同一种植物为定值^[22]。如果把 $[K_c(1 + O_i/K_o)]/\alpha$ 视为常数, 并定义为常数 C_{s0} , 则式(5)可以简化为:

$$g_{sw} = \frac{g_{\max}}{\frac{\alpha C_s}{[K_c(1 + O_i/K_o)]} + \frac{[K_c(1 + O_i/K_o)]}{[K_c(1 + O_i/K_o)]}} = \frac{g_{\max}}{1 + C_s/C_{s0}} \quad (6)$$

3 数值验证

图1为9种植物气孔导度对 CO_2 浓度的响应特征。从图1可以看出, 对于9种植物, 气孔导度均是随着 CO_2 浓度的升高而降低, 下降的幅度会随着 CO_2 浓度的升高而逐渐减弱。采用式(6)模拟气孔导度对 CO_2 浓度的响应特征, 模拟得到的参数如表1所示, 9种植物模拟函数的决定系数(R^2)均达到了极显著水平。因此也证明了式(6)可以很好地模拟气孔导度对 CO_2 浓度的响应特征。

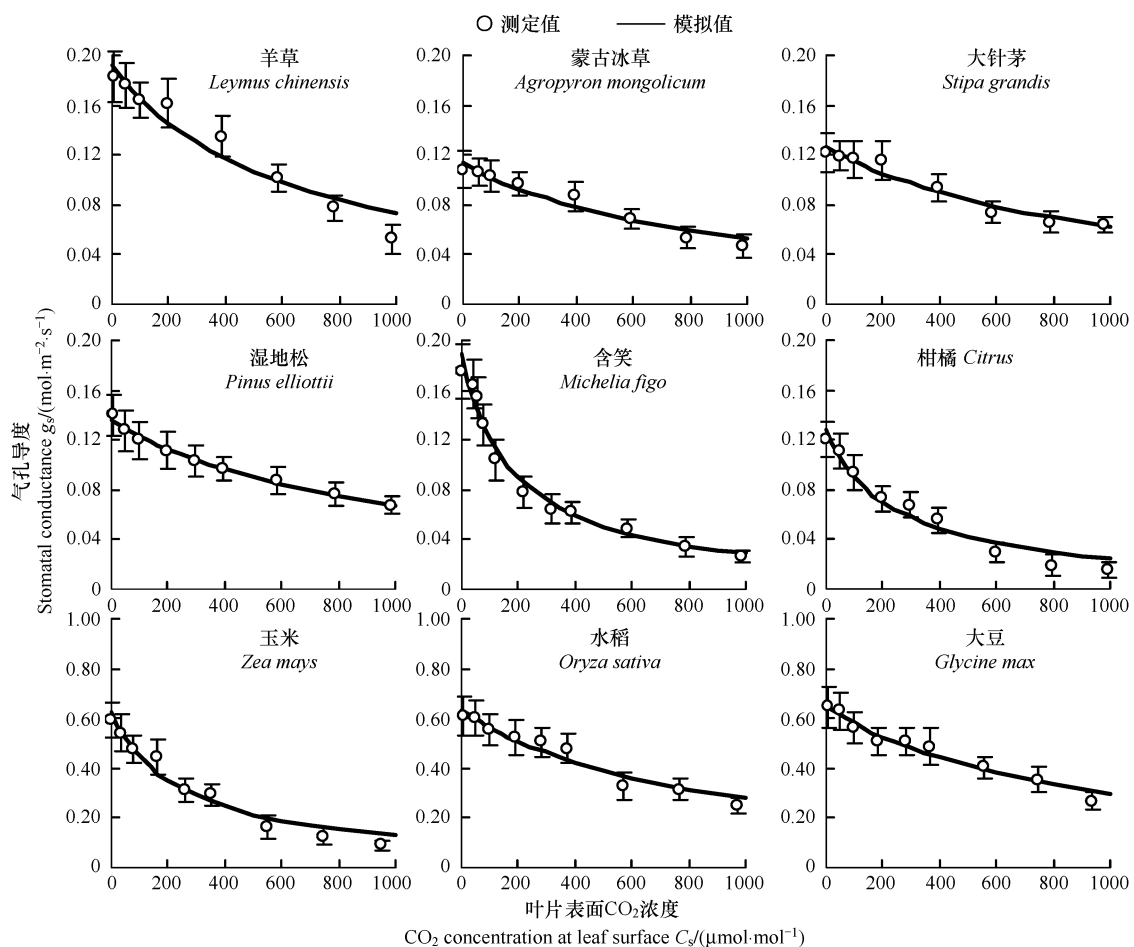


图1 气孔导度对 CO_2 浓度的响应特征

Fig. 1 Responses of stomatal conductance to CO_2 concentration

4 问题与讨论

4.1 与经典模型的比较

迄今为止, 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^[20] 和 Ball-Berry 模型^[21]。Jarvis 模型是一个连乘型的经验模型, 他把气孔导度(g_{sw})表述为辐射($PPFD$)、叶温(T_L)、水势(Ψ)、湿度(D)、 CO_2 浓度(C_a) 等环境因子的函数, 这种模型的最大优点是形式直观, 无论考虑多少环境因

子,均可以建立多元非线性函数关系。但该模型在处理气孔导度对单个环境因子的响应函数时则过于简单化,如采用分段函数来表达气孔导度对 CO₂浓度的响应,这也造成了模型仅仅是在数学上的拟合,而参数缺乏生理意义,且具有极大的不确定性。Ball-Berry 模型是以在植物水分不亏缺的条件下,净光合速率与气孔导度呈线性关系的实验事实为依据的。如果把环境因子作为自变量,则该模型中并未直接体现光强和温度对气孔导度的作用,而式中的光合速率不能作为自变量,需要通过其它方式计算;当周围 CO₂增加时,因光合速率对 CO₂的增加呈米氏响应,故计算出的气孔导度偏低。因此,Ball-Berry 模型不是气孔导度对环境因子响应的显式方程,也不能准确预测大气 CO₂浓度升高后气孔导度的响应特征。在本研究中提出的气孔导度对 CO₂浓度变化的响应模型(式 7),是对气孔运动机理过程抽象得出的,参数有明确的生理意义,但模型仅仅反应了气孔对 CO₂浓度这一种环境因子变化的响应,在环境因子的耦合方法和理论上有待进一步突破,进而建立气孔导度对多种环境因子耦合响应模型。

表 1 不同植物气孔导度对 CO₂浓度的响应参数

Table 1 Parameter on stomatal conductance of nine plant species response to CO₂ concentration

物种 Species	$g_{\max}/(\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1})$	$C_{s0}/(\mu\text{mol mol}^{-1})$	R^2	n
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	0.1924	622.32	0.9309	8
蒙古冰草 <i>Agropyron mongolicum</i>	0.1133	867.90	0.9517	8
大针茅 <i>Stipa grandis</i>	0.1270	973.08	0.9614	8
湿地松 <i>Pinus elliottii</i>	0.1357	985.41	0.9891	9
含笑 <i>Michelia figo</i>	0.1886	182.13	0.9808	11
柑橘 <i>Citrus</i>	0.1285	243.77	0.9607	9
玉米 <i>Zea mays</i>	0.6222	261.87	0.9641	9
水稻 <i>Oryza sativa</i>	0.6366	772.08	0.9466	9
大豆 <i>Glycine max</i>	0.6512	844.99	0.9622	9

注: $g_{\max}$ 为潜在最大气孔导度, C_{s0} 为实验常数, R^2 为决定系数, n 为测定样本数

4.2 模型在 CO₂浓度长期胁迫下的适用性

气孔导度是对高 CO₂浓度较为敏感的一个指标,气孔导度降低是植物对 CO₂浓度升高的普遍响应^[27],它的下降是植物对高 CO₂浓度的一种适应:由于大气 CO₂浓度的升高,导致细胞间 CO₂浓度增加,为保持细胞间 CO₂分压始终低于大气 CO₂分压约 20%—30%,植物通过调节气孔开闭程度来降低胞间 CO₂浓度,气孔对胞间 CO₂浓度很敏感,胞间 CO₂浓度的增加常伴随着气孔的关闭,气孔导度降低,即气孔阻力的增大。这种变化是植物自身对环境的机理性反馈,郑凤英等^[28]整合分析了众多的研究表明,在 CO₂浓度倍增下会使气孔导度降低 30% 左右。模型对以上现象都可以进行模拟和解释,但问题的关键是:在高 CO₂浓度长期胁迫下,气孔本身可能会进行驯化,降低对 CO₂浓度响应的敏感性;同时,由于高 CO₂浓度长期胁迫下,光合速率增加,导致光合产物在叶内积累,不能及时运输,最终导致产物抑制,引起光合速率的下降(即光合下调现象),该过程必然引起气孔的反馈响应,气孔导度会因产物抑制而非 CO₂浓度升高而降低。因 CO₂浓度变化引起的气孔驯化、反馈等非 CO₂浓度对气孔导度的直接作用可能会影响模型的模拟效果,改变模型的参数。因此模型在 CO₂浓度长期胁迫下的适用性有待进一步确认。

References:

[1] Woodward F I. Do plants really need stomata?. Journal of Experimental Botany, 1998, 49: 471-480.
[2] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. Nature, 2003, 424: 901-908
[3] Schimell D S, House J I, Hibbard K A, Bousquet P, Ciais P, Peylin P, Braswell B H, Apps M J, Baker D, Bondeau A, Canadell J, Churkina G, Cramer W, Denning A S, Field C B, Friedlingstein P, Goodale C, Heimann M, Houghton R A, Melillo J M, Moore B 3rd, Murdiyarso D, Noble I, Pacala S W, Prentice I C, Raupach M R, Rayner P J, Scholes R J, Steffen W L, Wirth C. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. Nature, 2001, 414: 169-172.
[4] Liu C M, Yu H N. Experiment Study of Water Movement Through Soil-plant-atmosphere System. Beijing: China Meteorological Press, 1997.

- [5] Yu G R, Zhuang J, Yu Z L. An attempt to establish a synthetic model of photosynthesis-transpiration based on stomatal behavior for maize and soybean plants grown in field. *Journal of Plant Physiology*, 2001, 158: 861-874.
- [6] Buckley T N, Farquhar G D, Mott K A. Carbon-water balance and patchy stomatal conductance. *Oecologia*, 1999, 118: 132-143.
- [7] Yu Q, Zhang Y, Liu Y, Shi P. Simulation of the stomatal conductance of winter wheat in response to light, temperature and CO₂ changes. *Annals of Botany*, 2004, 93: 435-441.
- [8] Ren C Y, Yu G R, Wang Q F, Guan D X. Photosynthesis-transpiration coupling model at canopy scale in terrestrial ecosystem. *Science in China, Ser. D*, 2005, 48(S1): 160-171.
- [9] Zhao P, Ma L, Sun G C, Rao X Q, Cai X A, Zeng X P. Using ¹³C discrimination and canopy stoma conductance derived from sap flow to measure forest carbon assimilation efficiency. *Chinese Science Bulletin*, 2005, 50(15): 1620-1626.
- [10] McMurtrie R E, Leuning R, Thompson W A, Wheeler A M. A model of canopy photosynthesis and water use incorporating a mechanistic formulation of leaf CO₂ exchange. *Forest Ecological Management*, 1992, 52: 261-278.
- [11] Zhan X W, Xue Y K, Collatz G J. An analytical approach for estimating CO₂ and heat fluxes over the Amazonian region. *Ecological Modelling*, 2003, 162: 97-117.
- [12] Zhang J H, Fu Z B, Wang C Y. Study on stomatal conductance distribution of winter wheat in regional scale using remote sensing information. *Acta Meteorologica Sinica*, 2000, 58(3): 347-353.
- [13] Woodward F I, Smith T M. Global photosynthesis and stomatal conductance: Modelling the controls by soil and climate. *Advanced Botany research*, 1994, 23: 1-41.
- [14] Sellers P J, Dickinson R E, Randall D A, Betts A K, Hall F G, Berry J A, Collatz G J, Denning A S, Mooney H A, Nobre C A, Sato N, Field C B, Henderson-Sellers A. Modeling the exchange of energy, water, and carbon between continents and the atmosphere. *Science*, 1997, 275: 502-509.
- [15] Running S W, Coughlan J C. A general model of forest ecosystem processes for regional applications I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes. *Ecological Modeling*, 1988, 42: 125-154.
- [16] Sellers P J, Randall D A, Collatz G J, Berry J A, Field C B, Dazlich D A, Zhang C, Collelo G D, Bounoua L. A revised land surface parameterization (SiB2) for atmospheric GCMs. Part I. Model formulation, *Journal of Climate*, 1996, 9: 676-705.
- [17] Liu J, Chen J M, Cihlar J, Park W M. A process-based boreal ecosystem productivity simulator using remote sensing input. *Remote Sensing Environment*, 1997, 62: 158-175.
- [18] Ji J J. A climate-vegetation interaction model: simulating physical and biological processes at the surface. *Journal of Biogeography*, 1995, 22: 2063-2068.
- [19] Cao M K, Woodward F I. Dynamic responses of terrestrial ecosystem carbon cycling to global climate change. *Nature*, 1998, 393: 249-252.
- [20] Jarvis A J. The interpretation of the variations in 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.
- [21] 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//Beggins I. ed. *Progress in Photosynthesis Research*. Dordrecht: Martinus Nijhoff Publisher, 1987: 221-224.
- [22] Fu W, Wang T D. The electrical analogy analysis and simulation testing of a stomatal empirical model. *Acta Phytophysiological Sinica*, 1996, 22(2): 145-151.
- [23] Wang J L, Yu G R, Wang B L, Qi H, Xu Z J. Response of photosynthetic rate and stomatal conductance of rice (*Oryza Sativa* var. Japonica) to light intensity and CO₂ concentration in Northern China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(1): 16-25.
- [24] Wang J L, Yu G R, Fang Q X, Jiang D F, Qi H, Wang Q F. Responses of water use efficiency of 9 plant species to light and CO₂ and its modeling. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(2): 525-533.
- [25] Wang Z. *Plant Physiology*. Beijing: Agricultural Press, 2000: 67-70.
- [26] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J. A biochemical model of photosynthesis CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 1980, 149: 78-90.
- [27] Bunce J A. Responses of stomatal conductance to light, humidity and temperature in winter wheat and barley grown at three concentrations of carbon dioxide in the field. *Global Change Biology*, 2000, 6: 371-382.
- [28] Zheng F Y, Peng S L. Meta-analysis of the response of plant eco-physiological variables to doubled atmospheric CO₂ concentrations. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43(11): 1101-1109.

参考文献:

- [4] 刘昌明, 于沪宁. 土壤-作物-大气系统水分运动实验研究. 北京: 气象出版社, 1997.
- [9] 赵平, 马玲, 孙谷畴, 饶锡权, 蔡锡安, 曾小平. 利用基于 sap flow 测定值的冠层气孔导度和¹³C 甄别率测定森林的碳同化率. *科学通报*, 2005, 50(15): 1620-1626.
- [12] 张佳华, 符淙斌, 王长耀. 利用遥感信息研究区域冬小麦气孔导度的时空分布. *气象学报*, 2000, 58(3): 347-353.
- [22] 傅伟, 王天铎. 对一个气孔经验模型的电学类比分析和模拟检验. *植物生理学报*, 1996, 22(2): 145-151.
- [23] 王建林, 于贵瑞, 王伯伦, 齐华, 徐正进. 北方水稻光合速率、气孔导度对光强和 CO₂ 浓度的响应. *植物生态学报*, 2005, 29(1): 16-25.
- [24] 王建林, 于贵瑞, 房全孝, 姜德锋, 齐华, 王秋凤. 不同植物叶片水分利用效率对光和 CO₂ 的响应与模拟. *生态学报*, 2008, 28(2): 525-533.
- [25] 王忠. *植物生理学*. 北京: 农业出版社, 2000: 67-70.
- [28] 郑凤英, 彭少麟. 植物生理生态指标对大气 CO₂ 浓度倍增响应的整合分析. *植物学报*, 2001, 43(11): 1101-1109.