

DOI: 10.5846/stxb202001070054

李泽卿, 黄永梅, 潘莹萍, 陈慧颖, 胡广荣, 杨崇曜. 高山嵩草气孔导度对环境因子的响应模拟. 生态学报, 2020, 40(24): 9094-9107.

Li Z Q, Huang Y M, Pan Y P, Chen H Y, Hu G R, Yang C Y. Simulating response of the stomatal conductance of *Kobresia pygmaea* to environmental factors. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(24): 9094-9107.

高山嵩草气孔导度对环境因子的响应模拟

李泽卿, 黄永梅*, 潘莹萍, 陈慧颖, 胡广荣, 杨崇曜

北京师范大学地理科学学部, 地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京 100875

摘要:以青藏高原地区高寒草甸常见建群种高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)为研究对象,利用光合测定仪于2018年7—9月测定高山嵩草气体交换参数与环境因子的日变化值,利用土壤水分测量仪及环刀法、透膜法测得0—10 cm土壤水分数据作为模型变量。首先,采用3种气孔导度模型对高山嵩草气孔导度进行拟合和检验,其次,用Jarvis模型、Leuning模型和Gao模型对高山嵩草气孔导度在不同月份(7, 8, 9月)日变化的模拟结果进行分析,最后,总结并讨论了气孔导度对3个主要环境因子(光合有效辐射(Photosynthetically active radiation, PAR)、气温(T_{air})、饱和水汽压差(Vapor pressure deficit, VPD))的响应特征。主要研究结果:(1)3个气孔导度模型都可以较好地模拟高山嵩草的气孔导度变化,Leuning模型表现最好($R^2 = 0.726$),Jarvis模型次之($R^2 = 0.659$),Gao模型准确度最低($R^2 = 0.624$)。(2)高山嵩草叶片气孔导度对3个环境因子的响应敏感度为 $\text{PAR} > \text{VPD} > T_{\text{air}}$ 。在5—35℃气温范围内气孔导度呈现“钟形”响应,在 T_{air} 为24.83℃时达到最高值;气孔导度随着光合有效辐射强度PAR的增加(300—2100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)而增加,在高PAR时 G_s 增速变慢,随后出现下降趋势;气孔导度随着VPD增加(0.12—3.48 kPa)而降低。(3)三个模型均可以较好地模拟高山嵩草气孔导度对环境因子的响应特征,其中最敏感的环境因子均是VPD。Leuning模型对 T_{air} 和VPD最敏感,而Gao模型对PAR最敏感,对 T_{air} 不敏感。以上结果以期为气候变化背景下青藏高原地区植物叶片气孔导度的响应变化以及更大尺度的陆面模式中气孔导度模型的应用提供参考。

关键词:气孔导度模型; 高山嵩草; 环境因子; 青藏高原

Simulating response of the stomatal conductance of *Kobresia pygmaea* to environmental factors

LI Zeqing, HUANG Yongmei*, PAN Yingping, CHEN Huiying, HU Guangrong, YANG Chongyao

State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Faculty of Geographical Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract: *Kobresia pygmaea*, a dominant species of alpine meadows in Qinghai-Tibet Plateau, was selected to measure the diurnal variation of stomatal gas exchange parameters and environmental factors with a portable photosynthesis system from July to September, 2018. The soil water parameters at 0—10 cm layer were measured also with soil moisture meters, ring knife method, and permeable membrane method. Then, the parameters of three stomatal conductance models, Jarvis's model, Leung's model, and Gao's model, were applied to simulate the stomatal conductance of *Kobresia pygmaea*, after the calibration of their parameters based on the measurements in different months of July, August, and September. It was also analyzed based on the simulation that the response characteristics of stomatal conductance to the main environmental factors such as Photosynthetically Active Radiation (PAR), air temperature (T_{air}) and Vapor Pressure Deficit (VPD). The main results are as follows: (1) all the three models could well simulate the changes of the stomatal conductance of *Kobresia pygmaea*, with the performance sequence of Leuning's model ($R^2 = 0.726$), Jarvis's model ($R^2 = 0.659$), and Gao's model

基金项目:国家自然科学基金项目(41730854)

收稿日期:2020-01-07; 网络出版日期:2020-11-05

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ymhuang@bnu.edu.cn

($R^2=0.624$). (2) The sensitivity of stomatal conductance of *Kobresia pygmaea* to the three environmental factors occurred in the order of $PAR > VPD > T_{air}$. The stomatal conductance showed a bell-shaped response to T_{air} ranged of 5—35 °C, with the maximum value at 24.83 °C. The stomatal conductance also had a maximum value at PAR of 2100 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, but monotonically decreased with VPD ranged of 0.12—3.48 kPa. (3) All the three models could well simulate the response characteristics of the stomatal conductance of *Kobresia pygmaea* to the environmental factors, with the highest sensitivity to VPD. Among the three models, Leuning's model was most sensitive to T_{air} and VPD, and Gao's model was most sensitive to PAR, but lest sensitive to T_{air} . The purpose of this study is to provide a reference for understanding the response of stomatal conductance of plant on Qinghai-Tibet Plateau to climate change, and for the application of stomatal conductance models in larger-scale land surface models.

Key Words: stomatal conductance model; *Kobresia pygmaea*; environmental factor; Qinghai-Tibet Plateau

气孔是土壤-植被-大气连续体 (SPAC) 中物质、能量交换的主要通道^[1],对植物本身的水分、气体交换以及维持陆地表面过程的碳水循环和平衡中发挥着关键作用。气孔导度即气孔张开的程度,它是影响植物光合作用、呼吸作用及蒸腾作用的主要因素^[2]。最具代表性的气孔导度模型有两类,即以 Jarvis 模型为代表的因子阶乘经验模型与以 Ball 建立、Leuning 修正的表明气孔导度与净光合速率呈线性关系的半经验模型。除了常依赖于野外、实地调查的经验、半经验模型之外,也有许多基于过程和机理的模型被提出,包括针对外界水力控制、内源激素变化、保卫细胞膨压变化等。气孔导度模型在全球变化生态学中的应用广泛,常作为参数化模型应用在陆地生态系统模型及陆面模式中,例如 Jarvis 模型被应用在 Noah 陆面模式中计算气孔与冠层阻抗(使用叶面积指数作为比例因子)参数;Ball 气孔导度模型常与 Farquhar 光合作用模型结合为 FvCB 模型,广泛应用到大量陆地生态系统模型中,结合气候模式来预测全球变化对植被和大气之间碳、水循环的影响等^[2]。

青藏高原作为全球气候变化敏感区,青藏高原地区植物对环境因子变化的响应也成为研究热点,近 20 年来,国内学者基于定位观测、样带调查、控制实验、室内培养、模型模拟等多种手段,围绕全球变化背景下的高寒生态系统响应开展了大量工作,取得了重要进展^[3]。高寒草甸是青藏高原分布最广、面积最大的草地类型,嵩草属植物常成为高寒草甸的建群种。嵩草属植物对 UV-B 辐射、增温、土壤干旱的生理生态学响应特征已有了一定的研究与认识^[4-6];与木本植物及温带草本植物相比,相同的是,嵩草属植物的光合速率的主要决定因子同样为光合有效辐射、气孔导度、胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率等,限制因子有空气相对湿度、土壤水分等;与其不同的是,温度常成为嵩草属植物光合速率的主要限制因子之一^[7]。高山嵩草 (*Kobresia pygmaea*) 是青藏高原高寒草甸的主要建群种之一,多生长在海拔 3800—4500 m 的地带。本文基于野外观测实验数据,应用三类气孔导度模型模拟高山嵩草气孔导度对环境因子的响应特征,同时评估三类气孔导度模型对高山嵩草的模拟精度,为青藏高原生态系统对全球变化响应的模拟研究中气孔导度的应用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究区位于青海湖流域的沙柳河子流域,隶属青海省刚察县三角城种羊场,属高原大陆性气候,年平均气温 -0.3 °C 左右,年平均降水量 381 mm 左右,蒸发量 1454 mm 左右,日照时长 3285 h^[8],日辐射强烈,气温日较差较大,观测样地 (100°14'5"E, 37°14'21"N, 海拔 3300m) 位于高寒草甸,群落盖度约为 85%,植物优势种为高山嵩草、弱小火绒草 (*Leontopodium pusillum*)、羊茅 (*Festuca ovina*) 等,高山嵩草的分盖度可达 74% 左右。土壤类型为高山草甸土,实验样地土壤厚度约为 2.0 m,0—10 cm 土层的土壤黏粒 (<2 μm) 含量为 7.23%,粉粒 (2—20 μm) 含量为 80.85%,沙粒 (20 μm —2 mm) 含量为 9.89%。0—10 cm 土层的土壤容重约为 0.6 g/cm³。

0—10 cm 土层的有机碳含量为 102.41 g/kg。2018 年生长季(7—9 月)土壤体积含水量平均为 16.88%,在 4—27% 范围内波动,7 月 13 日—7 月 26 日、8 月 17 日—9 月 30 日,土壤含水量大于 15%,7 月上中旬和 8 月上旬土壤含水量低于 15%。实验样地基岩多为花岗闪长岩和二长花岗岩。

1.2 野外实验测定方法

2018 年 7 月—9 月,天气晴好时,在观测样地随机挑选叶子完整、生长状况良好的高山嵩草植株,利用便携式光合作用测定仪(LI-6400,LI-COR Inc.,Lincoln,NE,USA)测定植物气体交换过程中光合参数、CO₂响应曲线和 VPD 响应特征。光合参数的测定时间为 9:00—18:00,选择长势良好高山嵩草丛株,每次测量重复 3 次,样品室气体流速为 500—600 μmol/s。每组测定的光照强度分别在自然光强和饱和光强 2100 μmol m⁻² s⁻¹[7](光源采用 LI-6400 LED 红蓝光源)下测定。测定结束后将所测叶片剪下测定其叶面积,输入 Li-6400 光合作用测定仪中重计算。CO₂响应曲线的测量方法:使用配套液化 CO₂钢瓶控制 CO₂浓度,具体梯度设置为 1800、1600、1400、1200、1000、800、600、400、200、100、50、0 μmol/mol,测定光合有效辐射(PAR)为 1800 μmol m⁻² s⁻¹(光源采用 LI-6400 LED 红蓝光源)时高山嵩草叶片的 CO₂响应曲线,测量叶片在每个 CO₂浓度下适应 3min 后测定其光合速率,每次测量重复 3 次。调节叶室内饱和水汽压差 VPD 的变化方式为:调节光合仪通气旋钮,控制进入仪器内的空气含水量[9],取 VPD 初始值约为 0.36 kPa(清晨时 VPD 数值),等待数据稳定后记录初始的气孔导度 G_s ,逐渐旋紧按钮,VPD 值增加,待 VPD 值以及各项光合指标稳定后(约 5min)再次记录,之后重复上述步骤。在以上测定方法下,对各环境因子与光合参数进行测定。

环境数据中,光合有效辐射(PAR)、饱和水汽压差(VPD)、空气温度(T_{air})为 LI-6400 直接测得,土壤体积含水量由土壤水分温度电导率测量仪(EM50,Decagon Device,USA)测得,使用环刀法取 0—10 cm 土样,通过透膜法测得土壤的水分特征曲线,拟合得到土壤水势。

1.3 气孔导度模型

本文选取了 Jarvis 模型、Leuning 模型、Gao 模型进行高山嵩草气孔导度模拟。Jarvis 模型与 Leuning 模型分别是气孔导度经验模型、半经验模型的典型代表,应用广泛。Gao 模型基于保卫细胞膨压对环境因子的响应机理提出,具有代表性与可行性。

1.3.1 Jarvis 模型

Jarvis 模型是气孔导度 G_s 的阶乘型经验模型,假设 G_s 对每一个环境因素的响应是独立的,将 G_s 表示为多个环境因子函数的乘合,表示这些因子对叶片气孔导度的综合影响,模型具体形式为:

$$G_s = f(\text{PAR})f(\text{VPD})f(T)f(C_a) \quad (1)$$

式中, G_s 为气孔导度(mol m⁻² s⁻¹); $f(\text{PAR})$ $f(\text{VPD})$ $f(T)$ $f(C_a)$ 分别为光合有效辐射强度 PAR(μmol m⁻² s⁻¹)、饱和水汽压差 VPD(kPa)、气温 T_{air} (℃)和大气中 CO₂浓度 C_a (mg/L)对气孔导度的影响函数,其函数值均在 0—1[1]。本研究中主要考虑了 PAR、 T_{air} 和 VPD 对气孔导度的影响,采用常用的经验公式如下[10]:

$$G_s = \frac{a_1 \text{PAR}(a_2 + a_3 T + a_4 T^2)(1 - a_5 \text{VPD})}{(a_6 + \text{PAR})(1 + a_7 \text{VPD})} \quad (2)$$

式中, $a_1, a_2, a_3, a_4, a_5, a_6, a_7$ 均为待定参数。

Jarvis 模型在每个环境因子均独立影响气孔导度的假设下,表现出气孔导度与环境因子之间的非线性关系,不同研究者根据自己实验对象和试验地情况的不同,在所应用的 Jarvis 模型中所考虑的环境变量,以及环境变量的响应函数也有所不同[10-11],因其形式简单灵活,该模型在叶片尺度、冠层尺度、景观尺度以及全球气候模式中均有广泛应用:常被应用于作物叶片气孔导度模拟,如玉米[12-13]、水稻[14]、冬小麦[15]等;在冠层尺度常与蒸腾模型结合来计算冠层导度或蒸腾速率[16-18];Jarvis 模型也常被应用在更大尺度的研究中,如 Jarvis 模型被应用在 Noah 陆面模式中作为参数化模型利用四个环境胁迫计算植物气孔阻抗,同时也被纳入全球或区域植被-气候模型,用来计算全球空气质量模型中气体沉积(如 O₃等)的气孔组分等[19-22]。

1.3.2 Leuning 模型

本研究采用了目前广泛应用的 Leuning 模型^[23]:

$$G_s = \frac{b_1 A_n h_s}{(C_l - \Gamma) \left(1 + \frac{\text{VPD}}{\text{VPD}_0}\right)} + g_0 \quad (3)$$

式中, A_n 为净光合速率 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); h_s 为叶表面处空气的相对湿度 (%); C_l 为叶表面 CO_2 浓度 (mg/L); b_1 、 VPD_0 、 g_0 (理论上为光合速率趋于 0 时叶片最小气孔导度) 为待定参数。 Γ 为 CO_2 补偿点 (mmol/mol), 利用实测 CO_2 响应曲线计算得到。本研究采用直角双曲线模型来描述高山嵩草净光合速率随 CO_2 浓度的变化规律^[1]。

$$A_n = \frac{\eta C_i A_{n\max}}{\eta C_i + A_{n\max}} - R_p \quad (4)$$

式中, η 为表观羧化效率, 即 CO_2 响应曲线的初始斜率; C_i 为胞间 CO_2 浓度 ($\mu\text{mol/mol}$); $A_{n\max}$ 为 CO_2 饱和时光合速率 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); R_p 为光呼吸速率 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。计算出方程参数后, 令 $A_n = 0$ 即得到 CO_2 补偿点 Γ 。

在考虑 PAR 与 T_{air} 因子对模型影响时, 将式(3)中 A_n 使用常用叶片光合速率公式^[23]表示:

$$A_n = \frac{\alpha \times I_p \times A_{\max}}{\alpha \times I_p + A_{\max}} \quad (5)$$

式中, α 为叶片光合量子效率; I_p 为叶片所获光合有效辐射^[24-26]:

$$A_{\max} = A_{\max}(T_{\text{opt}}) \times f(T_{\text{leaf}}) \quad (6)$$

$$f(T_{\text{leaf}}) = \left[\left(\frac{T_{\max} - T}{T_{\max} - T_{\text{opt}}} \right) \left(\frac{T - T_{\min}}{T_{\text{opt}} - T_{\min}} \right) \left(\frac{T_{\text{opt}} - T_{\min}}{T_{\max} - T_{\text{opt}}} \right) \right]^C \quad (7)$$

式中, $A_{\max}(T_{\text{opt}})$, 最适温度下某一 CO_2 浓度以及光饱和条件下的最大光合速率, 选取实测数据中, 饱和光强 $2100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 下, CO_2 浓度为 360 mg/L 左右时的数据。式(7)为叶温对 $A_{\max}$ 的调节函数, T 、 $T_{\min}$ 、 T_{opt} 、 $T_{\max}$ 为高山嵩草观测汇中的环境温度 (T_{air})、最低温度、最适温度和最高温度; C 为温度修正系数:

$$C = \frac{T_{\text{opt}}}{T} \quad (8)$$

BWB-Leuning 模型 (BWB, Ball-Woodrow-Berry) 是目前应用最为广泛的半经验模型, Leuning 模型为针对 BWB 模型的修正模型, 将叶片表面 CO_2 浓度 C_s 修正为 $C_s - \Gamma$; 使用饱和水汽压差 VPD 替代空气相对湿度。该类模型假设在叶片表层 CO_2 、空气湿度和土壤水分均处于稳态时, 气孔导度与净光合速率之间为线性关系^[27]。Leuning 模型能够较好描述环境因子影响气孔的基本机理, 并且易参数化、对实验样本的数量要求较低, 在不同实验条件下均可较为准确地预测气孔导度随环境条件的变化^[28]。叶片尺度的应用包括农业与温室作物等^[29-30], 且 BWB-Leuning 模型经常与光合模型耦合 (如 C_3 植物与 Farquhar 光合模型^[31]、 C_4 植物与 Collatz 光合模型^[20]等) 来探究植物光合速率等光合特征与环境因子的关系; 冠层尺度的应用中, BWB-Leuning 模型常与能量平衡模型及多层模型耦合, 上升至冠层尺度后计算森林碳水通量等^[32]。全球模式的应用中, BWB-Leuning 模型常与气候模式结合来预测全球变化对植被和大气之间碳水循环的影响^[33]。

1.3.3 Gao 模型

本文选取了 Gao 模型作为基于过程的气孔导度模型的代表, Gao 模型是基于气孔保卫细胞结构的力学性质和保卫细胞水分关系建立的机理性气孔导度模型, 模型基于以下假设建立: (1) 气孔导度与保卫细胞膨压成正比关系; (2) 土壤与叶片的水势差驱动水分运输; (3) 饱和水汽压差 VPD 驱动水分蒸散发; (4) 光合有效辐射强度引起保卫细胞中离子浓度变化从而影响渗透势^[34]。具体公式如下:

$$G_s = \frac{g_{0m} + k_{\psi} \psi_s + k_{\alpha\beta} I_p}{1 + k_{\beta g} d_{vp}} \quad (9)$$

式中, G_s 为气孔导度 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); Ψ_s 为土壤水势 (bar); I_p 为光合有效辐射 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), g_{om} 为最大可能的黑暗条件下的气孔导度, k_ψ 为保卫细胞结构的弹性屈服系数 ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$), $k_{q\beta}$ 为气孔导度对光合行为的敏感性参数 (Dimensionless), $k_{\beta g}$ 为气孔导度对水汽压差的敏感性参数, d_{ep} 为大气水汽压相对差 (饱和水汽压差 VPD 与大气压 P_a 之比)。

在考虑 T_{air} 因子对模型影响时, 因温度影响 VPD, 故将 VPD 表达为^[35]:

$$\text{VPD} = 0.611 \times e^{\frac{17.27 \times T_{\text{air}}}{T_{\text{air}} + 237.3}} \times \left(1 - \frac{RH}{100}\right) \quad (10)$$

式中, RH 为相对湿度 (%), T_{air} 为气温 ($^{\circ}\text{C}$)。

Gao 机理模型比起经验模型与半经验模型更具有机理性, 且使用土壤到叶片的水力导度近似表示植物内水分变化引起的保卫细胞的膨压变化, 更易计算, 可行性更高。因其对于水分条件影响气孔导度的模拟更为准确, 因此 Gao 模型目前常被应用于干旱半干旱地区植物的光合特征、蒸腾作用研究及抗旱性分析等^[36-39]。

1.4 数据分析

应用 Excel 2010 对试验数据进行汇总统计。使用 MATLAB R2014a 对模型参数进行率定, 且进一步进行模拟值与实测值的验证比较, 通过决定系数 (R^2) 和均方根误差 (Root mean square error, RMSE) 以及 AIC (Akaike information criterion) 判定模型模拟效果, 使用 F 检验与 P 值来检验显著性。

探究三个环境因子逐步发生单位改变时, 气孔导度的响应情况, 以确定不同环境因子对气孔导度影响程度及各个模型对环境因子的响应是否敏感。对于图 4 中每个子图, 除横坐标表示特定变量逐步发生单位变化, 其余环境变量都保持恒定, 且等于参考状态 ($\text{PAR} = 1600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $T_{\text{air}} = 25^{\circ}\text{C}$, $\text{VPD} = 1.5 \text{kPa}$ 或 $RH = 65\%$), 散点为满足环境变量条件的实测数据。使用加权平均数法得到各环境因子单位变化下气孔导度实测值与三个模型模拟值的相对变化率, 以其作为表示响应敏感性的指标:

$$\Delta \overline{G_s} = \frac{\Delta X \times \Delta G_{s1} + 2\Delta X \times \Delta G_{s2} + \cdots + n\Delta X \Delta G_{sn}}{1 + 2 + \cdots + n} \quad (11)$$

式中, $\Delta \overline{G_s}$ 为相对变化率; ΔX 为环境因子单位改变量; ΔG_{si} 为 i 个单位的环境因子单位改变量引起的气孔导度改变量。

2 结果与分析

2.1 气孔导度模型参数率定和检验

直角双曲线模型对高山嵩草 CO_2 响应曲线如图 1 所示, 使用直角双曲线模型对 CO_2 响应曲线进行拟合, 参数见表 1, 令 $A_n = 0$ 即得到 CO_2 补偿点 Γ 。

将野外测定数据代入方程 (2) — (5) 中, 可得到方程参数及模拟效果如表 2 与图 2 所示。本文选用决定系数 R^2 、均方根误差 RMSE 以及 Akaike 信息准则 (AIC) 来表示模型模拟效果。如图 2 及表 3, 将 Jarvis 模型, Leuning 模型和 Gao 模型的模拟值与实测值的决定系数 R^2 进行比较, Leuning 模型 > Jarvis 模型 > Gao 模型; 均方根误差 (RMSE) 则为, Leuning 模型 < Jarvis 模型 < Gao 模型, AIC 值关系为, Leuning 模型 < Jarvis 模型 < Gao 模型。综上, 三个模型都较好地模拟了高山嵩草的气孔导度变化, 其中 Leuning 模型拟合效果优于其他二者。

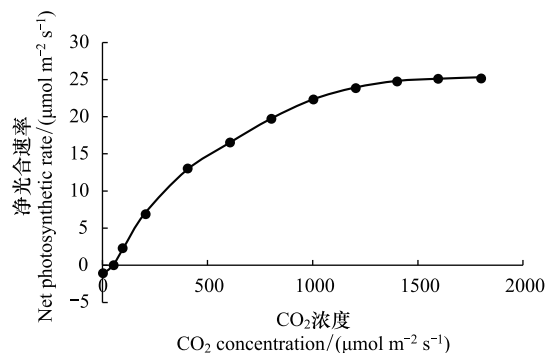


图 1 高山嵩草 CO_2 响应曲线

Fig.1 CO_2 response curve of *Kobresia pygmaea*

每个数据点为多次测量的平均值

表 1 CO₂ 响应曲线-直角双曲线模型参数

Table 1 CO ₂ response curve-parameters of rectangular hyperbolic model					
参数 Parameters	表观羧化效率 η Apparent carboxylation efficiency/ ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	最大净光合速率 A_{max} Maximum net photosynthetic rate/ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	光呼吸速率 R_p Photorespiration rate/ ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	CO ₂ 补偿点 Γ CO ₂ compensation point/($\mu\text{mol/mol}$)	R^2
率定值 Value	0.0037±0.0028	9.83±2.98	3.14±0.65	29.12±2.69	0.978

数据为平均值±标准误 (Mean±SE)

表 2 气孔导度模型参数

Table 2 Parameters of stomatal conductance models											
模型 Model		参数 Parameters						R^2	F	P	
Jarvis	a_1	a_2	a_3	a_4	a_5	a_6	a_7	0.659	39.64	<0.01	
	0.989	0.431	0.00478	0.00018	1	200.003	-0.199				
Leuning	b_1		VPD ₀			g_0		0.726	143.75	<0.01	
	6.365		0.00354			0.221					
Gao	g_{0m}		k_ψ		$k_{\alpha\beta}$		$k_{\beta g}$		0.624	98.43	<0.01
	0.3713		1.324		0.000274		583.64				

g_{0m} : 黑暗条件下最大可能气孔导度 Maximum possible stomatal conductance under dark conditions; k_ψ : 保卫细胞结构弹性屈服系数 ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{kPa}^{-1}$) Elastic yield coefficient of guard cell structure; $k_{\alpha\beta}$: 气孔导度对光合行为敏感性参数 (Dimensionless) Sensitive parameter of stomatal conductance to photosynthetic behavior; $k_{\beta g}$: 气孔导度对水汽压差敏感性参数 Sensitive parameter of stomatal conductance to vapor pressure deficit; a_1 、 a_2 、 a_3 、 a_4 、 a_5 、 a_6 、 a_7 、 b_1 、VPD₀、 g_0 为待定参数

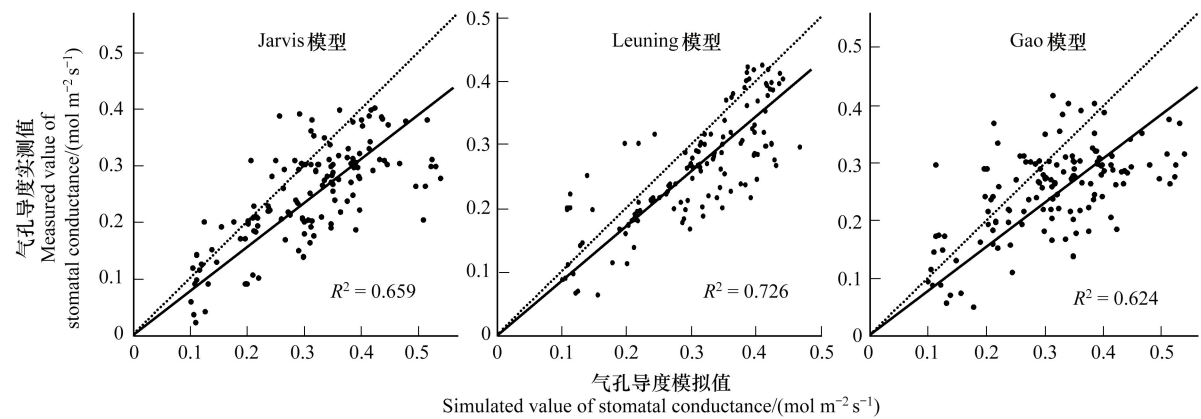


图 2 Jarvis 气孔导度模型、Leuning 气孔导度模型与 Gao 气孔导度模型的验证比较
Fig.2 Validation and comparison of Jarvis model, Leuning model and Gao model

表 3 气孔导度模拟值验证效果比较

Table 3 Comparison of stomatal conductance simulation results			
模型 Model	R^2	RMSE	AIC
Jarvis	0.659	0.0669	-711
Leuning	0.726	0.0503	-795
Gao	0.624	0.0732	-693

RMSE: 均方根差 Root mean squared error; AIC: 赤池信息量准则 Akaike information criterion

2.2 高山嵩草气孔导度日变化模拟

使用 Jarvis 经验模型、Leuning 半经验模型、Gao 机理模型, 分别对高山嵩草气孔导度生长季日变化进行模拟。如图 3 所示, 对于观测值, 7—9 月的每个月日变化曲线基本呈双峰趋势, 7 月峰值出现在 12:00、14:00 左

右;8月峰值出现在14:00、16:00左右;9月峰值出现在12:00、15:00左右。一天中,午间气孔导度下降幅度为8月最小,7月最大;9月的气孔导度值整体较7、8月有明显降低。基于模拟,高山嵩草瞬时气孔导度最大值出现在8月($0.398 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$),最小值出现在9月($0.031 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$),8月极差最大($0.321 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$),日均值依次为7月($0.287 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)>8月($0.251 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)>9月($0.172 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)。

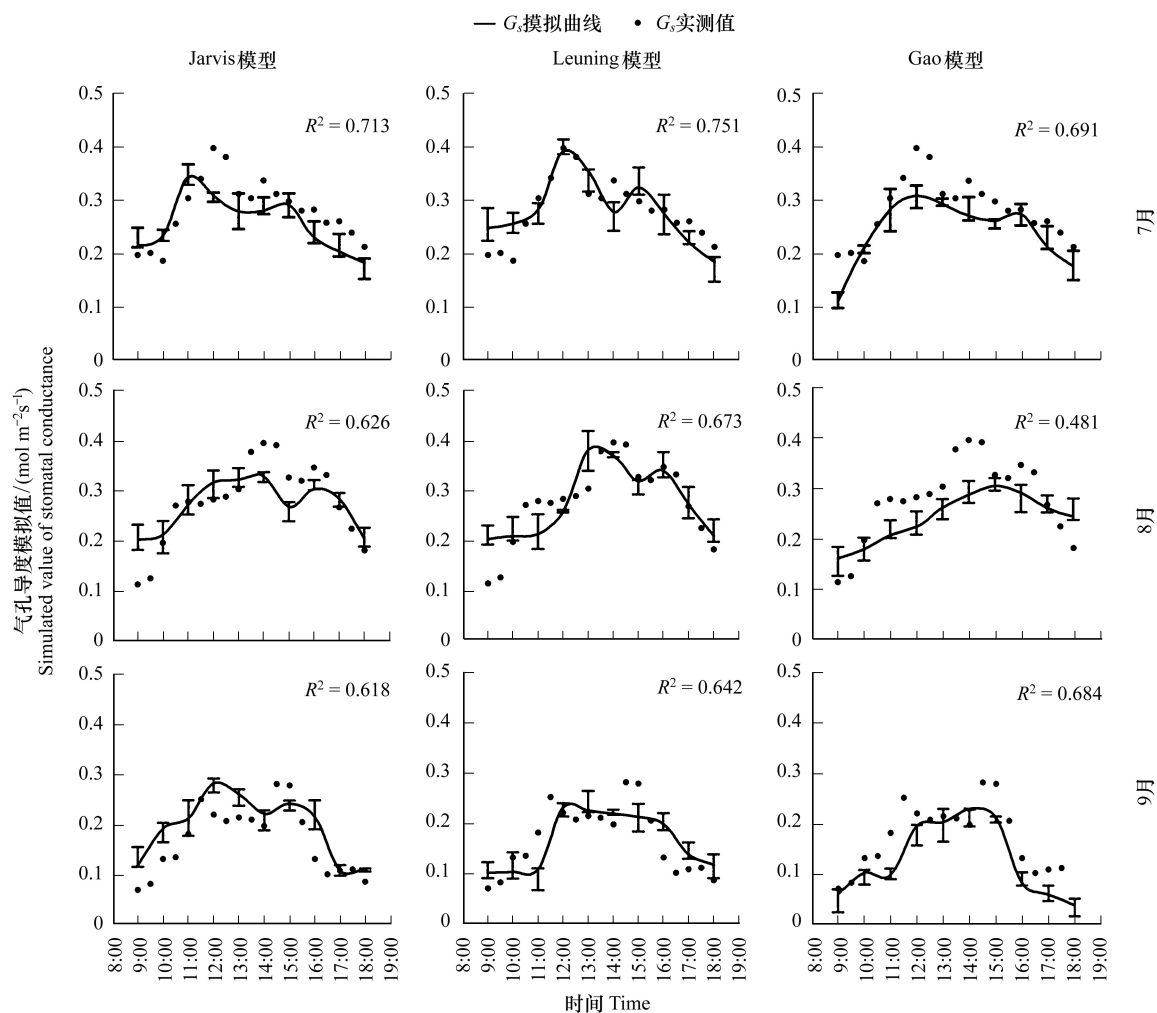


图3 2018年7月、8月和9月高山嵩草气孔导度日变化过程模型模拟

Fig.3 Simulation of diurnal changes of *Kobresia pygmaea*'s stomatal conductance in July, August and September 2018

2018年生长季中,使用3个模型模拟高山嵩草生长季(7—9月)气孔导度的日变化过程结果如图3所示。从模拟曲线趋势及峰值来看, Jarvis模型模拟曲线呈现双峰变化,7月峰值出现在11:00、15:00左右,8月峰值出现在14:00、16:00左右,9月峰值出现在12:00、15:00左右。 Jarvis模型7、8月峰值均比实测值低; Leuning模型模拟曲线7、8月呈现双峰变化,9月模拟趋势先增大后减小。7月峰值出现在12:00、15:00左右,8月峰值出现在13:30、16:00左右,9月最大值出现在12:00左右。 Leuning模型模拟峰值均与实测值相近; Gao模型模拟曲线7月、9月呈现双峰变化,8月为单峰曲线。7月峰值出现在12:00、16:00左右,8月峰值出现在15:00左右,9月峰值出现在12:00、14:30左右。 Gao模型模拟峰值均比实测值低。 Leuning模型对于3个月份的高山嵩草气孔导度 G_s 日变化模拟曲线的变化趋势、峰值出现时间均与实际观测值较为接近; Jarvis模型7、8月模拟曲线趋势正确,模拟值总体比实际值偏小; Gao模型的日变化模拟趋势基本正确,但模拟值总体比实际值偏小,8月为单峰曲线,与实测趋势不符,三月份峰值出现时间、峰值大小与模拟精度不如 Jarvis 和 Leuning 模型,但9月模拟效果在三个模型中最好。从各模型的决定系数 R^2 (图3)可看出,针对7月与8月的

气孔导度日变化过程, Jarvis 模型模拟效果最好, Jarvis 模型优于 Gao 模型; 9 月的气孔导度日变化过程, 则为 Gao 模型模拟效果最好, Leuning 模型优于 Jarvis 模型。

2.3 高山嵩草气孔导度对不同环境因子的响应模拟

在本次实验观测中, 在生长季(7—9 月)期间, 高山嵩草的瞬时气孔导度测定的最高值为 $0.429 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 最低值为 $0.102 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。假设其他因素对气孔导度 G_s 的影响不变的情况下, 根据观测值及三个模型的模拟值, 探究高山嵩草气孔导度对三个环境变量(T_{air} , PAR, VPD)的响应。如图 4 所示, 高山嵩草气孔导度对 3 个环境因子的响应特征为: (1) 气孔导度 G_s 在 $5\text{—}35^\circ\text{C}$ 气温范围内呈现“钟形”(bell-shaped)响应, 在 T_{air} 为 24.83°C 时达到最高值, 模型模拟的高山嵩草气孔开放的最适温度, 为 22.92°C (Jarvis 模型)、 24.14°C (Leuning 模型); (2) 气孔导度 G_s 随着光合有效辐射强度 PAR 的增加 ($305\text{—}2100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 而增加, 在高 PAR 时气孔导度 G_s 增速缓慢后, 出现下降趋势; (3) 气孔导度 G_s 随着饱和水汽压差 VPD 增加 ($0.12\text{—}3.48 \text{ kPa}$) 而降低。将各模型模拟曲线变化趋势与实测数据比较, 及模型的决定系数 R^2 (图 4) 可看出, 对于 T_{air} , Leuning 模型的模拟效果最好, Jarvis 模型次之, 模拟也较为准确, Gao 模型对 T_{air} 因子变化的响应效果较差; 对于 PAR, Leuning 模型的模拟效果最好, Gao 模型优于 Jarvis 模型, 在 PAR 较高阶段, Jarvis 模型模拟曲线始终保持较为稳定的状态, 较早出现光饱和现象; 对于 VPD, Gao 模型的模拟效果最好, Leuning 模型优于 Jarvis 模型。Gao 模型与 Leuning 模型模拟曲线在 VPD 为 $1.5\text{—}2.5 \text{ kPa}$ 之间的变化趋势有所不同, Gao 模型更接近实

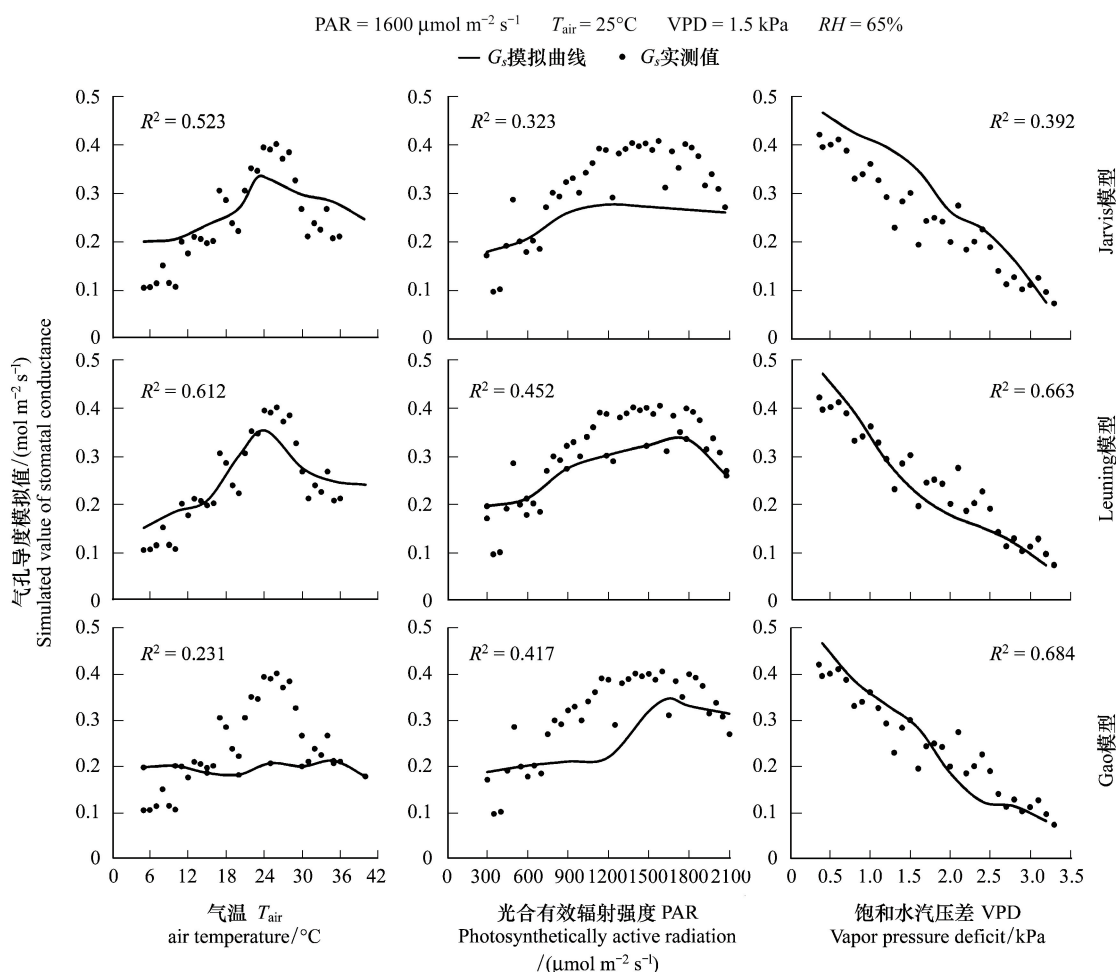


图 4 高山嵩草气孔导度对主要环境因子的响应模拟

Fig.4 Response simulation of *Kobresia pygmaea*'s stomatal conductance to main environmental factors

测值变化趋势。

观测值与 3 个气孔导度模型的模拟值在不同环境因子发生单位变化时的离散分布情况见图 5,气孔导度观测值的离散程度为:VPD>PAR> T_{air} ,即 VPD 的变化对气孔导度的影响较大,数值差异较大。Jarvis 模型与 Leuning 模型模拟值的离散程度为:VPD> T_{air} >PAR,Gao 模型模拟值的离散程度为:VPD>PAR> T_{air} 。从数值分布角度,根据各个盒长及在象限内分布位置,对于 VPD 与 T_{air} 因子,Leuning 模型与实测值更为接近;对于 PAR 因子,三个模型均与实测值有较大不同,Gao 模型更为接近。

3 个环境因子(T_{air} 、PAR、VPD)逐步变化的影响下,实测值与 3 个模型模拟值的相对变化率,即敏感度见表 4。从表 4 可知,实测值在 3 个环境因子的单位变化下的相对变化率:PAR>VPD> T_{air} ,3 个模型模拟值对不同环境因子响应下的相对变化率均小于实测值,其中,Jarvis 模型与 Leuning 模型的敏感度:VPD> T_{air} >PAR,Gao 模型模拟值敏感度:VPD>PAR> T_{air} 。对于气温 T_{air} 与饱和水汽压差 VPD,Leuning 模型响应最为敏感,且敏感度与实测值更为接近,对于光合有效辐射强度 PAR,Gao 模型最为敏感,但与实测值仍有差距。综上,相对变化率作为表征指标可用来表示气孔导度对环境因子的响应敏感度,且可以通过对于实际观测值与 3 个模型模拟值在环境因子变化下的数据分布情况与气孔导度 G_s 相对变化率,来进一步比较 3 个模型模拟的准确性。

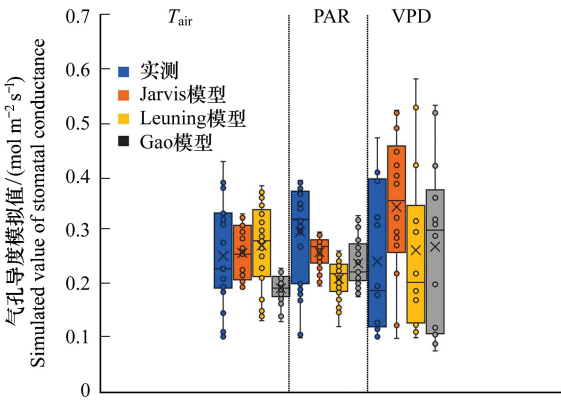


图 5 三个环境因子(T_{air} 、PAR、VPD)单位变化下实测值与模型模拟值变化特征

Fig.5 Change characteristics of measured values and simulated values under the changes of three environmental factors (T_{air} , PAR, VPD)

表 4 三个环境因子(T_{air} 、PAR、VPD)单位变化下实测值与 3 个模型模拟值相对变化率

Table 4 Relative change rates of measured values and simulated values of three models under unit changes of three environmental factors (T_{air} , PAR, VPD)

环境因子单位变化 Unit change of environmental factors	气孔导度相对变化率/% Relative change rate of stomatal conductance			
	气孔导度实测值 Measured value	Jarvis 模型模拟值 Simulated value	Leuning 模型模拟值 Simulated value	Gao 模型模拟值 Simulated value
ΔT_{air}	8.21	7.21	7.91	2.15
ΔPAR	9.29	5.51	6.11	7.19
ΔVPD	-8.73	-7.45	-8.46	-8.17

ΔT_{air} : 气温 T_{air} 单位变化 Unit change of air temperature; ΔPAR : 光合有效辐射强度单位变化 Unit change of photosynthetically active radiation (PAR); ΔVPD : 饱和水汽压差单位变化 Unit change of vapor pressure deficit (VPD)

3 讨论

3.1 高山嵩草气孔导度对环境因子的响应特征

在高寒草甸中高山嵩草气孔导度季节变化呈现出明显的单峰趋势,最大值基本出现在 7 月,最小值出现在生长季尾端的 9 月,这与宋成刚等对青海海北高寒草甸研究结果类似^[40]。本研究发现高山嵩草气孔导度日变化在 7 月、8 月和 9 月均呈现出明显的双峰趋势。这与高丽楠等^[41]对于同属高寒草甸常见植物的窄叶鲜卑花、高山绣线菊、木里苔草和四川嵩草的研究不同:窄叶鲜卑花和木里苔草气孔导度日变化为典型双峰曲线,峰值出现在 9:00 与 15:00,与光合速率日变化表现为相同趋势;高山绣线菊气孔导度第一个峰值出现在 11:00,13:00 降至最低后在 15:00—17:00 之间变化不大。而四川嵩草气孔导度日变化呈单峰曲线,峰值出

现在 11:00 左右。

本研究中山嵩草气孔导度 G_s 在 7 月、8 月和 9 月的 12:00—14:00 时间段内,均出现了降低,说明高山嵩草在正午附近,存在“光抑制”现象,关闭气孔,降低气孔导度,减少蒸腾耗水^[42]。本研究中山嵩草气孔导度对光合有效辐射 PAR 的响应也表现出,当 PAR 大于 $1800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时,气孔导度呈明显下降的趋势(图 4)。青藏高原地区太阳光照强烈,中午尤甚,光强可达到 $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 以上,远比一般植物光合作用饱和光强高,因此高寒草甸植物的光合作用及与其有关的生理生态活动经常遭受“光抑制”现象^[43],曾有学者对海北高寒草甸植物的光合作用光抑制问题进行研究,作为光抑制发生的最初部位,光系统 I 的光化学效率(F_v/F_m)往往被用作判断光抑制发生的指标^[43],研究发现,海北牧草的 F_v/F_m 在中午明显比早晨低,且降低幅度随着日光照射的时间延长而不断增加,由此学者认为高寒草甸植物叶片经常发生光合作用光抑制^[43]。与本研究相同的是,在针对青藏高原东缘,四川省西北部的窄叶鲜卑花、高山绣线菊、木里苔草,以及青藏高原东北部的麻花艸(*Gentiana straminea*)、美丽风毛菊(*Saussurea superba*)^[44]和矮嵩草(*Kobresia humilis*)^[45]的研究中,上述植物均出现光合“午休”的光抑制现象,与本研究不同的是,青藏高原东缘的四川嵩草以及青海海北地区高寒草甸的垂穗披碱草(*Elym usnutans*)^[46]均无光抑制现象。在探究植物发生光抑制的原因时,一方面,有学者发现,在强光照射后,随着 F_v/F_m 逐渐降低,观测到叶片初始荧光显著增加,且观测荧光时叶片已经暗适应半小时以上,说明强光可能已对叶片的光合机构造成破坏^[43]。而另一方面,也有不少学者认为,自然条件下的光抑制是植物光合机构为避免光破坏而采取的光合作用下调(Down regulation of photosynthesis capacity)的措施,不涉及蛋白的破坏^[44]。另外也有研究者提出,正午时高光强可能通过影响空气温度和叶细胞间隙与冠层间的饱和水汽压差 VPD 间接引起光抑制现象以及气孔导度下降等相关生理活动^[18]。同时,叶片形态也被认为与“光抑制”有一定关系^[47],如四川嵩草叶片较厚,叶面积较小,应对强光环境有更好适应性^[48],故比起其他高寒草甸植物,没有出现光抑制现象。

本研究中山嵩草气孔导度 G_s 对气温呈现“钟形”(bell-shaped)响应,气孔导度观测值随着气温升高,峰值出现在 24.83°C ,后在高温区段降低;Jarvis 模型与 Leuning 模型气孔导度模拟值达到最大的最适温度分别为 22.92°C (Jarvis 模型)、 24.14°C (Leuning 模型)。植物光合作用与气体交换活动关系密切,本研究所得上述最适温度也处于高山植物净光合作用的最适温度范围内($15\text{—}25^\circ\text{C}$)^[49]。温度对植物叶片气孔导度的影响,是通过影响植物光合能力达到的,随温度增加,植物表现初始量子效率增加,光补偿点减小,植物吸收与转换光能的色素蛋白复合体较多,光抑制减少,气体交换能力越强,气孔开闭不受限制,气孔导度增大^[5]。也有许多学者认为,温度因子与其他环境因子共同影响气孔导度。如温度升高会导致 VPD 升高,造成气孔导度减小^[50];温度变化也会影响植物茎流,使得水势梯度发生变化,影响气孔开闭^[51]等。与本研究结果类似的是,师生波等^[44]针对青藏高原东北隅高寒草甸主要伴生种麻花艸(*Gentiana straminea*)和美丽风毛菊(*Saussurea superba*)研究发现,随着温度逐步升高并稳定到一定水平,麻花艸与美丽风毛菊的气孔导度均表现为先升高后降低的趋势。王一峰和李怡颖^[52]针对青藏高原东北部沙生风毛菊(*Saussurea Arenaria Maxim*)研究发现,在 $5\text{—}30^\circ\text{C}$ 范围中,随着温度上升,沙生风毛菊叶片的气孔导度显著上升后下降。郭亚奇等针对藏北高寒草地建群种紫花针茅(*Stipa purpurea*)的研究发现,气孔导度对不同温度的响应不同,在不同温度下的气孔导度数值大小表现为 $20^\circ\text{C} > 15^\circ\text{C} > 25^\circ\text{C}$,且温度的升高会导致气孔导度 G_s 对于 CO_2 浓度变化的响应更为敏感(通过气孔导度的变化率体现)^[53]。

本研究中山嵩草气孔导度 G_s 随着 VPD 增加而降低, G_s 与 VPD 呈负相关。植物叶片气孔导度对 VPD 增加的响应涉及到叶肉细胞或者保卫细胞自身中的水分状态,且有可能由脱落酸(ABA)等激素信号介导,而叶水势和导水率则决定了细胞表皮水势和保卫细胞膨压对 VPD 变化的响应,具体而言,VPD 升高导致水分蒸散增强,引起并加剧了植物叶细胞及茎干中的水势下降,气孔关闭,气孔导度减小;同时 VPD 驱动的环境中水分的蒸发作用增强,导致的土壤水分流失会使得干旱胁迫更为剧烈,从而加剧气孔导度的减小。同时需要注意的是,VPD 升高期间的气孔导度降低会引起光合作用的降低,影响植物的碳水化合物合成与植物生长,

时间过长则会引起植物“碳饥饿”^[54]。相关研究中,气孔导度对于上升的 VPD 的响应机制,在不同的气孔导度模型中往往均采用气孔导度 G_s 随着 VPD 增加而单调下降的方程形式^[54-56],且均在 VPD 较低时出现气孔导度 G_s 最大值^[54]。在针对其他高寒植物的研究中,也有相似结果,如师生波等^[44]研究发现,高寒矮嵩草草甸植物群落环境的 VPD 逐步升高时,麻花艽和美丽风毛菊叶片气孔导度降低并较长时间处于低水平。在针对木里苔草、四川嵩草和垂穗披碱草的研究中,在 VPD 上升阶段时,3 个物种的气孔导度均出现下降趋势,且气孔导度日均值为木里苔草(沼泽湿地)>四川嵩草(湿草甸)>垂穗披碱草(干草甸)^[57]。与此同时,许多相关研究表明,不同生境、不同物种的气孔导度 G_s 对 VPD 的响应有不同模式。一般认为叶片气孔导度 G_s 普遍随着 VPD 增加而逐渐下降,如作物(如冬小麦^[58]、菊芋(*Helianthus tuberosus*)^[59]等)、乔木(如梭梭(*Haloxylon ammodendron*)^[60]、灰胡杨^[61]等)研究结果均与本文类似。然而在针对其他生境生长植物的研究中有着与本文不同的结果,例如,针对干旱半干旱地区的油蒿^[62]、白蜡树(*Fraxinus chinensis* Roxb.)、新疆杨(*Populus alba* L. var. *pyramidalis* Bge.)以及毛白杨(*Populus tomentosa* Carr.)^[63]的研究,以及热带亚热带地区稀树草原的优势木本植物(该地区草本植物的气孔导度 G_s 随着 VPD 增加而降低)^[64]、天然马尾松(*Pinus massoniana* Lamb.)和外来湿地松(*Pinus elliottii* Engelm.)^[65]的研究发现,以上植物物种的叶片气孔导度 G_s 先随着 VPD 增加达到峰值后,又随 VPD 增加而减少。上述研究与本文结果不同的原因,在于气孔反应取决于生长条件,植物长期生长在低 VPD 环境中(即水分条件较好的环境中),叶片气孔对关闭刺激(如 ABA 等)的反应会不够敏感^[66-67],而在高 VPD(即水分胁迫较大时)情况下气孔关闭,则是气孔对高 VPD 引起的叶片保卫细胞膨压变化的被动水力响应^[68-69]。有学者也指出,生态系统水平的不等水性(Anisohydricity)用于表示植物在干旱条件下调节气孔和植物含水量的能力^[69-71],青藏高原高寒草甸的不等水性较高^[72],高不等水性的生态系统通常对 VPD 变化更敏感^[69-71,73]。有学者指出,高 VPD 引起的气孔导度降低^[72-74],光合作用降低,进而会使得高寒草甸 NEE(生态系统 CO₂ 净交换量)、高寒草甸生产力也随 VPD 升高而降低^[75-76]。

3.2 气孔导度模型对高山嵩草气孔导度模拟的可行性

本研究对高山嵩草气孔导度 G_s 进行模拟和检验,从图 2 及表 3 结果,根据决定系数(R^2)、均方根误差(RMSE)以及赤池信息量准则(AIC)判定模型模拟效果,三个气孔导度模型均可以较好地模拟高山嵩草的气孔导度,其中 Leuning 模型最好,Jarvis 模型次之,Gao 模型较差。但 3 个模型对主要环境因子的敏感性不同:Leuning 模型对温度因子的响应模拟效果最好,Jarvis 模型也有较好的响应效果,Gao 模型模拟结果最差。这是因为 Leuning 模型中气孔导度的模拟耦合了净光合速率的模拟过程,而净光合速率的模拟考虑了温度三基点的影响(见式 7)^[26],Jarvis 模型中用多项式拟合了温度对气孔导度的影响,没有机理意义^[56,77],而 Gao 是基于气孔导度与土壤水势关系提出的,更适用应用于各种水分条件下的模拟^[34],模型受温度影响较小,温度因子只能通过影响 VPD 来影响气孔导度 G_s 。对于饱和水汽压差 VPD 的响应,三个模型模拟曲线趋势均良好,Gao 模型的响应效果最好,Leuning 模型优于 Jarvis 模型,且前两者在 1.5—2.5kPa 期间模拟值下降速率有较明显差异。对于光照辐射强度 PAR 的响应,Leuning 模型模拟效果最好,Gao 机理模型优于 Jarvis 模型。因为高寒草甸植被生长主要受温度调控,而与土壤水分关系较小^[78],所以对高山嵩草的气孔导度模拟 Leuning 模型的精度和敏感性都最好。

与前人研究方法不同^[62-63],本文对于模型对环境因子的响应敏感性,提出一种新的表示方法,即使用不同环境因子变化下的气孔导度相对变化率来表示,更为直观。根据表 4,Leuning 模型对气温 T_{air} 变化的敏感度高于 Jarvis 模型,Gao 模型对于温度因子的敏感度较差。Leuning 模型对 VPD 变化的敏感度最高,Gao 模型比 Jarvis 模型好。与本研究结果类似的是,王海珍等^[61]研究发现,Leuning 模型对于灰胡杨叶片气孔导度受水分条件影响较大的时段拟合效果好于 Jarvis 模型,即 Leuning 模型对于水分条件的响应更好。Gao 模型对 PAR 的敏感度最高,且 Leuning 模型敏感度高于 Jarvis 模型,该结果可对应图 4 中,Leuning 模型与 Gao 模型在后期 PAR 较高阶段,气孔导度 G_s 模拟值均出现下降,而 Jarvis 模型模拟曲线则较早出现稳定“平台期”。这是因为,Gao 模型中,光合有效辐射 PAR 作为直接输入参数,且比起 Jarvis 假设各个因子独立作用于植物气孔,

Gao 模型中 k_{qp} 参数可直接反映气孔导度对光合有效辐射的敏感性,与保卫细胞渗透压及弹性模量有关^[34]; Leuning 模型中 PAR 因子与 $A_{\max}$ (其中含有温度修正函数) 结合, Gao 模型与 Leuning 模型都考虑了各因子之间的相互作用,故模拟效果更好。

由于野外自然条件下,各种环境因子之间互相影响,因而对气孔导度影响存在交互作用,故气孔对环境因子响应机制复杂。试图模拟或研究高山嵩草叶片气孔导度对单个环境因子的响应规律,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。在进一步的研究工作中,可基于高山嵩草气孔导度对不同环境因子响应特点,对模型进行机理性探索与改进,以得到更适用青藏高原地区高寒草甸建群种高山嵩草的气孔导度模型,为青藏高原地区植物叶片、群落、生态系统、景观尺度以及未来全球尺度的碳水耦合过程和气候模型提供参考。

4 结论

国际上常用的 Jarvis 模型、Leuning 模型及机理模型 Gao 模型均可以较好地模拟高山嵩草气孔导度对环境因子的响应特征。总体来说, Leuning 模型准确度最高, Jarvis 模型次之, Gao 模型准确度最低。高山嵩草气孔导度对各环境因子的敏感性排序为: $PAR > VPD > T_{air}$; 3 个模型中, Leuning 模型对光合有效辐射强度 PAR 和气温 T_{air} 最敏感,模拟准确度最高; Gao 模型对饱和水汽压差 VPD 最敏感。高山嵩草气孔开放的最适温度,分别为 24.83℃ (实测值)、22.92℃ (Jarvis 模型)、24.14℃ (Leuning 模型),总体处于 22—25℃ 范围内,可为高山嵩草光合作用及气体交换的三基温中的最适温度提供参考。

参考文献 (References):

- [1] 王治海, 刘建栋, 刘玲, 邹定荣, 毕建杰. 几种气孔导度模型在华北地区适应性研究. 中国农业气象, 2012, 33(3): 412-416.
- [2] Yin X, Struik P C. C_3 and C_4 photosynthesis models: an overview from the perspective of crop modelling. NJAS- Wageningen Journal of Life Sciences, 2009, 57(1): 27-38.
- [3] 杨元合. 全球变化背景下的高寒生态过程. 植物生态学报, 2018, 42(1): 1-5.
- [4] 卢存福, 贾桂英, 韩发, 师生波. 矮嵩草光合作用与环境因素关系的比较研究. 植物生态学报, 1995, 19(1): 72-78.
- [5] Wei J, Yu H, Zhong Z P, Kuang T Y, Ben G Y. Comparison of photosynthetic adaptability between *Kobresia humilis* and *Polygonum viviparum* on Qinghai Plateau. Acta Botanica Sinica, 2001, 43(5): 486-489.
- [6] 师生波, 李惠梅, 王学英, 岳向国, 徐文华, 陈桂琛. 青藏高原几种典型高山植物的光合特性比较. 植物生态学报, 2006, 30(1): 40-46.
- [7] 高丽楠, 张宏, 陈舒慧, 贺琼, 孙佳媛. 高原 2 种草本植物的光合作用和叶绿素荧光参数日动态. 四川师范大学学报: 自然科学版, 2015, 38(4): 550-560.
- [8] 李岳坦. 青海湖流域河岸植被群落结构特征及退化机理研究[D]. 北京: 北京师范大学, 2010: 10.
- [9] Brodrick T J, Jordan G J. Internal coordination between hydraulics and stomatal control in leaves. Plant, Cell & Environment, 2008, 31(11): 1557-1564.
- [10] Noe S M, Giersch C. A simple dynamic model of photosynthesis in oak leaves: coupling leaf conductance and photosynthetic carbon fixation by a variable intracellular CO_2 pool. Functional Plant Biology, 2004, 31(12): 1195-1204.
- [11] Yang X S, Short T H, Fox R D, Bauerle W L. Transpiration, leaf temperature and stomatal resistance of a greenhouse cucumber crop. Agricultural and Forest Meteorology, 1990, 51(3/4): 197-209.
- [13] Yu G R, Zhuang J I E, 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(7): 861-874.
- [14] 王秋玲, 周广胜. 春玉米持续干旱过程中常用气孔导度模型的比较研究. 生态学报, 2018, 38(19): 6846-6856.
- [15] 彭世彰, 庞桂斌, 徐俊增, 张正良. 节水灌溉条件下水稻气孔导度模型的改进. 农业工程学报, 2009, 25(4): 19-23.
- [16] 李永秀, 姜运生, 张富存. 冬小麦气孔导度模型的比较. 中国农业气象, 2011, 32(1): 106-110.
- [17] 朱仲元, 朝伦巴根, 王志强, 高瑞忠. 基于 Shuttleworth-Wallace 双源模型的天然杨树蒸散量日变化研究. 水利学报, 2007, 38(5): 582-590.
- [18] Zeppel M J B, Macinnis-Ng C M O, Yunusa I A M, Whitley R J, Eamus D. Long term trends of stand transpiration in a remnant forest during wet and dry years. Journal of Hydrology, 2008, 349(1/2): 200-213.
- [19] 孙林, 管伟, 王彦辉, 徐丽宏, 熊伟. 华北落叶松冠层平均气孔导度模拟及其对环境因子的响应. 生态学杂志, 2011, 30(10): 2122-2128.
- [20] Collatz G J, Ball J T, Grievet C, Berry J A. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a

- model that includes a laminar boundary layer. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1991, 54(2/4): 107-136.
- [21] Massman W J, Kaufmann M R. Stomatal response to certain environmental factors; a comparison of models for subalpine trees in the Rocky Mountains. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1991, 54(2/4): 155-167.
- [22] Valentini R, Matteucci G, Dolman A J, Schulze E D, Jarvis P G. The carbon sink strenght of forests in Europe: results of the EUROFLUX Network//Valentini R, ed. *Fluxes of Carbon, Water and Energy of European Forests*. Heidelberg: Springer, 2003.
- [23] Leuning R. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C_3 plants. *Plant, Cell & Environment*, 1995, 18(4): 339-355.
- [24] 李天来, 颜阿丹, 罗新兰, 仇家奇, 李东, 姚振坤. 日光温室番茄单叶净光合速率模型的温度修正. *农业工程学报*, 2010, 26(9): 274-279.
- [25] Yin X Y, Kropff M J, McLaren G, Visperas R M. A nonlinear model for crop development as a function of temperature. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1995, 77(1/2): 1-16.
- [26] 侯加林, 王一鸣, 徐云, 岳俊. 番茄生长发育非线性模拟模型. *农业机械学报*, 2006, 37(3): 80-83, 30-30.
- [27] 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//Biggins J, ed. *Progress in Photosynthesis Research*. Netherlands: Springer, 1987: 221-224.
- [28] Buckley T N, Mott K A. Modelling stomatal conductance in response to environmental factors. *Plant, Cell & Environment*, 2013, 36(9): 1691-1699.
- [29] 魏征, 刘钰, 许迪, 蔡甲冰, 张宝忠. 基于叶片气孔导度提升的冬小麦冠层阻抗估算模型的应用和对比. *科学通报*, 2013, 58(18): 1775-1783.
- [30] 杨再强, 黄川容, 费玉娟, 彭晓丹, 朱凯, 扎西才让. 基于 BP 神经网络的温室番茄气孔导度的模拟研究. *东北农业大学学报*, 2011, 42(11): 70-77.
- [31] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta*, 1980, 149(1): 78-90.
- [32] 施婷婷, 高玉芳, 袁凤辉, Ohta T. 温带混交林碳水通量模拟及其对冠层分层方式的响应——耦合的气孔导度-光合作用-能量平衡模型. *生态学报*, 2012, 32(15): 4630-4640.
- [33] De Kauwe M G, Medlyn B E, Zaehle S, Walker A P, Dietze M C, Hickler T, Jain A K, Luo Y Q, Parton W J, Prentice I C, Smith B, Thornton P E, Wang S S, Wang Y P, Wärlind D, Weng E S, Crous K Y, Ellsworth D S, Hanson P J, Kim H S, Warren J M, Oren R, Norby R J. Forest water use and water use efficiency at elevated CO_2 : a model-data intercomparison at two contrasting temperate forest FACE sites. *Global Change Biology*, 2013, 19(6): 1759-1779.
- [34] Gao Q, Zhao P, Zeng X, Cai X, Shen W. A model of stomatal conductance to quantify the relationship between leaf transpiration, microclimate and soil water stress. *Plant, Cell & Environment*, 2002, 25(11): 1373-1381.
- [35] Dingman S L. *Physical Hydrology*. 2nd ed. New Jersey: Prentice Hall, 2002.
- [36] 朱玉洁, 高琼, 刘峻杉, 徐霞, 周婵. 基于气孔导度和光合模型的植物功能类群合并问题. *植物生态学报*, 2007, 31(5): 873-882.
- [37] 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性分析-两个气孔导度模型的应用和比较(英文). *植物生态学报*, 2006, 30(1): 64-70.
- [38] 许红梅. 黄土高原丘陵沟壑区小流域植被净第一性生产过程模拟研究[D]. 北京: 北京师范大学, 2003.
- [39] Gao Q, Zhang X S, Huang Y M, Xu H M. A comparative analysis of four models of photosynthesis for 11 plant species in the Loess Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 126(3/4): 203-222.
- [40] 宋成刚, 李红琴, 王军邦, 张法伟, 杨永胜, 李英年. 青海海北高寒嵩草草甸系统水分利用效率特征. *干旱区资源与环境*, 2017, 31(6): 90-96.
- [41] 高丽楠. 青藏高原东缘高寒草甸优势植物光合作用日变化的比较研究[D]. 成都: 四川师范大学, 2008.
- [42] 韩磊, 孙兆军, 焦炳忠. 水分胁迫下柠条叶片气孔导度对环境因子的响应. *江苏农业科学*, 2016, 44(10): 265-268.
- [43] 郭连旺, 沈允钢, 许大全, 张树源, 武海, 吴姝. 几种高寒草甸常见植物的光合特性及其光合作用的光抑制//高寒草甸生态系统: 第四集. 北京: 科学出版社, 1995: 65-72.
- [44] 师生波, 韩发, 李红彦. 高寒草甸麻花苣和美丽风毛菊的光合速率午间降低现象. *植物生理学报*, 2001, 27(2): 123-128.
- [45] 师生波, 韩发, 贾桂英. 高寒矮嵩草草甸群落光合作用的“午休”现象. *植物生理学报*, 1997, 23(4): 405-409.
- [46] 张树源, 陆国泉, 武梅, 沈振西, 钟海民, 沈允钢, 许大全, 丁焕根, 胡文新. 青海高原主要 C_3 植物的光合作用. *植物学报*, 1992, 34(3): 176-184.
- [47] Cui X Y, Tang Y H, Gu S, Nishimura S, Shi S B, Zhao X Q. Photosynthetic depression in relation to plant architecture in two alpine herbaceous species. *Environmental and Experimental Botany*, 2003, 50(2): 125-135.
- [48] Osmond C B. What is photoinhibition? Some insights from comparisons of shade and sun plants//Baker N R, Bowyer J R, eds. *Photoinhibition of Photosynthesis: From Molecular Mechanisms to the Field*. Oxford: Bios Scientific, 1994: 1-24.
- [49] Larcher W. *植物生态生理学*(第五版). 翟志席, 郭玉海, 马永泽, 译. 北京: 中国农业大学出版社, 1997: 1-340.
- [50] Oren R, Sperry J S, Katul G G, Pataki D E, Ewers B E, Phillips N, Schafer K V R. Survey and synthesis of intra-and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, Cell & Environment*, 1999, 22(12): 1515-1526.
- [51] 宋璐璐, 樊江文, 吴绍洪. 植物叶片性状沿海拔梯度变化研究进展. *地理科学进展*, 2011, 30(11): 1431-1439.

- [52] 王一峰, 李怡颖. 温度变化对沙生风毛菊光合特性的影响. 西北师范大学学报: 自然科学版, 2017, 53(1): 79-84.
- [53] 郭亚奇, 阿里穆斯, 高清竹, 段敏杰, 干珠扎布, 万运帆, 李玉娥, 郭红保. 灌溉条件下藏北紫花针茅光合特性及其对温度和 CO₂ 浓度的短期响应. 植物生态学报, 2011, 35(3): 311-321.
- [54] Grossiord C, Buckley T N, Cernusak L A, Novick K A, Poulter B, Siegwolf R T W, Sperry J S, McDowell N G. Plant responses to rising vapor pressure deficit. New Phytologist, 2020, 226(6): 1550-1566.
- [55] 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 B: Biological Sciences, 1976, 273(927): 593-610.
- [56] Lohammar T, Larsson S, Linder S, Falk S O. FAST: Simulation models of gaseous exchange in scots pine//Persson T, ed. Structure and Function of Northern Coniferous Forests: An Ecosystem Study. Stockholm: Swedish Natural Science Research Council (NFR), distribution NFR Editorial Service, 1980: 505-523.
- [57] 侍瑞, 苏培玺, 周紫鹃, 丁新景. 高寒植物群落优势种光合日变化及其与环境因子的关系. 中国沙漠, 2019, 39(4): 46-53.
- [58] 袁国富, 庄伟, 罗毅. 冬小麦叶片气孔导度模型水分响应函数的参数化. 植物生态学报, 2012, 36(5): 463-470.
- [59] 杨彬, 吕世奇, 寇一翮, 孙杉, 赵长明. 半干旱地区不同生育期菊芋生长特性与气体交换特征. 草业学报, 2016, 25(10): 77-85.
- [60] 杨淇越, 赵文智. 梭梭(*Haloxylon ammodendron*)叶片气孔导度与气体交换对典型降水事件的响应. 中国沙漠, 2014, 34(2): 419-425.
- [61] 王海珍, 韩路, 徐雅丽, 牛建龙, 于军. 灰胡杨叶片气孔导度特征及数值模拟. 林业科学, 2016, 52(1): 136-142.
- [62] 王珊, 查天山, 贾昕, 吴雅娟, 白玉洁, 冯薇. 毛乌素沙地油蒿群落冠层导度及影响因素. 北京林业大学学报, 2017, 39(3): 65-73.
- [63] Li J, Li X M. Response of stomatal conductance of two tree species to vapor pressure deficit in three climate zones. Journal of Arid Land, 2014, 6(6): 771-781.
- [64] Tobin R L, Kulmatiski A. Plant identity and shallow soil moisture are primary drivers of stomatal conductance in the savannas of Kruger National Park. PLoS One, 2018, 13(1): e0191396.
- [65] Li Y, Zhou L, Wang S Q, Chi Y G, Chen J H. Leaf temperature and Vapour Pressure Deficit (VPD) driving stomatal conductance and biochemical processes of leaf photosynthetic rate in a subtropical evergreen coniferous plantation. Sustainability, 2018, 10(11): 4063.
- [66] Aliniaieifard S, Van Meeteren U. Natural variation in stomatal response to closing stimuli among *Arabidopsis thaliana* accessions after exposure to low VPD as a tool to recognize the mechanism of disturbed stomatal functioning. Journal of Experimental Botany, 2014, 65(22): 6529-6542.
- [67] Arve L E, Carvalho D R, Olsen J E, Torre S. ABA induces H₂O₂ production in guard cells, but does not close the stomata on *Vicia faba* leaves developed at high air humidity. Plant Signaling & Behavior, 2014, 9(7): e29192.
- [68] Merilo E, Yarmolinsky D, Jalakas P, Parik H, Tulva I, Rasulov B, Kilk K, Kollist H. Stomatal VPD response: there is more to the story than ABA. Plant Physiology, 2018, 176(1): 851-864.
- [69] Konings A G, Gentine P. Global variations in ecosystem-scale isohydricity. Global Change Biology, 2017, 23(2): 891-905.
- [70] Konings A G, Williams A P, Gentine P. Sensitivity of grassland productivity to aridity controlled by stomatal and xylem regulation. Nature Geoscience, 2017, 10(4): 284-288.
- [71] Roman D T, Novick K A, Brzostek E R, Dragoni D, Rahman F, Phillips R P. The role of isohydric and anisohydric species in determining ecosystem-scale response to severe drought. Oecologia, 2015, 179(3): 641-654.
- [72] Wagle P, Kakani V G. Environmental control of daytime net ecosystem exchange of carbon dioxide in switchgrass. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2014, 186: 170-177.
- [73] Lobell D B, Hammer G L, McLean G, Messina C, Roberts M J, Schlenker W. The critical role of extreme heat for maize production in the United States. Nature Climate Change, 2013, 3(5): 497-501.
- [74] Goodrich J P, Campbell D I, Clearwater M J, Rutledge S, Schipper L A. High vapor pressure deficit constrains GPP and the light response of NEE at a Southern Hemisphere bog. Agricultural and Forest Meteorology, 2015, 203: 54-63.
- [75] Ding J Z, Yang T, Zhao Y T, Liu D, Wang X Y, Yao Y T, Peng S S, Wang T, Piao S L. Increasingly important role of atmospheric aridity on Tibetan alpine grasslands. Geophysical Research Letters, 2018, 45(6): 2852-2859.
- [76] 陈之光, 张翔, 刘晓琴, 张立峰, 唐艳鸿, 杜明远, 古松. 青藏高原高寒草甸净生态系统碳交换对散射辐射变化的响应. 应用生态学报, 2018, 29(6): 1829-1838.
- [77] 牛海山, 旭日, 张志诚, 陈佐忠. 羊草气孔导度的 Jarvis-类模型. 生态学杂志, 2005, 24(11): 1287-1290.
- [78] 齐华, 于贵瑞, 刘允芬, 王建林. 柑橘叶片气孔导度的环境响应模型研究. 中国生态农业学报, 2004, 12(4): 43-48.