叶片和群落尺度净光合速率关系的探讨

唐海萍* 薛海丽 房 飞

北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京师范大学资源学院, 北京 100875

摘 要 叶片净光合速率(P_n)是研究光合作用机理的基本尺度; 而群落净光合速率(P_c)是研究群落光合能力及其与外部环境因子间关系的更好尺度, 特别是区域乃至全球尺度碳循环的研究, 需要将叶片尺度的生理生态模型扩展到冠层尺度。理论上, 群落内所有叶片的累积 P_n 与实测群落净气体交换速率(NCE)是相等的, 但在野外实际观测中, 两者之间的相互关系目前尚未见报道。该文选取敖汉苜蓿(*Medicago sativa* ‘Aohan’)人工草地, 采用美国LI-COR公司生产的便携式光合测定系统LI-6400测定 P_n , 结合叶面积指数等参数推算 P_c , 利用LI-8100连接同化箱测定生态系统净气体交换速率(NEE), 加上土壤呼吸速率, 得到 NCE 。结果表明: P_c 为 $3.52 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 与实测 NCE ($3.56 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)基本相等。这表明: 可利用 P_n , 结合叶面积指数、群落叶片数目、健康叶片比例和群落可接收有效光照的平均比例等4个关键参数, 准确地换算 P_c 。然而, 利用同化箱式法测定群落呼吸速率时, 不可避免地会包含土壤呼吸, 所以在观测 NCE 时, 需要同时测定土壤呼吸。此外, 在冠层模型中, 群落垂直结构和光量子的非线性响应不可忽视。

关键词 净光合速率, 冠层模型, 尺度上推, 敖汉苜蓿

引用格式: 唐海萍, 薛海丽, 房飞 (2015). 叶片和群落尺度净光合速率关系的探讨. 植物生态学报, 39, 924–931. doi: 10.17521/cjpe.2015.0089

A comparison of measured and calculated net community CO₂ exchange: Scaling from leaves to communities

TANG Hai-Ping*, XUE Hai-Li, and FANG Fei

State Key Laboratory of Earth Surface Processes & Resource Ecology, Beijing Normal University, College of Resources Science & Technology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract

Leaf net photosynthesis is crucial for detecting the mechanism of photosynthesis, whereas community net photosynthesis is useful for understanding the photosynthetic capacity of communities and its relationship with environmental factors. In particular, we need to scale up eco-physiological models from leaf scale to canopy level to study carbon cycling at regional or global scale. We hypothesized that accumulated leaf net photosynthetic rate (P_c) at community scale, i.e., calculated based on leaf net photosynthetic rate (P_n) and leaf area index (LAI), equals to measured net community CO₂ exchange (NCE). The purpose of this study is to verify this hypothesis. Our field study was carried out in Duolun, Nei Mongol, China, where we constructed single-species communities by sowing *Medicago sativa* ‘Aohan’ seeds in three plots (3 m × 5 m) on May 30, 2012. On August 16, 2014, P_n of five healthy leaves of *M. sativa* ‘Aohan’ in each plot were measured with a LI-6400 portable photosynthesis system at 10:00, and net ecosystem CO₂ exchange (NEE) in each plot was measured simultaneously with a LI-8100 system connected with a assimilation chamber (0.5 m × 0.5 m × 0.5 m). P_c was calculated based on P_n , number of leaves (n), LAI percentage of healthy leaves (r) and percentage of received effective light by leaves (m). NCE was derived from NEE and ecosystem respiration rate (R_{eco}). P_c was $3.52 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, and very close to NCE ($3.56 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), suggesting that leaf-scale photosynthesis may accurately predict community-scale photosynthesis. However, our method could not separate community respiration from soil respiration, and future studies, should be designed to counteract this effect. Scaling up from leaf photosynthesis to community photosynthesis should also consider vertical structure of communities and nonlinear responses of leaf photosynthesis to changes in light quantum.

Key words net photosynthetic rate, canopy model, scaling up, *Medicago sativa* ‘Aohan’

Citation: Tang HP, Xue HL, Fang F (2015). A comparison of measured and calculated net community CO₂ exchange: Scaling from leaves to communities. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 924–931. doi: 10.17521/cjpe. 2015.0089

植物的光合作用是地球上生物生长和繁衍的基础, 是地球生命系统的能量来源。当前进行的光合作用研究, 领域日益宽广, 层次愈加深入, 技术越来越先进(程建和沈允钢, 2011)。世界各国大量的研究工作集中在植物光合作用的机理反应(Yu *et al.*, 2002; Wang *et al.*, 2007; 杨娟等, 2008; 孙东宝和王庆锁, 2014), 深入探讨内部因子和外部环境因子对光合作用的影响。群落尺度主要开展碳通量及其与环境之间相互关系研究(Baldocchi, 2003; Xu *et al.*, 2005; 王海波等, 2014)。群落光合作用对环境因子的响应不如个体水平上明显(平晓燕等, 2010), 需通过尺度上推, 将叶片尺度的生理生态模型扩展到冠层尺度上, 大体分为大叶模型、多层模型和二叶模型。Farquhar等(1980)提出了叶片光合作用的生化模型, 为较大尺度光合模型的建立奠定了基础。随后, Sellers等(1992)和Amthor (1994)提出假设: 单叶尺度上的模型可以直接应用到冠层水平, 并据此建立了大叶模型, 随后又发展出多层模型(Leuning *et al.*, 1995)和双叶模型(Wang & Leuning, 1998), 并得到了广泛的应用(Rinaldi, 2004; 张弥等, 2006; He *et al.*, 2013)。冠层尺度的模型模拟可以为区域乃至全球尺度碳循环的研究提供基础, 如: SiB (simple biosphere model)(Sellers *et al.*, 1992), GLO-PEM (Prince & Goward, 1995)、Cfix (Veroustraete *et al.*, 2002)、E-VPM (vegetation photosynthesis model) (Xiao *et al.*, 2004)、CFlux (Turner *et al.*, 2006; King *et al.*, 2011)、CLUE (eddy covariance-light use efficiency)(Yuan *et al.*, 2007)、VPRM (vegetation production and respiration mode) (Mahadevan *et al.*, 2008)等。

目前常用的群落尺度气体交换的观测方法为箱式法; 另外, 可以通过上述冠层尺度模型来推算群落净光合速率(P_n)。但是这些模型中采用的参数多为生理生化指标(如韧皮部运移物质速率、羧化作用速率和传输导度等), 参数多且观测比较复杂(张弥等, 2006)。那么, 如何能够利用叶片尺度净光合速率以及其他易观测的参数将其换算到群落尺度, 以及换算过程中应该考虑哪些因素? 这是本文探讨的核心问题。为了避免群落多样性增加研究的复杂性, 本研究选取单一的敖汉苜蓿(*Medicago sativa*

‘Aohan’)人工草地群落为研究对象, 通过叶片和群落两个尺度净光合速率的测定, 比较冠层模型自下而上的假设基础及其推算方法是否合理, 试图找出二者之间的定量关系, 并确定从叶片尺度上推到群落以及生态系统尺度过程中的关键参数。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究在内蒙古多伦县贮草站试验小区(42.76° N, 117.21° E)进行, 该地区海拔高度为1 368 m, 属于中温带半干旱向半湿润过渡的大陆性气候。根据1954–2009年多伦县气象数据统计得到年降水量为382 mm, 年蒸发量为1 748 mm, 其中6–8月降水量占全年的70%; 年平均气温为2.3 °C, 最高气温出现在7月, 7月平均气温为19.0 °C, 最低气温出现在1月, 1月平均气温为–17.5 °C, 无霜期100天左右, ≥ 10 °C积温为1 917.9 °C, 全年以西北风为主, 年平均风速3.6 m·s^{–1}, 年大风日数为67.3天(马骏, 2011)。

研究样地为人工敖汉苜蓿群落, 于2012年5月30日播种, 小区内共播种3个亚小区, 每个亚小区面积为15 m² (3 m × 5 m), 播种方式为条播, 行距为18.5 cm, 播种深度为2–3 cm, 播种密度为2.25 g·m^{–2}, 群落中光分布比较均匀。试验小区在播种前浇水, 其后无灌溉, 播种前每hm²施用复合肥(NH₄)₃PO₄ 80 kg, 播种后于6月10日、6月30日、7月15日、8月13日拔除杂草, 在每个亚小区内选择5枚叶片进行叶片净光合速率(P_n)测定。

1.2 植物群落尺度净光合速率测定

在每个亚小区选择0.5 m × 0.5 m的样方(面积为0.25 m²), 在降雨过后放入同化箱基座(0.5 m × 0.5 m), 待稳定后开始测定。采用LI-8100 (LI-COR, Lincoln, USA)连接开路式同化箱对生态系统净气体交换速率(NEE , $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)进行测定, 透明同化箱大小为0.5 m × 0.5 m × 0.5 m, 通过同化箱内的气扇使得气室内气体均匀, 同化箱盖上双层不透光布罩(外层为白色里层为黑色)测定生态系统呼吸速率(R_{eco} , $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 测定时间为2014年8月16日10:00, 每个亚小区中观测3个重复。在测定 NEE

的同时,记录每个重复测定群落内的叶片数目(n),并估算健康叶片(假设绿色部分叶面积约占60%以上为健康叶片)占有所有叶片的比例(k)。

我们在同一区域的研究结果表明,土壤呼吸占生态系统呼吸的61.8%,故群落净气体交换速率(NCE)为:

$$NCE = NEE + 0.618 \times R_{eco}$$

1.3 植物叶片尺度净光合速率测定

叶片与群落尺度净光合速率同时进行测定,采用便携式光合测定系统(LI-6400, LI-COR, Lincoln, USA),利用开路法测定植株完全展开叶片的净光合速率(P_n , $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),每个亚小区选取群落中健康、长势一致、无病斑、照光均一(保证光合活性高)的5片叶子进行重复观测,测定时间为2014年8月16日10:00。每次测定时,由系统自动记录相关参数的值,求其平均值作为该时刻的净光合速率值,测定光合速率时光合有效辐射为1721.09 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,空气温度为26.24 $^{\circ}\text{C}$ 、大气相对湿度为33.40%、叶周围 CO_2 浓度为383.94 $\text{mol} \cdot \text{L}^{-1}$ 。

1.4 叶面积测定

采用方格法,每个亚小区选择大、中、小15片有效叶片,将叶片的轮廓描在标准计算纸(最小方格的规格为1 mm $\times$ 1 mm)上,统计每片叶轮廓占的小方格数(达到或超过半格的算1格,不足半格的舍去),得到每片叶片的叶面积,将所有叶片叶面积平均即得到该亚小区的叶片平均叶面积指数(LAI)。

1.5 数据换算

测定的 P_n ,通过以下换算公式得到 P_c :

$$P_c = (P_n \times LAI \times n \times k \times m) / (10000 \times 0.25) \quad (1)$$

其中, n 为每个样地内叶片总数; k 为健康叶片占有所有叶片的比例; m 为群落中所有叶片可接收有效光照的平均比例(因为测定所选叶片为活性最高的叶片,考虑到植株间的遮阴程度以及叶片角度,群落光合

能力估算中引入该修正参数), m 取值为0.7,群落面积为0.25 m^2 。

理论上,群落光合速率主要包括植物叶片光合速率和茎秆光合速率,其相互关系如下:

$$NEE = P - R_{eco} \quad (2)$$

$$P = P_l + P_t \quad (3)$$

$$P_l = (P_n \times LAI \times n \times k \times r) / (10000 \times 0.25) + R_l \quad (4)$$

$$P_t = P'_t + R_t \quad (5)$$

其中 NEE 为生态系统净气体交换速率, R_{eco} 为生态系统呼吸速率, P 为群落内植物总光合速率, P_l 为叶片总光合速率, P_t 为植物茎秆总光合速率, R_l 为群落内叶片总呼吸速率, P'_t 为植物茎秆净光合速率, R_t 为植物茎秆总呼吸速率。

实际观测中,呼吸速率为生态系统的总呼吸速率,主要包括自养呼吸和异养呼吸两部分,其相互关系如下:

$$R_{eco} = R_l + R_s + R_t \quad (6)$$

假设植物茎秆光合和呼吸两部分可以相互抵消,根据以上的换算可以得出群落内植物叶片和茎秆总呼吸速率,即群落呼吸速率(R_c):

$$R_c = R_l + R_t = R_{eco} - (P_c - NEE) \quad (7)$$

2 研究结果

2.1 叶片和群落尺度光合能力比较

根据表1,亚小区1和亚小区3的 P_n 无显著差异,但由于叶片数分别为650和740,以及不同比例的健康叶片数,导致两个亚小区 P_c 差异显著,相差2.16 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。亚小区2叶片数为580,其 P_n 显著低于其他两个亚小区($p < 0.05$), P_c 也小于其他两个亚小区。

三个亚小区 P_c 远低于 P_n ,只占到 P_n 的20.1%–

表1 敖汉苜蓿叶片净光合速率(P_n)和群落净光合速率(P_c)比较

Table 1 The comparison of leaf net photosynthetic rate (P_n) and accumulated leaf net photosynthetic rate (P_c) of *Medicago sativa* 'Aohan'

亚小区 Sub plot	P_n ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	叶片数 No. of leaves	平均叶面积 Average leaf area (cm^2)	健康叶片比例 Percentage of healthy leaves	叶片接受有效光照比例 Percentage of received effective light by leaf	P_c ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	P_c / P_n (%)
亚小区1 Sub plot 1	15.025 ^b	650	3.113	0.4	0.7	3.41 ^b	22.7
亚小区2 Sub plot 2	7.854 ^a	580	2.477	0.5	0.7	1.58 ^a	20.1
亚小区3 Sub plot 3	14.536 ^b	740	3.081	0.6	0.7	5.57 ^c	38.3
平均 Average	12.472	656	2.890	0.5	0.7	3.52	27.0

不同小写字母表明差异显著($p < 0.05$)。

Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$).

表2 敖汉苜蓿实测群落净气体交换速率(NCE)与群落净光合速率(P_c)比较Table 2 The comparison of measured net community CO_2 exchange (NCE) and accumulated leaf net photosynthetic rate (P_c) of *Medicago sativa* 'Aohan'

亚小区 Sub plot	P_c ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	NCE ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	生态系统净气体交换速率 Net ecosystem CO_2 ex- change (NEE , $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	生态系统呼吸速率 Ecosystem respiration rate (R_{eco} , $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	群落呼吸速率 Community respiration rate (R_c , $\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	NEE/P_n (%)	P_c/NEE
亚小区1 Sub plot 1	3.41	3.38	1.07	3.74	1.40	7.1	3.2
亚小区2 Sub plot 2	1.58	1.48	0.98	0.81	0.21	12.5	1.6
亚小区3 Sub plot 3	5.57	5.82	2.38	5.56	2.37	16.4	2.3
平均 Average	3.52	3.56	1.48	3.37	1.33	12.0	2.4

38.3%, 平均占到 P_n 的27.0%, 即群落尺度净光合速率较叶片尺度净光合速率下降了73% (表1)。

2.2 换算的 P_c 的验证

根据表2, 敖汉苜蓿叶片尺度测定的 P_n 和换算的 P_c 都大于 NEE ($1.48 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 其中 P_c 约为 NEE 的1.6–3.2倍, 为 P_n 的7.1%–16.4%; 推算得到的敖汉苜蓿 P_c 与测定的 NCE 基本相等; 3个亚小区平均生态系统呼吸速率为 $3.37 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 群落呼吸速率为 $1.33 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

3 讨论

3.1 P_n 与 P_c 的关系

本研究结果表明, 敖汉苜蓿群落净光合速率为 $3.52 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 为 P_n ($12.472 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 的27.0%, 低于其他学者在内蒙古地区对敖汉苜蓿 P_n 的研究结果(王建丽等, 2006; 张丽妍等, 2008)。除了由于苜蓿品种不同外, 本研究取样的人工草地刚建植2年, 植物生长还未达到光合和呼吸作用的旺盛期。在用箱式法测定群落净气体交换速率时, 测定的群落呼吸实际上是植物自养呼吸和异养呼吸速率的总和, 所以在得出 NCE 时, 要把土壤呼吸消耗部分加入。本研究结果表明, 土壤呼吸约占生态系统呼吸速率的60.6%; 另外, 有研究显示在内蒙古羊草生态系统中土壤呼吸占生态系统呼吸的59.4% (耿元波和罗光强, 2010), 可见该部分不容忽视。

虽然亚小区2的 P_n 显著性低于其他亚小区, 但验证结果表明3个亚小区叶片尺度净光合速率推算得到的群落尺度净光合速率与实际观测到的群落净气体交换速率均基本相等, 表明即使不同水平的叶片净光合速率, 通过本文提出的推算方法均可准确得到群落尺度净光合速率。叶面积指数在尺度转换过程中为重要参数; 有研究表明叶面积指数对草地 NEE 的解释份额达到86% (张文丽等, 2008)。此外, 叶片的叶位、叶龄, 以及同一叶片的不同部位的光

合速率都明显不同(Zhang *et al.*, 2005), 而且不同叶片取向或着生角度(平展和直立)也对叶片的光合速率有影响(陈悦等, 2002)。因此, 除了叶面积参数和叶片数目 n , 同时引入了健康叶片占有所有叶片的比例 k 和群落可接收有效光照的平均比例 m , 可通过这些参数, 将叶片尺度净光合速率准确推算到群落尺度, 与冠层模型相比, 参数更加简化和容易获得。

另外, 本研究中没有考虑敖汉苜蓿茎秆的光合呼吸过程, 但有研究表明在农作物和林木中茎秆等非叶器官光合作用在作物生产中同样存在很重要的作用, 甚至在叶衰退的时候, 茎秆等非叶器官仍然可以保持较高的光合能力(Wang *et al.*, 2001; 李朝霞等, 2004; 王文杰等, 2007), 在草地群落中, 该部分在叶片与群落尺度净光合速率转换过程中的作用如何, 需开展更加细致的观测和研究才能确定。

3.2 对冠层模型研究的启示

本研究在一定程度上揭示了冠层模型中存在的问题, 比如大叶模型的应用中, 以下原因会导致模拟结果偏高: (1)大叶模型是将冠层看作叶片的拓展, 并且没有对冠层进行受光照叶片和被遮阴叶片的区分, 而已有的研究表明, 冠层不同高度上的微环境存在差别, 由此会造成模拟结果的偏差(于强等, 1999; 王靖等, 2008), 且大叶模型的计算结果比双叶模型高出13% (陶寅, 2007); 多叶模型和二叶模型是在大叶模型的基础上发展而来的, 多叶模型提出了冠层的垂直结构, 而二叶模型在多叶模型的基础上将冠层分为受光照的叶片与被遮阴的叶片两大部分, 避免了以上问题。本文中引入了参数 m , 即考虑对冠层进行受光照叶片和被遮阴叶片的区分, 若不引入该参数, 估算结果将增加42.8%, 可见在具体从叶片尺度上推到群落尺度的模型中应考虑群落的垂直结构。(2)需考虑叶片对光量子的非线性响应。在实际测定叶片净光合的过程中, 往往选取刚刚完全展开的光合活性最高的叶片为样品叶(许大

全, 2006), 但是实际上群落中每个叶片的光合活性是不同的, 大叶模型中对该因子的忽视会造成光合速率估算的整体高估, 若将本研究中健康叶片所占比例增加10%, P_c 将增加20%, 也证实了大叶模型中忽视光量子非线性反应的不合理。在今后模型中应该根据观测植物的群落类型以及叶片着生位置、倾角、生长状况等引入适当的修正参数。

另外, 不同尺度光合作用对环境因子的响应方式是不同的。叶片尺度上, 生物因子如遗传特性、生长阶段和叶片氮含量等(Elberse *et al.*, 2003; Litton *et al.*, 2007; Feng *et al.*, 2007; 张绪成等, 2010)以及环境条件(如光照、温度、水分和 CO_2 浓度等)(Pearson & Dawson, 2003; Llorens *et al.*, 2004; 赵平等, 2005; 赵晓松等, 2006; Niu *et al.*, 2008)极易影响叶片光合作用; 同时, 群落尺度上碳通量也受到生物因子(生物量、生物多样性等)(Davidson *et al.*, 2006; 马文红等, 2008)和环境因子(温度、水分等)(Zha *et al.*, 2004; Xu & Baldocchi, 2004; Fu *et al.*, 2006; 马月存等, 2007; Bellarby *et al.*, 2013)的影响。在今后的研究中需加强不同尺度光合作用与环境因子之间的响应方式和差异的研究, 在冠层模型中考虑这些因素。

本研究启示我们: (1)在草原生态系统研究中, 相比参数比较复杂的冠层模型, 可利用叶片尺度净光合速率, 结合叶面积指数、群落叶片数目、健康叶片比例和群落中所有叶片可接收有效光照的平均比例等4个关键参数, 准确地推算出群落尺度净光合速率; (2)采用同化箱式法测定群落呼吸速率时, 不可避免地会包含土壤呼吸, 所以我们观测群落净气体交换速率时, 需要同时测定土壤呼吸。生态系统净气体交换速率加上土壤呼吸速率才是同化箱式法测定最终得出的群落净气体交换速率。(3)冠层模型中, 群落垂直结构和光量子的非线性响应不可忽视。

基金项目 国家重点基础研究发展计划(973计划)项目(2014CB138803)和国家自然科学基金重点项目(41030535)。

参考文献

- Amthor JS (1994). Scaling CO_2 -photosynthesis relationships from the leaf to the canopy. *Photosynthesis Research*, 39, 321–350.
- Baldocchi DD (2003). Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: Past, present and future. *Global Change Biology*, 9, 479–492.
- Bellarby J, Tirado R, Leip A, Weiss F, Lesschen JP, Smith P (2013). Livestock greenhouse gas emissions and mitigation potential in Europe. *Global Change Biology*, 19, 3–18.
- Chen Y, Wang XH, Liao Y, Cai SQ, Zhang HB, Xu DQ (2002). Effect of flag leaf orientation on its photosynthetic capacity in rice. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 28, 396–398. (in Chinese with English abstract) [陈悦, 王学华, 廖轶, 蔡时青, 张海波, 许大全 (2002). 水稻剑叶取向对其光合功能的影响. 植物生理与分子生物学学报, 28, 396–398.]
- Cheng J, Shen YG (2011). On the trends of photosynthesis research. *Acta Botanica Sinica*, 46, 694–704. (in Chinese with English abstract) [程建, 沈允钢 (2011). 试析光合作用的研究动向. 植物学报, 46, 694–704.]
- Davidson EA, Janssens IA, Luo YQ (2006). On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: Moving beyond Q_{10} . *Global Change Biology*, 12, 154–164.
- Elberse IAM, Van Damme JMM, van Tienderen PH (2003). Plasticity of growth characteristics in wild barley (*Hordeum spontaneum*) in response to nutrient limitation. *Journal of Ecology*, 91, 371–382.
- Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA (1980). A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 plants. *Planta*, 149, 78–90.
- Feng YL, Wang JF, Sang WG (2007). Biomass allocation, morphology and photosynthesis of invasive and noninvasive exotic species grown at four irradiance levels. *Acta Oecologica*, 31, 40–47.
- Fu YL, Yu GR, Sun XM, Li YN, Wen XF, Zhang LM, Li ZQ, Zhao L, Hao YB (2006). Depression of net ecosystem CO_2 exchange in semi-arid *Leymus chinensis* steppe and alpine shrub. *Agricultural and Forest Meteorology*, 137, 234–244.
- Geng YB, Luo GQ (2010). Analysis of affecting factors and partitioning of respiration in a *Leymus chinensis* Steppe in Inner Mongolia. *Acta Geographica Sinica*, 65, 1058–1068. (in Chinese with English abstract) [耿元波, 罗光强 (2010). 内蒙古羊草草原呼吸的影响因素分析和区分. 地理学报, 65, 1058–1068.]
- He MZ, Ju WM, Zhou YL, Chen JM, He HL, Wang SQ, Wang HM, Guan DX, Yan JH, Li YN, Hao YB, Zhao FH (2013). Development of a two-leaf light use efficiency model for improving the calculation of terrestrial gross primary productivity. *Agricultural and Forest Meteorology*, 173, 28–39.
- King DA, Turner DP, Ritts WD (2011). Parameterization of a diagnostic carbon cycle model for continental scale application. *Remote Sensing of Environment*, 115, 1653–1664.

- Leuning R, Kelliher FM, de Pury DGG, Schulze ED (1995). Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: Scaling from leaves to canopies. *Plant, Cell & Environment*, 18, 1183–1200.
- Li CX, Zhao SJ, Meng QW, Zou Q, Tian JC (2004). Photosynthetic characteristics in non-leaf organs of winter wheat cultivars differing in grain-leaf ratio. *Acta Agronomica Sinica*, 30, 419–426. (in Chinese with English abstract) [李朝霞, 赵世杰, 孟庆伟, 邹琦, 田纪春 (2004). 不同粒叶比小麦品种非叶片光合器官光合特性的研究. 作物学报, 30, 419–426.]
- Litton CM, Raich JW, Ryan MG (2007). Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology*, 13, 2089–2109.
- Llorens L, Peñuelas J, Beier C, Emmett B, Estiarte M, Tietema A (2004). Effects of an experimental increase of temperature and drought on the photosynthetic performance of two ericaceous shrub species along a north-south European gradient. *Ecosystems*, 7, 613–624.
- Ma J (2011). *Variations of Soil Respiration Rate and Its Temperature Sensitivity among Different Land Use Types in the Agro-Pastoral Ecotone of Inner Mongolia*. PhD dissertation, Beijing Normal University, Beijing. 9. (in Chinese) [马骏 (2011). 内蒙古农牧交错带不同土地利用方式下土壤呼吸速率及其温度敏感性变化. 博士学位论文, 北京师范大学, 北京. 9.]
- Ma WH, Yang YH, He JS, Zeng H, Fang JY (2008). The biomass and its relationship with environmental factors of temperate grassland in Inner Mongolia. *Science in China (Series C: Life Sciences)*, 38, 84–92. (in Chinese) [马文红, 杨元合, 贺金生, 曾辉, 方精云 (2008). 内蒙古温带草地生物量及其与环境因子的关系. 中国科学C辑: 生命科学, 38, 84–92.]
- Ma YC, Qing HL, Gao WS, Chen YQ, Li XD, Sui P, Huang FQ (2007). Dynamics of soil water content under different tillage in agriculture-pasture transition zone. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 2523–2530. (in Chinese with English abstract) [马月存, 秦红灵, 高旺盛, 陈源泉, 李向东, 隋鹏, 黄凤球 (2007). 农牧交错带不同耕作方式土壤水分动态变化特征. 生态学报, 27, 2523–2530.]
- Mahadevan P, Wofsy SC, Matross DM, Xiao XM, Dunn AL, Lin JC, Gerbig C, Munger JW, Chow VY, Gottlieb EW (2008). A satellite-based biosphere parameterization for net ecosystem CO₂ exchange: Vegetation photosynthesis and respiration model (VPRM). *Global Biogeochemical Cycles*, 22, GB2005.
- Niu SL, Li ZX, Xia JY, Han Y, Wu MY, Wan SQ (2008). Climatic warming changes plant photosynthesis and its temperature dependence in a temperate steppe of northern China. *Environmental and Experimental Botany*, 63, 91–101.
- Pearson RG, Dawson TP (2003). Predicting the impacts of climate change on the distribution of species: Are bioclimate envelope models useful? *Global Ecology and Biogeography*, 12, 361–371.
- Ping XY, Zhou GS, Sun JS (2010). Advances in the study of photosynthate allocation and its controls. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 100–111. (in Chinese with English abstract) [平晓燕, 周广胜, 孙敬松 (2010). 植物光合产物分配及其影响因子研究进展. 植物生态学报, 34, 100–111.]
- Prince SD, Goward SN (1995). Global primary production: A remote sensing approach. *Journal of Biogeography*, 22, 815–835.
- Rinaldi M (2004). Water availability at sowing and nitrogen management of durum wheat: A seasonal analysis with the CERES-wheat model. *Field Crops Research*, 89, 27–37.
- Sellers PJ, Berry JA, Collatz GJ, Field CB, Hall FG (1992). Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. III: A reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sensing of Environment*, 42, 187–216.
- Sun DB, Wang QS (2012). Effects of water on the photosynthetic characteristics of alfalfa (*Medicago sativa*). *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 72–80. (in Chinese with English abstract) [孙东宝, 王庆锁 (2012). 水分对苜蓿叶片光合特性的影响. 植物生态学报, 36, 72–80.]
- Tao Y (2007). *Contrasting Physiological Properties of Shaded and Sunlit Leaves, and Applying a Photosynthesis Model for Cotton*. Master degree dissertation, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing. (in Chinese with English abstract) [陶寅 (2007). 棉花阴、阳叶的生理特征对比以及光合模型应用研究. 硕士学位论文文, 南京信息工程大学, 南京.]
- Turner DP, Ritts WD, Styles JM, Yang Z, Cohen WB, Law BE, Thornton PE (2006). A diagnostic carbon flux model to monitor the effects of disturbance and interannual variation in climate on regional NEP. *Tellus B*, 58, 476–490.
- Veroustraete F, Sabbe H, Eerens H (2002). Estimation of carbon mass fluxes over Europe using the C-Fix model and Euroflux data. *Remote Sensing of Environment*, 83, 376–399.
- Wang HB, Ma MG, Wang XF, Tan JL, Geng LY, Yu WP, Jia SZ (2014). Carbon flux variation characteristics and its influencing factors in an alpine meadow ecosystem on eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 28(6), 50–56. (in Chinese with English abstract) [王海波, 马明国, 王旭峰, 谭俊磊, 耿丽英, 于文凭, 家淑珍 (2014). 青藏高原东缘高寒草甸生态系统碳通量变化特征及其影响因素. 干旱区资源与环境, 28(6), 50–56.]
- Wang HY, Lin S, Allen JP, Williams JC, Blankert S, Laser C, Woodbury NW (2007). Protein dynamics control the kinetics of initial electron transfer in photosynthesis. *Science*, 316, 747–750.

- Wang J, Yu Q, Pan XB, Yin H, Zhang YQ (2008). A review on water, heat and CO₂ fluxes simulation models. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 2843–2853. (in Chinese with English abstract) [王靖, 于强, 潘学标, 尹红, 张永强 (2008). 土壤-植物-大气连续体水热、CO₂通量估算模型研究进展. *生态学报*, 28, 2843–2853.]
- Wang JL, Zhang YL, Zhu ZL, Zhong P, Liang HY (2006). Analysis on ecophysiological characteristics of leaf photosynthesis of *Medicago varia* cv. Gannong No. 1. *Acta Agrestia Sinica*, 14, 138–141. (in Chinese with English abstract) [王建丽, 张永亮, 朱占林, 钟鹏, 梁怀宇 (2006). 杂花苜蓿叶片光合生理生态特性. *草地学报*, 14, 138–141.]
- Wang WJ, Zu YG, Wang HM (2007). Review on the photosynthetic function of non-photosynthetic woody organs of stem and branches. *Acta Ecologica Sinica*, 27, 1583–1595. (in Chinese with English abstract) [王文杰, 祖元刚, 王慧梅 (2007). 林木非同化器官树枝(干)光合功能研究进展. *生态学报*, 27, 1583–1595.]
- Wang YP, Leuning R (1998). A two-leaf model for canopy for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy: Model description and comparison with a multi-layered model. *Agricultural and Forest Meteorology*, 91, 89–111.
- Wang ZM, Wei AL, Zheng DM (2001). Photosynthetic characteristics of non-leaf organs of winter wheat cultivars differing in ear type and their relationship with grain mass per ear. *Photosynthetica*, 39, 239–244.
- Xiao XM, Hollinger D, Aber J, Goltz M, Davidson EA, Zhang QY, Moore B III (2004). Satellite-based modeling of gross primary production in an evergreen needleleaf forest. *Remote Sensing of Environment*, 89, 519–534.
- Xu DQ (2006). Some noteworthy problems in measurement and investigation of photosynthesis. *Plant Physiology Communications*, 43, 1163–1167. (in Chinese with English abstract) [许大全 (2006). 光合作用测定及研究中一些值得注意的问题. *植物生理学通讯*, 43, 1163–1167.]
- Xu LK, Baldocchi DD (2004). Seasonal variation in carbon dioxide exchange over a Mediterranean annual grassland in California. *Agricultural and Forest Meteorology*, 123, 79–96.
- Xu LL, Zhang XZ, Shi PL, Yu GR (2005). Establishment of apparent quantum yield and maximum ecosystem assimilation on Tibetan Plateau alpine meadow ecosystem. *Science China Earth Sciences*, 48, 141–147.
- Yang J, Zhou GS, Wang YL, Wang YH (2008). Characteristics of net ecosystem flux exchanges over *Stipa krylovii* steppe in Inner Mongolia. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 19, 533–538. (in Chinese with English abstract) [杨娟, 周广胜, 王云龙, 王玉辉 (2008). 内蒙古克氏针茅草原生态系统-大气通量交换特征. *应用生态学报*, 19, 533–538.]
- Yu Q, Liu JD, Zhang YQ, Li J (2002). Simulation of rice biomass accumulation by an extended logistic model including influence of meteorological factors. *International Journal of Biometeorology*, 46, 185–191.
- Yu Q, Xie XQ, Sun SF, Wang TD, Lu PL (1999). Advances in simulation of plant photosynthetic productivity and canopy evapotranspiration. *Acta Ecologica Sinica*, 19, 744–753. (in Chinese with English abstract) [于强, 谢贤群, 孙菽芬, 王天铎, 陆佩玲 (1999). 植物光合生产力与冠层蒸散模拟研究进展. *生态学报*, 19, 744–753.]
- Yuan WP, Liu SG, Zhou GS, Zhou GY, Tieszen LL, Baldocchi D, Bernhofer C, Gholz H, Goldstein AH, Goulden ML, Hollinger DY, Hu YM, Law BE, Stoy PC, Vesala T, Wofsy SC (2007). Deriving a light use efficiency model from eddy covariance flux data for predicting daily gross primary production across biomes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 143, 189–207.
- Zha TS, Kellomäki S, Wang KY, Rouvinen I (2004). Carbon sequestration and ecosystem respiration for 4 years in a Scots pine forest. *Global Change Biology*, 10, 1492–1503.
- Zhang DY, Wang XH, Chen Y, Xu DQ (2005). Determinant of photosynthetic capacity in rice leaves under ambient air conditions. *Photosynthetica*, 43, 273–276.
- Zhang LY, Yang HS, Ge XL, Liu J (2008). The research on photosynthetic characteristics in blooming stage and seed production of alfalfa in different growing year. *Chinese Journal of Grassland*, 30(5), 54–58. (in Chinese with English abstract) [张丽妍, 杨恒山, 葛选良, 刘晶 (2008). 不同生长年限紫花苜蓿花期光合特性及其种子生产性能. *中国草地学报*, 2008, 30(5), 54–58.]
- Zhang M, Guan DX, Wu JB, Shi TT, Jin CJ, Han SJ (2006). Research advances in eco-physiological model of plant canopy scale. *Chinese Journal of Ecology*, 25, 563–571. (in Chinese with English abstract) [张弥, 关德新, 吴家兵, 施婷婷, 金昌杰, 韩士杰 (2006). 植被冠层尺度生理生态模型的研究进展. *生态学杂志*, 25, 563–571.]
- Zhang WL, Chen SP, Miao HX, Lin GH (2008). Effects on carbon flux of conversion of grassland steppe to cropland in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1301–1311. (in Chinese with English abstract) [张文丽, 陈世苹, 苗海霞, 林光辉 (2008). 开垦对克氏针茅草地生态系统碳通量的影响. *植物生态学报*, 32, 1301–1311.]
- Zhang XC, Yu XF, Gao SM (2010). Effects of nitrogen application rates on photosynthetic energy utilization in wheat leaves under elevated atmospheric CO₂ concentration. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1196–1203. (in Chinese with English abstract) [张绪成, 于显枫, 高世铭

- (2010). 高大气CO₂浓度下氮素对小麦叶片光能利用的影响. 植物生态学报, 34, 1196–1203.]
- Zhao P, Sun GC, Cai XA, Rao XQ, Zeng XP (2005). Night-time warming increases photosynthetic capacity of sapling leaf of *Cinnamomum burmanni* grown with different nitrogen supplies. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 2703–2708. (in English) [赵平, 孙谷畴, 蔡锡安, 饶兴权, 曾小平 (2005). 夜间变暖提高荫香叶片的光合能力. 生态学报, 25, 2703–2708.]
- Zhao XS, Guan DX, Wu JB, Zhang M, Jin CJ, Han SJ (2006). The relationship between CO₂ flux and temperature of the mixed forest of broad-leaved and Korean-Pine in Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 26, 1088–1095. (in Chinese with English abstract) [赵晓松, 关德新, 吴家兵, 张弥, 金昌杰, 韩士杰 (2006). 长白山阔叶红松林CO₂通量与温度的关系. 生态学报, 26, 1088–1095.]
- 责任编辑: 于飞海 责任编辑: 王 葳