

基于叶片尺度观测数据的气孔导度模型评价*

米娜 张玉书** 纪瑞鹏 蔡福 赵先丽 张淑杰 王宏博

(中国气象局沈阳大气环境研究所, 沈阳 110016)

摘要 气孔导度(g)是控制冠层与大气之间能量和水分交换的重要因素。空气湿度是控制植物叶片气孔导度的一个关键环境因子。在过去的十几年中,普遍得到应用的是 Ball-Woodrow-Berry (BWB)模型和 Leuning 模型中气孔导度与湿度的关系。本研究使用一个诊断变量 $f(H)$, 基于农田叶片水平的光合-气孔导度观测数据,对 BWB 模型、Leuning 模型以及新发展的 power- h 模型和 power- D 模型进行了气孔导度模拟效果的比较和评价。结果表明: BWB 模型描述的是 g 和相对湿度(h_s)之间的一种线性关系,当空气较为湿润时,模拟结果存在较大的低估; Leuning 模型中反映的是 g 与饱和水汽压差(D_s)的非线性函数,降低了模拟结果的误差,但仍然不能很好地描述 g 在较湿状况下的显著升高;相比之下,两个新的模型,即 D_s 的指数函数和 $(1-h_s)$ 的指数函数形式模型能提高模拟结果的精度。这个研究结果也表明基于 D_s 的模型模拟效果要好于基于 h_s 的模型。

关键词 气孔导度; 空气湿度; 模型比较; 农田生态系统

中图分类号 Q945 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2011)2-0389-06

Evaluation of stomatal conductance models based on leaf-level measurements. MI Na, ZHANG Yu-shu**, JI Rui-peng, CAI Fu, ZHAO Xian-li, ZHANG Shu-jie, WANG Hong-bo (Institute of Atmosphere Environment, Shenyang, China Meteorological Administration Shenyang 110016, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(2): 389-394.

Abstract: Plant leaf stomatal conductance (g) is an important factor controlling the energy and water exchanges between canopy and atmosphere, while air humidity is a key environmental variable controlling the g . In last decade, the stomatal conductance - humidity relationships in Ball-Woodrow-Berry (BWB) and Leuning models were widely used. In this study, a new diagnostic parameter $f(H)$ was adopted to assess the response of g to air humidity. Based on the leaf-level measurements in a cropland ecosystem, the performance of the BWB, Leuning, and newly developed power- h and power- D models was examined. The results showed that the BWB model which employs a linear relationship between g and relative humidity (h_s) led to a larger underestimate of g when the air was wet, while the Leuning model which employs a nonlinear function of water vapor pressure deficit (D_s) decreased this bias but still not adequately captured the significant increase of g under the wet condition. Compared with BWB and Leuning models, the newly developed power- h and power- D models that employ a power function of D_s and a power function of relative humidity deficit ($1-h_s$), respectively, showed better performance. The results also indicated that the models based on D_s generally performed better, compared with those based on h_s .

Key words: stomatal conductance; air humidity; model comparing; farmland ecosystem.

气孔导度(g)控制着植物叶片与大气之间的 CO_2 和水汽交换,这两个通量在植被覆盖率较高的生态系统中很大程度上决定了该生态系统的碳水循

环状况 (Maruyama & Kuwagata, 2008; Wang, 2008)。因此,对气孔导度及其控制机制的研究是生态学和气候学研究中的一个关键领域。气孔导度的大小依植物的种类和环境条件而有所差异,其数值介于 0 (气孔关闭)到几百 $\text{mmol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (气孔开到最大时)之间 (Larcher, 1995)。植物叶片上气孔的开闭对许多环境因子都会有所响应,有一个较为公

* 中国气象局气候变化专项项目 (CCSF-09-13)、国家自然科学基金项目 (31000230) 和辽宁省气象局科学技术研究项目资助。

** 通讯作者 E-mail: yushuzhang@126.com

收稿日期: 2010-07-16 接受日期: 2010-10-25

认的原则是气孔的调节总是有利于最大程度的获取碳同时最小程度的消耗水,这就是由 Cowan 和 Farquhar (1977) 最初提出的最优理论。在过去的十几年中,普遍得到应用的是 Ball-Woodrow-Berry (BWB) 模型和 Leuning 模型中气孔导度与湿度的关系。但目前,对 BWB 模型和 Leuning 模型的评价结果并不一致。一些研究者认为 Leuning 模型对气孔导度的模拟效果更好一些 (van Wijk *et al.*, 2000; Mo & Liu, 2001), 还有一些研究认为 Leuning 模型的模拟精度没有表现出显著的提高,有时 Leuning 模型的模拟效果甚至没有 BWB 模型好 (Cox *et al.*, 1998; Betts *et al.*, 1999; Gutschick & Simonneau, 2002; Gutschick, 2007; Wang *et al.*, 2007), 气孔导度 g 和哪个相关性更好,至今仍无定论。基于森林生态系统碳通量观测数据, Wang 等 (2009a, 2009b) 对 BWB 模型和 Leuning 模型进行了模拟效果的比较,同时提出了分别以相对湿度 (h_s) 和饱和水汽压差 (D_s) 为自变量的新的气孔导度模型,模拟效果较 BWB 和 Leuning 模型均有所提高。但至今没有应用森林生态系统以外的数据对 4 个模型同时进行验证,为了给模型的进一步应用提供依据,本研究试图应用基于农田站点叶片尺度的观测数据检验 4 个模型,并对模型的进一步验证与应用进行了讨论。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

田间试验地点位于辽宁省锦州生态与农业气象试验站 (121°12'E, 41°49'N), 该研究区属温带季风型大陆性气候, 四季分明, 常年温差较大, 最高气温 35 °C, 最低气温 -29.9 °C, 全年平均气温 7.8 °C ~ 11.0 °C, 年降水量为 550 ~ 630 mm。该地区主要作物为玉米, 多年平均播种日期和成熟日期分别为 4 月 27 日和 9 月 16 日。在 2008 和 2009 年试验期间, 试验地块种植的玉米品种均为“丹玉 39”, 玉米冠层最大高度可达 2.5 m。试验区的土壤为典型棕壤, 有机质 6 ~ 9 g · kg⁻¹, 全氮 0.69 g · kg⁻¹。

1.2 试验设计

2008 年和 2009 年 4—9 月在锦州农田试验站进行了田间小区玉米干旱胁迫试验。试验地块平坦, 用水泥隔层分隔为 15 个面积相等的矩形小区, 每个小区面积为 3 m × 5 m = 15 m²。高 200 cm 的水泥隔层垂直伸入地下 190 cm, 露出地表 10 cm, 小区之间互不串水。每个小区内各埋入 1 根 PR1 型分

层测水仪探管, 试验期间, 每 3 d 进行一次土壤体积含水量观测, 测量 0 ~ 180 cm 每 20 cm 为一层的土壤体积含水量, 取 3 次测量平均值。播种前每株施底肥 50 ~ 100 g, 底肥为复合肥料, N、P₂O₅、K₂O 的含量分别为 120 g · kg⁻¹、180 g · kg⁻¹、150 g · kg⁻¹。2008 年 4 月 28 日播种玉米, 从三叶期开始通过遮雨棚防雨和人工控制灌水, 结合土壤含水量的测定进行土壤干旱胁迫控制试验。设置两个干旱时段: 苗期 (三叶—拔节)、灌浆期 (孕穗—乳熟), 每个干旱时段设 3 个干旱胁迫处理, 即土壤相对湿度分别为 50% ~ 60% (轻旱)、40% ~ 50% (中旱) 和 70% ~ 80% (对照), 每个处理重复 3 次, 生育期结束后复水至适宜土壤湿度。2009 年 4 月 29 日播种玉米, 拔节普遍期前土壤水分相对湿度控制在 75% ± 5%, 拔节普遍期开始, 用遮雨棚控制自然降水, 使 3 排试验小区的土壤水分相对湿度分别下降至 55% ± 5%、45% ± 5% 和 35% ± 5%, 之后复水至适宜土壤湿度。

1.3 光合作用测定

光合作用的测定时间分别为 2008 年和 2009 年的 6—9 月, 在每个小区干旱胁迫控制复水前与复水后用 Li-6400 (Li-Cor) 便携式光合作用测定仪测定玉米顶层叶 (拔节前) 和穗位叶 (拔节后) 的光合性能。光合作用的日变化观测选择在晴朗天气进行, 6:00—18:00 每 2 h 观测一次。光响应曲线的测定选择在没有雨天气的 8:00—12:00 进行。2008 年测定项目包括光合作用的光曲线和日变化, 2009 年测定项目仅包括光合作用的光曲线。本研究主要使用测定结果中的光合速率、气孔导度、相对湿度、饱和水汽压差以及 CO₂ 浓度数据。

1.4 模型介绍

对气孔导度的模拟开始于 19 世纪 70 年代, 最初的模型是将各环境变量如辐射、气温、相对湿度、土壤水分含量等的变化以阶乘的形式作用在一个参考值上。可以表达成:

$$g = g_{\max} \prod_i f_i(X_i) \quad (1)$$

式中, 符号的含义参见表 1, $f_i(X_i)$ 代表环境变量 X_i 对 g 的影响, 是介于 0 到 1 之间的数。Jarvis (1976) 模型是这种模型的典型代表, 假设各环境因子独立地作用于植物气孔, 忽视各环境因素间的相互作用对气孔导度的影响 (牛海山等, 2005)。此类模型不能描述气孔导度、蒸腾、胞间 CO₂ 浓度以及叶片水

势之间的相互作用机制,而且各环境因子对 g 的综合影响是复杂的,仅用乘积表达是不完全准确的。此外,模型中有许多系数作用在 g_{\max} 上,为了模拟出合理的碳水通量值则需要做大量的参数调整和模型校准工作。

随着生理生态学理论的发展,Ball 等(1987)将叶片的净光合速率 A 与 g 建立了联系,提出了 Ball-Woodrow-Berry (BWB) 模型,即

$$g = mh_s A / C_s + g_0 \quad (2)$$

该模型在很大程度上描述了气孔开闭的机理,所需参数较少(当 A 值较大时, g_0 可以忽略不计,则模型中只有一个参数 m),而且大量的研究证明,在植物不受水分匮乏影响时, m 基本为一个固定值,即 C_3 植物为 9, C_4 植物为 4,这为 BWB 模型的应用提供了极大的便利(Leuning, 1990; Collatz *et al.*, 1991; Harley & Tenhunen, 1991; Sellers *et al.*, 1997; Wang *et al.*, 2002)。

之后的一些研究对 BWB 模型提出了一些质疑,认为气孔导度与饱和水汽压差(D_s)的关系比相对湿度(h_s)更为密切,因为 D_s 直接驱动叶片水分的散失,且与植物水压一同控制着叶片的水势和叶片膨压(Aphalo & Jarvis, 1991; Mott & Parkhurst, 1991; Leuning, 1995; Monteith, 1995; Meinzer *et al.*, 1997; Addington *et al.*, 2004)。Leuning (1995)将 D_s 替代 h_s 对 BWB 模型进行了改进,改进后的模型如下:

$$g = a_1 A / [(C_s - \Gamma)(1 + D_s/D_0)] + g_0 \quad (3)$$

Leuning 模型中包含两个主要的参数(a_1 和 D_0),这就增加了模型参数化的复杂性。

Wang(2009a)利用生态系统通量观测数据在检验 BWB 模型和 Leuning 模型的基础上,提出了 2 个新的模型,即 power- h 模型,表达式如下:

$$g = \alpha(1 - h_s)^\beta A / (C_s - \Gamma) + g_0 \quad (4)$$

和 power- D 模型:

$$g = \alpha D_s^\beta A / (C_s - \Gamma) + g_0 \quad (5)$$

应用森林生态系统冠层尺度上的数据检验表明,power- h 模型和 power- D 模型的模拟效果优于 BWB 模型和 Leuning 模型(Wang *et al.*, 2009a; 2009b)。

1.5 模型比较

BWB 模型和 Leuning 模型均可以写成如下形式:

$$f(H) = (C_s - \Gamma)(g - g_0) / A \quad (6)$$

式中, $f(H)$ 代表了 g 对叶片表面空气湿度响应的无量纲函数。在 BWB 模型中 $f(H)$ 为 mh_s , Leuning 模型中 $f(H)$ 为 $a_1 / (1 + D_s/D_0)$ 。 Γ 为 CO_2 补偿点, C_3 植物一般为 $40 \sim 60 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, C_4 植物为 $10 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 以下,本研究中研究对象玉米为 C_4 作物,取 $\Gamma = 10 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ 。

power- h 模型和 power- D 模型中的 $f(H)$ 则分别可以表达为:

$$f(H) = \alpha(1 - h_s)^\beta \quad (7)$$

$$f(H) = \alpha D_s^\beta \quad (8)$$

由于叶片表面的变量不容易获得,因此用空气中的 CO_2 浓度代替叶片表面的值,即将式(6)简化为式(9),可以得到较为一致的模型评价结果(Wang *et al.*, 2009b):

表 1 模型中使用的参数

Table 1 Parameters in the model

符号	描述	单位	符号	描述	单位
h_s	叶片表面的相对湿度	%	a_1	Leuning 模型参数	
h_a	空气相对湿度	%	D_0	Leuning 模型参数	
C_s	叶片表面的 CO_2 浓度	$\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$	α, β	模型参数	
C_a	大气中的 CO_2 浓度	$\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$	m	BWB 模型参数	
g_{\max}	最大气孔导度	$\text{mmol } CO_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	Γ	CO_2 补偿点	$\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$
g_0	光合速率 A 趋于 0 时叶片的最小导度	$\text{mmol } CO_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	D_s	叶片表面饱和水汽压差	Pa
g	气孔导度	$\text{mmol } CO_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	D_a	空气饱和水汽压差	Pa
A	光合速率	$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	v	气体的摩尔体积	
LE_{can}	冠层潜热通量	$\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$	L	水的汽化潜热	$\text{J} \cdot \text{kg}^{-1}$
δ	气孔对水的导度与对 CO_2 导度的比值		q_s	叶片表面的空气比湿	$\text{kg} \cdot \text{kg}^{-1}$
ρ_s	叶片表面的空气密度	$\text{kg} \cdot \text{m}^{-3}$	R	生态系统呼吸	$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$
F_{LE}	生态系统潜热通量	$\text{W} \cdot \text{m}^{-2}$	ε	土壤潜热通量占生态系统潜热通量的比重	
F_{CO_2}	生态系统 CO_2 通量	$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$			

$$f(H) = (C_a - \Gamma)(g - g_0) / A \quad (9)$$

相应的,在BWB模型中 $f(H)$ 为 mh_a , Leuning模型中 $f(H)$ 为 $a_1/(1+D_a/D_0)$, power-h模型和 power-D模型也做相应的改变,表达式略。为表达方便,与式(7)和式(8)统一,把 mh_a 写作 αh_a ,把 $a_1/(1+D_a/D_0)$ 写作 $\alpha/(1+D_a/\beta)$ 。使用光合作用测量结果中的参比室内的 CO_2 浓度(当作环境 CO_2 浓度)、叶片气孔导度和光合作用速率数据,代入式(9),即可求得 $f(H)$ 。

2 结果与分析

2.1 BWB模型和 power-h模型的模拟效果检验

基于由叶片尺度观测到的光合速率、气孔导度、大气 CO_2 浓度、空气相对湿度和空气饱和水汽压差数据,以 $f(H)$ 为诊断变量,对四个气孔导度模型即BWB、Leuning、power-h和power-D模型进行了检验。在空气相对湿度 <0.7 时,BWB和power-h模型的模拟效果基本一致(图1),当空气相对湿度 >0.7 时,BWB模型存在明显的低估现象,而power-h模型的模拟效果则优于BWB模型。由于在叶片尺度光合作用的观测中,高湿($h_a > 0.8$)环境下的观测样本非常少,不到总样本量的4%(图2),因此,对BWB模型和power-h模型的检验结果存在一定的局限性。

2.2 Leuning模型和 power-D模型的模拟效果检验

与空气相对湿度相比,空气饱和水汽压差能更好的反映气孔导度与空气湿度间的关系(表1)。在高湿环境下($D_a < 500$ Pa),Leuning模型的模拟效果不如power-D模型,power-D模型的模拟值更接近实测值(图3)。较湿($D_a < 500$ Pa)环境下的样本同样

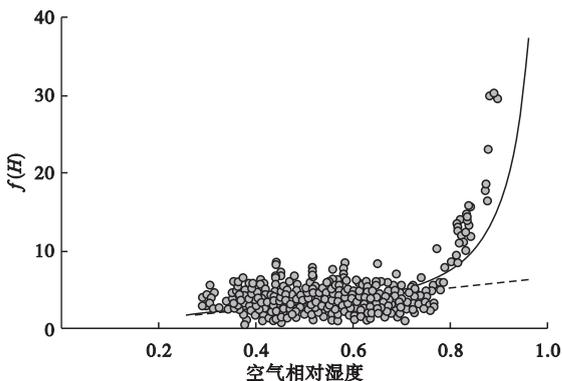


图1 叶片气孔导度对空气相对湿度的响应
Fig. 1 Response of canopy stomatal conductance to the relative humidity of ambient air
数据点是叶片尺度上的观测值,虚线代表BWB模型,实线代表power-h模型。

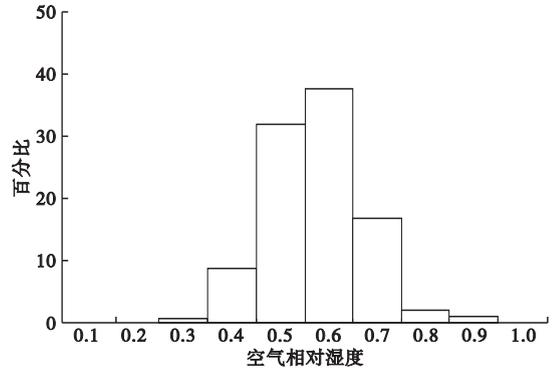


图2 光合作用测定期间相对湿度的分布频率
Fig. 2 Frequency distributions of relative humidity during the period of photosynthesis measurement

较少,不到总样本量的2%(图4),因此对Leuning模型和power-D模型的检验也存在一定的局限性。

总的来看,本研究比较的四个模型中, $f(H)$ 观测值与模型计算值之间相关系数 $\text{power-D} > \text{Leuning} > \text{power-h} > \text{BWB}$ (表2),相对均方差 $\text{power-D} < \text{Leuning}$

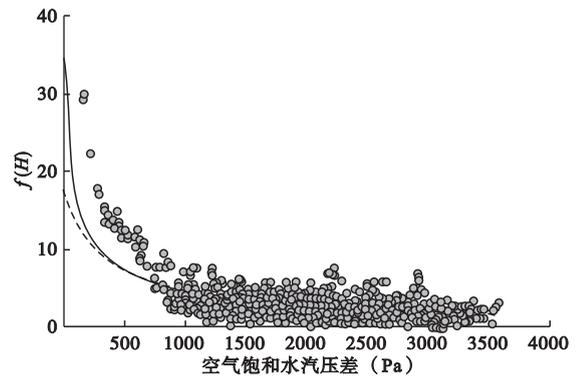


图3 叶片气孔导度对水汽压差的响应
Fig. 3 Response of canopy stomatal conductance to water vapor pressure deficit of the ambient air
数据点是叶片尺度上的观测值,虚线代表Leuning模型,实线代表power-D模型。

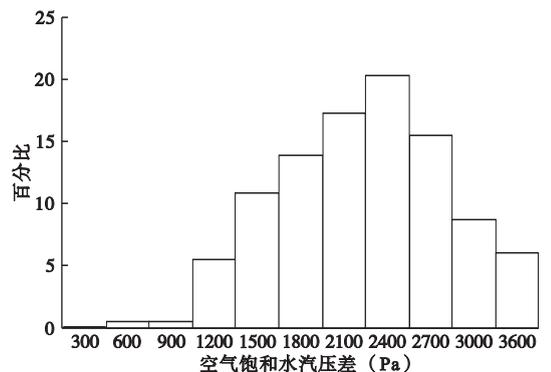


图4 光合作用测定期间饱和水汽压差的分布频率
Fig. 4 Frequency distributions of water vapor pressure deficit during the period of photosynthesis measurement

表2 模型参数及检验结果

Table 2 Model test results

模型	参 数			$f(H_a)$	
	α	β	n	r^*	RRMSE ^{**}
αh_a (BWB)	6.5067	-	4155	0.22	0.50
$\alpha/(1+D_a/\beta)$ (Leuning)	20.6	350	4155	0.57	0.42
$\alpha(1-h_a)^\beta$ (Power- h)	1.5	-1.0	4155	0.47	0.45
αD_a^β (Power- D)	325	-0.6	4155	0.60	0.41

* 相关系数; ** 相对均方差; 用来衡量残差的相对大小, 该值越小表明模型计算结果越好。RRMSE = $\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (O_i - P_i)^2}{n}} \frac{1}{\bar{O}}$, O_i 代表第 i 个观测值, P_i 代表第 i 个模拟或估算值, n 代表样本数, \bar{O} 代表观测平均值。

<power- h <BWB(表2), 由此可以看出, 以空气饱和水汽差为因变量能更好地建立空气湿度与气孔导度之间的关系, power- D 模型在模拟气孔导度中显示出优势。

3 讨 论

BWB 模型与 Leuning 模型的主要区别在于湿度响应函数 $f(H)$ 不同。BWB 模型中, $f(H)$ 是叶片表面相对湿度的线性函数, 而在 Leuning 模型中, $f(H)$ 变成了叶片表面饱和水汽压差的非线性函数。近年来的研究对这两个模型的评价并不一致, 对于两个模型哪个更好仍没有统一的结论。本研究结果表明, Leuning 模型在模拟气孔导度对空气湿度的响应方面效果更好一些, 相关系数高, 相对均方差小。但 BWB 模型和 Leuning 模型在高湿环境下对 g 模拟的偏差较大, 因此 Wang (2009a) 提出了以 h_s 和 D_s 为变量的函数, 即式(4)和(5), 从本研究的农田实测数据分析, 这两个模型的模拟精度得到了提高。但由于观测数据有限, 模型检验结果可能有一定的局限性, 还需要在其他生态系统做进一步验证。

本研究使用了一个新的诊断参数 $f(H)$ 来表征气孔导度对湿度的响应。Wang (2009a) 研究指出, 当式(6)与冠层潜热通量交换 $LE_{can} (w \cdot m^{-2})$ (式10)联立时, 可以推导出式(11)

$$LE_{can} = L\rho_s [q_{sat}(T_c) - q_s] g_{H_2O} \quad (10)$$

$$f(H) = \frac{(C_s - \Gamma) LE_{can}}{v\delta L\rho_s [q_{sat}(T_c) - q_s] A} - \frac{(C_s - \Gamma) g_0}{A} \quad (11)$$

式(11)是一个不含 g 的等式, 式中第二项的数值在白天通量较高时很小, 可以忽略不计。进一步可以简化式(11):

$$f(H_a) = \frac{(C_a - \Gamma)(1 - \varepsilon) F_{LE}}{v\delta L\rho_a [q_{sat}(T_a) - q_a] (F_{CO_2} + R)} \quad (12)$$

通过上述转换, 就可以在不测定气孔导度的情况下利用式(12)和通量塔的观测数据对气孔导度模型进行评价。以往很多研究都是基于气孔导度的观测数据来验证模型(王建林, 2009; 彭世彰等, 2010), 上述方法的应用, 将可以大大降低因测量气孔导度而带来的工作量, 同时也可实现在冠层尺度上验证气孔导度模型。利用式(12)可以基于冠层尺度对 g 与湿度的关系进行评价。此方法评价气孔导度模型是基于冠层潜热通量与 CO_2 通量的比值而不是他们的真实值, 从而减少了由于观测准确性和能量闭合等观测中遇到的问题所带来的误差, 在今后的研究中, 可以尝试用该方法对气孔导度模型进行评价。

参考文献

- 牛海山, 旭 日, 张志诚, 等. 2005. 羊草气孔导度的 Jarvis 类模型. 生态学杂志, **24**(11): 1287-1290.
- 彭世彰, 魏 征, 孔伟丽, 等. 2010. 水肥亏缺下水稻叶片气孔导度与光合速率耦合模型. 应用基础与工程科学学报, **18**(2): 253-261.
- 王建林. 2009. 燕麦叶片光合速率、气孔导度对光强和 CO_2 的响应与模拟. 华北农学报, **24**(3): 134-137.
- Addington RN, Mitchell RJ, Oren R, et al. 2004. Stomatal sensitivity to vapor pressure deficit and its relationship to hydraulic conductance in *Pinus palustris*. *Tree Physiology*, **24**: 561-569.
- Aphalo PJ, Jarvis PG. 1991. Do stomata respond to relative humidity. *Plant, Cell & Environment*, **14**: 127-132.
- Ball JT, Woodrow IE, Berry JA. 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions// Biggens J, ed. *Progress in Photosynthesis Research*. Netherlands: Martinus-Nijhoff Publishers; 221-224.
- Betts AK, Goulden ML, Wofsy SC. 1999. Controls on evaporation in a boreal spruce forest. *Journal of Climate*, **12**: 1601-1618.
- Collatz GJ, Ball JT, Grivet C, et al. 1991. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photo-

- synthesis and transpiration; A model that includes a laminar boundary layer. *Agricultural and Forest Meteorology*, **54**: 107–136.
- Cowan IR, Farquhar GD. 1977. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, **31**: 471–505.
- Cox P, Huntingford C, Harding R. 1998. A canopy conductance and photosynthesis model for use in a GCM land surface model. *Journal of Hydrometeorology*, **212/213**: 79–94.
- Gutschick VP, Simonneau T. 2002. Modelling stomatal conductance of field-grown sunflower under varying soil water status and leaf environment; Comparison of three models of response to leaf environment and coupling with an ABA-based model of response to soil drying. *Plant, Cell & Environment*, **25**: 1423–1434.
- Gutschick VP. 2007. Plant acclimation to elevated CO₂—From simple regularities to biogeographic chaos. *Ecological Modelling*, **200**: 433–451.
- Harley PC, Tenhunen JD. 1991. Modeling the photosynthetic response of C₃ leaves to environmental factors// Boote KJ, Loomis RS, eds. *Modeling Crop Photosynthesis—From Biochemistry to Canopy*. Crop Science Society of America: 17–39.
- Jarvis PG. 1976. The interpretation of the variances in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **273**: 593–610.
- Larcher W. 1995. *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. Springer-Verlag.
- Leuning R. 1990. Modelling stomatal behavior and photosynthesis of *Eucalyptus grandis*. *Australian Journal of Plant Physiology*, **17**: 159–175.
- Leuning R. 1995. A critical appraisal of a combined stomatal-photosynthesis model for C₃ plants. *Plant, Cell & Environment*, **18**: 339–355.
- Maruyama A, Kuwagata T. 2008. Diurnal and seasonal variation in bulk stomatal conductance of the ice canopy and its dependence on developmental stage. *Agricultural and Forest Meteorology*, **148**: 1161–1173.
- Meinzer, FC, Hinckley TM, Ceulemans R. 1997. Apparent responses of stomata to transpiration and humidity in a hybrid poplar canopy. *Plant, Cell & Environment*, **20**: 1301–1308.
- Mo X, Liu S. 2001. Simulating evapotranspiration and photosynthesis of winter wheat over the growing season. *Agricultural and Forest Meteorology*, **109**: 203–222.
- Monteith JL. 1995. A reinterpretation of stomatal responses to humidity. *Plant, Cell & Environment*, **18**: 357–364.
- Mott KA, Parkhurst DF. 1991. Stomatal responses to humidity in air and helox. *Plant, Cell & Environment*, **14**: 509–515.
- Sellers PJ, Dickinson RE, Randall DA, et al. 1997. Modeling the exchanges of energy, water, and carbon between continents and the atmosphere. *Science*, **275**: 502–509.
- van Wijk, MT, Dekker SC, Bouten W, et al. 2000. Modeling daily gas exchange of a Douglas-fir forest; Comparison of three stomatal conductance models with and without a soil water stress function. *Tree Physiology*, **20**: 115–122.
- Wang J, Miller DR, Sammis TW, et al. 2007. Energy balance measurements and a simple model for estimating pecan water use efficiency. *Agricultural Water Management*, **91**: 92–101.
- Wang SS, Grant RF, Verseghy DL, et al. 2002. Modelling carbon-coupled energy and water dynamics of a boreal aspen forest in a general circulation model land surface scheme. *International Journal of Climatology*, **22**: 1249–1265.
- Wang SS, Yang Y, Trishchenko AP, et al. 2009a. Modeling the response of canopy stomatal conductance to humidity. *Journal of Hydrometeorology*, **10**: 521–532.
- Wang SS, Yang Y, Trishchenko AP. 2009b. Assessment of canopy stomatal conductance models using flux measurements. *Ecological Modelling*, **220**: 2115–2118.
- Wang SS. 2008. Simulation of evapotranspiration and its response to plant water and CO₂ transfer dynamics. *Journal of Hydrometeorology*, **9**: 426–443.

作者简介 米娜,女,1979年生,副研究员。研究方向为陆地生态系统与全球变化、应用气象、碳水耦合模型。
E-mail: mina7921@126.com
责任编辑 李凤芹
