

## 羊草叶片气孔导度对环境因子的响应模拟

王玉辉 周广胜

(中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室, 北京 100093)

S543. P01

**摘要** 准确定量描述植物气孔对环境的响应是了解植物光合作用机理, 预测植物生产力及其大气-植被-土壤系统中水分和热量交换的关键。利用松嫩平原盐碱化草地羊草光合生理特征的野外观测数据, 分析了羊草叶片气孔导度对环境因子的反应, 结果表明, 羊草叶片气孔导度对环境因子变化敏感, 尤其对瞬时光合有效辐射 ( $PAR$ )、叶片与空气间的水汽压亏损 ( $VPD$ ) 和空气温度 ( $T_a$ ) 反应十分明显。依据野外实测资料对国际上两类代表性气孔导度模型验证表明, Jarvis 模型比 Ball 模型更适于羊草叶片气孔导度模拟。据此建立的适用于羊草草原的羊草叶片气孔导度对环境因子的响应模型

$$g_s = PAR (-2.01T_a^2 - 147.74T_a - 2321.11) / ((444.62 + PAR)(-538.04 + VPD))$$

为定量探讨羊草叶片气孔习性, 进一步模拟叶片光合作用和通过尺度化模拟羊草群落、区域尺度的生态系统生产力以及土壤-植被-大气系统之间的水热交换奠定了基础。

**关键词** 气孔导度 环境因子 气孔导度模拟

羊草

## ANALYSIS AND QUANTITATIVE SIMULATION OF STOMATAL CONDUCTANCE OF ANEUROLEPIDIUM CHINENSE

WANG Yu-Hui and ZHOU Guang-Sheng

Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093

**Abstract** Detailed measurements of leaf stomatal conductance and photosynthesis of *Aneurolepidium chinense* were used to analyze the relationship between stomatal conductance and environmental factors and to develop a leaf stomatal conductance model for *A. chinense*. The results show that leaf stomatal conductance of *A. chinense* is sensitive to photosynthetically active radiation ( $PAR$ ), vapor pressure deficit ( $VPD$ ) and air temperature ( $T_a$ ). Stomatal conductance increased with increasing  $PAR$  and  $T_a$  and decreased with increasing  $VPD$ . Validations of Jarvis' and Ball's models based on field data of leaf stomatal conductance in *A. chinense* indicate that model is a better estimate of  $g_s$  than Ball's. The relationship between leaf stomatal conductance ( $g_s$ ) and environmental factors could be expressed as:

$$g_s = PAR (-2.01T_a^2 + 147.74T_a - 2321.11) / ((444.62 + PAR)(-538.04 + VPD))$$

This model will be very helpful to simulate the dynamic photosynthesis at both leaf and canopy scales and also to simulate the NPP of ecosystems and energy and water balances in the Soil-Plant-Atmosphere Continuum (SPAC).

**Key words** Stomatal conductance, Environmental factors, Stomatal conductance simulation

羊草草原是我国中温带草原的重要组成部分, 广泛分布于内蒙古高原东部及东北松嫩平原, 约占全国草地总面积的 5.4%, 是我国北方最为重要的草场及放牧基地。现有研究(王义凤, 1993; 王义凤等, 1982; 肖向明等, 1996)表明, 羊草草原的植物种类组成、生产力及土壤有机质含量对气候变化非常

敏感, 因此, 深入探讨全球变化对羊草草原生态系统结构和功能的影响, 揭示羊草草原生态系统对全球变化的反应机理以找出适应或减缓全球变化影响的对策具有重要的理论和现实意义。

植物气孔是植物体发育的具有复杂调节功能的器官。它不仅以防止植物因蒸腾作用所引起的水

收稿日期: 1999-08-01 修订日期: 2000-07-31

基金项目: 国家重大基础研究项目(G1999043407)、国家自然科学基金重点项目(39730110)、重大项目(39393002)及院重大项目(KZ951-B1-102)

东北师范大学草地生态研究所的李建东和张保田老师在本文的完成及野外工作中给予了大力的支持和帮助, 特此表示感谢。

E-mail: wzhougs@public2.east.cn.net

分过分损失,确保植物获得足量的  $\text{CO}_2$  气体进行光合作用,而且也是调控土壤-植被-大气连续体间水分损失和碳素获取有关的物质和能量交换的关键环节。弄清羊草叶片气孔导度对环境因子的反应特征是从机理上深入探讨羊草草原生产力动态及其全球环境变化背景下羊草植被表面能量和水分交换动态的基础。

迄今为止,已开展了大量的从保卫细胞到叶片,从单株植物到冠层的与植物气孔运动有关的实验研究,如 Cowan 详尽描述了气孔的功能(Cowan, 1977; 1982; Cowan 和 Farquhar, 1977); Jarvis 和 Morison (1981)、Zeiger (1987) 以及 Carlson (1991) 对气孔运动与环境因子的关系进行了深入探讨。我国一些学者也对不同植物气孔导度的日变化特征及环境因子对气孔导度的影响进行了研究(于强等, 1998; 卢振民等, 1986; 刘萱等, 1988)。尽管如此,对于气孔行为的生理机制仍未完全清楚,关于气孔导度与环境因子关系的模拟还处于半经验半机理状态,其中代表性模型主要有 2 类:即以 Jarvis (1976) 为代表建立的气孔导度与环境因子的多元非线性模型和以 Ball (1988) 为代表建立的气孔导度与净光合速率及环境因子的线性相关模型。

为此,本文以松嫩平原盐碱化羊草草地为研究对象,试图基于羊草叶片气孔导度及其环境因子的野外观测,分析影响盐碱生境中羊草叶片气孔导度的主要环境因子,并对 2 类代表性气孔导度模型进行比较以建立适于羊草叶片的气孔导度模型。该模型的建立为模拟整个植株、冠层、生态系统乃至区域尺度的羊草草原净初级生产力和植被表面能量与水分交换动态提供重要的依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 自然概况

实验在吉林省长岭种马场盐碱化羊草草甸草原进行,其地理位置  $44^{\circ}30' \sim 44^{\circ}56' \text{N}$ ,  $123^{\circ}30' \sim 123^{\circ}56' \text{E}$ 。该区为松嫩平原南部低洼冲积平原,地势平坦,草地辽阔,海拔高度 138~145 m,属温带半湿润草原气候,年降水量 300~500 mm,分布不均匀,主要集中于 7、8 月份,年蒸发量是降水量的 2~3 倍。土壤为碱化草甸盐土和浅位柱状碱土(郑慧莹等, 1993)。

### 1.2 实验材料

供试材料为生长于羊草群落中的羊草植株。测试时随机选取 5~6 株植株,测定由上至下第一、二、

三片充分展开的完整叶片,每次测定叶片 15~18 片。

### 1.3 测试内容及方法

观测实验于 1998~1999 年 6 月至 9 月进行,每月尽量在晴朗天气、土壤水分含量相对一致的情况下观测 2~3 d。气孔导度观测使用 CID-301PS 光合作用测定仪。测定指标包括:叶片气孔阻力( $R_s, \text{m}^2 \cdot \text{s} \cdot \text{mol}^{-1}$ )、净光合速率( $A_n, \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、光合有效辐射(PAR,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、大气温度( $T_a, ^{\circ}\text{C}$ )、叶片温度( $T_l, ^{\circ}\text{C}$ )、相对湿度(Rh, %)、大气  $\text{CO}_2$  浓度( $C_a, \text{ppm}$ )等,测定时间为 8:00~18:00,每小时测定 1 次。观测结束后将叶片气孔阻力换算成气孔导度( $g_s, \text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ , 气孔导度为气孔阻力的倒数)以及计算叶片与空气间的水汽压亏损(VPD, Pa)。

## 2 结果与分析

### 2.1 环境影响因子分析

大量实验研究表明植物叶片气孔对环境因子,如瞬时光合有效辐射、温度、水汽压亏损、土壤或植物的水分状况及大气中  $\text{CO}_2$  浓度(Küppers, 1988; Raschke, 1975; Joon & Shashi, 1991)十分敏感。为了建立羊草叶片气孔对环境因子响应的数学模型,我们首先依据不同天气下获取的气孔导度对环境因子的响应资料,采用逐步回归的方法分析了对羊草叶片气孔导度产生最主要影响的环境因子。

根据同步测定的瞬时光合有效辐射 PAR、空气温度  $T_a$ 、叶片表面温度  $T_l$ 、叶片与空气间的水汽压亏损 VPD、大气  $\text{CO}_2$  浓度  $C_a$  及叶片气孔导度  $g_s$  的观测数据,采用多元逐步回归方法,在显著度  $\alpha = 0.05$  的情况下,分别得到不同月份影响羊草叶片气孔导度的回归方程:

$$6 \text{ 月份: } g_s = 1.24 \text{PAR} \cdot 10^{-4} + 3.17 T_a \cdot 10^{-2} - 0.23 \text{VPD} - 4.03 \quad (1)$$

(显著性检验  $F = 63.486 > F_{(4,114)} = 2.67$ , 复相关系数  $R = 0.775$ )

$$7 \text{ 月份: } g_s = 9.3 \text{PAR} \cdot 10^{-5} + 1.55 T_a \cdot 10^{-2} - 0.12 \text{VPD} - 0.222 \quad (2)$$

(显著性检验  $F = 63.214 > F_{(3,96)} = 2.71$ , 复相关系数  $R = 0.824$ )

$$8 \text{ 月份: } g_s = 1.2 \text{PAR} \cdot 10^{-4} - 2.47 T_a \cdot 10^{-2} - 0.2 \text{VPD} - 0.315 \quad (3)$$

(显著性检验  $F = 350.444 > F_{(3,114)} = 2.69$ , 复相关系数  $R = 0.95$ )

$$9 \text{ 月份: } g_s = 1.24PAR \cdot 10^{-4} + 1.64Ta \cdot 10^{-2} - 0.16VPD - 0.155 \quad (4)$$

(显著性检验  $F = 222.907 > F_{0.01, 11, 11} = 2.69$ , 复相关系数  $R = 0.924$ )

从上述方程可以看出,羊草叶片气孔导度在整个生长季的6至9月间对  $PAR$ 、 $VPD$ 、 $Ta$  3 个环境因子的反应最为显著,而对于大气  $CO_2$  浓度的反应可以忽略。同时,上述分析还表明羊草叶片气孔导度与  $PAR$  和  $Ta$  呈正相关,与  $VPD$  呈负相关,即在一定范围内,气孔导度将随着  $PAR$  和  $Ta$  的升高而增大,随着  $VPD$  的增大而减小。

## 2.2 羊草叶片气孔导度数值模拟

植物叶片气孔导度是对多个环境因子的综合反应,尽管目前对于气孔行为的生理机制仍未完全清楚,但已经开展了叶片气孔导度对环境因子的响应实验,建立了一系列的经验性或半经验半机理性气孔导度模型,其中具代表性的气孔导度模型主要有2类,即以 Jarvis(1976)为代表建立的气孔导度与环境因子的非线性气孔导度模型和以 Ball(1988)为代表建立的气孔导度与净光合速率和环境因子关系的线性气孔导度模型。为了建立羊草叶片气孔导度对环境因子的响应模型,首先利用野外羊草叶片气孔导度及响应环境因子的观测数据对这两类代表性模型进行验证和比较。

Jarvis 的非线性气孔导度模型:该模型根据植物叶片气孔导度对单一环境因子反应的控制实验,叠加得到多个环境因子同时变化时对叶片气孔导度的综合影响,模型的具体形式如下:

$$g_s = g_s(PAR) f_1(VPD) f_2(\varphi) f_3(T) f_4(Ca) \quad (5)$$

式中:  $g_s(PAR)$ ,  $f_1(VPD)$ ,  $f_2(\varphi)$ ,  $f_3(T)$ ,  $f_4(Ca)$  分别为瞬时光合有效辐射、叶片与空气间的水汽压亏损、叶水势、温度和大气中的  $CO_2$  浓度对气孔导度 ( $g_s$ ) 的影响函数,其中  $f_1(VPD)$ ,  $f_2(\varphi)$ ,  $f_3(T)$ ,  $f_4(Ca)$  的函数值在 0~1 之间。通常,大气  $CO_2$  浓度 ( $Ca$ ) 的变化很小。在自然条件下,大气  $CO_2$  浓度对于植物叶片气孔导度的影响可以忽略,即:  $f_4(Ca) \approx 1$ 。

根据逐步多元回归分析结果,对羊草叶片气孔导度产生影响的最主要环境因子有  $PAR$ 、 $Ta$  和  $VPD$ 。为此,结合 Jarvis 的气孔导度模型,构建了羊草叶片气孔导度对环境因子的响应模型,具体形式如下:

$$g_s = g_s(PAR) f_1(VPD) f_2(Ta) \quad (6)$$

$g_s$  对  $PAR$  的反映呈双曲线关系 (Jeon &

Shashi, 1991):

$$g_s(PAR) = PAR / (a_1 + PAR) \quad (7)$$

式中:  $a_1$  为经验常数;  $PAR$  为光合有效辐射强度,单位为  $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。

$g_s$  对水汽压亏损 ( $VPD$ ) 的反应函数呈递减曲线 (Turner *et al.*, 1985), 可表示如下:

$$f_1(VPD) = 1 / (a_2 + VPD) \quad (8)$$

式中:  $a_2$  为经验常数;  $VPD$  为叶片与空气间的水汽压亏损,单位为 Kpa。

空气温度对叶片气孔导度的影响函数呈二次曲线 (Hofstra & Hesketh, 1969) 表示为:

$$f_2(Ta) = a_3 Ta^2 + a_4 Ta + a_5 \quad (9)$$

式中:  $Ta$  为空气温度 ( $^{\circ}C$ );  $a_3$ 、 $a_4$ 、 $a_5$  分别为经验常数。

将方程 (7)~(9) 代入方程 (6) 中, 整理后得到:

$$g_s = g_s(PAR) f_1(VPD) f_2(Ta) \\ = PAR (a_3 Ta^2 + a_4 Ta + a_5) \\ / ((a_1 + PAR) (a_2 + VPD)) \quad (10)$$

方程 (10) 中的经验常数 ( $a_1$ ,  $a_2$ ,  $a_3$ ,  $a_4$ ,  $a_5$ ) 可采用非线性最小二乘法估算。任意选取野外同步观测的 790 组  $PAR$ 、 $Ta$ 、 $VPD$  及  $g_s$  的瞬时值资料代入方程 (10), 应用 STATISTIC 统计软件中的非线性估算, 最终得到各参数估计值如下:

$$a_1 = 444.62 \quad a_2 = -538.04 \quad a_3 = -2.01$$

$$a_4 = 147.74 \quad a_5 = -2321.11$$

于是,羊草叶片气孔导度与环境因子的关系可表示如下:

$$g_s = PAR (-2.01Ta^2 + 147.74Ta - 2321.11) \\ / ((444.62 + PAR) (-538.04 + VPD)) \quad (11)$$

该模型能够对  $g_s$  变量中的 51.82% 进行解释, 参数估算时实测值与估算值间的相关系数为 0.72, 经残差分析表明在不同的  $PAR$ 、 $Ta$  及  $VPD$  下, 残差的分布大体对称。

Ball 的线性气孔导度模型: 气孔具有维持胞间  $CO_2$  浓度为常数的功能, 在稳定状态下当叶片表层  $CO_2$  浓度和大气湿度不变时, 气孔导度与净光合速率具有线性关系。以此研究为基础, Ball(1988) 提出了下列气孔导度模型:

$$g_s = m \frac{An_s \cdot h_s}{C_s} + b \quad (12)$$

式中:  $An_s$  是净光合速率  $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ;  $h_s$  和  $C_s$  分别为大气相对湿度和叶表面  $CO_2$  浓度 ( $mol \cdot$

$\text{mol}^{-1}$ );  $m$  和  $b$  为经验系数, 其中  $An \cdot h/C_s$  被称为气孔导度指数。

由于 Ball(1988) 所提出的方程在低  $\text{CO}_2$  浓度时受到限制, Leuning(1995) 使用  $C_s - \Gamma$  来代替  $C_s$ , 并考虑到气孔对水汽压亏损 ( $VPD$ ) 的反应比大气湿度更为敏感, 对 Ball 的气孔导度模型进行了改进, 具体形式如下:

$$g_s = m \frac{An}{(C_s - \Gamma) \left( 1 + \frac{VPD_s}{VPD_0} \right)} + g_{s0} \quad (13)$$

式中:  $\Gamma$  是  $\text{CO}_2$  补偿点 ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ );  $VPD_s$  是叶面的水汽压亏损 (Pa),  $g_{s0}$  是在光补偿点处的  $g_s$  值,  $m$  和  $VPD_0$  为经验常数。

$\text{CO}_2$  补偿点  $\Gamma$  与叶面温度呈二次曲线 (Upadhyaya *et al.*, 1983) 关系:

$$\Gamma = O \left[ 213.88 \cdot 10^{-6} + 8.995 \cdot 10^{-6} (T_l - 25) + 1.772 \cdot 10^{-7} (T_l - 25)^2 \right] \quad (14)$$

式中:  $O$  为胞间氧气浓度 ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ),  $T_l$  为叶面温度 ( $^{\circ}\text{C}$ )。

将用于 Jarvis 模型参数估算的 790 组实测数据中的  $An, T_l, VPD, C_s$  及  $g_s$  的瞬时值代入方程 (13), 应用 STATISTIC 统计软件中的非线性估算, 最终得到各参数值:

$$m = 0.8993 \quad g_{s0} = 0.0674 \quad VPD_0 = 11793.8$$

于是以 Leuning 的改进模型为蓝本的羊草叶片气孔导度模型可表示为:

$$g_s = 0.8993 \frac{An}{(C_s - \Gamma) \left( 1 + \frac{VPD_s}{11793.8} \right)} + 0.0674 \quad (15)$$

该模型在参数估算中仅对  $g_s$  中 16.91% 的变量进行解释, 参数估算时模拟值与实测值的相关系数为 0.4112。由此可见, Jarvis 的非线性气孔导度模型比 Ball 的线性气孔导度模型可更好地反映羊草叶片的气孔导度动态。

为了进一步比较这两类代表性模型对于羊草叶片气孔导度动态的模拟效果, 利用没有参加参数估算的 300 组数据与这两类模型的模拟结果进行对比, 如图 1 所示。可以看出, 依据 Jarvis 模型所建立的羊草叶片气孔导度模型的模拟结果较均匀地分布于观测值的两侧, 而依据 Leuning 改进的 Ball 模型所建立的气孔导度模型的模拟结果与实测值偏差较大。就目前所取得的资料而言, 依据 Jarvis 模型所改建的羊草叶片气孔导度模型能够更好地反应羊草叶

片气孔导度对环境因子的响应。

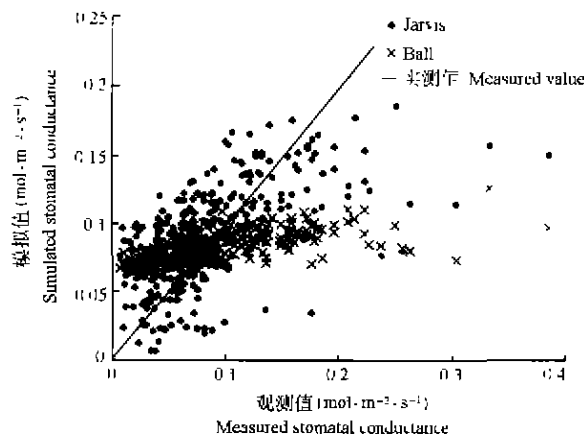


图 1 Jarvis 模型与 Ball 模型的验证比较

Fig. 1 Validation and comparison of Jarvis' model and Ball's model

### 3 结论

本文利用松嫩平原草地羊草叶片光合特性野外观测数据分析了羊草叶片气孔导度对环境因子的响应, 结果表明:

1) 羊草叶片气孔导度对环境因子反应敏感, 尤其以对光合有效辐射、叶片与空气间的水汽压亏损和空气温度 3 个因子的反应最为显著。

2) 依据实测资料对目前代表性的 2 类气孔导度模型进行了验证与比较, 指出基于 Jarvis 模型所改建的气孔导度模型比依据 Leuning 改进的 Ball 模型所建立的模型具有更好的模拟效果, 具体形式如下:

$$g_s = PAR (-2.01T_a^2 - 147.74T_a - 2321.11) / (444.62 - PAR) (-538.042 + VPD)$$

气孔对环境因子的响应是十分复杂的, 特别是在野外的自然条件下, 各种环境因子间以及环境因子对羊草的作用都存在交互作用, 最终测定出的羊草叶片的气孔导度是对环境因子的综合反应。因此, 利用野外数据分析气孔导度随某一环境因子的变化规律时, 无法剔除掉其它环境因子的效应。为此, 该结果仅能粗略地反应羊草叶片气孔导度随环境因子的变化状况。同时该模型就土壤水分对气孔导度的影响考虑不足, 限制了模型的模拟效果, 在今后的工作中仍需进一步完善。

植物叶片气孔导度模拟是解决从机理上模拟叶片光合作用最为关键的一步; 同时, 叶片气孔导度模型和叶片光合作用模型又是进一步对羊草整个植株、冠层和区域尺度的植被净初级生产力以及土壤-

植被-大气系统的能量和水分平衡进行模拟的基础。该模型的建立,使得结合叶片光合作用模型、叶片能量平衡方程对羊草叶片及整个植株的光合作用日动态进行模拟成为可能,并为通过尺度化和参数转换进一步模拟羊草冠层、群落乃至整个生态系统的生产力动态及其与大气和土壤之间的能量和水分平衡奠定了基础。

### 参 考 文 献

- Ball, J. T. 1988. An analysis of stomatal conductance. Ph. D. thesis. Stanford University, USA.
- Carlson, T. N. 1991. Modelling stomatal resistance: an overview of the 1989 workshop at the Pennsylvania State University. *Agricultural and Forest Meteorology*, **54**: 103~106.
- Cowan, I. R. & G. D. Farquhar. 1977. Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symposia Society for Experimental Biology*, **31**: 471~505.
- Cowan, I. R. 1977. Stomatal behaviour and environment. *Advances in Botanical Research*, **4**: 117~228.
- Cowan, I. R. 1982. Regulations and water use in relation to carbon gain in higher plants. In: Lang, L., P. S. Nobel & C. B. Osmond eds. *Encyclopedia of plant physiology*, New Series. Berlin: Springer Verlag, 589~613.
- Holstra, G. & J. D. Hesketh. 1969. The effect of temperature on stomatal aperture in different species. *Canadian Journal of Botany*, **47**: 1307~1310.
- Jarvis, P. G. 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **273**: 593~610.
- Jarvis, P. G. & J. I. L. Monson. 1981. The control of transpiration and photosynthesis by the stomata. In: Jarvis, P. G. & T. A. Mansfield eds. *Stomatal physiology*. Society for Experimental Biology; Seminar Series 8. Cambridge; University Press. 247~279.
- Knippers, M. 1988. Water vapor and carbon dioxide exchange of leaves as affected by different environmental conditions. *Acta Horticulturae*, **229**: 85~112.
- Leuning, R., F. M. Kelliher, D. G. G. DE Pury & E. D. Schulze. 1995. Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: scaling from leaves to canopies. *Plant, Cell and Environment*, **18**: 1183~1200.
- Liu, X. (刘萱) & T. D. Wang (王天铎). 1988. Mathematical simulation of responses of wheat stomata to environmental factors in the field. *Acta Phytophysiological Sinica (植物生理学报)*, **14**: 136~144. (in Chinese)
- Joon, K. & B. V. Shashi. 1991. Modeling canopy stomatal conductance in a temperature grassland ecosystem. *Agricultural and Forest Meteorology*, **55**: 149~166.
- Lu, Z. M. (卢振民), W. Y. Niu (牛文元) & Y. Zhang (张翼). 1986. Field studies of the wheat stomata resistance influenced by soil water content. *Acta Botanica Sinica (植物学报)*, **28**: 419~426.
- Raschke, K. 1975. Stomatal action. *Annual Review of Plant Physiology*, **26**: 309~450.
- Turner, N. C., E. D. Schulze & T. Gollan. 1985. The response of stomata and leaf gas exchange to vapour pressure deficits and soil water content in the mesophytic herbaceous species *Helianthus annuus*. *Oecologia (Berlin)*, **65**: 348~355.
- Upadhyaya, S. K., R. H. Rand & J. R. Cooke. 1983. A mathematical model of the effect of CO<sub>2</sub> on stomatal dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, **101**: 415~440.
- Wang, Y. F. (王义凤). 1993. Biomass and productivity of typical steppe in Inner Mongolia. *Plants (植物杂志)*, (4): 10~11. (in Chinese)
- Wang, Y. F. (王义凤) & S. Jiang (姜恕). 1982. The effect of arid climate on the community structure and above ground biomass of *Stipa grandis*. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica (植物生态学与地植物学丛刊)*, **6**: 333~338. (in Chinese)
- Xiao, X. M. (肖向明), Y. F. Wang (王义凤) & Z. Z. Chen (陈佐忠). 1996. Dynamics of primary productivity and soil organic matter of typical steppe in the Xilin River Basin of Inner Mongolia and their response to climate change. *Acta Botanica Sinica (植物学报)*, **38**: 45~52. (in Chinese)
- Zeiger, E., G. D. Farquhar & I. R. Cowan. 1987. *Stomatal Function*. Stanford; Stanford University Press.
- Zheng, H. Y. (郑慧莹) & J. D. Li (李建东). 1993. Grassland and its utilization of Songnen plain. Beijing; Science Press. (in Chinese)

责任编辑:孙海芹