

青藏高原高寒草甸生态系统表观量子产额和表观最大光合速率的确定^{*}

徐玲玲^{**} 张宪洲 石培礼 于贵瑞

(中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101)

摘要 高寒草甸是青藏高原广泛分布的植被类型, 面积约 $1.2 \times 10^6 \text{ km}^2$, 位于青藏高原腹地的西藏当雄县即是典型分布区之一. 以 2003 年生长季在当雄草原站用涡度相关法连续观测的 CO_2 通量数据为基础, 分析了净生态系统二氧化碳交换量(NEE)与光合有效辐射(PAR)之间的关系, 及其表观量子产额(α)和表观最大光合速率($P_{\max}$)在生长季中的变化特征. 结果表明: 白天的 NEE 与 PAR 之间符合很好的直角双曲线关系; α 随生长季依次为草盛期>草盛初期>种子成熟期>枯黄期, 最大为 $0.0244 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} PAR$, 最小仅 $0.0098 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} PAR$; $P_{\max}$ 在草盛初期、草盛期、种子成熟期变化不大, 平均 $0.433 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($9.829 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 在枯黄期仅 $0.35 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($7.945 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). 青藏高原高寒草甸的 α 值与世界上其他的草原生态系统相比, 明显偏小.

关键词 青藏高原 高寒草甸 涡度相关法 表观量子产额 表观最大光合速率

高寒草甸是青藏高原地区广泛分布的植被类型之一, 面积约 $1.2 \times 10^6 \text{ km}^2$, 相当于西藏全区草地总面积的 30.92%. 它不仅是亚洲中部高寒环境中典型的生态系统之一, 而且在世界高寒地区也极具代表性. 青藏高原又称“世界第三极”, 是地球表层太阳辐射量最高的地区之一^[1]; 但气压低, 气候温凉, CO_2 密度大多不及平原的 2/3, 这一独特的地理环境决定了高原植物必然有不同于平原地区的独特的光合特征. 由于温

凉的气候和低 CO_2 密度是高原植被生长的限制因子, 因此高原植被的光合作用对气温升高、二氧化碳增加要比平原地区敏感得多. 在未来气候变暖、二氧化碳增加的情景下, 如果水分条件不发生变动, 青藏高原植被层的生物量累积速率会明显地高于平原地区, 尤其是海拔 4000 m 以上的高寒草甸的生产力将有大幅度的提高. 由于这种变化比平原地区要更为敏感和迅速, 因而对青藏高原高寒草甸这一典型植被的光

2004-07-14 收稿, 2004-10-12 收修改稿

^{*} 国家重点基础研究发展规划项目(编号: 2002CB412501)、中国科学院知识创新工程重大项目(编号: KZCX1-SW-01-01A)、国家自然科学基金项目(批准号: 30170153)和中国科学院地理科学与资源研究所创新主干计划项目资助(批准号: CXIOG-E01-03-03)

^{**} E-mail: xull@igsnr.ac.cn

合作用进行研究,不仅可以获取具有高原特色的光合作用参数,预测低气压条件下青藏高原植被对全球变化的响应程度,而且可以为平原地区全球变化的研究提供最为直接和有力的证据,具有重要意义.

α 和 $P_{\max}$ 是表征植物叶片光合作用的两个关键参数. α 又称低光强下的量子效率,主要反映光合作用中的生物物理特性,而且很稳定. $P_{\max}$ 是光饱和下的最大光合速率,取决于植物特性和环境条件,尤其反映了生物化学过程和生理条件, $P_{\max}$ 与叶片的厚度和温度密切相关^[2]. 目前对单叶尺度 α , $P_{\max}$ 值的研究比较多, Ehleringer^[3]曾在 $330 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1} \text{CO}_2$ 和 30°C 叶温的条件下,对 44 种 C_3 和 C_4 植物的 α 值进行了观测,发现 C_3 植物的 α 值相当稳定,平均为 $0.052 \sim 0.053 \mu\text{molCO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{PAR}$. 平原地区 C_3 植物的 $P_{\max}$ 一般取值为 $14 \sim 39 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[4]. 而生长良好的小麦,适宜温度下的 $P_{\max}$ 为 $25 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[5]. 由于实验手段的限制,目前对植物冠层 α 和 $P_{\max}$ 值的研究还比较少,方法也多为微气象学法和封闭箱式法. Luo Yiqi 等^[6]曾用封闭箱式法对 CO_2 加富 ($746 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 及自由大气 ($399 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$) 两种条件下太阳花 (*Helianthus annuus*) 的冠层 α , $P_{\max}$ 值进行测定,结果发现自由大气中冠层 α 值为 $0.0229 \sim 0.076 \mu\text{molCO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{PAR}$; CO_2 加富时,冠层 α 值平均增加了 31.5%,为 $0.0234 \sim 0.0959 \mu\text{molCO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{PAR}$,而且冠层 α 值随植物的生长、叶面积指数的增大而增加. Monje 等^[7]也曾指出在植物的不同生长阶段, CO_2 加富引起的冠层 α 值增加可达 9%~30%. 青藏高原植被已有 α , $P_{\max}$ 值的研究也多停留在叶片尺度^[8,9],而生态系统尺度有关 α 和 $P_{\max}$ 值的研究未见报道. 涡度相关法,作为直接测定植被表层与大气间的 CO_2 和水热交换量的唯一方法^[10],为研究生态系统尺度的光合特征参数提供了可靠的途径. 本文以位于青藏高原腹地的当雄草原站 2003 年 7~10 月涡度相关仪观测的碳通量数据为基础,分析了高寒草甸生态系统生长季碳通量与光合有效辐射之间的关系,及其 α 和 $P_{\max}$ 值在生长季中的变化特征.

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于西藏当雄县草原站内,该研究区植

被是以丝颖针茅 (*Stipa capillacea*), 窄叶苔草 (*Carex montis-everestii*) 和小嵩草 (*Kobresia pygmaea*) 为主要建群种的典型藏北高原高寒草甸,群落盖度约 80%. 气候属于高原性季风气候,具有太阳辐射强、气温低,日较差大,年较差小的特点. 多年平均气温 1.3°C , 最冷月 (1 月) 均温 -10.4°C , 最热月均温 10.7°C , 气温年较差 21.0°C , 日较差 18.0°C , 地面多年平均温度 6.5°C , 冰冻期 3 个月 (11 月至翌年 1 月). 多年年均降水量 476.8 mm , 其中 85.1% 集中在 6~8 月, 年蒸发量 1725.7 mm , 年平均湿润系数 0.28. 年日照总时数 2880.9 h , 年太阳总辐射 $7527.6 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$, 光合有效辐射 $3213.3 \text{ MJ} \cdot \text{m}^{-2}$. 土壤属于高山草甸土, 结构为砂壤土, 土壤厚度 $0.3 \sim 1.0 \text{ m}$ 之间, 土壤砾石含量较高, 达 30%, 有机质 0.9%~2.97%, 全氮 0.05%~0.19%, 全磷 0.03%~0.07%, pH 值 6.2~7.7.

1.2 研究方法

1.2.1 试验观测项目

当雄高寒草甸通量观测站设在当雄草原站内, 是中国科学院拉萨高原生态试验站的一个半定位试验工作站. 该站距当雄县城 1 km , 地处 $91^\circ05'\text{E}$, $30^\circ25'\text{N}$, 海拔 4333 m . 涡度相关系统高度为 2.1 m , 包括一套常规气象观测系统和一套开路系统. 常规气象观测系统主要用于监测环境因子的变化, 观测项目有风向、风速、空气温度、空气相对湿度、降雨量、大气压、光合有效辐射、净辐射、土壤温度 (5, 10, 20, 50, 80cm) 和土壤湿度 (5, 10, 50cm) 等. 开路系统包括一个 CSAT3 的三维超声风速仪 (Campbell Scientific Inc.) 和一个 LI-7500 开路红外气体分析仪 (LI-Cor Inc.), 主要用于观测植被与大气界面的二氧化碳及水热通量, 观测频率为 10Hz . 通量观测从 2003 年 7 月开始, 一直运行至今.

另外, 对群落叶面积指数动态的测定也与碳通量观测同步进行. 根据高寒草甸植物生长期较短的特点, 于生长季节 (6 月初至 9 月中旬) 半月进行一次采样测定. 样方面积为 $1/4 \text{ m}^2$, 重复 5 次, 以 AM200 叶面积仪 (ADC BioScientific Ltd.) 测定样方内植物绿色叶片的面积. 叶面积指数 (LAI) 用单位土地面积上植物绿色叶面积所占的比例表示, 单位: $\text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$.

1.2.2 数据处理方法

(1) 数据预处理. 碳通量数据的预处理主要包括野点去除($\pm 3\sigma$)、坐标旋转(三维风旋转)、Webb-Pearman-Leuning 校正^[11]等. 缺失数据则是通过碳通量值与环境因子之间的非线性经验式进行插补.

(2) 数据分析方法. 白天净生态系统碳通量(NEE)对光合有效辐射(PAR)的响应关系用 Michaelis-Menten 模型^[12]进行拟合, 具体如下:

$$NEE = \frac{\alpha \cdot PAR \cdot P_{\max}}{\alpha \cdot PAR + P_{\max}} - R, \quad (1)$$

式中: α ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} PAR$) 为表观光合量子产额, 表征光合作用中的光能最大转化效率; PAR ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 为光合有效辐射; $P_{\max}$ ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 为表观最大光合速率; R ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) 为表观暗呼吸速率. α , $P_{\max}$ 和 R 通过非线性最小方差法拟合得出, 处理软件为 MATLAB 6.0.

2 结果

2.1 LAI 的季节变化特征

图 1 为高寒草甸植物群落 LAI 随生长季的动态变化. 6 月初到 8 月中下旬 LAI 一直保持上升趋势, 干物质积累经历了缓慢增长、快速增加和相对稳定 3 个阶段; 9 月份由于植物的枯黄衰老 LAI 开始下降. LAI 在 8 月下旬达到最高, 即 $1.86 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$, 然后 LAI 的增长速率减缓并开始降低, 但这并不意味着植物停止了生长, 而是在逐渐恶劣的环境条件影响下使枯黄速率开始相对增大, 导致了群落 LAI 的降低. 在 9 月 10 日, 植物群落的 LAI 仍可维持在 $1.82 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$.

2.2 NEE 的日变化及季节变化特征

NEE 随生长季(7 月~10 月)的动态变化见图 2. 夜间由于呼吸作用, NEE 为正, 表示为碳排放, 整个生态系统是一个碳源; 白天随着光合作用的加强, 在地方时上午 6:30 左右 NEE 转负, 整个生态系统转换为一个碳汇, 并通常在地方时 11:00~12:00 左右达到碳吸收的最大值. 另外, 日均碳吸收的最大值也随时间发生季节变化. 例如, 在 8 月份的草盛期最高, 约为

$-0.288 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($-6.538 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 7 月份和 9 月份相差不大, 约 $-0.25 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($-5.675 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 而到了 10 月份, 植物进入枯黄期, 日均碳吸收峰值降为 $0.18 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($-4.086 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 具体见表 1.

2.3 α 和 $P_{\max}$ 的季节变化特征

对生长季内白天的净生态系统碳通量与光合有效辐射用 Michaelis-Menten 模型进行拟合, 可以得到各典型物候期的 α 和 $P_{\max}$ 值. 从图 3 中可以看出, 7~10 月白天的 NEE 与 PAR 符合很好的直角双曲线关系. α 值随生长季依次为草盛期>草盛初期>种子成熟期>枯黄期. 草盛期最大, 为 $0.0244 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} PAR$, 枯黄期最小, 仅为 $0.0098 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} PAR$. 草盛初期和种子成熟期分别为 $0.0211 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} PAR$ 和 $0.0177 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} PAR$. 而 $P_{\max}$ 在草盛初期、草盛期、种子成熟期变化不大($0.412 \sim 0.444 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 平均为 $0.433 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($9.829 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 在枯黄期仅 $0.35 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($7.945 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).

3 讨论

3.1 α , $P_{\max}$ 值的季节变化与环境因子的关系

当雄高寒草甸生态系统的光合特征参数随生长季各物候期发生变化, 这是一个光照、降水、温度、植物生长特性等多个因素综合作用的结果. 7, 8 月份的日均最高气温都在 16°C 左右, 日均最大光合有效辐射也很相近, 为 $1750 \mu\text{mol PAR} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 但 7 月

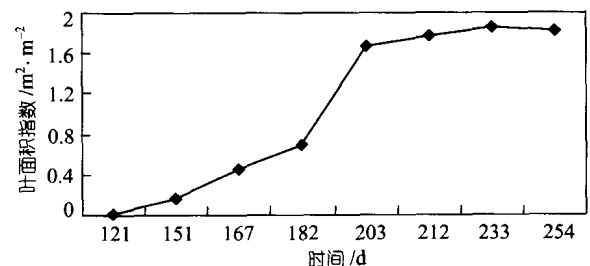
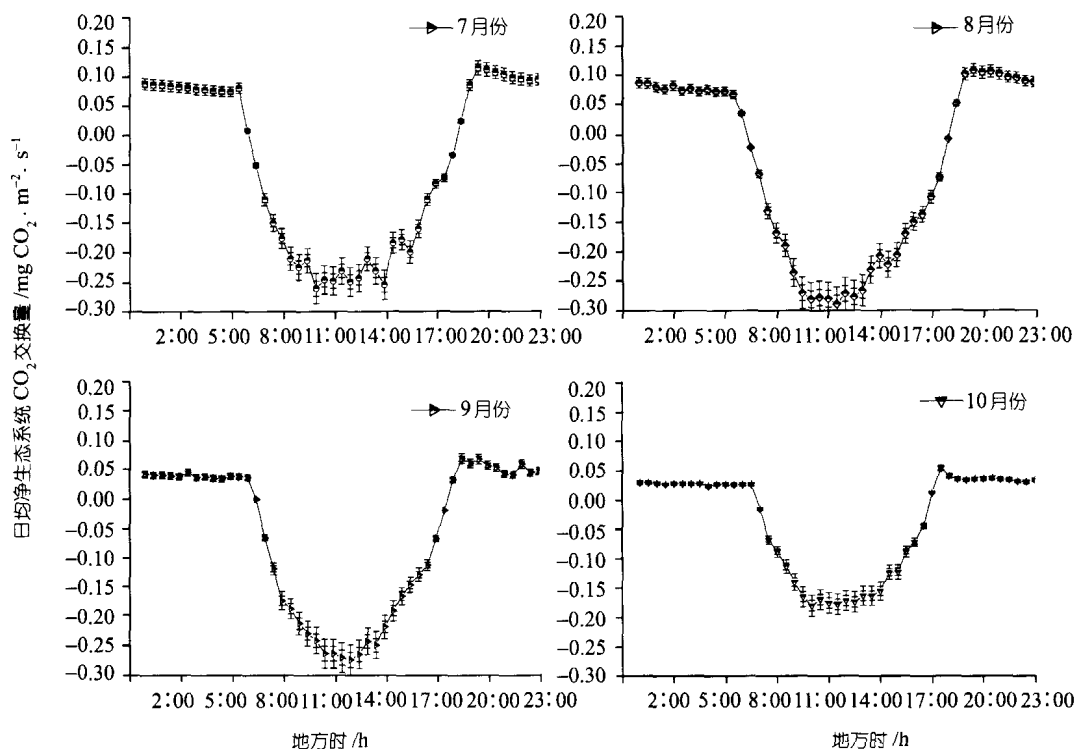


图 1 当雄高寒草甸生长季植物群落叶面积指数动态变化 (自 1 月 1 日)

图 2 当雄高寒草甸生态系统 2003 年生长季 NEE 的动态变化表 1 当雄高寒草甸生态系统 2003 年生长季 CO_2 日均吸收最大值及 α , P_{max} 值的动态变化

月份	物候期	CO_2 日均吸收最大值 / $mgCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	α / $\mu molCO_2 \cdot \mu mol^{-1} PAR$	P_{max} / $mg CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$	草地表面量子产额 上限值 ^[13]
7	草盛初期	0.254	0.0211	0.443	
8	草盛期	0.288	0.0244	0.444	0.0441
9	种子成熟期	0.258	0.0177	0.412	
10	枯黄期	0.18	0.0098	0.35	

份的日最大饱和水汽压差(VPD)为 1.1 kPa, 高于 8 月份(0.97 kPa). 而且 8 月份植物生长进入旺盛期, 地上生物量达到最大, 适宜的温度、充足的水分使其 α 和 P_{max} 值最高. 9 月份虽然日均最大光合有效辐射最强 ($1850 \mu mol PAR \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$); 日最大饱和水汽压差最小(0.77 kPa), 但气温开始下降, 部分植物在下甸也开始缓慢衰老, 光合能力减弱, 这使得 α 值迅速降为 $0.0177 \mu mol CO_2 \cdot \mu mol^{-1} PAR$. 但是, 逐渐恶劣的环境只是导致群落枯黄速率开始相对增大, 叶面积增长减缓并开始降低, 而群落地上净生物量的绝对值仍然很高^[14], 因而此时的 P_{max} 和日均 CO_2 吸收最大速率仍然可以维持在一个比较高的水平. 到了 10 月

份, 植物开始全面枯黄衰老, 气温迅速下降, 在凌晨最低可达零下 5℃, 表层土壤温度也接近零度. 降水量仅 9.6 mm. 尽管光照仍然比较充足($1580 \mu mol PAR \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), 但整个生态系统的光合作用已经变的很弱, α 和 P_{max} 值均降为最低.

3.2 α 值与世界其他草地生态系统的比较

与世界上其他的草地生态系统相比, 当雄高寒草甸生态系统的日均 CO_2 吸收速率和 α 值明显偏小. 例如北美大草原生长季 CO_2 日吸收速率最高可以达到 $-1.3^{[15]} mgCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ($30 \mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$), $-1.2^{[16]} mgCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ ($27.2 \mu molCO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$),

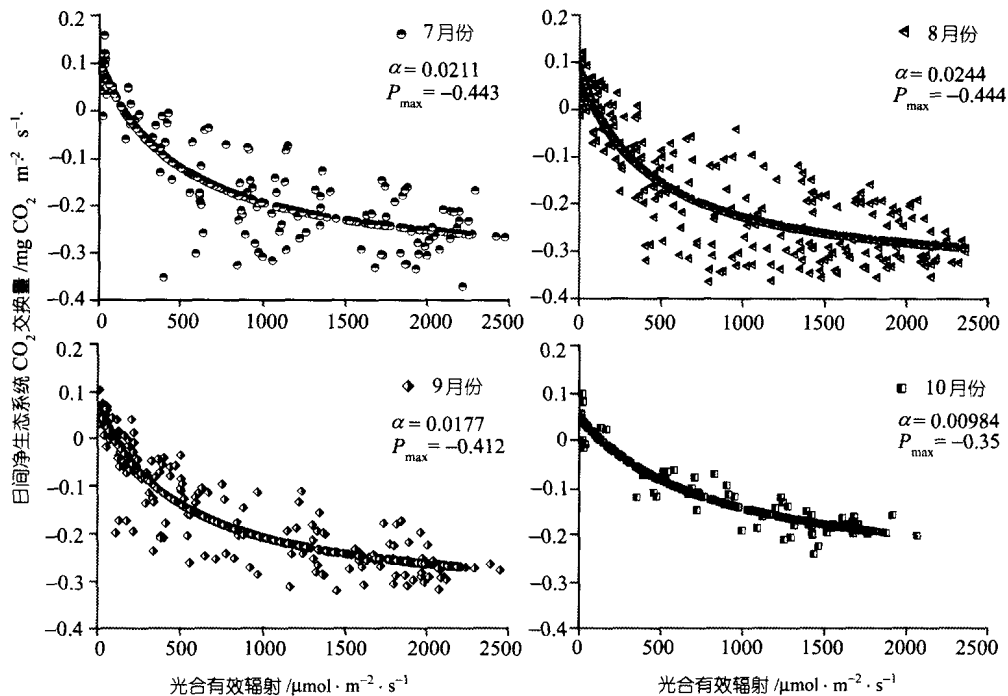


图3 当雄高寒草甸生态系统 2003 年生长季 α , $P_{\max}$ 值的动态变化

而当雄地区在草盛期仅 $-0.288 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($6.538 \text{ } \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 原因可能是这些地区 LAI 比较高, 可达 $4 \sim 5 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$, 而且通常都由比较耐旱的 C_4 植物组成^[17]. 而当雄的植被为 C_3 植物, 且藏北高原水热条件差, 植株矮小, 一般高 $3 \sim 5 \text{ cm}$, 地上生物量小, LAI 较低, 最高仅 $1.86 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$. 这大概是高寒草甸生态系统日均 CO_2 吸收速率偏低的原因.

Andrew 等^[18]在美国俄克拉荷马州高草草原用涡度相关法测得的 α 值在生长季水分充足时为 $0.0348 \text{ } \mu\text{molCO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$; 有水分胁迫时降为 $0.0234 \text{ } \mu\text{molCO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$; 植物进入衰亡期时仅 $0.0114 \text{ } \mu\text{molCO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$. 而当雄高寒草甸在光照、温度、降水等各项环境因子都很适宜、植物生长最旺盛时, α 值仅 $0.0244 \text{ } \mu\text{molCO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$. Ruimy 等^[13]认为 C_3 、 C_4 植物生长旺盛期的 α 值最高不能大于 $0.0441 \text{ } \mu\text{molCO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$, 这与本文中的结果是一致的. Luo Yiqi 等^[10]比较了 CO_2 加富及自由大气两种条件下植物冠层的 α 值, 发现 CO_2 加富时冠层 α 值比自由大气时增大了 31.5% , 而且冠层 α 值随着植物的生长, LAI 的增加也相应增大. 例如, 自由大气条件下

植物 LAI 从 $0.6 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$ 增加到 $4.5 \text{ m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$, 冠层 α 值也从最初的 $0.0229 \text{ } \mu\text{molCO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$ 增大到 $0.076 \text{ } \mu\text{molCO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$. Monje 等^[7]也曾指出在植物的不同生长阶段, CO_2 加富引起的冠层 α 值增加可达 $9\% \sim 30\%$. 可见, 环境 CO_2 浓度对 α 值有重要影响. 张树源等^[8]和刘允芬等^[9]在对青藏高原冬小麦旗叶光合作用研究后指出, 青藏高原主要 C_3 植物光合作用 α 值较低, 约为内陆平原地区的 $2/3$, 其原因可能与高原空气稀薄、 CO_2 分压较低有关. 许大全^[19]也认为同一种植物在自然条件下测定时, 随海拔升高光合作用和 α 值的降低可能与空气中的 CO_2 分压有关. 因此, 当雄地区海拔 4300 多米, 高海拔及低 CO_2 分压很可能就是导致高寒草甸生态系统 α 值偏低的原因. 另外藏北高原环境恶劣, 降雨量少, 温度低, 植物生长受到限制, LAI 偏低, 也会对 α 值有一定的影响.

4 结论

本文以 2003 年生长季在当雄草原站用涡度相关法连续观测的 CO_2 通量数据为基础, 分析了青藏高原高寒草甸 α 和 $P_{\max}$ 值在生长季中的变化特征. 主要

结论如下:

(1) 青藏高原高寒草甸生态系统 α , $P_{\max}$ 值受光照、降水、温度、植物生长特性等多个环境因子的影响, 随生长季发生变化. α 表现为草盛期>草盛初期>种子成熟期>枯黄期. 最大为 $0.0244 \mu\text{molCO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{PAR}$, 最小仅 $0.0098 \mu\text{molCO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{PAR}$. 草盛初期和种子成熟期分别为 $0.0211 \mu\text{molCO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{PAR}$ 和 $0.0177 \mu\text{molCO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{PAR}$. 而 $P_{\max}$ 在草盛初期、草盛期、种子成熟期变化不大 ($0.412 \sim 0.444 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 平均为 $0.433 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($9.829 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 在枯黄期仅 $0.35 \text{ mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ($7.945 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).

(2) 青藏高原高寒草甸生态系统的 α 值与世界上其它的草原生态系统相比, 明显偏小. 高海拔及低 CO_2 分压很可能是导致 α 值偏低的原因. 另外藏北高原水热条件差, 植物生长受到限制, 植株矮小, 地上生物量小, LAI 较低, 也会对 α 值有一定的影响.

参 考 文 献

- Zhang Xianzhou, Zhang Yiguang, Zhou Yunhua. Measuring and Modeling photosynthetically active radiation in Tibet Plateau during April-October. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2000, 102: 207~212
- Penning, De vries F W T, Jansen D M, et al. Simulation of eco-physiological processes of growth in several annual crops. *wageningen: Pudoc*, 1989
- Ehleringer J, Pearcy R W. Variation in Quantum Yield for CO_2 Uptake among C_3 and C_4 . *Plant physiology*, 1983, 73: 555~559
- Jones H J. *Plant and microclimate: A Quantitative approach to environmental plant physiology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1983
- Keulen Van H, Seligman N G. Simulation of water use, nitrogen nutrition and growth of a spring wheat crop. *Wageningen: Simulation Monographs. Pudoc*, 1987
- Luo Yiqi, Hui Dafeng, Cheng Weixin, et al. Canopy quantum yield in a mesocosm study. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2000, 100: 35~48
- Monje O, Bugbee B. Adaption to high CO_2 concentration in an optimal environment: Radiation capture, canopy quantum yield and carbon use efficiency. *Plant, cell and Environment*, 1998, 21, 315~324
- 张树源, 陆国泉, 武海, 等. 青海高原主要 C_3 植物的光合作用. *植物学报*, 1992, 34(3): 176~184
- 刘允芬, 张宪洲, 周允华, 等. 西藏高原田间冬小麦的表观光合量子效率. *生态学报*, 2000, 20(1): 35~38
- Baldocchi D D, Hicks B B, Meyers T P. Measuring biosphere-atmosphere exchange of biologically related gases with micrometeorological methods. *Ecology*, 1988, 69(5): 1331~1340
- Webb E K, Pearman G I, Leuning R. Correction of flux measurements for density effects due to heat and water vapor transfer. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 1980, 106: 85~100
- Falge E, Baldocchi D, Olson R, et al. Gap filling strategies for defensible and annual sums of net ecosystem exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 107: 43~69
- Ruimy A, Jarvis P G, Baldocchi D D, et al. CO_2 fluxes over plant canopies and solar radiation: a review. *Advances in Ecological Research*, 1995, 26: 1~68
- 易现峰, 贾桂英, 师生波, 等. 高寒草甸矮嵩草种群光合作用及群落生长季节变化. *中国草地*, 2000, 1: 12~15
- Kim J, Verma S B. Carbon dioxide exchange in a temperate grassland ecosystem. *Bound. Layer Meteorol*, 1990, 52: 135~149
- Dugas W A, Heuer M L, Mayeux H S. Carbon dioxide fluxes over bermudagrass, native prairie and sorghum. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1999, 93: 121~139
- Hunt J E, Kelliher F M, McSeveny T M, et al. Evaporation and carbon dioxide exchange between the atmosphere and a tussock grassland during a summer drought. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 111: 65~82
- Andrew E S, Shashi B. Verma Year-round observations of the net ecosystem exchange of carbon dioxide in a native tallgrass prairie. *Global Change Biology*, 2001, 7: 279~289
- 许大全. 光合作用速率. *植物生理学通讯*, 1988, 5: 51~54