

基于功能平衡假说的玉米光合产物分配动态模拟^{*}

平晓燕^{1,3} 周广胜^{1,2**} 孙敬松^{1,3} 许振柱¹

(¹ 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ² 中国气象科学研究院, 北京 100081; ³ 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘 要 基于中国气象局沈阳大气环境研究所锦州农田生态系统定位观测站 2004—2008 年玉米各器官(根、茎和叶)生物量及相应环境因子的连续动态观测资料, 检验了 Friedlingstein 模型在站点与日尺度上的适用性, 并发展了基于施肥、土壤温度和土壤有效水分系数的玉米农田土壤有效养分系数模型, 建立了基于功能平衡假说的日尺度的玉米光合产物的分配模型。结果表明: 与 Friedlingstein 模型相比, 本文所建的玉米光合产物分配模型能更好地模拟玉米光合产物分配动态, 为准确模拟日尺度的玉米农田生态系统生产力提供了技术支持。

关键词 光合产物分配模型 功能平衡假说 玉米 普适性生长方程 土壤有效养分系数
文章编号 1001-9332(2010)01-0129-07 中图分类号 S513 文献标识码 A

Dynamic simulation of photosynthate allocation in maize organs based on functional equilibrium hypothesis. PING Xiao-yan^{1,3}, ZHOU Guang-sheng^{1,2}, SUN Jing-song^{1,3}, XU Zhen-zhu¹
(¹ State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ² Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081, China; ³ Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). - Chin. J. Appl. Ecol. 2010 21(1): 129-135.

Abstract: By using the 2004-2008 observation data of maize biomass and related environmental factors from the Jinzhou Agricultural Ecosystem Research Station of Shenyang Institute of Atmospheric Environment under China Meteorological Administration (CMA), the Friedlingstein model was validated and tested at station site and daily time scales. A model of soil available nutrient coefficient for maize field was developed, based on fertilization, soil temperature, and soil available water; and a daily time scale maize photosynthate allocation model was built, according to the functional equilibrium hypothesis. Comparing with Friedlingstein model, the daily time scale maize photosynthate allocation model could give more accurate simulation of photosynthate allocation in maize root, stem, and leaf, and provide technical support for accurate simulation of daily net primary productivity of maize agro-ecosystem.

Key words: photosynthate allocation model; functional equilibrium hypothesis; maize; universal growth equation; soil available nutrient coefficient.

植物生长受光照、水分、养分和 CO₂ 浓度等环境因子的影响^[1]。环境胁迫将使植物调整其光合产物向各器官的分配比例以确保资源的最优利用^[2], 进而影响植物的生长与发育。由于植物光合产物分配的机理研究远落后于光合、呼吸及叶片生长的机理研究^[3], 制约了陆地生态系统生产力及碳收支的准确评估, 是当前植物生态学和遗传学研究中的热点问题^[4]。

目前, 关于植物光合产物的分配机理主要有 3 个假说: 功能平衡假说^[2]、源汇关系假说^[5]和相关生长关系假说^[6]。源汇关系假说认为植物光合产物分配由源的供应能力、汇的竞争能力及韧皮部对光合产物的传输能力决定; 相关生长关系假说认为植物具有“普遍”的生物量分配模式, 这 2 个假说都不能很好地解释环境因子对植物光合产物分配的影响。功能平衡假说认为当植物生长受某种资源限制时, 植物将优先向吸收该资源的器官分配光合产物。植物叶片是进行光合作用的器官, 根系是吸收养分和水分的器官。当光照减弱时, 光合产物向叶片的分

^{*} 国家杰出青年科学基金项目(40625015)和国家重点基础研究发展规划项目(2006CB400502)资助。

^{**} 通讯作者。E-mail: gszhou@ibcas.ac.cn

2009-06-02 收稿, 2009-11-01 接受。

配比例增加,而当水分和养分受限时,光合产物将更多地分配到根部^[5]。但也有研究表明,光照增强后叶片的分配比例基本保持不变^[7],而茎部的光合产物将逐渐向根系转移,导致茎的分配比例降低。为此,Hunt等^[8]进一步完善了功能平衡假说,指出光照减弱后,光合产物向茎的分配比例增加、向根系的分配比例降低,从而使功能平衡假说能很好地解释光照、水分、养分及CO₂等环境因子对植物光合产物分配的影响。基于此,Friedlingstein等^[9]发展了一个适于全球尺度的光合产物分配模型,并已被耦合到不同的陆地生态系统模型中^[10-11]。国内关于植物光合产物分配的研究主要集中在农作物,且大都认为农作物的光合产物分配在某一生长阶段为常数^[12]。而且,关于植物光合产物的分配模型均基于观测资料的经验公式,没有考虑植物光合产物的分配机理。Friedlingstein模型尽管揭示了环境因子对植物光合产物分配的影响,并已在全球尺度的模拟研究获得了广泛应用,但缺乏站点尺度的实测资料验证^[9]。为此,本研究试图基于中国气象局沈阳大气环境研究所锦州农田生态系统野外观测站玉米各器官生物量及相应环境因子的连续动态观测资料(2004—2008年)检验Friedlingstein模型在站点尺度上的适用性,并发展了基于功能平衡假说的玉米光合产物分配模型,以期为准模拟玉米农田生态系统生产力及其陆-气通量交换提供参考。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究地点位于中国气象局沈阳大气环境研究所锦州农田生态系统野外观测站(41°49' N,121°12' E,海拔17.0 m)。该区属暖温带季风性气候,年均气温9.1℃,年均降水量568.8 mm,年均蒸发量1143 mm。土壤为典型棕壤,pH值6.3,有机质6.41~9.43 g·kg⁻¹,全氮0.69 g·kg⁻¹。无霜期180 d,主要农作物为玉米,每年5月初出苗,9月末收割。施用的氮(N)肥为碳酸氢铵,玉米生长季用量为300 kg N·hm⁻²,播种前一次性施到田中,以保证作物的养分供应。生长期不进行人工灌溉。玉米成熟收割后,秸秆及时运出,不实施秸秆还田。2004—2008年玉米播种密度分别为4.78、4.88、3.91、3.80和4.34株·m⁻²。

1.2 指标的测定和推算

1.2.1 生物量 2004—2008年生长季内(5—9月),每月进行一次生物量调查。在研究区内设置667 m²

的样方,每次在样方内选取5株玉米,以30 cm为一层,分层测定茎和叶的生物量,抽雄期以后测定果穗的生物量。同时,用土钻(内径10 cm)测定0~20 cm、20~40 cm和40~60 cm土层的玉米根系生物量。根系用流水冲洗并过0.25 mm土壤筛。所有样品于65℃烘箱中烘干48 h至恒量后称取干质量。其中2004年只进行了地上生物量的调查。

1.2.2 叶面积指数 在测定生物量的同时,用直尺测量每株玉米所有叶片的长度和宽度,基于长与宽的乘积再乘以经验系数0.75得到单株玉米的叶面积,在此基础上,乘以种植密度即可得到叶面积指数^[13]。

1.2.3 生产力 为得到逐日的玉米生产力数据,需要对观测的生物量数据进行时间插值。研究表明,玉米总生物量、果穗生物量和叶面积指数与出苗天数的关系满足改进后的Logistic方程^[14]。为此,采用改进后的Logistic方程对2004—2008年的实测生物量进行拟合得到每天的生物量,进而计算每天的生产力。

考虑到玉米种植密度及水热因子的影响,需要对数据进行归一化处理^[15]。由于2005年测量的玉米各组分生物量资料较齐全,对2004年及2006—2008年的数据进行归一化处理,再用2005年数据对方程进行验证。以玉米总生物量为例,归一化处理如下:

$$y_r = y_t / y_{\max} \tag{1}$$

式中 y_r 为相对总生物量, y_t 为出苗第 t 天的总生物量(g), y_{\max} 为生长季最大总生物量(g)。

玉米出苗后将经历苗期、抽雄期和成熟期3个阶段。罗新兰等^[16]研究表明,玉米出苗到抽雄所需≥10℃有效积温为686℃·d,自标准抽雄日(7月16日)至成熟期所需≥10℃活动积温为1500℃·d。抽雄期提前一天,抽雄至成熟所需活动积温将相应增加13℃·d;反之,则减少13℃·d。由此,依据积温将玉米从出苗到成熟划分为2个阶段来进行归一化处理:

$$DS = \begin{cases} T_1/686 & T_1 \leq 686 \\ 1 + T_2/[1500 - 13(a - 72)] & T_1 > 686 \end{cases} \tag{2}$$

$$T_1 = \sum_{i=1}^a \Delta(T_i - 10) \tag{3}$$

$$T_2 = \sum_{i=a+1}^t T_i \quad T_i \geq 10^\circ\text{C} \tag{4}$$

式中 DS 为标准化的生育期, T_1 为≥10℃有效积温(℃·d), T_2 为自抽雄期开始≥10℃活动积温(℃

· d) DS 值为 1 表示抽雄期开始; T_i 为日均气温 ($^{\circ}\text{C}$) μ 为出苗到抽雄的天数 (d). 有研究得出锦州地区玉米 25 年的平均出苗期为 5 月 3 日^[16], 则该区的 a 平均值为 72.

用 Sigmaplot 10.0 对 2004 年和 2006—2008 年标准化生育期与相对总生物量、相对穗生物量和相对叶面积指数进行 Logistic 回归, 回归方程如下:

$$y = a / [1 + \exp(b + cx + dx^2)] \quad (5)$$

式中: y 为相对总生物量、相对穗生物量或相对叶面积指数; x 为标准化生育期; a 为最大负载量; c 和 d 为固有增长率; b 为常数.

1.2.4 土壤含水量 2004—2008 年生长季 0 ~ 40 cm 土层 (每 10 cm 一层, 共 4 层) 的土壤体积含水量由气象梯度仪中 Esay AG 土壤水分传感器测得, 土壤体积含水量除以土壤容重即得土壤质量含水量.

1.2.5 气象数据 研究区 2004—2008 年生长季的日均气温 ($^{\circ}\text{C}$) 和日均土壤温度 ($^{\circ}\text{C}$) 由气象梯度仪测得. 由于气象梯度仪每 30 min 输出一组数据, 在此, 通过将每天观测的 48 组数据平均得到日均气温和日均土壤温度.

1.3 Friedlingstein 模型的改进

玉米光合产物分配模型的发展基于月尺度的 Friedlingstein 模型机理^[9]. 基于功能平衡假说, 光照、水分和养分等资源限制对植物光合产物向根、茎和叶分配的影响可计算如下:

$$P_{\text{Root}} = 3r_0 \{L / [L + 2\min(W, N)]\} \quad (6)$$

$$P_{\text{Stem}} = 3s_0 \{\min(W, N) / [2L + \min(W, N)]\} \quad (7)$$

$$P_{\text{Leaf}} = 1 - (P_{\text{Root}} + P_{\text{Stem}}) \quad (8)$$

式中: P_{Root} 、 P_{Stem} 和 P_{Leaf} 分别为光合产物向根、茎和叶的分配比例; r_0 和 s_0 为在没有资源限制时光合产物分别向根和茎的分配比例, 取值均为 0.3; L 为植物光利用系数, 可用每天的叶面积指数 (LAI) 来估算 $L = e^{-K \cdot LAI}$, 式中, K 为消光系数, 取值 0.5; $\min(W, N)$ 为土壤有效水分系数 (W) 和土壤有效养分系数 (N) 中较小的一个, 其值介于 0 (资源极端匮乏) 与 1 (资源最充足) 之间.

$$W = (SW_m - WP) / (FC - WP) \quad (9)$$

$$N = T_{\text{factor}} \times W_{\text{factor}} \quad (10)$$

式中: SW_m 为土壤质量含水量 (%); FC 为土壤田间持水量 (%); WP 为土壤萎蔫系数 (%); 土壤有效养分系数 (N) 用土壤氮素表示, 其反映了微生物的矿化作用, 与水热因子密切相关; T_{factor} 为温度限制因子; W_{factor} 为水分限制因子.

Friedlingstein 模型在利用式 (10) 计算 N 时,

W_{factor} 为土壤有效水分系数 (W), T_{factor} 的算式如下:

$$T_{\text{factor}} = 2^{[(T_{\text{air}} - 30) / 10]} \quad (11)$$

式中: T_{air} 为空气温度 ($^{\circ}\text{C}$).

由于土壤温度较空气温度能更好地反映温度对微生物矿化作用的影响^[17], 因此, Kirschbaum^[17] 基于大量的温室试验数据建立了基于土壤温度的 T_{factor} 计算方法:

$$T_{\text{factor}} = \exp[3.36(T - 40) / (T + 31.79)] \quad (12)$$

式中: T 为 5 cm 深处的土壤温度 ($^{\circ}\text{C}$).

尽管式 (10) 通过土壤有效水分系数反映了水分对微生物矿化作用的影响, 但并没有实测资料的验证. Paul 等^[18] 基于 12 个样地的观测数据指出, 将土壤有效水分系数 (W) 作为 W_{factor} 并不合适, 并建立了基于土壤有效水分系数的 W_{factor} 计算方程:

$$W_{\text{factor}} = [1 / (1 + 6.63 \exp(-5.69W))] \quad (13)$$

考虑到本研究样地在播种前施加了氮肥, 这将影响土壤有效养分系数 (N), 进而影响玉米光合产物的分配. 为此, 需对土壤有效养分系数进行校正. 郭建华等^[19] 研究表明, 当施肥量为 $300 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2}$ 时, 植物 N 的回收利用率 22.33%. 所以, 本文对土壤有效养分系数进行施肥校正的公式为:

$$N = T_{\text{factor}} \times W_{\text{factor}} + 0.22 \quad (14)$$

根据式 (12) ~ (14) 可以计算基于施肥、土壤温度和土壤有效水分系数的玉米农田土壤有效养分系数. 结合方程 (6) ~ (10), 就可以模拟玉米光合产物的分配动态.

1.4 模型验证

采用 2004—2008 年实测的研究区玉米各器官生物量资料对模型进行验证. 利用均方差 (mean square error, MSE)、决定系数 (R^2) 和 Nash-Sutcliffe 效率系数 (NS) 对建立的玉米光合产物分配模型与 Friedlingstein 模型的模拟效果进行比较.

$$MSE = \frac{\sum_{i=1}^n (O_i - P_i)^2}{n} \quad (15)$$

$$R^2 = \left[\frac{\sum_{i=1}^n (O_i - \bar{O})(P_i - \bar{P})}{(\sum_{i=1}^n (O_i - \bar{O})^2 \sum_{i=1}^n (P_i - \bar{P})^2)^{1/2}} \right]^2 \quad (16)$$

$$NS = 1 - \frac{\sum_{i=1}^n (O_i - P_i)^2}{\sum_{i=1}^n (O_i - \bar{O})^2} \quad (17)$$

式中 O_i 为观测值 P_i 为模拟值 n 为样本容量 \bar{O} 和 \bar{P} 分别为观测值和模拟值的平均值. MSE 值越小, 表明模型的模拟效果越好^[20]; R^2 值越大, 表示模拟值对观测值的解释率越高^[21]; NS 越趋近于 1, 表示模拟值与观测值之间的方差越接近 0, 模型的模拟效果越好^[22].

1.5 数据处理

采用 Sigmaplot 10.0 软件对标准化生育期与相对总生物量、相对穗生物量和相对叶面积指数进行 Logistic 回归分析, 同时采用 Sigmaplot 10.0 和 Excel 软件对文中数据进行统计分析.

2 结果与分析

2.1 玉米各器官生物量及叶面积指数动态

研究区玉米农田的叶面积指数、果穗和总生物量随生育期均呈 Logistic 曲线变化. 将 2004 年和 2006—2008 年数据进行归一化处理, 得到玉米总生物量、果穗生物量和叶面积指数随标准化生育期的

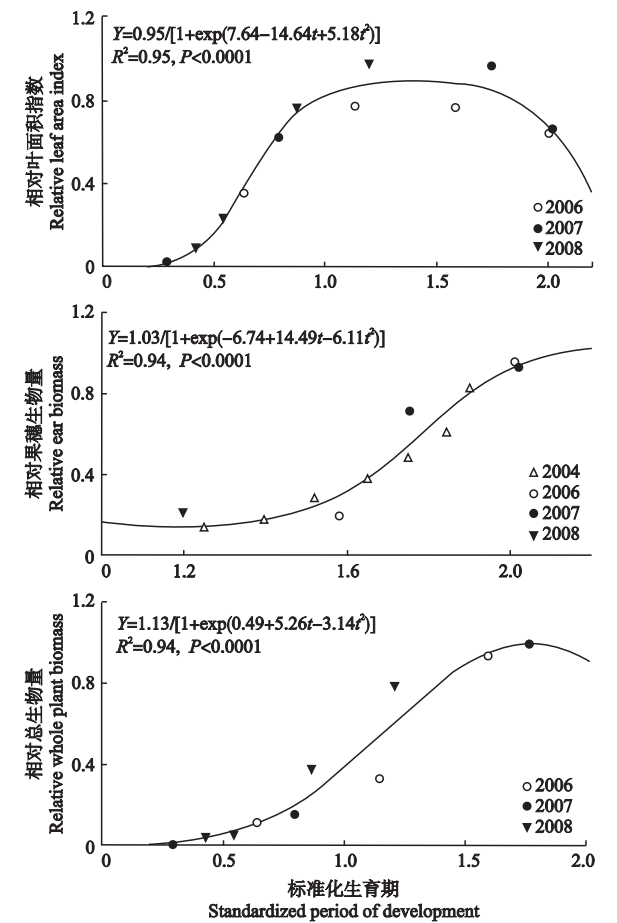


图 1 研究区玉米果穗生物量、总生物量和叶面积指数的普适性生长方程

Fig. 1 General logistic equations of relative ear biomass, whole plant biomass and LAI of maize in the study area.

普适性生长方程, 其 P 值均小于 0.0001, 均达到极显著水平(图 1). 玉米果穗生物量在抽雄后快速增加, 总生物量在生长初期快速增加, 后期趋于稳定; 叶面积指数随生育期呈单峰型曲线(图 2).

用 2005 年实测的研究区玉米生物量和叶面积指数对普适性生长方程进行验证发现, 该方程能较好地模拟玉米果穗、总生物量和叶面积指数的动态变化(图 2). 玉米总生物量减去果穗生物量得到玉米的根、茎和叶生物量的总和. 用 2005—2008 年的实测玉米根、茎和叶生物量之和对普适性生长方程进行验证发现, 该方程能较好地模拟玉米总生物量 ($R^2=0.90$, $n=19$, $P<0.01$). 依据 2005—2008 年积温得到的标准化生育期和图 1 所示普适性生长方程, 可得到逐日的玉米总生物量、果穗生物量和叶面积指数, 可为发展和验证光合产物分配模型提供基础数据.

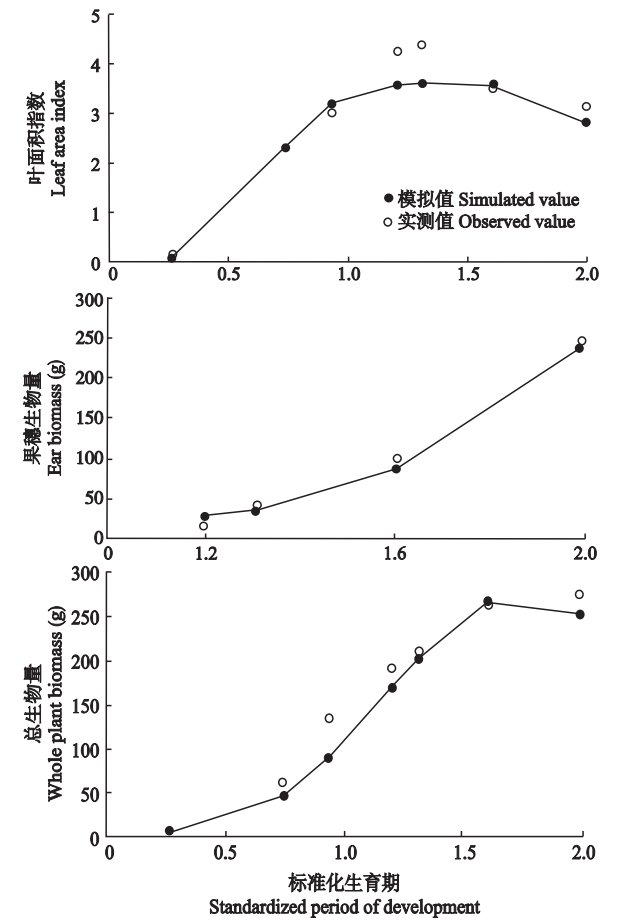


图 2 2005 年研究区玉米果穗、总生物量和叶面积指数模拟值和观测值的比较

Fig. 2 Comparison of observed and simulated ear biomass, whole plant biomass and LAI of maize in the study area in 2005.

表 1 Friedlingstein 模型和改进模型的模拟精度比较
Tab.1 Comparison of simulation accuracy between Friedlingstein model and the revised model

器官 Organ	模型 Model	均方差 MSE	决定系数 R ²	Nash-Sutcliffe 系数 NS
茎 Stem	Friedlingstein 模型 Friedlingstein model	798.56	0.85	0.78
	改进模型 Revised model	585.67	0.86	0.84
叶 Leaf	Friedlingstein 模型 Friedlingstein model	354.23	0.77	0.82
	改进模型 Revised model	355.76	0.79	0.82
根 Root	Friedlingstein 模型 Friedlingstein model	99.86	0.79	0.76
	改进模型 Revised model	89.11	0.81	0.80

2.2 模型验证

利用普适性生长方程得到玉米每天的根、茎、叶之和的生物量和生产力,再用式(6)~(14)逐日估算玉米根、茎和叶的分配比例,最终得到每日的玉米根、茎和叶生产力的模拟值,生产力逐日累加即得生物量.用 2005—2008 年研究区不同生育期的实测玉米根、茎、叶生物量对 Friedlingstein 模型和改进后模型进行适用性检验.结果表明,与 Friedlingstein 模型相比,改进后模型能更好地模拟玉米根、茎和叶生物量动态,降低了茎和根的均方差,提高了模型对根、茎和叶的模拟值与观测值之间的决定系数,以及茎与根模拟的 NS 值(表 1,图 3).

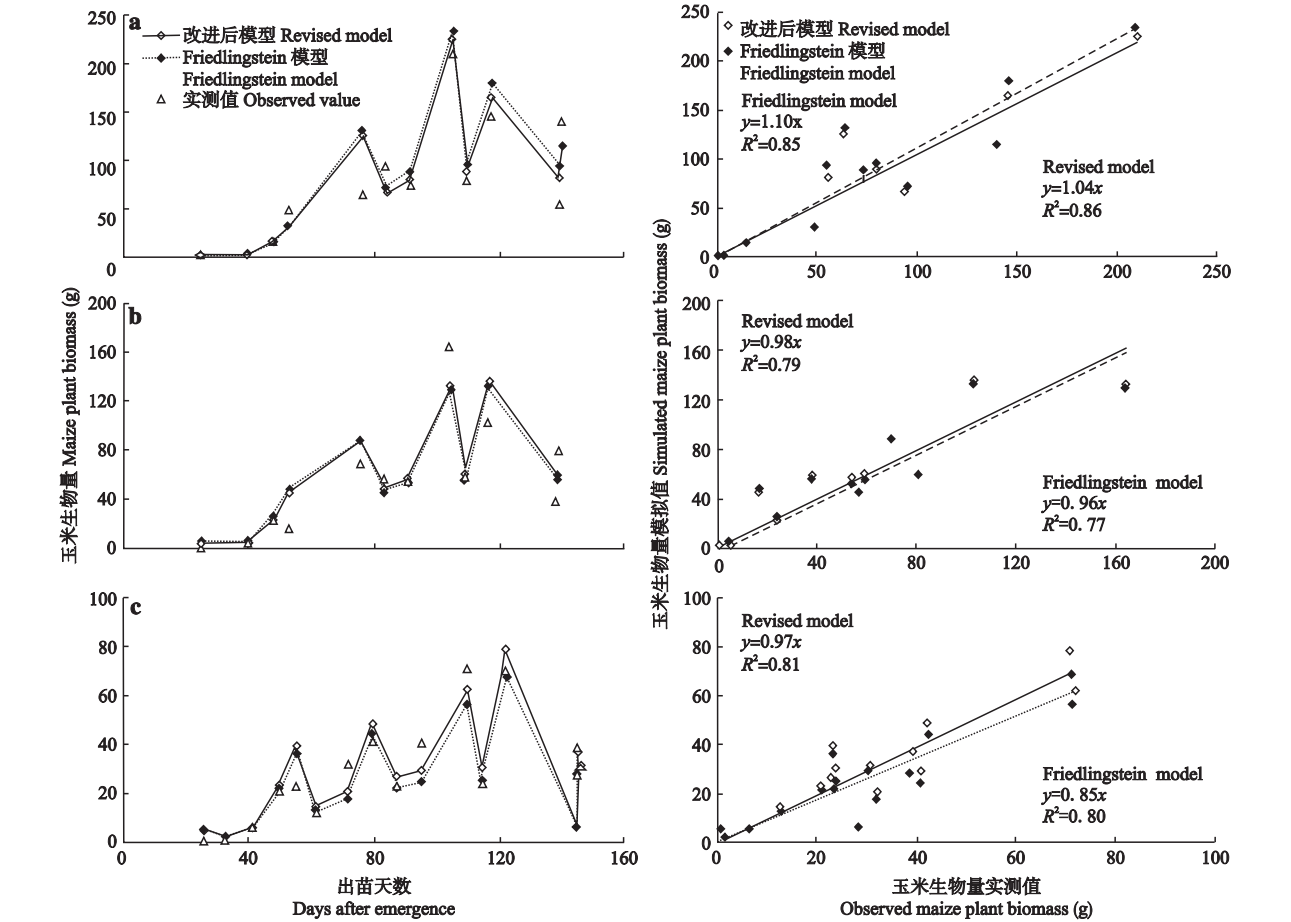


图 3 2005—2008 年 Friedlingstein 模型和改进模型玉米各器官生物量模拟值与实测值的比较
Fig.3 Comparison of observed and simulated stem, leaf and root biomass of maize derived from Friedlingstein model and revised model from 2005 to 2008.

a)茎 Stem; b)叶 Leaf; c)根 Root.

3 讨论

3.1 玉米普适性生长方程

本研究表明,玉米总生物量、果穗生物量和叶面

积指数随生育期的变化可用改进后的 Logistic 方程描述.但玉米品种、播期、种植密度和管理措施等因素都会对玉米的生物量和叶面积指数产生影响,使不同年份的数据相差很大^[14],限制了作物生长模型

的发展。目前对玉米不同器官生物量动态的研究已有很多,但有关生物量普适性生长方程的研究则鲜见报道。张旭东等^[15]利用黄土高原夏玉米连续4年的观测资料建立了叶面积指数随积温的普适性生长方程,将多年的叶面积指数动态用一个方程表述,为准确模拟黄土区夏玉米的叶面积指数动态提供了依据。本研究基于归一化处理后的实测数据建立了玉米总生物量、果穗生物量和叶面积指数(LAI)的普适性生长方程,验证结果表明,普适性生长方程能较好地模拟玉米总生物量、果穗生物量和叶面积指数的生长动态,可为区域和全球尺度的作物模拟和生长监测提供参考。

3.2 光合产物分配模型

植物光合产物分配的准确模拟直接影响到陆地生态系统生产力和碳收支的准确评估。Thornley^[23]构建的源-汇关系模型能够较好地模拟植物光合产物分配,但模型需要的参数太多,且大都难以获取,很难用于实际模拟。Ma等^[24]构建了基于源汇关系假说的玉米生长模型(GREENLAB),可较好地模拟玉米地上生物量动态,但没有考虑地下生物量,限制了该模型的应用。功能平衡假说被认为能较好地反映环境因子(光照、CO₂、水分、N和P等)对植物光合产物分配的影响^[5]。Shipley等^[25]采用22个草地类型的试验数据验证了功能平衡假说,指出该假说可较好地反映光合产物分配对环境因子变化的响应。正因为如此,基于功能平衡假说的植物光合产物分配模型已被耦合到许多陆地生态系统模型中,包括加拿大陆地生态系统模型(CTEM)^[10]和全球植被动态模型(ORCHIDEE)^[11]。

尽管基于功能平衡假说的Friedlingstein模型能够较好地反映光照和水分对植物光合产物分配的影响,但土壤有效养分系数的定量描述还存在很多困难^[26]。土壤养分(N)有效性主要受矿化速率的影响,土壤温度和湿度是影响土壤氮矿化的最主要因子^[27]。在模拟温度对微生物矿化作用的影响时,以往基于功能平衡假说的光合产物分配模型通常采用气温的温度敏感性(Q_{10})方程,并将 Q_{10} 取定值2,以反映在一定的土壤温度(0℃~40℃)范围内,氮素矿化速率随土壤温度的升高而增大。但Rodrigo等^[28]研究表明,矿化作用对温度的敏感性随土壤温度的升高而降低,如当5 cm深处的土壤温度从10℃升高到20℃时, Q_{10} 从4.5降到2.5。因此,采用 Q_{10} 表征土壤温度对氮素矿化的影响并不准确。Kirschbaum等^[17]利用大量温室试验数据建立了基于土

壤温度的温度限制因子方程,该方程可较好地反映温度对微生物矿化作用的影响,为准确模拟温度对微生物矿化作用的影响提供了依据。在模拟水分对微生物矿化作用的影响时,通常采用土壤相对含水量来描述土壤水分对氮矿化的影响^[18]。目前,关于土壤含水量对氮矿化速率的影响公式有很多,但还没有一个统一的表述,且缺乏实测资料的验证。Paul等^[18]基于12个样地33个土壤类型的实测数据对常用的土壤相对含水量对微生物矿化作用的影响公式进行了验证,指出S形曲线能很好地描述土壤相对含水量对净矿化速率的影响,进而建立了基于土壤有效水分系数的水分限制因子方程,较好地反映了水分对微生物矿化作用的影响,为准确模拟水分对微生物矿化作用的影响提供了依据。

本研究基于功能平衡假说的Friedlingstein模型框架,基于改进的影响土壤有效养分系数的温度和水分限制因子方程,并结合施肥对土壤有效养分系数的影响,发展了基于施肥、土壤温度和土壤有效水分系数的玉米农田土壤有效养分系数模型,建立了基于功能平衡假说的玉米光合产物分配模型。利用2004—2008年研究区玉米各器官(根、茎和叶)生物量及相应环境因子的连续动态观测资料,检验了该模型在站点与日尺度上的适用性。与Friedlingstein模型相比,本文所建的玉米光合产物分配模型对玉米根、茎和叶的模拟效果均有所提高,对生殖生长阶段的模拟效果也较好。该模型的建立为准确模拟玉米农田生态系统生产力及其陆-气通量交换提供了参考。

参考文献

- [1] Knapp AK, Smith MD. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 2001, **291**: 481–484
- [2] Bloom AJ, Chapin III FS, Mooney HA. Resource limitation in plants: An economic analogy. *Annual Reviews in Ecology and Systematics*, 1985, **16**: 363–392
- [3] Cannell MGR, Dewar RC. Carbon allocation in trees: A review of concepts for modelling. *Advances in Ecological Research*, 1994, **25**: 59–104
- [4] Lacomte A. Carbon allocation among tree organs: A review of basic processes and representation in functional-structural tree models. *Annals of Forest Science*, 2000, **57**: 521–533
- [5] Grechi I, Vivin P, Hilbert G, et al. Effect of light and nitrogen supply on internal C:N balance and control of root-to-shoot biomass allocation in grapevine. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, **59**: 139–149
- [6] McCarthy MC, Enquist BJ. Consistency between an al-

- lometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology*, 2007, **21**: 713–720
- [7] Huante P, Rincón E. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia*, 1998, **113**: 53–66
- [8] Hunt R, Nicholls AO. Stress and the coarse control of growth and root-shoot partitioning in herbaceous plants. *Oikos*, 1986, **47**: 149–158
- [9] Friedlingstein P, Joel G, Field CB, *et al.* Toward an allocation scheme for global terrestrial carbon models. *Global Change Biology*, 1999, **5**: 755–770
- [10] Arora VK, Boer GJ. A parameterization of leaf phenology for the terrestrial ecosystem component of climate models. *Global Change Biology*, 2005, **11**: 39–59
- [11] Krinner G, Viovy N, Noblet DN, *et al.* A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere-biosphere system. *Global Biogeochemical Cycles*, 2005, **19**: GB1015 doi:10.1029/2003GB002199
- [12] Ni J-H (倪纪恒), Luo W-H (罗卫红), Li Y-X (李永秀), *et al.* Simulation of leaf area and dry matter production in greenhouse tomato. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 2005, **38**(8): 1629–1635 (in Chinese)
- [13] Qi H-Y (祁红彦), Zhou G-S (周广胜), Xu Z-Z (许振柱). Vertical distribution characteristics of photosynthetically active radiation in maize canopy and its controlling factors. *Journal of Meteorology and Environment* (气象与环境学报), 2008, **24**(1): 22–26 (in Chinese)
- [14] Wang R-J (王瑞军), Li S-Q (李世清), Wang Q-J (王全九), *et al.* Evaluation of simulation models of spring-maize leaf area and biomass in semiarid agro-ecosystems. *Chinese Journal of Eco-Agriculture* (中国生态农业学报), 2008, **16**(1): 139–144 (in Chinese)
- [15] Zhang X-D (张旭东), Cai H-J (蔡焕杰), Fu Y-J (付玉娟), *et al.* Study on leaf area index of summer maize in Loess areas. *Agricultural Research in the Arid Areas* (干旱地区农业研究), 2006, **24**(2): 25–29 (in Chinese)
- [16] Luo X-L (罗新兰), An J (安娟). Heat index of maize growth and development, and distribution of variety types. *Journal of Shenyang Agricultural University* (沈阳农业大学学报), 2000, **31**(4): 318–323 (in Chinese)
- [17] Kirschbaum MUF. Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? *Biogeochemistry*, 2000, **48**: 21–51
- [18] Paul KI, Polglase PJ, O'Connell AM, *et al.* Defining the relation between soil water content and net nitrogen mineralization. *European Journal of Soil Science*, 2003, **54**: 39–48
- [19] Guo J-H (郭建华), Zhao C-J (赵春江), Meng Z-J (孟志军), *et al.* The effect of nitrogen on nitrate leaching and absorption under spring corn in dry areas of north China. *Chinese Journal of Soil Science* (土壤通报), 2008, **39**(3): 562–565 (in Chinese)
- [20] Kramer K, Leinonen I, Bartelink HH, *et al.* Evaluation of six process-based forest growth models using eddy-covariance measurements of CO₂ and H₂O fluxes at six forest sites in Europe. *Global Change Biology*, 2002, **8**: 213–230
- [21] Kucharik CJ, Barford CC, Maayar ME, *et al.* A multi-year evaluation of a dynamic global vegetation model at three AmeriFlux forest sites: Vegetation structure, phenology, soil temperature, and CO₂ and H₂O vapor exchange. *Ecological Modelling*, 2006, **196**: 1–31
- [22] Krause P, Boyle DP, Baese F. Comparison of different efficiency criteria for hydrological model assessment. *Advances in Geosciences*, 2005, **5**: 89–97
- [23] Thornley JHM. A balanced quantitative model for root:shoot ratios in vegetative plants. *Annals of Botany*, 1972, **36**: 431–441
- [24] Ma YT, Li BG, Zhan ZG, *et al.* Parameter stability of the function-structural plant model GREENLAB as affected by variation within populations, among seasons and among growth stages. *Annals of Botany*, 2007, **99**: 61–73
- [25] Shipley B, Meziane D. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology*, 2002, **16**: 326–331
- [26] Mu X-M (穆兴民), Fan X-L (樊小林). A review on ecological models of soil N mineralization. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 1999, **10**(1): 114–118 (in Chinese)
- [27] Li G-C (李贵才), Han X-G (韩兴国), Huang J-H (黄建辉), *et al.* A review of affecting factors of soil nitrogen mineralization in forest ecosystems. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2001, **21**(7): 1187–1195 (in Chinese)
- [28] Rodrigo A, Recous S, Neel C, *et al.* Modelling temperature and moisture effects on C-N transformations in soils: Comparison of nine models. *Ecological Modelling*, 1997, **102**: 325–339

作者简介 平晓燕,女,1985年生,博士研究生.主要从事全球生态学研究,发表论文2篇. E-mail: pingxy@ibcas.ac.cn

责任编辑 杨弘