

ИДЕНТИФИКАЦИЯ (ПОСТРОЕНИЕ?) (ДИНАМИЧЕСКИХ?) МОДЕЛЕЙ ТРАНСПИРАЦИИ И ФОТОСИНТЕЗА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ НА (ОСНОВЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ) ДАННЫХ ПО КАРЕЛИИ И ПОДМОСКОВЬЮ

© 2020 г. А.В. Соколов^{а,б,*}, В.К. Болондинский^в, А.Г. Молчанов^г

^а *Институт геохимии и аналитической химии им. В.И. Вернадского РАН
Россия, 119991 Москва, ул. Косыгина, 19*

^б *Институт проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН
Россия, 127051 Москва, Б. Каретный пер., д. 19, стр. 1*

^в *Институт Леса КарНЦ РАН, Петрозаводск
Россия, 185910 Петрозаводск, Пушкинская 11*

* e-mail: alexander.v.sokolov@gmail.com

Поступила в редакцию ..2024 г.

После доработки ..2024 г.

Принята к публикации ..2024 г.

Ключевые слова: фотосинтез, сосна обыкновенная, биохимическое регулирование, сбалансированная идентификация, **WUE**, потоки CO₂ и H₂O

ВВЕДЕНИЕ

Основная идея. Потепление. Нужно моделировать потоки CO₂. Нужны модели различных биогеоценозов. Например, лесов. Вопросы.
Одинаково ли функционирует сосна в разных климатических условиях?
Можно ли использовать модель сосны, идентифицированную в одной точке, для моделирования во всем ареале, в том числе для оценки потоков CO₂ в больших регионах и различных климатических условиях?

Обычно сравнивают рост деревьев или древостоев в различных регионах [...]. А что будет, если сосну из Карелии посадить в Подмоскovie? А одинаково ли устроены сосна из Карелии и Подмоскovie? Особенно на уровне внутренних функций, осуществляющих биохимическое регулирование? **Зависят ли это функции от фенотипа? (Хорошо известно, что распределение ассимилянтов зависит)**

Леса мира влияют на климат посредством физических, химических и биологических процессов, которые влияют на планетарную энергетику, гидрологический цикл и состав атмосферы. Эти сложные и нелинейные взаимодействия леса и атмосферы

могут ослабить или усилить антропогенное изменение климата. Не существует однозначного мнения касательно наблюдаемого роста концентрации CO₂ в глобальном масштабе. Этот процесс связан как с естественными колебаниями, так происходит и за счет возрастающего объема поступлений из антропогенных источников (Peters et al., 2012).

Растительность выполняет важную регулирующую функцию для климатической системы. Лесные массивы средней и южной тайги являются мощным источником поглощения CO₂, и моделирование фотосинтеза является важным элементом при оценке баланса CO₂ в биогеоценозах и в биосфере в целом.

Для исследования процессов взаимодействия растительного покрова и атмосферы в настоящее время используются математические модели разного уровня сложности, различного пространственного и временного масштаба. Возникает вопрос, могут ли результаты моделирования, полученные на основании наземных наблюдений в одном регионе, быть обобщены на другой, более южный или северный регион. Другой аспект – это обобщение результатов моделей одного уровня на другой. Например, на основе модели динамики газообмена побега сосны можно получить оценки газообмена дерева, гектара леса и т.д. (переход на другой пространственный масштаб), в минуту, час, сутки т.д. (изменение временного масштаба).

В более ранних работах (Соколов и др., 2019а, Соколов и др., 2019б, Соколов, Болондинский, 2020) был применен метод сбалансированной идентификации (Соколов, Волошинов, 2018; Sokolov, Voloshinov, 2019; Соколов и др., 2019б) путем выбора весов регуляризации на основе минимизации среднеквадратичной ошибки кроссвалидации. Использовались длительные временные ряды значений CO₂-газообмена, транспирации, устьичной проводимости и дефицита воды в сосне 40-50-летнего возраста и дополнительных наборов данных. Последние были дополнены пассивными и активными экспериментами в естественных условиях, позволяющими описать путь CO₂ в листе и его утилизацию. Был рассмотрен набор моделей динамики транспирации и CO₂-газообмена, и выбрана модель, наилучшим образом соответствующую набору имеющихся экспериментальных данных.

В данной работе проводится сравнение моделей, построенных на основе измерений CO₂-газообмена, транспирации и основных экологических факторов в южной Карелии (подзона средней тайги) и в Московской области (подзона южной тайги). Условия в данных регионах и исследуемые объекты (сосна обыкновенная) отличались по целому ряду параметров: величины фотопериода, температурный режим, временной интервал восстановления фотосинтетического аппарата после зимы, возраст деревьев и др.

Ареал сосны обыкновенной простирается от Заполярья до экваториальных районов. По общей площади ареала в мире занимает первое место среди хвойных деревьев. Приспособлена к различным температурным условиям, отличается светолюбием. В разных частях ареала выделены разновидности сосны обыкновенной, а также морфологические и экологические формы — экотипы, которые бывают характерны для определённых районов произрастания.

Ответная реакция фотосинтетического аппарата на изменения, связанные с потеплением, интенсивно исследуется в последние десятилетия (Methy et al., 1997)..

За последние десятилетия в северных широтах произошло существенное потепление, особенно зимой (Серрезе и др., 2000). Высказано предположение, что это, вероятно, увеличит продолжительность вегетационного периода и, следовательно, продуктивность лесов северного полушария (White et al., 2000; Saxe et al., 2001). Повышение температуры осенью позволяет деревьям поддерживать более высокий квантовый выход (Methy et al., 1997), однако имеется мало данных о метаболических реакциях вечнозеленых растений бореальных лесов на удлинение вегетационного периода.

Не ясно, какие процессы регулируются только температурой, солнечной радиацией, продолжительностью светового дня или комбинацией этих абиотических факторов.

Установлено, что происходит акклиматизация фотосинтетической способности рассеивания энергии фотонов, меняется состав фотосинтетического аппарата. Чтобы поддерживать баланс между захватом света и использованием энергии в условиях измененной поглощающей способности, поток энергии и фотосинтез должны регулироваться с помощью процесса, определяемого как фотостаз (Oquist and Huner, 2003). Растения разработали широкий спектр механизмов для достижения этого баланса и предотвращения фотоокислительного повреждения. Это включает в себя корректировку концентрации Хл и белка, изменения размера и организации антенн, стехиометрии и агрегации компонентов фотосинтетического аппарата, а также ряд альтернативных путей диссипации энергии (Demmig-Adams et al., 1996; Asada , 1999 ; Oquist) . и Huner, 2003 ; Munekaga et al., 2004 ; Horton et al., 2005 ; Kanervo et al., 2005 ; Ensminger et al., 2006). Все эти механизмы усложняют исследование зависимости фотосинтеза от света, особенно в ранний период вегетации. Классическая световая зависимость фотосинтеза, как гиперболы с насыщением при очень большой освещенности, имеет место лишь при определенных условиях. В нашей работе ставится задача....

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Рассматриваются данные собранные на двух деревьях сосны обыкновенной (латынь): одно ..., другое ...

В Карелии данные снимались на сосне 40-50 лет

В Подмоскowie ...

К сожалению, деревья разного размера и сроки регистрации разные ...

К сожалению, влажность в Подмоскowie использовалась из Шереметьево, что, по-видимому, привело к заметному увеличению погрешности транспирации.

ЭВОЛЮЦИОННОЕ ПОСТРОЕНИЕ МАТЕМАТИЧЕСКОЙ МОДЕЛИ

№	Модель	Карелия		Подмоскowie	
		Транспирация	Фотосинтез	Транспирация	Фотосинтез
		σ_{cv}	σ_{cv}	σ_{cv}	σ_{cv}
1	$E=Eq(t(Q,T))$				
2	$E= Eq(Q) Et(T)$				

Процессы выделения H_2O и поглощения CO_2 растением (и соответствующую модель) можно представить в виде потоковой диаграммы (рис. 1).

потребление богатых химической энергией веществ на биохимические процессы в различных частях листа. Подробное изучение дыхания не является целью данной работы, поэтому для простоты предположим, что появляющийся при этом углекислый газ попадает непосредственно в хлоропласты.

Мезофильная проводимость состоит из пассивной (обычная диффузия) и активной (ферменты ...).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Обозначения и единицы

t — время с начала моделирования (с 20 июня) (час.)

Функции времени (час.)

h — время суток (час.)

E — транспирация (ед)

P — фотосинтез (ед)

Q — солнечная радиация

T — температура

VPD — дефицит давления пара (ед)

GS_{H_2O} — проводимость устьицы для водяного пара

GS_{CO_2} — проводимость устьицы для углекислого газа

GM_{CO_2} — проводимость мезофилла для углекислого газа

W — кол-во воды в растении

WD — дефицит воды

WF — поток воды из почвы

CI — CO_2 в межклеточниках

CC — CO_2 в хлоропластах

Другие неизвестные

Swd (WD) — функция зависимости S от WD

Sq (Q) — функция зависимости S от Q

Wfwd — коэффициент, определяющий поток воды

Ca — C в атмосфере = 360

Формулы

$$E = GS_{H_2O} * VPD * 0.010017$$

$$GS_{CO_2} = GS_{H_2O} * 2.2596$$

$$P = (GS_{CO_2} + GM_{CO_2}) * (360 - 67)$$

Транспирация дерева (кг воды/час) = $E * Emult$

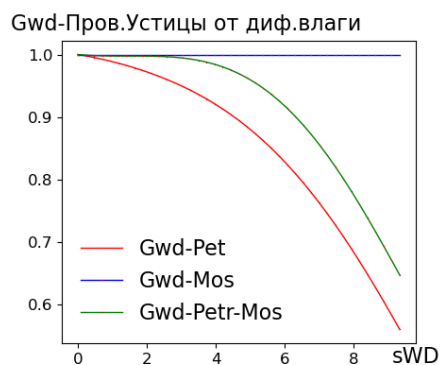
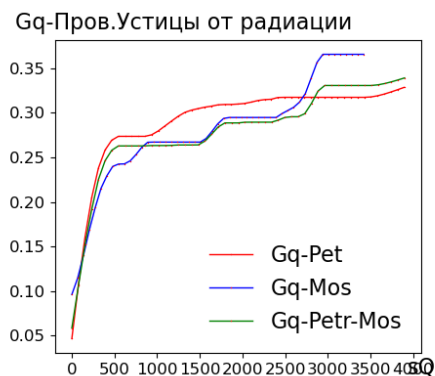
$$Emult = Sneedles * 6.48e-2 \# \text{ kg/h } 0.001 * 18g / 1000kg * 3600h$$

Полная модель

Три варианта идентификации:

- красная линия Pet на основе данных по Карелии,
- синяя линия Mos на основе данных по Подмосковью,
- зеленая линия Petr-Mos на основе данных по Карелии и Подмосковью.

Устьичная проводимость: $G = Gq(Q) * Gwd(WD)$

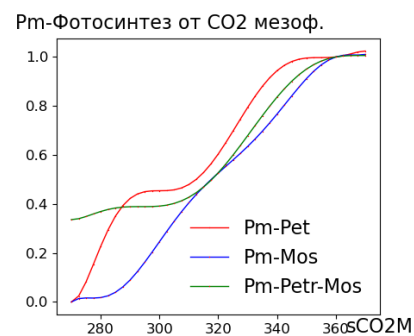
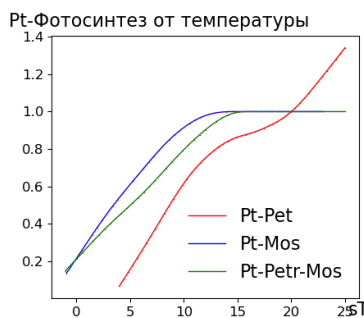
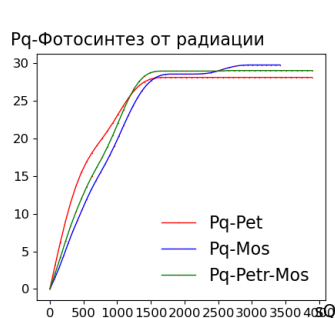


Второй график: В Подмосковье весной дефицит слабый. Устьицы

Фотосинтез: $P = Pq(Q) * Pt(T) * Pm(CO2M) - Pbr$

$CO2M$ – концентрация угл. газа в мезофилле (на хлоропластах?)

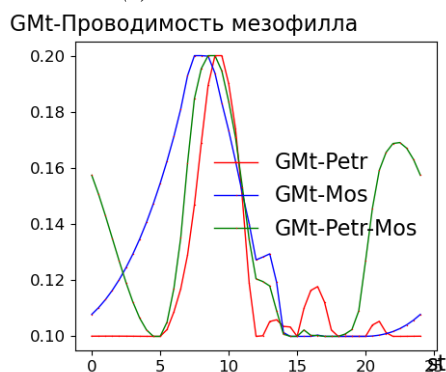
Pbr – дыхание (0.14-Петр, 0.02-Моск, 0.078 – Петр-Мос)



Проводимость мезофилла: $GMt(t)$

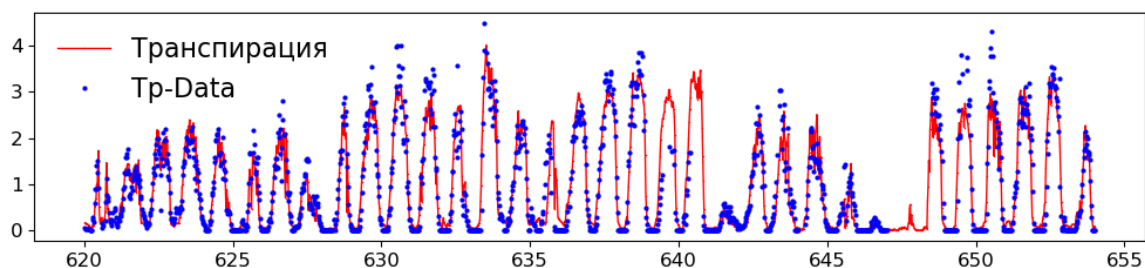
t – время суток

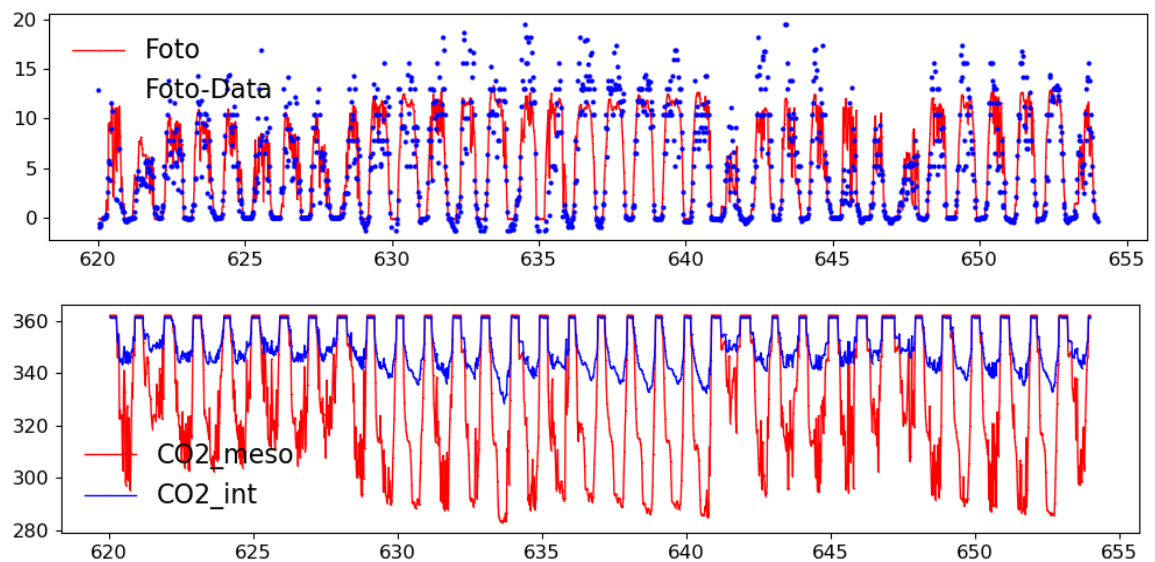
$0.1 \leq GMt(t) \leq 0.2$



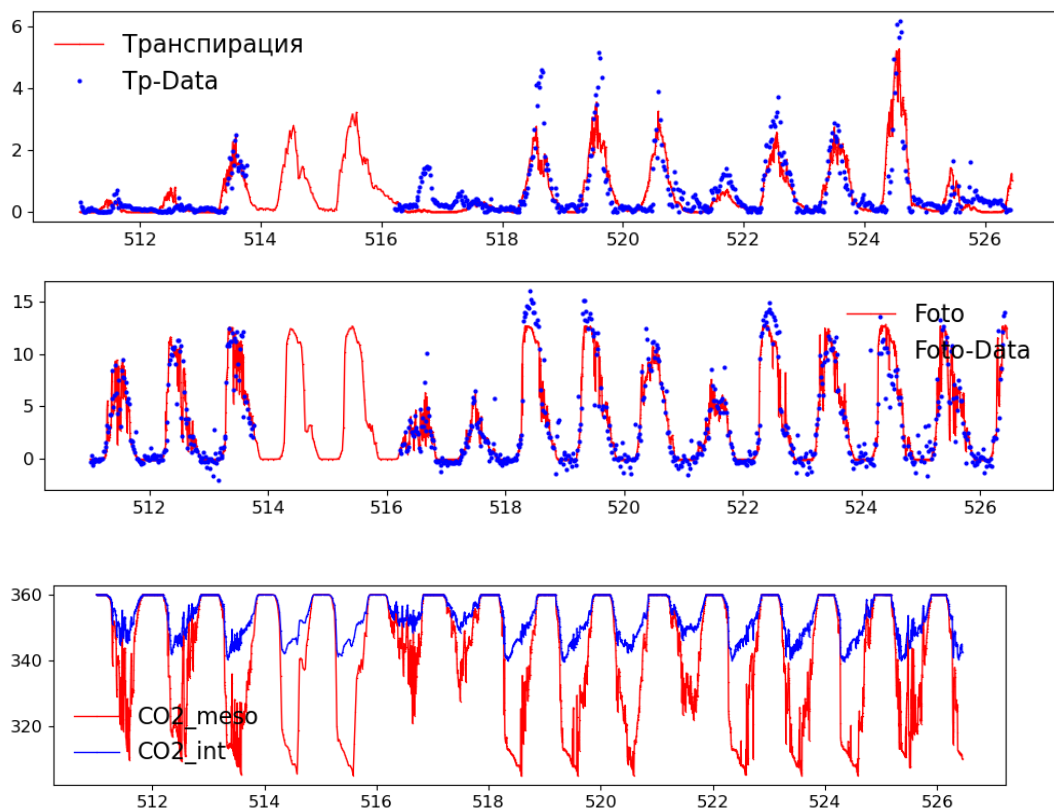
Зеленая линия ведет себя странно, может взять диапазон от 5 до 20 часов

Итого Петр





Итого Мос



WUE

Таблица 1. Используемые обозначения и единицы измерения

Обозначение	Расшифровка	Единицы измерения
t	время с начала моделирования (с 20 июня)	час
h	время суток	час

<i>E</i>	транспирация	ммоль м ⁻² с ⁻¹
<i>P</i>	наблюдаемый или нетто-фотосинтез	ммоль м ⁻² с ⁻¹
<i>A</i>	ассимиляция CO ₂ (брутто-фотосинтез)	ммоль м ⁻² с ⁻¹
<i>R</i>	дыхание ($R = A - P$)	ммоль м ⁻² с ⁻¹
<i>Q</i>	солнечная радиация (освещенность)	ммоль м ⁻² с ⁻¹
<i>VPD</i>	дефицит давления водяного пара в воздухе	Па
<i>T</i>	температура воздуха	°C
<i>WD</i>	дефицит воды в растении	л
<i>C_a</i>	концентрация CO ₂ в воздухе	ммоль моль ⁻¹ , ppm
<i>C_i</i>	концентрация CO ₂ в межклетниках	ммоль моль ⁻¹ , ppm
<i>C_c</i>	концентрация CO ₂ в хлоропластах	ммоль моль ⁻¹ , ppm
<i>G_s</i>	устычная проводимость листа для CO ₂	моль м ⁻² с ⁻¹
<i>G_m</i>	мезофильная проводимость листа для CO ₂	моль м ⁻² с ⁻¹
<i>WUE</i>	эффективность использования воды	ммоль CO ₂ (ммоль H ₂ O) ⁻¹

Рассмотрим более подробно элементы диаграммы на рис. 1

ОБЪЕКТ ИССЛЕДОВАНИЯ И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДАННЫЕ

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Если сосну из Карелии посадить в Подмосковье, особой разницы не заметим. Вроде бы это один генотип. А вот фенофазы резко отличаются во времени. Поэтому и биохимическое регулирование в одно и тоже время будет разное. Наверное, и для одних и тех же фенофаз будут некоторые различия. В Габозере интенсивный рост начался 5-6 июня (раньше, чем обычно - 15-25 июня) и происходил при высокой температуре - 26-29 градусов днем и около 20 ночью. А в Подмосковье около 20 мая (вроде бы тоже раньше обычного), и при более низких температурах. Мы сравниваем разные фенофазы. Может это и ничего. Рост апикальный - рост камбиальный - везде нужны ассимиляты. Зато температуры более выравненные

Работа была выполнена с использованием оборудования центра коллективного пользования «Комплекс моделирования и обработки данных исследовательских установок мега-класса» НИЦ «Курчатовский институт», <http://ckp.nrcki.ru/>

В расчетах использовался сервис решения наборов независимых задач оптимизации <https://optmod.distcomp.org/apps/vladimirv/solve-set-opt-probs>. Это один из нескольких сервисов оптимизационного моделирования <https://optmod.distcomp.org> на платформе Эверест, <http://everest.distcomp.org/> (Sukhoroslov O. et al., 2015).

Работа выполнена сотрудниками ИППИ РАН при финансовой поддержке РФФ проект 16-11-10352 (разд. «Применение технологии сбалансированной идентификации для анализа моделей фотосинтеза» и «Результаты моделирования и их обсуждение»).

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН). Исследования выполнены на научном оборудовании Центра коллективного пользования Федерального исследовательского центра “Карельский научный центр Российской академии наук”. (разд. «Роль внешних факторов среды и внутренних параметров в моделях фотосинтеза на уровне листа» и «Объект исследования и экспериментальные данные»).

Приложение: Фрагмент файла задания для модели мезофильной проводимости

Ключевое слово “Var:” означает неизвестную функцию-переменную, которую необходимо идентифицировать (определить), “Param:” – известную (заданную) функцию, “EQ:” – уравнение. Знак “#” означает комментарий

```
Var:  P ( t )           # фотосинтез
Param: Q ( t )          # радиация
      T ( t )           # температура
      h ( t )           # время суток
Param: Ca ( h )          # концентрация CO2 в атмосфере от времени суток h
Var:  Ci ( t ) ≥ 64      # концентрация CO2 в межклетниках
      Cc ( t ) ≥ 64      # концентрация CO2 в хлоропластах
      A ( t ) ≥ 0        # ассимиляция CO2
      Aqt ( Q, T ) ≥ 0   # зависимость ассимиляции от Q и T
      Acc ( Cc ) ≥ 0     # зависимость ассимиляции от Cc
      R ( h ) ∈ [0, 0.2]; R(0)=R(24) # дыхание от времени суток
Param: Gs ( t )          # устьичная проводимость
Var:  Gm ∈ [0, 0.3]     # проводимость мезофилла
EQ:   P = (Ca(h) - Ci) · Gs · 1.0816 # закон Фика для устьичной проводимости
      P = (Ci - Cc) · Gm · 1.0816 # закон Фика для мезофилла
      P = A - R (h)       # фотосинтез = ассимиляция - дыхание
      A = Aqt (Q,T) · Acc (Cc) # ассимиляция
      Aqt (0,T) = 0        # при Q=0 ассимиляция не идет
      Acc (360) = 1       # нормировка
      d/dgCc(Acc(Cc)) ≥ 0  # Acc не убывает при росте концентрации Cc
      d/dgQ(Aqt(Q,T)) ≥ 0  # Aqt не убывает при росте концентрации Q
```

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барри Д. А., Даунтон У.Д.С. (1987) Зависимость фотосинтеза от факторов окружающей среды. *Фотосинтез. Т.2* (ред. Говинджи). М.: Мир, 273–364.

Болондинский В.К., Виликайнен Л.М. (2014) Исследование световой зависимости фотосинтеза у карельской березы и березы повислой в условиях разной обеспеченности

- элементами минерального питания. *Труды Карельского научного центра РАН. Серия Экспериментальная биология.* (5), 207–213.
- Болондинский В.К., Кайбияйнен Л.К. (2003) Динамика фотосинтеза в сосновых древостоях *Физиология растений* **50**(1), 105–114.
- Веселков Б.М., Тихов П.В. (1984) Связь транспорта воды по ксилеме с интенсивностью транспирации у сосны обыкновенной. *Физиология растений* (31), 1099–1107.
- Голомазова Г.М. (1987) Влияние внешних факторов на фотосинтез хвойных. Красноярск: Изд-во Краснояр. ун-та, 120 с.
- Казимиров Н.И., Волков А.Д., Зябченко С.С., Иванчиков А.А., Морозова Р.М. (1977) Обмен веществ и энергии в сосновых лесах Европейского Севера. Л.: Наука, 304 с.
- Кайбияйнен Л.К. (1990) Экофизиология водного режима сосны и сосновых древостоев: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИЭМЭЖ им. Северцова АН СССР, 45 с.
- Лайск А.Х. (1977) Кинетика фотосинтеза и фотодыхания С₃-растений. М.: Наука, 195с.
- Молчанов А.Г. (1983) Экофизиологическое изучение продуктивности древостоев. М.: Наука, 135 с.
- Оя В.М., Расулов Б.Х. (1981) Двухканальная газометрическая аппаратура для исследования фотосинтеза листа в полевых условиях. *Физиология растений* (28), 887-895.
- Соколов А.В., Болондинский В.К., Волошинов В.В. (2019а) Технология сбалансированной идентификации для выбора математической модели транспирации сосны. *Математическая биология и биоинформатика* **14**(2), 665–682.
- А.В. Соколов, В.В. Мамкин, В.К. Авилов, Д.Л. Тарасов, Ю.А. Курбатова, А.В. Ольчев (2019б) Применение метода сбалансированной идентификации для заполнения пропусков в рядах наблюдений за потоками СО₂ на сфагновом верховом болоте. *Компьютерные исследования и моделирование* **1**(11), 153-171.
- Соколов А.В., Волошинов В.В. (2018) Выбор математической модели: баланс между сложностью и близостью к измерениям. *International Journal of Open Information Technologies* **6**(9), 33–41.
- Тимохина А.В., Прокушкин А.С., Панов А.В. (2014) Суточная и сезонная динамика концентрации СО₂ и СН₄ в атмосфере над экосистемами Западной Сибири (Приенисейская часть). *Вестник КрасГАУ* (12), 83-88.
- Цельникер Ю.Л. (1978) Физиологические основы теневыносливости древесных растений. Л.: Наука, 215 с.
- Цельникер Ю.Л., Малкина И.С., Ковалев А.Г., Чмора С.Н., Мамаев В.В., Молчанов А.Г. (1993) Рост и газообмен СО₂ у лесных деревьев. М.: Наука, 256 с.

- Щербатюк А.С., Русакова Л.В., Суворова Г.Г., Янькова Л.С. (1991) Углекислый газообмен хвойных Предбалькалья. Новосибирск: Наука, 134 с.
- Campany C.E., Tjoelker M.G., Caemmerer von S., Duursma R.A. (2016) Coupled response of stomatal and mesophyll conductance to light enhances photosynthesis of shade leaves under sunflecks. *Plant, Cell Environ* **39**(12), 2762–2773.
- Eichelmann H., Laisk A. (1999) Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase content, assimilatory charge, and mesophyll conductance in leaves. *Plant Physiology* (119), 179–189.
- Eichelmann H., Oja V., Rasulov B., Padu E., Bichele I., Pettai H., Niinemets Ü., Laisk A. (2004) Development of leaf photosynthetic parameters in *Betula pendula* Roth leaves: correlations with photosystem I density. *Plant Biology* (6), 307–318.
- Flexas J., Diaz-Espejo A., Galmés J., Kaldenhoff R., Medrano H., Ribas-Carbo M. (2007) Rapid variations of mesophyll conductance in response to changes in CO₂ concentration around leaves. *Plant, Cell Environ* **30**(10), 1284–1298.
- Flexas J., Galmés J., Gallé A., Gulias J., Pou A., Ribas-Carbo M., Tomas M., Medrano H. (2010) Improving water use efficiency in grapevines: potential physiological targets for biotechnological improvement. *Aust J Grape Wine Res* **16**(s1), 106–121.
- Flexas J., Ribas-Carbo M., Diaz-Espejo A., Galmés J., Medrano H. (2008) Mesophyll conductance to CO₂: current knowledge and future prospects. *Plant, Cell Environ* **31**(5), 602–621.
- Grace J. (2000) The Carbon Cycle // The Encyclopedia of Biodiversity. 1, 609–628.
- Hu J., Moore D.J.P., Riveros-Iregui D.A., Burns S.P., Monson R.K. (2010) Modeling whole-tree carbon assimilation rate using observed transpiration rates and needle sugar carbon isotope ratios. *New Phytol* **185**(4), 1000–1015.
- IPCC (2013) Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the IPCC. — Cambridge: Cambridge University Press, 1535 p.
- Jarvis P. G. (1971) The estimation of resistances to carbon dioxide transfer. *Plant photosynthetic production manual of methods* (ed. Sestak Z., Catsky J., Jarvis P. G.), 566–631.
- Klein T., Rotenberg E., Tatarinov F., Yakir D. (2015) Association between sap flow-derived and eddy covariance-derived measurements of forest canopy CO₂ uptake. *New Phytol* **209**(1), 436–446.
- Laisk A., Loreto F. (1996) Determining photosynthetic parameters from leaf CO₂ exchange and chlorophyll fluorescence. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase specificity factor, dark respiration in the light, excitation distribution between photosystems, alternative electron transport rate, and mesophyll diffusion resistance. *Plant Physiology* (110), 903–912.

- Laisk A., Oja V. (1998) Dynamics of leaf photosynthesis. Rapid-response measurements and their interpretations. *Techniques in Plant Sciences* (1), 1–160.
- Lloyd J., Shibistova O., Zolotoukhine D. (2002) Seasonal and annual variations in the photosynthetic productivity and carbon balance of a central Siberian pine forest. *Tellus* (54 B), 590–610.
- Loreto F., Tsonev T., Centritto M. (2009) The impact of blue light on leaf mesophyll conductance. *J Exp Bot* **60**(8), 2283–2290.
- Moldau H., Kull O. (1993) Differential susceptibility of mesophyll CO₂ exchange to ozone in soil- or sand-grown *Phaseolus vulgaris* L. plants. *Photosynthetica* (28), 37–44.
- Perttu K., Bischof W., Grip H., Jansson P.-E., Lindgren Å., Lindroth A., Norén B. (1980) Micrometeorology and hydrology of pine forest ecosystems. I. Field studies. Structure and Function of Northern Coniferous Forests. *Ecol. Bull. (Stockholm)* (32), 75–121.
- Peters G.P., Marland G., Quere Le (2012) Rapid growth in CO₂ emissions after the 2008–2009 global financial crisis. *Nature Climate Change* (2), 2–4.
- Sukhoroslov O., Volkov S., Afanasiev A. (2015) A Web-Based Platform for Publication and Distributed Execution of Computing Applications // 14th International Symposium on Parallel and Distributed Computing (ISPDC). IEEE, pp. 175–184.
- Sokolov A.V., Voloshinov V.V. (2019) Balanced Identification as an Intersection of Optimization and Distributed Computing, <https://arxiv.org/pdf/1907.13444.pdf>
- Stangl Z.R., Tarvainen L., Wallin G., Ubierna N., Räntfors M., Marshall J.D. (2019) Diurnal variation in mesophyll conductance and its influence on modelled water use efficiency in a mature boreal *Pinus sylvestris* stand. *Photosynth Res.* (141), 53–63.
<https://doi.org/10.1007/s11120-019-00642-9>
- Ubierna N., Marshall J.D. (2011) Estimation of canopy average mesophyll conductance using $\delta^{13}\text{C}$ of phloem contents. *Plant, Cell Environ* **34**(9), 1521–1535.
- Warren C.R. (2008) Does growth temperature affect the temperature responses of photosynthesis and internal conductance to CO₂? A test with *Eucalyptus regnans*. *Tree Physiol* **28**(1), 11–19.