

# 基于 FLUXNET 观测数据与 VPM 模型的森林生态系统光合作用关键参数优化及验证

贾文晓<sup>1,2</sup> 刘敏<sup>1,2\*</sup> 余倩楠<sup>1,2</sup> 尹才<sup>1,3</sup> 朱希扬<sup>1,2</sup> 象伟宁<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup>华东师范大学上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200241; <sup>2</sup>华东师范大学生态与环境科学学院, 上海 200241; <sup>3</sup>华东师范大学地理科学学院, 上海 200241)

**摘要** 生态系统总初级生产力(GPP)是全球生态系统碳循环研究的重要组成部分.植被最大光能利用率( $\epsilon_{\max}$ )是陆地生态系统 GPP 模拟的关键参数.本文基于植被光合模型(VPM)和全球通量网(FLUXNET)40个站点(179条站点年数据)的涡度相关通量观测数据,采用单因素轮换法对 VPM 模型进行参数敏感性分析,并利用交叉验证法对全球森林生态系统的光合作用关键参数进行优化和验证.结果表明:森林生态系统 GPP 模型受  $\epsilon_{\max}$ 、光合最高温度( $T_{\max}$ )以及光合最适温度( $T_{\text{opt}}$ )的影响最大;优化后的  $\epsilon_{\max}$  在不同植被类型之间存在明显差异,介于  $0.05 \sim 0.08 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{PAR}$ ,常绿阔叶林>常绿针叶林>混交林>落叶阔叶林;优化后的森林生态系统  $T_{\max}$  为  $38 \sim 48^\circ\text{C}$ ,  $T_{\text{opt}}$  为  $18 \sim 22^\circ\text{C}$ ;利用分植被类型优化后的模型关键参数,VPM 模型可较好地模拟全球主要森林生态系统 GPP 的季节和年际变化.

**关键词** 最大光能利用率; VPM 模型; FLUXNET; 参数优化

**Optimization and evaluation of key photosynthesis parameters in forest ecosystems based on FLUXNET data and VPM model.** JIA Wen-xiao<sup>1,2</sup>, LIU Min<sup>1,2\*</sup>, SHE Qian-nan<sup>1,2</sup>, YIN Cai<sup>1,3</sup>, ZHU Xi-yang<sup>1,2</sup>, XIANG Wei-ning<sup>1,2</sup> (<sup>1</sup>Shanghai Key Laboratory for Urban Ecological Processes and Eco-Restoration, East China Normal University, Shanghai 200241, China; <sup>2</sup>School of Ecological and Environmental Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China; <sup>3</sup>School of Geography Sciences, East China Normal University, Shanghai 200241, China).

**Abstract:** Gross primary productivity (GPP) plays an important role in global carbon cycle. Vegetation maximum light use efficiency ( $\epsilon_{\max}$ ) is the key parameter for GPP simulation of terrestrial ecosystem. Based on the vegetation photosynthesis model (VPM) and the eddy covariance flux data at 40 stations from FLUXNET (179 site-years of data), we identified the key model parameters influencing the simulation of GPP with VPM through one-at-a-time (OAT) method. The cross validation method was employed to optimize the key model parameters and evaluate the model performance for global forest ecosystems. The results showed that the prediction of GPP was mostly affected by  $\epsilon_{\max}$ , maximum temperature for photosynthesis ( $T_{\max}$ ), and optimum temperature for photosynthesis ( $T_{\text{opt}}$ ). There were distinguishable differences for the key optimized parameters among different forest ecosystems. The optimized  $\epsilon_{\max}$  ranged from 0.05 to 0.08  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{PAR}$  (evergreen broad-leaved forest>evergreen coniferous forest>mixed forest>deciduous broad-leaved forest). The optimized  $T_{\max}$  ranged from 38 to 48  $^\circ\text{C}$ , while  $T_{\text{opt}}$  ranged from 18 to 22  $^\circ\text{C}$ . With the optimized key parameters based on ecosystem types, the VPM was able to simulate the seasonal and inter-annual variations of GPP in four forest ecosystems.

**Key words:** maximum light use efficiency; VPM; FLUXNET; parameter optimization.

本文由中国科学院战略性先导科技专项(XDA05050600)、国家自然科学基金项目(41471076, 41201092)和华东师范大学创新基金项目(78210270)资助 This work was supported by Strategic Guide Projects in Science and Technology of Chinese Academy of Sciences (XDA05050600), the National Natural Science Foundation of China (41471076, 41201092) and the Innovation Foundation of East China Normal University (78210270).  
2015-07-01 Received, 2016-01-15 Accepted.  
\*通讯作者 Corresponding author. E-mail: mliu@re.ecnu.edu.cn

准确估计和预测陆地生态系统碳循环时空变化是预测气候变化的基础,也是目前全球变化研究中最重要的前沿领域之一<sup>[1]</sup>.全球的森林生态系统面积为  $41 \times 10^8 \text{ hm}^2$ ,其净初级生产力分别占全球生态系统和全球陆地生态系统净初级生产力的 35% 和 65%<sup>[2]</sup>,在全球碳循环过程中扮演着重要角色<sup>[3]</sup>.然而,由于森林生态系统总初级生产力(gross primary productivity, GPP)模拟所采用的方法和数据各不相同,以往研究结果存在较大差异<sup>[4-7]</sup>.准确估计和预测 GPP,寻找“丢失的碳汇”并深入理解森林生态系统碳循环对全球变化的适应机制,是预测气候变化的基础<sup>[8-9]</sup>.

目前,关于陆地生态系统生产力的估算模型分为 3 类:统计模型、过程模型和光能利用率模型(light use efficiency model, LUE).统计模型发展于碳循环研究的初步阶段,是一种较为简单的生产力与环境因子的回归模型,其生理生态机制模糊,估算误差较大,如 Miami 模型、Thornthwaite 模型等<sup>[10-11]</sup>.过程模型较为复杂,所需参数较多且较难获得,区域尺度转换困难,如 Biome-BGC 模型<sup>[12]</sup>等.LUE 模型基于资源平衡理论,通过植被冠层对太阳辐射的有效利用率来估算植被的生产力<sup>[13]</sup>,如 CASA 模型<sup>[14]</sup>、植被光合模型(vegetation photosynthesis model, VPM)等.其中,VPM 模型较为简单且具有十分可靠的模拟信度,其大多数模型参数可以通过遥感信息反演获得,结合遥感的大尺度观测优势,适于从生态系统到全球不同空间尺度 GPP 的模拟,尤其是全球森林生态系统 GPP 的模拟<sup>[13]</sup>.然而,目前对于 LUE 模型中光合作用关键参数,尤其是最大光能利用率的取值存在较大争议<sup>[15]</sup>.Potter 等<sup>[14]</sup>采用最小二乘法利用全球 17 个点的植被观测资料估算出 CASA 模型的光能利用率参数,并作为全球平均值使用,如采用该数值模拟区域尺度的植被生产力将会造成低估<sup>[16]</sup>.Yuan 等<sup>[17]</sup>认为,光合作用关键参数取值因不同的植被类型而有所不同.因此,光合作用关键参数的优化,可减少全球碳收支评价的不确定性<sup>[18]</sup>.全球范围内涡度相关通量观测网络的相继建立,为基于地面资料的光合作用关键参数的优化和验证积累了基础观测数据,为碳循环模拟的模型构建及机理研究提供了有力支撑<sup>[19]</sup>.

本文从优化模型关键参数的角度出发,基于可获取的全球通量数据,对 VPM 模型中的关键参数进行甄别,从而获取全球各森林生态系统的光能利用率关键参数,并对参数优化后的模型模拟性能进行

评价,旨在构建 VPM 模型中全球森林生态系统光合作用关键参数的查找表,提高生产力模型的模拟性能,以期加深对全球陆地生态系统 GPP 估算不确定性的认识,为陆地生态系统碳循环的精确评估提供基础.

## 1 方法与数据

### 1.1 VPM 模型简介

VPM 模型是以涡度通量观测资料为基础,以遥感数据为驱动变量,模拟生态系统总初级生产力的参数模型<sup>[13]</sup>.它与经验模型相比,融合了遥感观测数据,与过程模型相比,简化了模型参数,具有广泛的应用前景.自 2004 年提出以来,VPM 被广泛应用在不同区域生态系统 GPP 估算过程中<sup>[13,20-21]</sup>.模型采用 LUE 模型的一般形式,即 GPP 等于植被吸收的光能利用率与光合有效辐射(absorbed photosynthetic active radiation, APAR)的乘积.

$$GPP = \varepsilon_g \times FAPAR_{PAV} \times PAR \quad (1)$$

$$\varepsilon_g = \varepsilon_{\max} \times T_{\text{scalar}} \times W_{\text{scalar}} \times P_{\text{scalar}} \quad (2)$$

$$T_{\text{scalar}} = \frac{(T - T_{\min})(T - T_{\max})}{(T - T_{\min})(T - T_{\max}) - (T - T_{\text{opt}})^2} \quad (3)$$

$$W_{\text{scalar}} = \frac{1 + LSWI}{1 + LSWI_{\max}} \quad (4)$$

$$P_{\text{scalar}} = \frac{1 + LSWI}{2} \quad (5)$$

式中: $\varepsilon_g$ 为光能利用效率( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$ ),表示为一个受气温( $T$ )、水分( $W$ )和叶物候( $P$ )影响的变量,其中,气温、水分和叶物候可分别参考 Xiao 等<sup>[13]</sup>提出的函数关系式进行计算; $FAPAR_{PAV}$ 为植被光合冠层吸收光合有效辐射的比率,可表示为增强植被指数(enhanced vegetation index, EVI)的线性方程; $PAR$ 为光合有效辐射(photosynthetically active radiation); $T$ 为气温( $^{\circ}\text{C}$ ); $T_{\min}$ 为光合最低温度( $^{\circ}\text{C}$ ); $T_{\max}$ 为光合最高温度( $^{\circ}\text{C}$ ); $T_{\text{opt}}$ 为光合最适温度( $^{\circ}\text{C}$ ); $LSWI$ 为陆地表面水分指数(land surface water index); $LSWI_{\max}$ 为最大陆地表面水分指数.通过获取 VPM 模型中的各变量,可反演得到 VPM 模型各关键参数.

### 1.2 数据来源及处理

FLUXNET 是国际通量观测研究网络,为区域或全球尺度的碳水循环模拟提供了强有力的数据基础<sup>[19]</sup>.本文使用 FLUXNET 40 个站点(179 条站点年数据)的森林生态系统涡度相关通量观测数据(<http://fluxnet.fluxdata.org/>).其中,常绿针叶林生态系

统( evergreen needle-leaf forest, ENF) 有 92 条站点年数据, 落叶阔叶林( deciduous broad-leaf forest, DBF) 和常绿阔叶林生态系统( evergreen broad-leaf forest, EBF) 分别为 38 和 28 条站点年数据, 而混交林生态系统( mixed forest, MF) 为 21 条站点年数据( 表 1). 具体数据项包括全年 30 min 步长的 GPP、PAR 和气温数据. 为了与 VPM 模型模拟步长匹配, GPP 与 PAR 采用 8 d 的累加值, 气温采用 8 d 的平均值.

采用中分辨率成像光谱仪( moderate-resolution imaging spectro radiometer, MODIS) 的 500 m 地表反射率 8 d 合成产品 MOD09A1, 根据站点通量塔的经纬度, 提取相应的红光波段、近红外波段、蓝光波段以及短波红外波段, 计算 LSWI 和 EVI, 以获取冠层水分标量(  $W_{\text{scalar}}$ ) 和叶物候标量(  $P_{\text{scalar}}$ ).

$$LSWI=(\rho_{\text{nir}}-\rho_{\text{swir}})/(\rho_{\text{nir}}+\rho_{\text{swir}}) \tag{6}$$

$$EVI=G\times(\rho_{\text{nir}}-\rho_{\text{red}})/[\rho_{\text{nir}}+L+(C_1\times\rho_{\text{red}}-C_2\times\rho_{\text{blue}})] \tag{7}$$

式中:  $\rho_{\text{nir}}$  表示近红外波段反射率;  $\rho_{\text{swir}}$  表示短波红外波段反射率;  $\rho_{\text{red}}$  表示红光波段反射率;  $\rho_{\text{blue}}$  表示蓝光波段反射率;  $C_1$  取值为 6;  $C_2$  取值为 7.5;  $L$  取值为 1;  $G$  取值为 2.5. 同时下载 MODIS 提供的 1 km 分辨率的 GPP 产品, 与 VPM 模拟结果进行对比分析.

1.3 模型关键参数的甄别和优化

本文采取单因素轮换法( one-at-a-time, OAT) 确定 VPM 模型各参数对 GPP 模拟的影响程度, 从而确定对模型模拟具有重要影响的关键参数<sup>[22]</sup>. OAT 通过改变单一参数的取值而同时保持其他参数值不变, 观察这个参数引起的模拟值的变化, 从而确定模型对此参数的敏感性. 根据 VPM 模型设置 4 个参数, 分别为  $\varepsilon_{\text{max}}$ 、 $T_{\text{min}}$ 、 $T_{\text{opt}}$ 、 $T_{\text{max}}$ , 参考以往研究结

表 1 FLUXNET 站点年通量塔观测资料  
Table 1 Observed data of FLUXNET eddy covariance flux

森林类型 Forest type	站点代码 Site ID
落叶阔叶林 Deciduous broad-leaf forest	IT-Ro1、IT-Ro2、US-Bar、US-Ha1、US-MMS、US-UMB、US-WCr
常绿针叶林 Evergreen needle-leaf forest	CA-NS1、CA-NS2、CA-NS3、CA-NS4、CA-NS5、CA-Qcu、CA-Qfo、CA-SF1、CA-SF2、DE-Tha、FI-Hyy、IL-Yat、NL-Loo、SE-Fla、SE-Nor、SE-Sk2、US-Blo、US-Ho1、US-Ho2、US-Me4、CA-Man
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaf forest	AU-Tum、AU-Wac、FR-Pue、IT-Lec、PT-Esp、PT-Mi1、VU-Coc
混交林 Mixed forest	US-PFa、US-Syv、BE-Bra、BE-Jal、BE-Vie

表 2 VPM 参数敏感性分析初始值设定  
Table 2 VPM model parameters' initial value setting for sensitivity analysis

森林类型 Forest type	最大光能 利用率 $\varepsilon_{\text{max}}$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$ )	光合最 低温度 $T_{\text{min}}$ ( $^{\circ}\text{C}$ )	光合最 适温度 $T_{\text{opt}}$ ( $^{\circ}\text{C}$ )	光合最 高温度 $T_{\text{max}}$ ( $^{\circ}\text{C}$ )	参考文献 Reference
落叶阔叶林 Deciduous broad-leaf forest	0.044	-1	20	40	[13]
常绿针叶林 Evergreen needle-leaf forest	0.040	-1	20	40	[20]
常绿阔叶林 Evergreen broad-leaf forest	0.045	2	28	48	[21]
混交林 Mixed forest	0.040	-1	20	35	[23]

果设置参数初始值( 表 2). 通过计算 VPM 模型各参数分别增加和减少 10% 幅度时模拟值的变化百分率, 从而计算对应的敏感性. 敏感性用敏感度系数表示:

$$\beta=\frac{VR}{\Delta P} \tag{8}$$

式中:  $\beta$  为模型模拟值对参数  $P$  的敏感度系数;  $\Delta P$  为参数  $P$  的变化率( %);  $VR$  为参数  $P$  发生  $\Delta P$  变化率时模型模拟值的相应变化率( %).

采用  $k$  折交叉验证(  $k$ -fold cross-validation, 本文  $k=10$ ) 进行参数优化. 将每种森林生态系统类型所有站点 8 d 步长的 GPP、PAR、气温、EVI、LSWI 等有效数据随机分为 10 份, 轮流将其中 9 份作为训练数据, 剩余 1 份作为测试数据. 基于最小二乘优化, 使用矩阵实验室( Matlab) 优化工具箱中的 lsqcurvefit 函数对训练数据进行优化操作. 而预留的测试数据用来校验模型的误差, 在所有回合结束后对模型误差进行统一分析. 交叉验证使模型模拟比较接近总样本的分布, 在最大程度利用样本的同时可防止过拟合的问题.

2 结果与分析

2.1 VPM 模型的参数敏感性

最大光能利用率是模型的直接线性变量, 其变幅与 GPP 模拟结果的变幅一致, 敏感度系数为 1. VPM 模型对于  $T_{\text{opt}}$ 、 $T_{\text{max}}$  和  $T_{\text{min}}$  的敏感性由大到小为:  $T_{\text{opt}} > T_{\text{max}} > T_{\text{min}}$ .  $T_{\text{opt}}$  敏感度系数的范围为 0.42 ~ 1.58, 对于 GPP 估算结果影响最大, 表明  $T_{\text{opt}}$  对于森林植被的光合作用起着最重要和直接的作用.  $T_{\text{max}}$  敏感度系数为 0.13 ~ 0.67, 对于 GPP 估算结果影响较大.  $T_{\text{min}}$  对于 GPP 估算结果影响最小(  $<0.36$ , 图 1).



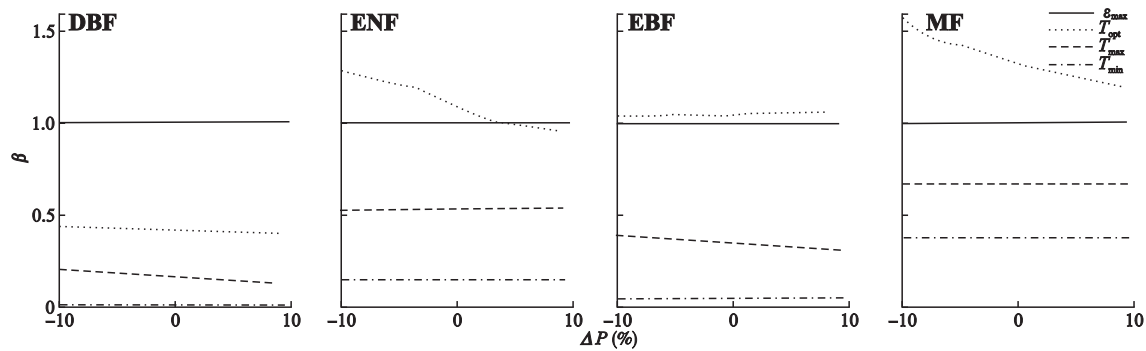


图 1 VPM 模型参数对 GPP 模拟结果的影响  
Fig.1 Influence of VPM model parameters on GPP simulation results.

$\Delta P$ : 参数的变化率 Variability of parameters;  $\beta$ : 参数敏感度 Sensibility of parameters.  $T_{opt}$ : 光合最适温度 Optimum photosynthesis temperature;  $T_{max}$ : 光合最高温度 Maximum photosynthesis temperature;  $T_{min}$ : 光合最低温度 Minimum photosynthesis temperature. DBF: 落叶阔叶林 Deciduous broad-leaf forest; ENF: 常绿针叶林 Evergreen needle-leaf forest; EBF: 常绿阔叶林 Evergreen broad-leaf forest; MF: 混交林 Mixed forest;  $\epsilon_{max}$ : 最大光能利用率 Maximum light use efficiency. 下同 The same below.

$T_{max}$  和  $T_{min}$  反映了植物对极端生境的适应,体现了低温和高温时内在的生化作用对光合的限制<sup>[16]</sup>.森林植被对于  $T_{min}$  的敏感性远低于  $T_{max}$ ,表明森林植被对低温的耐受性高于对高温的耐受性.另外,在 4 种不同类型的森林生态系统中,温度参数的敏感性排序相同,但其大小仍有所差别,除与采用的参数初值有一定关系外,还可能是由于不同类型生态系统对于温度的适应性各不相同.值得注意的是,对于 ENF 和 MF,  $T_{opt}$  的敏感度系数随参数变化率从 -10% 到 10% 增大而逐渐减小,表明与偏大的光合最适温度参数相比,偏小的光合最适温度参数将给 GPP 估算带来更大的不确定性.这可能是由于 ENF 和 MF 生态系统全年低于光合最适温度的天数多于高温的天数,导致生态系统的生产力合成对于光合最适温度偏小时不确定性更大.

2.2 VPM 模型关键参数的优化及确定

由于光合作用关键参数之间具有不同程度的相关性,选取敏感性系数较大的 3 个参数 ( $\epsilon_{max}$ 、 $T_{max}$ 、 $T_{opt}$ ) 对 VPM 模型进行优化,设置  $T_{min}$  为  $2T_{opt} - T_{max}$ .在交叉验证的基础上,对每种植被类型内所有有效 8 d 步长数据进行反演,建立不同类型森林生态系统的 VPM 模型关键参数查找表(表 3).结果表明,各类型生态系统  $\epsilon_{max}$  为  $0.05 \sim 0.08 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$ ,  $T_{max}$  为  $38 \sim 48 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ,  $T_{opt}$  为  $18 \sim 22 \text{ }^{\circ}\text{C}$ .另外,由于参数优化所用的数据不能代表全球所有不同地域的总体情况,参数存在着一定的不确定性.

优化后的  $\epsilon_{max}$  在不同类型的森林生态系统间差异显著.其中,EBF 的  $\epsilon_{max}$  最大 ( $0.08 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$ ),可能与其常绿而宽阔的叶片以及

太阳光线垂直的叶片排列方向有关;其次为 ENF ( $0.07 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$ ),该类生态系统叶片虽然纤细,但叶片间重合度较低,叶片终年常绿,能较大利用光合有效辐射;MF 和 DBF 的  $\epsilon_{max}$  较低(均为  $0.05 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$ ),MF 的垂直结构较为复杂,重叠度较高,叶片重合率较大,因此  $\epsilon_{max}$  较小,DBF 以落叶乔木为主,冬季落叶,光能利用率低,导致基于全年 GPP 数据反演的  $\epsilon_{max}$  最低.与已有研究相比,本研究模拟得到的  $\epsilon_{max}$  介于 Potter 等<sup>[14]</sup> 利用 CASA 模型估算的全球平均  $\epsilon_{max}$  ( $0.02 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$ ) 和 Yuan 等<sup>[17]</sup> 基于 VPM 模型计算的  $\epsilon_{max}$  ( $0.09 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$ ) 之间(表 3).与 Running 等<sup>[12]</sup> 利用 Biome-BGC 模型计算得到的  $\epsilon_{max}$  ( $0.04 \sim 0.06 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$ ), Zhu 等<sup>[24]</sup> 和张强等<sup>[25]</sup> 分别利用 NPP 遥感估算模型和 CASA 模型得到的中国范围内  $\epsilon_{max}$  ( $0.02 \sim 0.04 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$  和  $0.03 \sim 0.60 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$ ) 相比,本研究结果略高,这与研究所用模型和区域各不相同有关.本研究结果较为接近于 MODIS 所用的  $\epsilon_{max}$  ( $0.06 \sim 0.08 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ PAR}$ ).

温度参数的优化结果表明,  $T_{max}$  为  $38 \sim 48 \text{ }^{\circ}\text{C}$ , EBF 和 DBF 的  $T_{max}$  最高(分别为  $48$  和  $41 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ), ENF 次之 ( $39 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ), MF 最低 ( $38 \text{ }^{\circ}\text{C}$ );  $T_{opt}$  为  $18 \sim 22 \text{ }^{\circ}\text{C}$ , EBF 的  $T_{opt}$  最高 ( $22 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ), DBF 次之 ( $20 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ), ENF 和 MF 最低 ( $18 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ).不同类型森林生态系统的温度参数存在着明显差异,可能与森林生态系统所处的气候条件及物种对环境的适应能力有关.当温度长时间处于偏离最适温度环境时,植物光合作用会

表 3 本研究估计的光合作用参数与其他研究结果的对比  
Table 3 Comparison of photosynthesis parameters between this research and others

参数 Parameter	森林类型 Forest type				来源 Source
	落叶阔叶林 Deciduous broad- leaf forest	常绿针叶林 Evergreen needle- leaf forest	常绿阔叶林 Evergreen broad- leaf forest	混交林 Mixed forest	
最大光能利用率	0.08±0.01	0.06±0.01	0.07±0.01	0.07±0.01	MODIS
$\varepsilon_{\max}^*$ ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1}\text{PAR}$ )	0.09±0.01	0.10±0.01	0.09±0.01	0.09±0.01	[ 17 ]
	0.05	0.04	0.06	—	[ 12 ]
	0.03	0.02	0.04	0.02	[ 24 ]
	—	0.05	0.03	0.04~0.06	[ 25 ]
	0.04	0.04	0.05	—	[ 13, 20–21 ]
	—	—	—	0.04	[ 23 ]
	0.02	0.02	0.02	0.02	[ 14 ]
	0.05	0.07	0.08	0.05	本研究 This study
光合最适温度	21	21	21	21	[ 17 ]
$T_{\text{opt}}$ ( $^{\circ}\text{C}$ )	20	20	28	—	[ 13, 20–21 ]
	—	—	—	20	[ 23 ]
	20	18	22	18	本研究 This study
光合最高温度	40	40	40	40	[ 17 ]
$T_{\max}$ ( $^{\circ}\text{C}$ )	40	40	48	—	[ 13, 20–21 ]
	—	—	—	35	[ 23 ]
	41	39	48	38	本研究 This study

\*  $\varepsilon_{\max}$  单位转换:  $1 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1}\text{PAR} = 24.60 \sim 26.04 \text{ g C} \cdot \text{MJ}^{-1}$  ( MJ 与 mol PPFD 之间的转换系数为  $2.05 \sim 2.17^{[20]}$  ) The unit conversion of  $\varepsilon_{\max}$ :  $1 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1}\text{PAR} = 24.60 \sim 26.04 \text{ g C} \cdot \text{MJ}^{-1}$  ( The conversion coefficient between MJ and mol PPFD was  $2.05 \sim 2.17^{[20]}$  ).

对环境温度的变化产生适应,使最适温度和最高温度发生变化<sup>[26]</sup>.处于高温环境下的 EBF 和 DBF,其  $T_{\max}$  和  $T_{\text{opt}}$  偏高,处于低环境温度的 ENF 和 MF,其温度参数较低.温度参数一定程度上是森林植被与气候相适应的表征.优化后的温度参数与已有研究较为接近<sup>[13,17,20–21,23]</sup>,部分生态系统(如 EBF)的  $T_{\text{opt}}$  略低于已有研究.然而以往研究多基于单个站点的研究,本研究参数优化的范围为全球区域,不同尺度的模型模拟存在一定差别.

2.3 参数优化后模型模拟性能

采用参数优化后的 VPM 模型对生态系统总初级生产力进行模拟,并对不同类型森林生态系统 GPP 进行模拟结果的验证.分别在 4 个不同类型森林生态系统中各选取一个站点进行模拟(图 2),结果表明,优化后的 VPM 模型均能较好模拟各类型森林生态系统 GPP 的季节和年际变化.VPM 模型在森林生态系统有很好的适用性,然而,模拟值与观测值之间仍然存在一定差异.为更直观地比较模型的模拟性能,将相关系数、观测值标准差、模拟值标准差、中心均方根误差 4 个统计量直观地绘制在泰勒图<sup>[27]</sup>中,并与 MODIS GPP 产品作比较,以评价模型模拟值与观测数据的匹配程度.图 3 中“Obs”点表示

观测数据与自身的统计量,如果模拟值数组的点与该点的直线距离越近,说明模型模拟值与观测数据越接近.可以看出,对于 MF,VPM 模型模拟值与观测值的均方根误差为  $13.22 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot (8 \text{ d})^{-1}$ ,相关系数为 0.94,模拟效果最好,而 MODIS GPP 与观测值的均方根误差为  $28.09 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot (8 \text{ d})^{-1}$ ,相关系数为 0.67,利用分植被类型优化的光合作用关键参数,VPM 模型模拟优于 MODIS GPP 产品;DBF 和 EBF 的 VPM 模型模拟值也优于 MODIS GPP 产品;对于 ENF,参数优化后的 VPM 模型模拟值与 MODIS GPP 产品模拟性能较为接近,RMSE 分别为  $23.72$  和  $23.24 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot (8 \text{ d})^{-1}$ ,相关系数均为 0.70.

总体来看,利用优化后的光合作用关键参数的 VPM 模型,其 GPP 模拟值与观测值的相关系数为  $0.69 \sim 0.94$ ,表明参数优化后的 VPM 模型可以较好地模拟全球尺度各类型森林生态系统 GPP.相比于以往研究中单一站点的参数优化<sup>[14]</sup>,本研究中参数优化依据植被类型进行,拟合效果较优,可推广性较好,且更适用于大尺度的研究区域.然而,由于数据的局限性(优化所用数据较少且分散于全球不同的气候带),参数优化过程可能受到局部区域光热条件的影响.

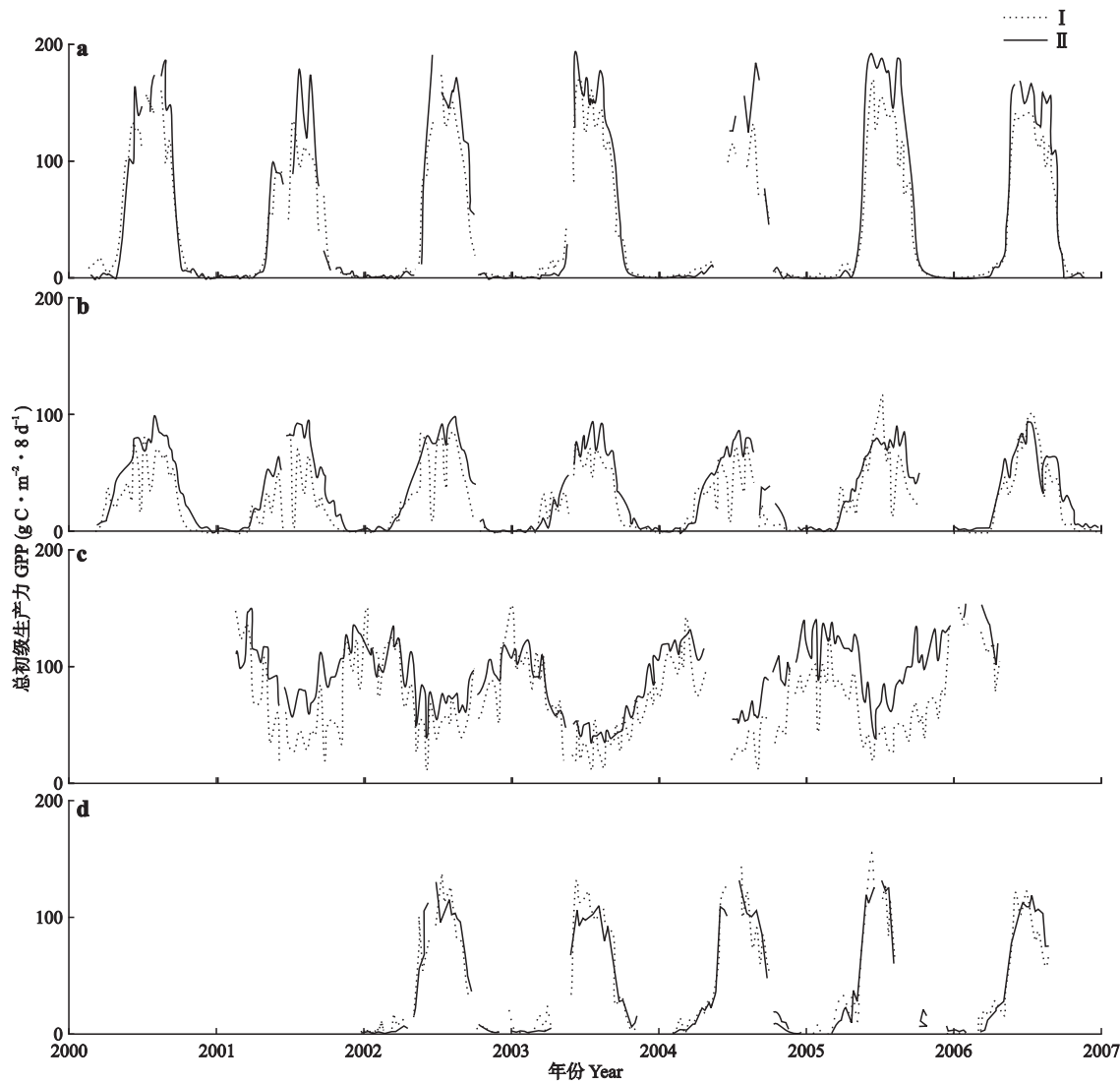


图2 4个典型代表森林生态系统站点 GPP 模拟值( I )与观测值( II )对比  
**Fig.2** Performance of four typical forest ecosystem sites' modeled GPP compared with observed value.  
a) 'US-WGr'-DBF; b) 'FI-Hyy'-ENF; c) 'AU-Tum'-EBF; d) 'US-Syv'-MF.

3 结 论

本文结合 FLUXNET 森林生态系统涡度相关通量数据和 VPM 光能利用率模型,开展了全球主要森林生态系统光合作用关键参数的甄别和优化,探讨了利用优化后光合作用关键参数开展森林生态系统 GPP 模拟的有效性和可行性,进而为大尺度森林生态系统 GPP 模拟结果的准确估算提供参考.主要结论如下:1)通过参数敏感性分析方法——单因素轮换法确定了 VPM 模型中对模型预测具有重要影响的光合作用参数.结果表明,光合最适温度( $T_{opt}$ )、最大光能利用率( $\varepsilon_{max}$ )和光合最高温度( $T_{max}$ )是影响森林生态系统 GPP 模拟的 3 个最为关键因子.在 4 种不同类型的森林生态系统中,温度参数的敏感性

排序相同,但其大小有所差别.2)在敏感性分析基础上,结合文献资料,确定模型关键参数的取值范围.通过最小二乘参数优化方法,利用涡度相关通量观测数据对模型关键参数进行优化,获取不同森林生态系统光合作用关键参数集.优化后的  $T_{opt}$  为  $18 \sim 22\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,  $T_{max}$  为  $38 \sim 48\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,  $\varepsilon_{max}$  为  $0.05 \sim 0.08\text{ }\mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1}\text{ PAR}$  (常绿阔叶林>常绿针叶林>混交林>落叶阔叶林).由于参数优化所用的数据不能代表全球所有不同地域的总体情况,参数存在着一定的不确定性.3)利用优化后的光合作用关键参数对不同森林生态系统 GPP 进行模拟,结果显示模型值较接近于实测值( $R=0.69 \sim 0.94$ ),表明分植被类型优化后的光合作用关键参数可较好地应用于全球尺度森林生态系统 GPP 的模拟.

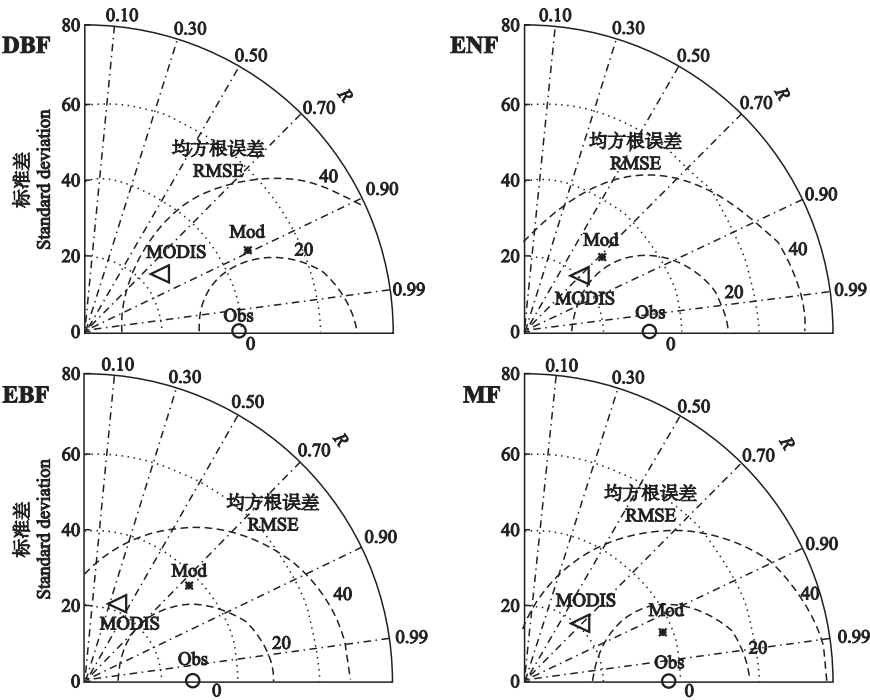


图 3 模拟效果泰勒图

**Fig.3** Model performance showed in Taylor figure.

Obs: 涡度相关通量观测数据 FLUXNET GPP observed data; Mod: 参数优化后 VPM 模型模拟数据 Modeled data of VPM after parameter optimization. MODIS: MOD17A2 GPP. R: 相关系数 Correlation coefficient.

参考文献

[ 1 ] Song C-L (宋春林), Sun X-Y (孙向阳), Wang G-X (王根绪). A review on carbon and water interactions of forest ecosystem and its impact factors. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2015, **26**(9): 2891-2902 (in Chinese)

[ 2 ] Jiao C-C (焦翠翠), Yu G-R (于贵瑞), Zhan X-Y (展小云), *et al.* Spatial pattern and regional characteristics of global forest ecosystem net primary productivity. *Quaternary Sciences* (第四纪研究), 2014, **34**(4): 699-709 (in Chinese)

[ 3 ] Yu G-R (于贵瑞), Wang Q-F (王秋凤), Zhu X-J (朱先进). Methods and uncertainties in evaluating the carbon budgets of regional terrestrial ecosystems. *Progress in Geography* (地理科学进展), 2011, **30**(1): 103-113 (in Chinese)

[ 4 ] Achard F, Eva HD, Stibig HP, *et al.* Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science*, 2002, **297**: 999-1002

[ 5 ] Houghton RA. Revised estimates of the annual net flux of carbon to the atmosphere from changes in land use and land management 1850-2000. *Tellus Series B: Chemical and Physical Meteorology*, 2003, **55**: 378-390

[ 6 ] Law BE, Thornton PE, Irvine J, *et al.* Carbon storage and fluxes in ponderosa pine forests at different developmental stages. *Global Change Biology*, 2001, **7**: 755-777

[ 7 ] Kowalski S, Sartore M, Burrell R, *et al.* The annual carbon budget of a French pine forest (*Pinus pinaster*) following harvest. *Global Change Biology*, 2003, **9**: 1051-1065

[ 8 ] Fang J-Y (方精云), Piao S-L (朴世龙), Zhao S-Q (赵淑清). The carbon sink: The role of the middle and high latitudes terrestrial ecosystems in the northern hemisphere. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2001, **25**(5): 594-602 (in Chinese)

[ 9 ] Yu G-R (于贵瑞), Niu D (牛 栋), Wang Q-F (王秋凤). Focal issues in the negotiation of United Nations Framework Convention on climate change. *Resources Science* (资源科学), 2001, **23**(6): 10-16 (in Chinese)

[ 10 ] Leith H. Primary production: Terrestrial ecosystem. *Human Ecology*, 1973, **1**: 303-333

[ 11 ] Uchijima Z, Seino H. Agroclimatic evaluation of net primary productivity of nature vegetation: Chikugo model for evaluating primary productivity. *Journal of Agriculture Meteorology*, 1985, **40**: 343-352

[ 12 ] Running SW, Thornton PE, Nemani R, *et al.* Global terrestrial gross and net primary productivity from the Earth Observing System// Sala OE, Jackson RB, Mooney HA, eds. *Methods in Ecosystem Science*, New York: Springer, 2000: 44-57

[ 13 ] Xiao XM, Zhang QY, Bobby B, *et al.* Modeling gross primary production of temperate deciduous broadleaf forest using satellite images and climate data. *Remote Sensing of Environment*, 2004, **91**: 256-270

[ 14 ] Potter CS, Randerson JT, Field CB, *et al.* Terrestrial ecosystem production: A process model based on global

satellite and surface data. *Global Biogeochemical Cycles*, 1993, **7**: 811–841

[15] Xiao XM. Light absorption by leaf chlorophyll and maximum light use efficiency. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 2006, **44**: 1933–1935

[16] Peng S-L (彭少麟), Guo Z-H (郭志华), Wang B-S (王伯荪). Use of GIS and RS to estimate the light utilization efficiency of the vegetation in Guangdong, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2000, **20**(6): 903–909 (in Chinese)

[17] Yuan WP, Cai WW, Liu SG, *et al.* Vegetation-specific model parameters are not required for estimating gross primary production. *Ecological Modelling*, 2014, **292**: 1–10

[18] Wang HS, Jia GS, Fu CB, *et al.* Deriving maximal light use efficiency from coordinated flux measurements and satellite data for regional gross primary production modeling. *Remote Sensing of Environment*, 2010, **114**: 2248–2258

[19] Friend AD, Arneeth A, Kiang NY, *et al.* FLUXNET and modelling the global carbon cycle. *Global Change Biology*, 2007, **13**: 610–633

[20] Xiao XM, Hollinger D. Satellite-based modeling of gross primary production in an evergreen needle leaf forest. *Remote Sensing of Environment*, 2004, **89**: 519–534

[21] Xiao XM, Zhang QY, Scott S, *et al.* Satellite-based modeling of gross primary production in a seasonally moist tropical evergreen forest. *Remote Sensing of Environment*, 2005, **94**: 105–122

[22] Daniel C. One-at-a-time plans. *Journal of the American Statistical Association*, 1973, **68**: 353–360

[23] Wu JB, Xiao XM, Guan DX, *et al.* Estimation of the gross primary production of an old-growth temperate mixed forest using eddy covariance and remote sensing. *International Journal of Remote Sensing*, 2009, **30**: 463–479

[24] Zhu WQ, Pan YZ, He H, *et al.* Simulation of maximum light use efficiency for some typical vegetation types in China. *Chinese Science Bulletin*, 2006, **51**: 457–463

[25] Zhang Q (张强), Zhang L (张黎), He H-L (何洪林), *et al.* Inversion of the maximum light use efficiency using eddy covariance flux observations. *Quaternary Sciences* (第四纪研究), 2014, **34**(4): 743–751 (in Chinese)

[26] Borjigidai A, Yu G-R (于贵瑞). Temperature dependence of parameters of plant photosynthesis models: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24**(12): 3588–3594 (in Chinese)

[27] Taylor KE. Summarizing multiple aspects of model performance in a single diagram. *Journal of Geophysical Research*, 2001, **106**: 7183–7192

作者简介 贾文晓,女,1991年生,硕士研究生.主要从事全球变化生态学研究. E-mail: wenxiaojia75@163.com

责任编辑 杨弘