

冠层分层数对净生态系统生产力模拟精度的影响 ——以长白山温带针阔混交林为例

乔延艳¹ 任传友¹ 王艳华^{1*} 杨亚丽¹ 王冠² 尚莹¹ 陈美娟¹

(¹沈阳农业大学农学院, 沈阳 110866; ²延边朝鲜族自治州气象局, 吉林延吉 133000)

摘要 以2003—2008年常规气象梯度观测数据为驱动数据,应用多层模型模拟了不同冠层分层数下长白山温带针阔混交林净生态系统生产力(*NEP*),对比涡度相关通量观测数据,以确定系数(R^2)最大及均方根误差(*RMSE*)最小作为评判标准,分析评价了不同冠层分层数对*NEP*模拟精度的影响,得出如下结论:(1)模型在不同分层情况下均具有较好的*NEP*日变化再现能力,当冠层分层数较少时,表现出*NEP*低估的倾向,而分层数较多时有高估倾向;(2)当分层数较少时,随着分层数的增加,模型模拟*NEP*日变化的能力增强,模拟误差变小;当分层数增加到一定数值,随着分层数的继续增加,模型模拟*NEP*日变化的能力趋于平稳,而模拟误差呈增大趋势;(3)采用多层模型对长白山温带针阔混交林生态系统*NEP*进行模拟时,以将冠层分为4~7层为宜。研究结果可为陆地生态系统*NEP*的模型研究提供参考。

关键词 针阔混交林; 多层模型; 净生态系统生产力; 最佳分层数

Effect of canopy layers on the accuracy of net ecosystem productivity simulation: A case study on temperate mixed broadleaf-conifer forest ecosystem of Changbai Mountain. QIAO Yan-yan¹, REN Chuan-you¹, WANG Yan-hua^{1*}, YANG Ya-li¹, WANG Guan², SHANG Ying¹, CHEN Mei-juan¹ (¹*Agronomy College of Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China*; ²*Bureau of Meteorology of Yanbian Korean Autonomous Prefecture, Yanji 133000, Jilin, China*).

Abstract: Based on meteorological gradient observation data during 2003–2008, the net ecosystem productivity (*NEP*) was simulated using multi-layer model under different canopy layered numbers of mixed broadleaf-conifer forest of Changbai Mountain. By comparing the modeled *NEP* with those measured by eddy covariance system, the influence of different layered numbers on simulated *NEP* accuracy was analyzed with the criteria of the maximum coefficient of the determination (R^2) and the minimum root-mean-square error (*RMSE*). The results showed that: (1) The model built in this study had good reappearance ability of diurnal *NEP* variation under different canopy layered numbers, but showing a tendency to undervaluing *NEP* when the layered number was small and a tendency to overestimating *NEP* when the layered number was large. (2) The ability to simulate diurnal variation of *NEP* increased with the increase of layered number when the layered number was small, while the ability to simulate diurnal variation of *NEP* was relatively stable with the increase of layered number when the layered number exceeded by a certain value. (3) It was advisable to divide the canopy into 4–7 layers when *NEP* was estimated by multi-layer model at mixed broadleaf-conifer forest ecosystem of Changbai Mountain. The results can provide reference for the study of the *NEP* simulation of forest ecosystem.

Key words: mixed broadleaf-conifer forest; multi-layer model; net ecosystem productivity; best layered number.

如今,陆地生态系统碳循环已成为全球气候变化背景下科学家们关注的热点之一(于贵瑞等, 2011;孙清芳等, 2013;秦大河等, 2014)。由于人们无法在冠层及其以上尺度直接和全面地测量生态系统的碳循环过程,因此,模型估算已成为一种重要而广为接受的研究方法。

在冠层尺度上,冠层的模型化表达是否接近于实际情况成为判断一个模型模拟能力的重要参考指标之一。1978年,Deardroff提出了“大叶”模式,该模式将冠层看作为一个拓展的叶片,并将单叶上的各种生理生态学过程拓展到整个冠层,“大叶”模式因简单而得到了非常广泛的应用(Avissar *et al.*, 1989; Noilhan *et al.*, 1989; Amthor, 1994; Sellers *et al.*, 1996b; 申双和等, 2003; Yoshiko *et al.*, 2013)。随着对植物生理过程认识的提高,将植物叶片的功能型分为阳叶和阴叶的“二叶”模式出现,在这种模型中,考虑了植物阴叶和阳叶的光合速率对光合有效辐射(*PAR*)的响应差别,并采用“大叶”模式的简化方法将叶片的光合扩展到冠层尺度(Sellers *et al.*, 1996a; Wang *et al.*, 1998, 2001)。上述的冠层尺度的“大叶”模式和“二叶”模式在很长一段时间内成为模拟陆地生态系统陆气间碳通量的主要简化方法。但上述的简化方法隐含了“净光合对 *PAR* 的响应对所有叶子来说是相同的”这一基本理论假设(Friend, 2001),而实际上,高大森林冠层内微气象条件呈现出明显的垂直分布,因此对森林植被进行碳循环模拟研究时,对冠层进行分层具有重要的意义(Wang, 2000; 王绍刚等, 2010)。Leuning 等(1995)提出的多层模型所关注的正是植被与环境的垂直结构。该模型中,将植被冠层划分为水平的若干个层次,逐层对光合作用进行模拟,最后累加得到冠层水平(Caldwell *et al.*, 1986; Baldocchi, 1993; 张弥等, 2006),这样的改进使得模拟结果更接近实际状况。然而,随着冠层分层数的增加,一方面会使得模型模拟的计算量增大,使模拟过程变得复杂(任传友, 2008; 于贵瑞等, 2011),另一方面引入的随机误差也会增大,因此,在满足模拟精度的前提下,必然存在一个最佳的冠层分层数。虽然多层模型得到了较广泛的应用,但冠层究竟应该分成多少层?冠层分层数与模拟误差之间的关系如何?这方面的研究则鲜见报道。

本文对长白山温带针阔混交林的冠层进行了不同的分层处理,采用多层模式模拟了冠层尺度的净生

态系统生产力(net ecosystem productivity, *NEP*),并采用涡度相关数据进行了验证,评价了不同冠层分层数对模拟精度的影响,确定了多层模型模拟 *NEP* 的最佳冠层分层数。研究结果对确定多层模型的最佳分层数,减少 *NEP* 估算误差,提高多层模型模拟精度,正确评价冠层尺度的碳收支具有重要意义。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

实验区域位于吉林省长白山国家级自然保护区内的温带针阔混交林,地处 $42^{\circ}24'N$, $128^{\circ}06'E$,海拔为 738 m,属于受季风影响的温带大陆性气候,春季干燥,夏季短且湿润,秋季凉爽,冬季长而寒冷,年平均气温 $3.6^{\circ}C$,年平均降雨量 695 mm。主要树种为红松(*Pinus koraiensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)、水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、椴树(*Tilia amurensis*)、色木槭(*Acer mono*),优势树种平均年龄 180 a,平均株高约 26 m,最大叶面积指数约为 $6 m^2 \cdot m^{-2}$,下木覆盖度 40%(关德新等, 2004)。

1.2 数据获取方法及质量控制

观测林地建有高 62 m 的微气象观测塔,塔上安装了常规气象观测系统。本研究数据所用的常规气象数据包括高度分别为 2.5、8、22、26、32、50、60 m 的气温 *T*(HMP45C, Vaisala, Helsinki, Finland)、5 cm 土壤温度 *T_s*(105T, Campbell, USA)、CO₂浓度 *C_a*(Li-7500, LiCor Inc., USA)、冠层顶部的光合有效辐射 *I₀*(LQS70-10, APOGEE)、直接辐射 *Q_d*和反射辐射 *Q_r*(CNR-1, KIPP&ZONEN)(*I₀*、*Q_d*和 *Q_r*的测量装置置于冠层上方 32 m 高度处)、冠层底部(2 m)光合有效辐射 *I₁*(LQS70-10, APOGEE)。上述要素的原始采样频率为 0.5 Hz,通过数据采集器(CR23X and CR10X, Campbell Scientific, USA)采集,并按 30 min 计算平均值进行存储。在距地面 40 m 高度的林冠上方安装有开路涡度相关系统(OPEC),OPEC 系统由三维超声风速仪(CAST3, Campbell, USA)和开路 CO₂/H₂O 分析仪(Li-7500, LiCor Inc., USA)组成,原始采样频率为 10 Hz,数据传输给数据采集器(CR10X, Campbell Scientific, USA),同时进行 30 min 的通量计算并存储(于贵瑞等, 2006)。

为了准确反映生态系统碳通量过程,在模型参数化过程时对观测数据进行严格的筛选。在雨天,由于开路涡度相关系统 CO₂/H₂O 传感器光路受阻,所测得的 CO₂/H₂O 通量与感热通量普遍失真,因此

雨天的数据应作为缺失数据。另外,当超声风速仪和红外气体分析仪半小时内的报警次数超过 6000 次时,也认为该半小时的数据失真,作为缺失数据处理。除此之外,由于多种原因造成观测项目的失真也是不可避免的,根据经验(关德新等,2004),观测的各个项目在表 1 范围之外的数据也认为是异常数据,在该范围内有效数据占 67%,缺失数据及失真数据采用平均昼夜变化法(MDV)进行插补。

长白山森林生长季为 5 月下旬至 10 月中旬,其中 7—8 月植物生长茂盛,光合作用最强,为生长季旺季,在 2003—2008 年的生长季旺季选择以晴天为主的 5 个连续日进行分析。涡度相关通量数据进行了平面坐标旋转(Kyaw *et al.*, 2000)、WPL 校正(Webb *et al.*, 1980)。净生态系统生产力与生态系统 CO₂ 通量的数值大小相等,符号相反,因此,采用涡度相关方法测得的 NEP 可表示为:

$$NEP_{obs} = \left(-F_c - \int_0^{z_r} \frac{\partial \rho_{CO_2}}{\partial t} dz \right) \times 1000/44 \quad (1)$$

式中,NEP_{obs} 为采用涡度相关方法测定并进行了 CO₂ 储存项订正的净生态系统生产力, F_c (μmol · m⁻² · s⁻¹) 是陆地与大气之间的 CO₂ 通量, ∂ρ_{CO₂}/∂t 为参考高度 z_r 下 CO₂ 浓度随时间的变化率, 1000/44 为单位转化系数。

1.3 实验方案

冠层叶面积指数的观测在 2003—2008 年的生长季进行,在实际测定中,在观测塔附近一个 20 m 的横断面上设置了 20 个固定样点,取 20 个样点的平均叶面积指数作为 20 m 的平均值,将其作为观测塔附近的平均叶面积指数。观测选择在阴天进行,生长季中大概每 2 个星期进行一次观测,在生长季的初期和末期进行加密观测。分层叶面积指数在 2003 年的夏季进行,观测高度分别为 0.0、8.0、16.0、22.0 m,长白山针阔混交林的平均冠层高度为 26.0 m,假设 26.0 m 的冠层叶面积指数为 0.0。这样就可求出整个森林冠层的叶面积指数分布廓线,用与最下层叶面积指数归一化的分布廓线作为长白山针阔混交林无量纲化的叶面积指数特征分布廓线。

在 2011—2012 年的春、夏、秋季,选取红松、蒙

古栎、水曲柳、椴树、色木槭 5 个优势树种,另随机选取一个其他的树种作为第 6 个树种,从树冠底部到顶部分 10 层取样,每次 3 个重复,叶片烘干后采用凯式定氮仪测定叶片的氮含量,以各树种的叶片生物量(赵晓松,2005)为权重,得到长白山针阔混交林冠层的平均叶片氮含量。

2 模型及参数化

2.1 NEP 估算模型

本文在冠层分层的基础上,估算的 NEP 的时间步长为 30 min,与涡度相关方法观测的 NEP_{obs} 和常规气象要素的时间步长一致。NEP 采用如下模型进行估算:

$$NEP_{simu} = \begin{cases} \sum_{i=1}^n A_i LAI_i - R_e \\ -R_e \end{cases} \quad (2)$$

其中,NEP_{simu} 为 NEP 的模拟值, A_i 是第 i 层单位叶面积上的净光合速率(μmol CO₂ · m⁻² · s⁻¹), LAI_i 为第 i 层的叶面积(m²), R_e 为生态系统呼吸(μmol CO₂ · m⁻² · s⁻¹)。白天和夜间以太阳高度角进行区分,当太阳高度角大于 0° 时为白天,否则为夜间。

第 i 层单位叶面积上的净光合速率 A_i (不失一般性,略去下标 i, 简写为 A) 采用 Farquhar 等(1980, 1982) 的方法来计算,估算公式如下:

$$\theta A^2 - A(A_{carb} + A_{RuBP}) + A_{carb}A_{RuBP} = 0 \quad (3)$$

式中,θ 是经验限制因子, A 表示叶子的净光合速率(μmol CO₂ · m⁻² · s⁻¹), A_{RuBP} (μmol CO₂ · m⁻² · s⁻¹) 表示 RuBP 再生限制的净光合速率, A_{carb} (μmol CO₂ · m⁻² · s⁻¹) 表示羧化速率限制的净光合速率。

长白山地区属温带湿润大陆性季风气候,水分比较充足,所以水分不是生态系统呼吸作用的限制因素(吴家兵等,2007)。因此本研究中将生态系统呼吸简化为温度的指数函数,长白山温带针阔混交林生态系统呼吸 R_e (μmol CO₂ · s⁻¹) 使用如下模型(任传友,2008):

$$R_e = 0.0689e^{0.0698T} \quad (4)$$

T 为 2.5 m 高度处的气温(℃)。

2.2 模型参数化

根据气象要素随冠层深度变化将冠层(包括叶

表 1 无雨时期观测项目的有效值范围
Table 1 Valid range of observational items during rain free period

观测项目	CO ₂ 通量 F _c (mg CO ₂ · m ⁻² · s ⁻¹)	CO ₂ 密度 ρ _{CO2} (mg · m ⁻³)	潜热通量 LE (W · m ⁻²)	感热通量 H _s (W · m ⁻²)	水汽密度 H ₂ O 密度 (g · m ⁻³)	摩擦风速夜间 u [*] (m · s ⁻¹)
有效值	-2.0~2.0	300~800	-200~800	-200~800	0~25	>0.2

片和空气)从底部(8 m)到顶部(26 m)均匀地分为2~20层,逐层计算各层单位叶面积上的 A ,以所在层的叶面积为权重采用公式(2)计算 NEP_{simu} 。

2.2.1 叶片净光合速率 A 叶子的净光合速率 A ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$),采用 RuBP 再生限制的净光合速率 A_{RuBP} ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)和羧化速率限制的净光合速率 A_{carb} ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)的最小平滑值进行计算,即将净光合速率 A 看作是二次多项式(公式(3))的最小的根, θ 是经验限制因子(设为0.95)。

RuBP 再生限制的净光合速率 A_{RuBP} 为:

$$A_{\text{RuBP}} = \frac{J(C_i - \Gamma^*)}{4.5C_i + 10.5\Gamma^*} - 0.015V_{c,\max} \quad (5)$$

式中, C_i 是细胞内部的 CO_2 浓度($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), Γ^* 是光呼吸的 CO_2 补偿点($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), $V_{c,\max}$ 是最大羧化作用速率($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), J 为潜在的电子传递速率($\mu\text{mol e} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。 $0.015V_{c,\max}$ 即为暗呼吸。

潜在的电子传递速率 J ($\mu\text{mol e} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)是最大电子传递速率 J_{\max} 和光合有效辐射 PAR 的函数(Farquhar *et al.*, 1982):

$$J = \frac{J_{\max} PAR}{PAR + 2.1J_{\max}} \quad (6)$$

式中, PAR 是透过叶子的光合有效辐射($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

对于森林而言,光呼吸的 CO_2 补偿点 Γ^* 可用二次多项式进行估计(Brooks *et al.*, 1985):

$$\Gamma^* = 42.7 + 1.68(T_L - 25) + 0.012(T_L - 25)^2 \quad (7)$$

式中, T_L ($^{\circ}\text{C}$)为叶片表面温度,本研究中以所在层的气温代替。

细胞内部 CO_2 浓度采用如下的公式进行估算(Jones, 1992):

$$C_i = 0.7C_a \quad (8)$$

其中, C_a 是外界 CO_2 浓度($\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$)。

羧化速率限制的净光合速率 A_{carb} ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)采用 Farquhar 等(1980)的模型:

$$A_{\text{carb}} = \frac{V_{c,\max}(C_i - \Gamma^*)}{C_i + K_c(1 + Q_i/K_o)} - 0.015V_{c,\max} \quad (9)$$

式中: K_c 是 CO_2 的 Michaelis-Menten 常数(设为 $296.08 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$), Q_i 是叶子内部 O_2 分压(设为 20.9kPa), K_o 是 O_2 的 Michaelis-Menten 常数(设为 30kPa)。

2.2.2 分层叶面积指数及冠层内光分布的参数化

叶面积指数(LAI)是研究植物生理生态过程的关键参数。本研究的叶面积指数的测定在2003—2005年的生长季进行,在植物的生长季整个冠层的叶面积指数可拟合为日序数(DOY)的二次函数:

$$LAI = -4.5176 \times 10^4 DOY^2 + 0.1785 DOY - 11.9719 \quad (10)$$

$$(R^2 = 0.9347, n = 15)$$

根据测定的分层叶面积指数数据发现,长白山针阔混交林叶面积随冠层的分布呈二次曲线的关系,在冠层高度 h 之上的总的叶面积指数可表示为:

$$LAI_h = LAI(-0.0029h^2 + 0.0455h + 0.8047) \quad (11)$$

$$(R^2 = 0.9885, n = 5)$$

假设长白山温带针阔混交林在不同季节内叶面积指数随高度的分布廓线形式相同,应用公式(10)即可获得给定日序数下的 LAI ,再由公式(11)就可获得给定日序数下冠层某一高度 h 之上的总的叶面积指数。

假定第 i 层的上下表面的高度分别为 h_i 和 h_{i-1} ,则第 i 层的叶面积为:

$$LAI_i = LAI_{h_{i-1}} - LAI_{h_i} \quad (12)$$

第 i 层的上表面接受到的光合有效辐射 PAR_i 根据 Beer-Lambert 定律可表示为:

$$PAR_i = PAR_0(1 - \alpha)e^{-kLAI_{i-1}} \quad (13)$$

式中: α 为冠层反射率,采用32 m高度处的辐射测量装置(CNR-1, KIPP & ZONEN)测得的短波反射辐射 Q_r 和入射的短波直接辐射 Q_d ,用二者的比值进行估算。其中 K 为消光系数,是太阳天顶角与叶角分布的函数(Campbell, 1998):

$$K = \sqrt{\frac{x^2 + \tan^2 \theta}{x + 1.774(x + 1.182)^{-0.733}}} / \cos \theta \quad (14)$$

式中: x 为叶片角度分布的函数,定义为当太阳位于天顶时,植物的叶片在水平方向的投影与垂直方向的比值大小,在平坦地形条件下,特别是在高纬度地区, K 对 x 的变化反应不灵敏,本研究中假设叶角分布为球形,即 $x = 1$ 。 θ 为太阳天顶角, $1/\cos \theta$ 为光束在通过冠层时路径长度的订正系数。

2.2.3 光合参数($V_{c,\max}$ 和 J_{\max})对环境的响应 在计算净光合速率 A 模型中,最大电子传递速率 J_{\max} 和最大羧化速率 $V_{c,\max}$ 是充分给光条件下的电子传递速率和羧化速率, J_{\max} 和 $V_{c,\max}$ 是植物叶片氮含量和温度的响应函数。由于高纬度森林氮并未达到饱和,在最适温度下, J_{\max} 和 $V_{c,\max}$ 是叶片氮含量的线性函数,令最适温度下叶片氮含量为 N 的电子传递速

表 2 $V_{c,max}, J_{max}$ 计算所用的参数
Table 2 Parameters of H_a, H_d and S_v for $V_{c,max}, J_{max}$ over Changbai Mountain

参数名称	$V_{c,max}$			J_{max}		
	$H_a(J \cdot mol^{-1})$	$H_d(J \cdot mol^{-1})$	$S_v(J \cdot mol^{-1} K^{-1})$	$H_a(J \cdot mol^{-1})$	$H_d(J \cdot mol^{-1})$	$S_v(J \cdot mol^{-1} \cdot K^{-1})$
参数值	52750	202600	669	298.2	61750	185600

率和最大羧化速率分别为 J_{max0} 和 $V_{c,max0}$, 则模型中 J_{max0} 和 $V_{c,max0}$ 与叶片氮含量的关系为 (Kull *et al.*, 1998):

$$J_{max0} = a n_1 N \tag{15}$$

$$V_{c,max0} = n_2 N \tag{16}$$

式中: a 是固定 1 mol CO₂ 需要的电子数(取 4), n_1 是 J_{max} 和 N 之间的比例系数(取 0.12 μmol CO₂ · mmol⁻¹ N · s⁻¹), n_2 是 $V_{c,max}$ 和 N 之间的比例系数(取 0.23 μmol CO₂ · mmol⁻¹ N · s⁻¹), N 是叶片氮含量 (mmol N · m⁻²)。

研究表明,森林冠层内叶片氮含量的廓线分布与光合有效辐射的分布规律一致。在此基础上,本研究假设冠层内叶片的氮含量为光合有效辐射的线性函数,表示为:

$$N_i = N_{top} \cdot PAR_i / PAR_0 \tag{17}$$

其中, N_i 为第 i 层叶片的氮含量; N_{top} 为冠层顶部的叶片氮含量, 根据 2011—2012 年取样实测值为 143.9 mmol N · m⁻²。

在温度 T_1 下,实际的电子传递速率 J_{max} 和羧化速率 $V_{c,max}$ 是温度的响应函数,本研究采用 Leuning (2002)改进的 Arrhenius 方程描述 $V_{c,max}$ 和 J_{max} 对温度的响应:

$$J_{max} = J_{max0} J_{max}^* = J_{max0} \frac{C \exp[(H_a/RT_0)(1-T_0/T_1)]}{1 + \exp[(S_v T_1 - H_d)/(RT_1)]} \tag{18}$$

$$V_{c,max} = V_{c,max0} V_{c,max}^* = V_{c,max0} \frac{C \exp[(H_a/RT_0)(1-T_0/T_1)]}{1 + \exp[(S_v T_1 - H_d)/(RT_1)]} \tag{19}$$

式中: $V_{c,max0}$ 和 J_{max0} 是在参考温度 ($T_0 = 298.2$ K) 下的 $V_{c,max}$ 和 J_{max} , H_a 是活化能 (energy of activation) ($J \cdot mol^{-1}$), H_d 是解活化能 (energy of deactivation) ($J \cdot mol^{-1}$), S_v 是熵 (entropy term) ($J \cdot mol^{-1} \cdot K^{-1}$), R 为气体常数(取 8.314 J · mol⁻¹ · K⁻¹)。

$$C = 1 + \exp[(S_v T_0 - H_d)/(RT_0)] \tag{20}$$

H_a 、 H_d 和 S_v 在不同物种间的差别很大,且 H_a 、 H_d 、 S_v 在电子传递和羧化过程中并不相同,本研究选用 43 套参数 (Leuning, 2002), 在不同分层数下进行

NEP 的模拟,以 NEP_{simu} 和 NEP_{obs} 的相关系数最大为参数选用的标准,获得的长白山温带针阔混交林的 H_a 、 H_d 和 S_v 见表 2。

3 结果与分析

3.1 模型的有效性评价

在 2003—2008 年每年的生长季旺季各选取以晴天为主的 5 个连续日 (2003—2005 年选 8 月 1—5 日, 2006 年选 8 月 3—7 日, 2007 年 7 月 22—26 日, 2008 年 8 月 5—9 日, 以下用年份简称), 在分层数为 2~20 下分别进行净生态系统生产力的模拟, 不同分层数的模拟值 NEP_{simu} 与观测值 NEP_{obs} 的对比见图 1。可以看出, 在不同分层数下, 所建立的模型均具有 NEP 日变化的模拟能力, 模拟值与涡度相关观测值的变化趋势一致, 能够模拟出长白山针阔混交林净生态系统生产力“单峰型”的日变化特征, NEP 的峰值出现在正午前后, 而低值出现在夜晚。且当光合有效辐射和温度出现较大的波动时, 不同分层数模拟的 NEP_{simu} 均表现出了较强的响应能力 (图 1 中的阴影区域)。在分层数为 2 时, 大部分的 NEP_{simu} 小于 NEP_{obs} , 随着分层数的增加, NEP_{simu} 与 NEP_{obs} 逐渐接近, 当分层数大于 10 时, 不同分层数模拟的 NEP_{simu} 差别不明显。在分层数为 2、5、10、15 时, 2004 年 8 月 1—5 日模拟的 NEP_{simu} 可分别解释净生态系统生产力 57.44%、86.49%、85.93% 和 85.49% 的变化 (图 2), 皆达到了极显著性水平 ($P < 0.01$)。可以看出其确定系数 R^2 有随着冠层分层数的增加呈先增加后趋于平稳的趋势。当分层数为 2 时, NEP_{simu} 与 NEP_{obs} 回归方程的斜率仅为 0.4848, 模拟值出现了严重的低估倾向。而当分层数为 5 时, 其斜率为 0.9837, 回归线与 1:1 线比较接近, 随着分层数的继续增加, 模拟值表现出了一定高估的倾向。从图 3 可知, 冠层分层数为 2~20 层时, 随着分层数的增加, NEP_{simu} 与 NEP_{obs} 的 R^2 表现出先增大而后趋于平稳的变化趋势, 说明在分层数较少时, 随着分层数的增加模型模拟 NEP 日变化的能力增强, 而当分层数超过一定数值, 随着分层数的继续增加, 模型模拟 NEP 日变化的能力变化很小。在不同年

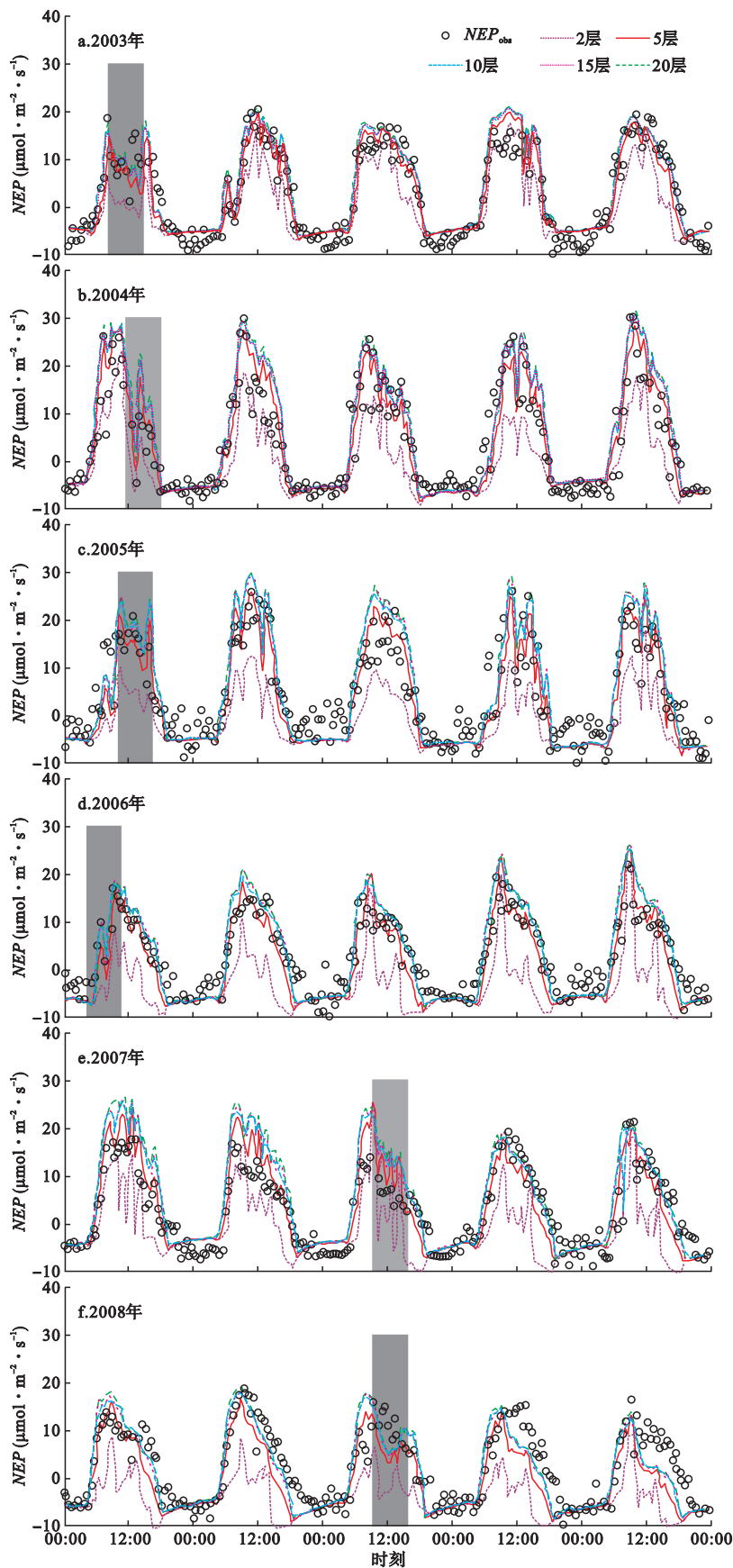


图 1 不同分层数下 NEP_{simu} 与 NEP_{obs} 的比较

Fig.1 Comparison between NEP_{simu} and NEP_{obs} of different layered numbers

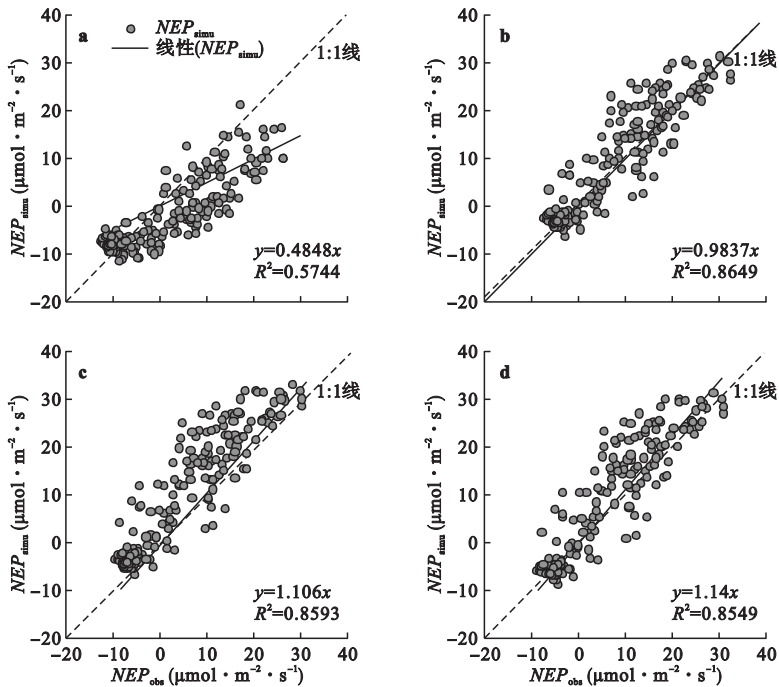


图 2 2004 年 8 月 1—5 日 NEP_{simu} 与 NEP_{obs} 的回归分析
Fig.2 Regression analysis on NEP_{simu} and NEP_{obs} from August 1st to August 5th, 2004
a、b、c 和 d 对应的分层数分别为 2、5、10、15。

份, NEP_{simu} 与 NEP_{obs} 确定系数的变化范围为 0.3116~0.9025(图 4), 相关性皆达到了 0.01 的极显著水平, 所建模型具备较好的 NEP 日变化模拟能力。

综上所述, 所建立的模型具有净生态系统生产力日变化的模拟能力, 且表现出较强的对外界环境条件变化响应的能力。由于其在冠层分层数较少时表现出模拟的低估倾向, 而在分层数较多时表现出高估倾向, 说明在应用多层模型模拟冠层尺度的 NEP 时, 必然存在一个最佳的分层数, 在该分层数下, 既能较好地再现冠层内微气象条件的变化, 又能

最大限度地降低随机误差对 NEP 模拟精度的影响。
3.2 最佳分层数的确定

在一元线性回归中, 确定系数 R^2 是度量两个随机变量联系紧密程度的度量指标, 但并不能指示模型的模拟精度, 为评价不同分层数下模型的模拟精度, 本研究引入均方根误差 (root mean square error, $RMSE$) 作为模型模拟精度的度量指标, 其计算式如下:

$$RMSE = \sqrt{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n (NEP_{simu} - NEP_{obs})^2} \quad (21)$$

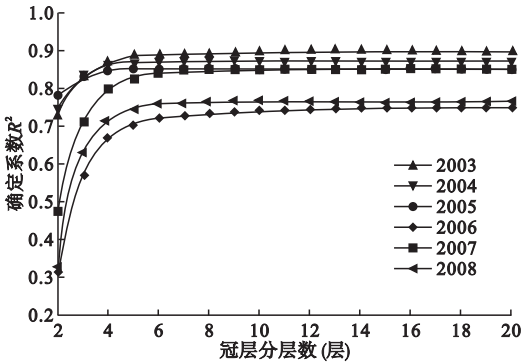


图 3 2003—2008 年 NEP_{simu} 与 NEP_{obs} 的确定系数 R^2 随冠层分层数的变化
Fig.3 R^2 of NEP_{simu} and NEP_{obs} changes with the canopy layered number during 2003–2008

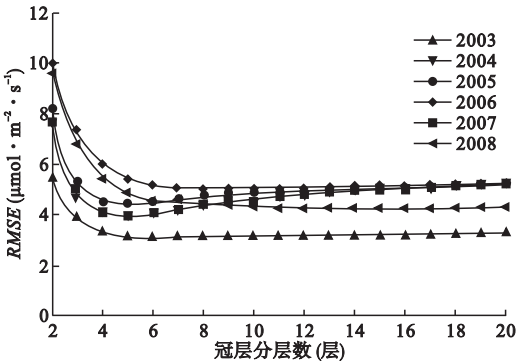


图 4 2003—2008 年 NEP_{simu} 与 NEP_{obs} 的均方根误差 $RMSE$ 随冠层分层数的变化
Fig.4 $RMSE$ of NEP_{simu} and NEP_{obs} changes with the canopy layered number during 2003–2008

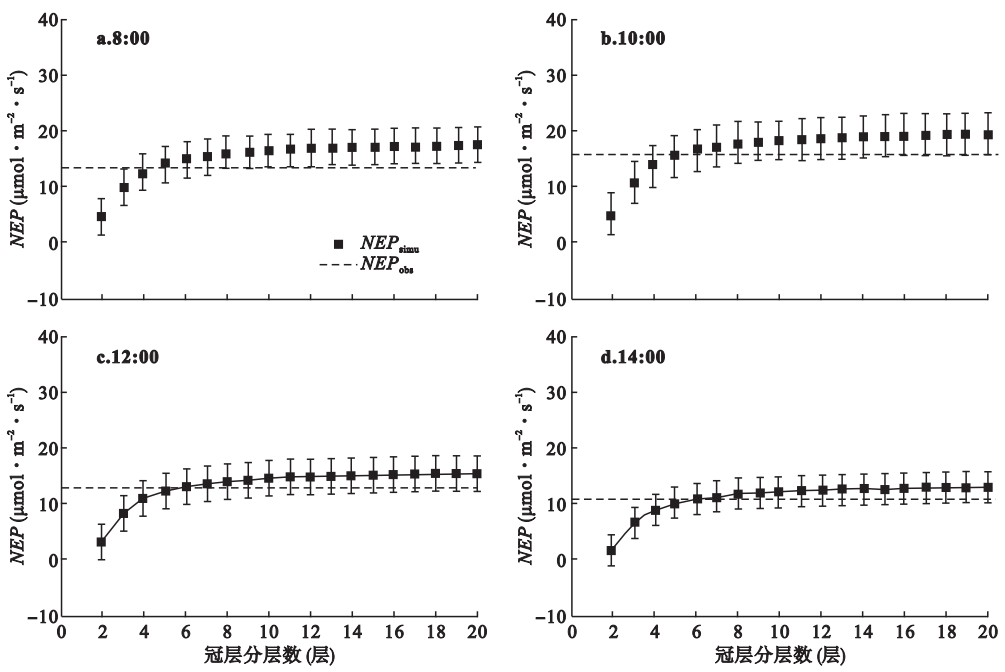


图 5 08:00(a)、10:00(b)、12:00(c)、14:00(d) 时 NEP_{simu} 与 NEP_{obs} 对比
Fig.5 Comparison between the NEP_{simu} and NEP_{obs} at 08:00 (a) , 10:00 (b) , 12:00 (c) , 14:00 (d)
图中短线为 NEP_{simu} 的 1 倍标准差, $n=19$; 虚线为该时刻 NEP_{obs} 的平均值, $n=19$ 。

式中, n 为样本个数。

本研究以 $RMSE$ 最小评价不同冠层分层数对 NEP 模拟精度的影响, 从而确定最佳的分层数。

在冠层分层数为 2~20 层时, 随着分层数的增加, NEP_{simu} 与 NEP_{obs} 的 $RMSE$ 表现出先减小后增加再趋于平稳的变化趋势, 在分层数较少时, $RMSE$ 表现出随分层数增加而下降的趋势, 说明在分层数较少时, 分层数的增加使得模拟的冠层内微气象条件能更接近于真实情况, 适当增加分层数有助于 NEP 模拟精度的提高, 但当分层数超过一定数值时(图 4 中 2003—2008 年分别为 6、3、4、7、5、7 层), $RMSE$ 又表现出随分层数增加而略微上升的趋势, 说明当冠层分层数超过一定数值时, 继续增加分层数, 会降低 NEP 的模拟精度。本研究应用公式(2)进行 NEP 的模拟时, 仅模拟白天的 NEP 时对冠层进行了分层处理, 也能得出相同的结论。另外, 在不同时刻, $RMSE$ 随分层数的变化特征也表现出了类似的规律。应用 2003—2008 年共 30 d 相同时刻的模拟值求取平均值, 08:00、10:00、12:00、14:00 时的平均值随冠层分层数对比观测值的变化见图 5, 当冠层分层数为 5 层左右时, NEP_{simu} 与 NEP_{obs} 最接近。

总之, 在采用多层模型模拟 NEP 时, 当冠层分层数较少时, 适当地增加分层有助于提高 NEP 日变

化的再现能力, 同时提高模型的模拟精度。但当分层数超过一定数值时, 继续增加分层, 模型再现 NEP 的日变化能力不再继续增强, 而模拟精度则表现出轻微的下趋势。因此, 采用多层模型模拟 NEP 时, 在增加分层使之更接近于真实情况和增加分层会引入更多的随机误差的权衡之间, 存在一个最佳的分层数, 而长白山温带针阔混交林生态系统的最佳冠层分层数为 4~7 层。

4 结论与讨论

4.1 结论

本文应用长白山针阔混交林 2003—2008 年的涡度相关通量观测数据及常规气象梯度观测数据, 充分考虑了森林冠层内微气象条件和叶片氮含量对光合速率的影响, 在对冠层进行分层的基础上, 以 Farquhar 模型为基础构建了长白山温带针阔混交林生态系统 NEP 估算模型, 评价了不同的冠层分层数对模拟 NEP 精度的影响。得出如下结论:

(1) 当分层数为 2~20 层时, 不同分层数时模拟的 NEP 均具有较好的日变化再现能力。模型对温度、辐射等气象要素的变化具有较高的灵敏性。在分层数为 2、5、10、20 时, 模型可解释 2004 年 8 月 1—5 日 NEP 变化的 57.44%、86.49%、85.93% 和

85.49%。当冠层分层数低于4层时,模型有 NEP 低估的倾向,而在分层数多于7层时表现出高估倾向。表明在应用多层模型模拟 NEP 时,存在一个最佳的分层数,在该分层数下,既能较好地再现冠层内微气象条件的变化,又能最大限度地降低随机误差对 NEP 模拟精度的影响。

(2)在分层数较少时,随着分层数的增加模型模拟 NEP 日变化的能力增强,而当分层数超过一定数值,随着分层数的继续增加,模型模拟 NEP 日变化的能力变化减弱。在分层数较少时, $RMSE$ 随分层数的变化趋势表现出随分层数增加而下降的趋势,说明在分层数较少时,分层数的增加使得模拟的冠层内微气象条件更接近于真实情况,适当增加分层数有助于 NEP 模拟精度的提高。在不同的时刻, $RMSE$ 随分层数的变化特征也表现出先降后升再趋于平稳的规律。综合考虑,本研究认为在既充分考虑冠层内环境条件变化对植物光合过程影响,又最大限度地减少随机因素对 NEP 模拟精度的影响下,在采用多层模型对长白山温带针阔混交林生态系统 NEP 进行模拟时,以将冠层分为4~7层为宜。

4.2 讨论

长白山温带针阔混交林是我国东北地区典型的地带性植被,在我国的碳循环研究中具有重要的地位。本研究所构建的模型也具有明显的区域特色,相关的参数具有明显的局地性。如生态系统呼吸模型是在长白山这一特定区域下构建的,并未考虑土壤水分的影响,冠层内的氮分布廓线也是在氮未饱和的生态系统中才具有适用性。

随着冠层分层数的增多,冠层内环境条件的精细化有助于提高模型的模型精度,而分层数增加又会导致随机误差增大,进而降低多层模型的模拟精度。施婷婷等(2012)采用 Gaussian 五点积分法、将冠层平均分为多层两种方法探讨了不同分层方法对温带森林碳水通量的影响,结果发现在分层较少时用 Gaussian 五点积分法模拟的碳通量要低于分层数较多时模拟的碳通量,该研究结论与本研究分层数较少时 NEP 会出现系统低估,而分层数较多时会导致 NEP 出现系统性高估的结论基本一致。因此,从理论上分析,分层数和模拟误差之间存在一个权衡关系,即存在一个理论上最佳的分层数。本研究确定的长白山针阔混交林最佳分层数为4~7层,但4~7层的最佳分层数是否具有普遍意义,这个最佳的分层数与什么因素有关?是叶面积指数、冠层结

构,还是冠层深度?仍有待于进一步的研究证实。

参考文献

- 关德新, 吴家兵, 于贵瑞, 等. 2004. 气象条件对长白山阔叶红松林 CO_2 通量的影响. 中国科学: D 辑, **34**(增刊 II): 103–107.
- 秦大河, Thomas Stocker. 2014. IPCC 第五次评估报告第一工作组报告的亮点结论. 气候变化研究进展, **10**(1): 1–6.
- 任传友. 2008. 长白山针阔混交林水碳耦合循环模型研究(博士学位论文). 北京: 中国科学院地理科学与资源研究所.
- 施婷婷, 高玉芳, 袁凤辉. 2012. 温带混交林碳水通量模拟及其对冠层分层方式的响应-耦合的气孔导度-光合作用-能量平衡模型. 生态学报, **32**(15): 4630–4640.
- 孙清芳, 刘延坤, 李云红, 等. 2013. 森林碳汇功能的研究进展. 环境科学与管理, **38**(3): 47–50.
- 申双和, 孙照渤, 陈镜明. 2003. 北方黑云杉林冠内空气 CO_2 浓度及其通量模拟//申双和. 新世纪气象科技创新与大气科学发展——中国气象学会 2003 年年会“农业气象与生态环境”分会论文集. 北京: 气象出版社: 3–7.
- 吴家兵, 关德新, 张 弥, 等. 2007. 长白山阔叶红松林碳收支特征. 北京林业大学学报, **29**(1): 1–6.
- 王绍刚, 刘志文. 2010. 基于 SPA 模型的森林生态系统净生态系统生产力空间分布. 科技导报, **28**(1): 82–89.
- 于贵瑞, 方华军, 伏玉玲, 等. 2011. 区域尺度陆地生态系统碳收支及其循环过程研究进展. 生态学报, **31**(19): 5449–5459.
- 于贵瑞, 孙晓敏, 温学发, 等. 2006. 陆地生态系统通量观测的原理与方法. 北京: 高等教育出版社.
- 于贵瑞, 王秋风, 朱先进. 2011. 区域尺度陆地生态系统碳收支评估方法及其不确定性. 地理科学进展, **30**(1): 103–113.
- 张 弥, 关德新, 吴家兵, 等. 2006. 植被冠层尺度生理生态模型的研究进展. 生态学杂志, **25**(5): 563–571.
- 赵小松. 2005. 涡动相关法估算森林生产力及与测树学方法的比较(硕士学位论文). 沈阳: 中国科学院沈阳应用生态研究所.
- Amthor JS. 1994. Scaling CO_2 -photosynthesis relationships from the leaf to canopy. *Photosynthesis Research*, **3**: 321–350.
- Avisar R, Pielke RA. 1989. A parameterization of heterogeneous land surface for atmospheric numerical models and its impact on regional meteorology. *Monthly Weather Review*, **117**: 2113–2136.
- Baldocchi DD. 1993. Scaling water vapor and carbon dioxide exchange from leaves to a canopy: Rules and tools//Ehleringer JR, eds. *Scaling Physiological Processes: Leaf to Global*. San Diego. New York: Academic Press: 77–144.
- Brooks A, Farquar GD. 1985. Effect of temperature on the CO_2/O_2 specificity of ribulose-1,5-biophosphate carboxylase/oxygenase and the rate of respiration in the light: Estimates from gas-exchange measurements on spinach. *Planta*, **165**:

- 397–406.
- Caldwell MM, Meister HP, Tenhunen JD, *et al.* 1986. Canopy structure light microclimate and leaf gas exchanges of *Quercus Coccifera* L. in a Portuguese macchia: Measurements in different canopy layers and simulations with a canopy model. *Trees*, **1**: 25–41.
- Campbell GS, Norman JM. 1998. An introduction to environmental biophysics. New York: Springer.
- Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C3 species. *Planta*, **149**: 78–90.
- Farquhar GD, von Caemmerer S. 1982. Modeling of photosynthetic response to environmental conditions// Lange OL, Nobel PS, Osmond CB, *et al.*, eds. Physiological plant ecology II: Water relations and carbon assimilation. Berlin: Springer: 549–587.
- Friend AD. 2001. Modelling canopy CO₂ fluxes: Are ‘big-leaf’ simplifications justified? *Global Ecology and Biogeography*, **10**: 603–619.
- Jones HG. 1992. Plants and Microclimate (Second Edition). Cambridge: Cambridge University Press.
- Kull O, Kruijt B. 1998. Leaf photosynthetic light response: A mechanistic model for scaling photosynthesis to leaves and canopies. *Functional Ecology*, **12**: 767–777.
- Kyaw TPU, Baldocchi DD, Meyers TP, *et al.* 2000. Correction of eddy covariance measurements incorporating both advective effects and density fluxes. *Boundary-Layer Meteorology*, **97**: 487–511.
- Leuning R. 2002. Temperature dependence of two parameters in a photosynthesis model. *Plant, Cell and Environment*, **25**: 1205–1210.
- Leuning R, Kelliher FM, De Pury DGG, *et al.* 1995. Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: Scaling from leaves to canopies. *Plant, Cell and Environment*, **18**: 1183–1200.
- Noilhan J, Planton S. 1989. A simple parameterization of land surface processes for meteorological models. *Monthly Weather Review*, **117**: 536–549.
- Sellers PJ, Bounoua L, Collatz GJ, *et al.* 1996a. Comparison of radiative and physiological effects of doubled atmosphere CO₂ on climate. *Science*, **271**: 1402–1406.
- Sellers PJ, Randall DA, Collatz GJ, *et al.* 1996b. A revised land surface parameterization (SiB2) for atmospheric GCMs. Part I: model formulation. *Climate*, **9**: 676–705.
- Wang YP. 2000. A refinement to the two leaf model for calculating canopy photosynthesis. *Agricultural and Forest Meteorology*, **101**: 143–150.
- Wang YP, Leuning R. 1998. A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy. I. Model description. *Agricultural and Forest Meteorology*, **91**: 89–111.
- Wang YP, Leuning R, Cleugh HA, *et al.* 2001. Parameter estimation in surface exchange models using non-linear inversion: How many parameters can we estimate and which measurements are most useful? *Global Change Biology*, **7**: 495–510.
- Webb EK, Pearman GI, Leuning R. 1980. Correction of flux measurement for density effects due to heat and water vapor transfer. *Quarterly Journal Royal Meteorological Society*, **106**: 85–106.
- Yoshiko K, Satoru T, Masahito U, *et al.* 2013. Determination of the gas exchange phenology in an evergreen coniferous forest from 7 years of eddy covariance flux data using an extended big-leaf analysis. *Ecological Research*, **28**: 373–385.

作者简介 乔延艳,女,1990年生,硕士研究生,主要从事应用气候学研究。E-mail: 19qiao90@sina.com

责任编辑 张 敏
