

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第33卷 第7期 Vol.33 No.7 2013

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报 (SHENTAI XUEBAO)

第33卷 第7期 2013年4月 (半月刊)

目 次

前沿理论与学科综述

线虫转型发育和寄主识别的化学通讯研究进展 张 宾, 胡春祥, 石 进, 等 (2003)

生物物种资源监测原则与指标及抽样设计方法 徐海根, 丁 晖, 吴 军, 等 (2013)

个体与基础生态

呼伦贝尔草原人为火空间分布格局 张正祥, 张洪岩, 李冬雪, 等 (2023)

青藏高原草地地下生物量与环境因子的关系 杨秀静, 黄 攻, 王军邦, 等 (2032)

1961—2010年桂林气温和地温的变化特征 陈 超, 周广胜 (2043)

黄泥河自然保护区狍冬季卧息地选择 朱洪强, 葛志勇, 刘 庚, 等 (2054)

青藏高原草地植物叶解剖特征 李全发, 王宝娟, 安丽华, 等 (2062)

青藏高原高寒草甸夏季植被特征及对模拟增温的短期响应 徐满厚, 薛 娴 (2071)

高温影响番茄小孢子发育的细胞学研究 彭 真, 程 琳, 何艳军, 等 (2084)

黄土丘陵半干旱区柠条林株高生长过程新模型 赵 龙, 王振凤, 郭忠升, 等 (2093)

栎属7种植物种子的发芽抑制物质研究 李庆梅, 刘 艳, 刘广全, 等 (2104)

水分胁迫和杀真菌剂对黄顶菊生长和抗旱性的影响 陈冬青, 皇甫超河, 刘红梅, 等 (2113)

铜尾矿废弃地与相邻生境土壤种子库特征的比较 沈章军, 欧祖兰, 田胜尼, 等 (2121)

云雾山典型草原火烧不同恢复年限土壤化学性质变化 李 媛, 程积民, 魏 琳, 等 (2131)

根系分区交替灌溉条件下水肥供应对番茄果实硝酸盐含量的影响 周振江, 牛晓丽, 李 瑞, 等 (2139)

喀斯特山区土地利用对土壤团聚体有机碳和活性有机碳特征的影响 李 娟, 廖洪凯, 龙 健, 等 (2147)

自生固氮菌活化土壤无机磷研究 张 亮, 杨宇虹, 李 倩, 等 (2157)

德国鸢尾对Cd胁迫的生理生态响应及积累特性 张呈祥, 陈为峰 (2165)

施污土壤重金属有效态分布及生物有效性 铁 梅, 宋琳琳, 惠秀娟, 等 (2173)

基于叶面积指数改进的直角双曲线模型在玉米农田生态系统中的应用 孙敬松, 周广胜 (2182)

中稻田三种飞虱的捕食性天敌优势种及农药对天敌的影响 林 源, 周夏芝, 毕守东, 等 (2189)

种群、群落和生态系统

珠江口超微型浮游植物时空分布及其与环境因子的关系 张 霞, 黄小平, 施 震, 等 (2200)

输水前后塔里木河下游物种多样性与水因子的关系 陈永金, 刘加珍, 陈亚宁, 等 (2212)

南海西北部陆架区鱼类的种类组成与群落格局 王雪辉, 林昭进, 杜飞雁, 等 (2225)

滇西北高原碧塔湖滨沼泽植物群落分布与演替 韩大勇, 杨永兴, 杨 杨 (2236)

石羊河下游白刺灌丛演替过程中群落结构及数量特征 靳虎甲, 马全林, 何明珠, 等 (2248)

资源与产业生态

土壤深松和补灌对小麦干物质生产及水分利用率的影响 郑成岩, 于振文, 张永丽, 等 (2260)

豆科绿肥及施氮量对旱地麦田土壤主要肥力性状的影响 张达斌, 姚鹏伟, 李婧, 等 (2272)
沟垄全覆盖种植方式对旱地玉米生长及水分利用效率的影响 李荣, 侯贤清, 贾志宽, 等 (2282)

城乡与社会生态

北京北护城河河岸带的温湿度调节效应 吴芳芳, 张娜, 陈晓燕 (2292)
西安太阳总辐射时空变化特征及对城市发展的响应 张宏利, 张纳伟锐, 刘敏茹, 等 (2304)

研究简报

安徽琅琊山大型真菌区系多样性 柴新义, 许雪峰, 汪美英, 等 (2314)

中国生态学学会 2013 年学术年会征稿通知 (2320)

第七届现代生态学讲座、第四届国际青年生态学者论坛通知 (I)

中、美生态学会联合招聘国际期刊主编 (i)

期刊基本参数: CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 318 * zh * P * ¥ 90.00 * 1510 * 32 * 2013-04



封面图说: 金灿的小麦熟了——小麦是世界上最早栽培的农作物之一, 是一种在世界各地广泛种植的禾本科植物, 起源于中东地区。全世界大概有 43 个国家, 近 35%—40% 的人口以小麦为主要粮食。小麦是禾谷类作物中抗寒能力较强的越冬作物, 具有一定的耐旱和耐盐碱能力。中国的小麦分布于全国各地, 主要集中于东北平原、华北平原和长江中下游一带。小麦秋季播种、冬季生长、春季开花、夏季结实。子粒含有丰富的淀粉、较多的蛋白质、少量的脂肪, 还有多种矿物质元素和维生素 B, 是一种营养丰富、经济价值较高的粮食。

彩图及图说提供: 陈建伟教授 北京林业大学 E-mail: cites.chenjw@163.com

DOI: 10.5846/stxb201112302011

孙敬松,周广胜.基于叶面积指数改进的直角双曲线模型在玉米农田生态系统中的应用.生态学报,2013,33(7):2182-2188.
Sun J S, Zhou G S. LAI-based photosynthetic light response model and its application in a rainfed maize ecosystem. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33(7): 2182-2188.

基于叶面积指数改进的直角双曲线模型 在玉米农田生态系统中的应用

孙敬松^{1,3}, 周广胜^{2,1,*}

(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:一般认为,生态系统的总初级生产力(GPP)对光合有效辐射(LAI)的响应曲线可以用直角双曲线来描述。研究表明,在不同的生长季进行模拟,模拟的直角双曲线的两个参数 A_{\max} 和 α 值不同。为消除模型参数季节变化对模拟结果的影响,直角双曲线模型通常应用于较短的时间尺度(如半月、10d或5d),然而,这种在较短的时间尺度上进行模拟的方法过于繁琐,并且当通量数据缺失过多时,在短的时间模拟窗口上,少量的数据不足以拟合直角双曲线模型。在这种情况下,无法利用直角双曲线模型对生态系统的GPP进行准确的模拟,或者对缺失的碳通量数据进行插补。以玉米农田生态系统为例,旨在阐明生态系统的环境因子和生物因子在不同生长季对直角双曲线模型中两个参数 A_{\max} 和 α 值的影响。结果表明, A_{\max} 与LAI具有显著的直线关系: $A_{\max} = a \text{LAI} + b$ ($a = 0.64$, $b = 0.15$, $R = 0.74$, $P = 0.002$)。据此我们对直角双曲线模型进行了改进,用以预测半小时尺度的玉米农田生态系统GPP。与未改进的直角双曲线模型进行比较,在整个生长季进行模拟,改进的直角双曲线模型明显提高了模拟的精度;当在较短的时间窗口上进行模拟(半月时间尺度),改进的直角双曲线模型与之有着相似的精度。利用改进的双曲线模型不仅可以非常简捷地对生态系统GPP进行模拟,而且可以解释直角双曲线模型参数 A_{\max} 值的连续变化,尤其是,当涡相关观测数据大量缺失时,可以很方便并且较为准确地插补缺失数据。

关键词:玉米;直角双曲线改进模型;叶面积指数;GPP

LAI-based photosynthetic light response model and its application in a rainfed maize ecosystem

SUN Jingsong^{1,3}, ZHOU Guangsheng^{2,1,*}

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, China Meteorological Administration, Beijing 100081, China

3 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Photosynthetic light response could be expressed as a rectangular hyperbola curve with the fixed parameters A_{\max} and α . Seasonal variations of A_{\max} and α were observed among different ecosystems. In order to eliminate the effects of seasonal variations of A_{\max} and α on simulated result, rectangular hyperbola model was usually fitted at shorter time intervals (e.g. half-month, 10-days, and 5-days). However, this method is tedious and non-mechanism, especially at a shorter time intervals, small amounts of carbon flux or climate data are not enough for simulating accurately rectangular hyperbola model. In this study we tried to elaborate the effects of biotic and abiotic factors on the parameters (A_{\max} and α) as an example of rainfed maize ecosystem. Biotic and abiotic factors may affect the seasonal dynamics of parameters α and A_{\max} .

基金项目:公益性行业(农业)科研专项经费项目(200903003);国家重点基础研究发展计划资助(2010CB951303)

收稿日期:2011-12-30; 修订日期:2012-07-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gszhou@ibcas.ac.cn

In order to understand mechanism for the influence of these factors on parameters of model, Multiple regression between seasonal variations of parameters (α and A_{\max}) and abiotic factors (e.g. air temperature, soil temperature, relative humidity, soil water content, solar radiation, air vapor pressure deficits(VPD)) and biotic factor (LAI) were evaluated by stepwise regression analysis. The results showed that there was a significant linear relationship between A_{\max} and LAI, and LAI is a main factor affecting seasonal variations of A_{\max} . The relationship between A_{\max} and LAI could be expressed as $A_{\max} = a \text{LAI} + b$ ($a = 0.64$, $b = 0.15$, $R = 0.74$, $P = 0.002$). Thus, a modified model $\text{GPP} = \frac{\alpha \text{PAR}(\alpha \text{LAI} + b)}{\alpha \text{PAR} + (\alpha \text{LAI} + b)}$ was developed to estimate half-hourly canopy gross primary production (GPP) in maize ecosystem. LAI changed rapidly in a rapid growth phase, but its observed frequency in our experiments was low (at 15—20 days interval). Therefore, we introduced a logistic model to interpolate daily LAI by limited observations. After that, we tested the calculated GPP against all the available observed measurements based on three different simulation methods (the original model with the fixed parameters of α and A_{\max} , respectively, at half-month intervals and throughout the entire growing season; the improved rectangular hyperbola model). Compared with the original model which was fitted throughout the entire growing season, both the original model which was fitted at half-month intervals and our new model are better than the original model throughout the entire growing season. Compared with the original model which was fitted at half-month intervals, our new model has the similar accuracy. The new model introduced the relationship between LAI and A_{\max} , improved accuracy in simulating GPP throughout the growing season, elaborated the mechanism of different accuracy for simulation in GPP at different time scales. The improved model is not only simple, but also easy to explain the continuous variations of parameter A_{\max} . Especially when the amount of missing flux data is large, and the original model is not able to be fitted at short time intervals, it is suitable for using the new model to interpolate.

Evaluation of carbon dynamics in ecosystem is a key issue in global climate change research, the improved hyperbola model could assess ecosystem GPP expediently and accurately. Then, we could evaluate ecosystem carbon budget at regional and global scales expediently by the LAI from remote sensing observations. However, abiotic factors such as temperature, soil moisture, and VPD did not affect the variations of parameters of model in our studies, and these factors may affect GPP by other means. Further coupling the new model with these factors is the next logical step in understanding ecosystem carbon budget.

Key Words: A_{\max} ; LAI; GPP; photosynthetic light response; rectangular hyperbola model

陆地植被的总初级生产力(GPP)(光合CO₂的同化与光呼吸平衡)导致每年90—130 Tg的碳被同化,每年15%的大气碳被陆地植被光合作用固定^[1]。太阳辐射是植物光合的主要驱动因子,是影响陆地生态系统生产力与碳收支的重要环境因子。通常,能被植物光合作用直接吸收利用的那部分太阳辐射,波长在0.4—0.7 μm范围内,称为光合有效辐射(PAR)^[2-3]。PAR常被用作植被净初级生产量模型、气候模型、水文模型、生物地球化学模型等的关键变量^[4],弄清GPP与PAR之间的关系是准确评估陆地生态系统的生产力及其碳收支的关键。研究表明,植被的光合作用与光合有效辐射之间的关系可以用直角双曲线Michaelis-Menten模型很好地描述(式3)^[5-6]。

以往研究中,利用直角双曲线模型对生态系统GPP进行模拟或插补时,模型的两个参数 A_{\max} 和 α 值是不变的^[5-6]。然而,有研究表明在不同的生长季进行模拟,这两个参数值是不同的^[7-8]。为了消除模型参数季节性波动对模型模拟结果的影响,许多研究通常是在较短的时间尺度上利用直角双曲线模型进行模拟(如半个月,10d或5d)^[7-9]。尽管如此,这种方法过于繁琐而且缺乏机理性,尤其是在短的时间尺度上进行模拟,当相关数据量缺失过多时,少量的数据不足以准确拟合直角双曲线模型。

农田生态系统碳吸收大于或等于自然生态系统^[6,10],对全球碳循环有着极为重要的作用。因此,以玉米

(*Zea mays* L.)农田生态系统为例,探讨态系统的环境因子和生物因子在不同生长季对直角双曲线模型中两个参数 A_{\max} 和 α 值的影响。

本研究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连续 5a 的观测资料(2004—2008 年),分析了反映 GPP 与 PAR 关系的 Michaelis-Menten 直角双曲线模型参数 A_{\max} 和 α 值的季节变化,进而阐明环境因子和生物因子(温度、水分、VPD、辐射、叶面积指数(LAI))对模型参数季节变动的影响。在此基础上,本研究找出影响模型参数季节变化的主导因子及其过程,并将影响过程整合到直角双曲线模型中改进模型,并对玉米农田生态系统 GPP 进行模拟和比较。

1 材料和方法

1.1 研究地点

研究地点位于辽宁省锦州市中国气象局锦州农田生态系统野外观测站($41^{\circ}49'N, 121^{\circ}12'E$, 海拔 17.0 m),属温带大陆性季风气候,年极端最高气温 35°C , 极端最低气温 -29.9°C , 全年平均气温为 $7.8\text{--}11.0^{\circ}\text{C}$, 年平均降雨量 $550\text{--}630 \text{ mm}^{[11]}$ 。

玉米农田观测场内安装有涡度相关系统与微气象梯度仪,可以对水热、碳通量及其太阳辐射、温度、湿度等环境因子进行连续观测,涡相关和微气象梯度仪安装于一个 $25 \text{ m} \times 25 \text{ m}$ 的围栏内。围栏内以及周围地势平坦开阔,无任何高大建筑物遮蔽,试验田的土壤为典型棕壤,生长季种植作物均为春玉米(中晚熟、稀植品种, 华单 4 号和新科 10 号),植株平均密度为 $4.3 \text{ 株}/\text{m}^2$, 经实地观测,植株高度最高可达 3 m 左右。大范围均一的下垫面满足试验要求盛行风向的风浪区长度。在非生长季农田下垫面无作物,地表为裸土覆盖;涡度相关仪安装于距地 3.5 m 处,不再随作物生长调节安装高度。自 2004 年 6 月开始自动观测至今。

1.2 观测系统

1.2.1 涡度相关通量观测与数据处理

通量观测采用开路涡度相关通量观测系统。该系统由 CR5000 数据采集器、CSAT3 超声风速仪(Campbell 公司)、Li-7500 $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 分析仪(Li-Cor 公司)和 1 个 1 G 的 PC 卡组成。CR5000 数据采集器主要是控制测量、运算及数据存储;CSAT3 超声风速仪用以测量三维风速和超声虚温;Li-7500 测量 CO_2 绝对密度、 H_2O 绝对密度和大气压力。整个系统安装于距地面 3.5 m 高度处。仪器采样频率为 10 Hz,由数据采集器自动存储 10 Hz 原始数据。

CR5000 数据采集器有 2 M 内存,可以保存一段时间的观测数据。系统工作时由涡度相关原理计算在线通量,并存储 30 min 的 CO_2 通量(F_c)、潜热通量(LE)与显热通量(H_s)和时间系列数据,系统同时对在线通量自动进行虚温订正与空气密度变化订正。观测数据由于受到天气因素、地形条件以及仪器本身故障等影响,需要先进行数据分析与控制,才能用于研究分析。数据质量控制以涡度相关法通量观测原理以及涡度相关仪器本身局限性为依据,对 30 min 数据进行剔除^[12]。

在通量观测研究中,通常将 CO_2 进入生态系统标记为负值,反之为正值,因此当 NEE 为负值时,表示生态系统吸收 CO_2 ,反之为释放 CO_2 。

1.2.2 太阳辐射与土壤温度测定

观测样地安装有微气象梯度观测塔,太阳辐射来自气象梯度观测塔 3.5 m 高度的 CNR1 净辐射仪和 LI190SB 光量子传感器,土壤温度来自观测塔 107 热敏电阻温度探头观测的 5 cm 土壤温度。根据太阳辐射量区分白天和夜间(太阳总辐射 $< 20 \text{ W m}^{-2}$)^[12]。

1.2.3 叶面积指数测定

每隔 20 d 左右一次性采集完整的 5 株标准株玉米鲜样,量取每株叶片的叶面积,叶面积指数(LAI)为单位面积上所有叶片表面积的总和与相应土地面积之比。

1.3 涡相关通量数据的拆分和总初级生产力(GPP)的估算

生态系统碳交换(NEE)受光合与呼吸作用调控,由于涡度相关系统直接测量的 NEE 需要利用公式(1)

进行组分拆分以估算 GPP^[13-14]:

$$GPP = R_{\text{eco}} - \text{NEE} \quad (1)$$

本研究利用夜间数据通过 Lloyd-Taylor 模型建立 R_e 与土壤 5 cm 温度的关系(式 2)^[15] 估算白天生态系统呼吸(自养呼吸和异养呼吸) R_{eco} :

$$R_{\text{eco}}(T) = R_{\text{eco,ref}} \times e^{E_0 \left(\frac{1}{T_{\text{ref}} - T_0} - \frac{1}{T - T_0} \right)} \quad (2)$$

式中, T_0 为常数,一般设为 -46.02 °C, E_0 为活化能参数 决定了呼吸的温度敏感性,通过模型的拟合得出, $R_{\text{eco,ref}}$ 为参考温度下的呼吸值,通过模型拟合得出, T_{ref} 为参考温度,一般设为 10 °C, T 为 5 cm 土壤温度。

1.4 数据分析

玉米一般在 4 月下旬至 5 月上旬播种,5 月下旬至 6 月初进入三叶期,9 月中旬成熟。为方便分析直角双曲线模型在不同季节的模拟情况,选取 5 年(2004—2008)同一时段的(6 月 1 日—9 月 15 日)的观测资料和直角双曲线模型(式 3)进行分析:

$$GPP = \frac{\alpha \text{PAR} A_{\max}}{\alpha \text{PAR} + A_{\max}} \quad (3)$$

式中, GPP (mg CO₂ m⁻² s⁻¹) 为生态系统总初级生产力, α 是当 PAR 接近于 0 时的生态系统光能利用率^[16], 称为生态系统的表观初始光能利用率, PAR 为入射到冠层上的光合有效辐射(μmol photon m⁻² s⁻¹), A_{\max} 为生态系统光合作用最大时的碳交换(mg CO₂ m⁻² s⁻¹)。统计分析软件和函数绘图分析软件则主要利用 SPSS 15.0 (SPSS, Chicago, IL, USA) 和 Origin8.0 (Microca, OriginLab, USA)。

2 结果分析

2.1 数据分析

2.1.1 模型参数的季节动态

传统的光合作用模拟一般是利用直角双曲线模型(式 3)在整个生长季或 15d 的时间尺度上进行,在模拟的时间窗口中,直角双曲线的参数通常设为常数^[5, 13-14, 17]。为此,首先对玉米农田生态系统的 GPP 进行整个生长季和每隔半月的直角双曲线模拟(表 1)。

表 1 直角双曲线模型的参数表观初始光能利用率(α)和生态系统光合作用最大时的碳交换(A_{\max})、相关系数(R^2)、样本数(n)和均方根误差分析(RMSE)

Table 1 Simulated results of the rectangular hyperbola model, includes parameters of the apparent quantum yield (α) and the value of NEE at light saturation (A_{\max}), coefficient of determination (R^2) and root-mean-square error (RMSE)

每隔半月的模拟 Half-month windows	α	A_{\max}	R^2	RMSE	n
06-01—06-15	0.001	0.772	0.397 **	0.025	1174
06-16—06-30	0.002	2.107	0.647 **	0.059	1115
07-01—07-15	0.004	2.676	0.622 **	0.160	746
07-16—07-31	0.003	2.837	0.441 **	0.249	886
08-01—08-15	0.003	3.398	0.508 **	0.199	1209
08-16—08-30	0.003	1.920	0.357 **	0.152	1045
09-01—09-15	0.005	0.812	0.157 **	0.090	932
整个生长季的模拟 The entire growing season	0.003	1.562	0.272 **	0.234	7095

* 代表相关关系显著, ** 代表相关关系极为显著

不同生长阶段的玉米农田生态系统 GPP 模拟中,直角双曲线模型参数 α 和 A_{\max} 的值发生了波动,其中 α 值的波动较小(变异系数=28.85%),说明 A_{\max} 除了受 PAR 的影响以外还可能受生物量、温度、水分等因子季节变化的影响,而 α 值较为稳定。这种影响也使得直角双曲线模型在整个生长季对玉米农田生态系统 GPP 的模拟结果较差(表 1)。

2.1.2 模型参数 α 和 A_{\max} 季节动态的影响因子分析

为了弄清影响玉米农田生态系统 GPP-PAR 之间直角双曲线关系的主导因子,假定直角双曲线模型中的参数 α 和 A_{\max} 分别受不同环境或生物因子的影响而产生波动。为了验证这个假设,选取有叶面积指数观测的 5d 之内的数据(有叶面积观测的和前后 2d 共 5d 的数据),首先对双曲线模型中的参数 α 、 A_{\max} 与气温、土壤温度、空气湿度、土壤水分、太阳辐射、饱和水汽压差(VPD)、LAI 等因子的均值进行 Pearson 相关分析发现, A_{\max} 和 LAI 具有显著的相关关系($P=0.002$) (图 1),而 α 与其它因子的相关关系均不显著,这进一步说明 α 值的保守性。

2.1.3 考虑叶面积指数的直角双曲线模型

A_{\max} 与 LAI 的线性关系表明,直角双曲线模型的参数 A_{\max} 季节动态可能由 LAI 引起。因此,可以利用它们的线性关系来预测模型的参数变化,以准确地估算生态系统的 GPP。基于这一假设,利用 A_{\max} 与 LAI 的线性关系改进直角双曲线模型(式 4):

$$GPP = \frac{\alpha PAR(aLAI+b)}{\alpha PAR + (aLAI+b)} \quad (4)$$

式中, GPP ($\text{mgCO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$) 为生态系统的总初级生产力, PAR 为入射到冠层上的光合有效辐射 ($\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$), LAI 为叶面积指数, 其中, 生态系统的表观初始光能利用率为 α , $A_{\max} = aLAI + b$ 为生态系统光合作用最大时的碳交换, a 、 b 为方程的参数。

模型的变量 PAR 可以通过常规气象观测得到半小时、小时、天尺度的值,而 LAI 在每个生长季的观测次数有限,会在一定程度上限制了模型的准确度。所以,引入一个 Logistic 模型(式 5)^[18],将整个生长季 LAI 的观测频度拓展到天的时间尺度。

$$LAI = \frac{K}{1 + \exp(a_1 + a_2 t + a_3 t^2)} \quad (5)$$

式中, LAI 为每天的叶面积指数, t 为玉米播种后天数

利用玉米农田 5a 的 LAI 观测资料对方程进行拟合。结果表明, Logistic 模型对 LAI 的模拟具有较高的准确性(图 2)。

利用 PAR (半小时尺度的数据)和由 Logistic 模型获得的 LAI (时间尺度为天)等数据,对改进的直角双曲线模型(式 5)进行拟合分析,详见表 2。

表 2 改进直角双曲线模型的参数 a 、 b 、 α 、相关系数(R^2)和均方根误差分析(RMSE)

Table 2 Simulated results of the improved rectangular hyperbola model, includes parameters of model (α , a , b), coefficient of determination (R^2) and root-mean-square error (RMSE)

模型参数 a	模型参数 b	模型参数 α	相关系数 R^2	均方根误差(RMSE)
0.642	0.153	0.002	0.55	0.134

在整个生长季上进行模拟,未改进的直角双曲线模型仅能解释玉米农田生态系统 27% 的 GPP 波动(表 1),而改进的直角双曲线模型对玉米农田生态系统 GPP 的模拟结果可以解释玉米农田生态系统 55% 的 GPP 波动(表 2),并能反映模型参数随 LAI 变化的过程与机理。

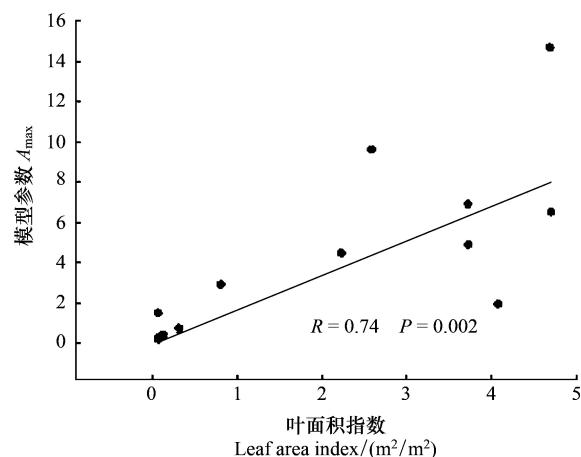


图 1 A_{\max} 与 LAI 线性回归分析

Fig. 1 The linear regression between A_{\max} and LAI

3 讨论

利用模型模拟以外的数据,也就是没有相应的叶面积指数观测的那一时段的碳通量数据,对改进的直角双曲线模型和未改进的直角双曲线模型模拟结果进行了比较。生长季的叶面积指数变化引起了玉米农田生态系统冠层光合作用对 PAR 响应的变化,从而影响直角双曲线模型的参数 A_{\max} 值。因此,将直角双曲线模型的 A_{\max} 参数作为常数模拟玉米农田生态系统总初级生产力将产生较大误差(表 1)。虽然通过减小模型模拟的时间尺度(例如半个月),可以提高直角双曲线模型模拟的准确度(图 3C),但这种模拟方法不仅比较繁琐,而且缺乏机理性,难以说明相邻的两个时间段内模型参数的突变。改进的直角双曲线模型耦合了动态的 LAI

对玉米农田生态系统光合作用的影响过程,阐明了直角双曲线模型的重要参数 A_{\max} 对生物因子的响应,使得玉米农田生态系统光合速率对 PAR 的响应曲线在日时间尺度产生变异。通过线性回归模型比较发现,改进的直角双曲线模型(图 3C)和半月时间尺度的模拟结果(图 3B)较接近,均好于直角双曲线模型在整个生长季尺度的模拟(图 3A)。

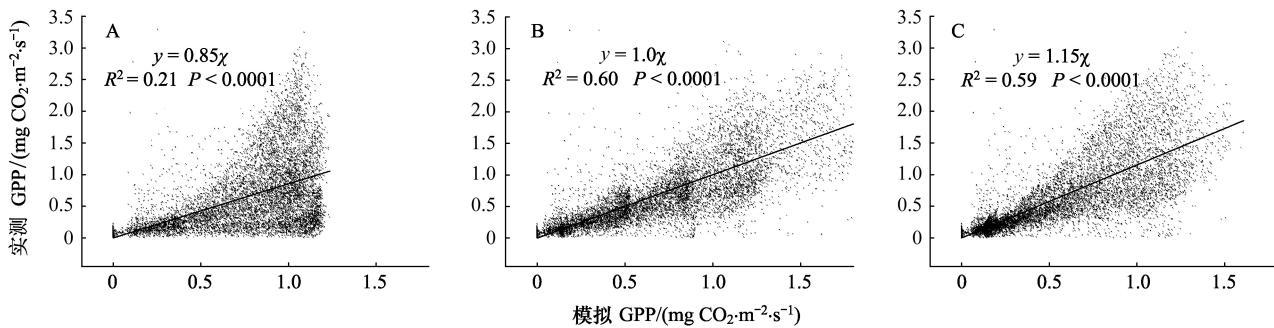


图 3 观测值和模型模拟结果的比较

Fig. 3 Relationship between measured and simulated GPP

A 是直角双曲线模型在整个生长季尺度上的模拟结果与观测值的比较;B 是直角双曲线模型在每半个月时间尺度上的模拟结果与观测值的比较;C 是改进的直角双曲线模型在整个生长季尺度上的模拟结果与观测值的比较

尽管本研究中,改进的直角双曲线模型与半个月时间尺度上未改进的直角双曲线模型模拟的准确性相近,但是改进的直角双曲线模型不仅简捷,而且可解释参数 A_{\max} 的连续变化,尤其是当缺失的通量数据过多时,直角双曲线模型不能在半个月或更短的时间尺度上进行拟合时,改进的直角双曲线模型可以较为准确地对缺失数据进行插补。

4 结论

为了消除直角双曲线模型参数季节波动对模型模拟结果的影响,通常在较短的时间尺度上对 GPP 进行模拟和插补^[7-9]。然而,这种方法过于繁琐缺乏机理性,尤其是在短的时间尺度上,利用少量的碳通量数据难以准确拟合直角双曲线模型。

LAI 是控制 GPP-PAR 关键因子,它的变化可以解释 A_{\max} 值的变化。改进的模型引入了 LAI 和参数 A_{\max} 的关系,提高了模型在整个生长季尺度上对 GPP 模拟的准确度,从机理上阐明了直角双曲线模型在不同的时间尺度上模拟的准确度问题,为准确评估陆地生态系统碳循环提供了借鉴。

生态系统碳收支动态评估是全球变化研究的关键之一^[18],改进的直角双曲线模型可以方便、准确地评估

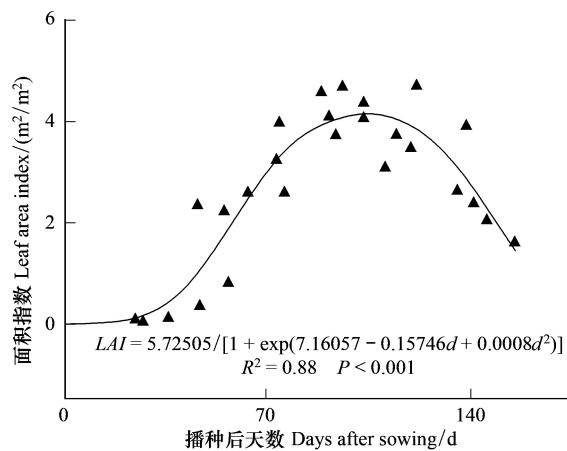


图 2 玉米农田生态系统 LAI 的生长曲线模拟

Fig. 2 The simulation of daily LAI

生态系统的GPP。同时,结合卫星遥感获得的植被指数数据,通过与叶面积指数的关系,可以较方便地进行区域或全球尺度上陆地生态系统的碳收支评估。本研究中,环境因子如土壤、湿度和VPD等没有影响模型参数的变化,这些因子可能是通过其它机理影响生态系统的碳收支,因此,将来的研究将着重考虑这些因子对生态系统碳收支的影响过程和机理。

References:

- [1] Williams M, Rastetter E B, Fernandes D N, Goulden M L, Shaver G R, Johnson L C. Predicting gross primary productivity in terrestrial ecosystems. *Ecological Applications*, 1997, 7(3): 882-894.
- [2] Udo S O, Aro T O. Global PAR related to global solar radiation for central Nigeria. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1999, 97(1): 21-31.
- [3] Jacovides C P, Timvios F S, Papaioannou G, Asimakopoulos D N, Theofilou C M. Ratio of PAR to broadband solar radiation measured in Cyprus. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 121(3/4): 135-140.
- [4] Thomas V, Finch D A, McCaughey J H, Noland T, Rich L, Treitz P. Spatial modelling of the fraction of photosynthetically active radiation absorbed by a boreal mixedwood forest using a lidar-hyperspectral approach. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2006, 140(1/4): 287-307.
- [5] Ruimy A, Jarvis P G, Baldocchi D D, Saugier B. CO₂ fluxes over plant canopies and solar radiation: a review. *Advances in Ecological Research*, 1995, 26: 1-68.
- [6] Goulden M L, Daube B C, Fan S M, Sutton D J, Bazzaz A, Munger J W, Wofsy S C. Physiological responses of a black spruce forest to weather. *Journal of Geophysical Research*, 1997, 102(D24): 28987-28996.
- [7] Gu L, Baldocchi D, Verma S B, Black T A, Vesala T, Falge E, Dowty P. Advantages of diffuse radiation for terrestrial ecosystem productivity. *Journal of Geophysical Research*, 2002, 107(4050): 1155-1168.
- [8] Polley W H, Emmerich W, Bradford J A, Sims P L, Johnson D A, Saliendra N Z, Svejcar T, Angell R, Frank A B, Phillips R L, Snyder K A, Morgan J A. Physiological and environmental regulation of interannual variability in CO₂ exchange on rangelands in the western United States. *Global Change Biology*, 2010, 16(3): 990-1002.
- [9] Zhang L M, Yu G R, Sun X M, Wen XF, Ren C Y, Fu Y L, Li Q K, Li Z Q, Liu Y F, Guan D X, Yan J H. Seasonal variations of ecosystem apparent quantum yield (α) and maximum photosynthesis rate (P-max) of different forest ecosystems in China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2006, 137(3): 176-187.
- [10] Law B E, Falge E, Gu L, Baldocchi D D, Bakwin P, Berbigier P, Davis K, Dolman A J, Falk M, Fuentes J D, Goldstein A, Granier A, Grelle A, Hollinger D, Janssens I A, Jarvis P, Jensen NO, Katul G, Mahli Y, Matteucci G, Meyers T, Monson R, Munger W, Oechel W, Olson R, Pilegaard K, Paw K T, Thorgeirsson U H, Valentini R, Verma S, Vesala T, Wilson K, Wofsy S. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 113(1/4): 97-120.
- [11] Han G X, Zhou G S, Xu Z Z, Yang Y, Liu J L, Shi K Q. Biotic and abiotic factors controlling the spatial and temporal variation of soil respiration in an agricultural ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(2): 418-425.
- [12] Papale D, Reichstein M, Aubinet M, Canforal E, Bernhofer C, Kutsch W, Longdoz B, Rambal S, Valentini R, Vesala T, Yakir D. Towards a standardized processing of Net Ecosystem Exchange measured with eddy covariance technique: algorithms and uncertainty estimation. *Biogeosciences*, 2006, 3(4): 571-583.
- [13] Stoy P C, Katul G G, Siqueira M B S, Juang J Y, Novick K A, Uebelherr J M, Oren R. An evaluation of models for partitioning eddy covariance-measured net ecosystem exchange into photosynthesis and respiration. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2006, 141(1): 2-18.
- [14] Reichstein M, Falge E, Baldocchi D, Papale D, Aubinet M, Berbigier P, Bernhofer C, Buchmann N, Gilmanov T, Granier A, Grünwald T, Havrankova K, Ilvesniemi H, Janous D, Knohl A, Laurila T, Lohila A, Loustau D, Matteucci G, Meyers T, Miglietta F, Ourcival JM, Pumpanen J, Rambal S, Rotenberg E, Sanz M, Tenhunen J, Seufert G, Vaccari F, Vesala T, Yakir D, Valentini R. On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. *Global Change Biology*, 2005, 11(9): 1424-1439.
- [15] Lloyd J, Taylor J A. On the temperature-dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 1994, 8(3): 315-323.
- [16] Wofsy S C, Goulden M L, Munger J W, Fan S M, Bakwin P S, Daube B C, Bassow S L, Bazzaz F A. Net exchange of CO₂ in a midlatitude forest. *Science*, 1993, 260(5112): 1314-1317.
- [17] Goulden M L, Daube B C, Fan S M, Sutton D J, Bazzaz A, Munger J W, Wofsy S C. Physiological responses of a black spruce forest to weather. *Journal of Geophysical Research*, 1997, 102(D24): 28987-28996.
- [18] Nightingale J M, Coops N C, Waring R H, Hargrove W W. Comparison of MODIS gross primary production estimates for forests across the U. S. A. with those generated by a simple process model, 3-PGS. *Remote Sensing of Environment*, 2007, 109(4): 500-509.

参考文献:

- [18] 王信理. 在作物干物质积累的动态模拟中如何合理运用 Logistic 方程. *中国农业气象*, 1986, 7(1): 14-19.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol.33 ,No.7 April ,2013(Semimonthly)
CONTENTS

Frontiers and Comprehensive Review

- Research progress on chemical communication of development and host-finding of nematodes ZHANG Bin, HU Chunxiang, SHI Jin, et al (2003)

- Principles, indicators and sampling methods for species monitoring XU Haigen, DING Hui, WU Jun, et al (2013)

Autecology & Fundamentals

- Spatial distribution pattern of human-caused fires in Hulunbeir grassland ZHANG Zhengxiang, ZHANG Hongyan, LI Dongxue, et al (2023)

- Belowground biomass in Tibetan grasslands and its environmental control factors YANG Xiujing, HUANG Mei, WANG Junbang, et al (2032)

- Analysis on variation characteristics of air temperature and ground temperature in Guilin from 1961 to 2010 CHEN Chao, ZHOU Guangsheng (2043)

- Winter bed-site selection by roe deer (*Capreolus capreolus*) in Huangnihe Nature Reserve ZHU Hongqiang, GE Zhiyong, LIU Geng, et al (2054)

- Leaf anatomical characteristics of the plants of grasslands in the Tibetan Plateau LI Quanfa, WANG Baofuan, AN Lihua, et al (2062)

- A research on summer vegetation characteristics & short-time responses to experimental warming of alpine meadow in the Qinghai-Tibetan Plateau XU Manhou, XUE Xian (2071)

- Cytological study on microsporogenesis of *Solanum lycopersicum* var. Micro-Tom under high temperature stress PENG Zhen, CHENG Lin, HE Yanjun, et al (2084)

- A new plant height growth process model of *Caragana* forest in semi-arid loess hilly region ZHAO Long, WANG Zhenfeng, GUO Zhongsheng, et al (2093)

- Germination inhibitory substances extracted from the seed of seven species of *Quercus* LI Qingmei, LIU Yan, LIU Guangquan, et al (2104)

- Effects of water stress and fungicide on the growth and drought resistance of *Flaveria bidentis* CHEN Dongqing, HUANGFU Chaohe, LIU Hongmei, et al (2113)

- Characters of soil seed bank in copper tailings and its adjacent habitat SHEN Zhangjun, OU Zulan, TIAN Shengni, et al (2121)

- Changes of soil chemical properties after different burning years in typical steppe of Yunwun Mountains LI Yuan, CHENG Jimin, WEI Lin, et al (2131)

- Effects of water and fertilizers on nitrate content in tomato fruits under alternate partial root-zone irrigation ZHOU Zhenjiang, NIU Xiaoli, LI Rui, et al (2139)

- Effect of land use on the characteristics of organic carbon and labile organic carbon in soil aggregates in Karst mountain areas LI Juan, LIAO Hongkai, LONG Jian, et al (2147)

- Mobilization of inorganic phosphorus from soils by five azotobacters ZHANG Liang, YANG Yuhong, LI Qian, et al (2157)

- Physiological-ecological responses of *Iris germanica* L. to Cd stress and its accumulation of Cd ZHANG Chengxiang, CHEN Weifeng (2165)

- The available forms and bioavailability of heavy metals in soil amended with sewage sludge TIE Mei, SONG Linlin, HUI Xiujuan, et al (2173)

- LAI-based photosynthetic light response model and its application in a rainfed maize ecosystem SUN Jingsong, ZHOU Guangsheng (2182)

- The dominant species of predatory natural enemies of three kinds of planthoppers and impact of pesticides on natural enemies in paddy field LIN Yuan, ZHOU Xiazh, BI Shoudong, et al (2189)

- Population, Community and Ecosystem**
- Spatial and temporal variation of picophytoplankton in the Pearl River Estuary ZHANG Xia, HUANG Xiaoping, SHI Zhen, et al (2200)

- Analysis of the relationship between species diversity and hydrologic factors during an interval of intermittent water delivery at the Lower Reaches of Tarim River, China CHEN Yongjin, LIU Jiazhen, CHEN Yaning, et al (2212)
- Fish species composition and community pattern in the continental shelf of northwestern South China Sea WANG Xuehui, LIN Zhaojin, DU Feiyan, et al (2225)
- Distribution and succession of plant communities in Lake Bita coastal swamp on the plateau region, northwestern Yunnan HAN Dayong, YANG Yongxing, YANG Yang (2236)
- Analysis on community structure and quantitative characteristics of *Nitraria tangutorum* nebkhas at different succession stage in lower reaches of Shiyang River JIN Hujia, MA Quanlin, HE Mingzhu, et al (2248)
- Resource and Industrial Ecology**
- Effects of subsoiling and supplemental irrigation on dry matter production and water use efficiency in wheat ZHENG Chengyan, YU Zhenwen, ZHANG Yongli, et al (2260)
- Effects of two years' incorporation of leguminous green manure on soil properties of a wheat field in dryland conditions ZHANG Dabin, YAO Pengwei, LI Jing, et al (2272)
- Effects of planting with ridge and furrow mulching on maize growth, yield and water use efficiency in dryland farming LI Rong, HOU Xianqing, JIA Zhikuan, et al (2282)
- Urban, Rural and Social Ecology**
- Effects of riparian buffers of North Mort of Beijing on air temperature and relative humidity WU Fangfang, ZHANG Na, CHEN Xiaoyan (2292)
- Characteristics of spatial and temporal variations of global solar radiation in Xi'an and relevant response in urban development ZHANG Hongli, ZHANG Naweirui, LIU Minru, et al (2304)
- Research Notes**
- A analysis of macrofungal flora diversity in Langyashan Nature Reserve, Anhui Province, China CHAI Xinyi, XU Xuefeng, WANG Meiying, et al (2314)

《生态学报》2013 年征订启事

《生态学报》是由中国科学技术协会主管,中国生态学学会、中国科学院生态环境研究中心主办的生态学高级专业学术期刊,创刊于1981年,报道生态学领域前沿理论和原始创新性研究成果。坚持“百花齐放,百家争鸣”的方针,依靠和团结广大生态学科研工作者,探索自然奥秘,为生态学基础理论研究搭建交流平台,促进生态学研究深入发展,为我国培养和造就生态学科研人才和知识创新服务、为国民经济建设和发展服务。

《生态学报》主要报道生态学及各分支学科的重要基础理论和应用研究的原始创新性科研成果。特别欢迎能反映现代生态学发展方向的优秀综述性文章;研究简报;生态学新理论、新方法、新技术介绍;新书评价和学术、科研动态及开放实验室介绍等。

《生态学报》为半月刊,大16开本,300页,国内定价90元/册,全年定价2160元。

国内邮发代号:82-7,国外邮发代号:M670

标准刊号:ISSN 1000-0933 CN 11-2031/Q

全国各地邮局均可订阅,也可直接与编辑部联系购买。欢迎广大科技工作者、科研单位、高等院校、图书馆等订阅。

通讯地址:100085 北京海淀区双清路18号 电 话:(010)62941099; 62843362

E-mail: shengtaixuebao@rcees.ac.cn 网 址: www.ecologica.cn

本期责任编辑 陈利顶

编辑部主任 孔红梅

执行编辑 刘天星 段 靖

生态学报

(SHENTAI XUEBAO)

(半月刊 1981年3月创刊)

第33卷 第7期 (2013年4月)

ACTA ECOLOGICA SINICA

(Semimonthly, Started in 1981)

Vol. 33 No. 7 (April, 2013)

编 辑 《生态学报》编辑部
地址:北京海淀区双清路18号
邮政编码:100085
电话:(010)62941099
www.ecologica.cn
shengtaixuebao@rcees.ac.cn

主 编 王如松
主 管 中国科学技术协会
主 办 中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
地址:北京海淀区双清路18号
邮政编码:100085

出 版 科 学 出 版 社
地址:北京东黄城根北街16号
邮政编码:100717

印 刷 北京北林印刷厂
行 书 学 出 版 社
地址:东黄城根北街16号
邮政编码:100717
电话:(010)64034563

订 购 国外发行
E-mail:journal@cspg.net
全国各地邮局
中国国际图书贸易总公司
地址:北京399信箱
邮政编码:100044

广 告 经 营 许 可 证
京海工商广字第8013号

Edited by Editorial board of
ACTA ECOLOGICA SINICA
Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
Tel:(010)62941099
www.ecologica.cn
shengtaixuebao@rcees.ac.cn

Editor-in-chief WANG Rusong
Supervised by China Association for Science and Technology
Sponsored by Ecological Society of China
Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS
Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China

Published by Science Press
Add:16 Donghuangchenggen North Street,
Beijing 100717, China

Printed by Beijing Bei Lin Printing House,
Beijing 100083, China

Distributed by Science Press
Add:16 Donghuangchenggen North
Street, Beijing 100717, China
Tel:(010)64034563
E-mail:journal@cspg.net

Domestic All Local Post Offices in China
Foreign China International Book Trading
Corporation
Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 90.00 元