

DOI: 10.5846/stxb201506171230

罗紫东, 关华德, 章新平, 刘娜, 张赐成, 王婷. 桂花树冠层气孔导度模型的优化及其参数分析. 生态学报, 2016, 36(13): - .

Luo Z D, Guan H D, Zhang X P, Liu N, Zhang C C, Wang T. Optimization of canopy stomatal conductance models for *Osmanthus fragrans* and analysis of its parameters. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(13): - .

桂花树冠层气孔导度模型的优化及其参数分析

罗紫东¹, 关华德^{1,2}, 章新平^{1,*}, 刘 娜¹, 张赐成¹, 王 婷¹

1 湖南师范大学资源与环境科学学院, 长沙 410081

2 School of the Environment & National Centre for Groundwater Research and Training, Flinders University, Adelaide, SA 5001, AUS

摘要:冠层气孔导度(g_c)是许多陆面过程模型中的重要参数,提高对冠层气孔导度的模拟精度非常重要。以环境因子阶乘的 Jarvis 形式的模型是气孔导度模型中的典型代表,但研究中不同的环境因子有不同的响应方程和参数。研究认为不同的响应方程有不同的模拟效果,并通过比较各环境因子的不同响应方程组合的模型的模拟效果来确定最优的 g_c 模型。以桂花树为例,测定了树干液流、茎水势和微气象环境,用 Penman-Monteith (PM) 方程反推计算冠层气孔导度并检验不同方程组合的 16 种模型。模型的参数用 Differential Evolution Adaptive Metropolis (DREAM) 模型优化。结果表明这种方法能够有效地找到各环境因子最优的响应方程,从而最优化 g_c 模型。优化的 g_c 模型很好地模拟了桂花树冠层气孔导度的变化,尤其是对干旱的响应,模拟值与 PM 计算值的相关系数和均方根误差分别为 0.803 和 0.000623 m/s。同时也证明了模型中温度函数 $f(T) > 1$ 的现象并非个例,由于温度(T)和水汽压亏缺(D)常是高度相关的,建议在以后的 g_c 模型研究中应把 T 和 D 看成一个影响因子,但 $f(T) > 1$ 的这种现象是否具有全球性还有待进一步研究证实。

关键词:冠层气孔导度;模型优化;环境因子;树干液流;桂花树

Optimization of canopy stomatal conductance models for *Osmanthus fragrans* and analysis of its parameters

LUO Zidong¹, GUAN Huade^{1,2}, ZHANG Xinping^{1,*}, LIUNa¹, ZHANG Cicheng¹, WANG Ting¹

1 College of Resource and Environment Science, Hunan Normal University, Changsha 410081, China

2 School of the Environment & National Centre for Groundwater Research and Training, Flinders University, Adelaide, SA 5001, AUS

Abstract: Canopy stomatal conductance (g_c) controls transpiration and photosynthesis processes. Thus, the simulation of g_c and its environmental variation forms a significant component of many land surface models. A Jarvis-type model, which calculates g_c from a reference value multiplied by scaling (or response) functions of influencing environmental variables, is a typical representation of g_c in land surface modeling. Influential environmental factors often include solar radiation, vapor pressure deficit, and temperature and soil water conditions. Studies have applied different response functions to each individual environmental factor, often without rigorous evaluation. Thus, there is a need to determine which combination of response functions is most appropriate for a specific vegetation cover. In this study, an optimization model of g_c was determined for *O. fragrans*, an evergreen tree species in the southern China, based on field measurements. Sapflow, stem water potential, and microclimatic variables were recorded at an *O. fragrans* plantation site in 2013, where a severe drought occurred in July and August of that same year. Sap flow data were used to calculate transpiration, from which g_c was estimated from the inversed Penman-Monteith (PM) equation, based on micrometeorological data. Predawn stem water

基金项目:湖南省百人计划项目(2010004);湖南省重点学科建设项目(2011001);国家自然科学基金项目(41171035);湖南省研究生科研创新项目基金(CX2015B167)

收稿日期:2015-06-17; 修订日期:2015-09-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zxp@hunnu.edu.cn

potential data were used to estimate root zone water potential, one of the environmental variables influencing g_c . Other environmental variables were available or could be derived from the micrometeorological measurements. A total of sixteen g_c models composed of different response functions were examined. Parameters of each candidate model were optimized using the Differential Evolution Adaptive Metropolis (DREAM) model. DREAM runs multiple different chains simultaneously for global exploration and automatically tunes the scale and orientation of the distribution in randomized subspaces during the search for the optimized parameters. The measurement data points were separated to form two sets of data, one for parameter optimization using DREAM, and the other for model testing. The best model was determined based on the statistics of model testing results. The results indicate that this method is useful in determining the appropriate response function for each environmental factor in order to optimize the g_c model. For *O. fragrans*, an exponential function of vapor pressure deficit and root zone water potential, and a parabolic function of air temperature are the most appropriate response functions, whereas no significant difference is observed between different functions of solar radiation. The optimized model shows a significantly improved estimation of the g_c of *O. fragrans*, especially for the drought period. The correlation coefficient and root-mean-square error based on the model testing result were 0.803 and 0.000623 m/s, respectively. The results also suggest that the temperature stress function can be larger than one, a finding that is inconsistent with the conceptual definition of a stress function. Similar findings have been reported in previous studies. This discrepancy is likely attributed to the fact that air temperature and vapor pressure deficit are often strongly interdependent. Thus, to be conceptually consistent, the function of temperature and that of vapor pressure deficit should be combined into one single stress function. Further studies are required to examine if this result applies to other vegetation types globally.

Key Words: canopy stomatal conductance; model optimizing; environmental factors; sap flow; *Osmanthus fragrans*

气孔行为是植物生理生态研究中的重要主题,它影响着植物的生长、水分利用和相关生态功能^[1]。植被冠层是植被与大气间相互作用的重要界面,调节着生物圈和大气圈间气体、能量的交换。冠层气孔导度是植物响应环境变化的关键参数,同时也是最难估算的参数^[2-3]。但在许多气候、水文、陆地生态系统等模型模拟中却是不可忽视的重要参数^[4-9]。

冠层气孔导度(g_c)可用气孔计测量或用便携式光合作用仪测定的单叶气孔导度推算得到,但所得结果往往变化很大^[10],且也难以长期连续观测。随着测定技术的发展,通过树干液流测定整树蒸腾后再利用 Penman-Monteith (PM) 公式可计算长期连续的 g_c 。PM 公式综合考虑了植物生理和微气象因素,已广泛成功运用到温带和热带阔叶森林和针叶林的冠层气孔导度的计算中^[3,7,11]。

在过去几十年中,关于冠层气孔导度的观测模拟研究已有很多^[2-3,7,12-16]。这些模型大部分都是通过冠层导度与环境变量(太阳辐射(R_s)、温度(T)、水汽压亏缺(D)、土壤水分含量(θ)等)间的函数关系计算的^[2,12]。而 Jarvis^[12] (1976) 模型是这种方法的典型代表,表达如下:

$$g_c = g_{\max} \cdot f(R_s) \cdot f(T) \cdot f(D) \cdot f(\theta) \cdot f(C_a) \quad (1)$$

其中, $g_{\max}$ 是不受环境因子胁迫时的最大气孔导度, $f(R_s)$ 、 $f(T)$ 、 $f(D)$ 、 $f(\theta)$ 和 $f(C_a)$ 分别是太阳辐射、大气温度、水汽压亏缺、土壤水分含量和大气二氧化碳浓度对气孔导度影响的胁迫函数,其值均在 0—1 范围内变化。

但 Wang 等^[17] 研究发现,在气孔导度模型中的胁迫函数 $f(T) > 1$, 明显有悖于模型中胁迫函数变化在 0—1 之间的理论假设^[12,18]。许文滔等^[7] 用 Jarvis 模型模拟了华南马占相思的冠层气孔导度,但他也忽略了 $f(T)$ 的范围问题,观察其模型中温度函数也存在参数 $K_i < 0$ 从而使 $f(T) > 1$ 的现象;齐华等^[19] 对柑橘叶片气孔导度模型的研究中也存在这种情况。因此,在参考 Jarvis 模型模拟气孔导度的研究中,人们容易忽视 $f(T)$ 的范围问题,而 $f(T) > 1$ 是确实存在的现象,但这种现象是否具有普遍性尚不可知。

许多研究根据 Jarvis-Stewart (JS) 方法^[2,12] 建立了冠层气孔导度响应环境变量的模型,并已在许多地区的不同森林类型中得到了很好运用^[1,16-17]。但一方面,许多气孔导度模型都没有考虑干旱的影响,从而削弱了

模拟植被应对水分亏缺的能力^[20];另一方面,许多研究在气孔导度模型响应方程的选择上显得很随意,没有说明选择的原因^[17]以及是否适合所在的研究区域。因为在不同气候或未来气候变化下,人们还不能确定,模型的经验公式或公式参数是否保持不变。

假设不同的环境变量方程的选择会有不同的模拟效果,选择最佳的方程组合可以提高冠层气孔导度模拟的精度。本文的主要研究目的:(1)通过比较不同的响应方程组合的模拟效果来寻找适合本地气候的桂花树的冠层气孔导度模型;(2)主要分析模型中温度函数方程 $f(T)$ 及其参数 k_T ,验证 $f(T)>1$ 的现象在本文研究区域中是否也存在;(3)基于 JS 方法优化的 g_c 模型能否有效模拟 g_c 对干旱的响应。

1 材料与方法

1.1 实验场地概况

实验场地位于湖南省长沙市西郊(112°53'20"E,28°09'46"N,海拔 70 m),该区属亚热带季风湿润气候,春暖秋凉,夏热冬冷,雨热同期,四季分明。年均降水量 1360mm,主要集中在 3—6 月,7—8 月受副热带高压控制,晴天多,高温出现频率最大,极易发生夏季干旱。实验场地在一片桂花园(1500m²,2003 年由农地改造而来),株行距约为 3m×3 m,林分密度 1040 株/hm²,平均年龄为 8a,平均树高 4 m,平均胸径 7.9 cm。

实验观测于 2013 年 4 月至 10 月进行,选择生长良好、具有代表性的桂花树 2 棵(树龄分别为 8 年和 9 年,树高分别为 3.8 m 和 4.1 m,胸径分别为 7.6 cm 和 8.1 cm),进行树干液流和茎水势的长期连续观测。同时 2013 年夏季发生了严重干旱(7 月 1 至 8 月 18 日),是湖南 1951 年以来夏季降水最少、高温干旱最严重的一年^[21],这为研究冠层气孔导度模型对干旱的模拟效果提供了很好的条件。

1.2 树干液流的测定

树干液流的测定采用热比率法液流表(SFM1, ICT International Pty Ltd., Australia)每隔 30min 自动监测记录一次数据。每套传感器探头由三个 35mm 长的探针组成(一个探针用来释放稳定的热脉冲而其余两个用来测定温度的探针分别安装在它上下各 5 mm 处)。每棵样树在离地面 1.3m 处的树干南北两侧各装一套传感器,采用特定规格的钻头垂直于树干打三个深为 35mm 的小孔,然后分别把三个探针按特定顺序插入小孔。每套传感器和数据记录器用一块 12V 的太阳能板或一节 12V 蓄电池供电。最后在仪器外部用铝箔纸包好,以防晒防雨,保持探针周围的环境稳定。

在实验监测结束后,采用生长锥钻取木芯,以获得边材厚度、树皮厚度、边材鲜重和干重以及新鲜边材体积等信息。这些信息都将输入 Sap Flow Tool(液流数据的分析和可视化,ICT International Pty Ltd.)^[22]分析软件,处理计算液流速率和液流通量,具体方法可参考 Burgess 等^[22]。桂花树的蒸腾(E_c)根据样树对应的有效冠层投影面积和液流通量计算得到。

1.3 茎水势的测定

茎水势(ψ_s)的测定采用热电偶茎干湿度表(PSY, ICT International Pty Ltd., Australia)每隔 30min 自动监测记录一次数据。这是由 Dixon 和 Tyree^[23]研制而近些年被广泛应用的一种植物茎水势监测仪器。PSY 茎干湿度表的黄铜腔室内有 2 个热电偶,一个稍微凸出腔室的热电偶与木质部表面(在所测枝条上用刀片割出一块约 2cm²初露木质部的平整表面)接触,用来测量木质部表面的温度,位于腔室内部的热电偶则用来测量腔室内的温度,而茎水势就依据这些所测温度校正计算而得^[23]。PSY 茎干湿度表固定在枝干后,需在黄铜腔室外围涂上乳胶,再用锡箔纸包好,防雨防晒保持腔室内的环境稳定。同样每套仪器用一块 12V 的太阳能板或一节 12V 蓄电池供电。PSY 茎干湿度表测定的水势范围为-0.01 至-10 MPa,精度为 ± 0.01 MPa,分辨率为 0.002 MPa。

已有研究表明,土壤植物连续体的水势在黎明前可近似达到平衡状态^[17,24-25],因此,可用黎明前的茎水势(ψ_{pd})代替土壤水势,反应土壤的水分状态。 ψ_{pd} 用黎明前 4:00—6:00 的平均茎水势值来计算。

1.4 环境因子的测定

在距实验样地约 150 米处的开阔地安装微型自动气象站(WeatherHawk-232, USA),每隔 30min 自动记录

环境因子数据。测定项目包括降雨量 (*Rainfall*)、太阳辐射 (R_s)、空气温度 (T)、相对湿度 (RH) 和风速 (U)。其中,空气温度和相对湿度用来计算水汽压亏缺 (D)。

1.5 冠层气孔导度的计算

PM 方程同时考虑了植物生理和微气象因素,是在计算冠层蒸腾方面使用最广泛的方法^[26],因此可根据 PM 方程反推计算冠层气孔导度 (g_c),其表达方程如下:

$$g_c = \frac{g_a \gamma \rho_w \lambda E_c}{[\Delta(R_n - G) + g_a \rho_a C_p D] k_e k_t - (\Delta + \gamma) \rho_w \lambda E_c} \quad (2)$$

式中, g_c 是冠层气孔导度(m/s), g_a 是空气动力学阻力(m/s), λ 是水蒸发潜热(J/kg), γ 是湿度常数($\text{Pa/}^\circ\text{C}$), E_c 是树的蒸腾量(mm/day), ρ_w 和 ρ_a 分别是水和空气的密度(kg/m^3), Δ 是水汽压与气温变化斜率($\text{Pa/}^\circ\text{C}$), R_n 是净辐射($\text{J/m}^2/\text{s}$), G 是地面热通量($\text{J/m}^2/\text{s}$), C_p 是空气热容量($\text{J/kg/}^\circ\text{C}$), D 是水汽压亏缺(Pa), k_t 和 k_e 是用于单位转换,当 E_c 为 mm/h 时, $k_t = 3600 \text{ s/h}$,当 E_c 为 mm/d 时, $k_t = 86400 \text{ s/d}$, $k_e = 0.001$,用来把 E_c 从 mm/d 转换为 m/d 。

1.6 g_c 模型构建

以往的许多气孔导度模型中只关注 2—3 个环境影响因素^[20],我们综合考虑了四个影响气孔导度的环境因素: D 、 T 、 R_s 和 ψ_{pd} 。 CO_2 没观测研究,所以未考虑到模型中),参考 Jarvis-Stewart 的方法^[2,12]构建 g_c 模型如下:

$$g_c = g_{\max} \cdot LAI \cdot f(R_s) f(D) f(T) f(\psi_{pd}) \quad (3)$$

式中, $g_{\max}$ 是植物在没有胁迫的理想条件下的气孔导度(m/s), LAI 是叶面积指数,函数 $f(i)$ 是影响气孔导度的环境因子胁迫函数,其值介于 0—1 之间,这种模型的前提是认为各环境变量是相互独立的。

然而,环境因子的胁迫函数在不同研究中有不同的表达形式,在此,对于每个胁迫函数,我们各采用两种常用的函数,然后通过不同组合构建不同的 g_c 模型,最后通过比较这些模型的模拟效果,得到一个最优的 g_c 模型。具体的函数方程形式见表 1。

表 1 四个环境因子胁迫函数的不同方程形式

Table 1 Different equation forms in stress function of four environmental factors

方程编号 Number of equations	方程形式 Forms of equations	来源 Source
$f(R_s)-1$	$f(R_s) = \frac{R_s}{R_s + k_{R_s}} \cdot \frac{R_{sH} + k_{R_s}}{R_{sH}}$	Stewart ^[2] , 其中 R_{sH} 是最大太阳辐射,根据实际观测本文日最大太阳辐射为 160 w/m^2 , k_{R_s} (w/m^2) 为拟合参数。
$f(R_s)-2$	$f(R_s) = \frac{1/(g_{\max} \times 5000) + f}{1 + f}, f = 0.55 \frac{R_s}{k_{R_s}} \frac{2}{LAI}$	Chen and Dudhia ^[27] , k_{R_s} (w/m^2) 为参数。
$f(D)-1$	$f(D) = e^{-k_D D}$	Whitley 等 ^[28] , k_D 为拟合参数。
$f(D)-2$	$f(D) = 1 - k_D D$	Stewart ^[2] , Noilhan and Planton ^[29] , k_D 为拟合参数。
$f(T)-1$	$f(T) = 1 - k_T (T_0 - T)^2$	Dickinson ^[30] , T_0 是蒸腾达到最大时的温度 ($^\circ\text{C}$), k_T 为拟合参数。
$f(T)-2$	$f(T) = 1 - k_T (T_0 - T)$	Stewart ^[2] , T_0 是蒸腾达到最大时的温度 ($^\circ\text{C}$), k_T 为拟合参数。
$f(\psi_{pd})-1$	$f(\psi_{pd}) = 1 - e^{-k_\psi(\psi_{pd} - \psi_m)}$	Jarvis ^[12] , ψ_m 是 $f(\psi_{pd})$ 趋近 0 时的茎水势值, k_ψ 是拟合参数。
$f(\psi_{pd})-2$	$f(\psi_{pd}) = \frac{1}{1 + (\psi_{pd}/\psi_m)^{k_\psi}}$	Choudhury and Idso ^[31] , Lhomme 等 ^[32] , ψ_m 是蒸腾严重受水分限制时的水势值, k_ψ 是拟合参数

1.7 模型的选择和参数优化

由于降水对液流有影响以及部分时间段降水数据缺失,故本文剔除了降水日的数据,同时,不同样树因个

体差异会造成模型参数的较大差异^[7]。为了避免这些问题,保证模型及参数的稳定,我们把两棵桂花树蒸腾及对应环境因子的数据合并成一个数据集(第二棵样树数据追加到第一棵样树数据后面),并按该数据集的自然序列分成两组: $Dt_{\text{奇数组}}$ (数据集中的1,3,5,……等所有奇数序列的数据), $Dt_{\text{偶数组}}$ (数据集中的2,4,6,……等所有偶数序列的数据)。其中, $Dt_{\text{奇数组}}$ 用来训练 g_c 模型,选出一个最优模型组合,然后用 $Dt_{\text{偶数组}}$ 检验该模型,所有的数据都为日尺度数据。四个环境因子不同方程组合的16种模型见图1。每一个 g_c 模型的参数采用Differential Evolution Adaptive Metropolis (DREAM)模型^[33]来计算。DREAM可以根据所给方程自动优化参数^[17],为了获得可靠的优化参数我们让每一个模型在DREAM里都迭代60000次。

2 结果与分析

2.1 冠层气孔导度与环境影响因子的关系

本研究以实测树干液流计算桂花树整树的蒸腾量,进而利用PM方程计算冠层气孔导度(g_c)。图2展示了2013年观测期间环境条件及桂花树蒸腾随时间的变化,其中7月至8月中旬发生了严重的夏季干旱,高温无雨。日均气温(T)和水汽压亏缺(D)在整个观测期间具有相似的变化趋势。黎明前的茎水势反应了土壤水分状况,在干旱前土壤水分充足,变化不大;干旱持续时土壤越来越干,干旱后才逐渐恢复水分状况(8月10日水势的突然上升是由桂花园主人浇水所致,因此也造成随后的桂花树蒸腾用水的增加)。桂花树的蒸腾(E_c)对降水响应很敏感,易受降水环境的干扰,因此本文在冠层气孔导度模拟时剔除了有降水事件的数据。蒸腾还受其他环境因子的影响,尤其是土壤水分条件,在干旱前蒸腾总体保持较高水平,在干旱期间土壤水分亏缺加剧时随之降低,干旱后随水分条件好转逐渐恢复。

冠层气孔导度与温度、水汽压亏缺、土壤水分状况等关系密切,由图3可看出, g_c 与 D 呈显著负相关,尤其当 $D > 1.75$ kPa时, g_c 显著下降; g_c 与 ψ_{pd} 呈显著正相关,随 ψ_{pd} 的降低而减小; g_c 与 T 的关系较复杂,当日平均温度超过 -30°C 时, g_c 下降明显;而 g_c 与 R_s 虽未呈现正或负相关的关系,但作为 g_c 的能量来源也密切影响着气孔的开闭。由此也看出 D 和 ψ_{pd} 是影响桂花树 g_c 的两个最主要影响因素。

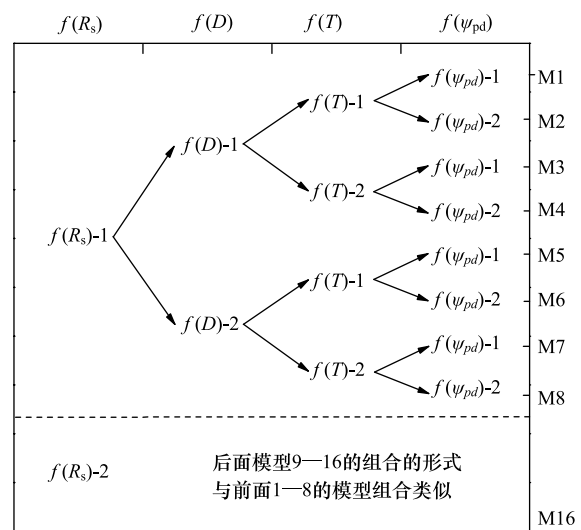


图1 四个环境因子不同胁迫方程组合的16种 g_c 模型,右侧M1-M16是对应的模型编号

Fig.1 16 g_c models combined with different stress functions of four environmental factors. Symbols on the right are the model numbers (M1-M16)

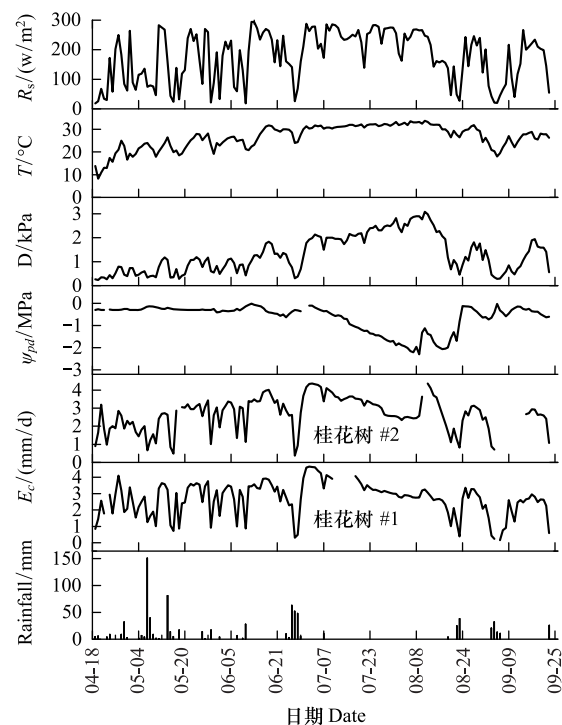


图2 桂花树的日蒸腾量(E_c)及部分环境变量概况(R_s 是太阳辐射, T 是日平均温度, D 是水汽压亏缺, ψ_{pd} 是黎明前茎水势, $Rainfall$ 是降雨量),图中曲线断开是因为仪器故障导致的数据缺失

Fig.2 Daily transpiration (E_c) of *Osmanthus fragrans* and part of environmental variables (R_s is solar radiation, T is average air temperature, D is vapor pressure deficit, ψ_{pd} is predawn stem water potential and $Rainfall$). The broken on lines is due to the missing data

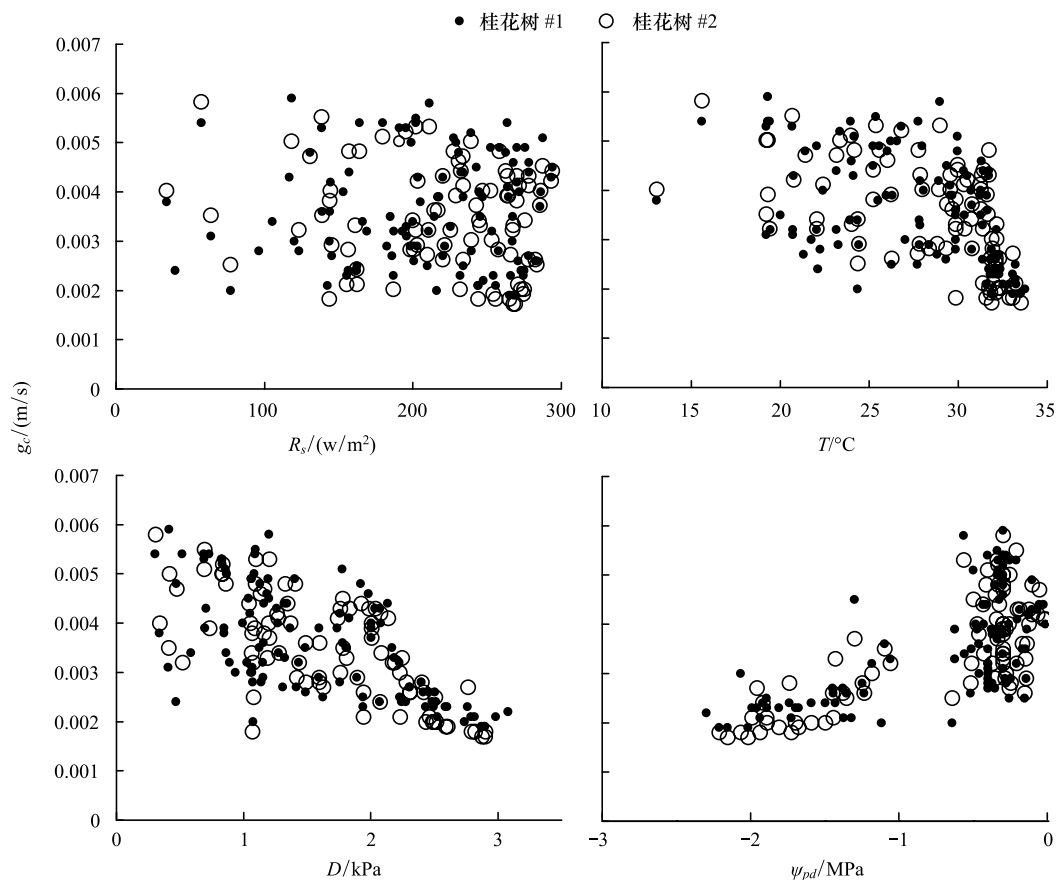


图3 冠层气孔导度(g_c)与4个影响因子(R_s 、 T 、 D 、 ψ_{pd})的关系

Fig.3 Relationship between canopy stomatal conductance (g_c) and four influencing factors (R_s , T , D , ψ_{pd})

2.2 模型优化及其验证

为比较 16 种模型的优劣,选择一种适合桂花树的

最优模型,计算了模拟 g_c 与 PM 计算的 g_c 两者间的相关系数(r)和均方根误差($RMSE$),并以此作为模型评价的标准。所有模型中只有 M1、M9 和 M13 表现较好,同时具有较高的 r 和较低的 $RMSE$ (图 4)。相比之下 M9 的组合模型是最优的(图 4 和 5)。当 R_s 和 D 的方程一样时, T 和 ψ_{pd} 选择 $f(T)-1$ 和 $f(\psi_{pd})-1$ 的组合效果明显好于其他用 $f(T)-2$ $f(\psi_{pd})-2$ 的方程组合(图 4)。例如,在模型 1-4 中,训练模型中的相关系数分别为 0.801, 0.807, 0.786, 0.790, 均方根误差分别为 0.00062, 0.00063, 0.00064, 0.00067 m/s。在图 5 可看出,对于温度,所有和 $f(T)-1$ 的组合都优于和 $f(T)-2$ 的组合的模型;对于太阳辐射,两种方程组合的模型效果差异不大(图 5), r 和 $RMSE$ 都很接近;对于水汽压亏缺,指数形式的方程模拟效果优于线性方程(图 5);对于黎明前茎水势,用 $f(\psi_{pd})-1$ 的方程结果好于 $f(\psi_{pd})-2$ 的组合模型。

从图 4 和图 5 的统计分析可知, M9 是本研究中的相对最优模型,分别由四个环境因子胁迫函数中的 $f(R_s)-2$ $f(D)-1$ $f(T)-1$ 和 $f(\psi_{pd})-1$ 方程组成,最优模型方程如下:

$$g_c = 0.0042 \cdot LAI \cdot \left[\frac{1/(0.0042 \times 5000) + f}{1 + f} \right] \cdot \{ e^{-0.50D} \cdot [1 + 0.0024 (24.46 - T)^2] \} \cdot [1 - e^{-0.61(\psi_{pd} + 3.39)}] \quad (4)$$

$$\text{其中, } f = \frac{1.1 R_s}{20.01 LAI}。$$

图 6 展示了最优模型模拟的 g_c 与 PM 计算 g_c 的关系,两组数据的相近程度总体上都较好,检验模型中也

取得了较高的相关系数($r=0.78$)和较低的均方根误差($RMSE=0.00066\text{ m/s}$)。但 g_c 的模拟在干旱前存在明显的低估现象,这可能与降雨日前后的环境条件(如阴天,本文只剔除了有降雨事件的数据)有关。而在干旱后存在一定程度的高估现象,干旱期间模拟效果最佳,这说明本文最佳的冠层气孔导度模型能够有效地模拟出干旱条件下的 g_c 及其变化趋势。

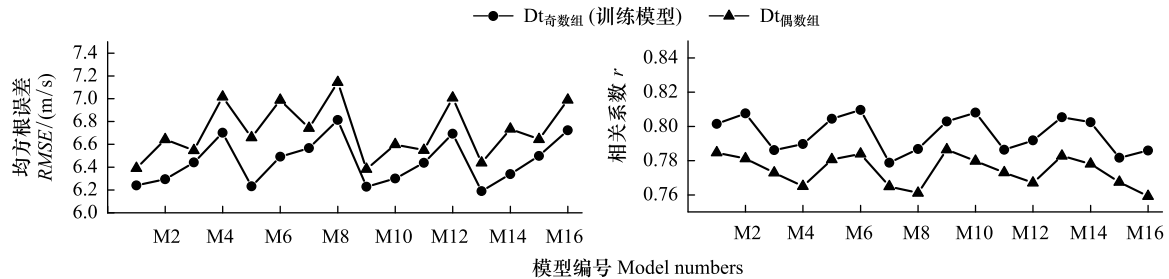


图 4 不同模型评价比较

Fig.4 Comparison of different models evaluation

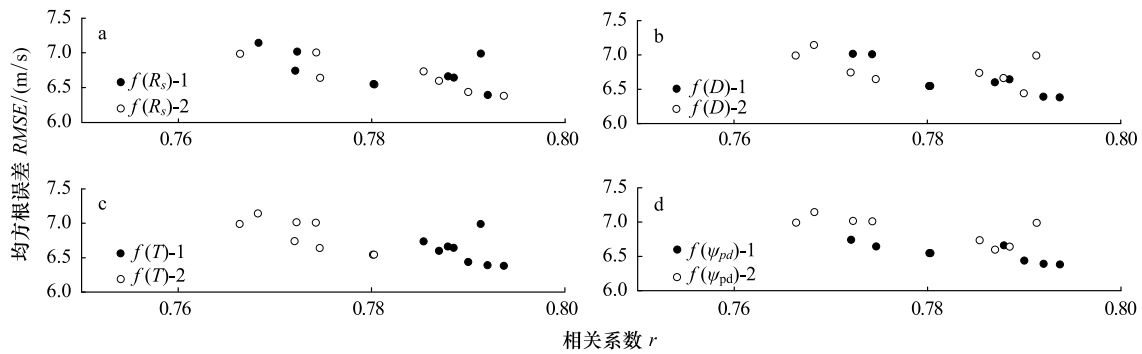


图 5 每个环境因子不同响应方程的相关系数(r)和均方根误差($RMSE$), (a) 是太阳辐射因子中分别用 $f(R_s)-1$ 和 $f(R_s)-2$ 两种方程形式与其他环境因子所有不同方程组合的模型表现, (b)、(c)和(d)也同理,数据为检验模型的数据 $Dt_{偶数组}$

Fig.5 The correlation coefficient and root-mean-square error of different response functions for each influencing factor. (a) model performance using equation $f(R_s)-1$ and $f(R_s)-2$ for $f(R_s)$ combined respectively with other functions of environmental factors. It is the same for $f(D)$ in (b), $f(T)$ in (c), and $f(\psi_{pd})$ in (d). Data is the testing data Dt_{even}

2.3 参数分析

Wang 等^[17]在南澳典型树种 *Drooping Sheoak* 的冠层气孔导度模拟研究中发现, g_c 模型中的温度胁迫函数 $f(T)>1$,参数 $K_T<0$,许文滔^[7]和齐华^[19]的研究中也存在 $f(T)>1$ 现象,这显然与 $0\leq f(T)\leq 1$ 的原则要求^[2]不符。本文项目主要分析模型中温度胁迫函数 $f(T)$ 及其参数 k_T ,验证这种现象在本研究中是否也存在。

16 种模型中参数 k_T 有正值也有负值,其中正值对应的都是温度函数为线性方程的模型(图 7), k_T 变化范围为 $[-0.0086, 0.0124]$,这与 Wang^[17]结论中 k_T 全部为负值略有不同,与许文滔等^[7]展示的 k_T 有正值和负值情况类似,但不管是正值或负值都会造成 $f(T)>1$ (如图 8),这说明 g_c 模型中 $f(T)>1$ 的现象不只是个例。为了验证参数 k_T 这种情况是否都存在,我们把 $Dt_{偶数组}$ 也放入 DREAM 参数优化模型中运行,结果 k_T 也是有正值和负值(图 7)。其他参数情况具体见表 2。

一般函数 $f(T)$ 的形状是开口向下的抛物线^[12,29,34-35]。而我们模型的结果是 $f(T)>1$,这可能是由于 Jarvis 形式的 g_c 模型前提是认为各环境影响因子相互独立,实际上各环境因子会相互影响,如 D 会影响植物水势^[36], T 和 D 经常是高度相关的^[37],很难区分影响因素各自对气孔导度的影响。而且 T 和 D 在整个观测期间都具有相似的变化趋势(图 2)且两者显著相关(图 8),指数相关系数达 0.83,对 g_c 的影响都较明显(图 3)。

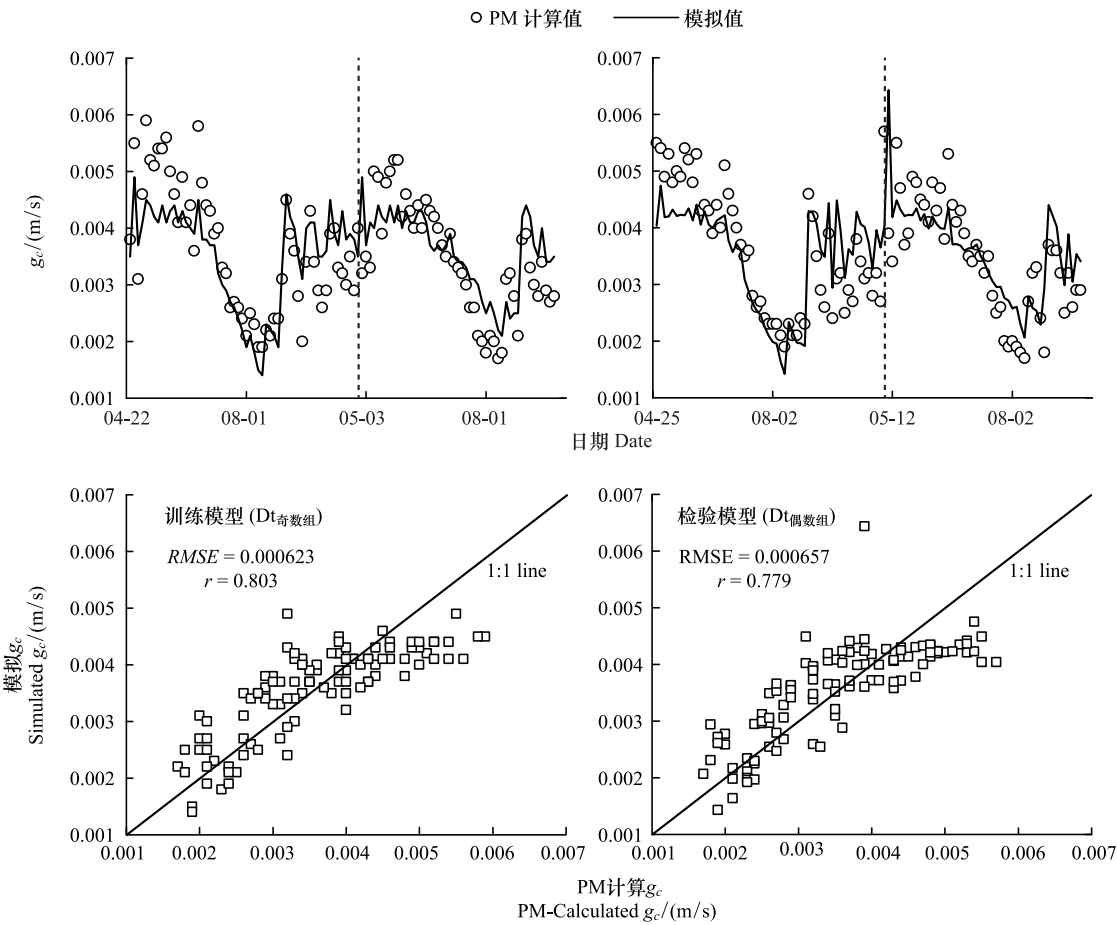


图 6 PM 方程计算的 g_c 与最优模型模拟 g_c 的比较

Fig.6 Comparison of PM-calculated g_c and simulated g_c from the optimized model (M9)

因此,在 g_c 模型中独立考虑 $f(T)$ 对冠层气孔导度的影响可能会失真,本文引进另一个影响因子 $f(DT)$ (图 8(b))。当 $22 < T < 28^{\circ}\text{C}$ 时, $f(DT)$ 几乎等于 $f(D)$,而在此范围外都有 $f(D) < f(DT) < f(T)$,这意味着在此温度范围内,温度对冠层气孔导度的影响(或胁迫)非常小(所以最优模型中 $T_0 = 24.46^{\circ}\text{C}$ 也是合理的)。同时考虑 D 和 T 后明显有 $f(DT) < 1$,符合模型中各胁迫函数值介于 0—1 之间的原则要求。因此,在 g_c 模型中考虑温度和水汽压亏缺的影响时应该把两者看成一个影响因子^[17],如公式(4)。

表 2 模型的参数

Table 2 Parameters of models

模型 Models	参数 Parameters					
	$g_{\max}$	kRs	kD	T_0	k_{ψ}	k_m
最优模型 M9 Optimized model, M9	0.0042	20.01	0.50	24.46	0.61	-3.39
$f(Rs) - 1$	[0.0036, 0.0039]	[14.76, 59.65]	[0.27, 0.50]	[22.67, 29.93]	[0.60, 0.81]	[-3.78, -1.49]
$f(Rs) - 2$	[0.0036, 0.0043]	[9.42, 27.27]	[0.23, 0.50]	[11.30, 29.04]	[0.60, 0.84]	[-3.87, -1.49]
$f(D) - 1$	[0.0037, 0.0043]	[9.42, 42.43]	[0.40, 0.50]	[11.30, 29.62]	[0.60, 0.84]	[-3.60, -1.49]
$f(D) - 2$	[0.0036, 0.0040]	[11.10, 59.65]	[0.23, 0.37]	[24.24, 29.93]	[0.60, 0.83]	[-3.87, -1.49]
$f(T) - 1$	[0.0036, 0.0043]	[20.01, 59.65]	[0.25, 0.50]	[24.23, 24.92]	[0.60, 0.84]	[-3.87, -1.49]
$f(T) - 2$	[0.0036, 0.0039]	[9.42, 28.34]	[0.23, 0.50]	[11.30, 29.93]	[0.60, 0.82]	[-3.85, -1.49]
$f(\psi_{pd}) - 1$	[0.0036, 0.0042]	[13.72, 59.65]	[0.31, 0.50]	[11.30, 29.81]	[0.60, 0.62]	[-3.87, -3.35]
$f(\psi_{pd}) - 2$	[0.0036, 0.0043]	[9.42, 47.48]	[0.23, 0.45]	[21.89, 29.93]	[0.80, 0.84]	[-1.50, -1.49]

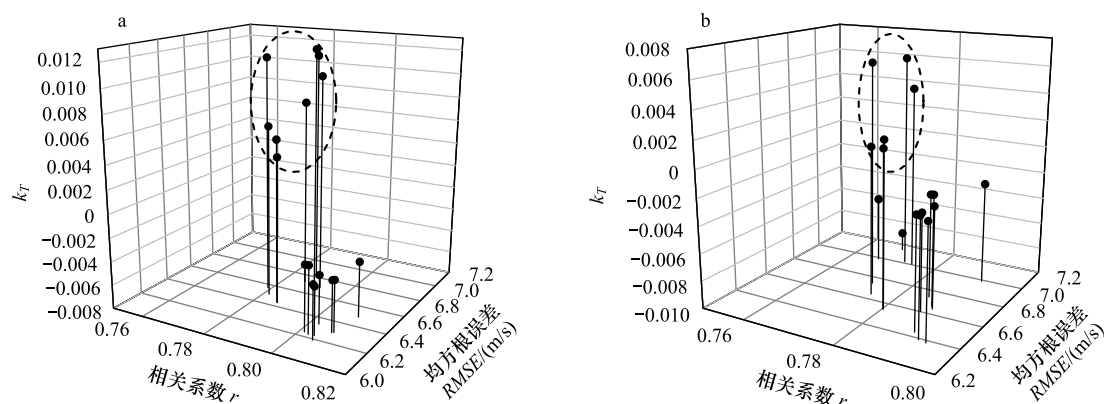


图 7 不同模型中参数 k_T 的变化情况, (a) 和 (b) 分别是用 $Dt_{\text{奇数组}}$ 和 $Dt_{\text{偶数组}}$ 两组数据所得结果, 虚线椭圆框内都是 $f(T)-2$ 的模型组合
 Fig.7 Variation of parameter k_T in different models with the data of $Dt_{\text{奇数组}}$ (a) and $Dt_{\text{偶数组}}$ (b), respectively. Dashed ellipses is the results from models combined with $f(T)-2$ for $f(T)$

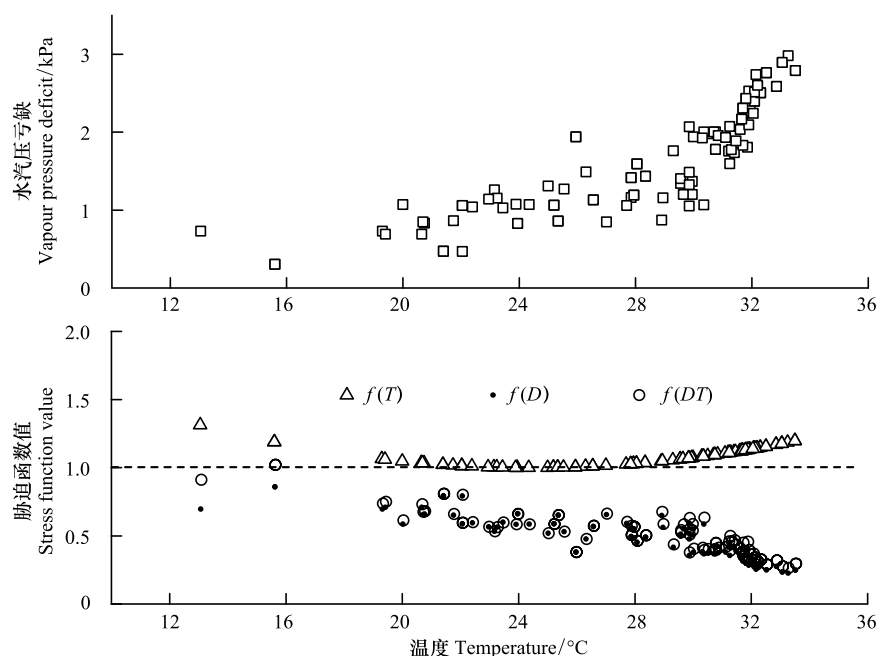


图 8 温度与水汽压亏缺 (a) 以及最优模型 M9 中胁迫函数 $f(T)$, $f(D)$ 和 $f(DT)$ [$f(DT) = f(D) \times f(T)$] 的关系
 Fig.8 Relationship between temperature and vapor pressure deficit (a) and the response functions $f(T)$, $f(D)$, and $f(DT)$ [$f(DT) = f(D) \times f(T)$] of the best model M9

3 结论与讨论

气孔导度受环境因素的综合影响,在土壤-植被-大气统一体中发挥着重要的作用。本文通过比较常用的不同环境胁迫方程的组合来优化 Jarvis 形式的冠层气孔导度模型,找到了适合本区域气候环境下桂花树的冠层气孔导度。

通过比较不同环境胁迫方程的组合来优化 g_c 模型是一种非常有效的模型优化方法。本文得到的优化模型很好地模拟出了桂花树冠层气孔导度的变化,尤其是对干旱的响应。同时也说明胁迫函数方程的选择对 g_c 模型的构造很重要,在未来研究中,这种方法应在更多的不同区域环境、不同森林树种上应用,才能找到适合研究区域不同树种的最佳 g_c 模型。我们研究区域中最优化的桂花树 g_c 模型如公式(4)所示,四个环境影响

因子中,水汽压亏缺和黎明前茎水势的最优方程都为指数形式的方程,温度为非线性的抛物线方程,对于太阳辐射而言两种形式的方程效果相当,这点与 Wang 等^[17]的结论相似。这可能是因为气孔导度受太阳辐射胁迫不明显(图 3),但深层原因还有待进一步探究。

模型中温度胁迫函数 $f(T) > 1$,这是由 T 和 D 高度相关所致,所以在模型构造中应把 T 和 D 作为一个影响因子 $f(DT)$ 看待,结果 $f(DT) < 1$,符合模型要求。同时也证明 Wang 等^[17]提到的温度胁迫函数 $f(T) > 1$ 和参数 $KT < 0$ 的现象不仅在地中海气候中存在,在我国亚热带季风性气候区也存在。这种现象是否具有全球性有待进一步的研究和证实。另一方面,本文重点是探索方法,由于样树数量较少,研究具体结果的代表性可能存在不确定性,未来将进行更广泛的研究。

Jarvis-Stewart 气孔导度模型前提是各环境影响因子间是相互独立的,当环境因子间存在较高相关时,模型构造时就须谨慎。

参考文献 (References):

- [1] Misson L, Panek J A, Goldstein A H. A comparison of three approaches to modeling leaf gas exchange in annually drought-stressed ponderosa pine forests. *Tree Physiology*, 2004, 24(5): 529-541.
- [2] Stewart J B. Modelling surface conductance of pine forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1988, 43(1): 19-35.
- [3] Magnani F, Leonardi S, Tognetti R, Grace J, Borghetti M. Modelling the surface conductance of a broad-leaf canopy: effects of partial decoupling from the atmosphere. *Plant, Cell & Environment*, 1998, 21(8): 867-879.
- [4] Running S W, Coughlan J C. A general model of forest ecosystem processes for regional applications I. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes. *Ecological Modelling*, 1988, 42(2): 125-154.
- [5] Sellers P J, Meeson B W, Hall F G, Asrar G, Murphy R E, Schiffer R A, Bretherton F P, Dickinson R E, Ellingson R G, Field C B, Huemmrich K F, Justice C O, Melack J M, Roulet N T, Schimel D S, Try P D. Remote sensing of the land surface for studies of global change: Models-algorithms-experiments. *Remote Sensing of Environment*, 1995, 51(1): 3-26.
- [6] Luo Y Q, Medlyn B, Hui D F, Ellsworth D, Reynolds J, Katul G. Gross primary productivity in duke forest: modeling synthesis of CO₂ experiment and eddy-flux data. *Ecological Applications*, 2001, 11(1): 239-252.
- [7] 许文滔, 赵平, 王权, 饶兴权, 蔡锡安, 曾小平. 基于树干液流测定值的马占相思(*Acacia mangium*)冠层气孔导度计算及数值模拟. *生态学报*, 2007, 27(10): 4122-4131.
- [8] 王笑影, 李丽光, 谢艳兵, 李荣平, 李广霞, 周广胜. 植被-大气相互作用中的气孔导度及其尺度转换. *生态学杂志*, 2008, 27(3): 454-459.
- [9] 王媛, 张娜, 于贵瑞. 千烟洲马尾松人工林生态系统的碳循环模拟及模型参数的敏感性分析. *应用生态学报*, 2010, 21(7): 1656-1666.
- [10] Jarvis P G. Scaling processes and problems. *Plant, Cell & Environment*, 1995, 18(10): 1079-1089.
- [11] Ewers B E, Oren R. Analyses of assumptions and errors in the calculation of stomatal conductance from sap flux measurements. *Tree Physiology*, 2000, 20(9): 579-589.
- [12] Jarvis P G. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in the field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 1976, 273(927): 593-610.
- [13] Wang Y P, Leuning R. A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy I: model description and comparison with a multi-layered model. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1998, 91(1/2): 89-111.
- [14] Blanken P D, Black T A. The canopy conductance of a boreal aspen forest, Prince Albert National Park, Canada. *Hydrological Processes*, 2004, 18(9): 1561-1578.
- [15] Orgaz F, Villalobos F J, Testi L, Fereres E. A model of daily mean canopy conductance for calculating transpiration of olive canopies. *Functional Plant Biology*, 2007, 34(3): 178-188.
- [16] 孙林, 管伟, 王彦辉, 徐丽宏, 熊伟. 华北落叶松冠层平均气孔导度模拟及其对环境因子的响应. *生态学杂志*, 2011, 30(10): 2122-2128.
- [17] Wang H L, Guan H D, Deng Z J, Simmons C T. Optimization of canopy conductance models from concurrent measurements of sap flow and stem water potential on Drooping Sheoak in South Australia. *Water Resources Research*, 2014, 50(7): 6154-6167.
- [18] Wang S S, Yang Y, Trishchenko A P, Barr A G, Black T A, McCaughey H. Modeling the response of canopy stomatal conductance to humidity. *Journal of Hydrometeorology*, 2009, 10(2): 521-532.
- [19] 齐华, 于贵瑞, 刘允芬, 王建林. 柑橘叶片气孔导度的环境响应模型研究. *中国生态农业学报*, 2004, 12(4): 43-48.

- [20] Damour G, Simonneau T, Cochard H, Urban L. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant, Cell and Environment*, 2010, 33(9): 1419-1438.
- [21] 罗伯良, 李易芝. 2013 年夏季湖南严重高温干旱及其大气环流异常. *干旱气象*, 2014, 32(4): 593-598.
- [22] Burgess S S O, Adams M A, Turner N C, Beverly C R, Ong C K, Khan A A H, Bleby T M. An improved heat pulse method to measure low and reverse rates of sap flow in woody plants. *Tree Physiology*, 2001, 21(9): 589-598.
- [23] Dixon M A, Tyree M T. A new stem hygrometer, corrected for temperature gradients and calibrated against the pressure bomb. *Plant, Cell & Environment*, 1984, 7(9): 693-697.
- [24] Vandegehuchte M W, Guyot A, Hubau M, de Groote S R E, de Baerdemaeker N J F, Hayes M, Welte N, Lovelock C E, Lockington D A, Steppe K. Long-term versus daily stem diameter variation in co-occurring mangrove species: Environmental versus ecophysiological drivers. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, 192-193: 51-58.
- [25] Yang Y T, Guan H D, Hutson J L, Wang H L, Ewenz C, Shang S H, Simmons C T. Examination and parameterization of the root water uptake model from stem water potential and sap flow measurements. *Hydrological Processes*, 2013, 27(20): 2857-2863.
- [26] Lu P, Yunusa I A M, Walker R R, Müller W J. Regulation of canopy conductance and transpiration and their modelling in irrigated grapevines. *Functional Plant Biology*, 2003, 30(6): 689-698.
- [27] Chen F, Dudhia J. Coupling an advanced land surface-hydrology model with the Penn State-NCAR MM5 modeling system. Part I: Model implementation and sensitivity. *Monthly Weather Review*, 2001, 129(4): 569-585.
- [28] Whitley R, Medlyn B, Zeppel M, Macinnis-Ng C, Eamus D. Comparing the Penman-Monteith equation and a modified Jarvis-Stewart model with an artificial neural network to estimate stand-scale transpiration and canopy conductance. *Journal of Hydrology*, 2009, 373(1/2): 256-266.
- [29] Noilhan J, Planton S. A simple parameterization of land surface processes for meteorological models. *Monthly Weather Review*, 1989, 117(3): 536-549.
- [30] Dickinson R E. Modeling evapotranspiration for three-dimensional global climate models. *Climate Processes and Climate Sensitivity*, 1984, 29: 58-72.
- [31] Choudhury B J, Idso S B. An empirical model for stomatal resistance of field-grown wheat. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1985, 36(1): 65-82.
- [32] Lhomme J P, Elguero E, Chehbouni A, Boulet G. Stomatal control of transpiration: Examination of Monteith's formulation of canopy resistance. *Water Resources Research*, 1998, 34(9): 2301-2308.
- [33] Vrugt J A, terBraak C J F, Diks C G H, Robinson B A, Hyman J M, Higdon D. Accelerating markov chain monte carlo simulation by differential evolution with self-adaptive randomized subspace sampling. *International Journal of Nonlinear Sciences and Numerical Simulation*, 2009, 10(3): 273-290.
- [34] Chen F, Mitchell K, Schaake J, Xue Y K, Pan H L, Koren V, Duan Q Y, Ek M, Betts A. Modeling of land surface evaporation by four schemes and comparison with FIFE observations. *Journal of Geophysical Research*, 1996, 101(D3): 7251-7268.
- [35] White D A, Beadle C L, Sands P J, Worledge D, Honeysett J L. Quantifying the effect of cumulative water stress on stomatal conductance of *Eucalyptus globulus* and *Eucalyptus nitens*: a phenomenological approach. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1999, 26(1): 17-27.
- [36] Tardieu F, Lafarege T, Simonneau T. Stomatal control by fed or endogenous xylem ABA in sunflower: interpretation of correlations between leaf water potential and stomatal conductance in anisohydric species. *Plant, Cell & Environment*, 1996, 19(1): 75-84.
- [37] Alves I, Pereira L S. Modelling surface resistance from climatic variables? *Agricultural Water Management*, 2000, 42(3): 371-385.