

DOI: 10.5846/stxb201607291552

张嘉荣,王咏薇,张弥,刁一伟,刘诚.植被光合呼吸模型在长白山温带阔叶红松林的优化及验证.生态学报,2017,37(20):6679-6690.

Zhang J R, Wang Y W, Zhang M, Diao Y W, Liu C. Optimization and validation of the vegetation photosynthesis and respiration model in a temperate broad-leaved Korean pine forest. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(20): 6679-6690.

植被光合呼吸模型在长白山温带阔叶红松林的优化及验证

张嘉荣^{1,2}, 王咏薇^{1,2}, 张 弥^{1,*}, 刁一伟^{1,2}, 刘 诚¹

1 耶鲁大学-南京信息工程大学大气环境中心, 南京 210044

2 南京信息工程大学大气物理学院, 南京 210044

摘要: 植被光合呼吸模型(VPRM)关键参数的确定和优化是准确计算生态系统净 CO₂ 交换(NEE)的基础。利用中国通量观测研究联盟(ChinaFLUX)长白山站温带阔叶红松林 2005 年的通量观测资料,对 VPRM 的 4 个参数(最大光能利用率 ϵ_0 、光照为半饱和条件下光合有效辐射值 PAR₀ 和呼吸参数(α, β))进行优化,并使用 2006 年的观测资料对参数优化前后的模拟结果进行评估。结果表明:参数优化后,VPRM 能够较好地模拟长白山地区 2006 年植物生长季 NEE 的变化。对 30minNEE 模拟的平均误差为 $-1.81 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 相关系数为 0.72, 模拟 NEE 平均日变化的峰值约为观测值的 91%, 相关系数为 0.97。但在植物非生长季模型对森林 NEE 的模拟效果较差。模型模拟 30minNEE 的平均误差为 $0.39 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 相关系数仅为 0.10, 并且模拟低估 NEE 平均日变化白天吸收峰值约 82%, 日变化模拟值与观测值的相关系数为 0.50。通过分析不同天气个例,发现模型可以较好地模拟晴天条件下 NEE 的变化,而对阴雨天 NEE 的模拟误差较大。该研究有利于提高 VPRM 模型对温带落叶阔叶林 NEE 的模拟能力,对进一步改进区域陆地 NEE 的模拟具有重要意义。

关键词: 植被光合呼吸模型;生态系统净 CO₂ 交换;参数优化;长白山温带阔叶红松林

Optimization and validation of the vegetation photosynthesis and respiration model in a temperate broad-leaved Korean pine forest

ZHANG Jiarong^{1,2}, WANG Yongwei^{1,2}, ZHANG Mi^{1,*}, DIAO Yiwei^{1,2}, LIU Cheng¹

1 Yale-NUIST Center on Atmospheric Environment, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China

2 School of Atmospheric Physics, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044, China

Abstract: Optimizing key parameters of the Vegetation Photosynthesis and Respiration Model (VPRM) is crucial for accurately calculating net ecosystem CO₂ exchange (NEE). The objectives of the present study were to use data measured in temperate broad-leaved Korean pine forest at Changbaishan (CBS) in 2005 to optimize four VPRM parameters, maximal light use efficiency (ϵ_0), half-saturation value of photosynthetically active radiation (PAR₀), and two respiration parameters (α, β), and to evaluate the simulation results using data measured in 2006. Using the optimized parameters, the VPRM was able to accurately simulate variation in net ecosystem CO₂ exchange (NEE) during the growing season of 2006. For 30 min NEE simulation, the mean bias was $-1.81 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, and the correlation coefficient was 0.72. In regards to daily variation, the peak NEE value was underestimated by 9%, and the correlation coefficient was 0.97. However, the VPRM was unable to accurately simulate NEE during the non-growing season. During this period, the mean bias for 30 min NEE simulation was $0.39 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, and the correlation coefficient was 0.10. In regards to daily variation

基金项目:国家自然科学基金(31100359, 31200377);教育部“长江学者和创新团队发展计划”;江苏高校优势学科建设工程(PAPD)项目

收稿日期:2016-07-29; 网络出版日期:2017-06-01

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangm.80@nuist.edu.cn

during the non-growing season, the peak NEE value was underestimated by 82%, and the correlation coefficient was 0.50. Furthermore, we also found that the VPRM is better suited for simulating NEE on sunny days than on cloudy or rainy days. The present study facilitates application of the VPRM to studies of the NEE of temperate broad-leaved Korean pine forest and has important significance for improving simulation of regional terrestrial ecosystem NEE.

Key Words: vegetation photosynthesis and respiration model (VPRM); net ecosystem CO₂ exchange (NEE); parameter optimization; temperate broad-leaved Korean pine forest

全球气候变化与陆地生态系统碳循环之间的相互作用是当前科学家关注的热点问题之一^[1]。陆地生态系统碳循环研究的主要目的之一是确定大气与陆地生态系统之间净 CO₂ 交换 (NEE) 的量值, 并得到不同时空尺度下 NEE 变化的主要驱动力^[2]。涡度相关技术能够准确地测量陆地生态系统与大气之间 NEE 的量值, 并在过去的 20 多年间, 被广泛用于全球不同生态系统类型 NEE 的确定^[2-5]。但是, 受到观测高度、风向和下垫面状况的影响, 涡度相关技术实际观测的区域范围较小, 一般在几公里范围之内, 得到的 NEE 数据在较大的空间范围上并不具代表性^[6]。但是, 卫星遥感观测不但能够以固定的频率对生态系统要素进行采样, 其观测能够覆盖区域乃至全球范围。所以基于卫星遥感的植被生产力模型在估计区域不同生态系统生产力方面发挥着重要的作用^[7-11]。

近年来, 基于卫星遥感数据的植被生产力模型已经被用来模拟区域的总初级生产力 (GPP)。其中, 统计遥感模型发展较早, 其原理是建立地面观测的植被生产力与遥感获取的植被指数之间的统计关系, 该模型结构简单且统计关系容易建立。如 Paruelo 等利用地上植被生产力与归一化植被指数 (NDVI) 之间的函数关系实现了对美国中部草原 GPP 的估算^[12]。Beer 等建立的多变量高级统计方法的植被生产力估算诊断模型实现了对全球不同气候 (纬度) 地区 GPP 的估算^[13] 等。然而该类模型未考虑植物的生理过程, 区域适用性和经验性很强, 在将其应用于研究地以外的地区时, 需重新确定其经验参数值。而基于卫星遥感的光能利用率模型是利用归一化植被指数 (NDVI) 求取植被吸收用于光合作用的光合有效辐射的比例 (FAPAR), 结合光能利用率, 在考虑了植物的生理过程基础上实现对 GPP 的估算。如第一代的 CASA 模型 (Carnegie-Ames-Stanford Approach)^[14-15] 以及融合了涡度相关观测数据的 CFix 模型 (Carbon Fix)^[16]、EC-LUE 模型 (Eddy Covariance-Light Use Efficiency)^[17-18]。然而, NDVI 对地面植被指数饱和、冠层背景等要素十分敏感^[19], 这将导致上述模型对 GPP 的模拟存在较大的不确定性。因此, Xiao 等人建立了 VPM (Vegetation Photosynthesis Model) 使用增强型植被指数 (EVI) 代替 NDVI, 并结合地面涡度相关资料, 在明确生态系统最大光能利用率的基础上, 引入温度、水分、及物候变化对植被光能利用率的影响, 从而实现对不同类型植被生产力的准确模拟^[20-21]。例如 Xiao 等人使用 VPM 实现了对美国 Harvard Forest 和 Howland Forest 站点森林 GPP 的估算^[20-21], Jin 等使用 VPM 实现了对美国 7 个作物站点 GPP 的估算^[22]。VPM 虽然能够较好地模拟 GPP, 但还不能直接对 NEE 进行模拟。因此, Mahadevan 等人建立的 VPRM (Vegetation Photosynthesis and Respiration Model) 在 VPM 的基础上改进了 GPP 与光合有效辐射 (PAR) 之间的响应关系, 增添了 PAR 的非线性项, 反应植被对光的响应特征, 同时还增加了呼吸项, 反应生态系统呼吸对温度的响应特征, 这些改进使模型在考虑植被生理特性的基础上实现对 NEE 的直接模拟^[23]。

但是, 要实现 VPRM 模型的准确模拟, 还要对模型中反应植被生理特性的参数进行优化。Mahadevan 等利用北美地区 22 个观测站的通量观测资料对 VPRM 的参数进行了优化, 获得了一组适合北美地区不同植被类型的模型参数, 参数优化后的 VPRM 模型较好地模拟了各站点 NEE 的时空变化^[23]。而 Hilton 等根据 65 个北美通量观测站点的观测, 进一步完善了 VPRM 参数在北美地区的优化^[24]。但是, 由于不同区域气候差异较大, 森林植被生理生态学特征各异, 因此这些参数在受季风影响的我国可能并不适用。因此, 为实现 VPRM 模型在我国不同区域的应用, 就需要针对我国不同气候区的植被类型进行 VPRM 模型参数的优化。刘诚等

人做了相关的研究,利用千烟洲亚热带人工针叶林的观测资料对 VPRM 参数进行了拟合优化^[25]。但是,针对我国对气候变化敏感的温带地区的森林生态系统进行 VPRM 优化及验证的研究较少。

温带针阔叶林为我国 4 个主要森林类型之一,在我国东北温带气候区有着广泛的分布。本研究旨在利用中国通量观测研究网络(ChinaFLUX)长白山通量观测站(CBS)的温带阔叶红松林通量观测资料对 VPRM 模型关键参数进行拟合优化,并评价该模型在温带针阔叶混交林的模拟效果。从而获取一组适合温带针阔叶混交林的参数,提高 VPRM 模型对温带针阔叶林 NEE 的模拟能力,并为未来在我国其他地区做 VPRM 模型参数的优化及验证提供参考。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究区域概况

长白山温带红松阔叶林通量观测站位于吉林省延边朝鲜族自治州安图县二道白河镇。该站地处长白山自然保护区内,其长白山站点地理、气候和植被状况如表 1 所示。

表 1 长白山站点地理、气候和植被状况

Table 1 The geography, climate and vegetation condition in ChangBai station

项目 Projects	描述 Description	项目 Projects	描述 Description
地点 Location	吉林省延边朝鲜族自治州	年平均降水量 Annual mean precipitation	713mm
经纬度 Latitude and longitude	42°24'9"N, 128°05'45"E	全年日照时数 Annual sunshine hours	2271—2503h
海拔 Altitude	738 m	全年无霜期 Annual frost free period	109—141d
气候类型 Climate type	温带季风气候	年平均气温 Annual mean temperature	3.6℃
植被类型 Vegetation types	温带针阔叶林	观测时间 Observation time	2002 年至今
优势物种 Dominant species	红松、色木、水曲柳		

1.2 模型简介

植被光合呼吸模型(VPRM)是基于卫星遥感的陆地生态系统碳收支诊断模型,它由 Mahadevan 等在植被光合模型(VPM)^[20-21]的基础上发展而来^[23]。模型结构如图 1 所示,模型详细介绍见文献^[23],本文仅对该模型作简要介绍。

如图 1 所示,在 VPRM 中,NEE 的计算由两部分组成:由光照驱动计算的总生态系统 CO₂ 交换量(Gross ecosystem exchange of carbon dioxide, GEE,为了与 NEE 相对应,这里表示为 GEE,其量值与 GPP 相同,符号相反)(式 1 等号右边第一项)和由气温驱动的生态系统呼吸(R_e)(式 1 等号右边第二、三项)。其具体表达式如下:

$$NEE = -\varepsilon \times \frac{1}{1 + PAR/ PAR_0} \times PAR \times FAPR_{PAV} + \alpha \times T + \beta \quad (1)$$

式中, ε 为在低光环境下的光能利用率,PAR 为光合有效辐射值($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), PAR_0 是光照为半饱和条件下光合有效辐射值($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), $FAPR_{PAV}$ 是植被吸收的光合有效辐射部分(PAV)占入射的 PAR 的比例,经研究与 EVI 有如下的函数关系:

$$FAPR_{PAV} = EVI \quad (2)$$

模型中光能利用率 ε ($\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol PPF}$) 由最大光能利用率 ε_0 ($\mu\text{mol CO}_2 / \mu\text{mol PPF}$) 以及影响光能利用率的 3 个因素 (T_{scale} 、 W_{scale} 、 P_{scale}) 计算得到, ε 及 T_{scale} 、 W_{scale} 、 P_{scale} 计算公式如下:

$$\varepsilon = \varepsilon_0 \times T_{scale} \times W_{scale} \times P_{scale} \quad (3)$$

$$T_{scale} = \begin{cases} 0 & \text{当 } T < T_{min} \text{ 或 } T > T_{max} \\ \frac{(T - T_{min})(T - T_{max})}{(T - T_{min})(T - T_{max}) - (T - T_{opt})^2} & \text{当 } T_{min} < T < T_{max} \end{cases} \quad (4)$$

$$W_{scale} = \frac{1 + LSWI}{1 + LSWI_{max}} \quad (5)$$

$$P_{scale} = \frac{1 + LSWI}{2} \quad (6)$$

式中, T_{scale} 表示光合作用的温度敏感性, W_{scale} 表示水分对光合作用的影响, P_{scale} 表示物候状况对植被光合作用的影响指数。方程(4)中的 T_{min} , T_{max} , T_{opt} 分别表示光合作用所需要的最低、最高和最适气温, 单位都是 $^{\circ}C$, 当气温低于 T_{min} 时, T_{opt} 取 $0^{\circ}C$ 。将长白山站 2005 年生长季 5—9 月的气温每隔 $3^{\circ}C$ 分组, 分别计算各温度段的 GEE 和平均气温, 并通过分析得到植物光合作用最适气温 T_{opt} 为 $28^{\circ}C$ 。另外, 本研究将 T_{min} , T_{max} 分别设为 $0^{\circ}C$ 和 $40^{\circ}C$ 。LSWI 为地表水分指数, $LSWI_{max}$ 为站点生长季内最大的 LSWI 值。 T_{scale} 、 W_{scale} 和 P_{scale} 的取值范围为 0.0—1.0。

与 VPM 相比, VPRM 增加了呼吸项。将生态系统呼吸简化为气温的线性函数($\alpha \times T + \beta$)。其中 α ($\mu mol CO_2 m^{-2} s^{-1} ^{\circ}C^{-1}$) 和 β ($\mu mol CO_2 m^{-2} s^{-1} \cdot ^{\circ}C^{-1}$) 为呼吸参数。这两个参数以及前面的 ϵ_0 和 PAR_0 都可利用模拟区域当地的观测资料进行调整优化。综上所述, VPRM 具体表现为:

$$NEE = -\epsilon_0 \times T_{scale} \times W_{scale} \times P_{scale} \times EVI \times \frac{1}{1 + PAR/ PAR_0} \times PAR + \alpha \times T + \beta \quad (7)$$

1.3 遥感数据的获取

本研究所用的卫星数据是从 MODIS09A1 (空间分辨率为 500 m) 数据中提取的覆盖该观测站点的数据, 时间分辨率为 8 d。使用蓝色光 (459—479 nm), 红色光 (620—670 nm), 近红外波段 (841—875 nm) 以及短波红外波段 (1628—1652 nm) 这 4 个波段的地表反照率计算得到增强植被指数 (EVI) 和地表水份指数 (LSWI)。其计算公式如下:

$$EVI = G \times \frac{\rho_{nir} - \rho_{red}}{\rho_{nir} + (C_1 \times \rho_{red} - C_2 \times \rho_{blue}) + L} \quad (8)$$

$$LSWI = \frac{\rho_{nir} - \rho_{swir}}{\rho_{nir} + \rho_{swir}} \quad (9)$$

式中, G , C_1 , C_2 和 L 为常数, $G=2.5$, $C_1=6$, $C_2=7.5$, $L=1$ 。 ρ 代表相应波段的地表反照率。下标 nir、red、blue 和 swir 分别代表红外波段 (841—876 nm)、红光 (620—670 nm)、蓝光 (459—479nm) 和短波红外波段 (1628—1652 nm)。

1.4 通量观测数据及小气候数据的获取

本研究所用的 CO_2 通量数据是由开路式涡度相关观测得到的, 该观测系统位于样地内的气象观测塔 40 m 高度处, 该系统由三维超声风速仪 (CSAT3, Campbell, USA) 和 CO_2/H_2O 红外气体分析仪 (Li7500, Li-cor, USA) 构成。观测从 2002 年开始, 数据采样频率为 10 Hz, 通量平均时间为 30 min。观测塔观测的详细描述以及通量观测数据的后处理参考中国通量观测研究联盟 (ChinaFLUX) (<http://www.chinaflux.org>) 和文献^[26-27]。

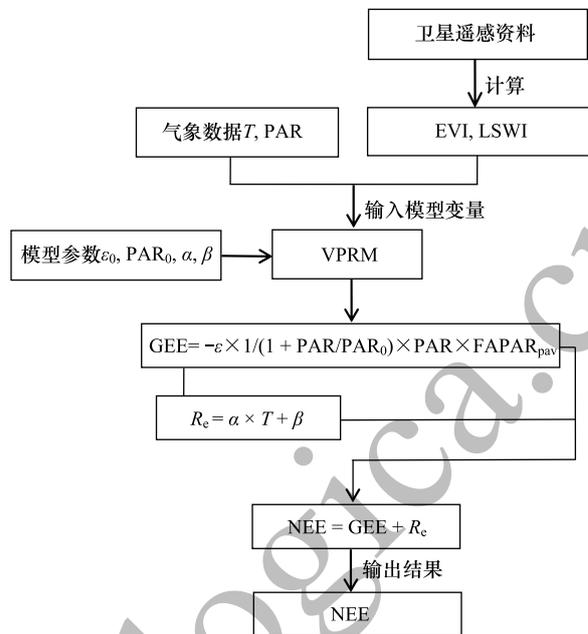


图 1 VPRM 模型结构示意图

Fig.1 Schematic diagram of the Vegetation Photosynthesis and Respiration Model (VPRM)

EVI: 增强型植被指数 enhanced vegetation index; LSWI: 地表水分指数 land surface water index; T : 气温 air temperature; PAR: 光合有效辐射 photosynthetically active radiation; ϵ_0 : 最大光能利用率 (或最大光量子效率) the maximal light use efficiency (the maximal light quantum efficiency); PAR_0 : 光照为半饱和条件下光合有效辐射值的 half-saturation value of photosynthetically active radiation; α , β : 呼吸参数 α , β , respiration parameters; GEE: 总生态系统 CO_2 交换 gross ecosystem CO_2 exchange; R_c : 生态系统呼吸 Respiration; NEE: 净生态系统 CO_2 交换 net ecosystem CO_2 exchange

此外,气象塔安装了7层常规气象观测系统,对气温、相对湿度、风速、土壤热通量、有效辐射、总辐射等气象要素进行观测。本文所需 PAR 数据,由位于 32 m 的光和有效辐射仪观测得到,由于该站点从 2002 年开始观测,获取的 PAR 数据可能已经发生了衰减。因此,实验利用观测第一年所获得数据资料中的太阳总辐射与 PAR 建立的关系,对 2006 年 PAR 数据进行校正。校正过程中发现使用校正前后的 PAR 模拟的 NEE 数据差异并不显著,因此,本文中使用的原始的 PAR 观测数据。

1.5 资料预处理、参数的优化与验证

参照 ChinaFLUX 以及李春等^[28] 通量观测数据处理方法和流程 (<http://www.chinaflux.org>) 对 2005—2006 年长白山站的 NEE 数据进行处理,具体步骤包括 3 次坐标旋转、WPL 校正、储存项计算,数据质量控制步骤包括剔除降水同时段的数据、剔除夜间摩擦风速低于临界摩擦风速对应的 NEE 数据、剔除超出阈值明显异常的数据、对 NEE 数据进行连续 5 点 3 倍标准差的剔除。其中 2005 年的数据用于模型参数的优化,2006 年的数据用于 VPRM 模型优化后的验证。

参数优化方案分为两步,第一步,利用 2005 年全年夜间的 NEE 观测值通过线性拟合得到呼吸参数 α 和 β (由于夜间植物没有光合作用,所以夜间的 NEE 数据全部表现为生态系统呼吸)。第二步,利用 α 和 β 以及白天各时刻的气温并计算得到白天的生态系统呼吸 R_e ,由白天的 NEE 减去 R_e 得到 GEE。再利用 VPRM 中 GEE 的计算公式(即式(7)中的等号右边第一项)以及对应的 T_{scale} 、 W_{scale} 、 P_{scale} 、EVI、PAR 值,反演拟合得到 ε_0 和 PAR_0 。

验证方案分为 3 个部分。前两个部分:将两组参数得到的 NEE 模拟结果按植物生长季(5—9 月)、植物非生长季(1—4 月、10—12 月)两个的时间段分开,与观测值作比较。统计分析方法包括 30 min NEE 模拟值与观测值的回归分析、NEE 模拟值与观测值日平均变化的对比以及回归分析。第三部分:将 2006 年 7 月 23—29 日晴天天气时段内和 6 月 9—15 日阴雨天气时段内 NEE 的模拟结果与观测值作对比分析。统计分析方法为 30min NEE 模拟值与观测值随时间变化的对比。

2 结果与分析

2.1 VPRM 模式参数优化

利用长白山站 2005 年的观测资料对阔叶红松林的 VPRM 参数进行拟合优化,结果如表 2 所示。表 2 中原始参数取自 Mahadevan 等在北美地区利用 Harvard Forest 站点^[29] 温带落叶阔叶林 2000—2003 年观测资料对 VPRM 参数的反演^[23]。VPRM 参数经过优化后, ε_0 由原先的 0.127 变为 0.351,为原先值的 2.8 倍。同时, PAR_0 也由原先的 $570.0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 变为 $279.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,减小到原先值的 0.49 倍, β 由原先的 $0.250 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 变为 $1.541 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。两组参数存在较大的差异主要与不同生态系统植被的光合生理特性有关系,VPRM 模式参数经过优化后,更加能够反映长白山地区的气候和植被类型特征。

表 2 VPRM 模式参数

Table 2 Parameters of VPRM

参数 Parameters	ε_0 / (μmolCO_2 / $\mu\text{molPPFD}$)	PAR_0 / ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	α / ($\mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$)	β / ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
原始 Original	0.127	570.0	0.271	0.250
优化后 Optimized	0.351	279.6	0.246	1.541

2.2 VPRM 模拟结果与分析

由于长白山地区森林 NEE 在生长季与非生长季表现出明显不同的变化特征,将 2006 年 NEE 的模拟结果分为植物生长季(5—9 月)与植物非生长季(1—4 月、10—12 月)两个时段与观测值进行对比。

2.2.1 植物生长季 NEE 模拟值与观测值的对比

将两组参数输入 VPRM 模式,对 2006 年长白山地区阔叶红松林 30min NEE 进行模拟。对比 5 至 9 月(植

物生长季)30minNEE 的模拟值与观测值可以看出(图 2),在植物生长季,参数优化后模拟的 NEE 比采用原始参数模拟出的 NEE 与观测值更为吻合。原始参数低估了白天和夜晚的 NEE 值,回归方程斜率仅为 0.488,在 NEE 值大于 $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和小于 $-20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 时,低估尤为明显。参数优化后,模型对 NEE 的低估得到改善,回归方程斜率达到 0.911。采用原始参数模拟的 NEE 值与观测值的平均误差为 $3.19 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,均方根误差为 $6.76 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,参数优化后 NEE 模拟值与观测值的平均误差为 $-1.81 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,均方根误差为 $8.61 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (表 3)。参数优化后模拟值与观测值的均方根误差稍稍变大,但平均误差减小,模拟结果总体优于参数优化之前。

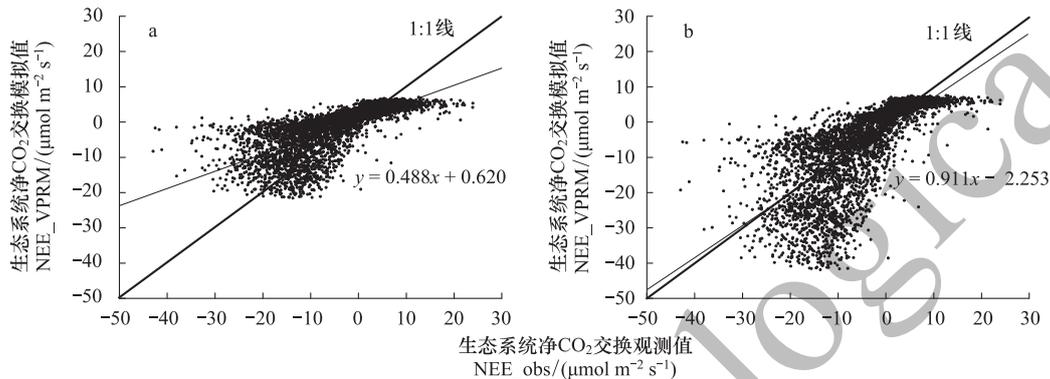


图 2 VPRM 原始参数(a)及优化后参数(b)模拟的长白山站 2006 年植物生长季(5—9 月)30minNEE(NEE_VPRM)与观测值(NEE_Obs)的回归分析

Fig.2 Regression analyses between VPRM-simulated NEE (NEE_VPRM) and observed NEE (NEE_Obs) during growing season (May to September) in 2006 at Changbaishan site based on original parameters (a) and optimized parameters (b)

对生长季 NEE 模拟值与观测值的平均日变化进行对比可以看出(图 3),VPRM 较好地模拟出了 NEE 单峰型的变化趋势,但对 NEE 峰值存在一定的低估。原始参数模拟的 NEE 峰值为 $-6.32 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,只有观测值峰值($-14.66 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)的 43%,优化后参数模拟得到的 NEE 峰值为 $-13.27 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,为观测峰值的 91%,与观测值极为接近。此外,相比优化之前,模拟值与观测值的平均误差减小到 $-0.06 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,均方根误差下降到 $2.17 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, R^2 基本不变(表 3),模拟得到明显改善。另外,模型对夜间森林的呼吸存在一定的低估,主要原因与模型使用线性的方程估计 R_e 有很大的关系。

进一步给出生长季 NEE 平均日变化模拟值与观测值的回归分析图(图 4)。可以看出,采用优化后参数模拟得到的值围绕在 1:1 线附近。相较之下,采用原始参数得到的模拟值与观测值的回归方程斜率仅为 0.497,模拟效果相对较差。该结果进一步表明,优化后的 VPRM 能更好地模拟植物生长季 NEE 的日变化。

2.2.2 植物非生长季 NEE 模拟值与观测值的对比

图 5 为植物非生长季(1—4 月、10—12 月)30 minNEE 的模拟值与观测值的对比。由图可以看出使用两组参数 VPRM 模拟非生长季 30 minNEE 的效果都不理想。原始参数和优化后参数各自对应模拟结果与观测

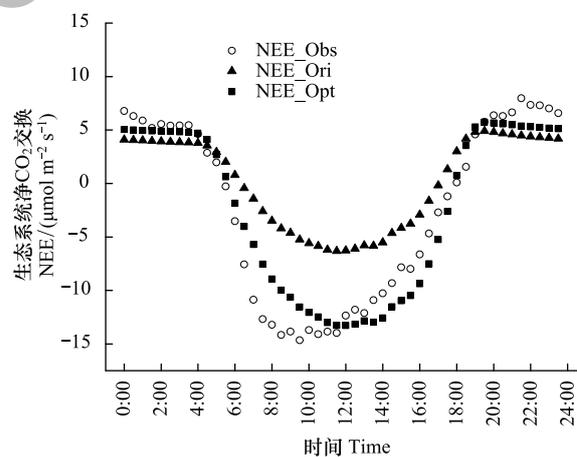


图 3 长白山站 2006 年植物生长季(5—9)月模拟的 NEE 与观测值的平均日变化

Fig.3 A comparison between the observed and simulated mean diurnal variation of NEE during growing season (May to September) in 2006 at Changbaishan site

NEE_Obs; NEE 观测值 observed NEE; NEE_Ori: 原始参数模拟的 NEE simulated NEE with original parameters; NEE_Opt: 优化后参数模拟的 NEE simulated NEE with optimized parameters

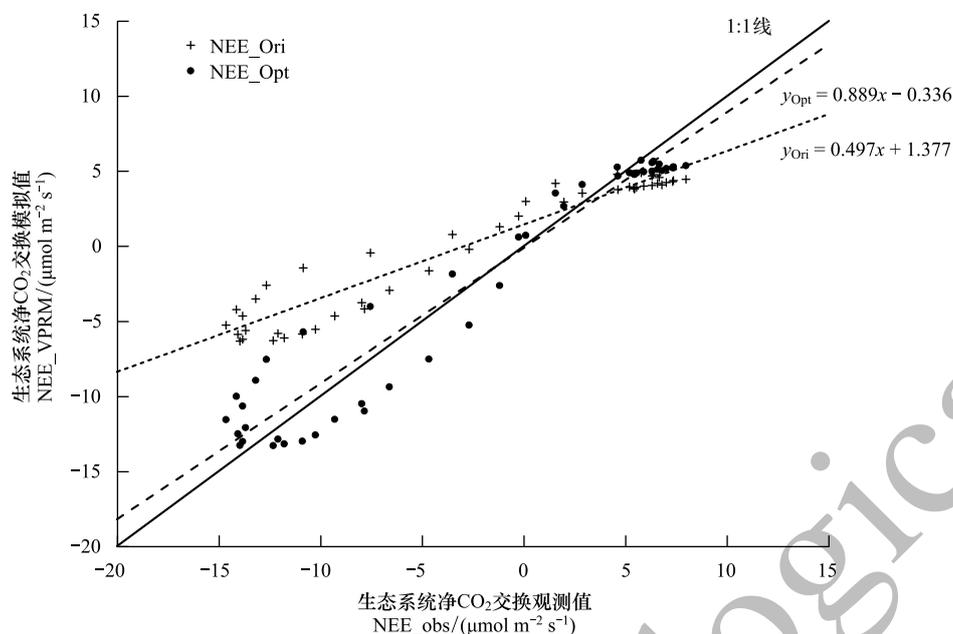


图 4 长白山站 2006 年植物生长季(5—9 月) NEE 的模拟值 (NEE_VPRM) 与观测值 (NEE_Obs) 平均日变化的回归分析

Fig.4 Regression analyses between the simulated mean diurnal variation of NEE (NEE-VPRM) and observed mean diurnal variation of NEE (NEE-Obs) during growing season (May to September) in 2006 at Changbaishan site

NEE_Ori, 原始参数模拟的 NEE simulated NEE with original parameters; NEE_Opt, 优化后参数模拟的 NEE simulated NEE with optimized parameters

值拟合方程的斜率分别为 0.058 和 0.068, 模拟对 NEE 高值都存在明显的低估。采用原始参数和优化后参数模拟的 NEE 值与观测值的平均误差分别为 $-0.86 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $0.39 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, R^2 值仅分别为 0.005 和 0.01 (表 4), 模拟效果都较差, 这主要是因为植物非生长季气温比较低, 此时的生态系统呼吸与气温之间不符合线性关系^[30-31], 而 VPRM 把呼吸简化为气温的线性函数, 这将导致模型在植物非生长季对 NEE 的模拟存在较大的误差。

表 3 2006 年植物生长季(5—9 月) NEE 模拟值与观测值之间的统计分析

Table 3 Statistical analysis between simulated NEE and observed NEE during plant growing season (May to September) in 2006

数据类型 Data types	采用两组不同的参数 Using two different parameters	平均误差 Average error	均方根误差 Root mean square error	相关系数的平方 方值 R^2	有效数据 Valid data
30minNEE	采用原始参数	3.19	6.76	0.53	4115
	采用优化后参数	-1.81	8.61	0.52	4115
NEE 日平均变化 Mean diurnal variation of NEE	采用原始参数	2.65	4.31	0.93	48
	采用优化后参数	-0.06	2.17	0.93	48

表 4 2006 年植物非生长季 NEE 模拟值与观测值之间的统计分析

Table 4 In 2006, statistical analysis between simulated NEE and observed NEE during non-growing season (January to April and October to December) in year 2006

数据类型 Data types	采用两组不同的参数 Using two different parameters	平均误差 Average error	均方根误差 Root mean square error	相关系数的平方 方值 R^2	有效数据 Valid data
30minNEE	采用原始参数	-0.86	3.34	0.005	5372
	采用优化后参数	0.39	3.09	0.01	5372
NEE 日平均变化 Mean diurnal variation of NEE	采用原始参数	-1.24	0.98	0.001	48
	采用优化后参数	0.01	0.80	0.25	48

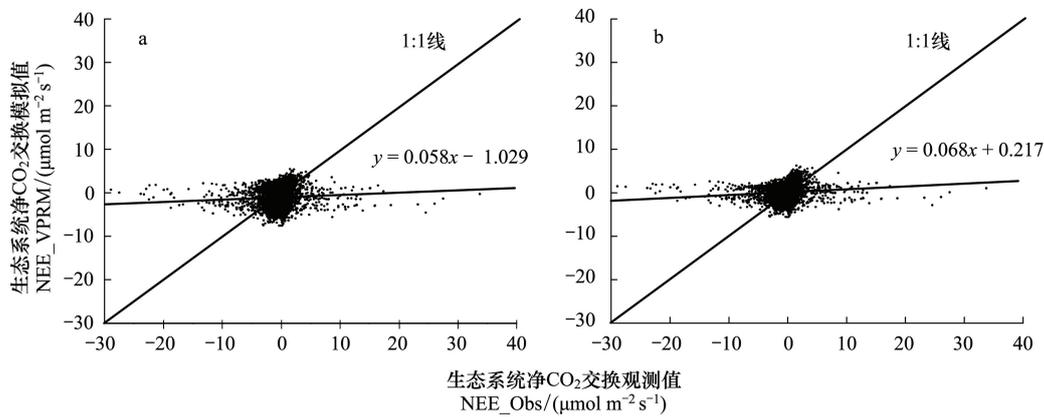


图5 VPRM模型基于原始参数(a)与优化参数(b)模拟的长白山站2006年非植物生长季(1—4月、10—12月)30minNEE(NEE_VPRM)与观测值(NEE_Obs)的回归分析

Fig.5 Regression analyses between VPRM\simulated NEE (NEE_VPRM) and observed NEE (NEE_Obs) during non-growing season (January to April and October to December) in year 2006 at Changbaishan site based on default parameters (a) and optimized parameters (b)

比较植物非生长季 NEE 平均日变化的模拟值与观测值发现(图6):植物非生长季 NEE 的观测峰值(约为 $-1.70 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)比生长季要小的多,仅为生长季峰值的12%。原参数模拟的 NEE 峰值为 $-1.60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,与观测值较为接近,但模拟在上午和下午都存在严重的高估。参数优化后模拟得到的 NEE 峰值仅为 $-0.300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,相比观测值低估了82%。同时植物非生长季夜间呼吸值(平均为 $0.993 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)也低于生长季(平均为 $5.77 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。原始参数模拟夜间呼吸值为负值,其模拟结果不可信。优化参数后模拟夜间 NEE 的平均值为 $0.367 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,相比观测值低估了63%。在整体上,参数优化后模拟非生长季 NEE 平均日变化的平均误差为 $0.01 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,均方根误差为 $0.80 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,与观测数据的 R^2 为0.25,而原始参数的模拟效果在这3项指标上均不如优化后(表4)。

对植物非生长季 NEE 日平均变化模拟值与观测值进行回归分析可以看出(图7),两组参数对植物非生长季 NEE 的模拟效果都较差。使用原始参数和优化后参数模拟的 NEE 值与观测值回归方程斜率仅为0.012和0.175。以上分析表明,虽然参数优化后的模拟方案优于优化之前,但是 VPRM 模型对植物非生长季 NEE 的模拟效果较差。

从以上不同生长季 NEE 模拟值与观测值的对比可表明,相比原始参数,由观测数据拟合的参数更加适用于 VPRM 对长白山地区 NEE 的模拟,尤其是生长季节。因此,文章后面只讨论使用优化参数模拟得到的模拟值与观测值的对比。

2.2.3 阴雨天气对模拟的影响

由 NEE 观测数据可知,阴雨天气时由于云层的阻挡,白天入射到地面的太阳辐射会降低,这会导致 NEE 减小,而在夜间云层存在向下逆辐射会导致地面增温,这可能会导致呼吸作用的增加。因此,有必要分析阴雨天气对 NEE 模拟的影响。

将2006年7月23—29日(DOY204-210)晴天天气和6月9—15日(DOY160-166)阴雨天气 VPRM 的模拟结果与观测值作对比(图8)(根据日最大光和有效辐射值划分晴天和阴雨天:晴天 $>1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,阴雨天 $<1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。可以看出,晴天天气条件下(图8a),VPRM 较好地模拟出了 NEE 的变化动态,NEE 观测值在白天的峰值为 -18.32 — $-29.48 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,模拟值的峰值为 -27.52 — $-33.95 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,模拟对 NEE 的峰值略有高估,这是因为模型并没有考虑,晴天正午太阳辐射强度较高的条件下,导致的植被“光合午睡”的现象。而在阴雨天条件下(图8b),NEE 观测值波动较大,NEE 白天峰值为 -18.45 — $-24.67 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,白天模拟值峰值为 -4.77 — $-10.14 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。VPRM 不仅没有模拟出 NEE 的变化趋势,而且对白天峰值存在明显的低估,模拟效果较差。这表明 VPRM 模型对阴雨天 NEE 的模拟还需要进一步改进。

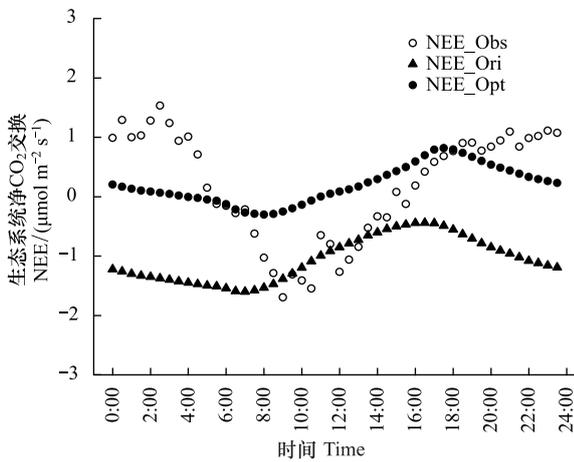


图 6 长白山站 2006 年植物非生长季模拟的 NEE 与观测值的平均日变化

Fig.6 A comparison between the observed and simulated mean diurnal variation of NEE during non-growing season of 2006 at Changbaishan site

NEE_Obs, NEE 观测值 observed NEE; NEE_Ori, 原始参数模拟的 NEE simulated NEE with original parameters; NEE_Opt, 优化后参数模拟的 NEE simulated NEE with optimized parameters

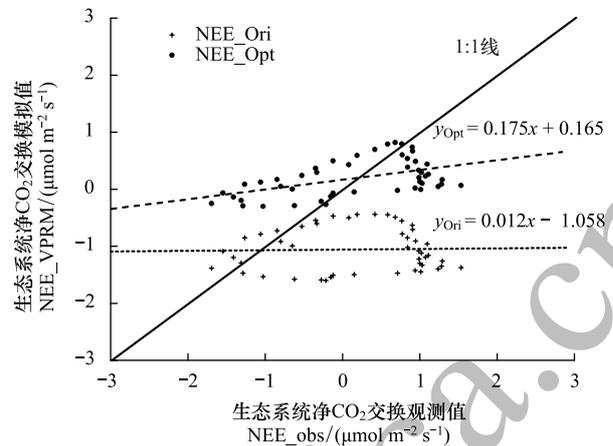


图 7 长白山站 2006 年植物非生长季(1—4月、10—12月) NEE 的模拟值(NEE_VPRM)与观测值(NEE_Obs)平均日变化的回归分析

Fig.7 Regression analyses between the simulated mean diurnal variation of NEE (NEE-VPRM) and observed NEE (NEE-Obs) during non-growing season (January to April and October to December) of 2006 at Changbaishan site

NEE_Ori, 原始参数模拟的 NEE simulated NEE with original parameters; NEE_Opt, 优化后参数模拟的 NEE simulated NEE with optimized parameters

图 9 为晴天和阴雨天 VPRM 模拟的 GEE 与 R_e 的变化值。晴天 GEE 的峰值逐日上升, R_e 的变化保持稳定, 日变化幅度较 GEE 小。GEE 的峰值为 $-33.55 \sim -41.83 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, R_e 为 $4.05 \sim 7.94 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。此时, NEE 主要受 GEE 控制, 这体现了选取合适的 ϵ_0 和 PAR_0 值对晴天条件下模拟 NEE 的重要性。同时可看出 R_e 的峰值相比 GEE 的峰值延迟约 1—2h, 这是因为 R_e 主要受气温控制, 近地面气温在午后 2 h 左右达到最高, 而植物光合作用所需的太阳辐射最强的时间是在正午。VPRM 模型较好地模拟了上述过程。

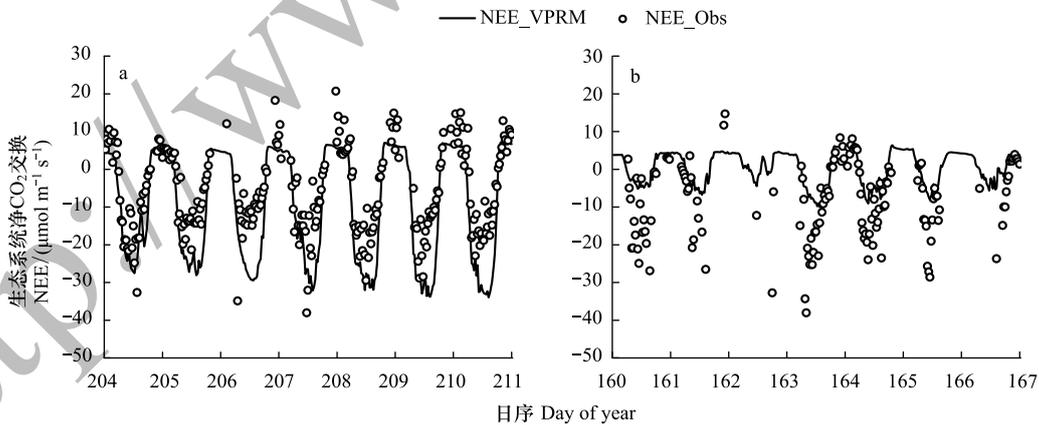


图 8 长白山站 2006 年 DOY204—210(晴天) (a) 与 DOY160—166(阴雨天) (b) NEE 模拟值与观测值的对比

Fig.8 A comparison between simulated NEE and observed NEE at Changbaishan site in DOY204-210 (sunny days) (a) and DOY160-166 (cloudy or rainy days) (b) in 2006

NEE-Obs, NEE 观测值 observed NEE; NEE_VPRM, 参数优化后模拟的 NEE simulated NEE with optimized parameters

与晴天相比, 阴雨天 GEE 值较小且变化起伏较大, R_e 变化无规律(图 9b)。GEE 的峰值为 $-9.96 \sim -16.89 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, R_e 为 $3.77 \sim 6.98 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。GEE 的最大峰值与 R_e 最大值都出现在第 163 天, 当日 PAR 的最

大值为 $1632 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 而 GEE 最小峰值出现在第 162 天, 当日 PAR 峰值为 $622 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。由于阴雨天气的影响, 云层对太阳辐射的遮挡作用, PAR 在模拟时间内变化起伏大, 导致 GEE 变化起伏大。R_e 变化不规律是因为生态系统呼吸主要由气温(或土壤温度)控制, 而在阴雨天时, 云层白天对太阳辐射有削弱和夜晚向下逆辐射对地面存在增温, 地面气温(或土壤温度)变化日较差减小, 从而导致生态系统呼吸相应的变化。因此, VPRM 对阴雨天 NEE 模拟存在较大的不确定性。

综上所述, 通过对不同天气个例的分析, 发现 VPRM 模型可以较好的模拟晴天天气下长白山地区 NEE 的变化, 但是模型对阴雨天 NEE 的模拟仍显不足, 模拟的不确定性较大。在 2006 年, 长白山地区植物生长季阴雨天天数长达 63 d, 占生长季总天数的比率 41.2%。VPRM 模型对阴雨天 NEE 模拟的不足会影响生长季 NEE 的模拟效果。而植物生长季正是该地区森林 NEE 发生的主要时期, 这将进一步影响 VPRM 对全年 NEE 的模拟。

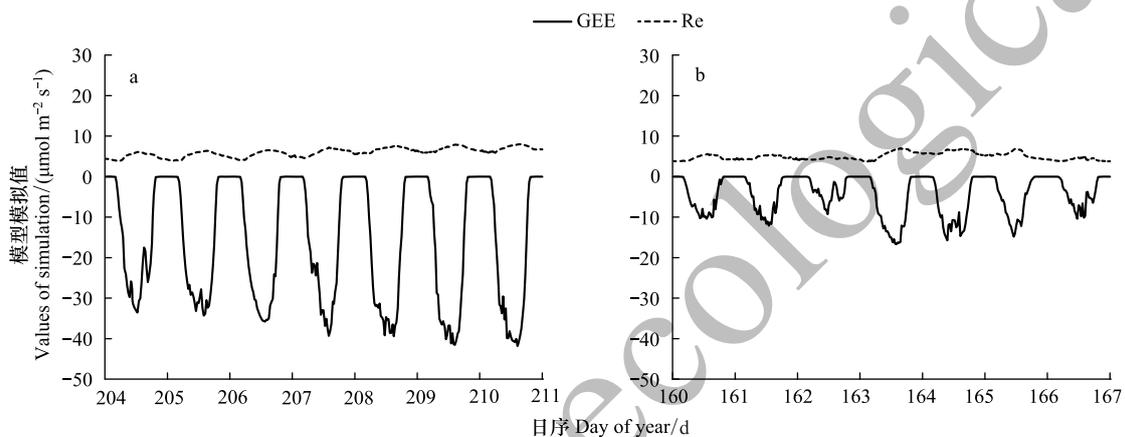


图9 长白山站 2006 年 DOY204-210(晴天)(a)与 DOY160-166(阴雨天)(b)的 GEE 与 R_e 的变化

Fig.9 A comparison between simulated and observed GEE and R_e at Changbaishan site during DOY204-210 (sunny days) (a) and during DOY160-166 (cloudy or rainy days) (b) in 2006

GEE, 参数优化后模拟的 GEE simulated GEE with optimized parameters; R_e, 参数优化后模拟的 R_e simulated respiration with optimized parameters

3 讨论

最大光能利用率 ϵ_0 是 VPRM 估计 GEE 大小的关键参数, 而不同植被类型或气候条件的区域所对应的 ϵ_0 并不同。本研究利用长白山站 2005 年通量观测资料反演拟合得到的温带阔叶红松林的 ϵ_0 值为 0.351。比较类似研究的 ϵ_0 值, 例如 Mahadevan 等反演北美 HARVARD 站点^[29] 观测资料所得到的 ϵ_0 值为 0.127^[23], Yuan 等得到的 VPRM 落叶阔叶林的 ϵ_0 值为 0.156^[32-33], Hilton 等得到的落叶阔叶林 ϵ_0 平均值为 0.24^[24], 本研究得到的 ϵ_0 值更大, 这可能与长白山阔叶红松林位于季风区, 生长季内, 光、温、水充足这会有利于该区域植被的光合作用, 并提高其光能利用率。

参数优化之后, VPRM 可以较好地模拟植物生长季 NEE 的变化, 但对植物非生长季 NEE 的模拟效果较差, 这与刘诚等人的研究结果相同^[25]。造成这样差异的原因是模型把生态系统呼吸仅作为气温的线性函数。目前, 生态系统呼吸随着温度呈指数增加趋势的认识得到了广泛认同。同时也有研究表明, 温带地区森林生态系统呼吸与土壤表层温度的相关性最强, 可以解释生态系统呼吸变异的 85% 左右, 而近地面温度只能解释生态系统呼吸变异约 70%^[34]。土壤温度与生态系统呼吸有着更好的关系。因此在未来, 可以针对温带森林生态系统对模型进行改进, 用指数关系代替原本的线性关系, 用土壤温度代替气温来模拟生态系统呼吸从而改善 VPRM 模型对 NEE 的模拟。另外, 在阴雨天条件下, 模型的模拟也存在一定的不确定性。阴雨天气条件下, 土壤含水量的变化对生态系统呼吸的影响以及生态系统散射辐射的增强导致植物的光合固碳过程的变化

VPRM 并没有考虑,这也是在未来模型结构需要改进的地方。

除了模型结构的不足,在实验数据的获取过程中,也存在一定的不确定性。由于阴雨天时受云层的遮挡等因素影响,获取的遥感数据会存在一定的噪音^[35]。这些都会导致模型对阴雨天 NEE 的模拟存在不确定性。

在其他 VPRM 模型参数优化及验证的研究中,如 Mahadevan 等人、Hilton 等人分别使用了北美地区 22、65 个站点 2—7a 的观测资料,参数优化后不同植被类型 VPRM 的模拟效果各有差异,个别站点模拟效果不理想^[23-24]。Mahadevan 等人使用优化后的 VPRM 模型模拟 HARVARD 站点温带阔叶林森林生长季 NEE 的误差为 $-0.26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,相关系数为 0.91,结果优于本研究。不过他们的研究没有涉及到非生长季 NEE 模拟、阴雨天对模拟的影响及 R_e 与温度的线性关系问题。本研究只使用了长白山一个站点两年的观测资料,研究若能获得更多站点更长时间的观测资料,参数的优化及结果能够体现出气候及植被生长的变化,将有助于改善 VPRM 对个别站点 NEE 模拟的不足。我国幅员辽阔,气候和植被类型多样,若能将 VPRM 应用到更多地域并进行进一步的优化,得到一组适合我国不同植被类型的模型参数,这对理解我国区域陆地碳循环过程具有重要意义。

4 结论

本研究利用 ChinaFLUX 长白山站阔叶红松林 2005 年通量观测资料对 VPRM 模型关键参数 (ϵ_0 、 PAR_0 、 α 和 β) 进行了优化,通过对阔叶红松林 2006 年植物生长季(5—9 月)和植物非生长季(1—4 月与 10—12 月) NEE 的模拟,对优化得到的参数进行了验证,并分析了不同天气条件对 NEE 模拟的影响,得到以下结论:

(1) 对于温带针阔叶混交林, VPRM 模型中的 ϵ_0 、 PAR_0 、 α 和 β 经优化后的值为 $0.351 \mu\text{molCO}_2/\mu\text{molPPFD}$ 、 $279.6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $0.246 \mu\text{molCO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1} \text{ } ^\circ\text{C}^{-1}$ 和 $1.541 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。

(2) 优化后的 VPRM 能够较好地模拟长白山地区植物生长季 NEE 的变化。对 30minNEE 模拟的平均误差为 $-1.81 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,相关系数为 0.72。VPRM 模型对植物非生长季森林 NEE 的模拟效果较差。模拟 30minNEE 的平均误差为 $0.39 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$,相关系数仅为 0.10,并且模拟低估 NEE 平均日变化白天吸收峰值约 82%,日变化模拟值与观测值的相关系数仅为 0.50。

(3) 通过对不同天气个例的分析,发现 VPRM 可以较好地模拟晴天条件下长白山地区 NEE 变化,但对阴雨天 NEE 的模拟仍显不足。

参考文献 (References):

- [1] 于贵瑞,牛栋,王秋凤.《联合国气候变化框架公约》谈判中的焦点问题.资源科学,2001,23(6):10-16.
- [2] Tans P P. On calculating the transfer of carbon-13 in reservoir models of the carbon cycle. Tellus, 1980, 32(5): 464-469.
- [3] Tans P P, Berry J A, Keeling R F. Oceanic $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ observations: a new window on ocean CO_2 uptake. Global Biogeochemical Cycles, 1993, 7(2): 353-368.
- [4] 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: Atmospheres, 1997, 102(D24): 28987-28996.
- [5] Hollinger D Y, Goltz S M, Davidson E A, Lee J T, Tu K, Valentine H T. Seasonal patterns and environmental control of carbon dioxide and water vapour exchange in an ecotonal boreal forest. Global Change Biology, 1999, 5(8): 891-902.
- [6] Moncrieff J B, Malhi Y, Leuning R. The propagation of errors in long-term measurements of land-atmosphere fluxes of carbon and water. Global Change Biology, 1996, 2(3): 231-240.
- [7] Liu J, Chen J M, Cihlar J, Chen W. Net primary productivity mapped for Canada at 1-km resolution. Global Ecology and Biogeography, 2002, 11(2): 115-129.
- [8] Ruimy A, Dedieu G, Saugier B. TURC: A diagnostic model of continental gross primary productivity and net primary productivity. Global Biogeochemical Cycles, 1996, 10(2): 269-285.
- [9] Field C B, Randerson J T, Malmström C M. Global net primary production: Combining ecology and remote sensing. Remote Sensing of Environment, 1995, 51(1): 74-88.
- [10] Heinsch F A, Reeves M, Votava P, Milesi C, Zhao M, Glassy J, Jolly W M, Loehman R A, Bowker C F, Kimball J S, Nemani R, Running S W. User's Guide Version 2.0: GPP and NPP (MOD17A2/A3) Products, NASA MODIS Land Algorithm. University of Montana, Numerical

- Terradynamic Simulation Group, 2003.
- [11] Goetz S J, Prince S D, Goward S N, Thawley M M, Small J. Satellite remote sensing of primary production: an improved production efficiency modeling approach. *Ecological Modelling*, 1999, 122(3): 239-255.
- [12] Paruelo J M, Epstein H E, Lauenroth W K, Burke I C. ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States. *Ecology*, 1997, 78(3): 953-958.
- [13] Beer C, Reichstein M, Tomelleri E, Ciais P, Jung M, Carvalhais N, Rödenbeck C, Arain M A, Baldocchi D, Bonan G B, Bondeau A, Cescatti A, Lasslop G, Lindroth A, Lomas M, Luysaert S, Margolis H, Oleson K W, Rouspard O, Veenendaal E, Viivy N, Williams C, Woodward F I, Papale D. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: Global distribution and covariation with climate. *Science*, 2010, 329(5993): 834-838.
- [14] Potter C S, Randerson J T, Field C B, Matson P A, Vitousek P M, Mooney H A, Klooster S A. Terrestrial ecosystem production: A process model based on global satellite and surface data. *Global Biogeochemical Cycles*, 1993, 7(4): 811-841.
- [15] Potter C S, Klooster S A. Interannual variability in soil trace gas (CO_2 , N_2O , NO) fluxes and analysis of controllers on regional to global scales. *Global Biogeochemical Cycles*, 1998, 12(4): 621-635.
- [16] Veroustraete F, Sabbe H, Eerens H. Estimation of carbon mass fluxes over Europe using the C-Fix model and Euroflux data. *Remote Sensing of Environment*, 2002, 83(3): 376-399.
- [17] Yuan W P, Liu S G, Yu G R, Bonnefond J M, Chen J Q, Davis K, Desai A R, Goldstein A H, Gianelle D, Rossi F, Suyker A E, Verma S B. Global estimates of evapotranspiration and gross primary production based on MODIS and global meteorology data. *Remote Sensing of Environment*, 2010, 114(7): 1416-1431.
- [18] Yuan W P, Liu S G, Zhou G S, Zhou G Y, Tieszen L L, Baldocchi D, Bernhofer C, Gholz H, Goldstein A H, Goulden M L, Hollinger D Y, Hu Y M, Law B E, Stoy P C, Vesala T, Wofsy S C, other AmeriFlux Collaborators. Deriving a light use efficiency model from eddy covariance flux data for predicting daily gross primary production across biomes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2007, 143(3/4): 189-207.
- [19] Huete A R, Liu H Q, Batchily K, Van Leeuwen W. A comparison of vegetation indices over a global set of TM images for EOS-MODIS. *Remote Sensing of Environment*, 1997, 59(3): 440-451.
- [20] Xiao X M, Zhang Q Y, Braswell B, Urbanski S, Boles S, Wofsy S, Moore B, Ojima D. Modeling gross primary production of temperate deciduous broadleaf forest using satellite images and climate data. *Remote Sensing of Environment*, 2004, 91(2): 256-270.
- [21] Xiao X M, Hollinger D, Aber J, Goltz M, Davidson E A, Zhang Q Y, Moore B. Satellite-based modeling of gross primary production in an evergreen needleleaf forest. *Remote Sensing of Environment*, 2004, 89(4): 519-534.
- [22] Jin C, Xiao X M, Wagle P, Griffis T, Dong J W, Wu C Y, Qin Y W, Cook D R. Effects of in-situ and reanalysis climate data on estimation of cropland gross primary production using the Vegetation Photosynthesis Model. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2015, 213: 240-250.
- [23] Mahadevan P, Wofsy S C, Matross D M, Xiao X M, Dunn A L, Lin J C, Gerbig C, Munger J W, Chow V Y, Gottlieb E W. A satellite-based biosphere parameterization for net ecosystem CO_2 exchange: Vegetation Photosynthesis and Respiration Model (VPRM). *Global Biogeochemical Cycles*, 2008, 22(2): GB2005.
- [24] Hilton T W, Davis K J, Keller K, Urban N M. Improving North American terrestrial CO_2 flux diagnosis using spatial structure in land surface model residuals. *Biogeosciences*, 2013, 10(7): 4607-4625.
- [25] 刘诚, 黄建平, 刁一伟, 温学发, 肖薇, 张弥, 李旭辉, 刘寿东. 植被光合呼吸模型在千烟洲亚热带常绿针叶林的优化及验证. *植物生态学报*, 2015, 39(4): 388-397.
- [26] Wu J B, Xiao X M, Guan D X, Shi T T, Jin C J, Han S J. 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(2): 463-479.
- [27] Guan D X, Wu J B, Zhao X S, Han S J, Yu G R, Sun X M, Jin C J. CO_2 fluxes over an old, temperate mixed forest in northeastern China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2006, 137(3/4): 138-149.
- [28] 李春, 何洪林, 刘敏, 苏文, 伏玉玲, 张雷明, 温学发, 于贵瑞. ChinaFLUX CO_2 通量数据处理系统与应用. *地球信息科学*, 2008, 10(5): 557-565.
- [29] 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 CO_2 in a mid-latitude forest. *Science*, 1993, 260(5112): 1314-1317.
- [30] Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 1994, 8(3): 315-323.
- [31] Fang C, Moncrieff J B. The dependence of soil CO_2 efflux on temperature. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33(2): 155-165.
- [32] Yuan W, Liu S, Cai W, Dong W, Chen J, Arain A, Blanken P D, Cescatti A, Wohlfahrt G, Georgiadis T, Genesio L, Gianelle D, Grelle A, Kiely G, Knohl A, Liu D, Marek M, Merbold L, Montagnani L, Panferov O, Peltoniemi M, Rambal S, Raschi A, Varlagin A, Xia J. Are vegetation-specific model parameters required for estimating gross primary production? *Geoscientific Model Development*, 2013, 6(4): 5475-5488.
- [33] Yuan W P, Cai W W, Xia J Z, Chen J Q, Liu S G, Dong W J, Merbold L, Law B, Arain A, Beringer J, Bernhofer C, Black A, Blanken P D, Cescatti A, Chen Y, Francois L, Gianelle D, Janssens I A, Jung M, Kato T, Kiely G, Liu D, Marcolla B, Montagnani L, Raschi A, Rouspard O, Varlagin A, Wohlfahrt G. Global comparison of light use efficiency models for simulating terrestrial vegetation gross primary production based on the LaThuile database. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, 192(4): 108-120.
- [34] 于贵瑞, 温学发, 李庆康, 张雷明, 任传友, 刘允芬, 关德新. 中国亚热带和温带典型森林生态系统呼吸的季节模式及环境响应特征. *中国科学 D 辑: 地球科学*, 2004, 34(S2): 84-94.
- [35] Hansen M C, DeFries R S, Townshend J R G, Carroll M, Dimiceli C, Sohlberg R A. Global percent tree cover at a spatial resolution of 500 meters: First results of the MODIS vegetation continuous fields algorithm. *Earth Interactions*, 2003, 7(10): 1-15.