

DOI: 10.5846/stxb202003210624

高德新,王帅,李琰,王聪,魏芳莉,傅伯杰,李彤.植被光能利用率:模型及其不确定性.生态学报,2021,41(14):5507-5516.

Gao D X, Wang S, Li Y, Wang C, Wei F L, Fu B J, Li T. Light use efficiency of vegetation: model and uncertainty. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(14): 5507-5516.

植被光能利用率:模型及其不确定性

高德新¹, 王 帅^{1,*}, 李 琰¹, 王 聪², 魏芳莉², 傅伯杰¹, 李 彤¹

¹ 北京师范大学地理科学学部 地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京 100875

² 中国科学院生态环境研究中心 城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085

摘要: 光能利用率 (Light use efficiency: LUE) 指植物截获的光能转化为化学能的效率, 表示为生产力和吸收光能之比。基于 LUE 概念的模型对模拟预测全球变化下碳循环、植被生产力及其潜力具有重要意义。全球变化和人类活动影响给植被生产力和碳循环的评估带来了巨大挑战。系统梳理了 LUE 模型的不确定性并分析其原因, 以期提高生产力模拟预测的准确度。分析发现 LUE 模型准确度仅为 62%—70% 且模型间差异较大 (32%), 误差随着植被类型、时间尺度和空间区域的不同存在显著差别。目前计算 LUE 的误差是模型不确定性的关键, 原因主要在于 LUE 与影响因素尤其是水分的关系并不清楚。一方面不能准确区分水分胁迫指标对 LUE 的影响机制, 另一方面无法准确模拟水分等影响因素与 LUE 关系的时空演变特征。未来该领域研究的重要方向是发展集成样地和区域尺度的叶绿素荧光、光化学指数等研究方法, 厘定 LUE 与影响因素特别是的水分关系, 并分析其时空演变特征。

关键词: 生产力评估; 光能利用率模型; 光能利用率; 不确定性

Light use efficiency of vegetation: model and uncertainty

GAO Dexin¹, WANG Shuai^{1,*}, LI Yan¹, WANG Cong², WEI Fangli², FU Bojie¹, LI Tong¹

¹ State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Faculty of Geographical Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

² State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

Abstract: Light use efficiency (LUE) refers to the efficiency of fixed energy to intercepted energy, which is defined as ratio of productivity to intercepted energy. LUE model could simulate LUE and productivity, which is of implication to the simulation and prediction of carbon cycle, productivity and its greatest potential. The uncertainty of LUE model increased under the influence of global change and human activities which has become big challenge to the evaluation of vegetation productivity and carbon cycling. Thus, a systematic analysis of uncertainty and its causes was conducted to improve the estimation and prediction of vegetation productivity. The analysis indicated that the accuracies of LUE models ranged from 62% to 70% with a large variation (32%). The error of model varied with vegetation types, temporal scales and regional difference. The calculation of LUE in LUE model was the key of model uncertainty, which mainly resulted from unclearness of relation between LUE and its influence factors, particularly water. Firstly, it is not clear how different water indexes affected the LUE. Secondly, the spatiotemporal evolvement of relation between influencing factors and LUE has not been simulated rightly. The important research direction in this field is to determine the relationship between the LUE and water and the spatiotemporal evolution pattern of this relationship. Also, it's important to develop the integrated experimental techniques and research methods at plot and regional scales.

基金项目: 国家自然科学基金项目 (41991230, 41761144064); 河套学院巴彦淖尔生态治理和绿色发展院士专家工作站建设 (YSZ2018-1); 巴彦淖尔博士科研工作站项目 (BKZ2016)

收稿日期: 2020-03-21; **网络出版日期:** 2021-05-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shuaiwang@bnu.edu.cn

Key Words: estimation of vegetation productivity; light use efficiency model; light use efficiency; uncertainty

光能利用率模型以光能利用率概念(Light use efficiency: LUE)为基础,通过植被吸收的光合有效辐射和 LUE 计算植被生产力^[1]。LUE 将太阳辐射、光合作用、植被生产联系起来,用植物固定与吸收光能之比表示植被利用光能的效率^[2]。LUE 表征大气二氧化碳固定为有机物的效率,可以指示植被生产力、固碳效率和区域碳循环特征^[3]。LUE 模型是遥感反演总初级生产力(GPP)的模型基础,也是目前 GPP 模拟预测的主要模型^[4]。全球变化导致 LUE 发生变化,进而显著影响模型的准确性^[5-7]。因此对 LUE 模型不确定性及其原因的分析,有助于提高生产力模拟和预测的精度,以指示植物固碳功能的变化趋势和响应机制^[8]。

LUE 模型的误差一直是 GPP 评估不确定性的主要来源^[9-10],进而导致了全球碳循环认识的偏差^[11-13]。全球变化下二氧化碳浓度升高、氮沉降的增加使得 LUE 得到了提高^[12],而温度的增加会导致干旱频发降低 LUE^[8,13]。人类活动对 LUE 也产生了日益重要的影响。退耕还林草和毁林开田使植被类型发生变化,导致该区域植被 LUE 改变^[10],灌溉和施肥则显著增加了植物的 LUE^[14-15]。全球变化和人类活动给 LUE 的模拟带来了巨大挑战,因此需要对变化条件下模型的不确定性及其影响因素系统分析以准确评估 GPP 和碳循环。

近年来,一些研究从不同的角度梳理了 LUE 的进展。有学者分析了 LUE 概念及其遥感评估技术的发展^[4,16]。有的学者对 LUE 的测量方法和影响因素进行了分析^[17-18]。Ryu 等^[19]梳理了全球 LUE 的发展历史和遥感监测各个过程中给 LUE 带来不确定性的因素。但是这些研究对 LUE 不确定性的大小及其关键问题没有深入分析。本文着眼于 LUE 模型的不确定性,结合近年来的研究进展,全面系统分析模型的不确定性、原因和未来需要解决的关键问题。分为四个部分阐述:光能利用率及其模型、LUE 模型的不确定性、不确定性原因、未来研究展望。

1 光能利用率及其模型

植被利用冠层将太阳辐射的一部分截获,这些能量在光合作用过程中一部分转为化学能储存在碳水化合物中,其余以热能、荧光形式散失掉^[20]。在微观上 LUE 是指光合作用光合碳同化二氧化碳的速率^[21],表示为表观量子效率。在宏观上的定义是植物截获的光能转化为化学能的效率,表示为同化的化学能和吸收光能之比^[1]。LUE 可由生产力、能量、光合作用速率等不同指标表示,其中生产力可用 GPP、净初级生产力(NPP)和地上净初级生产力(ANPP)表示,而植被截获辐射可以用光合有效辐射(PAR)、植被吸收的光合有效辐射(APAR)和植被绿色叶片吸收的 PAR 表示(表 1)。不同指标表示的结果有明显差异^[22],侧重的不同也有所不同。在农业生产领域,一般用 ANPP 或作物的经济产量来定义^[1],而在研究碳循环时则用 GPP 和 NPP 来分析固碳的效果^[23]。植被 LUE 受到环境因素的限制,当所有影响因素达到最适时(光照、水分、养分等最适宜时)植被达到理论上的最大光能利用率(LUE_{max})^[24],因此 LUE 可以看作 LUE_{max} 在各种环境因素限制下的即时 LUE。通过 LUE 指标可以系统分析影响植被固碳效率的生物和环境因子^[25],对研究全球变化下碳循环、植被生产力及其潜力具有重要意义^[7]。

表 1 LUE 的表示方法
Table 1 Different definitions of LUE

光能利用率 LUE	生产力 Productivity	光合辐射 Solar radiation
LUE 表示为生产力与光合辐射之比	GPP	PAR
LUE was defined as ratio of productivity to solar radiation	NPP	APAR
	ANPP	绿色叶片 APAR

LUE: 光能利用率 Light use efficiency; GPP: 总初级生产力 Gross primary productivity; NPP: 净初级生产力 Net primary productivity; ANPP: 地上净初级生产力 Above-ground net primary productivity; PAR: 光合有效辐射 Photosynthetically active radiation; APAR: 植被吸收的光合有效辐射 Absorbed photosynthetically active radiation

在 LUE 概念的基础上,建立了 LUE 模型以计算植被生产力^[26],公式表示为(1)。LUE 模型基于两个理论基础:植被的生产力为植被吸收的辐射能与植被 LUE 的乘积(2);植被的即时 LUE 由环境因素对 LUE_{max} 的限制决定(3)。模型通过环境因素的限制作用计算即时 LUE,但是不同模型中限制 LUE 的因素和计算方法有显著差异^[27]。LUE 模型自提出以来不断发展^[28],表 2 总结了目前主要应用的 LUE 模型,其中有的是单一模型,有的是作为一部分嵌入其他模型中。

表 2 LUE 模型
Table 2 LUE models

序号 Numbers	模型 Models	模型参数 Model parameters		模型适宜性 Model application			参考文献 References
		模型结构 Model structure	限制作用计算方法 Calculation of restriction effect	时间 Time	空间 Space	植被 Vegetation	
1	CASA	$\varepsilon = \varepsilon_0 \times T1 \times T2 \times SM$	$T1 = \frac{0.8 + 0.02T_{opt}(X)}{0.0005[T_{opt}(X)^2]}$ $T2 = \frac{1.1814}{1 + e^{[0.2(T_{opt}(x) - 10 - T(x,t))]}}$ $T2 = \frac{1.1814}{1 + e^{[0.3(-T_{opt}(x) - 10 + T(x,t))]}}$	月	1°	PFTs	[31]
2	GLO-PEM	$\varepsilon = \varepsilon_0 \times T \times SM \times VPD$	$T = 0$ $SM = 0.0308 \times (W - 0.03423)$ $VPD = 1.2e^{(-0.35 \times VPD)} - 0.2$	季节	8km	PFTs	[32]
3	3-PG	$\varepsilon = \varepsilon_0$	—	月	澳洲、新西兰	森林	[33]
4	C-Fix	$\varepsilon = \varepsilon_0$	—	天	欧洲大陆尺度	森林	[34]
5	EC-LUE	$\varepsilon = \varepsilon_0 \times T_s \times W$	$T = \frac{[(T - T_{min})(T - T_{max})]}{[(T - T_{min})(T - T_{max}) - (T - T_{opt})^2]}$ $T = [(T - T_{min})(T - T_{max})]$ $Ws = \frac{LE}{(LE + H)}$	天	北美、欧洲	森林 草地	[29]
6	C-Flux	$\varepsilon = \varepsilon_0 \times T \times VPD \times SM \times Sag$	T 、 VPD 、 SM 、 Sag 的限制作用由 0—1 的系数表示	天	美国俄勒冈州西部 1 km	PFTs	[35]
7	MODIS	$\varepsilon = \varepsilon_0 \times T \times W \times P$	Biom-BGG	8 d	1 km	PFTs	[26]
8	VPM	$\varepsilon = \varepsilon_0 \times T \times SA_g \times W$	$T = \frac{[(T - T_{min})(T - T_{max})]}{[(T - T_{min})(T - T_{max}) - (T - T_{opt})^2]}$ $SA_g = \frac{(1 + LSWI)}{2}$ $W = \frac{(1 + LSWI)}{(1 + LSWI_{max})}$	小时	北美 1 km	北美 12 种植被类型	[36]
9	PEM	$\varepsilon = \varepsilon_0$	—	10 d	8 km	PFTs	[37]
10	BEAMS	$\varepsilon = \frac{\varepsilon_0 \times P(T;hs;SM;SM2)}{P(T-opt;hs-opt;SM-opt;SM2)}$	T ; hs ; $SM1$; $SM2$ 的限制作用由 0-1 系数计算得出	月	1°	PFTs	[38]
11	TURC	$\varepsilon = \varepsilon_a$	$\varepsilon = f(NDVI, CO_2)$	月	1°	PFTs	[39]

注:ε 代表即时 LUE;ε₀代表最大光能利用率;T、SM、VPD、W、hs、P、R、Sag 分别代表温度、土壤水分、饱和蒸汽压差、水分(地表水指数表示)、相对湿度、物候、辐射、立地年龄对最大光能利用率的限制作用;LE、H、T_{opt}、T_{max}、T_{min}分别代表潜热、感热、最适温度、最大温度、最小温度;PFTs 表示不同的植被功能类型

$$GPP = PAR \times LUE_{max} \times f(W, T \dots)$$
 (1)

$$GPP = PAR \times LUE$$
 (2)

$$LUE = LUE_{max} \times f(W, T \dots)$$
 (3)

遥感技术和通量塔网络为模型的发展及其验证提供了大量实验数据^[29]。随着对 LUE 影响因素的认识,模型不断优化改进 LUE 的计算方式^[9]。不同模型的 LUE_{max} 来源也不同,有的基于实测数据,有的基于经验数

据。LUE 模型可以在不同时空尺度上对植被生产力进行评估和预测,为分析变化条件下碳循环的响应提供有效方法^[30]。

2 LUE 模型的不确定性

2.1 LUE 模型仍存在较大不确定性

尽管 LUE 模型在 GPP 评估中被广泛应用^[10,25,40],但是模型的表现仍存在较大不确定性^[29,45]。全球 GPP 的波动范围达 112—169 Pg/Cy,而且年际间波动(0.8—4.4 Pg/Cy)也较大^[41]。GPP 的误差在北方落叶阔叶林达到了 20%,而非森林地区的误差达 20%—30%^[42]。通量塔观测网络对 LUE 模型结果的验证发现,这些模型对 GPP 的解释率仅为 62%—70%。对于应用较广的 EC-LUE 模型,优化后的解释率仅为 61%^[27]。广泛应用的 MODIS 遥感产品更新后,其准确度也仅从 44%到 62%^[29],并且在全球大多数地区低估了实际 GPP^[43]。不同模型间差异达到 32%^[11],美国和加拿大地区不同模型的变化范围为实测数据的 50%到 140%^[44]。

2.2 模型的误差在不同植被类型间显著不同

LUE 模型的误差在不同物种间差别相对较小^[1],但是在农田、阔叶林、针叶林等植被类型间有显著差异^[25]。即使在相同气候区生长,模型在热带稀疏草原和热带阔叶林的表现仍显著不同^[46]。一般落叶阔叶林 LUE 模型准确度较高,在农田、常绿阔叶林、稀疏草原的误差较大^[46],这也是当前全球 LUE 模拟不确定性的主要原因之一。不同植被类型与环境关系的差异有所不同,比如农作物与水分的关系因为灌溉与其他植被类型有显著差异^[47],而叶面积的显著差异导致常绿阔叶林和稀疏草原对水分胁迫时的响应有所不同^[46]。这些差异在 LUE 模型中没有充分考虑^[11],进而导致了模型误差在不同植被类型间的显著差异。

2.3 模型的不确定性存在显著的时空特征

即使同一种植被,不同气候区 LUE 模型的表现也存在显著差异^[25],一般温带地区模型的准确性较好,在热带地区误差较大^[19]。模型一般在生产力较高的地方低估了 GPP,而在生产力较低的地方则高估了 GPP^[10]。干旱区的 LUE 模型也存在较大不确定性,遥感产品仅解释了干旱区 GPP 的 71%。不同气候区域植被的影响因素有所不同,寒带地区主要受温度限制,温带地区主要受水分限制^[48],而干旱区植被对环境因素的变化更敏感,使得模型的参数与其他地区存在较大差异^[45]。模型也没有准确模拟 LUE 在天、季节、年际间的波动^[25],并且随着尺度变化存在显著差异。虽然模型对 GPP 年际变化模拟的准确度相对高一些,但是从季节的角度看误差更大,模型一般在春秋冬低估了生产力,而在夏季高估了生产力^[44]。LUE 模型中光合作用开始的时间和实际测量中不一致,这是导致 GPP 在春季被显著低估的重要原因^[49]。MODIS 产品对 GPP 变化的模拟在每天尺度上的准确度要少于对每年的模拟,其准确度从 67%降为 45%^[43]。

3 LUE 模型不确定性的原因

3.1 LUE 的计算误差是模型不确定性的主要因素

在明确区域和植被类型基础上^[50],模型通过太阳辐射和冠层结构计算光能截获,并分析影响因素对 LUE_{max} 的限制作用以计算 LUE^[19]。分析发现 LUE 模型不确定性的原因一方面是因为输入数据的误差,另一重要原因则是影响因素及其与 LUE 关系的不确定性所带来的误差^[25,51]。植被类型、辐射等数据是否准确会直接导致影响模型的误差^[52],比如说热带雨林叶面积变化较小导致的叶面积数据的准确度低,给该地区 LUE 模型带来了不确定性。模型间的主要区别在于计算 LUE 的方法^[8,27]。研究发现模型的误差随着计算 LUE 的误差的减少而趋于零^[44],这表明模型的不确定性主要由于 LUE 的计算误差导致^[49,53]。

3.2 最大光能利用率的变化导致的误差

LUE 模型假定每种植被的最大光能利用率存在一个固定值,即恒定不变^[54]。但是随着条件的改变,尤其是人类活动和全球变化下, LUE_{max} 也会发生变化。在寒带地区 LUE_{max} 随着氮沉降的增加而增加^[48],MODIS 产

品中的 LUE_{max} 也需要不断更新^[55-56]。在干旱地区利用贝叶斯模型分析发现 LUE_{max} 在干旱区被显著低估,并且优化后会显著提高 LUE 模型的准确度^[45]。对北美地区不同 LUE 模型的分析同样表明 LUE_{max} 存在误差,给模型带来了不确定性^[44]。

3.3 没有准确模拟 LUE 与水分的关系是误差的主要原因

影响 LUE 的因素较多^[18],这些影响因素存在明显的时空演变特征^[49]。不同因素对 LUE 的影响程度有所不同(表 3),比如温度和二氧化碳浓度的适当增加会促进植被的光合作用^[12],而高温干旱的频繁出现会显著降低 LUE^[57-58]。在温带地区云层覆盖和叶面积指数增加可以显著增加 LUE,但是在寒带云层覆盖和叶面积指数增加没有明显作用或者因消耗热量降低 LUE^[48]。

研究发现水分胁迫限制了 LUE^[10,25],并主导生产力的年际变异^[42,59],成为 LUE 的主要影响因素。然而不同模型并没有准确模拟水分与 LUE 的复杂关系,导致 LUE 模型出现较大误差^[10,60]。模型不确定性的另一重要原因是不同水分胁迫指标对 LUE 的限制作用存在明显的空间差异^[61]。研究发现饱和蒸气压差和土壤水分对 LUE 的限制作用在不同地区显著不同。饱和蒸气压差与 LUE 在较湿润地区呈显著负相关,并且在湿润地区相关性更强^[8]。而土壤水分对 LUE 限制作用主要集中在干旱地区^[9],随着干旱程度的增加相关性增强。

全球变化和人类活动下 LUE 影响因素不断变化^[62-63],使得 LUE 的变化日益复杂。全球温度升高导致干旱频发,而模型没有准确估计干旱对 LUE 的限制作用^[13]。水分胁迫对 LUE 的影响会根据干旱程度和持续时间的不同而不同^[13,64],但是模型中水分与 LUE 是线性函数表示的,导致了 LUE 的误差随着干旱的强度和持续时间的增加越来越大^[13]。耕地是 LUE 不确定性最大的植被类型之一,原因主要是没有考虑灌溉因素^[47],这表明人类活动对 LUE 与水分的关系有重要影响,进而导致了误差^[65]。

表 3 LUE 的影响因素
Table 3 Influencing factors of LUE

	影响因子 Influencing factors	影响因素与光能利用率的关系 Effect of influencing factors on LUE
生物因子 Biological factors	植被类型	LUE 及其影响因素随着植被类型的不同有所不同 ^[46] 。
	物种组成	物种丰富度的增加可以提高 LUE ^[66-67]
	林龄	植被在不同发育阶段 LUE 存在差异,一般中林龄和成熟林 LUE 较大 ^[68]
	冠层结构	冠层结构显著影响叶片的光能吸收,进而影响 LUE ^[69] ,但是两者关系还不明确,需要进一步探究 ^[70] 。
	树高	矮小的树木由于未达到光饱和状态和更强的散射辐射而具有更高的 LUE ^[71] 。
	气孔	气孔是植被吸收二氧化碳功能器官,气孔导度、关合的速度直接影响植物 LUE ^[72-73] 。
	人为管理和干扰	人为灌溉、施肥会改变植被的生长环境而影响 LUE ^[74] 。疏伐和混交林则会改变冠层结构,进而影响 LUE ^[75] 。
环境因子 Abiotic factors	水分	水分是影响 LUE 的关键因素,干旱和灌溉都会限制影响 LUE,但是具体影响还不明确 ^[14,45] 。
	辐射	一定范围内辐射的增加会提高 LUE,但是过高的辐射则会抑制 LUE ^[76] 。
	温度	温度在北方地区会增加 LUE,在热带地区则会微弱负相关 ^[30] 。
	二氧化碳浓度	二氧化碳浓度的增加在一定程度上会使 LUE 增加 ^[77] 。
	散射辐射	散射辐射的穿透力更强,会显著增加叶片的光合作用 ^[78] 。
	养分	氮元素是温带和北方地区 LUE 的限制因素,对 LUE 的贡献率高达 70% ^[15] 。
	光强	光强的增加会提高 LUE,但是过大的光强会抑制光合作用 ^[79] 。

4 研究展望

4.1 解析水分与 LUE 的相互关系及其关键过程

目前研究主要是在宏观尺度上揭示水分对 LUE 影响的大小,但是分析发现需要从 LUE 与水分的作用机制上解析水分对 LUE 的限制作用。LUE 与影响因素的关系及其时空演变是模型不确定性的主要因素,尤其水分的影响是模型准确度提高的一个关键问题。一方面需要分析水分与 LUE 的相互关系,增加模型对水分

限制作用模拟的准确度;另一方面需要对水分与 LUE 关系的时空演变规律进行研究,解决模型表现在不同区域波动较大的问题。

将大气-植被-土壤作为一个整体^[61],研究该整体的水分利用过程与 LUE 之间的关系是分析水分与 LUE 作用机制的有效方法。不同水分指标包括降雨、截流、下渗、VPD、土壤水分,并且均会对植被光合作用有影响。此外植被受到水分胁迫或者水分较多时,表层土壤水和深层土壤水、根际土壤水 and 非根际土壤水分之间也会相互补充。水分指标间的相互联系进一步导致模型的不确定性,因此未来需要分析水分指标间的相互关系及其对植被的影响,以阐明水分与 LUE 的关系。

植被气孔响应水分变化的调节规律也是未来研究的一个重点^[80]。水分与其他因素会调节植被的气孔导度来影响植被的 LUE,因此对气孔调节规律的分析有助于准确模拟植被 LUE 的变化情况。目前气孔导度调节规律的研究主要集中在植被气孔变化的生理机制上,而气孔响应水分变化的调节规律还不清楚。

4.2 发展集成样地和区域尺度测量 LUE 的便捷方法

LUE 的测量方法有多种(表 4),但是不同方法在集成样地和区域尺度上的实验时均存在一定困难。由于冠层结构简单和便于收割,灌草可以用叶尺度扩展和生物量方法进行测定^[81],但是在尺度应用则不现实。森林生态系统物种多而且复杂,所以应用生物量方法和叶片尺度扩展法较为困难。LUE 模型和涡度协方差是目前应用最广的两种方法^[8,25,82],通量塔要求样地周围比较平缓而限制了样地尺度上的应用,而且通量塔观测网络在某些地区的欠缺使得该地区 LUE 的模拟和计算也存在很大不确定性^[49,83]。因为 LUE 与影响因素的复杂关系,模型尚存在较大的不确定性,之后的研究要不断提高模型的精度。未来需要提出在不同尺度测量 LUE 的便捷方法,通过样地与区域实验的集成以识别 LUE 关键影响因子^[46],并探明其时空演变规律。

叶绿素荧光和光化学指数方法可以直接测量 LUE,并且可以在不同时空尺度上进行。叶绿素荧光和光化学指数方法受到广泛的关注和深入的研究^[84-85],但是其跟 LUE 关系的在不同区域的变化特征还不清楚^[86-87]。未来需要对 LUE 与叶绿素荧光和光化学指数的关系在不同生态系统的特征进行深入研究^[19],以期可以在大尺度上对不同区域和植被类型下的 LUE 进行准确测量。

表 4 光能利用率测量和估算方法
Table 4 Measurement and evaluation methods of LUE

序号 Numbers	方法 Methods	方法简介 Methods Introduction	优缺点 Advantages and disadvantages	植被类型 Vegetation types
1	基于生物量调查法	(1)生物量的测定 对于森林进行不同时期的生物量调查,以生物量的差值作为某一时段的净生产量,主要采用平均木法和相对生长法测定生物量 (2)测定生物量热值,得出所含能量,再结合同一时间 PAR 计算出 LUE ^[1]	优点:数据准确; 缺点:时间周期长、工作量大、对环境有破坏性	草灌; 作物; 森林
2	基于涡度协方差技术	(1)对通量塔观测得到的数据进行质量控制和质量保证以及插补 (2)根据公式计算总初级生产力、并根据 PAR 得出 LUE: $GPP = -NEE + R$ $LUE = \frac{GPP}{PAR}$	优点:时间精度可以具体到每天,在样地到区域尺度上进行实测; 缺点:成本高,对样地是要求较高 ^[88] 。	草灌; 作物; 森林
3	基于光能利用模型	根据 LUE_{max} 受环境胁迫的大小,计算植被 LUE: $LUE = LUE_{max} \times f(T, W, \dots)$	优点:数据获取相对简单,可以应用于不同时空尺度 缺点:准确度不高 ^[89]	草灌; 作物; 森林
4	基于群落净碳交换量	通过开放式同化箱测定群落净光合速率和呼吸速率,然后计算生态系统净碳交换量: $NEE = NCP + R$ $GPP = -NEE + R$ $LUE = \frac{GPP}{PAR}$	优点:数据准确,可以实时测定每天的 LUE 缺点:较为繁琐,需要同步测量土壤呼吸,只局限于部分群落类型 ^[81]	草灌; 作物

续表				
序号 Numbers	方法 Methods	方法简介 Methods Introduction	优缺点 Advantages and disadvantages	植被类型 Vegetation types
5	基于叶片光合作用	通过测定不同方位和不同位置上叶片的净光合速率,代表群落的净光合速率 ^[90] $pc = \frac{(Pn \times LAI \times n \times k \times m)}{S}$ $Pc = NEE$ $GPP = -NEE + R$ $LUE = \frac{GPP}{PAR}$	优点:操作简单可以实时监测 LUE 缺点:结果不确定性较大,因选择方位及叶片的不同,数据准确度随生态系统的不同存在差别	草灌; 作物
6	基于叶绿素荧光	(1)叶绿素荧光与 LUE 光合作用叶绿素荧光与 LUE 之间存在密切关系,通过对叶绿素荧光的监测能够较好的反映植被 LUE 变化情况 ^[91] 。 (2)遥感监测叶绿素荧光 自然光下发射的叶绿素荧光和 LUE 直接相关,为大尺度上遥感监测叶绿素荧光进而反演 LUE 提供了可能。	优点:准确性高,实时性强 缺点:叶绿素荧光和 LUE 关系随着生态系统变化的规律还不清楚,尤其是在森林等复杂群落,存在显著空间异质性 ^[92] 。	草灌; 作物; 森林
7	基于光化学指数	(1)叶片位于 531nm 和 570nm 两个波段的反射率受到叶黄素循环的影响并和叶片的光合作用有密切关系,基于这两个波段的反射率构建了光化学指数: $PRI = \frac{(\rho_{531} - \rho_{570})}{(\rho_{531} + \rho_{570})}$ (2)光化学指数与 LUE 有密切的关系,通过遥感监测光化学指数可以反演大植被的 LUE ^[93] 。	优点:可以直接监测 LUE 变化,直接反映环境因素的作用,可以连续实时监测 缺点:光化学指数和 LUE 的关系在不同生态系统中有所不同,利用光化学指数监测 LUE 的理论还不完善 ^[84] 。	草灌; 作物; 森林

注:PAR:光合有效辐射;LUE:光能利用率;NEE:净碳交换量;R:生态系统夜呼吸;LUE_{max}:最大光能利用率; $f(T, W, \dots)$:温度、水分等对最大光能利用率的限制作用;NCP:群落净光合总用; Pc :群落净光合速率; Pn :叶片净光合速率;LAI:叶面积指数; n :每个样地内叶片总数; k :健康叶片占所有叶片的比例; m :群落中所有叶片可接收有效光照的平均比例; S :群落面积

参考文献 (References):

[1] Monteith J L. Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. Journal of Applied Ecology, 1972, 9(3): 747-766.

[2] Monteith J L. Climate and the efficiency of crop production in Britain. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 1977, 281(980): 277-294.

[3] Baldocchi D, Penuelas J. The physics and ecology of mining carbon dioxide from the atmosphere by ecosystems. Global Change Biology, 2019, 25(4): 1191-1197.

[4] Hilker T, Coops N C, Wulder M A, Black T A, Guy R D. The use of remote sensing in light use efficiency based models of gross primary production: a review of current status and future requirements. Science of the Total Environment, 2008, 404(2/3): 411-423.

[5] Cox P M, Pearson D, Booth B B, Friedlingstein P, Huntingford C, Jones C D, Luke C M. Sensitivity of tropical carbon to climate change constrained by carbon dioxide variability. Nature, 2013, 494(7437): 341-344.

[6] Seneviratne S I, Donat M G, Mueller B, Alexander L V. No pause in the increase of hot temperature extremes. Nature Climate Change, 2014, 4(3): 161-163.

[7] Yi C X, Pendall E, Ciais P. Focus on extreme events and the carbon cycle. Environmental Research Letters, 2015, 10(7): 070201.

[8] Yuan W P, Zheng Y, Piao S L, Ciais P, Lombardozzi D, Wang Y P, Ryu Y, Chen G X, Dong W J, Hu Z M, Jain A K, Jiang C Y, Kato E, Li S H, Lienert S, Liu S G, Nabel J E M S, Qin Z C, Quine T, Sitch S, Smith W K, Wang F, Wu C Y, Xiao Z Q, Yang S. Increased atmospheric vapor pressure deficit reduces global vegetation growth. Science Advances, 2019, 5(8): eaax1396.

[9] Stocker B D, Zscheischler J, Keenan T F, Prentice I C, Peñuelas J, Seneviratne S I. Quantifying soil moisture impacts on light use efficiency across biomes. New Phytologist, 2018, 218(4): 1430-1449.

[10] 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, 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, 192-196: 108-120.

[11] Cai W W, Yuan W P, Liang S L, Liu S G, Dong W J, Chen Y, Liu D, Zhang H C. Large differences in terrestrial vegetation production derived from satellite-based light use efficiency models. Remote Sensing, 2014, 6(9): 8945-8965.

[12] De Kauwe M G, Keenan T F, Medlyn B E, Prentice I C, Terrer C. Satellite based estimates underestimate the effect of CO₂ fertilization on net primary productivity. Nature Climate Change, 2016, 6(10): 892-893.

[13] Stocker B D, Zscheischler J, Keenan T F, Prentice I C, Seneviratne S I, Peñuelas J. Drought impacts on terrestrial primary production underestimated by satellite monitoring. Nature Geoscience, 2019, 12(4): 264-270.

[14] Gonsamo A, Chen J M, He L M, Sun Y, Rogers C, Liu J. Exploring SMAP and OCO-2 observations to monitor soil moisture control on

- photosynthetic activity of global drylands and croplands. *Remote Sensing of Environment*, 2019, 232: 111314.
- [15] Kergoat L, Lafont S, Arneth A, Le Dantec V, Saugier B. Nitrogen controls plant canopy light-use efficiency in temperate and boreal ecosystems. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2008, 113(G4): G04017.
- [16] Waring R, Landsberg J, Linder S. Tamm review: insights gained from light use and leaf growth efficiency indices. *Forest Ecology and Management*, 2016, 379: 232-242.
- [17] 赵育民, 牛树奎, 王军邦, 李海涛, 李贵才. 植被光能利用率研究进展. *生态学杂志*, 2007, 26(9): 1471-1477.
- [18] 张元媛, 朱万泽. 森林光能利用效率的测定方法及主要影响因子. *西南师范大学学报: 自然科学版*, 2018, 43(1): 18-24.
- [19] Ryu Y, Berry J A, Baldocchi D D. What is global photosynthesis? History, uncertainties and opportunities. *Remote Sensing of Environment*, 2019, 223: 95-114.
- [20] Demmig-Adams B. Carotenoids and photoprotection in plants: a role for the xanthophyll zeaxanthin. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 1990, 1020(1): 1-24.
- [21] Lambers H, Chapin III F S, Pons T L. *Plant Physiological Ecology*. 2nd ed. New York: Springer, 2008.
- [22] Gitelson A A, Gamon J A. The need for a common basis for defining light-use efficiency: Implications for productivity estimation. *Remote Sensing of Environment*, 2015, 156: 196-201.
- [23] Zhang Y L, Song C H, Band L E, Sun G. No proportional increase of terrestrial gross carbon sequestration from the greening earth. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2019, 124(8): 2540-2553.
- [24] Zhu W Q, Pan Y Z, He H, Yu D Y, Hu H B. Simulation of maximum light use efficiency for some typical vegetation types in China. *Chinese Science Bulletin*, 2006, 51(4): 457-463.
- [25] Xie X Y, Li A N, Tan J B, Jin H A, Nan X, Zhang Z J, Bian J H, Lei G B. Assessments of gross primary productivity estimations with satellite data-driven models using eddy covariance observation sites over the northern hemisphere. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2020, 280: 107771.
- [26] Running S W, Nemani R R, Heinsch F A, Zhao M S, Reeves M, Hashimoto H. A continuous satellite-derived measure of global terrestrial primary production. *Bioscience*, 2004, 54(6): 547-560.
- [27] 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.
- [28] 馨瑶, 李爱农, 靳华安. 大尺度森林碳循环过程模拟模型综述. *生态学报*, 2018, 38(1): 41-54.
- [29] 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. 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.
- [30] Garbulsky M F, Peñuelas J, Papale D, Ardö J, Goulden M L, Kiely G, Richardson A D, Rotenberg E, Veenendaal E M, Filella I. Patterns and controls of the variability of radiation use efficiency and primary productivity across terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(2): 253-267.
- [31] 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.
- [32] Prince S D, Goward S N. Global primary production: a remote sensing approach. *Journal of Biogeography*, 1995, 22(4/5): 815-835.
- [33] Landsberg J J, Waring R H. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *Forest Ecology and Management*, 1997, 95(3): 209-228.
- [34] 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.
- [35] Turner D P, Ritts W D, Styles J M, Yang Z, Cohen W B, Law B E, Thornton P E. A diagnostic carbon flux model to monitor the effects of disturbance and interannual variation in climate on regional NEP. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 2006, 585: 476-490.
- [36] 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 CO₂ exchange: Vegetation Photosynthesis and Respiration Model (VPRM). *Global Biogeochemical Cycles*, 2008, 22(2): GB2005.
- [37] Wu X C, Ju W M, Zhou Y L, He M Z, Law B E, Black T A, Margolis H A, Cescatti A, Gu L H, Montagnani L, Noormets A, Griffis T, Pilegaard K, Varlagin A, Valentini R, Blanken P, Wang S Q, Wang H M, Han S J, Yan J H, Li Y N, Zhou B B, Liu Y B. Performance of linear and nonlinear two-leaf light use efficiency models at different temporal scales. *Remote Sensing*, 2015, 7(3): 2238-2278.
- [38] Sasai T, Ichii K, Yamaguchi Y, Nemani R. Simulating terrestrial carbon fluxes using the new biosphere model "biosphere model integrating eco-physiological and mechanistic approaches using satellite data" (BEAMS). *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2005, 110(G2): G02014.
- [39] 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.
- [40] Keenan T F, Baker I, Barr A, Ciais P, Davis K, Dietze M, Dragoni D, Gough C M, Grant R, Hollinger D, Hufkens K, Poulter B, McCaughey H, Raczka B, Ryu Y, Schaefer K, Tian H Q, Verbeeck H, Zhao M S, Richardson A D. Terrestrial biosphere model performance for inter-annual variability of land-atmosphere CO₂ exchange. *Global Change Biology*, 2012, 18(6): 1971-1987.
- [41] Anav A, Friedlingstein P, Beer C, Ciais P, Harper A, Jones C, Murray-Tortarolo G, Papale D, Parazoo N C, Peylin P, Piao S L, Sitch S, Viovy N, Wiltshire A, Zhao M S. Spatiotemporal patterns of terrestrial gross primary production: a review. *Reviews of Geophysics*, 2015, 53(3): 785-818.
- [42] Barman R, Jain A K, Liang M L. Climate-driven uncertainties in modeling terrestrial gross primary production: a site level to global-scale analysis. *Global Change Biology*, 2014, 20(5): 1394-1411.

- [43] Wang L C, Zhu H J, Lin A W, Zou L, Qin W M, Du Q Y. Evaluation of the latest MODIS GPP products across multiple biomes using Global Eddy Covariance Flux Data. *Remote Sensing*, 2017, 9(5): 418.
- [44] Schaefer K, Schwalm C R, Williams C, Arain M A, Barr A, Chen J M, Davis K J, Dimitrov D, Hilton T W, Hollinger D Y, Humphreys E, Poulter B, Raczka B M, Richardson A D, Sahoo A, Thornton P, Vargas R, Verbeeck H, Anderson R, Baker I, Black T A, Bolstad P, Chen J Q, Curtis P S, Desai A R, Dietze M, Dragoni D, Gough C, Grant R F, Gu L H, Jain A, Kucharik C, Law B, Liu S G, Lokipitaya E, Margolis H A, Matamala R, McCaughey J H, Monson R, Munger J W, Oechel W, Peng C H, Price D T, Ricciuto D, Riley W J, Roulet N, Tian H Q, Tonitto C, Torn M, Weng E S, Zhou X L. A model-data comparison of gross primary productivity: results from the North American Carbon Program site synthesis. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2012, 117(G3): G03010.
- [45] Wang H B, Li X, Ma M G, Geng L Y. Improving estimation of gross primary production in dryland ecosystems by a model-data fusion approach. *Remote Sensing*, 2019, 11(3): 225.
- [46] Fei X H, Song Q H, Zhang Y P, Yu G R, Zhang L M, Sha L Q, Liu Y T, Xu K, Chen H, Wu C S, Chen A G, Zhang S B, Liu W W, Huang H, Deng Y, Qin H L, Li P G, Grace J. Patterns and controls of light use efficiency in four contrasting forest ecosystems in Yunnan, Southwest China. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2019, 124(2): 293-311.
- [47] He L M, Chen J M, Liu J, Bélair S, Luo X Z. Assessment of SMAP soil moisture for global simulation of gross primary production. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2017, 122(7): 1548-1563.
- [48] Balzarolo M, Valdameri N, Fu Y H, Schepers L, Janssens I A, Campioli M. Different determinants of radiation use efficiency in cold and temperate forests. *Global Ecology and Biogeography*, 2019, 28(11): 1649-1667.
- [49] Wei S H, Yi C X, Fang W, Hendrey G. A global study of GPP focusing on light-use efficiency in a random forest regression model. *Ecosphere*, 2017, 8(5): e01724.
- [50] Ali A A, Xu C G, Rogers A, McDowell N G, Medlyn B E, Fisher R A, Wullschlegel S D, Reich P B, Vrugt J A, Bauerle W L, Santiago L S, Wilson C J. Global-scale environmental control of plant photosynthetic capacity. *Ecological Applications*, 2015, 25(8): 2349-2365.
- [51] Wang W L, Dungan J, Hashimoto H, Michaelis A R, Milesi C, Ichii K, Nemani R R. Diagnosing and assessing uncertainties of terrestrial ecosystem models in a multimodel ensemble experiment: 1. Primary production. *Global Change Biology*, 2011, 17(3): 1350-1366.
- [52] Herold M, Mayaux P, Woodcock C E, Baccini A, Schmullius C. Some challenges in global land cover mapping: An assessment of agreement and accuracy in existing 1 km datasets. *Remote Sensing of Environment*, 2008, 112(5): 2538-2556.
- [53] Huemmrich K F, Campbell P, Landis D, Middleton E. Developing a common globally applicable method for optical remote sensing of ecosystem light use efficiency. *Remote Sensing of Environment*, 2019, 230: 111190.
- [54] Heinsch F A, Zhao M S, Running S W, Kimball J S, Nemani R R, Davis K J, Bolstad P V, Cook B D, Desai A R, Ricciuto D M, Law B E, Oechel W C, Kwon H, Luo H Y, Wofsy S C, Dunn A L, Munger J W, Baldocchi D D, Xu L K, Hollinger D Y, Richardson A D, Stoy P C, Siqueira M B S, Monson R K, Burns S P, Flanagan L B. Evaluation of remote sensing based terrestrial productivity from MODIS using regional tower eddy flux network observations. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 2006, 44(7): 1908-1925.
- [55] Turner D P, Ritts W D, Cohen W B, Gower S T, Running S W, Zhao M S, Costa M H, Kirschbaum A A, Ham J M, Saleska S R, Ahl D E. Evaluation of MODIS NPP and GPP products across multiple biomes. *Remote Sensing of Environment*, 2006, 102(3/4): 282-292.
- [56] Zhao M S, Heinsch F A, Nemani R R, Running S W. Improvements of the MODIS terrestrial gross and net primary production global data set. *Remote Sensing of Environment*, 2005, 95(2): 164-176.
- [57] Dai A G. Drought under global warming: a review. *WIREs: Climate Change*, 2011, 2(1): 45-65.
- [58] Reichstein M, Tenhunen J D, Rouspard O, Ourcival J M, Rambal S, Miglietta F, Peressotti A, Pecchiari M, Tirone G, Valentini R. Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biochemistry*, 2002, 8(10): 999-1017.
- [59] Kanniah K D, Beringer J, Hutley L B. Response of savanna gross primary productivity to interannual variability in rainfall: results of a remote sensing based light use efficiency model. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 2013, 37(5): 642-663.
- [60] 张杰, 潘晓玲, 高志强, 师庆东, 吕光辉. 干旱生态系统净初级生产力估算及变化探测. *地理学报*, 2006, 61(1): 15-25
- [61] Zhang Y L, Song C H, Sun G, Band L E, Noormets A, Zhang Q F. Understanding moisture stress on light use efficiency across terrestrial ecosystems based on global flux and remote-sensing data. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2015, 120(10): 2053-2066.
- [62] Chen C, He B, Yuan W P, Guo L, Zhang Y. Increasing interannual variability of global vegetation greenness. *Environmental Research Letters*, 2019, 14(12): 124005.
- [63] Novick K A, Ficklin D L, Stoy P C, Williams C A, Bohrer G, Oishi A C, Papuga S A, Blanken P D, Noormets A, Sulman B N, Scott R L, Wang L X, Phillips R P. The increasing importance of atmospheric demand for ecosystem water and carbon fluxes. *Nature Climate Change*, 2016, 6(11): 1023-1027.
- [64] Zhao M S, Running S W. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science*, 2010, 329(5994): 940-943.
- [65] van der Velde M, Wriedt G, Bouraoui F. Estimating irrigation use and effects on maize yield during the 2003 heatwave in France. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2010, 135(1/2): 90-97.
- [66] Forrester D I, Collopy J J, Beadle C L, Warren C R, Baker T G. Effect of thinning, pruning and nitrogen fertiliser application on transpiration, photosynthesis and water-use efficiency in a young *Eucalyptus nitens* plantation. *Forest Ecology and Management*, 2012, 266: 286-300.
- [67] 牛钰杰, 周建伟, 杨思维, 王贵珍, 刘丽, 杜国祯, 花立民. 基于地形因素的高寒草甸土壤温湿度和物种多样性与初级生产力关系研究. *生态学报*, 2017, 37(24): 8314-8325.
- [68] Coops N C, Hilker T, Hall F G, Nichol C J, Drolet G G. Estimation of light-use efficiency of terrestrial ecosystems from space: a status report. *BioScience*, 2010, 60(10): 788-797.
- [69] Forrester D I, Ammer C, Annighöfer P J, Barbeito I, Bielak K, Bravo-Oviedo A, Coll L, Del Río M, Drössler L, Heym M, Hurt V, Löf M, den

- Ouden J, Pach M, Pereira M G, Plaga B N E, Ponette Q, Skrzyszewski J, Sterba H, Svoboda M, Zlatanov T M, Pretzsch H. Effects of crown architecture and stand structure on light absorption in mixed and monospecific *Fagus sylvatica* and *Pinus sylvestris* forests along a productivity and climate gradient through Europe. *Journal of Ecology*, 2018, 106(2): 746-760.
- [70] Hickey L J, Atkins J, Fahey R T, Kreider M T, Wales S B, Gough C M. Contrasting development of canopy structure and primary production in planted and naturally regenerated red pine forests. *Forests*, 2019, 10(7): 566.
- [71] Onoda Y, Saluñga J B, Akutsu K, Aiba S I, Yahara T, Anten N P R. Trade-off between light interception efficiency and light use efficiency: implications for species coexistence in one-sided light competition. *Journal of Ecology*, 2014, 102(1): 167-175.
- [72] Kruse J, Adams M, Winkler B, Ghirardo A, Alfarraj S, Kreuzwieser J, Hedrich R, Schnitzler J P, Rennenberg H. Optimization of photosynthesis and stomatal conductance in the date palm *Phoenix dactylifera* during acclimation to heat and drought. *New Phytologist*, 2019, 223(4): 1973-1988.
- [73] Lawson T, Vialet-Chabrand S. Speedy stomata, photosynthesis and plant water use efficiency. *New Phytologist*, 2019, 221(1): 93-98.
- [74] Allen C B, Will R E, McGarvey R C, Coyle D R, Coleman M D. Radiation-use efficiency and gas exchange responses to water and nutrient availability in irrigated and fertilized stands of sweetgum and sycamore. *Tree Physiology*, 2005, 25(2): 191-200.
- [75] Forrester D I. The spatial and temporal dynamics of species interactions in mixed-species forests: from pattern to process. *Forest Ecology and Management*, 2014, 312: 282-292.
- [76] Kanniah K D, Beringer J, North P, Hutley L. Control of atmospheric particles on diffuse radiation and terrestrial plant productivity: a review. *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 2012, 36(2): 209-237.
- [77] Yuan W P, Zheng Y, Piao S L, Ciais P, Lombardozi D, Wang Y P, Ryu Y, Chen G X, Dong W J, Hu Z M, Jain A K, Jiang C Y, Kato E, Li S H, Lienert S, Liu S G, Nabel J E M S, Qin Z C, Quine T, Sitch S, Smith W K, Wang F, Wu C Y, Xiao Z Q, Yang S. Increased atmospheric vapor pressure deficit reduces global vegetation growth. *Science Advances*, 2019, 5(8): eaax1396.
- [78] Alton P B, North P R, Los S O. The impact of diffuse sunlight on canopy light-use efficiency, gross photosynthetic product and net ecosystem exchange in three forest biomes. *Global Change Biology*, 2007, 13(4): 776-787.
- [79] Björkman O, Holmgren P. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. *Physiologia Plantarum*, 1963, 16(4): 889-914.
- [80] Deans R M, Brodribb T J, Busch F A, Farquhar G D. Plant water-use strategy mediates stomatal effects on the light induction of photosynthesis. *New Phytologist*, 2019, 222(1): 382-395.
- [81] 唐海萍, 薛海丽, 房飞. 叶片和群落尺度净光合速率关系的探讨. *植物生态学报*, 2015, 39(9): 924-931.
- [82] Xiao J F, Chevallier F, Gomez C, Guanter L, Hicke J A, Huete A R, Ichii K, Ni W J, Pang Y, Rahman A F, Sun G Q, Yuan W P, Zhang L, Zhang X Y. Remote sensing of the terrestrial carbon cycle: a review of advances over 50 years. *Remote Sensing of Environment*, 2019, 233: 111383.
- [83] Boisvenue C, White J C. Information needs of next-generation forest carbon models: opportunities for remote sensing science. *Remote Sensing*, 2019, 11(4): 463.
- [84] Garbulsky M F, Peñuelas J, Gamon J, Inoue Y, Filella I. The photochemical reflectance index (PRI) and the remote sensing of leaf, canopy and ecosystem radiation use efficiencies: a review and meta-analysis. *Remote Sensing of Environment*, 2011, 115(2): 281-297.
- [85] Li X, Xiao J F, He B B, Altaf Arain M, Beringer J, Desai A R, Emmel C, Hollinger D Y, Krasnova A, Mammarella I, Noe S M, Ortiz P S, Rey-Sanchez A C, Rocha A V, Varlagin A. Solar-induced chlorophyll fluorescence is strongly correlated with terrestrial photosynthesis for a wide variety of biomes: first global analysis based on OCO-2 and flux tower observations. *Global Change Biology*, 2018, 24(9): 3990-4008.
- [86] Migliavacca M, Perez-Priego O, Rossini M, El-Madany T S, Moreno G, van der Tol C, Rascher U, Berninger A, Bessenbacher V, Burkart A, Carrara A, Fava F, Guan J H, Hammer T W, Henkel K, Juarez-Alcalde E, Julitta T, Kolle O, Martín M P, Musavi T, Pacheco-Labrador J, Pérez-Burgueño A, Wutzler T, Zaehle S, Reichstein M. Plant functional traits and canopy structure control the relationship between photosynthetic CO₂ uptake and far-red sun-induced fluorescence in a Mediterranean grassland under different nutrient availability. *New Phytologist*, 2017, 214(3): 1078-1091.
- [87] 李焱沐, 王绍强, 钱钊晖, 陈蝶聪, 张雷明, 周国逸, 闫俊华, 孟泽. 亚热带针阔混交林光化学植被指数与光能利用效率关系研究. *地理研究*, 2017, 36(11): 2239-2250.
- [88] Black T A, Den Hartog G, Neumann H H, Blanken P D, Yang P C, Russell C, Nesic Z, Lee X, Chen S G, Staebler R, Novak M D. Annual cycles of water vapour and carbon dioxide fluxes in and above a boreal aspen forest. *Global Change Biology*, 1996, 2(3): 219-229.
- [89] 贾文晓, 刘敏, 余倩楠, 尹才, 朱希扬, 象伟宁. 基于 FLUXNET 观测数据与 VPM 模型的森林生态系统光合作用关键参数优化及验证. *应用生态学报*, 2016, 27(4): 1095-1102.
- [90] Amthor J S. Scaling CO₂-photosynthesis relationships from the leaf to the canopy. *Photosynthesis Research*, 1994, 39(3): 321-350.
- [91] Smith W K, Biederman J A, Scott R L, Moore D J P, He M, Kimball J S, Yan D, Hudson A, Barnes M L, MacBean N, Fox A M, Litvak M E. Chlorophyll fluorescence better captures seasonal and interannual gross primary productivity dynamics across dryland ecosystems of southwestern North America. *Geophysical Research Letters*, 2018, 45(2): 748-757.
- [92] Verma M, Schimel D, Evans B, Frankenberg C, Beringer J, Drewry D T, Magney T, Marang I, Hutley L, Moore C, Eldering A. Effect of environmental conditions on the relationship between solar-induced fluorescence and gross primary productivity at an OzFlux grassland site. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2017, 122(3): 716-733.
- [93] Goerner A, Reichstein M, Rambal S. Tracking seasonal drought effects on ecosystem light use efficiency with satellite-based PRI in a Mediterranean forest. *Remote Sensing of Environment*, 2009, 113(5): 1101-1111.