

DOI: 10.20103/j.stxb.202301180121

陈美玲, 袁国富, 陈报章. 耦合叶肉导度的陆面过程模型最大叶肉导度参数的敏感性分析. 生态学报, 2024, 44(1): 271-282.

Chen M L, Yuan G F, Chen B Z. Sensitivity analysis of maximum mesophyll conductance parameter in land surface model coupled with mesophyll conductance. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(1): 271-282.

耦合叶肉导度的陆面过程模型最大叶肉导度参数的敏感性分析

陈美玲^{1,3,4}, 袁国富^{1,3,*}, 陈报章^{2,3}

1 中国科学院地理科学与资源研究所生态网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101

2 中国科学院地理科学与资源研究所资源与环境信息系统国家重点实验室, 北京 100101

3 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049

4 气象防灾减灾湖南省重点实验室, 长沙 410118

摘要: 陆面过程模型添加叶肉导度能有效改善模型模拟的 CO₂ 施肥效应精度, 但叶肉导度模拟受最大叶肉导度参数取值的影响, 优化模型中最大叶肉导度参数是改进陆面过程模型叶肉导度和 CO₂ 施肥效应模拟的重要途径。以 EALCO (Ecological Assimilation of Land and Climate Observations) 模型为例添加叶肉导度, 通过人为改变最大叶肉导度值的取值, 分析模型输出结果对最大叶肉导度的响应, 揭示最大叶肉导度参数在模型中的敏感性, 并与已有研究结果或观测数据比较, 探讨耦合叶肉导度的陆面过程模型最大叶肉导度参数优化的途径。模拟试验以美国哈佛森林典型温带落叶阔叶林生态监测站 (US-Ha1 site, Harvard Forest Environmental Monitoring site) 数据为驱动。结果显示: (1) 随最大叶肉导度增加, 总初级生产力 (GPP, Gross Primary Production) 模拟精度增加, 但最大叶肉导度取值大于 1.0 mol m⁻² s⁻¹ 后模拟精度改善有限, 最大叶肉导度小于 1.0 mol m⁻² s⁻¹ 时 GPP 模拟精度对最大叶肉导度变化响应敏感; (2) 证实了叶肉导度与气孔导度之间存在明显线性关系, 最大叶肉导度取值的变化能明显影响这种线性关系的斜率。当最大叶肉导度取值从 0.5 mol m⁻² s⁻¹ 增加到 1.2 mol m⁻² s⁻¹ 时, 气孔导度与叶肉导度的比值从 0.75 左右降至 0.36, 这个结果表明, 通过明确某一植被功能型叶肉导度与气孔导度比值, 可以间接确定模型最大叶肉导度的合理取值范围; (3) 证实了陆面过程模型添加叶肉导度能改进 CO₂ 施肥效应模拟精度, 最大叶肉导度值能影响施肥效应模拟结果, 当最大叶肉导度高于 0.57 mol m⁻² s⁻¹ 后, 随最大叶肉导度增加, 模拟 GPP 随大气 CO₂ 浓度增加的增长率呈下降趋势; (4) 在月尺度上叶肉导度模拟对最大叶肉导度值的敏感性随不同生长季而不同, 在生长盛期的 7、8 月份最大叶肉导度对叶肉导度模拟结果影响最大, 其次是 5、6、9 月份等生长次盛期, 其他月份的影响较小。

关键词: 陆面过程模型; 最大叶肉导度; GPP 增长率; 叶肉导度; EALCO 模型

Sensitivity analysis of maximum mesophyll conductance parameter in land surface model coupled with mesophyll conductance

CHEN Meiling^{1,3,4}, YUAN Guofu^{1,3,*}, CHEN Baozhang^{2,3}

1 Key Laboratory of Ecosystem Network observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

2 State Key Laboratory of Resources and Environmental Information Systems, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

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

4 Hunan Key Lab Meteorol Disaster Prevent & Reduct, Changsha 410118, China

基金项目: 国家自然科学基金 (41977404, 42141018)

收稿日期: 2023-01-18; **网络出版日期:** 2023-09-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yuangf@igsnr.ac.cn

Abstract: Adding mesophyll conductance to the land surface model can effectively improve the accuracy of CO₂ fertilization effect in the model. However, the simulation of mesophyll conductance is affected by the maximum mesophyll conductance parameter and the maximum mesophyll conductance is a key parameter to improve the land surface model for mesophyll conductance and CO₂ fertilization effect simulation. In this study, we added mesophyll conductance to the EALCO (Ecological Assimilation of Land and Climate Observations) model. By changing the maximum mesophyll conductance values artificially, we analyzed the responses of the model outputs to the variable maximum mesophyll conductance values, explored the sensitivity of the maximum mesophyll conductance parameter in the model and compared the results with some existing researches or observation data. Based on the comparisons, we explored the way to optimize the maximum mesophyll conductance parameter of land surface model. The simulation experiment was driven by the observation of a typically temperate deciduous broad-leaved forest ecological station in the Harvard Forest Environmental Monitoring site (US-Ha1 site). The results showed that the gross primary production (GPP) simulation accuracy increased with the increase of the maximum mesophyll conductance value. When the maximum mesophyll conductance was greater than 1.0 mol m⁻² s⁻¹, the improvement of the simulation accuracy was limited, while the GPP simulation accuracy was sensitive when the maximum mesophyll conductance value was less than 1.0 mol m⁻² s⁻¹. The results also confirmed that there was an obvious linear relationship between mesophyll conductance and stomatal conductance. The changes in the value of the maximum mesophyll conductance affected the slope of linear relationship obviously. When the value of the maximum mesophyll conductance increased from 0.5 mol m⁻² s⁻¹ to 1.2 mol m⁻² s⁻¹, the ratio of stomatal conductance to mesophyll conductance decreased from 0.75 to 0.36. The result suggests that by clarifying the ratio of mesophyll conductance to stomatal conductance of plant functional types, the reasonable value range of the maximum mesophyll conductance in land surface models can be determined indirectly. Our results also confirmed that adding mesophyll conductance to the EALCO model could improve the simulation accuracy of CO₂ fertilization effect, and the maximum mesophyll conductance could affect the simulation of CO₂ fertilization effect. When the maximum mesophyll conductance value was greater than 0.57 mol m⁻² s⁻¹, the growth rate of GPP with the increase of atmospheric CO₂ concentration showed a downward trend with the maximum mesophyll conductance value increasing. We found that the sensitivity of mesophyll conductance simulation to the maximum mesophyll conductance changes was different in different growing seasons. The maximum mesophyll conductance in the peak growth season (July and August) has the greatest impact on the simulation of mesophyll conductance, less impact in the sub-peak growth season (May, June, and September), and little influence in other months.

Key Words: land surface model; maximum mesophyll conductance; GPP growth rates; mesophyll conductance; EALCO model

陆面过程模型一般采用 FvCB 模型生物化学光合模型^[1-3] (Farquhar-von Caemmerer-Berry Model) 和气孔导度模型模拟碳同化过程,通常考虑从叶片表面到胞间的气孔导度^[4]。已有研究表明,在陆面过程模型光合模块中添加从胞间到羧化位点的叶肉导度,能有效改善陆面过程模型模拟总初级生产力(GPP, Gross Primary Production)对大气 CO₂ 增加的响应(CO₂ 施肥效应)的精度^[5-7]。当前陆面过程模型中添加叶肉导度的方法最常用的是连乘模式^[5-6, 8-10],由影响叶肉导度的不同环境因子影响函数的乘积再乘以最大叶肉导度参数计算获得。除不同环境因子影响外,最大叶肉导度参数的取值也会显著影响叶肉导度模拟结果,从而影响陆面过程模型模拟 CO₂ 施肥效应的精度。目前的陆面过程模型叶肉导度模拟相关研究还较少探讨最大叶肉导度参数取值变化对叶肉导度和 CO₂ 施肥效应模拟结果的影响。

最大叶肉导度代表了基因或者遗传对叶肉导度的影响^[5-6, 11],是叶肉导度计算方法中的重要参数。一般将 25 °C、饱和光条件下完全展开的成熟叶片中叶肉导度最大值定义为植物叶片最大叶肉导度(g_{mmax25} , Maximum Mesophyll Conductance)。为了对模型中 g_{mmax25} 进行参数化,不同研究人员对 g_{mmax25} 的取值有不同的

选择。部分研究认为 $g_{\text{max}25}$ 与叶片结构有关,是植被功能型特征之一, $g_{\text{max}25}$ 的极限由叶片结构决定^[12],决定 $g_{\text{max}25}$ 最典型的叶片结构为比叶面积(叶片面积/叶片干重,SLA),Sun 等^[5] 将其用于 CLM4.5 模型中 $g_{\text{max}25}$ 的计算。然而有研究认为 SLA 并不能完全解释 $g_{\text{max}25}$ 的重要变化^[13–14],因为 SLA 集成了可能对 g_m 产生影响的几个不同叶子特性^[11, 15]。Suits 等^[10] 使用最大羧化速率(Maximum Carboxylation Rate, V_{cmax})来表现 $g_{\text{max}25}$ 的参数特征,Knauer 等^[6] 利用叶水平测量来对 JSBATCH 模型中 $g_{\text{max}25}$ 进行参数化,相对来说避开了使用植被特征参数的不合理性。Knauer 等^[7] 认为 $g_{\text{max}25}$ 不太可能由单一植被特征来解释其变化,目前并未有一个公认且合理的对 $g_{\text{max}25}$ 参数化的方法。对于决定 $g_{\text{max}25}$ 取值的影响因素也存在争议,叶水平的测量结果表明, $g_{\text{max}25}$ 不仅在各植被功能型之间存在较大差异,在同一种植被功能型中也存在较大误差^[6],甚至在同一种植物中叶肉导度存在差异如阴叶的最大 $g_{\text{max}25}$ 低于阳叶。 $g_{\text{max}25}$ 值会因为测量方法的不同产生不确定性^[12],导致在实际应用中同一植被功能型的取值存在较大差异^[5–6]。由于 $g_{\text{max}25}$ 取值的不确定性,对陆面过程模型叶肉导度模块的 $g_{\text{max}25}$ 进行参数优化讨论很有必要。

本文以国际上重要陆面过程模型之一——EALCO 模型为例,通过人为设定不同 $g_{\text{max}25}$ 值,模拟叶肉导度和 GPP,分析和揭示叶肉导度和 GPP 模拟对 $g_{\text{max}25}$ 的敏感性。并与已有研究相关结果比较,以期探讨陆面过程模型中 $g_{\text{max}25}$ 参数优化途径,为陆面过程模型改进叶肉导度模拟提供重要参考。

1 材料与方法

1.1 观测和驱动数据

本研究以美国哈佛森林生态监测站(Harvard Forest Environmental Monitoring Site,US-Ha1 站)(42.538°N, 72.171°W)典型温带落叶阔叶林为研究对象,位于美国麻省(Massachusetts)哈佛森林地区,海拔 340 m。植被类型以红橡树(*Quercus rubra*)和红枫树(*Acer palmatum* ‘*Atropurpureum*’)为优势种的落叶阔叶林为主^[16],冠层高度 30 m,树龄 80—110 年^[17]。土壤类型以多石的沙质土壤为主。2002—2012 年 1 月平均气温为 -4.31 °C,7 月平均气温为 19.80 °C。

EALCO 模型驱动数据和验证数据来自 FLUXNET2015 小时步长数据,线性插值成半小时。土壤数据来自国家青藏高原科学数据中心全球土壤数据^[18](GSDE,The global soil dataset for earth system modeling),共 8 个垂直分层,最深为 2.3 m,原始数据为 0.1°×0.1°空间分辨率(约 10 km),提取信息包括沙土、陶土、土壤有机质含量、土壤容重、15 cm 土壤碳含量、土壤总碳含量。坡度数据来自地理空间数据云^[19],ASTER GDEM 30 m 分辨率数字高程数据,通过 ArcGIS 软件工具进行坡度提取。LAI 数据来源于国家地球系统科学数据中心^[20],2011—2012 年 GLASS 产品叶面积指数 LAI MODIS,数据集分辨率为 1 km。地下水位数据来自 USGS 国际水系统站点实测数据^[21]。根分布数据来自 Jackson 等^[22],根分 6 层,随土壤深度变化。叶片碳氮比来自 Zhou 等^[23]。以上模型参数本地化数据见表 1。

1.2 EALCO 模型介绍

EALCO 模型,全名为 Ecological Assimilation of Land and Climate Observations,由加拿大遥感中心 Shusen Wang 开发^[24],其前身是加拿大气候中心 Diana L Versegny 开发的 CLASS(Canadian Land Surface Scheme)模型^[25–26]。该模型包含 5 种地表覆盖类型:(1)有植被,地表无雪覆盖;(2)有植被,地表有雪覆盖;(3)无植被,地表无雪覆盖;(4)无植被,地表有雪覆盖;(5)水体^[27]。模型全面模拟了地表水碳循环的各个过程,包括蒸散发(冠层蒸腾、冠层蒸发和地表蒸发)、冠层雨雪的截留、水分在土壤以及雪层中的传输过程(包括冻融过程)、地表径流、雪覆盖动态变化、水分在根—茎—叶—大气中的传输过程以及土壤水分下渗与地下水的补给水循环过程^[27];在碳循环过程中计算了植物光合作用、自养呼吸、根系氮吸收、凋落物、植物碳氮分配和生长、土壤异养呼吸等,模拟植物、土壤和生态系统 CO₂ 交换。在碳分配过程中,将碳分配给叶、茎秆粗根和细根,分为基质碳和结构碳;在植被模块,实现胞间 CO₂ 浓度、大气 CO₂ 浓度以及叶片表面 CO₂ 浓度动态平衡模拟。

表 1 模型参数本地化数据

Table 1 Model parameter localization data

变量名 Variable	值 Value	单位 Unit	数据来源 Data source
经度 Longitude	72.171	W	张廷龙 ^[16]
纬度 Latitude	42.538	N	
海拔 Height	340	m	
树龄 Tree age	80	a	
植被功能型 Plant functional type	落叶阔叶林	/	
最大叶面积指数 Maximum leaf area index	5.5	/	
沙土 Soil sand fraction	67	%	Shangguan 等 ^[18]
陶土 Soil clay fraction	6	%	
土壤有机质含量 Soil organic matter content	4.54	% by weight	
土壤容重 Soil bulk density	1100	kg/m ³	
15cm 土壤碳含量 Soil carbon content of top 15cm	2.96	kg/m ²	
土壤总碳 Total soil carbon	5.455	kg/m ²	
坡度 Terrain slope	2.46	°	ASTER GDEM ^[19]
水位 Water table depth	3.27	m	USGS ^[21]
根分布 Root distribution fraction	4 cm	34	Jackson 等 ^[22]
	8 cm	22	
	12 cm	15	
	28 cm	23	
	52 cm	6	
	108 cm	0	
叶片碳氮比 Foliage carbon to nitrogen ratio	35.75	%	Zhou 等 ^[23]

1.3 EALCO 模型叶肉导度耦合方法

1.3.1 叶肉导度模型

本文中采用的叶肉导度算法主要参考 Sun 等^[5]和 Knauer 等^[6],组合四个影响因子进入 EALCO 模型中,分别为:氮分布影响函数 $f_1(N)$ 、温度响应函数 $f_2(T_l)$ 、水分胁迫函数 $f_3(\varphi_c)$ 和光照影响函数 $f_4(Q_a)$ 。其公式如下所示:

$$g_m = g_{\text{max}25} f_1(N) f_2(T_l) f_3(\varphi_c) f_4(Q_a)$$
 (1)

式中, g_m 为叶肉导度 (Mesophyll Conductance) ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); $g_{\text{max}25}$ 为最大叶肉导度 ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 是叶肉导度模拟的主要参数之一。氮分布影响函数 $f_1(N)$ 选自 Knauer 等^[6]中的冠层氮分布廓线,分为阴叶 $f_1(NB)$ 和阳叶 $f_1(ND)$ 。公式如下:

$$f_1(ND) = \exp^{(-0.11 * \text{sunLAI})}$$
 (2)

$$f_1(NB) = \exp^{(-0.11 * \text{shaLAI})}$$
 (3)

式中, sunLAI 表示为阳叶的叶面积指数 (m^2/m^2); shaLAI 表示为阴叶的叶面积指数 (m^2/m^2)。

温度响应函数 $f_2(T_l)$ 和水分胁迫函数 $f_3(\varphi_c)$ 均取自 EALCO 模型^[28]:

$$f_2(T_l) = \exp\left(A - \frac{H_a}{RT_l}\right) / \left(1 + \exp\frac{H_{dl} - ST_l}{RT_l} + \exp\frac{ST_l - H_{dh}}{RT_l}\right)$$
 (4)

式中, T_l 是叶片温度 (K); A 为经过参数本地化后的值,无量纲量; R 是理想气体常数 ($\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$); S 是熵变 ($\text{J mol}^{-1} \text{K}^{-1}$); H_a 是活化能 (J/mol); H_{dl} 是低温下的失活能 (J/mol); H_{dh} 是高温下的失活能 (J/mol)。

$$f_3(\varphi_c) = \{0.0 \mid \varphi_c \leq \varphi_{c,\text{min}}; \frac{\varphi_c - \varphi_{c,\text{min}}}{\varphi_{c,\text{max}} - \varphi_{c,\text{min}}} \mid \varphi_{c,\text{min}} \leq \varphi_c \leq \varphi_{c,\text{max}}; 1.0 \mid \varphi_c \geq \varphi_{c,\text{max}}\}$$
 (5)

式中, φ_c 是植被叶水势 (MPa); $\varphi_{c,\text{min}}$ 和 $\varphi_{c,\text{max}}$ 代表光合作用冠层水势的零点和阈值点。方程 (4) 和 (5) 中参数

取值参见文献^[29]。

光照影响因素 $f_4(Q_a)$ 取自 Knauer 等^[6]:

$$f_4(Q_a) = 1 - (1 - f_{\min}) e^{-0.003Q_a} \quad (6)$$

式中, Q_a 是光量子通量 (W/m^2), 需要对光合有效辐射 (PAR, Photosynthetically Active Radiation) (W/m^2) 进行转换^[30]得到。 $f_{\min}$ 是经过大量数据拟合获得的参数, 取值为 0.15^[31—33]。

1.3.2 顾及叶肉导度的光合作用模型

EALCO 模型中光合作用模拟采用 FvCB 模型, 仅考虑气孔导度, 未考虑叶肉导度^[24]。FvCB 模型考虑叶肉导度计算光合速率一般须将光合模型中的胞间 CO_2 浓度 (C_i , Intercellular Carbon Dioxide Concentration) 替换成羧化位点 CO_2 浓度 (C_c , Carbon Dioxide Concentration at the site of Carboxylation), 在此基础上对光合模型参数进行重新优化调整。

加入叶肉导度后的暗反应光合速率计算公式更改为^[6]:

$$V_{d,c} = V_{cc,\max} (C_c - \tau_c) / [C_c + k_{c,c} (1 + O_{c,c} / k_{o,c})] \quad (7)$$

式中, $V_{d,c}$ 为考虑叶肉导度的暗反应阶段光合速率 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); C_c 为羧化位点 CO_2 浓度 (Pa); 其余符号为考虑叶肉导度后重新调整的光合参数, 其中 $V_{cc,\max}$ 为羧化速率 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); τ_c 为光合补偿点 (Pa); $k_{c,c}$ 为 1,5 二磷酸核酮糖羧化酶 (Rubisco, Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase) 羧化的米氏常数 (Pa); $k_{o,c}$ 为 Rubisco 氧化的米氏常数 (kPa); $O_{c,c}$ 为叶绿体部位 O_2 浓度或分压 (kPa)。

加入叶肉导度后的光反应光合速率计算公式更改为^[6]:

$$V_{l,c} = J(C_c - \tau_c) / (\varepsilon C_c + 10.5 \tau_c) \quad (8)$$

式中, $V_{l,c}$ 为考虑叶肉导度的光反应阶段光合速率 ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), J 和 ε 分别是电子传输速率和 CO_2 固定所需的电子, 取值依照 EALCO 模型^[29]。

1.3.3 基于 C_c 的光合模型参数优化方法

添加叶肉导度后的光合模型参数优化调整, 采用 Sun 的方法^[34], 利用净光合速率 (A_n , Net Photosynthetic Rate)/胞间 CO_2 浓度曲线 (A_n/C_i 曲线) 进行拟合估计。具体方法是选取一组米氏常数 (K_c 、 K_o) 值, 采用最小二乘法对原模型与添加叶肉导度后新模型进行拟合, 通过演化算法^[35]求得 $V_{c,\max}$ 和最大电子传输速率 ($J_{c,\max}$, Maximum Potential rate of Electron Transport) 的全局最优解。包括三步: 第一步, 根据原 FvCB 模型模拟一条在适宜温度 (25°C)、饱和光 ($1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、无胁迫下 A_n/C_i 曲线, C_i 取值范围为 1—150 pa。第二步, 将 $g_{m,\max,25}$ 取一固定值, C_i 和 A_n 取自第一步中的结果, 根据 Fick 第一定律 $C_c = C_i - A_n/g_m$, 将 C_c 代入 FvCB 模型中, 求新模型的光合速率, 拟合出一条新的在适宜温度 (25°C)、饱和光 ($1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)、无胁迫下 A_n/C_i 曲线 (即 A_n/C_c 曲线)。第三步, 将第一步和第二步生成的两条光合响应曲线进行拟合, 手动调整 K_c 和 K_o , 进行非线性规划 (最小二乘法) 最优求解, 获得新的考虑叶肉导度的光合模型参数 $V_{c,\max}$ 和 $J_{c,\max}$ 。

1.3.4 EALCO 模型中叶肉导度的模拟实现

EALCO 模型中叶肉导度的模拟实现过程见图 1 所示, 分为三步: 第一步, 给 C_c 设定一个初值, $C_c = C_i$, 采用优化后的光合参数 (K_c 、 K_o 、 $V_{c,\max}$ 和 $J_{c,\max}$) 参与 FvCB 光合模型过程。第二步, 计算气孔导度和叶肉导度 (公式(1))。第三步, 将计算好的 g_m , 与前两步计算的光合速率、气孔导度带入 Fick 第一定律中 $C_c = C_i - A_n/g_m$, 求得羧化位点 CO_2 浓度。通过循环控制条件^[29]:

$$A_c - R_{\text{CO}_2} - \frac{C_a - C_i}{r_a + r_l} = \varepsilon_c \quad (9)$$

根据判断函数 $\varepsilon_c < \varepsilon_c$ 是否应跳出循环。

1.4 敏感性分析方法

本研究主要通过在模型中人为设置不同的 $g_{m,\max,25}$ 值, 分析模型输出叶肉导度和 GPP 的变化, 以模拟试验

的方法,探讨模型叶肉导度和 GPP 模拟对最大叶肉导度取值的敏感性。由于 $g_{m\max25}$ 、叶肉导度的实际观测值大多集中在实验室条件,自然状况下的参考数据较少,而模型模拟以自然环境为驱动,模拟结果很难通过对应的实际观测数据加以检验和分析。因此本研究与现有相关研究结果进行比较,从以下四个方面对模型模拟叶肉导度和 GPP 对 $g_{m\max25}$ 取值变化的敏感性加以分析:

首先,与实际观测 GPP 比较,分析实际观测值与添加叶肉导度后的模拟值之间拟合统计参数决定系数 (R^2 , The Coefficient of Determination) 和均方根误差 (RMSE, Root Mean Squared Error) 的变化,揭示不同 $g_{m\max25}$ 取值下模型模拟 GPP 精度变化,并基于此探讨最大叶肉导度可能取值范围;

其次,研究表明叶肉导度与气孔导度之间存在一定的线性比例关系^[36-38],通过拟合不同 $g_{m\max25}$ 取值下叶肉导度与气孔导度的线性关系,分析线性斜率变化特征,并与相关研究结果比较,探讨最大叶肉导度的可能取值范围;

再次,本研究分析不同 $g_{m\max25}$ 取值下模型模拟的 CO_2 施肥效应,与相关研究比较,探讨最大叶肉导度的可能取值范围;

最后,根据公式(1)可知,当环境要素相对稳定时,叶肉导度随 $g_{m\max25}$ 取值线性增加,斜率意味着叶肉导度模拟对最大叶肉导度取值的敏感性。本研究分析了月尺度上的 $g_{m\max25}$ 与模型模拟叶肉导度的线性关系,从模型分析的角度揭示最大叶肉导度取值的时间(季节)敏感性。

研究的最终目的是希望为模型最大叶肉导度参数取值提供优化路径和思路,为陆面过程模型添加叶肉导度提供重要参考。

2 结果

2.1 最大叶肉导度不同取值对 GPP 模拟精度的影响

本研究参考了 Knauer 等^[6]文中 $g_{m\max25}$ 在 0.04—1.21 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 取值和 Sun 等人^[5]文中 $g_{m\max25}$ 在 0.1—0.247 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 取值,针对 US-Ha1 站点落叶阔叶林,考虑最终模拟结果特征,最大范围的选取了 $g_{m\max25}$ 值,分别为 0.175、0.35、0.5、0.75、0.8、1、3.5 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。

模型模拟的默认条件是未进行基于 C_c 的光合参数优化方法这一步骤,以 2011 年观测数据为例加以分析。对半小时 GPP 模拟值与观测值进行线性拟合,图 2 显示了随 $g_{m\max25}$ 取值不同,添加叶肉导度后的半小时输出 GPP 模拟结果与通量观测值之间的决定系数 R^2 和均方

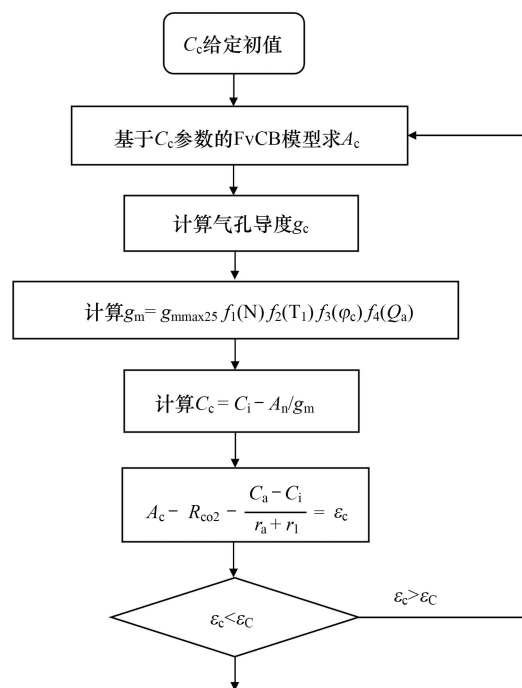


图 1 EALCO 模型中叶肉导度的嵌入过程

Fig.1 Embedding process of mesophyll conductance in EALCO model

C_c : 羧化位点 CO_2 浓度; A_c : EALCO 模型中的光合作用速率; g_c : 气孔导度; g_m : 叶肉导度; $g_{m\max25}$: 最大叶肉导度; C_i : 胞间 CO_2 浓度; A_n : 净光合作用速率; R_{CO_2} : 呼吸作用速率; C_a : 大气中 CO_2 浓度; ε_c : CO_2 的循环控制条件判断项, 约为 $10^{-2} A_n$; r_a : 边界层阻力; r_l : 气孔阻力 ($1/g_c$)

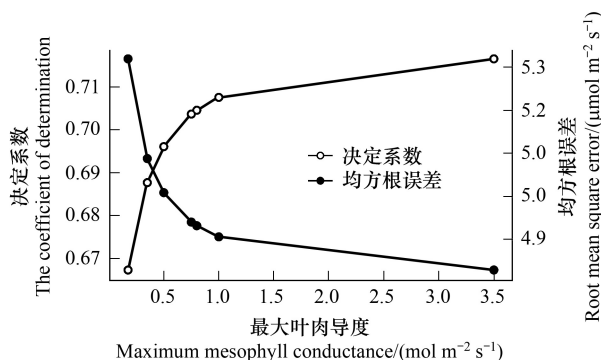


图 2 EALCO 模型中默认条件下添加叶肉导度后 GPP 模拟与通量估算拟合优度

Fig.2 Goodness of fit metrics between GPP simulation in EALCO under default condition with mesophyll conductance and flux estimation

R^2 : 决定系数; RMSE: 均方根误差

根误差 RMSE 的变化,可以看出 g_{mmax25} 从 0.175、0.35、0.5、0.75、0.8、1.0 到 3.5 变化, R^2 逐渐增大趋近 1, RMSE 逐渐减小。总体上,当 g_{mmax25} 小于 $0.5 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 时,相关性较差, RMSE 较大,且决定系数变化率较大;当 g_{mmax25} 从 $1.0 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 到 $3.5 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 时,相关性较好, RMSE 较小,且 RMSE 和相关性变化率较小。这个结果表明 g_{mmax25} 取值越大, GPP 模拟整体精度越高,但 g_{mmax25} 达到一定值后,模拟精度的改善空间有限;同时 g_{mmax25} 值越低, GPP 模拟整体精度会快速降低。

植物叶片 g_{mmax25} 反映了植物的生理和结构特征,存在合理的取值范围,不能为提高 GPP 模拟整体精度随意提高 g_{mmax25} 值。综合考虑本研究结果体现出的模拟精度需要,以及 g_{mmax25} 可能的合理取值范围,在后续处理 g_{mmax25} 取值时,本研究将 g_{mmax25} 取值分别设置为 0.5、0.57、0.7、0.8、1.0、1.2 $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 进行分析。

2.2 不同最大叶肉导度取值下叶肉导度与气孔导度关系

以 2011 年全年数据为例,模拟了阳叶叶肉导度与气孔导度,并分析了二者之间的关系。图 3 是 g_{mmax25} 分别取值 0.5、0.57、0.7、0.8、1.0、1.2 $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 时, EALCO 模型模拟的半小时阳叶叶肉导度和阳叶气孔导度的散点图,线性拟合关系及相应的统计数据。

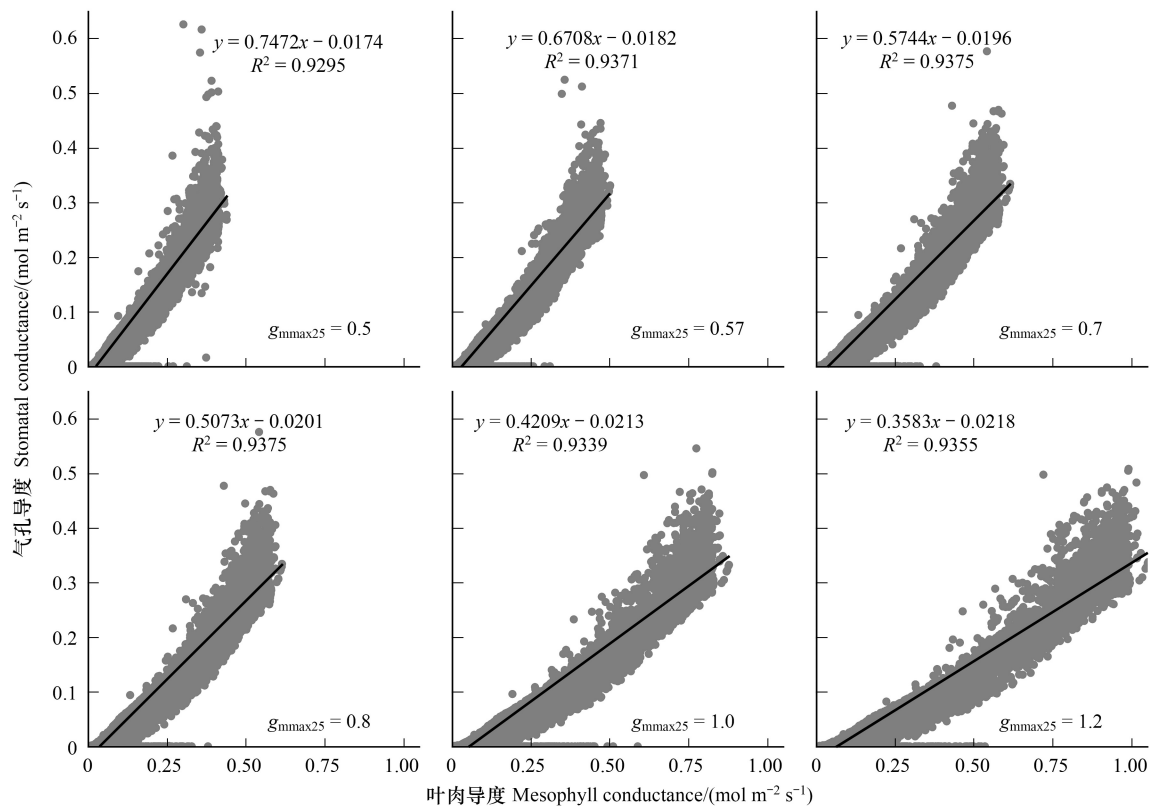


图 3 不同 g_{mmax25} 取值下模拟叶肉导度与气孔导度的线性关系

Fig.3 The linear relationship between simulated mesophyll conductance and stomatal conductance under different g_{mmax25} values

模拟结果显示如下特征:(1)气孔导度模拟值的变化范围不受 g_{mmax25} 值变化影响,基本维持在 $0—0.5 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 范围内,叶肉导度模拟值随 g_{mmax25} 值增大而扩大,从 $0—0.45 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (对应 g_{mmax25} 取值 $0.5 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 到 $0—0.9 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (对应 g_{mmax25} 取值 $1.2 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)。这个结果说明 EALCO 模型模拟气孔导度基本独立于叶肉导度过程,不受叶肉导度变化的影响。(2)气孔导度与叶肉导度呈现很好的线性关系 (R^2 均大于 0.9)。考虑到气孔导度模拟与叶肉导度模拟可以近似看成两个独立过程,这种拟合的线性关系印证了二者之间的线性关系。由于拟合出的线性函数的截距值均较小(在 0.01—0.02 之间),线性关系曲线的斜率表明气孔导度与叶肉导度之间存在固定的比例关系。这一模拟结果与前人文献中实验观测结果相似^[36, 39—40],即植

物叶片的叶肉导度和气孔导度之间整体存在固定比例关系。(3)气孔导度与叶肉导度的固定比例关系随 g_{mmax25} 取值变化而变化。 g_{mmax25} 分别取值 0.5、0.57、0.7、0.8、1.0、1.2 mol m⁻² s⁻¹ 时,对应的气孔导度与叶肉导度的比值(即拟合曲线的斜率)分别是 0.7472、0.6708、0.5744、0.5073、0.4209 和 0.4177。 g_{mmax25} 取值越高,气孔导度与叶肉导度比值越小。比值一直小于 1 也表明气孔导度值小于叶肉导度值。

2.3 不同 g_{mmax25} 取值下模拟 GPP 对 CO₂ 浓度升高的响应

本研究分别模拟了大气 CO₂ 初始浓度为 300、350、400、450 μmol/mol 时,升高 100 μmol/mol 后,模型模拟 GPP 增长率的差异。其中 GPP 模拟以 US-Ha1 站点落叶阔叶林树种 2002—2012 年共 11 年数据进行模拟获得多年平均 GPP,GPP 增长率通过大气 CO₂ 增加 100 μmol/mol 后的多年平均 GPP 减去初始大气 CO₂ 浓度下的多年平均 GPP 再除以初始大气 CO₂ 浓度下的多年平均 GPP 获得。

表 2 展示了 g_{mmax25} 分别取值 0.5、0.57、0.7、0.8、1.0、1.2 mol m⁻² s⁻¹ 时的 GPP 增长率变化与未添加叶肉导度下 GPP 增长率变化的比较。

表 2 不同 g_{mmax25} 取值下 EALCO 模型模拟不同 CO₂ 浓度增幅范围的 GPP 平均增长率(2002—2012 年平均值)和标准差
Table 2 Average GPP growth rate and Errors in EALCO model with different g_{mmax25} values from 2002 to 2012 under different ranges of CO₂ concentration increment

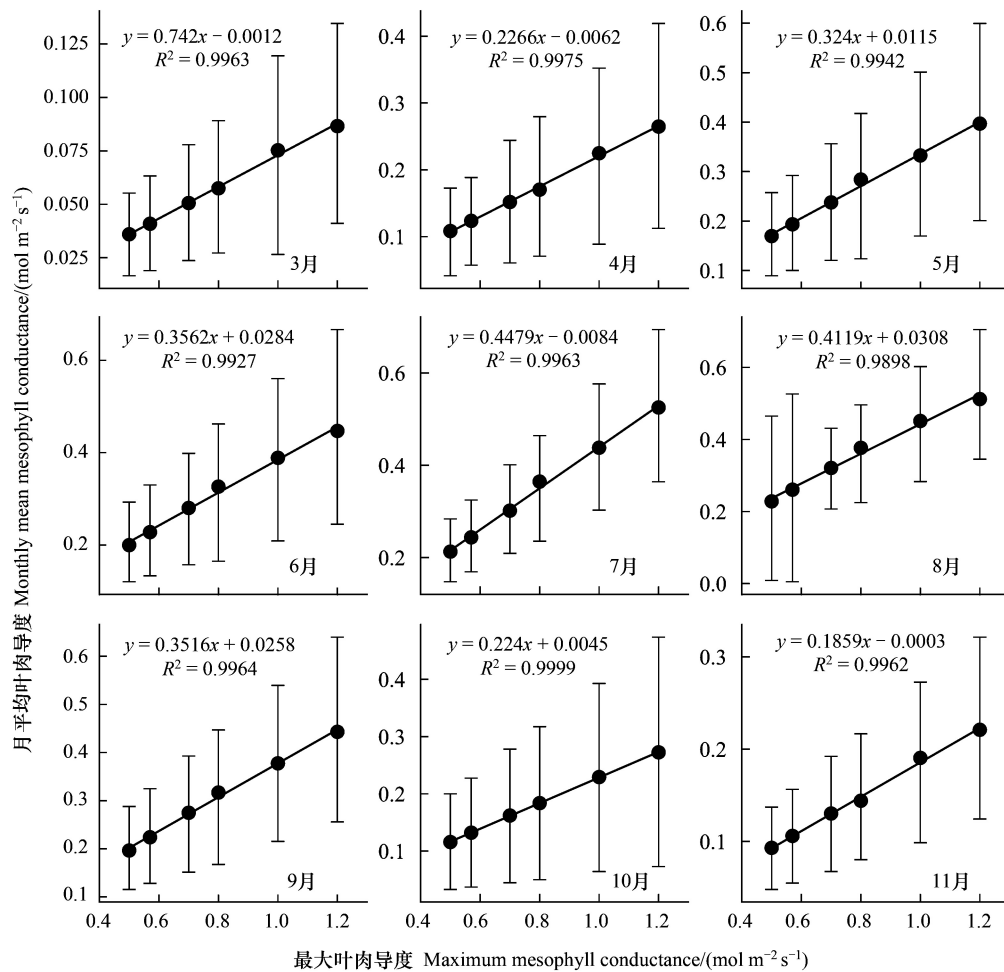
最大叶肉导度 $g_{mmax25}/$ (mol m ⁻² s ⁻¹)	总初级生产力平均增长率±标准差 Average GPP growth rate±SD/%			
	T300	T350	T400	T450
—	13.29±0.87	9.67±0.57	6.99±0.35	5.01±0.24
0.5	18.64±0.94	13.53±0.80	9.99±0.55	7.58±0.45
0.57	20.40±1.17	15.26±0.70	11.41±0.73	8.68±0.64
0.7	19.27±0.98	14.41±0.65	10.77±0.67	8.09±0.46
0.8	18.83±0.84	14.18±0.72	10.66±0.72	8.00±0.52
1.0	18.06±0.94	13.57±0.72	10.12±0.55	7.47±0.49
1.2	17.56±1.02	13.19±0.75	9.90±0.61	7.24±0.50

g_{mmax25} : Maximum mesophyll conductance; SD: 标准差 standard deviation; T300: 初始浓度为 300 μmol/mol 时 CO₂ 浓度升高 100 μmol/mol 的模拟; T350: 初始浓度为 350 μmol/mol 时 CO₂ 浓度升高 100 μmol/mol 的模拟; T400: 初始浓度为 400 μmol/mol 时 CO₂ 浓度升高 100 μmol/mol 的模拟; T450: 初始浓度为 450 μmol/mol 时 CO₂ 浓度升高 100 μmol/mol 的模拟; —: 表示未添加叶肉导度

结果显示模型添加叶肉导度后,模拟 GPP 对大气 CO₂ 浓度上升的响应呈现如下特征:(1)同未添加叶肉导度相比,添加叶肉导度后模型模拟 GPP 对大气 CO₂ 升高的增长率普遍增加;(2)随着初始 CO₂ 浓度升高,GPP 随 CO₂ 增加的增长率下降,这一趋势不管是否添加叶肉导度均存在;(3)随着 g_{mmax25} 值的增加,GPP 增长率没有呈现单一的变化趋势。当 g_{mmax25} 取值为 0.57 mol m⁻² s⁻¹ 时 GPP 增长率普遍高于其他最大叶肉导度取值时的 GPP 增长率; g_{mmax25} 取值高于 0.57 mol m⁻² s⁻¹ 后,随 g_{mmax25} 取值增加,GPP 增长率呈下降趋势;(4)不同 g_{mmax25} 取值下 GPP 增长率的变化幅度差异(最大 GPP 增长率与最小 GPP 增长率之差)不大。在 T300 范围时,最大变化幅度差异为 2.34%;T350 范围时,最大变幅差为 1.73%;T400 范围时,最大变幅差为 1.42%;T450 范围时,最大变幅差为 1.21%。上述变幅差仅比 GPP 增长率的标准差略高,显示 g_{mmax25} 的不同取值对 GPP 增长率的模拟结果影响有限。

2.4 叶肉导度模拟对 g_{mmax25} 取值的季节敏感性

在月尺度上,环境因子的影响相对稳定,叶肉导度对 g_{mmax25} 取值更为敏感。本文计算了生长季月平均叶肉导度,以 2011 年生长季(3—11 月)为例(图 4),可以发现如下特征:(1)在月尺度上叶肉导度随最大叶肉导度的增加而线性增加,与 g_{mmax25} 显著线性相关($R^2>0.98$),这个现象也表明在月尺度上光照、温度、水分和氮含量等环境因子对叶肉导度的综合影响相对稳定。(2)考虑叶肉导度与 g_{mmax25} 线性关系曲线方程的截距均较小,方程的斜率体现了 g_{mmax25} 取值对叶肉导度模拟值的影响程度,斜率越大意味着 g_{mmax25} 取值变化对叶肉导度模拟结果影响越大,或叶肉导度模拟对 g_{mmax25} 取值越敏感。可以发现不同月份的曲线斜率不同,表明叶肉导

图4 月平均叶肉导度随 $g_{m\max25}$ 的变化特征(以 2011 年为例)Fig.4 Characteristics of monthly mean mesophyll conductance changed by $g_{m\max25}$ (such as in 2011)

度模拟对 $g_{m\max25}$ 取值敏感度在不同月份存在差异。叶肉导度与 $g_{m\max25}$ 线性关系的曲线方程斜率变化特征是:从3月份的0.0742逐月增加到7月份,最大为0.4479,之后逐月下降,至11月为0.1859,生长季内逐月变化趋势呈单峰状。其中7、8月份的斜率大于0.4,5、6、9月份的斜率在0.3—0.4之间,4、10月份的斜率在0.2—0.3之间,11月份斜率在0.1—0.2之间,3月份斜率小于0.1。这个结果表明生长盛期的7、8月份 $g_{m\max25}$ 取值对叶肉导度模拟结果影响最大,或者说生长盛期叶肉导度模拟对 $g_{m\max25}$ 取值最为敏感,其次是5、6、9月份等生长次盛期,其他月份的影响较小。

3 讨论

3.1 陆面过程模型添加叶肉导度模拟的权衡

目前的陆面过程模型模拟 GPP 对大气 CO_2 浓度升高的响应明显偏低,大部分模型模拟 GPP 对 CO_2 浓度每升高 $100 \mu\text{mol/mol}$, GPP 增长率一般在 5% 左右,远远低于 FACE (Free-Air CO_2 Enrichment) 实验观测的 15.5% 的增长率^[41]。在 EALCO 模型中添加叶肉导度后, GPP 对 CO_2 升高 $100 \mu\text{mol/mol}$ 的响应与实验观测结果更接近,证实了模型添加叶肉导度能提高 CO_2 施肥效应的模拟精度。

另一方面,图2的结果表明叶肉导度越大(或叶肉阻力越小),模型模拟 GPP 整体精度越高,意味着模型只要考虑叶肉导度就会影响 GPP 模拟整体精度。在不改变模型其他参数的情形下,在陆面过程模型中添加

叶肉导度对 GPP 模拟的影响是相反的,一方面添加叶肉导度会降低 GPP 模拟的整体精度。另一方面添加叶肉导度会提高模型模拟 CO_2 施肥效应的精度。由于本研究向 EALCO 模型中添加叶肉导度时除调整了光合模块的参数外,并未进一步考虑模型其他模块参数的调整。模型的碳、氮、水循环过程模拟是相互耦合的,在调整了光合参数后其他参数如果不加以调整,势必会影响 GPP 模拟的结果和精度。从本研究的模拟结果看,的确降低了 GPP 模拟整体精度。叶肉导度的添加意味着叶片碳交换过程增加了叶肉阻力项,导致 GPP 模拟比未添加叶肉导度时低是可以预期的。尽管添加叶肉导度提高了模型模拟 GPP 应对 CO_2 升高的响应精度,但 GPP 绝对值模拟结果的降低仍然是不可接受的。我们认为,陆面过程模型添加叶肉导度模拟在调整光合模型参数的同时,应该调整和优化其他模拟过程的参数值,以尽量维持 GPP 模拟的整体精度。如何同时调整和优化模型其他参数是陆面过程模型考虑叶肉导度模拟需进一步关注的环节。

3.2 本案例中最大叶肉导度的合理取值范围

不同植被功能型的最大叶肉导度作为模拟叶肉导度的关键参数,它的合理取值没有明确的实验数据支撑,目前的相关应用中对 $g_{\text{mmax}25}$ 的取值也存在差异^[5, 6],但陆面过程模型中不同植被功能型 $g_{\text{mmax}25}$ 的合理取值对于叶肉导度模拟至关重要。在本研究中,分别分析了不同 $g_{\text{mmax}25}$ 取值对叶肉导度、GPP 模拟结果的影响,以及在不同 $g_{\text{mmax}25}$ 取值下模拟的叶肉导度与气孔导度之间的关系、GPP 对大气 CO_2 浓度升高的响应差异等。将这些结果与过往的相关研究或实验观测结果对比,可以大致推测出本案例(即针对 US-Ha1 台站落叶阔叶林在 EALCO 模型)中的 $g_{\text{mmax}25}$ 合理取值范围。

李勇等^[38]归纳的有关叶肉导度观测实验数据表明叶肉导度值整体在 $0\text{--}0.6\text{ mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 范围内变化。从图 4 可以看出,当 $g_{\text{mmax}25}$ 取值达到 0.8 以后,部分叶肉导度模拟值超出了 $0\text{--}0.6\text{ mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 这一范围。依据李勇等^[38]的归纳结果,为确保叶肉导度值在 $0\text{--}0.6\text{ mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 之内, $g_{\text{mmax}25}$ 取值小于 $0.8\text{ mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 较为合理。

气孔导度与叶肉导度的关系多与内部水分利用效率存在联系^[37, 39],大量研究表明气孔导度与叶肉导度之间存在明显的线性关系。有研究认为气孔导度与叶肉导度保持在 0.79 的稳定比例^[39],也有统计研究表明,气孔导度与叶肉导度之间存在 1:1 的比例^[38]。本试验模拟结果证实了气孔导度与叶肉导度之间的线性关系,其比值受最大叶肉导度的影响,随 $g_{\text{mmax}25}$ 取值增加而下降。当 $g_{\text{mmax}25}$ 取 $0.5\text{--}0.7\text{ mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 之间时,气孔导度与叶肉导度的比例大于 0.57,超过 0.8 以后比值已低于 0.5,与已有研究总结的比值相差较大。

当 $g_{\text{mmax}25}$ 取值越低时,模拟 GPP 精度显著下降(图 2),暗示 $g_{\text{mmax}25}$ 取值的最低值不能过低。综上所述,在本案例中,当 $g_{\text{mmax}25}$ 取值范围在 $0.5\text{--}0.7\text{ mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 之间时,既能获得较合理的 GPP 模拟精度,又能使得模拟的叶肉导度值范围在合理范围之内,使得气孔导度与叶肉导度之间的比值更为合理。我们据此推断 $0.5\text{--}0.7\text{ mol m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ 是本案例 $g_{\text{mmax}25}$ 参数的合理取值范围。

3.3 陆面过程模型最大叶肉导度参数优化途径

鉴于最大叶肉导度取值对陆面过程模型叶肉导度和 GPP 模拟的显著影响,陆面过程模型中添加叶肉导度需要对该参数进行优化,以确保更合理的模拟结果。根据本研究的分析,提出陆面过程模型最大叶肉导度参数优化的途径:

首先分析和判断模型模拟获得的叶肉导度值是否在合理范围之内。目前已经有大量的实验观测数据给出了不同植被功能型叶肉导度的变化范围,当所选 $g_{\text{mmax}25}$ 值模拟获得的叶肉导度变化范围超出实验观测叶肉导度值时,那么可认为选择的 $g_{\text{mmax}25}$ 值是不合理的。

其次可将模拟的气孔导度与叶肉导度比值与既有研究进行比较。目前的文献中气孔导度与叶肉导度比值在 0.7—1.0 之间,当二者比值小于这一范围时,需谨慎调整 $g_{\text{mmax}25}$ 值大小。

另外还应分析 GPP 模拟精度对 $g_{\text{mmax}25}$ 取值的敏感性, $g_{\text{mmax}25}$ 取值范围应降低 $g_{\text{mmax}25}$ 对 GPP 模拟精度的影响。

4 结论

(1) $g_{\text{mmax}25}$ 直接影响叶肉导度模拟值,在月尺度上呈显著线性关系, $g_{\text{mmax}25}$ 值越大,叶肉导度模拟值越大。

这种影响在生长季不同生长期不一样,在7、8月份的生长盛期,叶肉导度模拟对 $g_{\text{max}25}$ 值最敏感,其次是5、6和9月的次生长盛期,4、10月的敏感度继续降低,在3月和11月叶肉导度模拟对 $g_{\text{max}25}$ 值的敏感度最低。

(2) 模拟试验结果证实:陆面过程模型添加叶肉导度有助于改善 CO_2 施肥效应精度,但 $g_{\text{max}25}$ 的不同取值对施肥效应模拟精度并不随取值差异一致性变化。在本案例中, $g_{\text{max}25}$ 取值在 0.5—0.57 之间时,施肥效应响应敏感度(GPP 增长率)随 $g_{\text{max}25}$ 值增加而增加,但大于 0.57 后,敏感度随 $g_{\text{max}25}$ 值增加而下降。这一规律是否在其他植被功能型存在,或者在其他陆面过程模型中存在,还需要进一步研究,其内在机理也需要进一步探讨。

(3) 通过将模型模拟的叶肉导度的变化范围与实验观测到的叶肉导度变化范围进行比较,将模型模拟的气孔导度与叶肉导度比值与实际观测比较,可以初步判断最大叶肉导度合理取值范围,是陆面过程模型最大叶肉导度参数优化的重要途径。

致谢:感谢加拿大遥感中心高级研究员王树森老师和福建师范大学副教授陈耀亮老师在 EALCO 模型研究中给予的帮助。

参考文献 (References):

- [1] Ball J T, Woodrow I E, Berry J A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions. Biggins J. Progress in Photosynthesis Research. Dordrecht: Springer, 1987: 221-224.
- [2] Manuel L. “book-review” biochemical models of leaf photosynthesis. The Quarterly Review of Biology, 2001, 76(3): 359.
- [3] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. Planta, 1980, 149(1): 78-90.
- [4] Farquhar G D, Wong S C. An empirical-model of stomatal conductance. Australian Journal of Plant Physiology, 1984, 11(3): 191.
- [5] Sun Y, Gu L H, Dickinson R E, Norby R J, Pallardy S G, Hoffman F M. Impact of mesophyll diffusion on estimated global land CO_2 fertilization. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111(44): 15774-15779.
- [6] Knauer J, Zaehle S, De Kauwe M G, Bahar N H A, Evans J R, Medlyn B E, Reichstein M, Werner C. Effects of mesophyll conductance on vegetation responses to elevated CO_2 concentrations in a land surface model. Global Change Biology, 2019, 25(5): 1820-1838.
- [7] Knauer J, Zaehle S, De Kauwe M G, Haverd V, Reichstein M, Sun Y. Mesophyll conductance in land surface models: effects on photosynthesis and transpiration. The Plant Journal: for Cell and Molecular Biology, 2020, 101(4): 858-873.
- [8] Calvet J C, Noilhan J, Roujean J L, Bessemoulin P, Cabelguenne M, Olioso A, Wigneron J P. An interactive vegetation SVAT model tested against data from six contrasting sites. Agricultural and Forest Meteorology, 1998, 92(2): 73-95.
- [9] Oliver R J, Taylor G, Finch J W. Assessing the impact of internal conductance to CO_2 in a land-surface scheme: measurement and modelling of photosynthesis in *Populus nigra*. Agricultural and Forest Meteorology, 2012, 152: 240-251.
- [10] Suits N S, Denning A S, Berry J A, Still C J, Kaduk J, Miller J B, Baker I T. Simulation of carbon isotope discrimination of the terrestrial biosphere-art. no. GB1017. Global Biogeochemical Cycles, 2005, 19(1): B1017.
- [11] Niinemets Ü, Díaz-Espejo A, Flexas J, Galmés J, Warren C R. Role of mesophyll diffusion conductance in constraining potential photosynthetic productivity in the field. Journal of Experimental Botany, 2009, 60(8): 2249-2270.
- [12] Flexas J, Ribas-Carbó M, Díaz-Espejo A, Galmés J, Medrano H. Mesophyll conductance to CO_2 : current knowledge and future prospects. Plant, Cell & Environment, 2008, 31(5): 602-621.
- [13] Nadal M, Flexas J, Gullás J. Possible link between photosynthesis and leaf modulus of elasticity among vascular plants: A new player in leaf traits relationships? Ecology Letters, 2018, 21(9): 1372-1379.
- [14] Xiong D L, Flexas J. Leaf economics spectrum in rice: Leaf anatomical, biochemical, and physiological trait trade-offs. Journal of Experimental Botany, 2018, 69(22): 5599-5609.
- [15] Onoda Y, Wright I J, Evans J R, Hikosaka K, Kitajima K, Niinemets Ü, Poorter H, Tosens T, Westoby M. Physiological and structural tradeoffs underlying the leaf economics spectrum. The New Phytologist, 2017, 214(4): 1447-1463.
- [16] 张廷龙, 孙睿, 张荣华, 张蕾. 基于数据同化的哈佛森林地区水、碳通量模拟. 应用生态学报, 2013, 24(10): 2746-2754.
- [17] Chu H, Luo X Z, Ouyang Z, Chan W S, Dengel S, Biraud S, Torn M, Metzger S, Kumar J, Arain M A, Arkebauer T, Baldocchi D, Bernacchi C, Billesbach D, Black T A, Blanken P, Bohrer G, Bracho R, Brown S, Brunsell N, Chen J Q, Chen X Y, Clark K, Desai A, Duman T,

- Durden D, Fares S, Forbrich I, Gamon J, Gough C, Griffis T, Helbig M, Hollinger D, Humphreys E, Ikawa H, Iwata H, Ju Y, Knowles J, Knox S, Kobayashi H, Kolb T, Law B, Lee X, Litvak M, Liu H P, Munger J W, Noormets A, Novick K, Oberbauer S, Oechel W, Oikawa P, Papuga S, Pendall E, Prajapati P, Prueger J, Quinton W, Richardson A, Russell E, Scott R, Starr G, Staebler R, Stoy P, Stuart-Haëntjens E, Sonnentag O, Sullivan R, Suyker A, Ueyama M, Vargas R, Wood J, Zona D. Representativeness of Eddy-Covariance flux footprints for areas surrounding AmeriFlux sites. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2020, 301/302: 108350.
- [18] Shangguan W, Dai Y J, Duan Q Y, Liu B Y, Yuan H. A global soil data set for earth system modeling. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 2014, 6(1): 249-263.
- [19] 中国科学院计算机网络信息中心. 地理空间数据云. 国家基础学科公共科学数据中心. [2022-01-10]: <http://www.gscloud.cn/>.
- [20] 梁顺林. GLASS 产品-叶面积指数 LAI_modis(1km). 国家地球科学数据中心. (2018-03-06) [2021-06-30]: <http://www.geodata.cn/data/datadetails.html?dataguid=3184524&docid=15432>.
- [21] Resources U W. Current Conditions for the Nation-groundwater. (2023-02-18) [2020-11-02]: <https://waterdata.usgs.gov/>.
- [22] Jackson R B, Canadell J, Ehleringer J R, Mooney H A, Sala O E, Schulze E D. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 1996, 108(3): 389-411.
- [23] Zhou Y M, Tang J W, Melillo J M, Butler S, Mohan J E. Root standing crop and chemistry after six years of soil warming in a temperate forest. *Tree Physiology*, 2011, 31(7): 707-717.
- [24] Wang S. Simulation of Water, Carbon and Nitrogen Dynamics of Terrestrial Ecosystems in Canadian Land Surface Scheme[D]. Canada: Canada Centre for Remote Sensing, 2000.
- [25] Verseghy D L. Class-A Canadian land surface scheme for GCMS. I. Soil model. *International Journal of Climatology*, 2007, 11(2): 111-133.
- [26] Verseghy D L, McFarlane N A, Lazare M. Class—A Canadian land surface scheme for GCMS, II. Vegetation model and coupled runs. *International Journal of Climatology*, 1993, 13(4): 347-370.
- [27] 陈耀亮. 干旱区内陆河流域土地利用/土地覆被变化及其对蒸散发的影响[D]. 杭州: 浙江大学, 2018.
- [28] Wang S S. Simulation of evapotranspiration and its response to plant water and CO₂ transfer dynamics. *Journal of Hydrometeorology*, 2008, 9(3): 426-443.
- [29] Wang S S, Trishchenko A P, Sun X M. Simulation of canopy radiation transfer and surface albedo in the EALCO model. *Climate Dynamics*, 2007, 29(6): 615-632.
- [30] Lawrence, D.M. K W O, Flanner M G, Thornton P E, Swenson S C, Lawrence P J, X. Zeng Z-L Y, Levis S, Sakaguchi K, Bonan G B, Slater A G. Technical Description of version 4.0 of the Community Land Model (CLM). 4th ed. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 2011, 3.
- [31] Delfine S, Loreto F, Pinelli P, Tognetti R, Alvino A. Isoprenoids content and photosynthetic limitations in rosemary and spearmint plants under water stress. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2005, 106(2/3): 243-252.
- [32] Galmés J, Abadía A, Medrano H, Flexas J. Photosynthesis and photoprotection responses to water stress in the wild-extinct plant *Lysimachia minoricensis*. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 60(3): 308-317.
- [33] Galmés J, Medrano H, Flexas J. Photosynthetic limitations in response to water stress and recovery in Mediterranean plants with different growth forms. *The New Phytologist*, 2007, 175(1): 81-93.
- [34] Ethier G J, Livingston N J. On the need to incorporate sensitivity to CO₂ transfer conductance into the Farquhar-von Caemmerer-Berry leaf photosynthesis model. *Plant, Cell and Environment*, 2004, 27(2): 137-153.
- [35] 谢涛, 陈火旺, 康立山. 多目标优化的演化算法. *计算机学报*, 2003, 26(8): 997-1003.
- [36] Flexas J, Niinemets Ü, Gallé A, Barbour M M, Centritto M, Diaz-Espejo A, Douthe C, Galmés J, Ribas-Carbo M, Rodriguez P L, Rosselló F, Soolanayakanahally R, Tomas M, Wright I J, Farquhar G D, Medrano H. Diffusional conductances to CO₂ as a target for increasing photosynthesis and photosynthetic water-use efficiency. *Photosynthesis Research*, 2013, 117(1): 45-59.
- [37] Flexas J, Scoffoni C, Gago J, Sack L. Leaf mesophyll conductance and leaf hydraulic conductance: an introduction to their measurement and coordination. *Journal of Experimental Botany*, 2013, 64(13): 3965-3981.
- [38] 李勇, 彭少兵, 黄见良, 熊栋梁, 刘茜. 叶肉导度的组成、大小及其对环境因素的响应. *植物生理学报*, 2013, 49(11): 1143-1154.
- [39] Ma W T, Tcherkez G, Wang X M, Schäufele R, Schnyder H, Yang Y S, Gong X Y. Accounting for mesophyll conductance substantially improves C₁₃-based estimates of intrinsic water-use efficiency. *The New Phytologist*, 2021, 229(3): 1326-1338.
- [40] Thérout Rancourt G, Éthier G, Pepin S. Greater efficiency of water use in poplar clones having a delayed response of mesophyll conductance to drought. *Tree Physiology*, 2015, 35(2): 172-184.
- [41] Ainsworth E A, Rogers A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising[CO₂]: mechanisms and environmental interactions. *Plant, Cell & Environment*, 2007, 30(3): 258-270.