徐小军,程银正,朱迪恩.基于光能利用率模型模拟干旱胁迫下毛竹林总初级生产力研究[J].江西农业大学学报,2019,41(3);512-520.



http://xuebao.jxau.edu.cn

# 基于光能利用率模型模拟干旱胁迫下 毛竹林总初级生产力研究

徐小军1,2,程银正1\*,朱迪恩2

(1.浙江农林大学 环境与资源学院,浙江 临安 311300;2.浙江农林大学 浙江省森林生态系统碳循环与固碳减排重点实验室,浙江 临安 311300)

摘要:现有的生态系统模型在模拟干旱胁迫下森林生态系统总初级生产力(Gross Primary Productivity,GPP)时存在较大的不确定性,需要探索提高模型解释干旱对GPP影响机理能力的方法。以2011年、2013年和2015年安吉毛竹林通量塔观测数据、MODIS归一化植被指数(MOD13Q1)为数据源,采用结合涡度相关技术的光能利用率模型EC-LUE(Eddy Covariance-Light Use Efficiency)开展毛竹林GPP模拟,并提出提高模型模拟干旱条件下GPP精度的方法。研究结果表明:与非干旱条件相比,干旱条件下GPP与日均温度(Temperature,T)和水蒸气压差(Vapor Pressure Deficit,VPD)的相关关系发生显著改变,由正相关转变为负相关。GPP随T增加而降低的临界温度为15.0 ℃。GPP随VPD增加呈指数递减关系。将VPD添加到EC-LUE模型(EC-LUE<sub>VPD</sub>)显著提高了干旱条件下GPP预测精度,2011年和2013年干旱期间GPP模型模拟误差分别降低了7.70%和13.74%。EC-LUE<sub>VPD</sub>模型的预测精度得到明显改善,提高了模拟干旱条件下毛竹林GPP的能力,为模拟气候变化背景下竹林GPP提供可行的方法。

关键词:毛竹林;总初级生产力;光能利用率模型;干旱胁迫

中图分类号:Q948.112 文献标志码:A 文章编号:1000-2286(2019)03-0512-09

## Simulation of Gross Primary Productivity of Moso Bamboo Forest under Drought Stress based on A Light Use Efficiency Model

XU Xiao-jun<sup>1,2</sup>, CHENG Yin-zheng<sup>1\*</sup>, ZHU Di-en<sup>2</sup>

(1.School of Environmental and Resources Science, Zhejiang A & F University, Lin'an, Zhejiang 311300, China; 2.Zhejiang Provincial Key Laboratory of Carbon Cycling in Forest Ecosystems and Carbon Sequestration, Zhejiang A & F University, Lin'an, Zhejiang 311300, China)

**Abstract:** Existing ecosystem models are relatively uncertain in estimating forest ecosystem gross primary productivity (GPP) under drought stress. It is necessary to increase the ability of models to explain effects of drought stress on GPP. In this study, the model of Eddy Covariance-Light Use Efficiency (EC-LUE) was used to estimate GPP of moso bamboo forest based on EC flux data and Normalized Difference Vegetation Index

收稿日期:2018-03-24 修回日期:2018-09-19

基金项目:国家自然科学基金项目(31500520,31870619)

Project supported by the National Natural Science Foundation of China (31500520,31870619)

作者简介:徐小军(1984—),讲师,博士,主要从事森林碳循环模拟研究,orcid.org/0000-0003-4306-7590,xuxiaojun3115371@ 163.com; \*共同第一作者。

(MOD13Q1). A way was proposed to increase the accuracy of GPP estimates under drought stress. The results showed that the relationships between GPP and temperature (T) and vapor pressure deficit (VPD) changed from positive to negative. The critical T value was 15.0  $^{\circ}$ C when GPP decreased with the increases of T. There was an exponential decrease of GPP together with an increase in VPD. By including the VPD limitation of GPP in the EC-LUE model (EC-LUE<sub>VPD</sub>), it was found that the accuracy of GPP estimates significantly increased. The relative root mean square error (RMSEr) for GPP estimates in 2011 and 2013 decreased by 7.70% and 13.74%, respectively. The EC-LUE<sub>VPD</sub> increased the ability to explain GPP under drought stress. All these provides an effective way to estimate GPP of bamboo under the background of global climate change.

Keywords: moso bamboo forest; gross primary productivity; light use efficiency model; drought stress

竹林生态系统作为森林生态系统的重要组成部分,在社会、经济和生态可持续发展上起到重要的作用。第八次全国森林资源清查表明中国竹林面积已达到601万公顷,占有林地面积的3%。毛竹(Phyllostachys edulis (Carrière) J.Houz.)是中国的主要竹种,其面积约占中国竹林面积的70%,占世界毛竹林面积的80%<sup>[1]</sup>。与其他森林类型相比,毛竹林具有生长快速和隔年择伐的特性,极强的固碳能力已得到广泛证实,竹林生态系统在固碳和缓解气候变化上起到重要作用<sup>[2-3]</sup>。开展竹林生态系统碳循环模型模拟研究能够准确评估竹林在固碳减排和缓解气候变化上做出的贡献,为竹林碳交易提供技术支撑。全球气候变化对森林生态系统碳循环造成了显著的影响<sup>[4]</sup>,给碳循环模型模拟带来了新的挑战,需要探索提高气候变化背景下森林碳循环模拟精度的方法。

极端干旱引起全球森林大面积死亡、生产力下降[4-5],引起陆地生态系统碳吸收量显著减少。未来全球降水区域差异将更加明显,尤其是亚热带和热带区域发生干旱的频率和强度将持续增加[6]。竹林受极端干旱天气事件影响极其脆弱,如2011年春季(4—5月)和2013年夏季(7—8月)持续高温等极端干旱天气,造成毛竹胸径减小、成竹率和采伐量降低,尤其引起大量新竹死亡,降低了毛竹林固碳量。大量新竹死亡改变毛竹林林分结构和功能,进而显著降低毛竹林生产力。已有相关研究报道了样地尺度下干旱对毛竹生态系统固碳能力的影响。采用通量塔观测数据分析表明受2013年8月干旱影响,安吉山川乡毛竹林净生态系统交换量(NEE,负值表示生态系统吸收CO<sub>2</sub>)相比2011年8月增加了80%[7]。干旱控制试验研究表明,与对照样地相比,干旱样地毛竹林植被层碳储量和年固碳量分别下降了13.14%和58.11%[8]。可见,干旱对毛竹林固碳能力造成了极大的影响。但是,干旱对区域尺度竹林碳固定的影响研究还未见报道。

区域尺度下干旱对毛竹林碳通量影响研究需要结合遥感技术与生态系统模型手段。光能利用率模型能够简便地将遥感数据融入模型中,已被广泛应用于森林生态系统的总初级生产力(gross primary productivity,GPP)估算[9-11]。已有研究分析了光能利用率模型模拟干旱对植被 GPP 影响的能力。 Dong 等[12] 比较了植被光合模型 (vegetation photosynthesis model, VPM)、温度和绿度混合模型 (temperature and greenness,TG)、绿度和辐射混合模型 (greenness and radiation,GR)和植被指数 (vegetation index,VI)模型,研究发现 VPM 将水分指数作为变量能够反映干旱对植被碳吸收的胁迫,从而能够更好地模拟干旱条件下植被 GPP。另外,单独采用增强型植被指数 (EVI) 难以反映干旱胁迫对植被 GPP 的影响。 Yuan 等[13]采用结合涡度相关技术的光能利用率模型 (eddy covariance-light use efficiency,EC-LUE)模拟干旱胁迫下植被 GPP的变化,结果表明 EC-LUE模型能够较好地表征干旱胁迫对植被 GPP 的影响。也有学者认为,现有的生态系统模型在模拟干旱胁迫对植被 GPP影响上还存在很多问题,干旱胁迫对植被 GPP影响机制还未了解清楚,还需要更多的研究将机制融入到模型中,进而解决现有生态系统模型模拟干旱胁迫下植被 GPP时存在较大不确定性等问题[14]。

为了提高模型解释干旱条件下毛竹林 GPP能力,改善区域尺度毛竹林碳吸收量估算精度。本研究以 2011 年春季干旱和 2013 年夏季干旱为研究对象,采用 2011,2013,2015 年毛竹林碳通量塔观测数据和遥感数据,通过分析干旱条件下环境因子与毛竹林 GPP之间的关系,总结干旱条件下 GPP 对环境因子的响应机制,并将该机制融入到 EC-LUE 模型中,评价改进后的 EC-LUE 模型在模拟干旱胁迫下毛竹林 GPP的能力,探讨提高干旱胁迫下 GPP模拟精度的可行方法,从而为精确模拟全球气候变化背景下区域

尺度毛竹林GPP提供理论依据和技术支撑。

## 1 研究区概况

安吉县位于东经119°14′~119°52′E,北纬30°23′~30°53′N,其地势自西南山区向东北丘陵平原成喇叭形倾斜展开,海拔大多在500~1 000 m。气候属亚热带海洋性季风气候,光照充足、气候温和、雨量充沛、四季分明,年均降水量1 400 mm,年均气温15.6 ℃。县境属中亚热带常绿阔叶林北部亚地带,森林覆盖率达到69.4%,拥有山林13.2万 hm²,其中竹林面积6.33万 hm²。毛竹林面积为4.99万 hm²,占森林总面积37.8%。2011年春季降水量全省平均为205.1 mm,比常年同期偏少6成,比上年偏少428.1 mm。由于降水持续偏少,2011年春季浙江省出现大范围干旱,4月下旬安吉出现35 ℃以上高温天气,出现严重干旱。2013年7月1日至8月18日,安吉县平均气温30.7 ℃,明显高于常年平均气温,气温高于35 ℃日数达到42 d,该时段降雨量比常年同期偏少61%<sup>[15]</sup>。2011年春季和2013年夏季高温干旱使安吉县竹产区的新竹胸径和成竹率下降,经济损失巨大<sup>[15]</sup>。

## 2 数据与方法

### 2.1 通量塔数据

采用开路涡度相关系统测定毛竹林与大气间  $CO_2$ 等湍流通量,观测塔高 40 m,探头安装在距地面 38 m处,约为植被冠层高度 3 倍。利用三维超声风速仪(CAST-3,Campbell Inc.,USA)测定三维风速和温度脉动,利用开路式红外  $CO_2/H_2O$ 分析仪(Li-7500,LiCor Inc.,USA)测定  $CO_2/H_2O$ 密度脉动。垂直梯度观测数据包含 7 层风速(010C,Metone,USA)、大气温度和湿度(HMP45C,Vaisala,Helsinki,Finland),安装高度分别为 1,7,11,17,23,30,38 m。净辐射仪传感器(CNR4,Kipp & Zonen,Netherlands)安装高度 15 m,用于收集辐射数据。采用土壤热通量观测仪(HFP01,Hukseflux,Netherlands)观测 3 cm 和 5 cm 深度的土壤热通量。廓线数据采用 LI-840  $CO_2/H_2O$ 分析仪(LiCor Inc.,USA)观测 7层  $CO_2$ 和  $H_2O$ 浓度。利用数据采集器 CR1000(CR1000,Campbell Inc,USA)记录并储存原始数据。

采用通量数据处理软件(EdiRe)和Matlab R2010b软件,对半小时尺度的通量观测数据进行处理,主要包括3个方面:通量数据校正、缺失数据插补和组分分解与统计。通量数据校正包含2次坐标轴旋转、空气密度脉动影响校正、储存项校正、异常值剔除、摩擦风速校正。由于仪器表面加热效应的大小与研究地点的年均温度呈显著负相关关系,本研究地点位于亚热带地区,年均温度较高,仪器表面加热效应影响较小,因此在数据校正时未进行仪器表面加热效应校正[16]。采用基于夜间数据的非线性回归法(Lloyd & Taylor 模型和 Michaelis-Menten 模型)进行 NEE 数据的插补和各组分分解[17]。日尺度 GPP 和潜热数据(LE)由半小时数据累积获得,当一天中半小时数据缺失量大于75%时,则对应日尺度数据定义为缺失数据。

#### 2.2 遥感数据处理

本研究所使用的MODIS数据来源于美国橡树岭国家实验室(https://daacmodis.ornl.gov),从该网站下载2011,2013,2015年MODIS NDVI(MOD13Q1)产品,该产品为16 d合成,空间分辨率为250 m。由于受云和大气等因素的影响,MOD13Q1存在噪声,在使用前需做平滑处理。采用上边缘平滑方法对MOD13Q1产品做平滑处理,修正不可靠数据,然后采用线性插值方法将16 d合成数据插值为日尺度数据。NDVI用于计算光合有效辐射吸收比率(Fraction of Absorbed PAR,FPAR),见式(1)。

$$FPAR = m \times NDVI + n$$
 (1)  
式(1)中: $m$ 和 $n$ 为经验参数, $m=1.24,n=-0.168$ 。

#### 2.3 方法

2.3.1 土壤相对含水量 土壤相对含水量(Relative Extractable Water, REW)是判断植物受水分胁迫的一个重要指标。当*REW*低于0.4时,表明植物发生水分胁迫。REW计算公式如下:

$$REW = \frac{\left(SWC - SWC_{\min}\right)}{\left(SWC_{\max} - SWC_{\min}\right)} \tag{2}$$

式(2)中:SWC(Soil Water Content)为土壤含水量; $SWC_{min}$ 为最低土壤含水量; $SWC_{max}$ 为最大土壤含水量,即田间持水量。本研究SWC采用 $0\sim50$  cm 土壤层平均SWC。参考通量观测数据以及文献资料<sup>[18]</sup>, $SWC_{min}$ 和 $SWC_{max}$ 分别设定为0.265 m³/m³ 和0.315 m³/m³。

2.3.2 EC-LUE模型 EC-LUE模型是基于光能利用率理论而开发的半经验生态模型,由最大光能利用率、光合有效辐射、FPAR和最大光能利用率调节因子4部分组成。EC-LUE模型采用蒸发系数(Evaporative fraction, EF)作为水分指标对最大光能利用率进行调节,将EF因子引入模型中将碳通量和水通量进行耦合,在一定程度上提高了模型的精确性[19]。在Yuan等[19]开发的EC-LUE模型基础上,参考Michealis-Menten光响应曲线模型,本研究考虑了GPP饱和问题,对模型进行了修改,其公式[20]如下:

$$GPP_{\text{EC-LUE}} = \frac{GPP_{\text{max}} \times \varepsilon_{\text{max}} \times \left(\min(T_s, EF) \times FPAR \times PAR\right)}{\varepsilon_{\text{max}} \times \left(\min(T_s, EF) \times FPAR \times PAR\right) + GPP_{\text{max}}}$$
(3)

$$EF = \frac{LE}{LE + H} \tag{4}$$

$$T_{s} = \frac{\left(T_{air} - T_{min}\right)\left(T_{air} - T_{max}\right)}{\left[\left(T_{air} - T_{min}\right)\left(T_{air} - T_{max}\right)\right] - \left(T_{air} - T_{opt}\right)^{2}}$$
(5)

式中: $GPP_{max}$ 为最优环境因子条件下潜在 $GPP(gC/m^2/d)$ ; $\varepsilon_{max}$ 为最大光能利用率( $gC/m^2/d$ ); $T_s$ 为温度对 $\varepsilon_{max}$ 的调节因子; $T_{min}$ 、 $T_{max}$ 和  $T_{opt}$ 分别为最低温度、最高温度和最适温度, $T_{min}$ 和  $T_{max}$ 分别设定为-6  $\mathbb{C}$ 和 40  $\mathbb{C}^{[21]}$ ;LE 为潜热;H 为显热;PAR(Photosynthetically Active Radiation)为光合有效辐射( $W/m^2$ )。

2.3.3 参数拟合与精度评价 采用非线性拟合方法(lsqcurvefit, Matlab R2010b)对模型的参数进行拟合。采用2011年通量塔观测数据拟合模型的参数,2013年和2015年通量塔观测数据用于验证模型预测精度。采用决定系数( $R^2$ )、均方根误差(Root Mean Square Error, RMSE)和相对均方根误差(Relative RMSE,RMSEr)3个指标进行精度评价。

## 3 结果与分析

## 3.1 GPP与环境因子的相关关系

在非干旱条件下,GPP随T的增加呈线性增加(图 1(a));GPP随 VPD的增加呈非线性增加,在 VPD 较低(VPD<0.5 kpa)时,GPP随 VPD增加而快速增加,随后增加趋缓(图 1(b))。干旱条件下,GPP随T增加呈先增加后降低的抛物线形式,通过多项式方程拟合得出 T为 15 °C 是 GPP开始随T增加而降低的临界温度,表明在干旱胁迫时,T超过 15 °C 后,将对 GPP起抑制作用;GPP随 VPD增加呈指数形式降低,表明在干旱胁迫时,VPD增加对 GPP起抑制作用。综上所述,非干旱和干旱条件下,GPP与T和 VPD的相关关系具有明显的差异,表现为由非干旱胁迫时的显著正相关转变为干旱胁迫条件下的显著负相关,表明受干旱胁迫时,T和 VPD增加将降低毛竹林碳吸收量。

#### 3.2 引入干旱胁迫的EC-LUE模型

根据 2011 年 4—5 月和 2013 年 7—8 月干旱条件下环境因子与毛竹林 GPP 的相关关系分析,得出 VPD、T和 REW 能够很好地表征干旱期间 GPP 变化,当 REW<0.4 时,GPP 随温度增加而降低的临界温度为 15 ℃,且 GPP 与 VPD 存在显著的指数递减关系。因此,将 VPD、T和 REW 添加到 EC-LUE 模型中,提高模型解释干旱胁迫下 GPP 变化的能力。引入干旱胁迫,改进后的 EC-LUE 模型(EC-LUE  $_{\mathrm{VPD}}$ )的表达式如下:

$$GPP_{\text{EC-LUE}_{\text{VPD}}} = \begin{cases} EC - LUE \times e^{(-b \times VPD)}, & T \ge 15^{\circ}\text{C}, REW \le 0.4 \\ EC - LUE, & other \end{cases}$$
 (6)

采用 2011 年通量塔观测数据对 EC-LUE 和 EC-LUE<sub>VPD</sub>模型进行参数拟合。EC-LUE 模型的  $\varepsilon_{\max}$ 、 $T_{\text{opt}}$ 、和  $GPP_{\max}$ 拟合值分别为 0.285 gC/m²/W、20.0  $^{\circ}$ C和 12 gC/m²/d;EC-LUE<sub>VPD</sub>模型的  $\varepsilon_{\max}$ 、 $T_{\text{opt}}$ 、 $GPP_{\max}$ 和 b 拟合值分别为 0.312 gC/m²/W、22.5  $^{\circ}$ C、12 gC/m²/d和 0.117。

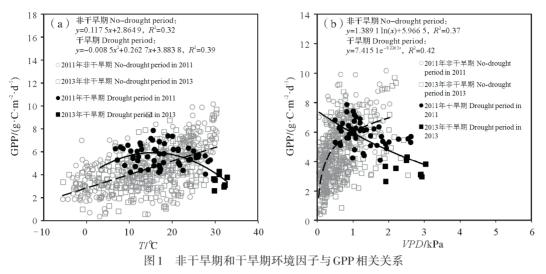


Fig.1 Relationships between environmental factors and GPP under no–drought period and drought period

#### 3.3 GPP模拟结果精度分析

EC-LUE和EC-LUE<sub>VPD</sub>模型得到的毛竹林GPP拟合值与观测值散点图表明EC-LUE和EC-LUE<sub>VPD</sub>模型得到的GPP拟合值和观测值之间相关性都比较高(图 2(a)和图 3(a)), $R^2$ 分别为 0.55 和 0.60、RMSE分别为 1.32 gC/m²/d 和 1.31 gC/m²/d、RMSEr分别为 26.75% 和 24.62%(表 1)。但是,EC-LUE和EC-LUE<sub>VPD</sub>模型用于预测 2013年和 2015年 GPP时存在明显的低估现象(图 2(b~c)和图 3(b~c)),精度有所降低,EC-LUE模型预测结果的 RMSEr为 28.68%~33.25%,EC-LUE<sub>VPD</sub>模型预测结果的 RMSEr为 26.68%~31.79%(表 1)。在预测干旱期间的 GPP时,EC-LUE模型存在明显的高估现象(图 2(a~b)),而 EC-LUE<sub>VPD</sub>模型能够解决 EC-LUE模型高估干旱条件下 GPP这一问题(图 3(a~b))。

表 1 EC-LUE 和 EC-LUE $_{vpd}$ 模型拟合和预测精度评价 Tab.1 Accuracy evaluation of GPP estimates from EC-LUE and EC-LUE $_{vpd}$  models

rubit recurred evaluation of GIT estimates from the field and the field <sub>vpp</sub> models								
	2011		2013		2015			
	RMSE $(g \cdot C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1})$	RMSEr/%	RMSE/ $(g \cdot C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1})$	RMSEr/%	RMSE/ $(g \cdot C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1})$	RMSEr/%		
EC-LUE	1.32	26.75	1.55	33.25	1.78	28.68		
$EC-LUE_{VPD}$	1.21	24.62	1.48	31.79	1.66	26.68		

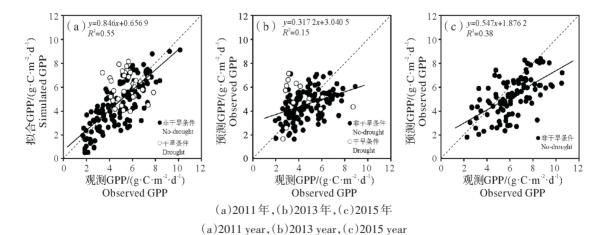


图 2 EC-LUE 模型得到的 GPP 与观测的 GPP 相关性

Fig.2 Relationships between GPP estimates from EC-LUE model and GPP observations

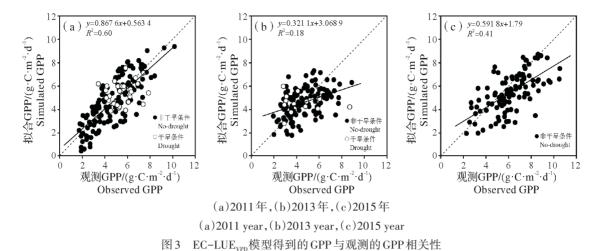


Fig.3 Relationships between GPP estimates from EC-LUE<sub>VPD</sub> model and GPP observations

EC-LUE<sub>VPD</sub>模型的精度稍高于EC-LUE模型(表1),主要原因是EC-LUE<sub>VPD</sub>模型提高了干旱条件下GPP预测精度(表2)。在非干旱条件下,EC-LUE<sub>VPD</sub>模型的精度与EC-LUE模型精度非常接近。但在干旱条件下,EC-LUE<sub>VPD</sub>模型的精度明显高于EC-LUE模型精度。相比EC-LUE模型,EC-LUE<sub>VPD</sub>模型在拟合 2011年干旱条件下GPP时RMSEr降低了 7.7%,在预测 2013年干旱条件下GPP时RMSEr降低了 13.74%(表2)。2013年的GPP预测精度明显低于2015年的GPP预测精度,说明干旱极端天气事件增加了模型模拟毛竹林GPP的难度。

表2 非干旱和干旱条件下EC-LUE和EC-LUE<sub>VPD</sub>模型预测精度评价
Tab.2 Accuracy evaluation of GPP estimates from EC-LUE and EC-LUE<sub>VPD</sub>
models under no-drought and drought stress

		2011		2013	
		RMSE/ $(g \cdot C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1})$	RMSEr/%	RMSE/ $(g \cdot C \cdot m^{-2} \cdot d^{-1})$	RMSEr/%
非干旱条件	EC-LUE	1.22	25.43	1.36	30.35
No-drought	$EC-LUE_{VPD}$	1.20	25.08	1.35	30.07
干旱条件	EC-LUE	1.64	29.81	2.43	57.43
Drought	$ECLUE_{VPD}$	1.22	22.11	1.90	43.64

## 4 讨论

光能利用率模型在模拟毛竹林生态系统日尺度 GPP上仍然存在较大的不确定性。这主要归因于许多机理问题没有融入到模型结构中以及模型驱动参数存在较大的不确定性和误差,从而使得现有的模型不能很好地解释森林生态系统 GPP 变化[14,22]。通过分析干旱条件下毛竹林 GPP 对环境因子的响应,发现 REW、T和 VPD 能够反映毛竹林 GPP 对干旱的响应,在此基础上将干旱条件下 GPP 随 VPD增加呈指数递减关系添加到 EC-LUE 模型中,开发适合于模拟干旱条件下毛竹林 GPP 的 EC-LUE vpp 模型。在模拟干旱条件下毛竹林 GPP 时,EC-LUE 模型中,开发适合于模拟干旱条件下毛竹林 GPP 的 EC-LUE vpp 模型在一定程度上解决了高估的问题,提高了 GPP预测精度。可见,将 VPD添加到生态系统模型中能够提高干旱条件下 GPP 模拟精度。该结论与现有研究得出的结论一致,如 Lasslop等[17]将 VPD添加到光响应模型中,得出模型能够解释植被"午休"时高 VPD 对 GPP 的抑制作用,提高 GPP 预测精度。 VPD 和 REW 是指示气孔开合的重要指标。在非干旱条件下,诸多研究已表明 GPP 随 T和 VPD 增加而增加[23]。在干旱条件下,随着 T和 VPD 升高,植被通过气孔蒸腾来散热,在水分处于匮缺状态下,植被为了减少水分丢失迫使气孔逐渐关闭,进而降低光合效率,导致 GPP降低,当干旱加重时将引起导管内水分传输发生断裂出现气穴现象,出现死亡[24]。例如,在干旱条件下,当 VPD 超过 0.9 kPa 时毛竹林叶片的光饱和点将减小,从而降低毛竹林的固碳能力<sup>[8]</sup>。

当 VPD 大于1 kPa 时,针叶林生态系统 GPP 受到抑制[<sup>25]</sup>。干旱胁迫下,当 VPD 小于1.3 kPa 时,人工针叶林碳吸收量随 VPD 增加而增加,当 VPD 超过1.3 kPa 时,碳吸收量随 VPD 增加呈下降趋势<sup>[26]</sup>。在水分胁迫条件下,当 VPD 超过1.2 kPa 时,农田生态系统碳吸收量出现降低的现象<sup>[27]</sup>。上述研究结论与本文研究结果一致。除 VPD 外,土壤湿度、电子传递速率、1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶羧化速率、叶肉对 CO<sub>2</sub>的电导率也能很好地解释植被 GPP 对干旱响应,可用于提高模型预测干旱条件下碳循环精度<sup>[23,28]</sup>。干旱对森林生态系统碳吸收和生产力影响存在滞后效应<sup>[29]</sup>,该效应会降低环境和生物因子与 GPP 之间的关联性,从而影响模型模拟精度<sup>[30]</sup>。

EC-LUE模型存在高估干旱条件下毛竹林 GPP的问题。其他生态系统模型在估算森林生态系统 GPP时也同样出现高估的现象,主要原因是现有的模型解释干旱对 GPP影响机制的能力还有待提高[31]。 EF是 EC-LUE模型中指示水分胁迫的因子,但在本研究中发现 EF并未能很好地解释干旱对毛竹林 GPP影响,这与 GPP和蒸腾作用对干旱的响应方式存在差异有关,干旱降低植被光合作用的同时并不一定伴随着蒸腾作用的降低。已有研究表明,当 VPD增加时 GPP受到抑制,但水分蒸腾量仍然保持较高的水平[25]。在干旱条件下,草地的蒸腾作用甚至出现增强的现象[32]。在干旱条件下,毛竹林生态系统的 EF并未显著降低,不能很好地表征干旱条件下水分对  $\varepsilon_{max}$  限制作用,从而使得 EC-LUE模型在预测干旱条件下毛竹林 GPP时精度较低。另一方面,最近研究表明植被在缺水的条件下,即使气孔关闭,仍然可以通过叶片的表皮失水,忽略叶片表皮水蒸发,将导致模型高估植被碳吸收能力[33],这可能也是干旱条件下, EF值没有出现显著降低的原因。

## 5 结论和建议

本研究对EC-LUE模型模拟干旱胁迫下毛竹林GPP进行了评价,结果表明EC-LUE模型在模拟干旱胁迫下毛竹林GPP时存在高估的现象,可见EF未能很好地表征干旱对毛竹林GPP的影响,进而可推测毛竹林ET与GPP对干旱胁迫的响应方式存在差异,这个结论需要在下一步工作中进行验证。T和VPD与GPP的相关关系在干旱期间发生了显著改变,由非干旱条件下的正相关转变为负相关。干旱胁迫下,T超过临界值后将对GPP起到抑制作用,VPD对GPP也起抑制作用,随着VPD增加GPP呈指数递减。在分析干旱胁迫下毛竹林GPP与环境因子相关关系的基础上,将VPD、REW和T添加到EC-LUE模型中,开发了适合于模拟干旱胁迫下毛竹林GPP的模型EC-LUE<sub>VPD</sub>。与EC-LUE模型比较发现,EC-LUE<sub>VPD</sub>能够消除干旱胁迫下医C-LUE模型高估GPP的问题,提高了干旱胁迫下毛竹林GPP模拟精度,该模型改进方式还需在其他森林类型中进行验证。

## 参考文献:

- [1] 国家林业局.全国森林资源统计(1999-2003) [DB/OL].http://www.forestry.gov.cn/portal/main/s/65/content-90.html. State Forestry Administration.National forest resources statistics(1999-2003) [DB/OL].http://www.forestry.gov.cn/portal/main/s/65/content-90.html.
- [2] 陈先刚,张一平,张小全,等.过去50年中国竹林碳储量变化[J].生态学报,2008,28(11):5218-5227.

  Chen X G, Zhang Y P, Zhang X Q, et al.Carbon stock changes in bamboo stands in China over the last 50 years [J].Acta Ecologica Sinica,2008,28(11):5218-5227.
- [3] 余林,徐海宁,肖复明,等. 不同类型毛竹林土壤团聚体有机碳特征研究[J]. 江西农业大学学报,2017,39(4): 713-720
  - Yu L, Xu H N, Xiao F M, et al. The characters of soil aggregate organic carbon under different types of *Phyllostachys edulis* Forest[J]. Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2017, 39(4):713-720.
- [4] Zhao M S, Running S W.Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009[J]. Science, 2010, 329(5994);940.
- [5] Peng C H, Ma Z H, Lei X D, et al. A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests [J]. Nature Climate Change, 2011, 1(9):467-471.

- [6] Lau K M, Wu H T, Kim K M.A canonical response of precipitation characteristics to global warming from CMIP5 models[J]. Geophysical Research Letters, 2013, 40(12):3163-3169.
- [7] 陈晓峰, 江洪, 牛晓栋, 等. 季节性高温和干旱对亚热带毛竹林碳通量的影响[J]. 应用生态学报, 2016, 27(2): 335-344.
  - Chen X F, Jiang H, Niu X D, et al. Effect of seasonal high temperature and drought on carbon flux of bamboo forest ecosystem in subtropical region [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2016, 27(2):335-344.
- [8] 李谦.模拟于旱对毛竹林土壤呼吸和碳储量的影响[D].北京:中国林业科学研究院,2014:41.

  Li Q.Effects of simulation drought on soil respiration and carbon storage in a *Phyllostachys pubescens* stands[D].Beijing: Chinese Academy of Forestry,2014:41.
- [9] 袁文平,蔡文文,刘丹,等.陆地生态系统植被生产力遥感模型研究进展[J].地球科学进展,2014,29(5):541-550. Yuan W P, Cai W W, Liu D, et al. Satellite-based vegetation production models of terrestrial ecosystem: an overview[J]. Advances in Earth Science, 2014, 29(5):541-550.
- [10] 官凤英,夏明鹏,范少辉,等.福建省毛竹NPP遥感估算及其时空格局研究[J].西北林学院学报,2017,32(1): 218-223.
  - Guan F Y, Xia M P, Fan S H, et al. Remote sensing-based estimation of *Phyllostachys heterocycla* cv. *pubescens* NPP and its spatio-temporal variation analysis in Fujian[J]. Journal of Northwest Forestry University, 2017, 32(1):218-223.
- [11] 马敏娜,袁文平.青藏高原总初级生产力估算的模型差异[J].遥感技术与应用,2017,32(3):406-418.

  Ma M N, Yuan W P.Model differences in gross primary production the Qinghai-Tibet Plateau[J].Remote Sensing Technology and Application, 2017, 32(3):406-418.
- [12] Dong J W, Xiao X M, Wagle P, et al. Comparison of four EVI-based models for estimating gross primary production of maize and soybean croplands and tallgrass prairie under severe drought [J]. Remote Sensing of Environment, 2015, 162 (162): 154-168.
- [13] Yuan W P, Cai W W, Chen Y, et al. Severe summer heatwave and drought strongly reduced carbon uptake in Southern China [J]. Scientific Reports, 2016, 6(6): 18813.
- [14] Mcdowell N G, Ryan M G, Zeppel M J, et al. Feature: Improving our knowledge of drought-induced forest mortality through experiments, observations, and modeling[J]. New Phytologist, 2013, 200(2): 289-293.
- [15] 柳丽娜,董敦义,李云,等.浙江安吉县毛竹林高温于旱灾害调研报告[J].世界竹藤通讯,2014,12(1):24-28. Liu L N, Dong D Y, Li Y, et al.Investigation of Moso bamboo forest under high temperature and drought disaster[J].World Bamboo and Rattan,2014,12(1):24-28.
- [16] 王兴昌,王传宽,刘帆,等.利用细丝热电偶评估涡度相关系统开路分析仪表面加热效应[J].应用生态学报,2017,28 (3) 983-991
  - Wang X C, Wang C K, Liu F, et al. Assessing the surface heating effect of the open-path analyzer of an eddy covariance system with fine-wire thermocouples [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2017, 28(3), 983-991.
- [17] Lasslop G, Reichstein M, Papale D, et al. Separation of net ecosystem exchange into assimilation and respiration using a light response curve approach; critical issues and global evaluation [J]. Global Change Biology, 2010, 16(1):187-208.
- [18] 包刚,王潮炎,徐丽君,等.农林保水剂对毛竹幼苗生长及叶片光合特性的影响[J].福建农林大学学报(自然版), 2013,42(4):385-390.
  - Bao G, Wang C Y, Xu L J, et al. Effects of agroforestry absorbent polymer on the growth and photosynthetic characteristics of moso bamboo (*Phyllostachys edulis*) seedling[J]. Journal of Fujian Agriculture and Forestry University (Natural Science Edition), 2013, 42(4):385-390.
- [19] Yuan W P, Liu S G, Zhou G S, et al. Deriving a light use efficiency model from eddy covariance flux data for predicting daily gross primary production across biomes [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2007, 143(3/4): 189-207.
- [20] 徐小军,周国模,杜华强,等.毛竹林总初级生产力年际变化及其驱动因素——以安吉县为例[J].生态学报,2016,36 (6):1636-1644.
  - Xu X J, Zhou G M, Du H Q, et al. Interannual variability of moso bamboo forest gpp and its driving factors: a case study of Anji County[J]. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(6): 1636-1644.

- [21] Xu X J, Du H Q, Zhou G M, et al. Eddy covariance analysis of the implications of drought on the carbon fluxes of Moso bamboo forest in southeastern China[J]. Trees, 2016, 30(5):1807-1820.
- [22] Verma M, Friedl M A, Law B E, et al. Improving the performance of remote sensing models for capturing intra- and inter-annual variations in daily GPP: An analysis using global FLUXNET tower data[J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2015, s(214/215):416-429.
- [23] 闫敏,李增元,田昕,等.黑河上游植被总初级生产力遥感估算及其对气候变化的响应[J].植物生态学报,2016,40 (1):1-12.
  - Yan M, Li Z Y, Tian X, et al.Remote sensing estimation of gross primary productivity and its response to climate change in the upstream of Heihe River Basin[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2016, 40(1):1-12.
- [24] Van der Molen M K, Dolman A J, Ciais P, et al. Drought and ecosystem carbon cycling [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2011, 151(7):765-773.
- [25] Anthoni P M, Law B E, Unsworth M H.Carbon and water vapor exchange of an open-canopied ponderosa pine ecosystem [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 1999, 95(3):151-168.
- [26] 顾峰雪,于贵瑞,温学发,等.干旱对亚热带人工针叶林碳交换的影响[J].植物生态学报,2008,32 (5):1041-1051. Gu F X, Yu G R, Wen X F, et al. Drought effects on carbon exchange in a subtropical conif-erous plantation in China[J]. Journal of Plant Ecology, 2008, 32 (5):1041-1051.
- [27] Pingintha N, Leclerc MY, Beasley JP, et al. Hysteresis response of daytime net ecosystem exchange during drought [J]. Biogeosciences, 2010, 7(3):1159-1170.
- [28] Keenan T, García R, Friend A D, et al.Improved understanding of drought controls on seasonal variation in Mediterranean forest canopy CO<sub>2</sub> and water fluxes through combined in situ measurements and ecosystem modelling [J]. Biogeosciences, 2009, 6(1):1423-1444.
- [29] 柳艺博,王怀清,居为民.干旱对江西省森林生产力的影响特征[J].自然灾害学报,2016,25(3):67-77. Liu Y B, Wang H Q, Ju W M.Characteristics of drought effects on forest productivity in Jiangxi Province[J].Journal of Natural Disasters,2016,25(3):67-77.
- [30] Zhou S, Zhang Y, Caylor K K, et al. Explaining inter-annual variability of gross primary productivity from plant phenology and physiology [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 2016, 226-227:246-256.
- [31] Powell T L, Galbraith D R, Christoffersen B O, et al. Confronting model predictions of carbon fluxes with measurements of Amazon forests subjected to experimental drought [J]. New Phytologist, 2013, 200(2):350.
- [32] Ferlan M, Alberti G, Eler K, et al. Comparing carbon fluxes between different stages of secondary succession of a karst grass-land [J]. Agriculture Ecosystems & Environment, 2011, 140(1/2): 199-207.
- [33] Ledford H.Overlooked water loss in plants could throw off climate models [J]. Nature, 2017, 546(7660):585-586.