HAL
open science

GreenLab - (A functional-structural model for adults of Pinus tabulaeformis based on GreenLab)

Hong Guo, Xiangdong Lei, Veronique Letort, Yuanchang Lu

To cite this version:

Hong Guo, Xiangdong Lei, Veronique Letort, Yuanchang Lu. GreenLab - (A functional-structural model for adults of Pinus tabulaeformis based on GreenLab). Chinese Journal of Plant Ecology, 2011, 35 (4), pp.422-430. 10.3724/SP.J.1258.2011.00422 . hal-00781236

HAL Id: hal-00781236

https://hal.science/hal-00781236v1

Submitted on 25 Jan 2013

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

植物生态学报 2011, **35** (4): 422□430 doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.00422
Chinese Journal of Plant Ecology http://www.plant-ecology.com

基于GreenLab原理构建油松成年树的结构-功能模型

国 红[1*] 雷相东[1] Veronique LETORT[2] 陆元昌[1]

[1]中国林业科学研究院资源信息研究所, 北京 100091; [2]Laboratory of Applied Mathematics, Ecole Centrale Paris, 92295 Châtenay Malabry, France

摘 要 林木的结构-功能模型(functional-structural tree modeling, FSTMs)是基于器官级组件构建的将植物结构和功能结合起来的一类模型, 在应用于成年树时需要解决拓扑结构复杂性和年轮分配模式普适性的问题。该文以18年生和41年生的油松(*Pinus tabulaeformis*)成年树为研究对象, 将GreenLab模型应用到成年树的模拟中。采用破坏性取样, 实测了2株油松成年树的形态结构, 利用子结构模型解决成年树拓扑结构复杂性的问题, 引入年轮影响系数λ, 将全局分配模式和Pressler模式结合起来, 解决年轮分配模式在不同年龄和环境条件下不同的问题。模型的直接参数通过实测数据获得, 隐含参数利用非线性最小二乘法拟合反求获得。通过实测数据与模拟数据的对比、模拟数据与经验模型模拟数据的对比, 对模型的模拟效果进行了评估, 发现节间总重、针叶总重、树高、树干节间重观测值和模型模拟值建立的回归方程的决定系数为0.84□0.98, 结构-功能模型与经验模型对总生物量模拟的决定系数为0.95, 表明该模型能较真实地反映油松的结构和生长过程。

关键词 林木结构-功能模型, 油松, 年轮生长, 拓扑结构

A functional-structural model for adults of *Pinus tabulaeformis* based on GreenLab

GUO Hong[1*], LEI Xiang-Dong[1], Veronique LETORT[2], and LU Yuan-Chang[1]

[1]Research Institute of Forest Resource Information Techniques, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; and [2]Laboratory of Applied Mathematics, Ecole Centrale Paris, 92295 Châtenay Malabry, France

Abstract

Aims In functional-structural plant modeling, trees are composed of elements at the organ level and combined physiological processes and morphological structures. When it is applied to adult trees, we must deal with complexity of topology and consider ring growth. Our objective was to apply the functional structural model GreenLab to adult *Pinus tabulaeformis* trees and parameterize and validate the model.

Methods Destructive sampling was done to collect detailed data including structure and biomass measurements from one 18-year and one 41-year *P. tabulaeformis*. To extend its application in adult tree growth analysis, we used substructure model to simplify tree topology and introduce ring biomass allocation parameter λ to mix Pressler model and common pool model to analyze tree ring growth in different ages and different environments. Direct parameters were attained from the measurement data, and hidden parameters of the model were calibrated using the generalized least squares method. The model was validated by comparing simulation data with observed data and comparing simulation data to data calculated by empirical model.

Important findings Simulations of *P. tabulaeformis* growth based on the fitted parameters were reasonable. The coefficients of determination of linear regression equations between observations and predictions ranged from 0.84 to 0.98. The coefficient of determination of linear regression equations between GreenLab simulation data and empirical simulation data was 0.95. The results showed that the GreenLab model can be a new tool to simulate tree biomass at different growth cycles.

Key words functional-structural tree modeling, *Pinus tabulaeformis,* ring growth, topological structure

林木结构-功能模型整合了树木的形态结构和生理生态功能特征, 考虑了树木生长发育与环境因子的交互作用, 自20世纪90年代以来逐渐成为树木模型和模拟领域的研究热点(de Reffye *et al*., 1999;

收稿日期Received: 2010-09-09 接受日期Accepted: 2010-11-18
* E-mail: hongguo@caf.ac.cn

Sievänen *et al*., 2000)。GreenLab模型在农作物及林木中有广泛的应用(Guo *et al*., 2006), 是目前应用较多的结构-功能模型之一。但到目前为止, 在林木上面的应用以幼树为主(国红等, 2009; 王峰, 2009), 在成年树上的应用较少。将GreenLab模型应用到由成千上万的基本单元组成的成年树, 需要解决测量和数据计算耗时过多等问题, 这就要求选用适当的简化方法和程序算法提高模型计算的速度。本文将GreenLab模型应用到18年生和41年生油松(*Pinus tabulaeformis*)成年树的生长模拟和可视化中, 采用分层抽样体系, 将树木枝的级别和轮(whorl)看成是抽样的层, 从每一层中用典型抽样的方法抽取平均枝详细测量, 节省了测量时间; 并引用子结构模型(Yan *et al*., 2004), 提高了模拟和计算程序的速度, 使GreenLab模拟油松成年树成为可能。

直径(径向)生长也称年轮生长、次生生长、二次生长, 是树木生长模拟的重要组成部分, 对油松成年树来说, 更是必须考虑的内容。对于直径生长模拟, Mitchell (1975)在花旗松(*Pseudotsuga menziesii*)的研究中考虑了树冠竞争, 认为树木年轮的进阶和年轮上方树木叶子的个数是成比例的。Houllier等(1995)将该模型应用到云杉(*Picea asperata*)的研究中。LIGNUM模型(Perttunen *et al*., 2001)将管道模型的理论应用于年轮生长的研究。近年来, 有些研究者希望能将过程模型和结构模型结合起来, 二者共同作用于年轮的生长。Deleuze和Houllier (1997)应用反馈-分散模型来进行年轮生长的研究, 但是此研究没有考虑树冠结构的影响。在结合前人研究的基础上, 本研究引入年轮生长影响系数λ, 将Pressler模型和全局分配模式(common pool)组合起来, 考虑两种效应的综合影响, 实现了适用于不同年龄油松年轮生长的模拟。

1 研究材料和测量方法

本研究所用的样本为2006年5月取自西山林场的1株41年生和2008年11月取自园艺奇苗圃的1株18年生油松。西山林场和园艺奇苗圃均位于北京市, 该地春秋两季风沙大, 夏天干旱炎热, 降水多集中在7、8月。年降水量为631.2 mm, 年平均气温12 ℃, 年无霜期为220天。早霜出现在10月中旬, 晚霜结束于3月下旬。风向以西北风为主, 主要发生在冬季和春季。

本文采用分层随机抽样(stratified random sampling)的方法, 将树枝的级别和轮作为层, 在每一层内再通过典型抽样的方法抽取一个平均枝进行测量。具体来说, 对树干部分, 每个生长单元抽取一个一级枝进行详细测量, 即测量该枝的形态结构(节间长度和节间直径)和生物量(节间生物量和针叶生物量), 对于其他枝仅测量其生物量(节间生物量和针叶生物量), 对于抽取的一级枝所附着的二级枝, 采用同样的方法, 对于三级枝依次类推。

参考西北林学院造林教研室测定的结果, 油松二年生苗的根、茎和叶3个器官的含水率在50%□55%之间, 大致接近或相差±4% (孙时轩, 1992)。本研究假设油松节间和叶的含水率是相同且恒定的, 取50%, 下文生物量均为鲜质量。

2 研究方法

2.1 GreenLab模型的基本原理

GreenLab模型是由中法双方合作研究机构共同研究发展的、基于一系列植物学知识作出假设并兼顾了植物形态和植物功能的模型(Hu *et al*., 2003), 其中源-汇驱动是其功能模型的主要机理。该模型采用双尺度自动机模拟植物结构的形成, 通过模拟植株的生物量生产与基于植株拓扑结构的生物量分配, 以及器官生物量积累与器官形态的关系, 并行模拟植物的结构-功能过程, 从而更精确地模拟植物的生长。GreenLab模型的基本原理可以参考Guo等(2006)和国红等(2009)文献, 在此不作详细叙述。

2.2 子结构模型的概念及构建方法

按照林木结构-功能模型的结构构建, 成年树是由成千上万个组件构成的, 需要耗费大量的计算时间进行模型拟合和运算。本文采用子结构模型(sub-structure algorithm)来简化树木组件个数, 达到减少计算时间的目的, 从而使得用GreenLab拟合成年树成为可能。子结构模型由Yan等(2004)最先提出, 是相对于结构的概念, 子结构是结构的一部分。子结构由顶芽及顶芽产生的不同类型的节元和节元上附着的不同生理年龄(physiological age)的腋芽或者由这些腋芽产生的枝组成(Cournède *et al*., 2006)。生理年龄用来区别枝的不同类型, 一个生理年龄对应于一个类型的枝, 本文中不同的生理年龄对应着不同级别的枝。通过子结构模型可以构建1到若干个生长循环后的完整的树木结构, 对于

doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.00422

GreenLab的确定型模型, 所有具有相同生理年龄和实际年龄的子结构是一致的。在生长周期为t时, 一个子结构模型的主要特征可以由其生理年龄和实际年龄表达, 记为S_t(p)。图1列出了树龄为4的生理年龄分别为1、2、3和4的子结构。

某一子结构的总数量为P_t, 这一数量相对器官个数来说是相当少的, 因而, 子结构模型将节省大量的计算时间。根据子结构模型原理, 结合油松的拓扑结构特征, 本文探索了适合油松子结构构建的方法。

本研究以实际年龄为T的树为例, 生理年龄最大为4, 即树木最大分支级别为3级, 构建方法是:

首先, 从构建$S_t(4)$开始, 选择实际年龄为t的三级枝, 其节间生物量和针叶生物量之和记为$sq_t(4)$, 这些枝的个数根据实测为m个, 选择节间生物量和针叶生物量之和$q_t(4)$相对平均的枝, 即接近平均值的枝作为$S_t(4)$。生理年龄为4的子结构的个数取决于实际年龄的最大值, 根据实际测量, 油松至少要第二年才能生长出一级枝, 一级枝的实际年龄最大值为T□1, 二级枝为T□2, 三级枝为T□3, 即三级枝的年龄为1≤ t ≤ T□3。$S_t(4)$的个数$n_t(4)$根据实际年龄为t的总生物量和$q_t(4)$之比四舍五入得到;

$$n_t(4) = round\left(\frac{\sum_{i=1}^{m} sq_t(4)}{q_t(4)}, 0\right) \tag{1}$$

按照同样的方法选择二级枝子结构$S_t(3)$, 这样的子结构数量理论上有T□2个; 因为一级枝在每一轮中仅抽取一个, 因而一级枝的主干可以根据实际测量值直接得到。

2.3 年轮生长分配模型

树木是多年生维管植物, 与草本植物不同, 树木生长除了包含高生长(初次生长), 还要考虑直径生长(二次生长)。直径生长是形成层(即侧生分生组织)细胞向平周方向分裂的结果。形成层原始细胞向内形成次生木质部, 向外形成韧皮部, 于是树木的直径不断增大。GreenLab模型假设树木中所有节间年轮在生长周期i时所获得的生物量和生长周期i□1时总生物量/总需求的关系成比例, 见(2)式:

$$Q_{rg}(i) = a + b\,\frac{Q(i-1)}{D(i-1)} \tag{2}$$

其中, $Q_{rg}(i)$是第i个生长周期内分配到年轮的生物量。a是截距, b是斜率。

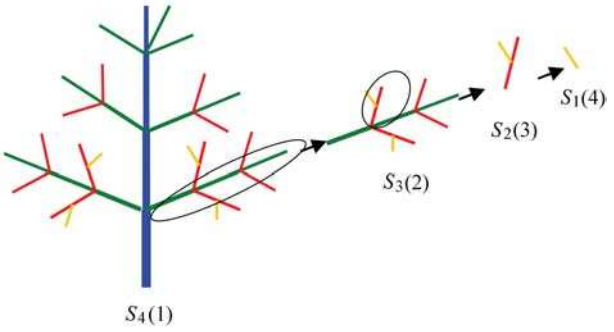

图1 基于测量数据的子结构构建示意图。S_t(p), 生理年龄为p、实际年龄为t的子结构(p = 1, 2, 3, 4; t = 1, 2, 3, 4)。
Fig. 1 Construction of substructure based on measurement data. S_t(p) is the substructure whose physiological age is p and chorological age is t (p = 1, 2, 3, 4; t = 1, 2, 3, 4).

则第i个生长周期内年轮的需求D_{rg}为:

$$D_{rg} = \frac{Q_{rg}(i-1)}{Q(i-1)} = p_0 + p_1\,\frac{Q(i-1)}{D(i-1)} \tag{3}$$

其中, p_0是年轮分配截距, p_1是年轮分配斜率。

按照GreenLab模型的理论, 假设每年生产的生物量分配到年轮的部分Q_{rg}先放在一个公共池中, Q_{rg}和它的需要Q/D成比例。从这个公共池中, Q_{rg}通过两种生物量分配模式分配到各个节间中。这两种模式一种是全局分配模式, 一种是Pressler模式(Guo *et al*., 2007)。全局分配模式中, 在每个生长循环, 分配到每个节间的年轮中的生物量是由其生理年龄k和其长度l (k,i)决定的:

$$D_{pool}(i) = \sum_{k=1}^{PA_m} N_i(k,i)\cdot p_{rg}(k)\cdot l(k,i) \tag{4}$$

式中, PA_m是生理年龄的最大值, l (k,i)是N_i (k,i)个生理年龄为k, 实际年龄为i的节间的长度, P_{rg} (k)是生理年龄为k的年轮的汇强。Pressler模式中, 分配到每个年轮的生物量和这个节间以上的叶子的个数成比例。这也就意味着, 每个叶子将产生的生物量输入到管道中, 运输到树木的底端, 运输过程中节间得到的生物量与其到达叶子的长度成比例, 其模型可以表达为:

$$D_{pressler}(i) = \sum_{k=1}^{PA_m} \sum_{p\in P_k} N_a(k,i,p)\cdot p_{rg}(k)\cdot l(k,i) \tag{5}$$

式中, N_a (k,i,p)是生理年龄为k的第p个位置的节间在生长周期i时的叶子个数, p是树木结构的位置参

数, P_k是树木生长周期都是i、生理年龄为k的节元的一系列可能的位置。Pressler模型在一些研究中有应用, 但这一模型随树种和环境的不同, 模拟效果时好时坏。

GreenLab模型认为年轮生物量的分配模式受这两种模式的联合影响, 因而引入λ ($0 \leqslant \lambda \leqslant 1$)将这两个模型耦合, 当$\lambda = 1$时, 树木的年轮分配模式为Pressler模式, 生物量全部向位于侧枝以下的部位传输; 当$\lambda = 0$时, 为全局分配模式, 生物量在树木全局中分配; 当$0 < \lambda < 1$时, 说明其受两种模式的综合效应影响, 如式(6)所示, 其中, q_{rg} (k, i, p)是生理年龄为k的第p个位置的节间在生长周期为i时可以获得的年轮生物量。一般认为, 当环境因素、树种、年龄不同时, 树木的年轮分配模式不同, λ也不同。

$$q_{rg}(k,i,p)=\left(\frac{1-\lambda}{D_{pool}(i)}+\frac{\lambda N_a(k,i,p)}{D_{pressler}(i)}\right)\cdot p_{rg}(k)\cdot l(k,i)\cdot Q_{rg}(i) \tag{6}$$

3 模型模拟

3.1 直接参数求解

模型参数包括直接参数和隐含参数。直接参数是通过观察和测量数据计算获得的, 在本文中有节间汇强(sink strength) P_e、叶的汇强P_a、节间异速生长的比例系数b_e和形状系数β及针叶的比叶重SLW。P_e和P_a根据油松当年生新梢节间和叶的比率关系求出, 计算方法见国红等(2009)文献。

节间异速生长关系指节间长度和节间生物量之间的相关关系, 由图2可以看出, 无论是41年生还是18年生油松, 各级枝节间生物量和针叶生物量之间都有着较好的相关关系, 决定系数R^2为0.60□0.82, 与41年生油松相比, 18年生油松各级枝的R^2均较大。41年生油松的一级枝、二级枝、三级枝的针叶生物量和节间生物量的比例均大于18年生油松, 三级枝的针叶生物量和节间生物量的比例相差较小, 这说明随着油松年龄的增大, 汇强会有变化。由表1也可以得出相同的结论。由于41年生油松和18年生油松的立地条件和生长环境不同, 因此对于油松树种在相同条件下, 是否有随着年龄增大而针叶汇强增大的现象, 需要更多试验数据的验证。

图3A和图3B分别是41年生油松和18年生油松的一级枝、二级枝、三级枝节间重量和节间直径的异速关系, 41年生的R^2为0.70□0.91 ($p < 0.000\ 1$), 18年生的R^2为0.73□0.93 ($p < 0.000\ 1$), 说明两个年龄段的节间重量和节间直径之间存在显著的异速生长关系, 这为从节间重量推算节间直径、节间截面积奠定了基础。根据表1所示, 41年生油松和18年生油松的节间异速生长参数b_e和β相差不大, 说明节间异速生长关系随年龄变化不大。

3.2 隐含参数

模型中生物量生产的阻力系数和植物的投影面积等是内在的、瞬态的参数, 从测量的角度来说很难获得, 因而通过经典的拟合无法获得, 这些参数称为隐含参数。从模型的角度而言, GreenLab模型的输出变量(器官个数、尺寸和器官生物量)和这些参数之间的关系是隐式的、非线性的, 因而这些参数的获得需要通过模型反求。

本文所求解的隐含参数包括针叶的投影面积

表1 油松成年树的直接参数
Table 1 Directly measured parameters for adults of *Pinus tabulaeformis*

参数 Parameter	含义 Meaning	属性 Trait							
		18年生 18-year-old				41年生 41-year-old			
		PA_1	PA_2	PA_3	PA_4	PA_1	PA_2	PA_3	PA_4
P_e	节间汇强 Internode sink	0.10	0.11	0.03	0.01	0.10	0.05	0.02	0.003
P_a	针叶汇强 Needle sink	1.00	0.37	0.16	0.23	1.00	0.44	0.35	0.01
b_e	节间的比例系数 Scale coefficient of internodes		26.51	29.19	33.99		26.30	33.33	32.81
β	节间的形状系数 Form coefficient of internodes		0.04	□0.20	□0.36		□0.02	0.20	0.36
SLW	比叶重 Specific leaf weight	0.08 g·cm^{-2}							

PA_i, 第i个生理年龄(i = 1, 2, 3, 4)。
PA_i, physiological age i (i = 1, 2, 3, 4).

doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.00422

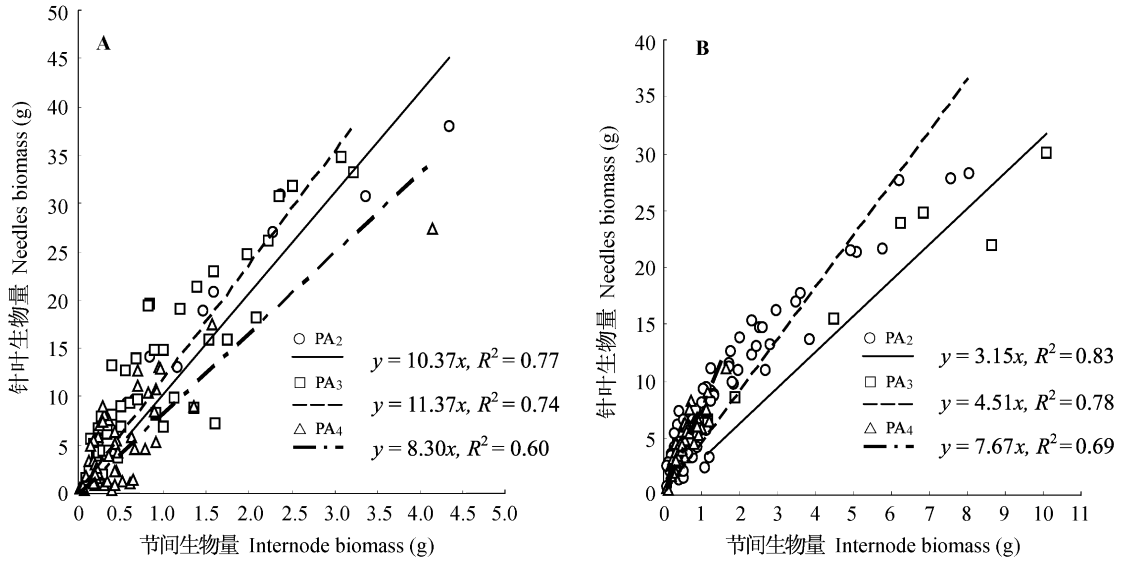

图2 节间生物量和针叶生物量的比例关系图。**A,** 18年生。**B,** 41年生。PA_i, 第*i*个生理年龄(*i* = 1, 2, 3, 4)。
Fig. 2 Biomass ratio between internodes and needle. **A,** 18-year-old. **B,** 41-year-old. PA_i, physiological age *i* (*i* = 1, 2, 3, 4).

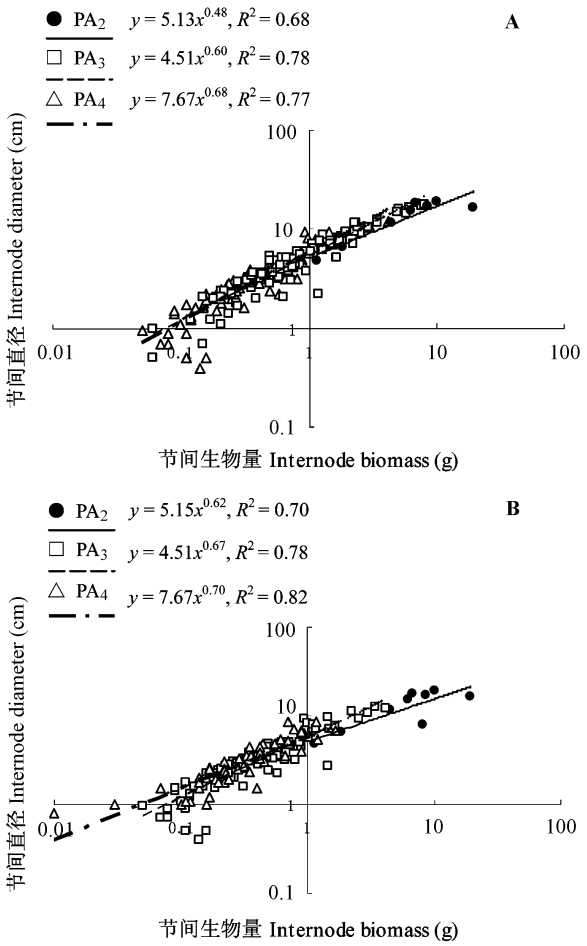

图3 油松成年树节间异速生长模型。**A,** 18年生。**B,** 41年生。PA_i, 第*i*个生理年龄(*i* = 1, 2, 3, 4)。
Fig. 3 Internode allometric relationship of adults of *Pinus tabulaeformis*. **A,** 18-year-old. **B,** 41-year-old. PA_i, physiological age *i* (*i* = 1, 2, 3, 4).

参数S_p、叶片的水力阻抗*r*、年轮生长影响系数*λ*、年轮汇强P_1、一级枝年轮汇强p_{rg} (2)及其变异系数。从表2中可以看出, 18年生油松的*r*和S_p小于41年生的油松, 这与实际情况相符合。

3.3 模型误差校正

通过比较油松的实测数据与模拟数据来对结构-功能模型进行校准(图4)。从图4可以看出, 模型对节间总生物量和针叶总生物量的模拟效果非常好, 拟合值和实测值非常接近。图5A、5B、5C分别是2个年龄油松的树木节间鲜重、树高和树干直径的拟合图。由表3可知, 18年生油松的拟合值和实测值的相关系数分别为0.90、0.95和0.98; 41年生油松的拟合值和实测值的相关系数分别为0.84、0.99和0.98; 说明GreenLab模型可以较好地模拟树木的树高、胸径和生物量。由表3还可以看出, 一级枝、二级枝和三级枝的相关系数比树干部分小, 相对误差绝对值和均方误比树干部分大, 这是因为一级枝、二级枝和三级枝的个数较多, 模型只是给出了相对平均的结果, 对于不同枝的模拟效果有好有坏。一级枝、二级枝和三级枝的相对系数均大于0.70, 说明模型对一级枝、二级枝在整体上的模拟效果不错, 因为一级枝、二级枝和三级枝的个数较多, 这里不一一给出。

3.4 与经验模型的对比

利用41年生和18年生树木的平均参数模拟获得1年生□41年生的生物量数据, 与经验模型的拟合

表2　油松成年树的隐含参数
Table 2　Hidden parameters of adults of *Pinus tabulaeformis*

参数 Parameter	含义 Meaning	18年生 18-year-old		41年生 41-year-old	
		参数值 Value	变异系数 *CV* (%)	参数值 Value	变异系数 *CV* (%)
r	水力阻抗 Water resistance	2.97	0.46	3.40	2.07
P_1	年轮分配斜率 Slope for ring compartment	2.60	2.60	5.40	0.51
λ	年轮生物量分配参数 Ring biomass allocation parameter	0.73	0.20	0.40	0.35
S_p	植株投影面积 Plant projection area	2.85 m^2	0.49	78.00 m^2	1.00

表3　油松成年树模型误差校正参数值
Table 3　Parameters of model calibration for adults of *Pinus tabulaeformis*

年龄 Age		均方根误差 Root mean square error	平均相对误差绝对值 Average absolute relative error	r
18年生 18-year-old	树干节间生物量 Stem internode biomass	28.90	0.44	0.90
	树高 Tree height	16.70	0.28	0.96
	树干节间直径 Stem internode diameter	0.89	0.24	0.95
	一级枝节间生物量 Internode biomass of 1st level branch	1.20	0.68	0.70
	二级枝节间生物量 Internode biomass of 2nd level branch	2.00	0.80	0.75
	三级枝节间生物量 Internode biomass of 3rd level branch	1.30	1.10	0.56
41年生 41-year-old	树干节间生物量 Stem internode biomass	50.50	0.45	0.84
	树高 Tree height	28.21	0.22	0.99
	树干节间直径 Stem internode diameter	1.35	0.16	0.98
	一级枝节间生物量 Internode biomass of 1st level branch	54.41	0.57	0.68
	二级枝节间生物量 Internode biomass of 2nd level branch	1.52	0.76	0.79
	三级枝节间生物量 Internode biomass of 3rd level branch	1.10	2.02	0.50

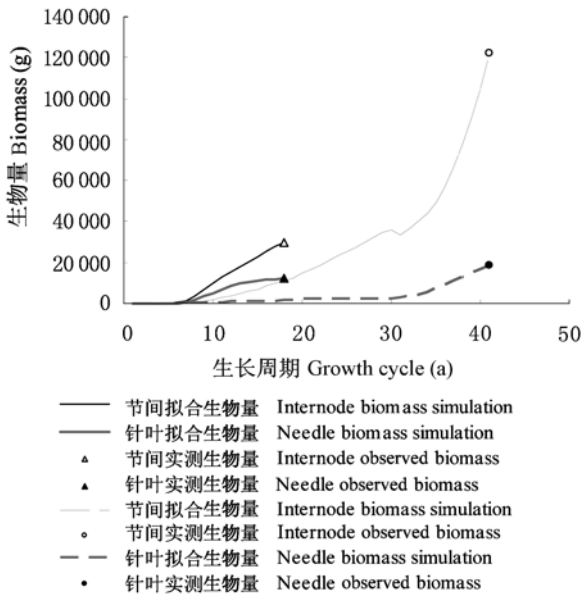

图4　油松节间总生物量和针叶总生物量拟合值和实际值的对比。
Fig. 4　Comparison of simulation and observed data for total internode biomass and total needle biomass of *Pinus tabulaeformis*.

数据进行对比。油松树叶、节间含水率均取50%。经验模型参考高红真等(2009)的林龄-生物量回归模型，由于该模型主要是针对油松成年树，考虑到对林木结构-功能模型的拟合采用的是18年生和41年生的树木，因而在验证时本文采用18年生□40年生的数据。林龄-生物量回归公式为:

$$W_{\text{total}} = 22747246.2342/(1 + \exp(8.5571 \square 0.078679A)) \quad (7)$$

式中，W_{total}是指年龄为A时油松的单木总生物量，A是指树木年龄。

如图6所示，经验模型拟合的树木生物量和GreenLab模型拟合值的相关系数达0.98，平均相对误差绝对值为0.19，均方误12 405。总的来说，GreenLab模型对总生物量的模拟效果较好，但模拟值普遍偏小。分析其原因，一是因为结构-功能模型拟合的样本较少；二是与选择的经验模型形式有关。在进一步的研究中，需要加大样本量，并与多种类型的经验模型加以对比。

doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.00422

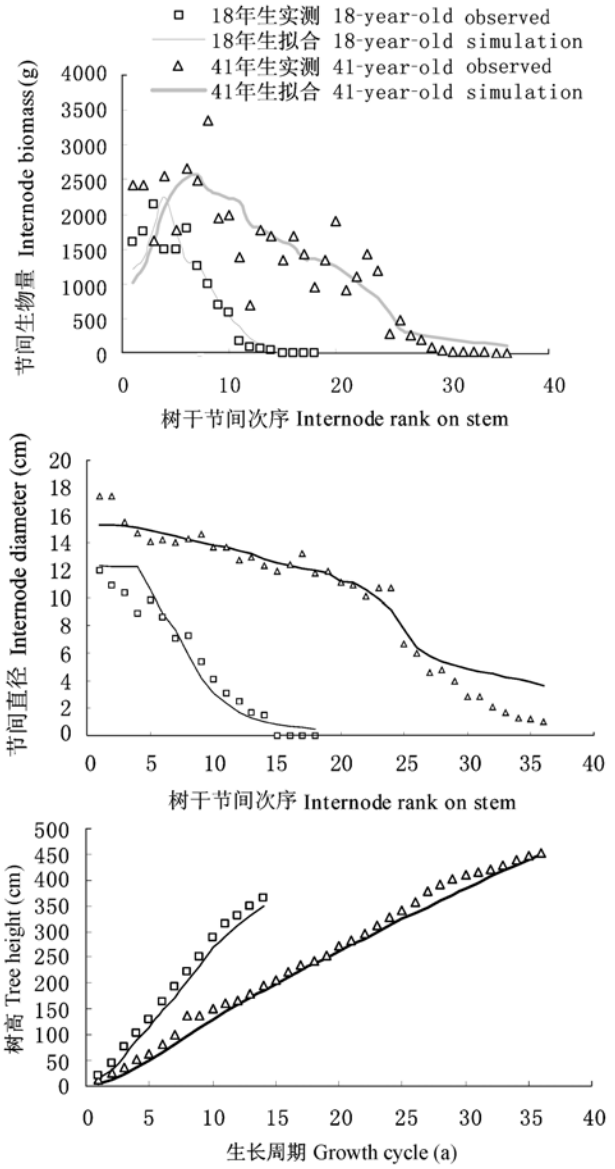

图5 油松树干形态与生物量模拟数据与实际数据的对比。
Fig. 5 Comparison of simulation and observed data for stem structure and stem biomass of *Pinus tabulaeformis.*

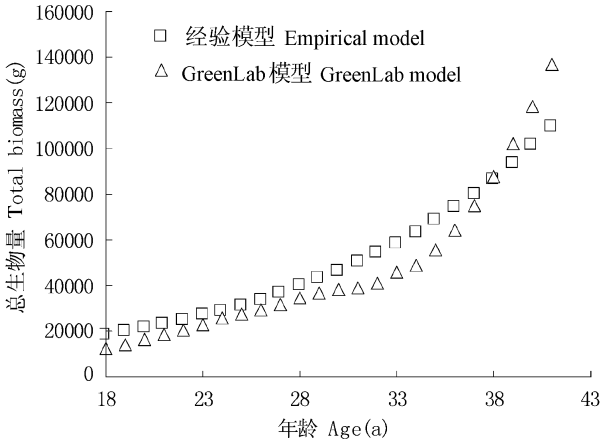

图6 经验模型与GreenLab拟合总生物量的对比。
Fig. 6 Comparison between empirical model and GreenLab model for total biomass fitting.

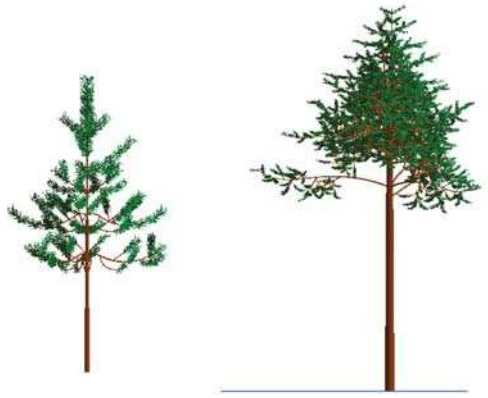

图7 18年生(左)和41年生(右)油松的三维可视化模拟。
Fig. 7 3D simulation for 18-year-old (left) and 41-year-old (right) *Pinus tabulaeformis.*

4 油松可视化模拟

根据计算获得的直接参数和隐含参数，在Digiplante软件(Cournede *et al*., 2006)中将18年生和41年生油松形态的三维可视化动态描述出来(图7)。

5 结论和讨论

本文基于GreenLab模型构建了油松成年树的结构-功能模型。将结构-功能模型应用于树木模拟，特别是成年树的模拟的一个重要难题是处理复杂的拓扑结构问题。本文采用分层抽样的方法，将树枝级别和轮作为层，进行抽样，减少了油松形态和生物量测量的时间；利用子结构模型，将相同生理年龄和实际年龄的枝视为是一致的，进而大大减少了拟合所需要的基本单元个数，从而节省了模型的计算时间，使结构-功能模型模拟具有成千上万的基本单元的成年树木成为可能。

为了构建油松成年树的结构-功能模型，首先要对模型进行标定，通过试验和计算获得模型的直接参数。41年生油松的一级枝、二级枝和三级枝节间重量和节间直径的异速关系的R^2为0.70□0.91 (p < 0.000 1)，18年生的R^2为0.73□0.93 (p < 0.000 1)，说明两个年龄段的节间重量和节间直径之间存在显著的异速生长关系。

41年生油松的一级枝、二级枝和三级枝的针叶

生物量和节间生物量的比例均大于18年生油松, 三级枝的针叶生物量和节间生物量的比例相差较小, 这说明随着油松年龄的增大, 汇强会有变化, 针叶的汇强逐渐增大, 而节间的汇强逐渐减小。这一结果提示我们, 节间和针叶的汇强会随时间发生变化, 因而在今后的研究中, 对成年树的拟合需要考虑汇强随时间的变化, 因而需要拟合汇强变化。

树木生长和草本植物的区别在于树木的年轮生长。对于年轮生长前人已有一些研究, 例如管道模型、Pressler模型(Deleuze & Houllier, 2002), 但这些模型在描述不同环境因素、不同竞争条件、不同树种和不同年龄阶段的树木时, 效果时好时坏。为了解决不同年轮生长模式适用性的问题, 本文引入λ值将Pressler模型和全局分配模式结合起来, 从而解决了年轮生长模式的普适性问题。通过对油松成年树的模拟, 发现不同年龄的λ值不同, λ值介于0□1之间, 18年生油松和41年生油松的λ值相差较大, 说明油松的年轮生物量分配模式受年龄的影响较大。

GreenLab模型对节间总重和针叶总重的模拟效果比较好, 拟合值和实测值较接近, 对2个年龄的油松树木节间鲜重、树高和树干直径的拟合结果表明, 拟合值和实测值的相关系数在0.84□0.98之间; 说明GreenLab模型可以较好地模拟树木的树高、树干直径和生物量。拟合的一级枝、二级枝和三级枝的相关系数均大于0.70, 说明模型对一级枝、二级枝整体上的模拟效果不错。

另外, 本文参考发表的经验模型对GreenLab模型进行了验证。结果表明, GreenLab模拟的油松总生物量和经验模型模拟的结果相关系数达0.98, 总节间生物量相关系数达0.95, 总叶生物量的相关系数仅有0.75, 且相对误差绝对值达0.30, 说明GreenLab模型在模拟叶生物量上和经验模型差距较大。由于本研究选取的样本较少, 对模型的验证还需更多的数据, 并采用不同类型的经验模型进行验证, 该文的验证只是结构-功能模型和经验模型相互验证的初步尝试, 在今后的研究中需要加强这方面的工作。

致谢 国家林业局948引进项目(2008-4-63)和国家自然科学基金项目(30872022)资助。

参考文献

Cournède PH, Kang MZ, Rostand-Mathieu A, Yan HP, Hu BG, de Reffye Ph (2006). Structural factorization of plants to compute their functional and architectural growth. *Simulation,* 82, 427□438.

de Reffye Ph, Blaise F, Chemouny S, Jaffuel S, Fourcaud T, Houllier F (1999). Calibration of a hydraulic architecture-based growth model of cotton plants. *Agronomie,* 19, 265□280.

Deleuze C, Houllier F (1997). A transport model for tree ring width. *Silva Fennica,* 31, 239□250.

Deleuze C, Houllier F (2002). A flexible radial increment taper equation derived from a process-based carbon partitioning model. *Annals of Forest Science,* 59, 141□154.

Gao HZ (高红真), You LQ (尤立权), Wang C (王超) (2009). Study on individual biomass and productivity of *Pinus tabulaeformis* plantation in Yanshan mountain area. *The Journal of Hebei Forestry Science and Technology* (河北林业科技), (4), 7□9. (in Chinese with English abstract)

Guo H (国红), Lei XD (雷相东), Letort V, Lu YC (陆元昌), de Reffye Ph (2009). A functional-structural model GreenLab for *Pinus tabulaeformis. Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 33, 950□957. (in Chinese with English abstract)

Guo H, Letort V, Hong LX, Fourcaud T, Cournède PH, Lu YC, de Reffye Ph (2007). Adaptation of the Greenlab model for analyzing sink-source relationships in Chinese pine daplings. In: Fourcaud T, Zhang XP eds. *Plant Growth Modeling and Applications PMA06.* IEEE Computer Society, Los Alamitos, USA. 236□243.

Guo Y, Ma YT, Zhan ZG, Li BG, Dingkuhn M, Luquet D, de Reffye Ph (2006). Parameters optimization and field validation of the functional-structural model GreenLab for maize. *Annals of Botany,* 97, 217□230.

Houllier F, Leban JM, Colin F (1995). Linking growth modelling to timber quality assessment for Norway spruce. *Forest Ecology and Management,* 74, 91□102.

Hu BG, de Reffye Ph, Zhao X, Yan HP, Kang MZ (2003). GreenLab: a new methodology towards plant functional-structure model-structural. In: Hu BG, Jaeger M eds. *Plant Growth Modeling and Applications PMA03.* Tsinghua University-Springer Press, Beijing. 21□35.

Mitchell KJ (1975). Dynamics and simulated yield of Douglas-fir. *Forest Science Monograph,* 17, 39p.

Perttunen J, Nikinmaa E, Lechowicz MJ, Sievänen R, Messierk C (2001). Application of the functional-structural tree model LIGNUM to sugar maple saplings (*Acer saccharum*

Marsh) growing in forest gaps. *Annals of Botany,* 88, 471□481.

Sievänen R, Nikinmaa E, Nygren P, Ozier-Lafontaine H, Perttunen J, Hakula H (2000). Components of functional-structural tree models. *Annals of Forest Science,* 57, 399□412.

Sun SX (孙时轩) (1992). *Silviculture* (造林学). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese)

Wang F (王峰) (2009). *Modelling Functional-Structural Growth for Mongolian Scots Pine Trees (Pinus sylvestris var. mongolica) Using GreenLab Principle and Its Application* (基于GreenLab原理的樟子松生长的功能-结构建模与应用). PhD dissertation, China Agriculture University, Beijing. 45□48. (in Chinese with English abstract)

Yan HP, Kang MZ, de Reffye Ph, Dingkuhn M (2004). A dynamic, architectural plant model simulating resource-dependent growth. *Annals of Botany,* 93, 591□602.

责任编委: 彭长辉 实习编辑: 黄祥忠