

陆地生态系统物质交换模型*

李志恒^{1,2} 张一平^{1**}

(¹中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223; ²中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要 陆地生态系统物质交换模型是生态系统水、碳、养分循环研究的重要方向和极具发展前景的不可替代的手段。本文对近年来发展的众多陆地生态系统物质交换模型进行了归类: 1) 根据建模思路不同分为经验模型、过程模型和混合模型; 2) 根据物质传输机制的不同分为生物物理模型和生物地球化学模型; 3) 根据对植被结构处理方式的不同分为单层模型、双层模型和多层模型; 4) 根据模型应用性不同分为诊断性模型和预测性模型; 5) 根据构建模型的逻辑结构不同分为自下而上模型和由上而下模型; 6) 根据研究尺度的不同分为生态系统尺度模型、景观尺度模型和区域尺度模型; 7) 根据植物生理过程的不同分为光合作用模型和蒸腾作用模型。最后对不同类型模型的优缺点进行综合分析, 探讨了新的发展方向。

关键词 陆地生态系统; 物质交换; 模型

中图分类号 S718.5 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2008)07-1207-09

Models of mass exchange in terrestrial ecosystem: A review. LI Zhi-heng^{1,2}, ZHANG Yi-ping¹ (¹Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(7): 1207-1215.

Abstract: Modeling the mass exchange in terrestrial ecosystem is an important aspect and a very promising and irreplaceable instrument in studying the cycles of water, carbon, and nutrients in ecosystems. Numerous models about the mass exchange in terrestrial ecosystem were developed in recent years, and in this paper, they were categorized into: 1) empirical, process, and hybrid models based on the differences in modeling idea; 2) biophysical and biogeochemical models in terms of the mechanisms of mass transfer; 3) single, dual, and multiple models complying with the distinction of vegetation structure; 4) diagnostic and prognostic models according to the differences in application; 5) bottom-up and top-down models in the light of logical structure of modeling; 6) ecosystem, landscape, and regional scale models based on the dissimilarity of scale; and 7) photosynthesis and transpiration models depending on plant physiological processes. The merits and shortcomings of the models were analyzed, and the directions in further research were proposed.

Key words: terrestrial ecosystem; mass exchange; models

进入 20 世纪以来, 随着现代社会的发展, 全球变暖以及世界范围内的淡水资源短缺等问题日趋严重, 寻求地球生态系统水、碳循环调控管理的有效途径是科学家们面临的重大课题, 因此, 有必要了解陆地生态系统各个界面间物质和能量交换的各种过程与反馈机制。陆地生态系统碳库和碳排放的动态密

切影响着大气气体成分与全球气温的变化, 大气中 CO₂ 浓度变化又可通过对植物生理活动 (如光合、呼吸、气孔活动和蒸腾耗水等) 的综合影响, 最终影响植被的生产力和水分利用率。描述陆地生态系统各个界面之间交互作用的物理过程和生物地球化学过程的模型是研究植被-大气间物质与能量传输的重要途径 (Nikolov & Zeller, 2003)。半个多世纪以来, 科学家们提出了许多模型来研究陆地生态系统各个界面 CO₂、水汽和能量的生物物理传输、化学循环过程 (Emanuel & Kilbough, 1984; Melillo *et al*, 1993;

* 国家自然科学基金项目 (40571163)、中国科学院知识创新工程重要方向项目 (KJ951-A1-01)、国家重点基础研究发展规划项目 (2002CB412501) 和中国科学院创新工程重大资助项目 (KZCX1-SW-01-01A)。

** 通讯作者 E-mail: yipingzh@xtbg.ac.cn
收稿日期: 2007-12-05 接受日期: 2008-03-25

Baldocchi & Wilson, 2001; Wang *et al*, 2007)。这些模型大多数能够较好地描述冠层辐射传输、湍流交换和土壤垂直方向的水分和能量迁移过程,能够揭示陆面/大气物质和能最交换、土壤水热迁移的动态特征以及该系统各组成要素间的相互作用机制。本文通过总结已有研究,对模型进行了归类,综述了主要模型的适用范围、优缺点等,为模型的选用和深入研究以及生态系统管理、调控、预测提供参考。

1 物质和能量交换模型

陆地生态系统各界面间的 CO_2 和水汽交换是地球生物圈机能的一个重要方面,这种交换在地区尺度上控制着地表生态系统的生产力,并影响着中尺度的大气环流和天气格局。在过去的几十年里,科学家们根据不同的目的发展了许多类型不同的陆地生态系统物质和能量交换模型,这些模型依据建模思路的不同主要有 3 类:经验模型、过程模型和混合模型。经验模型属于统计回归性模型,过程模型为机理性或半经验半机理性模型,混合模型则是将经验模型和过程模型结合在一起的综合性模型。

1.1 经验模型

经验模型只是定量地描述在一定条件下发生什么事情并且指出其发生的规律。它一般是从具体的生态学现象入手,通过大量的观测,使用统计学的方法排除随机因素的干扰而得到所需要的规律(刘来福, 1991)。在陆地生态系统能量流动、物质循环过程中,该类模型把水、碳循环(或者树木生长)描述为一个变量(生物变量:年龄、基面积、密度;非生物变量:温度、降雨、辐射、光照等)的回归函数,建立模型进行外推。如 Lieth 和 Whittaker(1975)基于大量的观测数据,用回归分析方法建立了第 1 个陆地生态系统模型——MIAM I 模型,该模型以年降水量或年均温为驱动变量模拟全球自然植被的净初级生产力。Chikugo 模型(Uchijima & Seino, 1985)是另一个用于计算陆地初级生产力的统计模型。近年来,MIAM I 模型和 Chikugo 模型经过不断修正被用于研究初级生产力的历史变化和区域碳循环(周广胜和张新时, 1995; Post *et al*, 1997)。Raich 和 Potter(1995)用经验统计方法建立了一个全球碳排放经验模型,该模型以月为步长,研究陆地生态系统土壤碳的年排放、湿地在全球土壤碳排放中的作用、土地覆盖变化对土壤碳排放的影响以及土壤碳排放与气候变化的关系等。

经验统计模型一般所需因子较少,使用比较方便,在早期的模型研究中被广泛应用。其主要优点是形式简单,资料易于获得,适用于有长时间历史序列资料的大范围的物质循环模拟,不足之处在于经验性较强,难以推广到其他地区,而且由于理论基础差,物理意义不明确,不具有对未来的预测能力。随着科学的发展,这一类模型也正在不断尝试着涉足于生态学上更复杂的现象与更深入一些的层次,并取得了一定的进展。但由于生态现象的复杂性,这个进程将更多地依赖于生态科学的进展以及观测资料的获取技术。

1.2 过程模型

过程模型主要被用来描述生态系统过程或者模拟水、碳循环对大量的相互作用过程(如光合作用、蒸腾、蒸发、呼吸作用、分解作用和营养循环等)的依赖性。这类模型除了模拟得出在一定条件下发生了什么之外,更重要的是对为什么发生这些现象给出了解释。此类模型的参数都有明显的生态学意义,不是着眼于某个特定系统的每一个细节,而是对所研究的对象加以简化,以便于抓住一类系统所共有的本质。此类模型在理解和描述生态现象所共有的一般性质上是有效的,从陆地生态系统的光合作用、呼吸作用及营养元素的循环等生理生态过程着手,研究各种环境、生物、气候因素对碳、水循环过程的综合影响。如 CENTURY 模型(Parton *et al*, 1988)、FOREST-BGC 模型(Running & Coughlan, 1988; Running & Gower, 1991)、TEM 模型(Melillo *et al*, 1993)、FBM 模型(Kindemann *et al*, 1993)、Biome-BGC 模型(Running & Hunt, 1993)、CASA 模型(Potter *et al*, 1993)、CenW 3.1 模型(Kirschbaum, 1999)、C-CLASS 模型(Wang *et al*, 2001)、FORFLUX 模型(Nikobv & Zeller, 2003)和 SPACSYS 模型(Wu *et al*, 2007)等。

过程模型的主要优点是机理性强、综合程度高和外延性好,是研究陆地生态系统过程对全球变化响应和反馈的强有力工具。微分方程和差分方程是描述过程模型各组分之间相互关系的常用数学方法。由于过程模型可以解释生态系统的行为,因此具有潜在的外推能力(Dixon *et al*, 1994)。其不足之处是所需输入参数较多,具体使用时有较大的限制性,许多参数在外推到另一生态系统或另一地区时需要做进一步的检验和修正。正如 Melillo 等(1993, 1995)指出:对于模型在时间与空间上的外

推,并不清楚控制生态系统过程的最少信息是哪些。同时,过程模型对某些尚不了解的生态系统过程作了过多的假设和简化处理,在特定生态系统类型或有限区域范围内可能给出较为精确的估计结果,但外推到其他生态系统类型或全球范围其估计结果的准确性是值得进一步研究的。

1.3 混合模型

混合模型具有很好的应用前景,它在经验模型和过程模型之间架起了一座桥梁。经验模型和过程模型可以结合在一起成为混合模型,在一定程度上,混合模型可以克服这2种方法的缺点。具体地说,就是把经验模型和过程模型方法中的关键要素合并成一个综合的生态系统模型方法,这个模型能够预测短期和长期的森林生长、产量和水、碳循环(Peng, 2000)。Peng等(2002)将森林生产模型(3-PG模型)、森林生长和产量模型(TREEDYN 3.0模型)和土壤碳氮模型(CENTURY 4.0模型)整合在一起,发展了一个基于3个过程模型的混合模型(TRIPLEX模型),减少了一些参数,全面但不复杂,成为可模拟森林生长和碳、氮动态变化的森林管理模型,用于制定森林管理决策(如生长和产量预测),量化森林碳储量以及对短期和长期的气候变化效应进行评价。

为了更好地模拟陆地生态系统物质交换和传输过程,Dufrêne等(2005)发展了一个新的基于生理学原理的多层过程的综合生态系统混合模型(CASTANEA模型),该模型在土壤-植物-大气(SVAT)模型和植物生长模型之间建立了一座桥梁。CASTANEA模型包含了完整的碳分配模型,并耦合了土壤模型,主要描述了冠层光合作用和蒸腾作用,维持呼吸和生长呼吸,季节发展变化,光合作用固定的碳在叶、茎、枝、粗根和细根之间的分配,蒸散,土壤异氧呼吸,土壤中的水、碳平衡等等。其目的是为了获得从半小时到多年时间尺度的净碳、水通量,精确的模拟生态系统生物量和土壤有机质从季节到多年时间尺度的变化。并用涡度相关法观测结果对模拟效果进行了验证。

一个全面的模型应包括以下主要过程:辐射平衡、能量平衡、水量平衡、碳平衡、营养平衡,EALCO模型(Wang *et al.*, 2004, 2007)就是在此基础上建立起来的一个综合模型,在研究陆地生态系统与气候之间相互作用关系中发挥了一定的作用。该模型的第1个突出特点是深入地考虑了植被的碳、氮过程,

从而将植被生理机制与陆面物理过程有机结合起来;第2个突出特点是深化了陆面的能量和水分运动过程理论(包括水分胁迫机制等等),考虑了土壤、植物和大气相互反馈机制,使物理机制更加明确;第3个突出特点则体现在植被结构与辐射传输方面的进展,使得地表能量平衡过程与植被关系的模拟更加全面。因此,EALCO模型是一个非常有效的模拟陆地生态系统物质和能量交换的生态模型,可以用于生态系统的物质循环过程研究。

2 物质传输机制模型

陆地生态系统物质和能量交换的时空动态被许多不同的生理和生物物理过程所控制。理解这些生物物理、生物地球化学过程的交互作用,不但对预测气候长期定向变化对森林生态系统的影响具有重要作用,而且对评价森林景观分布和中尺度气候格局之间的功能反馈也是至关重要的。根据陆地生态系统各个界面间物质传输机制的不同分为生物物理模型和生物地球化学模型。

2.1 生物物理模型

生物物理模型是基于土壤-植被-大气间物质和能量物理扩散传输的基本原理而建立的,是模拟地表生态系统辐射传输、热量和水汽交换的模型,主要用于大气环流模式中。20世纪50年代以来,国内外进行了许多关于地表生态系统与大气之间物质交换模式的研究,在物理过程考虑的全面性与复杂性方面有了长足的进步,并且对不同陆面条件、气候状况下的水分散失过程进行了深入研究。如Budyko(1956)提出的孤立的物理过程模式“水桶模式”是后来陆面模型发展的基础。此后,Manabe(1969)首先在GCM模型中加入了陆面的水动力过程。Deardorff(1978)提出了地-气相互作用的参数化,开创了LSM模型的研究工作的先河。20世纪80年代之后,Dickinson(1984)提出了考虑植被影响的陆面过程模式。在此基础上,Dickinson于1986年发展了一个生物圈-大气圈传输模式BATS模型,Sellers等(1986)也发展了一个简单生物圈模式SB模型,成为简单的耦合生物过程模式的典型代表。Verseghy等(1991, 1993)在总结前人的基础上提出了一个更为复杂的陆面过程模式CLASS模型,该模式将植被和土壤分开考虑并分层模拟其热量和湿度。

这些基于过程的生物物理模型精确地模拟了生态系统从秒到天时间尺度的CO₂和水汽通量(Cald-

well *et al* , 1986; Leuning *et al* , 1995; Wang & Leuning, 1998)。但是, 这些模型没有对预测树木生长和林分生物量增加的季节和年际变化进行设计, 不包括控制陆面与大气之间物质和能量交换的植物生理过程, 并且, 能量和水交换在植物碳的动态过程中是分开考虑的。基于此, Baldocchi 和 Wilson (2001) 构建了一个新的生物物理模型 (CANOAK 模型), 定量地描述了落叶松林大气间水汽与 CO_2 在多种时间尺度上的变化及气候、植被结构及其生理特性对通量的影响, 并利用站点尺度的涡度相关系统多年的通量观测数据对其进行了验证。Nikolov 和 Zeller (2003) 也提出了一个新的基于生物物理过程的模型 (FORFLUX 模型), 来模拟陆地生态系统碳、臭氧、水通量的日和季节动态。这个模型整合了植被冠层和土壤多层设计方案, 并改善了叶片、冠层和土壤过程的数学描述方法。

2.2 生物地球化学模型

生物地球化学模型是基于生态学和生物地球化学原理而构建的陆地生态系统物质交换模型, 主要关注碳、水通量从天到年和几十年的时间尺度上的变化情况, 通过分析植物各个器官尺寸大小和周转时间, 来预测植物碳库的变化 (Mohren, 1987; McMurtrie *et al* , 1990)。这类模型中, 有些考虑了枯枝落叶和土壤的矿化过程, 目的是预测土壤有机质动态 (Running & Coughlan, 1988; Running & Hunt, 1993; Bossel, 1996), 但忽视了植物冠层内小气候空间变异性的影响。并且, 正如通常使用日时间步长一样, 模型还需要基于生理学的叶片和冠层光合作用子模型。Farquhar 等 (1980) 提出的叶片光合作用生化模型, 和 Ball 等 (1987) 提出的气孔导度模型, 为从叶片尺度到冠层尺度通量的空间整合提供了理论框架, 从而为水汽和 CO_2 通量的模拟带来了变革。目前, 科学家们已经发展了许多基于过程的陆地生物地球化学模型, 这些模型主要用来研究地表生态系统中水、碳通量和其他矿质营养的循环过程和蓄积量。如 FOREST-BGC 模型 (Running & Coughlan, 1988; Running & Gower, 1991), BDMASS 模型 (McMurtrie *et al* , 1990, 1992), PnET 模型 (Aber & Federer, 1992), GEMTM 模型 (Chen & Coughenour, 1994), TEM 模型 (McGuire *et al* , 1992; 1993), HRBM 模型 (Esser & Lautenschlager, 1994), BDME3 模型 (Haxeltine & Prentice, 1996), CenW 3.1 模型 (Kirschbaum, 1999) 和 CABALA 模型 (Battaglia *et al* , 2004) 等。

aglia *et al* , 2004) 等。

生物地球化学模型是模拟陆地生态系统碳、氮和水循环的动态模型, 其显著特征是使用气候和土壤数据以及植被类型作为驱动变量, 用参数化方法来描述植被分布, 可以模拟生态系统光合作用、呼吸作用和土壤微生物分解过程, 并能计算出土壤-植被-大气之间的养分循环以及温室气体的通量, 广泛用于评价和预测全球变化背景下区域性和全球性的能量、水分和碳氮循环及其时空格局, 成为当前分析和预测大尺度生态系统过程的有力工具。生物地球化学模型避免了生物物理模型不能描述植被与环境之间动态反映过程的缺陷, 有比较一致的结构框架和内部过程, 但却不能模拟长期气候变化导致的植被组成和结构的变化 (张海清等, 2005)。而且, 由于生态系统类型变化大、结构复杂、功能多样、时间和空间异质性高, 很难通过建立一个简单的模型来研究所有生态系统问题。

3 空间结构模型

目前将陆地生态系统各界面间水汽与 CO_2 交换过程整合并进行模拟的模型不断涌现, 这类模型在理论的复杂性、模拟冠层微气候在时间与空间上的变化、植被结构和生态系统功能方面差异较大。根据模拟 CO_2 和水汽通量的模型所涉及到的空间尺度及其对植被结构的处理方式不同, 可分为: 单层模型、双层模型和多层模型。

3.1 单层模型

单层模型又称大叶模型, 是将整个下垫面包括植被-土壤看作一个整体, 仅仅描述了土壤-植被系统与大气圈的交换, 而没有考虑土壤-植被系统内部能量及水分的相互作用过程, 如 Dickinson (1986) 等的单层模式 (BATS 模型)。这类模型能够反映大气和下垫面间的总的能量、动量和物质交换过程, 且因其计算简洁而被广泛采用, 但却忽略了植被冠层与土壤二者间的水热特性差异。

3.2 双层模型

双层模型是将植被冠层与土壤分开, 分别考虑二者的动量吸收、能量和物质转化传输过程以及二者的相互作用, 植被蒸腾、土壤蒸散也分别计算, 如前面提到的 Sellers 等 (1986) 的 SB 模型、Shuttleworth 和 Wallace (1985) 提出的双层模型 SW 模型等, 这类模型大多具有清晰的物理含义。

3.3 多层模型

单层模型和双层模型虽然对土壤和植被的通量进行了模拟,但对植被冠层内部过程的描述却不够详尽。多层模型则将植被冠层分成若干层来描述冠层小气候、辐射分布及水热交换过程。如 Sellers等(1996)的多层模式 SB2模型、Flerchinger等(1998)提出的多层水热通量模拟模型 SHAW 模型等。

多层模型中还有一类是多层二叶模型(张弥等,2006),不仅考虑冠层内部各层之间、以及冠层和空气之间的相互反馈作用,而且还将每一层分为受光叶和背光叶 2个不同的作用面(de Pury & Farquhar, 1997; Wang & Leuning, 1998),并对各层各作用面的物质与能量交换过程进行模拟得到植被冠层大气间的通量交换,如 CECM模型(Zhan & Kustas, 2001)。这类模型因需要确定的植被参数较多而显得较为复杂,其实用性受到一定的局限。

4 应用模型

近年来,随着全球变化问题的日趋严重,科学家们对陆地生态系统各个界面间物质和能量交换给予了较多的关注,建立了许多遥感数据与地表生态系统生产力定量关系的模型。从模型应用性的角度可以把这些模型分为 2类,即诊断性和预测性模型(Heimann *et al*, 1998)。诊断性模型是以系统论为指导,应用数学工具,把陆地生态系统存在的问题系统化、层次化,从而找出问题的根源、潜力和解决问题的途径。该模型通常将 NPP表达为光合有效辐射(PAR)和归一化植被指数(NDVI)的函数(Fung *et al*, 1987; Heimann & Keeling, 1989),主要依赖于由卫星图像导出的 NDVI(Fung *et al*, 1987; Knorr & Heimann, 1995),但就目前对大气和地面的订正能力而言,NDVI的准确性值得商榷。而且当未来气候、CO₂和其他因素发生变化时,这类模型便无法预测植物的生长(Tian *et al*, 1998)。预测性模型不依赖于卫星图像,更注重土壤-植被-大气的相互作用以及未来全球变化对相关过程的影响,包括水热通量、CO₂通量及元素的循环过程(Melillo *et al*, 1993; VEMAP Members, 1995)。目前的发展趋势是无论是诊断性模型还是预测性模型都强调生态系统过程的机理性,特别是将植被、凋落物和土壤有机质库与碳和其他营养元素的迁移转化联系在一起(Tian *et al*, 1998; Kirschbaum, 1999)。

5 逻辑结构模型

由于生态系统的层次性结构以及不同层次之间存在的相互联系和作用,陆地生态系统物质和能量交换模型从逻辑结构上可分为自下而上和由上而下 2种建模方法(于贵瑞,2003)。自下而上建模方法就是根据相关过程变量的连接过程或机理从最底层的生态关系开始构建更大尺度上的模型(Reynolds *et al*, 1996)。建立的小尺度模型为较大区域动态模型提供基础。但大尺度模型并不是对底层模型的简单平均或相加。大尺度模型必须考虑到景观异质性以及生态过程的作用和相互制约关系,如区域模型必须考虑大气-生物圈的相互作用及土地利用模式等。由上而下建模方法通常是在当前气候和植被类型关系的基础上建立静态模型(Walker, 1994; Reynolds *et al*, 1996)。应用这类模型通常需要考虑 2方面的问题,一是模型的外推可能性,如生物气候变量与陆地植被分布之间的关系只表明在当前气候条件下的一种相关关系,但植被的分布不仅受到气候的影响,还与竞争、土壤养分条件、自然灾害及历史因素有关,而所有这些因素在不同的气候条件下会产生不同的相互作用,进而影响到植被的分布(黄耀,2003)。其次是大气 CO₂浓度上升对陆地生态系统所带来的直接或间接影响(Reynolds *et al*, 1996),如果仅考虑气候的作用,而不考虑气候及 CO₂浓度升高的作用,则模型的预测结果就会有很大偏差(Woodward *et al*, 1998)。如 BDM2模型、MAPSS模型中对土壤水分、叶面积和植被蒸腾进行了模拟,MAPSS模型中还模拟了 CO₂浓度对气孔导度、蒸腾及叶面积持续时间的影响(VEMAP members, 1995)。

6 不同尺度模型

植被与大气之间物质与能量交换模型,是分析陆地生态系统碳循环和水循环过程机制及预测循环通量的基础。根据研究尺度的不同,许多学者将其分为生态系统尺度模型、景观尺度模型和区域尺度模型(于贵瑞和孙晓敏,2006)。

生态系统尺度模型主要是依据土壤-植物-大气系统的物质传输和能量交换构建的,主要考虑植物的光合作用和生态系统的自养和异养呼吸过程。到目前为止,国际上对生态系统尺度的通量模型的开发与应用已经取得了很大的进展,各种类型的模型

不断涌现。如前面提到的 Running 等 (1993) 的 FOREST-BGC 模型、Nikolov 等 (2003) 的 FORFLUX 模型、Dufrêne 等 (2005) 的 CASTANEA 模型等。

景观尺度模型是从生态系统尺度向全球尺度扩展的重要环节,但也是当前碳循环、水循环研究中最不充分的部分。鉴于此,张娜等 (2001, 2003) 在 CENTURY、FOREST-BGC、B DME-BGC 等模型基础上建立了一个基于过程的景观尺度模型——EPIML 模型。该模型主要是用于模拟土壤-植物-大气系统中的碳流和水流的机理过程,并结合 RS、GIS 手段以及地面实测数据,来实现由斑块尺度到景观尺度上生态过程的空间转换,从而实现景观尺度 NPP 和蒸散的模拟。但该模型仍旧缺乏更加充分的理论基础,当前还必须依赖直接(或卫星)观察所获取的经验关系。

区域尺度的过程模型是分析和预测区域乃至全球陆地生态系统碳、水平衡的重要技术途径。20 世纪 80 年代以来开发了许多区域或全球尺度的碳、水交换评价模型,如前面提到的 McGuire 等的 TEM 模型、Aber 等的 PnET 模型、Haxeltine 等的 B DME3 模型等。不同尺度物质交换模型的逻辑联结和合理简化,形成大尺度的区域的物质交换模型,从而利用 RS、GIS 和计算机模拟技术进行区域乃至全球尺度的碳、水循环分析和预测。模型简化必然会带来模拟结果精度的损失,但可以确定关键的且可观测到的最少数量的变量和影响它们的环境变量 (Waring & Running, 1998)。

7 植被生理模型

植被的光合及与之相伴随的蒸散过程是模拟作物生长、研究生态系统与气候系统之间的相互作用、评价植被生产力等的重要手段 (于强等, 1999), 对了解陆地生态系统水、碳循环的各种过程与反馈机制和研究系统能量物质迁移等具有重要意义。在实际中,水汽与 CO_2 扩散都是通过气孔进行的,气孔是生态系统水分循环和 CO_2 交换的重要通道,受到生理活动和环境条件等因素的控制。Cowan (1977) 认为当环境条件发生变化时,植物能够通过调节气孔导度从而对蒸腾作用逸散的水分与光合作用吸收的碳起到最优的调控作用。气孔导度越大,靠近气孔下腔叶肉细胞中的水分越容易扩散到大气中去,叶片温度降低;当蒸腾速率太小或太大时,植物为了维持稳定的水汽通量,气孔会扩张或收缩从而影响

气孔导度。显然,气孔行为所控制的水分蒸腾和碳光合固定这 2 个生理生态过程是生态系统中水汽交换与净生态系统碳交换相互关联的内在机理。因此,在陆地生态系统中,气孔导度参数的确定是模拟地表植被光合作用和蒸腾作用的关键,进而决定着地表生态系统-大气间物质和能量交换及其循环机制的模拟。

模拟植被光合、蒸腾模型有许多类型,其研究尺度涉及到叶片、冠层和植被群体,其中叶片尺度上的植物生理过程的模拟是基础,其他较大尺度模拟研究大多是从叶片尺度的研究扩展而来。如前面提到的 Farquhar 等 (1980) 的叶片光合作用生化模型是将光合作用速率表示为叶肉细胞间隙 CO_2 浓度、光量子通量密度和温度的函数,并不包含气孔的调节作用。随着研究的深入,气孔在植物-大气间水汽和 CO_2 交换调控作用得到了明确和证实,出现了一些基于气孔导度的经验或半经验的模型 (Ball *et al.*, 1987), 认为光合作用和气孔导度之间有线性关系。但是,光合作用和气孔导度之间的相互作用需要反复计算。在此基础上 Leuning (1990) 和 Collatz 等 (1991) 提出了将光合作用、水汽、 CO_2 传输、热量平衡等进行耦合的思路。于强等 (1999) 则考虑了边界层导度的影响,并建立了一个由叶片光合作用、蒸腾作用、气孔导度等子模型组成的完整的生理模型。Yu 等 (2003) 开发了一个适合 C_3 和 C_4 植物的基于气孔行为的光合-蒸腾耦合模型,该模型不仅可以直接评价植物的光合作用速率和蒸腾速率,还可以用于评价植物的水分利用效率。张永强等 (2004) 构建了植被群体光合-冠层导度-蒸散的耦合模型,并用冬小麦生育期间采用涡度相关系统测定的数据对该模型进行了验证。

8 结 语

随着对生态系统结构、功能和生态过程认识的不断深入以及 RS、GIS 和计算机技术的突飞猛进,陆地生态系统-大气间物质和能量交换模型的研究取得了很大进展,所考虑的过程类型从简单经验关系、物理过程到生物物理过程、生物地球化学过程,每个过程的加入,都标志着模型发展的不同阶段。本文对逐步发展的众多模型进行了归类,不同类型的模型都有其优点和不足。

1) 经验统计模型一般所需因子较少,使用比较方便,不足之处在于经验性强,对特定地区、特定生

态系统或特殊情况下的估计值与实测结果可能相差很大。过程模型的主要优点是机理性强、综合程度高和外延性好,其不足之处是所需输入参数较多,具体使用时有较大的限制性,许多参数在外推到另一生态系统或另一地区时需要做进一步的检验和修正。混合模型综合了二者的优点,是今后模型发展的一个主要方向。

2)生物物理模型考虑的物理过程较为全面,但忽略了树木生长和林分生物量增加对陆地生态系统物质和能量交换的影响。生物地球化学模型避免了生物物理模型不能描述植被与环境之间相互作用过程的缺陷,有比较一致的结构框架和内部过程,但却不能模拟长期气候变化导致的植被组成和结构的变化。

3)单层模型和双层模型虽然对土壤和植被的通量进行了模拟,但对植被冠层内部过程的描述却不够详尽。多层模型对各作用面的物质与能量交换过程考虑的较为全面,但因需要确定的植被参数较多而显得较为复杂,使其实用性受到一定的局限。

4)无论是诊断性模型还是预测性模型,将来的发展趋势都要强调生态系统过程的机理性,特别是将植被、凋落物和土壤有机质库与碳和其他矿质营养的迁移转化联系在一起。

5)自下而上和由上而下模型都要面临尺度转换问题。生态过程涉及到不同层次或时空尺度,尺度耦合是多尺度生态过程研究的关键和难点。

6)生态系统尺度的过程模型已经发展的比较完善,但景观尺度的过程模型还比较薄弱,仍旧缺乏更加充分的理论基础,区域尺度的过程模型需要进行不同尺度物质交换模型的逻辑联结和合理简化,但容易造成模拟结果精度的损失。

7)植被光合和蒸腾模型和气孔导度是相互联系,密不可分的。站点尺度上,要研制更加完善的植被光合作用、蒸腾作用、冠层阻力的耦合模型;区域尺度上,要提出应用于区域的简化模型,强化对植被生理模型的研究。

随着科学技术的发展,模型研究正在不断尝试着涉足于生态学上更复杂的现象和更深入的层次,为更好地了解陆地生态系统物质和能量交换的各种过程与规律、评价植被生产力、预测生态系统对气候变化的响应与反馈机制等提供了坚实的基础。而且,不同类型的模型互相靠近,相互耦合,综合发展,为这一研究开辟了广阔的前景,也是未来陆地生态

系统物质交换模型发展的总趋势。

参考文献

- 黄耀. 2003. 地气系统碳氮交换——从实验到模型. 北京: 气象出版社.
- 刘来福. 1991. 生态学数学模型的研究进展. 生态学杂志, 10(2): 41-44.
- 于贵瑞. 2003. 全球变化与陆地生态系统碳循环和碳蓄积. 北京: 气象出版社.
- 于贵瑞, 孙晓敏. 2006. 陆地生态系统通量观测的原理与方法. 北京: 高等教育出版社.
- 于强, 谢贤群, 孙淑芬. 1999. 植物光合生产力和冠层蒸散的模拟研究进展. 生态学报, 19(5): 744-753.
- 张海清, 刘琪璟, 陆佩玲, 等. 2005. 陆地生态系统碳循环模型概述. 中国科技信息, (13): 25.
- 张弥, 关德新, 吴家兵, 等. 2006. 植被冠层尺度生理生态模型的研究进展. 生态学杂志, 25(5): 563-571.
- 张娜, 于振良, 赵士洞. 2001. 长白山植被蒸腾量空间变化特征的模拟. 资源科学, 23(6): 91-96.
- 张娜, 于贵瑞, 赵士洞, 等. 2003. 基于遥感与地面数据的景观尺度生态系统生产力的模拟. 应用生态学报, 14(5): 643-652.
- 张永强, 于强, 刘昌明, 等. 2004. 植被光合、冠层导度和蒸散的耦合模拟. 中国科学 D辑, 34(A02): 152-160.
- 周广胜, 张新时. 1995. 自然植被净第一性生产力模型初探. 植物生态学报, 19(3): 193-200.
- Aber JD, Federer CA. 1992. A generalized, lumped-parameter model of photosynthesis, evapotranspiration and net primary production in temperate and boreal forest ecosystems. *Oecologia*, 92: 463-474.
- Baldocchi D, Wilson KB. 2001. Modelling CO₂ and water vapor exchange in a temperate broadleaved forest across hourly to decadal time scales. *Ecological Modelling*, 142: 155-184.
- Ball JT, Woodrow IE, Berry JA. 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions// Biggins J, ed. *Progress in Photosynthesis Research*. The Netherlands: Martinus Nijhoff Publishers: 221-224.
- Battaglia M, Sands P, White D, et al. 2004. CABALA: A linked carbon, water and nitrogen model of forest growth for silvicultural decision support. *Forest Ecology and Management*, 193: 251-282.
- Bossel H. 1996. TREEDYN3 forest simulation model. *Ecological Modelling*, 90: 187-227.
- Budyko MI. 1956. *The Heat Balance of the Earth's Surface*. Leningrad: Gidrometeoizdat.
- Caldwell MM, Meister HP, Tenhunen JD, et al. 1986. Canopy structure, light microclimate and leaf gas exchange of *Quercus coccifera* L. in a Portuguese macchia: Measurements in different canopy layers and simulations with a canopy model. *Trees*, 1: 25-41.
- Chen DX, Coughenour MB. 1994. GEMTM: A general model for energy and mass transfer of land surfaces and its application at the FIFE sites. *Agricultural and Forest Meteorology*, 68: 145-171.
- Collatz GJ, Ball JT, Crivet C, et al. 1991. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photo-

- synthesis and transpiration: A model that includes a laminar boundary layer *Agricultural and Forest Meteorology*, **54**: 107-136.
- Cowan R. 1977. Stomatal behavior and environment *Advances in Botanical Research*, **4**: 117-228.
- Deardorff JW. 1978. Efficient prediction of ground surface temperature and moisture with inclusion of a layer of vegetation *Journal of Geophysical Research*, **83**: 1889-1904.
- de Pury DGG, Farquhar GD. 1997. Simple scaling of photosynthesis from leaves to canopies without the errors of big-leaf models *Plant, Cell and Environment*, **20**: 537-557.
- Dickinson RE. 1984. Modeling evapotranspiration for three-dimensional global climate models// Hanson JE, Takahashi T, eds. *Climate Process and Climate Sensitivity*. Washington D. C.: American Geophysical Union: 58-72.
- Dickinson RE. 1986. Biosphere-Atmosphere Transphere Scheme (BATS) for the NCAR Community Climate Model NCAR/TN-275 + STR.
- Dixon RK, Brown S, Houghton RA, et al. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems *Science*, **263**: 185-190.
- Dufrêne E, Davi H, François C, et al. 2005. Modelling carbon and water cycles in a beech forest Part 1: Model description and uncertainty analysis on modeled NEE *Ecological Modelling*, **185**: 407-436.
- Emanuel WR, Kilbough GG. 1984. Modeling terrestrial ecosystem in the global cycle with shifts in carbon storage capacity by land use change *Ecology*, **65**: 970-983.
- Esser G, Lautenschlager M. 1994. Estimating the change of carbon in the terrestrial biosphere from 18000 BP to present using a carbon cycle model *Environmental Pollution*, **83**: 45-53.
- Farquhar GD, von Caemmerer S, Berry JA. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species *Planta*, **149**: 78-90.
- Flerchinger GN, Kustas WP, Weltz MA. 1998. Simulating surface energy fluxes and radiometric surface temperatures for two arid vegetation communities using the SHAW model *Journal of Applied Meteorology*, **37**: 419-460.
- Fung IY, Tucker CJ, Prentice KC. 1987. Application of advanced very high resolution radiometer vegetation index to study atmosphere-biosphere exchange of CO₂. *Journal of Geophysical Research*, **92**: 2999-3015.
- Haxeltine A, Prentice IC. 1996. BDM3: An equilibrium terrestrial biosphere model based on ecophysiological constraints, resource availability and competition among plant functional types *Global Biogeochemical Cycles*, **10**: 693-709.
- Heimann M, Keeling CD. 1989. A three dimensional analysis of atmospheric CO₂ transport based on observed winds 2. Model description and simulated tracer experiments *Geophysical Monography*, **55**: 237-275.
- Heimann M, Esser G, Haxeltine A. 1998. Evaluation of terrestrial carbon cycle models through simulations of the seasonal cycle of atmospheric CO₂: First results of a model inter-comparison study *Global Biogeochemical Cycles*, **12**: 1-24.
- Kindemann J, Lütke MKB, Badeck W, et al. 1993. Structure of a global and seasonal carbon exchange model for the terrestrial biosphere: The Frankfurt biosphere model (FBM). *Water, Air, and Soil Pollution*, **70**: 675-684.
- Kirschbaum MUF. 1999. CenW, a forest growth model with linked carbon, energy, nutrient and water cycles *Ecological Modelling*, **118**: 17-59.
- Knorr W, Heimann M. 1995. Impact of drought stress and other factors on seasonal land biosphere CO₂ exchange studied through an atmospheric tracer transport model *Tellus*, **47B**: 471-489.
- Leuning R. 1990. Modelling stomatal behavior and photosynthesis of *Eucalyptus grandis* *Australian Journal of Plant Physiology*, **17**: 159-175.
- Leuning R, Kelliher FM, de Pury DGG, et al. 1995. Leaf nitrogen, photosynthesis, conductance and transpiration: Scaling from leaves to canopy *Plant Cell Environment*, **18**: 1183-1200.
- Lieth H, Whittaker RH. 1975. *Primary Productivity of the Biosphere*. New York: Springer-Verlag.
- Manabe S. 1969. Climate and the ocean circulation. The atmosphere circulation and the hydrology of the earth's surface *Monthly Weather Review*, **97**: 939-805.
- McGuire AD, Melillo JM, Joyce LA, et al. 1992. Interactions between carbon and nitrogen dynamics in estimating net primary productivity for potential vegetation in North America *Global Biogeochemical Cycles*, **6**: 101-124.
- McGuire AD, Joyce LA, Kicklighter DW, et al. 1993. Productivity response of climax temperate forests to elevated temperature and carbon dioxide: A North American comparison between two global models *Climate Change*, **24**: 287-310.
- McMurtrie RE, Rook DA, Kelliher FM. 1990. Modelling the yield of *Pinus radiata* on a site limited by water and nitrogen *Forest Ecology and Management*, **30**: 381-413.
- McMurtrie RE, Leuning R, Thomson WA, et al. 1992. A model of canopy photosynthesis and water use incorporating a mechanistic formulation of leaf CO₂ exchange *Forest Ecology and Management*, **52**: 261-278.
- Melillo JM, McGuire AD, Kicklighter DW, et al. 1993. Global climate change and terrestrial net primary production *Nature*, **363**: 234-240.
- Melillo JM, Kicklighter DW, McGuire AD, et al. 1995. Global Change and its effects on soil organic carbon stocks// Zepp RG, Sonntag CH, eds. *Role of Nonliving Organic Matter in the Earth's Carbon Cycle*. Chichester: John Wiley and Sons: 175-189.
- Mohren GJM. 1987. Simulation of forest growth, applied to Douglas fir stands in the Netherlands. Ph.D. thesis. Netherland, Wageningen.
- Nikolov N, Zeller KF. 2003. Modeling coupled interactions of carbon, water and ozone exchange between terrestrial ecosystems and the atmosphere. Model description *Environmental Pollution*, **124**: 231-246.
- Parton WJ, Stewart JWB, Cole CV. 1988. Dynamics of C, N, S, and P in grassland soils: A model *Biogeochemistry*, **5**: 109-131.
- Peng CH. 2000. Growth and yield models for uneven-aged stands: Past, present and future *Forest Ecology and Management*

- agement, **132**: 259- 279.
- Peng CH, Liu JX, Dang QL. 2002. TRIPLEX: A generic hybrid model for predicting forest growth and carbon and nitrogen dynamics *Ecological Modelling*, **153**: 109- 130.
- Post WM, King AW, Wullschlegel SD. 1997. Historical variations of terrestrial carbon storage *Global Biogeochemical Cycles*, **11**: 99- 109.
- Potter CS, Randerson JT, Field CB. 1993. Terrestrial ecosystem production: A process model based on global satellite and surface data *Global Biogeochemical Cycles*, **7**: 811- 841.
- Raich JW, Potter CS. 1995. Global patterns of carbon dioxide emissions from soils *Global Biogeochemical Cycles*, **9**: 23- 36.
- Reynolds JF, Kemp PR, Acock B. 1996. Progress, limitation and challenges in modeling the effects of elevated CO₂ on plants and ecosystems// Carbon Dioxide and Terrestrial Ecosystem. San Diego: Academic Press: 347- 381.
- Running SW, Coughlan JC. 1988. A general model of forest ecosystem processes for regional applications. Hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes *Ecological Modelling*, **42**: 125- 154.
- Running SW, Gower ST. 1991. FOREST-BGC, a general model of forest ecosystem processes for regional applications. Dynamic carbon allocation and nitrogen budgets *Tree Physiology*, **9**: 147- 160.
- Running SW, Hunt ER. 1993. Generalization of a forest ecosystem process model for other biomes, Biome-BGC, and an application for global-scale models, scaling processes between leaf and landscape levels// Ehleringer JR, Field C, eds. Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe. San Diego: Academic Press: 141- 158.
- Sellers PJ, Mintz Y, Sud YC. 1986. A simple biosphere model (SB) for use within general circulation models *Journal of Atmospheric Sciences*, **43**: 505- 531.
- Sellers PJ, Randall DA, Collatz GJ. 1996. A revised land surface parameterization (SB2) for atmospheric GCMs Part I Model formulation *Journal of Climate*, **9**: 676- 705.
- Shuttleworth WJ, Wallace JS. 1985. Evaporation from sparse crops: An energy combination theory. *The Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, **111**: 839- 855.
- Tian HQ, Melillo JM, Kicklighter DW, et al. 1998. Effect of interannual climate variability on carbon storage in Amazonian ecosystems *Nature*, **396**: 664- 667.
- Uchijima Z, Seino H. 1985. Agroclimatic evaluation of net primary productivity of nature vegetation. *The Society of Agricultural Meteorology of Japan*, **40**: 343- 352.
- VEMAP Members. 1995. Vegetation/Ecosystem Modeling and Analysis Project (VEMAP): Comparing biogeography and biogeochemistry models in a continental-scale study of terrestrial ecosystem responses to climate change and CO₂ doubling *Global Biogeochemical Cycles*, **9**: 407- 437.
- Verseghy DL. 1991. CLASS: A Canadian land surface scheme for GCMs I Soil model and coupled runs *International Journal of Climatology*, **11**: 111- 133.
- Verseghy DL, McFarlane NA, Lazare M. 1993. CLASS: A Canadian land surface scheme for GCMs. Vegetation model and coupled runs *International Journal of Climatology*, **13**: 347- 370.
- Walker BH. 1994. Global change strategy options in the extensive agriculture regions of the World *Climatic Change*, **27**: 39- 47.
- Wang SS, Grant RF, Verseghy DL, et al. 2001. Modelling plant carbon and nitrogen dynamics of a boreal aspen forest in CLASS: The Canadian Land Surface Scheme *Ecological Modelling*, **142**: 135- 154.
- Wang SS, Zhang Y, Trishchenko A. 2004. Ecological assimilation of land and climate observations - the EALCO model: Supplement to EOS Transactions *American Geophysical Union*, **85**(17): 146.
- Wang SS, Alexander P, Trishchenko KV, et al. 2007. Simulation of canopy radiation transfer and surface albedo in the EALCO model *Climate Dynamics*, **29**: 615- 632.
- Wang YP, Leuning R. 1998. A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy. I Model description and comparison with a multi-layered model *Agricultural and Forest Meteorology*, **91**: 89- 111.
- Waring RH, Running SW. 1998. Forest Ecosystem: Analysis at Multiple Scales (2nd edition). San Diego: Academic Press: 286- 320.
- Woodward FI, Lomas MR, Betts RA. 1998. Vegetation-climate feedbacks in a greenhouse world *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, **353**: 29- 38.
- Wu L, McGechan MB, McRoberts N, et al. 2007. SPACSYS: Integration of a 3D root architecture component to carbon, nitrogen and water cycling - Model description *Ecological Modelling*, **200**: 343- 359.
- Yu GR, Tatsuaki K, Zhuang J, et al. 2003. A coupled model of photosynthesis-transpiration based on the stomatal behavior for maize (*Zea mays* L.) grown in the field *Plant and Soil*, **249**: 401- 415.
- Zhan X, Kustas WP. 2001. A coupled model of land surface CO₂ and energy fluxes using remote sensing data *Agricultural and Forest Meteorology*, **107**: 131- 152.

作者简介 李志恒,男,1980年生,博士研究生。主要从事生态气候环境和生态模型研究。E-mail: lizhchina@163.com
责任编辑 魏中青