

# 陆地生态系统碳循环模型研究概述\*

毛留喜<sup>1</sup> 孙艳玲<sup>2,3</sup> 延晓冬<sup>2\*\*</sup>

(<sup>1</sup> 中国气象局国家气象中心, 北京 100081; <sup>2</sup> 中国科学院大气物理研究所东亚区域气候-环境重点实验室, 北京 100029;

<sup>3</sup> 西南大学资源环境学院, 重庆 400716)

**【摘要】** 陆地碳循环研究是全球变化研究中的一个重要组成部分,而碳循环模型已成为目前研究陆地碳循环的必要手段. 本文针对有关碳循环研究方面的进展,介绍了陆地碳循环模型的基本结构、碳循环过程中涉及的两个基本模型以及目前陆地生态系统碳循环模型的两大类型,并通过对现有主要陆地生态系统碳收支模式的分析,指出了未来陆地碳循环模型的研究方向可能是发展基于动态植被的生物物理模型. 这种耦合模型也可能是地球系统模式的重要组成部分.

**关键词** 陆地生态系统 碳循环 模型

**文章编号** 1001-9332(2006)11-2189-07 **中图分类号** P467, P593 **文献标识码** A

**Modeling of carbon cycling in terrestrial ecosystem: A review.** MAO Liuxi<sup>1</sup>, SUN Yanling<sup>2,3</sup>, YAN Xiaodong<sup>2</sup> (<sup>1</sup> National Meteorological Center, China Meteorological Administration, Beijing 100081, China; <sup>2</sup> Key Laboratory of Regional Climate - Environment Research for Template East Asia, Institute of Atmospheric Physics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100029, China; <sup>3</sup> College of Resources and Environment, Southwest University, Chongqing 400716, China). -Chin. J. Appl. Ecol., 2006, 17(11): 2189 ~ 2195.

Terrestrial carbon cycling is one of the important issues in global change research, while carbon cycling modeling has become a necessary method and tool in understanding this cycling. This paper reviewed the research progress in terrestrial carbon cycling, with the focus on the basic framework of simulation modeling, two essential models of carbon cycling, and the classes of terrestrial carbon cycling modeling, and analyzed the present situation of terrestrial carbon cycling modeling. It was pointed out that the future research direction could be based on the biophysical modeling of dynamic vegetation, and this modeling could be an important component in the earth system modeling.

**Key words** Terrestrial ecosystem, Carbon cycling, Modeling.

## 1 引言

碳是最重要的生命元素之一. 随着温室气体和温室效应等各种气候与环境问题的日益突出, 进一步增加对大尺度陆地生态系统与大气之间碳通量的认识, 具有重要的科学价值. 目前, 尽管这方面研究取得了一些进展, 但在估计大尺度陆地生态系统-大气的碳交换通量方面并未取得实质性进展. 例如, 在对全球碳平衡的研究中, 就存在着“迷失的碳汇 (missing carbon sink)”问题. Schimel<sup>[42]</sup> 曾认为, 这部分碳可能被陆地生态系统所吸收, 但是, 至今并未有人对此论断给出确切的证明. 这意味着人们还不能对全球陆地生态系统在全球碳循环中的作用给出一个具有某种可信度的确定性回答. 另一方面, 国际社会已经逐渐把大尺度上陆地生态系统-大气间的碳交换通量与国际政治经济关系相联系, 因为人们已经假定陆地生态系统的碳贮藏能在缓解大气中 CO<sub>2</sub> 浓度的增长方面起重要作用. 因此, 迫切需要建立可信度更高的陆地-大气碳交换通量模型. 要解决这些问题, 很大程度上需要建立更完善的陆地生态系统碳循环模型<sup>[43]</sup>.

自从 20 世纪 50 年代 Craig<sup>[6]</sup> 在全球碳循环模式中用 2 个贮库模拟陆地生态系统的碳平衡以来, 经过 Emanuel

等<sup>[7,8]</sup> 对陆地生态系统在全球碳循环中的作用模式的早期探索, 陆地生态系统碳循环模式研究得到极大的发展. 目前, 陆地生态系统碳循环模式广为流行<sup>[53,55]</sup>, 并被认为是进行大尺度碳通量的有效途径. 当然, 现有的模式都存在着不同程度的不完善性, 这正是目前不能实际应用于估算陆地碳平衡的原因. 因此, 从已有模式的分析来发现模式的不足和未来发展方向成为一个重要的研究课题. 本文旨在通过对现有主要陆地生态系统碳收支模式的分析, 发现今后碳循环模式的改进方向, 从而有助于建立更合理的陆地生态系统碳收支模式.

## 2 陆地碳循环模型的结构及碳循环的基本模型

### 2.1 陆地碳循环模型的结构

综合考察现有陆地生态系统碳循环模型的特点, 可以发现陆地碳循环模型的基本结构如图 1 所示. 植物光合器官碳库、植物支持器官碳库、凋落物碳库和土壤有机碳库构成了陆地生态系统的主要碳库.

\* 国家基础研究发展规划项目 (2002CB412500) 和中国科学院知识创新工程重大资助项目 (KZCX1-SW-01-11).

\*\* 通讯联系人. E-mail: yxd@tea.ac.cn  
2005-09-19 收稿, 2006-09-04 接受.

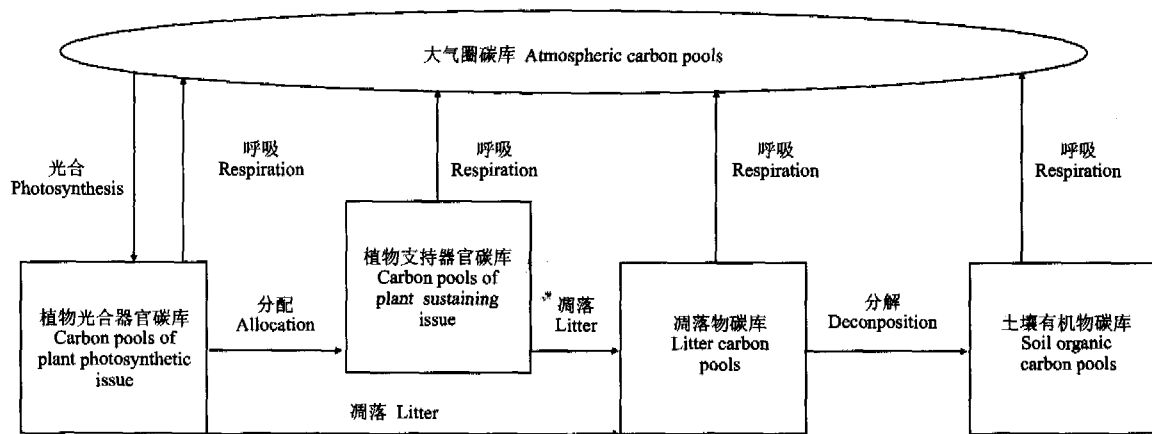


图1 陆地碳循环模型的基本结构

Fig. 1 Framework of terrestrial carbon cycling modeling.

光合器官通过光合作用把大气中的  $\text{CO}_2$  转化成碳水化合物,再通过自养呼吸、分配光合产物和死亡凋落过程,把碳分别输送到大气、植物支持器官碳库和凋落物碳库。光合器官的碳库特征直接决定生产力的动态,因此所有模型中至少用 1 个碳库来近似。为了表达落叶树和常绿树叶动态的明显区别,延 1995 模型<sup>[56]</sup>采用了两个叶碳库结构。

植物支持器官碳库通过自养呼吸和死亡凋落过程把有机碳分别输送到大气和凋落物碳库。大多数模型为了准确地估计自养呼吸和死亡凋落通量,至少要区别地上部分和地下部分支持器官,因为这两部分呼吸和周转的时间特征区别极大,进一步精确的处理是区分木质枝、干、细根、果实、树皮和粗根或适当合并,大多数模型均采用了这种处理。

凋落物碳库通过异养呼吸和分解过程分别把碳输送到大气和土壤有机碳库。除 TEM 和 BIOME3 外用 1 个以上碳库刻画,碳库越多,对凋落物的分类就越细,对凋落物分解特征的描述更接近客观。例如, CENTURY 模型采用 4 个碳库来刻画凋落物碳库:地上结构性凋落物碳库、地下结构性凋落物碳库、地上代谢性凋落物碳库和地下代谢性碳库。这种刻画能更好地模拟凋落物库的分解特征,同时也提出了对活的生物碳库的细分问题。所以除少数模型外,大多数土壤子模型还不能采用多个凋落物碳库刻画。

土壤有机碳库则是通过异养呼吸把碳输送回大气。它是陆地生态系统最重要的碳库,其储碳量约占陆地生态系统总储碳量的 2/3 以上<sup>[52]</sup>。由于土壤有机碳库的呼吸通量与碳库大小存在着正相关关系<sup>[27]</sup>,所以正确模拟土壤有机碳的分解过程是土壤碳收支研究中的关键问题。多数模型都采用 1 个以上碳库来刻画土壤有机碳的周转特征,目前最有代表性的方案是 4 个碳库, CLASS<sup>[26]</sup>、IBIS、CENTURY 和 BEPS<sup>[30]</sup> 等模型都采用这类方案,使得有机碳周转的模拟精度有了实质性的提高。其中最关键的是区分出了惰性有机碳和缓释有机碳库。这两个碳库的库量虽大,但分解速率较小,由此强调了微生物碳库和活跃有机碳库在土壤呼吸中的重要作用。而这两个碳库的分解受到环境(温度和湿度等)的强烈影响,是气候变化背景下土壤碳收支的最不确定性因素。显然,采用 4 个碳库的方案是今后对土壤有机碳分解过

程模拟最有前途的方案。

## 2.2 光合作用模型

通过利用太阳能,生态系统中的绿色部分发生光合作用,把大气中  $\text{CO}_2$  转换成碳水化合物,由此才开始了碳在生态系统中的循环过程。因此,光合作用模型是碳循环模型的最重要组成部分。从已有的碳循环模型的研究来看,光合作用模型的建立决定着生态系统碳循环的整体表现。由于生态系统净初级生产力(NPP) = 总光合(GPP) - 自养呼吸( $R_a$ ),可以认为 NPP 模型和光合作用模型是功能相同的模型,只要求出  $R_a$  及 NPP 和 GPP 中的 1 个,就可以求出第 3 个量。现有的光合作用模型按各种不同的建模目的和数据条件可以归纳为 2 种类型:基于经验公式的生产力模型和基于机理的生产力模型。

### 2.2.1 基于经验公式的生产力模型

基于陆地生态系统的生产力既受太阳辐射又为气候条件控制的理论,最早人们猜想气候是生态系统生产力的主要制约因素,通过对大量实测资料和相应气候资料的比较分析,发现它们与气温及降水具有密切的相关关系,因此产生了迈阿密模型(MIAMI model)<sup>[28]</sup>。净初级生产力对环境条件的依赖表现为多种因子的综合作用。这种综合作用可以用实际蒸散 AET 来更好地表征,于是得到了桑斯维特纪念模型(Thornthwaite Memorial Model)<sup>[29]</sup>。以上模型因为对输入的要求简单,而为许多碳循环模型所采用(如 CENTURY<sup>[17]</sup>、OBM<sup>[9]</sup>等)。但是这类模型考虑因素太少,缺乏全面的生理和生态学机理的应用,因此,当其他环境因素(如辐射)与气温和降水的一般关系背离时,误差较大。此外,由于这类模型只能以年为时间步长,难以探索碳收支的季节变化规律,所以目前已不再采用。为了弥补上述经验模型的不足,人们从最根本的能量转换的观点出发,建立了一些考虑到最基本的生理生态机理的净初级生产力模型。例如,从水分利用效率和净辐射对植被蒸腾和生产力的作用原理出发,Uchijima 等<sup>[49]</sup>建立了净初级生产力与净辐射  $R_n$  和辐射干燥度之间的经验关系模型(筑后模型)。国内学者在这方面也作了一些探索,通过建立新的蒸散模型,改进了筑后模型<sup>[57]</sup>。但是这些模型尚未应用到碳循环模型中。

另一类初级生产力经验模型是基于遥感信息的模型。因为总初级生产力(GPP)与截留光合有效辐射量和辐射的光合利用效率(LUE)成正比,而截留光合有效辐射可与总光合有效辐射(PAR)和光合有效辐射截留率(FPAR)成正比。由于PAR可以用气候学方法计算得到,(FPAR)可以用遥感方法获得,因此,总初级生产力可表达为:

$$GPP(FPAR, PAR) = FPAR \cdot PAR \cdot LUE \cdot f(T, W, CO_2)$$

其中,  $f(T, W, CO_2)$  表达了温度  $T$ 、土壤湿度  $W$  和大气中  $CO_2$  浓度对辐射的实际光合利用效率的影响。用总初级生产力减去自养呼吸  $R_a$  就得到净初级生产力。由于这类模型的驱动变量简单到只需要来自于遥感的信息 FPAR, 而这一信息同时也隐含了部分植被特征信息, 所以越来越多的陆地碳循环模型采用这类模型。稍有不同的是, CASA<sup>[12]</sup> 建立的是 NPP 与 FPAR 的关系, 而 TURC<sup>[40]</sup>、SIB2<sup>[46]</sup>、GLO-PEM<sup>[39]</sup> 等建立的是 GPP 与 FPAR 的关系。其中 SIB2 采用了冠层氮浓度分布优化梯度假设, 从而得到冠层光合同化速率与顶层叶光合速率的简化关系。

目前, 经验性生产力模型的主要发展趋势是不再采用单纯的生产力-气候经验关系, 而是采用基于遥感信息的生产力-光合有效辐射吸收率-环境综合模型。对于由遥感信息驱动的生产力模型, 可以采用对植被冠层及其光合有关特性的特别假设来简化模型, 使其可以采用较少的参数, 得到较合理的生产力模拟结果。

**2.2.2 基于机理的生产力模型** 最早的基于机理的生产力模型是以光合-光合有效辐射的饱和曲线关系为基础<sup>[48]</sup>。许多模型都采用了这类方案来解出给定时刻的最优冠层总光合速率, 如 TEM、AVIM 和 FBM 等。

关于光合作用的深刻机理是在 20 世纪 80 年代才揭示出来的。在  $CO_2$  同化阶段酶促反应的不同特点导致存在 3 种最基本的光合作用类型:  $C_3$  植物类(约占 90%)、 $C_4$  植物类(约占 10%)和多汁植物 CAM 类型(少量植物)。 $C_3$  植物采用  $CO_2$  固定的核酮糖二磷酸(RuBP)途径, 在 RuBP 羧化酶的催化下,  $CO_2$  固定后最初产物是含 3 个碳原子的 3-磷酸甘油酸分子(PGA), 随后 PGA 在 ATP 和还原当量的参与下, 还原成碳水化合物;  $C_4$  植物采用  $CO_2$  固定的二羧酸途径, 在通过磷酸烯醇式丙酮酸(PEP)羧化,  $CO_2$  固定后最初产物是具有 4 个碳原子的二羧酸-草酰乙酸, 其还原成碳水化合物的途径与  $C_3$  植物相同。多汁植物的光合作用是  $C_3$  植物和  $C_4$  植物途径的时间耦合, 即有光照时是  $C_3$  途径, 在弱光下是  $C_4$  途径。最早提出光合同化形成机制模型的是 Farquhar 等<sup>[11]</sup>。他们最先指出了光合速率同时被光合酶促反应的羧化速率和光合过程中电子传递速率的光量子效应所决定。后来, Collatz 等<sup>[4]</sup>把光合产物的外输速度限制也看成是另一个对光合速率的决定因素, 因此产生了基本的光合生理模型<sup>[46]</sup>。

当前, 多数碳循环模型都采用了 Sellers 等<sup>[46]</sup>所述的光合生理模型的框架, 不同的是对个别过程的重新参数化。例如, 一些模型未考虑  $C_3$  和  $C_4$  植物的光合机制差别(如 CAR-

AIB、BIOME3、BIOME-BGC 和 LoTEC 等); 而另一些模型则考虑这种差别(如 SIB2、IBIS 和 LSM 等); 还有一些模型分成阳性叶和阴性叶, 分别计算光合作用(如 BEPS、CLASS 和 ECOSYS 等), 但大部分模型还没有考虑得如此详细。

总之, 当前陆地生态系统碳循环模型中, 生产力模型发展趋势是采用基于光合作用机理的模型。它在处理未来  $CO_2$  浓度增加背景下的光合生产力时有较大的可靠性, 但半机理、半经验的生产力模型也有其存在的合理性。因为在处理多层次植被时, 它易于模拟植被结构对光合生产力的影响。

### 2.3 呼吸作用模型

生态系统碳收支可以表示为植被的总光合减去自养呼吸和异养呼吸, 合理的自养呼吸模型和异养呼吸模型对于陆地生态系统碳循环模型非常重要。

**2.3.1 自养呼吸模型** 生态系统的自养呼吸通常可分为维持呼吸和生长呼吸。维持呼吸的本质是植物细胞与外界的  $CO_2$  气体交换。生长呼吸的实质是光呼吸, 或称为乙醇酸代谢过程。许多模型将生长呼吸和维持呼吸合并在一起建立呼吸模型。例如 SILVAN 模型<sup>[23]</sup>把呼吸看成为木质呼吸与草质呼吸之和, 其中草质呼吸包括叶呼吸和细根呼吸, 并把它估计为总光合的十分之一(其中叶和细根各占一半), 而木质呼吸与边材量成正比, 进一步可与叶面积指数成正比。其他如 Sollins 等<sup>[48]</sup>、TREEDYN<sup>[2]</sup>、AVIM<sup>[22]</sup>和 SPAM<sup>[16]</sup>的模型都不考虑生长呼吸的计算或把生长呼吸与维持呼吸合为一项。

目前大多数模型都分别考虑生长呼吸和维持呼吸的计算。其中对生长呼吸的实验研究非常薄弱, 因此大多数作者根据光合与光呼吸相互伴随的事实, 把生长呼吸简单表示为总光合的函数。总之, 由于缺乏实验证据, 生长呼吸模型非常简单, 今后需要进一步研究。

维持呼吸速率对和温度具有很强的依赖性, 含氮量对维持呼吸起重要作用, 已为许多生态系统碳循环模型所采用(如 CLASS、Ecosys、LoTEC、SPAM、HYBRID、LPJ 和 SDGVM 等)。而更多的模型采用了与氮含量无关的模型(如 TEM、BEPS、IBIS、SILVAN、TURC、PLAI、FBM、CARIB 和 BIOME-BGC 等)。为了更好地模拟木质部分的呼吸速率, 基于呼吸主要发生在生物活性强的部分, 许多模型采用了边材碳库或用体积代替木质碳库来进行维持呼吸的模拟(如 LPJ、IBIS、HYBRID 和 SILVAN 等)。也有模型单独把叶维持呼吸表示为酶促羧化反应速率的函数, 并且对  $C_3$  和  $C_4$  植物有所区别<sup>[4]</sup>。这实际上是上述与氮含量类似的表达, 因为植物叶氮含量是决定酶促羧化反应速率的主要因素。关于温度对维持呼吸的影响已得到较好的考虑<sup>[51]</sup>, 为不同碳循环模型所采用。

未来呼吸模型研究的主要重点应该是在特定条件下考虑湿度和植物组织的老化程度对维持呼吸的影响。

**2.3.2 异养呼吸模型** 生态系统的异养呼吸过程非常复杂, 涉及从机械研磨、有机物矿化到微生物分解的诸多物理、化学和生物过程。一般的理解是土壤或枯枝落叶呼吸过程与有

机物分解是同时发生的互相密切相关的一对过程.大量的分解实验和土壤呼吸测定表明,这对过程主要与土壤或枯枝落叶的温度、湿度和化学组成有关.为多数碳循环模型所采用的主要有三类模型.第一类模型只考虑温度效应和土壤湿度效应,大部分碳循环模型采用了这类土壤呼吸模拟方案(如TEM、FBM、SILVAN、KGBM、BIOME-BGC、LoTEC、CLASS和BEPS等);第二类模型除了考虑温度和湿度效应外,还考虑到土壤的化学组成(如碳氮比或木质素含量等),主要是针对凋落物设计的(如CASA、Ecosys和FORCLIM等模型);第三类模型是基于过程的CENTURY模型途径<sup>[35]</sup>.由于这类模型更合理地描述了凋落物质量、土壤湿度和温度等因素对土壤呼吸的长期效应,正被越来越多的碳循环模型所采用(如HYBRID、IBIS、LPJ、SDGVM、CASA等模型).

当前生态系统的异养呼吸模型主要集中在解释性地建立呼吸速率与环境 and 土壤化学组成的关系模型,基本趋势是采用基于过程的CENTURY模型模拟方案.但现有模型对土壤呼吸的微生物活动和植物根系作用等方面考虑得还远远不够,这可能是未来模型研究的重点.

### 3 陆地碳循环模型的类型

#### 3.1 基于静态植被的生态系统碳循环模型

静态植被模型是反映植被类型与地理要素的数量关系,可以推断一个未到达地区的顶极植被类型.最早的碳循环模型都是基于静态植被模型建立的,通常可以按模型的重点考虑过程和主要用途分为3种类型:生物地理模型、生物地球化学模型和陆面生物物理学模型.

**3.1.1 生物地理模型** 生物地理模型的主要目的是模拟在现实气候与区域植被的对应关系.最早的生物地理模型主要通过植被与气候的数量相关来建立的,如Koppen气候分类系统<sup>[25]</sup>和Holdridge生命带分类系统<sup>[21]</sup>.前者通过区域植被的边界来制定气候类型的边界,后者用多个气候要素的组合类型来界定区域植被,均不能反映生态系统的碳循环.这类模型还有Box<sup>[3]</sup>的气候-植物生活型模型、Woodward<sup>[54]</sup>基于气候-生理学对应原理的DOLY和Prentice等<sup>[38]</sup>的基于生态生理原理的气候-植物功能群模型BIOME.

进入20世纪90年代中期,人们开始认识到气候与植被的现实对应关系的更基本机理是植被生态系统碳收支特征,通过比较特定区域各类植被的可能碳收支,具有最大碳同化能力的植被往往可以确定为当地的顶极植被类型.这类模型可以计算植被的净初级生产力等碳循环过程,所以是一类特殊的碳循环模型(如BIOME3<sup>[20]</sup>、DOLY<sup>[6]</sup>和MAPPS<sup>[33]</sup>等).这类模型是为了研究植被分布的地理分异规律而设计的,可以部分地反映在气候不变且生态系统平衡状态下的区域碳收支基本特征,如生态系统从大气中吸收碳的能力,但是不能对生态系统向大气中呼吸CO<sub>2</sub>的能力进行估算,特别是在气候变化条件下更是如此.

**3.1.2 基于静态植被的生物地球化学模型** 该模型主要是估算各类气候条件下,生态系统的碳、氮和水在大气-群落-

土壤间循环的特征.在这类模型中,各类物质在大气、植被和土壤各碳库间的传递过程是彼此相互依赖的.它假定植被在区域内均匀分布,并在模拟过程中植被类型和土壤类型不变,导致相应冠层生理生态参数(包括最大叶面积、光合、凋落、自养呼吸和异养呼吸等)保持不变,以天到月为时间步长,对净初级生产力、呼吸、凋落和土壤呼吸分别进行与气候或土壤条件(温度、土壤湿度、CO<sub>2</sub>浓度等)有关的计算,积分得到年和月的区域尺度碳从大气到植被、到土壤再返回大气的量的动态估算.这类模型包括CENTURY<sup>[36]</sup>、TEM<sup>[31,32]</sup>、FBM<sup>[24]</sup>、HRBM<sup>[10]</sup>、BIOME-BGC<sup>[41]</sup>和CASA等.由于它对大气-植被-土壤间碳交换过程考虑较为全面,因此是进行生态系统水平碳收支研究的最适模型.尽管其在考虑大气中CO<sub>2</sub>浓度对碳平衡的影响的模拟采用生物化学机理方案,但是由于其他过程(如维持呼吸过程、生长呼吸、死亡凋落过程等)依赖于植被类型,而在全球变化背景下,各区域的植被存在改变的可能,因此这类模型对于研究现实植被条件下碳收支具有一定的可信度,但不能用来预测未来生态系统的碳收支.另一方面,这类模型尽管常常基于模拟区域或全球水平的碳收支,但是从模型设计上,只能适合于生态系统尺度(如森林林分尺度,即1hm<sup>2</sup>大小左右).

**3.1.3 陆面生物物理模型** 该模型主要目的是研究陆地覆盖(生态系统)对其临近大气特征的反馈作用.通过计算在任意时刻的大气环境条件下(风速、气温、气压、辐射、CO<sub>2</sub>和水气压等)植被和土壤与大气的水、热和CO<sub>2</sub>通量、动量交换中的作用,为大气环流模式提供合理的陆面参数化.它可以几分钟至1d为步长,通过提升叶片水平的的光合、呼吸和蒸腾模型到区域林冠,从而给出瞬时或短时间尺度上辐射在林冠的传输特征、感热通量、潜热通量、水汽和CO<sub>2</sub>的输送通量等.由于其按时间积分可得到碳通量的时间特征及与大气环境的关系,所以也可用来模拟陆地生态系统碳收支动态.这类模型模拟时间尺度较短,正好可以利用大量的短时间尺度的涡度相关法观测资料进行模型验证和校准,目前得到较大关注.这类模型主要有SiB模型系列<sup>[45-47]</sup>、LSM<sup>[1]</sup>、CLASS<sup>[50]</sup>和国内的AVIM<sup>[22]</sup>等.

这类模型是基于能量平衡、物质平衡、动量平衡规律来计算碳在大气和陆地生态系统间的物质交换.其中在风、空气湿度、辐射、大气CO<sub>2</sub>浓度、植被类型和土壤物理特性等因素对交换通量影响的计算中,其物理基础非常坚实,优于其他类型的模型,且可以短的时间尺度为步长进行计算模拟,有助于利用陆-气交换的涡度相关法测定资料对能量和物质通量资料进行验证和校准.但是这类模型的缺点是对碳在植被和土壤中的运移过程描写太简单,仅给出界面上的通量,未考虑碳库量.随着积分时间的延长,依赖于碳库量的碳通量计算值离实测值越来越远,碳收支计算的误差会越来越大.另外,这类模型一般适合于较大面积(景观尺度以上),不适合于生态系统尺度(斑块尺度)的模拟.

#### 3.2 基于动态植被的生态系统碳循环模型

单一的静态植被模型由于难以处理中长期气候变化背

景下生态系统的结构和组成的变化问题,难以合理地模拟依赖于生态系统类型的碳循环动态,所以,目前和未来一段时间内,基于动态植被的生态系统生物地球化学模型会成为新的研究热点。根据陆地生态系统碳循环过程模拟的复杂程度和时间尺度,可将模型分为3种类型:动态植被模型、动态植被为基础的生物地球化学模型和动态植被为基础的生物学过程模型。

**3.2.1 动态植被模型** 该模型的主要特征是植被类型(如结构和组成)可以以月或年为步长逐渐变化,某些植被结构(如叶面积指数和细根量)可以以天为步长变化,太阳辐射的反照率、地表粗糙度、植被总光合速率、维持呼吸损耗、生长呼吸损耗、死亡凋落通量都可以是以年或天为步长变化的变量,其原因是植被生理和生物学过程可以分钟至小时为步长进行模拟,同时植物物候也匹配以日到星期为时间步长。其应用于碳循环的主要改进之处是耦合了以月到年为时间步长的土壤元素循环过程模型。这就解决了估算季节际、年际和年代际以上生态系统碳收支变化问题。这类模型的代表是LPJ模型<sup>[44]</sup>。另一类动态植被模型是基于种群竞争理论的植被功能型竞争排斥模型。TRIFFID模型<sup>[5]</sup>就是基于这类理论建立起来的;高琼等<sup>[18,19]</sup>建立的植被动态模型则依据生物量梯度,决定植被发展方向和速率,也是一个转移系数确定方式,非机理性的模拟方式。由于生物地理类动态植被模型原理简单、过程模拟全面和对现实植被的较好近似,因此是理想的动态植被模型的建立途径。

**3.2.2 动态植被-生物地球化学耦合模型** 动态植被为基础的生物学模型是把生物地球化学模型的初始植被(随后固定)用依赖于气候和土壤变化的动态植被替换,使得每个时刻的植被结构(包括冠层叶面积剖面、植物高度分布)和组成特征(包括物种或植物功能型的配比)更接近实际,植被的光合、呼吸和凋落参数由于严格依赖于植被结构和组成,导致关于光合、呼吸和凋落乃至土壤分解过程的模拟更加客观。这类模型的代表性模型是HYBRID模型<sup>[15]</sup>和LPJ-TEM模型<sup>[34]</sup>。

另一类模型为林窗模型与碳、氮的土壤过程模型直接耦合产生的具有动态植被的生物地球化学模型,如LINK-AGE<sup>[37]</sup>。但是这类模型只能处理森林植被,且对树木生长过程的模拟只是采用了生长过程表模型加环境因子修正的办法,不利于探索碳的生物地球化学循环的机制和进行可变环境下的预测。

### 3.2.3 集成生物圈模拟器——生长演替-生物物理耦合模型

不同植被的存在意味着陆面植被生理生态特性不同,于是陆地植被对大气的反馈作用具有不同的特点。这种反馈作用包括对土壤-植被-大气系统的辐射平衡、水分平衡、动量平衡和碳平衡的影响。另一方面,在全球气候变化的背景下,目前人们更关心上述影响的长期动态。由于植被动态包括植物生长、死亡、更新和对养分、水分和辐射的竞争,其受到气候条件的影响巨大,气候的变化会带来植被动态的变化,进而也导致陆地植被生理生态特性的改变和气候反馈过程的变

化。这就提出了一个问题,气候变化会如何改变陆地植被?这两个问题实际上是同时存在的,于是人们提出了建立陆地植被与气候的双向耦合模型的途径。这类模型的代表就是集成生物圈模拟器IBIS<sup>[13,14]</sup>。因为其反映了全球碳循环过程的复杂性,即全球碳循环过程受到生物物理学、生物地球化学和植被演替等时间尺度截然不同的自然过程的影响,因此代表了全球碳循环模型的研究方向。实际上,生物物理学模型LSM的新版本也注意到植被的生长演替对植被的生物学特性的影响作用。这种作用最终使植被对大气化学和气候的反馈具有重要意义,因此采用了类似于IBIS模型对植被较完整的模拟方法,但在植被演替方面也有自己的特色。在未来地球系统模式的发展中,类似于IBIS的模型可能是描述陆地生态系统过程的必然选择。综上所述,与静态植被和动态植被有关的模型,都不要求必须输入植被类型,只要求输入气候变量来驱动。例如只要输入气温、降水和空气湿度等,即可通过过程为基础的计算,模拟出相应的植被碳收支。但是静态植被模型输出的是区域尺度的顶极植被(潜在植被)和相应的碳收支,动态植被为基础的模型输出的是斑块尺度到全球尺度的植被动态,包括碳收支动态。究其原因,动态植被为基础的模型既考虑了导致潜在植被形成的气候因素和植被外貌季节区别的物候学原因,又考虑了导致植物间竞争和替代的生长积累机制,这伴随着对植被高度和叶面积分布的模拟计算。所以,对于以预测未来碳收支为目的的研究,采用动态植被为基础的模型是必然的选择。

生物地球化学循环模型和生物物理模型都要求输入气候变量(降水、气温等),植被类型(如不输入,必须采用植被模型作为基础),一般也需要输入遥感信息(如光合有效辐射分数等),具有输出生态系统的碳收支动态的能力。生物地球化学模型重点考虑植被通过光合作用从大气中固定碳后,碳在植被-土壤中的传输过程,包括自养呼吸、异养呼吸、光合同化产物在各植物器官间的分配、植物死亡、凋落、凋落物分解呼吸、土壤有机物呼吸和氮矿化等,并模拟土壤有效氮、土壤水分和大气CO<sub>2</sub>浓度等对其的影响。生物物理模型重点考虑植被冠层在植被-大气界面水、热、动量和物质交换过程。

在全球变化的背景下,由于人类活动,气候和大气中CO<sub>2</sub>变化会导致陆地生态的结构和组成的变化,进而使碳收支发生变化,同时在从分钟到年以上的尺度上对大气化学和气候起到强烈的反馈作用。所以,准确地估算未来陆地生态系统的碳收支,既要考虑植被的变化,又要考虑到植被变化对气候和大气中CO<sub>2</sub>浓度的反馈。基于此,未来陆地生态系统碳循环模型的研究方向可能是发展基于动态植被的生物物理模型,这种耦合模型也可能是地球系统模式的重要组成部分。

## 4 结 语

经验性生产力模型的主要发展趋势是不再采用单纯的生产力-气候经验关系,而是采用基于遥感信息的生产力-光

### 合有效辐射吸收率-环境综合模型.

陆地生态系统碳循环模型中生产力模型发展趋势是采用基于光合作用机理的模型. 未来维持呼吸模型研究的主要重点应是如何在特定条件下考虑湿度和植物组织的老化程度对维持呼吸的影响.

生态系统的异养呼吸模型目前主要是解释性地建立呼吸速率与环境 and 土壤化学组成的关系模型, 未来的趋势是采用基于过程的 CENTURY 模型模拟方案, 这会是未来生物地球化学循环模型研究的重点.

生物地球化学循环模型在研究生态系统水平碳收支方面是最适当的选择, 因为它对大气-植被-土壤间碳交换过程考虑较为全面. 生物物理模型基于能量平衡、物质平衡、动量平衡规律来计算碳在大气和陆地生态系统间的物质交换, 其中风、空气湿度、辐射、大气 CO<sub>2</sub> 浓度、植被类型和土壤物理特性等因素对交换通量的影响的计算的物理基础非常坚实, 优于其他类型的模型, 且可用很短时间为步长进行模拟积分, 有助于利用陆-气交换的涡度相关法对能量和物质通量资料进行验证和校准. 生物地理类动态植被模型因为其原理简单、过程模拟全面和对现实植被的较好近似, 是理想的动态植被模型的建立途径. 未来陆地生态系统碳循环模型的研究方向可能是发展基于动态植被的生物物理模型, 这种耦合模型也可能是地球系统模式的重要组成部分.

### 参考文献

- Bonan GB. 1996. A land surface model (LSM version 1.0) for ecological, hydrological, and atmospheric studies: Technical description and user's guide. Tech. Note NCAR/TN-417 + STR, National Center for Atmospheric Research, Boulder, CO. 150
- Bossel H, Schäfer H. 1989. Generic simulation model of forest growth, carbon and nitrogen dynamics, and application to tropical acacia and European spruce. *Ecol Model*, **48**: 221 ~ 265
- Box EO. 1981. *Macroclimate and Plant Forms: An Introduction to Predictive Modeling in Phytogeography*. Netherlands: The Hague; Dr. W. Junk Publishers. 258.
- Collatz GJ, Ball JT, Grivet C, et al. 1991. Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: A model that includes a laminar boundary layer. *Agric For Meteorol*, **54**: 107 ~ 136
- Cox PM, Betts RA, Jones CD, et al. 2001. Modeling vegetation and the carbon cycle as interactive elements of the climate system. In: Pearce R, ed. *Meteorology at the Millennium*. New York: Academic Press.
- Craig H. 1957. The natural distribution of radiocarbon and the exchange time of carbon dioxide between atmosphere and sea. *Tellus*, **9**: 1 ~ 17
- Emanuel WR, Killough GG, Post WM, et al. 1984. Modeling terrestrial ecosystems in the global carbon cycle with shifts in carbon storage capacity by land-use change. *Ecology*, **65**: 970 ~ 983
- Emanuel WR, Shugart HH, Stevenson MP. 1985. Climate change and the broad scale distribution of terrestrial ecosystem complexes. *Clim Change*, **7**: 29 ~ 43
- Esser G. 1991. *Osnabrück Biosphere Model: Structure, construction, and results*. In: Esser G, Overdieck D, eds. *Modern Ecology: Basic and Applied Aspects*. Amsterdam and London: Elsevier. 679 ~ 709
- Esser G, Lautenschlager M. 1994. Estimating the change of carbon in the terrestrial biosphere from 18000 BP to present using a carbon cycle model. *Environ Pollut*, **83**: 45 ~ 53
- Farquhar GD, Von Caemmerer S, Berry JA. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO<sub>2</sub> assimilation in leaves of C<sub>3</sub> species. *Planta*, **149**: 78 ~ 90
- Field CB, Randerson JT, Malmstrom CM. 1995. Global net primary production: Combining ecology and remote sensing. *Remote Sens Environ*, **51**: 74 ~ 88
- Foley JA, Levis S, Prentice IC, et al. 1998. Coupling dynamics models of climate and vegetation. *Glob Change Biol*, **4**: 561 ~ 579
- Foley JA, Prentice IC, Ramankutty N, et al. 1996. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. *Glob Biogeochem Cycle*, **10**: 693 ~ 709
- Friend AD, Stevens AK, Knox RG, et al. 1997. A process-based, terrestrial biosphere model of ecosystem dynamics (Hybrid v. 3.0). *Ecol Model*, **95**: 249 ~ 287
- Frolking S, Goulden M, Wofsy S, et al. 1996. Modeling temporal variability in the carbon balance of a spruce/moss boreal forest. *Glob Change Biol*, **2**: 343 ~ 366
- Gao L-P (高鲁鹏), Liang W-J (梁文举), Jiang Y (姜勇), et al. 2004. Dynamics of organic C in black soil of Northeast China simulated by CENTURY model I. Accumulation of soil organic carbon under natural conditions. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **15** (5): 772 ~ 776 (in Chinese)
- Gao Q, Yu M. 1998. A model of regional vegetation dynamics and its application to the study of northeast China transect (NECT) responses to global change. *Glob Biogeochem Cycle*, **12**: 329 ~ 344
- Gao Q, Zhang X. 1997. A simulation study of responses of the northeast China transect to elevated CO<sub>2</sub> and climate change. *Ecol Appl*, **7**: 470 ~ 483
- Haxeltine A, Prentice I. 1996. BIOME3: An equilibrium biosphere model based on ecophysiological constraints, resource availability and competition among plant functional types. *Glob Biogeochem Cycle*, **10**: 693 ~ 710
- Holdridge LR. 1947. Determination of world plant formations from simple climatic data. *Science*, **105**: 367 ~ 368
- Ji JJ. 1995. A climate-vegetation interaction model: Simulating physical and biological processes at the surface. *J Biogeogr*, **22**: 445 ~ 451
- Kaduk J, Heimann M. 1996. A prognostic phenology scheme for global terrestrial carbon cycle models. *Clim Res*, **6**: 1 ~ 19
- Kindermann J, Ludeke MKB, Badeck FW, et al. 1993. Structure of a global and seasonal carbon exchange model for the terrestrial biosphere. *Water Air Soil Pollut*, **70**: 675 ~ 684
- Koppen W. 1936. Das geographische system der klimate. In: Koppen W, Geiger R, eds. *Handbuch der Klimatologie*. Berlin: Gebroder Borntraeger. 1 ~ 46
- Lafleur PM, Skarupa MR, Verseghy DL. 1999. Validation of the Canadian Land Surface Scheme (CLASS) for a subarctic open woodland. *Atmos-Ocean*, **38**: 205 ~ 225
- Li H-B (李鸿博), Shi K (史 锐), Xu D-Y (徐德应). 2005. Effects of plant process on soil organic carbon concentration. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **16** (6): 1163 ~ 1168 (in Chinese)
- Lieth HF. 1971. Modelling the primary productivity of the world. In: Lieth HF, ed. *Patterns of Primary Production in the Biosphere*. Stroudsburg, Pennsylvania: Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. 277 ~ 282.
- Lieth H. 1975. Modelling the primary production of the world. In: Lieth H, Whittaker RH, eds. *Primary Productivity of the Biosphere*. New York: Springer-Verlag. 237 ~ 263
- Liu J, Chen JM, Cihlar J, et al. 1997. A process-based boreal ecosystem productivity simulator using remote sensing inputs. *Remote Sens Environ*, **62**: 158 ~ 175
- McGuire AD, Melillo JM, Joyce LA, et al. 1992. Interactions be-

- tween carbon and nitrogen dynamics in estimating net primary productivity for potential vegetation in North America. *Glob Biogeochem Cycle*, **6**: 101 ~ 124
- 32 McGuire AD, Melillo JM, Kicklighter DW, *et al.* 1995. Equilibrium responses of soil carbon to climate change-empirical and process based estimates. *J Biogeogr*, **22**:785 ~ 796
- 33 Neilson RP. 1995. A model for predicting continental scale vegetation distribution and water balance. *Ecol Appl*, **5**:362 ~ 385
- 34 Pan Yude, Hom J, Jenkins JC, *et al.* 2004. Importance of foliar nitrogen concentration to predict forest productivity spatially across the Mid-Atlantic region. *For Sci*, **50**: 279 ~ 289
- 35 Parton WJ, Schimel DS, Cole CV, *et al.* 1987. Analysis of factors controlling soil organic matter levels in Great Plains grasslands. *Soil Sci Soc Am J*, **51**: 1173 ~ 1179
- 36 Parton WJ, Scurlock J, Ojima D, *et al.* 1993. Observations and modeling of biomass and soil organic matter dynamics for the grassland biome worldwide. *Glob Biogeochem Cycle*, **7**: 785 ~ 809
- 37 Post WM, Pastor J. 1996. LINKAGE: An individual-based forest ecosystem model. *Clim Change*, **34**: 253 ~ 261
- 38 Prentice IC, Cramer W, Harrison SP, *et al.* 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *J Biogeogr*, **19**:117 ~ 134
- 39 Prince S. 1991. A model of regional primary production for use with coarse-resolution satellite data. *Int J Remote Sens*, **12**: 1313 ~ 1330
- 40 Ruimy A, Dedieu C, Saugier B. 1996. TURC: A diagnostic model of continental gross primary productivity and net primary productivity. *Glob Biogeochem Cycle*, **10**: 269 ~ 286
- 41 Running SW, Hunt ERJ. 1993. Generalization of a forest ecosystem process model for other biomes, BIOME-BGC and an application for global-scale models. In: Ehleringer JR, Field CB, eds. *Scaling Physiological Processes: Leaf to Globe*. San Diego: Academic Press Inc. 141 ~ 158
- 42 Schimel D. 1995. Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Glob Change Biol*, **1**: 77 ~ 91
- 43 Schimel D, Melillo J, Tian H, *et al.* 2000. Contribution of increasing CO<sub>2</sub> and climate to carbon storage by ecosystems in the United States. *Science*, **287**: 2004 ~ 2006
- 44 Sitch S, Prentice IC, Smith B, *et al.* 2000. LPJ-A coupled model of vegetation dynamics and the terrestrial carbon cycle. In: Sitch S, ed. *The Role of Vegetation Dynamics in the Control of Atmospheric CO<sub>2</sub> Content*. Ph. D. thesis. Lund, Sweden: Lund University.
- 45 Sellers PJ, Los SO, Tucker CJ, *et al.* 1996. A revised land surface parameterization (SIB-2) for atmospheric general circulation models II. The generation of global climate fields of terrestrial biophysical parameters from satellite data. *J Clim*, **9**: 706 ~ 737
- 46 Sellers PJ, Mintz Y, Sud YC, *et al.* 1986. A simple biosphere model (SiB) for use within general circulation models. *J Atmos Sci*, **43**: 505 ~ 531
- 47 Sellers PJ, Randall DA, Collatz GJ, *et al.* 1996. A revised land surface parameterization (SiB-2) for atmospheric GCMs I. Model formulation. *J Clim*, **9**: 676 ~ 705
- 48 Sollins P, Harris WF, Edwards NT. 1976. Simulating the physiology of a temperate deciduous forest. In: Patten BC, ed. *Systems Analysis and Simulation in Ecology*. Vol. IV. New York: Academic Press.
- 49 Uchijima Z, Seino H. 1985. Agroclimatic evaluation of net primary productivity of natural vegetation I. Chikugo model for evaluating net primary productivity. *J Agric Meteorol*, **40**: 343 ~ 352
- 50 Verseghy DL. 1991. CLASS-A Canadian land surface scheme for GCMs I. Soil model. *Int J Climatol*, **11**:111 ~ 113
- 51 Wang M (王 森), Ji L-Z (姬兰柱), Li Q-R (李秋荣), *et al.* 2003. Effects of soil temperature and moisture on soil respiration in different forest types in Changbai Mountain. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **14**(8): 1234 ~ 1238 (in Chinese)
- 52 Wang S-Q (王绍强), Liu J-Y (刘纪远), Yu G-R (于贵瑞). 2003. Error analysis of estimating terrestrial soil organic carbon storage in China. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **14**(5): 797 ~ 802 (in Chinese)
- 53 Wang Y-X (汪业勋), Zhao S-D (赵士洞). 1998. Modelings of terrestrial carbon cycling. *Chin J Appl Ecol (应用生态学报)*, **9**(6): 658 ~ 664 (in Chinese)
- 54 Woodward FI. 1987. *Climate and Plant Distribution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- 55 Woodward FI, Smith TM, Emanuel WR. 1995. A global land primary productivity and phytogeography model. *Glob Biogeochem Cycle*, **9**: 471 ~ 490
- 56 Yan X-D (延晓冬), Zhao S-D (赵士洞). 1995. Simulation model of carbon storage dynamics in temperate broadleaved-coniferous mixed forest ecosystem I. Dynamics of carbon storage in tree layer. *Chin J Ecol (生态学杂志)*, **14**(2): 6 ~ 12 (in Chinese)
- 57 Zhou G-S (周广胜), Zhang X-S (张新时). 1995. A natural vegetation NPP model. *Acta Phytocool Sin (植物生态学报)*, **19**(3): 193 ~ 200 (in Chinese)

作者简介 毛留喜,男,1962年生,博士,高级工程师。主要从事农业气象学、农业生态学和陆地生态系统碳收支模型研究,发表论文 10 多篇。Tel: 13641216879; E-mail: maolx@cma.gov.cn

责任编辑 李凤琴