

DOI: 10.5846/stxb201612122550

谢馨瑶, 李爱农, 靳华安. 大尺度森林碳循环过程模拟模型综述. 生态学报, 2018, 38(1): - .

Xie X Y, Li A N, Jin H A. The simulation models of the forest carbon cycle on a large scale: a review. Acta Ecologica Sinica, 2018, 38(1): - .

大尺度森林碳循环过程模拟模型综述

谢馨瑶^{1,2}, 李爱农^{1,*}, 靳华安¹

1 中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所 数字山地与遥感应用中心, 成都 610041

2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 森林生态系统碳循环是全球陆地生态系统碳循环的重要组成部分, 而碳循环模型已经成为研究森林碳循环的必要手段。森林碳循环模型可以分为统计模型和过程模型, 其中过程模型以其完整的理论框架、严谨的结构分析和清晰的过程机理, 逐渐占据了主导地位。从地球化学过程模型、陆面物理过程模型和生物过程模型等三个方面综述区域尺度到全球尺度(本文称为大尺度)森林碳循环过程模型研究进展, 论述了各类模型的主要特征、优缺点以及应用现状, 探讨了森林碳循环模拟研究中存在的问题, 并讨论了森林碳循环过程模型的主流研究方向。可为不同空间尺度下森林生态系统碳循环模拟模型的选择提供参考, 以及为森林碳循环研究提供借鉴。

关键词: 森林生态系统; 碳循环; 过程模拟模型; 大尺度

The simulation models of the forest carbon cycle on a large scale: a review

XIE Xinyao^{1,2}, LI Ainong^{1,*}, JIN Hua'an¹

1 Research Center for Digital Mountain and Remote Sensing Application, Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

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

Abstract: The carbon cycle in forest ecosystems is an important part of the global terrestrial ecosystem carbon cycle, and models have become a necessary means used to study the forest carbon cycle. Forest carbon cycle models can be classified into statistical models and process models, and the latter have gradually become dominant due to their complete theoretical framework, rigorous structural analysis, and clear process mechanism. This paper reviews the studies on forest carbon cycle process models on a large scale from three aspects: geochemical process models, terrestrial physical process models, and biological process models. Their main features, advantages, and application status are summarized, and the limitations of these models are also discussed systematically. Geochemical process models focus on the cycle process of important elements (such as carbon, nitrogen, and water) among the vegetation, litter, and soil organic matter, which can be used to simulate the forest carbon balance, vegetation productivity, and nutrient utilization. Terrestrial physical process models focus on the process of energy and momentum exchange between vegetation and the external environment under different atmospheric conditions, which emphasize the interaction between climate and vegetation. Meanwhile, complex processes are considered by terrestrial physical process models, including reflection, absorption, scattering, transmission, and other processes. Biological process models, focus on the analysis of vegetation composition, distribution characteristics, and dynamic changes under different environmental conditions. Biological process models can be further divided into biogeographic models, light-use efficiency models, and dynamic vegetation models. In this review, the existing problems associated with the simulation of forest carbon cycle processes are discussed, such as the uncertainty of input data and model mechanism,

基金项目: 国家自然科学基金项目(41631180, 41671376, 41571373, 41301385); 国家重点研发计划(2016YFA0600103)

收稿日期: 2016-12-12; **网络出版日期:** 2017-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ainongli@imde.ac.cn

scale effect, and topographic effect, which need to be further studied. One of the main problems is the uncertainty of input data, which affects the accuracy of forest carbon cycle process simulation. Furthermore, the uncertainty of model mechanism also makes the simulation difficult. Another issue is the scale effect associated with the mismatch among the observation, model, and surface process scales. The scale effect may cause contrasting results in the simulation of forest carbon cycle processes. Note that there exists obvious topographic effects on simulation models in complex terrains. Finally, the prospects of implementing these models into future studies are discussed. When ignoring the feedback effect of vegetation on atmosphere, geochemical process models are suitable for the simulation of carbon budget on a regional scale, and the biogeographic models are suitable for the study of vegetation distribution characteristics on a global scale. However, under the current background of global change, in order to meet the various needs of forest carbon cycle simulation, such as carbon budget, evapotranspiration process, vegetation succession process, and vegetation feedback to the atmosphere, the terrestrial physical process models and the dynamic global vegetation models will be used as the mainstream research into forest carbon cycle process models in the future. This review can be served as a reference when selecting models for forest ecosystem carbon cycle simulation at various spatial scales.

Key Words: forest ecosystem; carbon cycle; process simulation model; large scale

森林作为陆地生态系统的主体,是全球碳循环的重要组成部分,其碳储量约占全球陆地总碳储量的一半^[1],是陆地生态系统中最大的碳库^[2]。森林在碳收支平衡中发挥着举足轻重的作用,研究森林生态系统的碳循环具有重要意义。

近年来,学者对森林碳循环研究的关注持续增高(图1),国内外发展了大量的森林碳循环模型,包括统计模型和过程模型。统计模型^[3]可分为气候相关模型^[4]和遥感相关模型^[5]。其中,前者基于植被净初级生产力(Net Primary Productivity, NPP)与气候因子的相关关系建立回归方程,例如 Miami 模型(迈阿密模型)、Chikugo 模型(筑后模型)和 Thornth-waite Memorial 模型(桑斯威特纪念模型);后者则大多利用遥感光谱指数(如 NDVI)与野外实测数据(如 NPP、生物量等)间的相关关系进行统计回归。统计模型简单直观,具有较强的区域适用性,但其完全依赖于地面观测数据,对于不同的区域,模型不具有普适性和推广性。同时统计模型没有考虑到森林生态系统碳循环过程的复杂性,缺乏植被生理生态理论基础,无法揭示生态系统与环境间的相互影响作用,不能用于对未来森林生态系统的预测研究。过程模型基于植被生理生态学理论,综合考虑碳循环的动力学特点,集成多个过程,结合气候、土壤和植被生理生态参数,能研究森林生态系统与大气间的相互作用。因此,过程模型以其完整的理论框架、严谨的结构分析和清晰的过程机理,逐渐占据了主导地位。

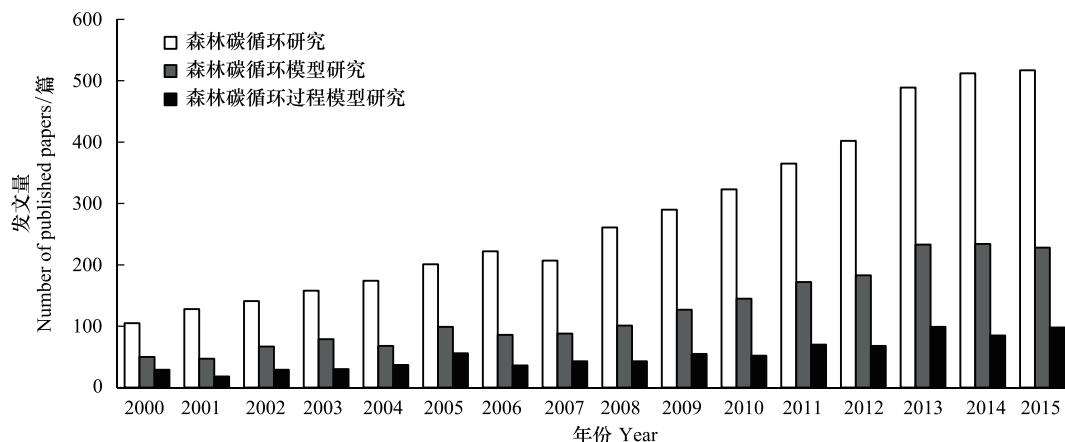


图1 近15年森林碳循环研究趋势

Fig.1 Trend of forest carbon cycle research in recent fifteen years

本文回顾了大尺度森林碳循环过程模拟模型,将此类模型划分为地球化学过程模型、陆面物理过程模型和生物过程模型等3类分别综述。详细介绍各类模型在森林生态系统碳循环模拟中的应用现状,同时探讨森林碳循环模拟研究中的问题和发展趋势,旨在为不同空间尺度下森林生态系统碳循环模拟模型的选择提供参考。

1 模型概述

目前,已有大量的大尺度过程模型对森林生态系统碳循环过程进行模拟。王萍^[6]将此类模型分为基于静态植被的生物地球化学模型、陆面生物物理模型、生物地理模型和基于动态植被的生物地球化学模型、陆面生物物理模型、动态植被模型。在此基础之上,王绍刚^[7]将大尺度森林碳循环过程模拟模型分为静态植被的模型、动态植被的模型和过程耦合模型。然而,无论是静态植被的模型还是动态植被的模型,其对碳循环过程的模拟并没有本质的区别。只是静态植被的模型中不考虑实际环境对植被的影响,而动态植被的模型中植被的类型、组成和结构依赖于气候和土壤条件,随着时间发生变化。生态系统是由物理-化学-生物组分在一定的时空范围内相互作用的过程所组成^[8]。因此,根据模型侧重考虑的生态过程类型,本文将大尺度森林碳循环过程模拟模型划分为地球化学过程模型、陆面物理过程模型和生物过程模型分别综述。其中,考虑到模型本身的特点,将地球化学过程模型和陆面物理过程模型进一步分为以静态植被为基础的模型和以动态植被为基础的模型,生物过程模型分为光能利用率模型、生物地理模型和动态植被模型,这些模型的输入要求、输出特点、时空尺度、模拟侧重点均有不同(表1)。

2 地球化学过程模型

地球化学过程模型综合考虑气候、土壤条件和干扰因素,侧重于分析植被、地面凋落物和土壤有机质内部及其相互之间重要元素(如碳、氮、水等)的循环机制,可用于模拟森林碳收支、植被生产力、以及养分利用等。地球化学过程模型模拟现实植被在区域尺度上的碳收支时具有优势,根据是否考虑植被的动态变化,其可分为静态植被的模型和动态植被的模型。

2.1 以静态植被为基础的地球化学过程模型

以静态植被为基础的地球化学过程模型假设模拟过程中植被和土壤类型不变,以及植被在区域内均匀分布。该模型在模拟较长时间的碳循环过程时可能与实际情况存在较大差异,只能反映一个地区的顶级植被类型^[103],代表性模型有 CENTURY 模型、Biome-BGC 模型(Biome-BioGeochemical Cycles, Biome-BGC)、BEPS 模型(Boreal Ecosystem Productivity Simulator, BEPS)、InTEC 模型(Integrated Terrestrial Ecosystem Carbon-budget Model, InTEC)等。

CENTURY 模型^[9]是以土壤的结构功能为基础的碳、氮、磷、硫元素的模拟模型,包含生物模块、土壤有机质模块和水分模块,结合气候(气温、降雨等)、人类管理活动(放牧、施肥、灌溉、砍伐、火烧等)、土壤性状等驱动因子对生态系统的碳循环过程进行模拟和预测^[10]。CENTURY 模型起初应用于美国大平原草地生态系统,由于其考虑了植物的生理生态过程,能够模拟森林生态系统在全球变化背景下的响应^[11],学者也将该模型应用于区域尺度的森林生态系统^[12-16]。尽管 CENTURY 模型已广泛用于森林生态系统碳循环过程模拟,但有研究指出,CENTURY 模型在对有枯枝落叶层的森林土壤有机碳的变化模拟过程中存在严重的结构性问题^[17]。CENTURY 模型时间分辨率为1个月,难以模拟短时间尺度内的极端气候事件,同时该模型缺乏对光合作用过程的精细化模拟。

Biome-BGC 模型^[18]是由美国 Montana 大学 NTSG(Numerical Terradynamic Simulation Group)研究组创建的用于模拟生态系统中碳、氮、水的流动和存储的过程模型,其前身是 Forest-BGC 模型^[19],时间分辨率为日。Biome-BGC 模型将植被分为7类,该模型包含两个模式:spin-up 模式根据设定的生理生态参数、固定气象资料、工业革命前 CO₂浓度值和氮沉降值进行长期模拟,使模型的状态变量达到稳定;常规模式则是运用实际的

表 1 大尺度森林碳循环过程模型特征比较
Table 1 Comparisons among representative models for forest carbon cycle on a large scale

模型类型 Model type	代表性模型 Representative model	创始年份 Year	最初应用地区 Original application area	主要输入参数 Input parameter				主要输出 Output parameter				模型特征 Model characteristic				适用尺度 Available scale		参考文献 References
				气象 Climate	土壤 Soil	植被 Vegetation	植被类型 Vegetation type	植被演替 Vegetation succession	碳收支 Carbon budget	植被对 大气反馈 Vegetation feedback	蒸散发 Evapotran- spiration	是否考虑 人为干扰 Human disturbances	是否使用 遥感数据 Using RS data	是否有植 被功能型 Having Plant functional types	时间 Time	空间 Spatial		
地球化学过程模型 Geochemical process model	CENTURY	1988	美国大平原 地生态系统	P	P	P	O	O	P	P	O	O	O	O	O	月-年	区域	[9-17]
	Biome-BGC	1993	北美森林生态 系统	P	P	P	O	O	P	P	O	O	P	P	P	日-年	区域-全球	[18-25]
	BEPS	1997	加拿大北方森 林生态系统	P	P	P	O	O	P	P	O	O	P	P	O	日-年	区域	[26-33]
	InTEC	2000	加拿大森林生 态系统	P	P	P	O	O	P	P	O	O	P	P	O	年	区域-全球	[32, 34-46]
	DLEM	2010	南美陆地生态 系统	P	P	P	P	P	P	P	O	O	P	P	O	日-年	区域-全球	[47-54]
陆面物理过程模型 Terrestrial physical process model	AVIM	1995	中国长白山森 林生态系统	P	P	P	O	O	P	P	O	O	O	O	月-年	区域-全球	[55-58]	
	SIB	1996	全球陆地生态 系统	P	P	P	O	O	O	O	P	P	O	O	小时-年	区域-全球	[59-66]	
	IBIS	1996	全球陆地生态 系统	P	P	P	P	P	P	P	O	O	P	P	月-年	区域	[67-79]	
生物过程模型 Biological process model	Biome	1992	全球陆地生态 系统	P	P	O	P	O	P	O	O	O	O	O	年	区域-全球	[80-89]	
	MAPSS	1995	美洲陆地生态 系统	P	P	O	P	O	P	O	O	O	O	O	年	区域-全球	[90-92]	
	LPJ-DGVM	2003	全球陆地生态 系统	P	P	P	P	P	P	P	O	O	O	O	月-年	区域-全球	[93-102]	

P 代表“需要”或“可以”或“是”，O 代表“不需要”或“不可以”或“否”

气候和 CO₂ 浓度来模拟森林生态系统碳循环过程。Biome-BGC 模型因具有模拟现实植被在区域尺度上对气候变化响应的优势而被广泛应用^[20-24]。但有学者指出其土壤水平衡模块在长时间无降水的情况下存在缺陷^[25],且没有考虑干扰因子(如火灾、病虫害等)的影响,众多的输入参数也限制了该模型在更大尺度范围内的应用^[18]。

BEPS 模型^[26]是在 Forest-BGC 过程模型^[19]的基础上发展起来的生态遥感耦合模型,常用于模拟生态系统中碳、水的循环过程。该模型时间分辨率为日,最初应用于加拿大北方森林生态系统。BEPS 模型引入了先进的辐射传输理论和精细的光合作用模块,将植被冠层叶片分为光照叶片和阴影叶片,分别模拟两种叶片的光合作用过程。该模型利用 Farquhar 模型^[27]进行时空转换,从而解决了不同数据源不同类型数据的兼容问题,以及应用遥感数据时的时空尺度转换难题^[28]。BEPS 模型不仅在国外开展了对森林生态系统碳循环的研究^[26,28],在国内也有广泛的应用,包括区域尺度^[29-31]和全国尺度^[32]的模拟研究。但 BEPS 模型没有考虑现实生活中的各种扰动因子及林龄对森林生态系统生产力的影响,其模拟精度强烈依赖于土地覆被类型等驱动因子的准确性。更有研究^[33]指出在干旱和半干旱区域,其水循环模块存在不足。

InTEC 模型^[34]是目前唯一同时考虑气候、林分年龄及森林扰动(如林火、木材收获、病虫害等)对碳循环影响的过程模型,时间分辨率为月。InTEC 模型包含 4 个核心模块:模拟碳氮循环的 CENTURY 模型、模拟叶片光合作用的 Farquhar 模型、模拟土壤湿度和温度的三维水文模型,以及 NPP 与林分年龄之间的经验模型。InTEC 模型常用于长时间序列的区域及全球森林系统碳循环过程模拟,其已成功模拟加拿大森林^[35-39]和美国森林^[40]长时间序列的碳循环过程,学者也利用该模型对小兴安岭^[41]、江西省^[42]、潘阳湖流域^[43]以及全国尺度^[32,44-46]的森林生态系统展开了研究。InTEC 模型依赖于模型输入参数中参考年 NPP 值,且 NPP 与林分年龄之间的经验关系对模型精度的影响较大^[32],同时该模型也没有考虑土壤湿度变化引起的冠层传导率对碳循环模拟的影响^[44]。

2.2 以动态植被为基础的地球化学过程模型

以动态植被为基础的地球化学过程模型假设植被类型的分布特征由气候和土壤条件决定,以及植被分布与气候条件一直处于平衡状态且不存在滞后效应。该模型根据环境条件预测植被状态,使每个时刻植被的组成特征和结构更真实。以动态植被为基础的地球化学过程模型能够处理中长期气候变化下生态系统结构和组成的变化问题,代表性模型有 DLEM 模型(Dynamic Land Ecosystem Model, DLEM)。

DLEM 模型^[47]是多影响因子驱动、多元素耦合的用于模拟陆地生态系统碳、氮、水循环的过程模型,其综合考虑了地球化学过程和植被动态过程,时间分辨率为日。DLEM 模型主要包含生物物理模块、植物生理模块、土壤地球化学模块、植被动态模块以及土地利用管理模块等 5 个核心模块。其中,植被动态模块主要用于反映现实环境下植被地理再分布以及植被的竞争和演替过程,土地利用管理模块则用于模拟土地利用变化对其它 4 个模块的影响。DLEM 模型常用于定量模拟大气环境变化以及人为干扰等多种因素影响下陆地生态系统碳循环过程,已在中国^[48-50]、北美^[51]、南美^[52,53]、墨西哥^[54]等区域展开了研究,但模型所需的大量不同类型的参数限制了其更广泛的应用。

3 陆面物理过程模型

陆面物理过程模型重视不同大气环境条件下(气温、气压、风速、辐射等)植被与外界的能量和动量交换过程,可揭示森林生态系统覆盖变化和区域气候之间的密切关系。与地球化学过程模型类似,陆面物理过程模型可进一步分为静态模型和动态模型。

3.1 以静态植被为基础的陆面物理过程模型

以静态植被为基础的陆面物理过程模型假设在模拟过程中植被类型、组成和结构保持不变,综合考虑不同环境背景下植被冠层对不同波段光谱的反射、吸收、散射、透射等复杂过程以及冠层蒸散发等过程,其代表性模型有 AVIM 模型(Atmosphere-Vegetation Interaction Model, AVIM)和 SiB(Simple Biosphere Model, SiB)

模型。

AVIM 模型^[55]是由季劲钧发展起来的大气-植被相互作用模式,耦合了陆面物理过程和植被生理生态过程,其包含物理交换子模块、植物生长子模块和物理参数转换模块。其中,物理交换子模块基于土壤-植被-大气连续体内能量和质量守恒原理调整模型状态量,即根据热量平衡方程计算植被冠层、土壤、雪盖的温度变化,用质量守恒理论模拟植被冠层、土壤的水分变化^[56,57]。植物生长子模块涵盖了植物光合、呼吸过程、分配、凋落以及物候过程,主要研究温度、水分、CO₂浓度等因子对植物生长过程的影响^[55]。AVIM 模型在中国长白山森林生态系统做了模拟试验^[55],同时能够较好的模拟区域及全球尺度上陆地生态系统的能量传输过程以及 NPP^[58],并加入了国际生态模式资料比较计划。AVIM 模型假设植被与环境一直处于平衡状态,没有考虑种间竞争,演替过程以及营养限制对植被的影响,这可能与实际情况存在较大差异。

SiB 系列模型以能量、动量、物质守恒定律为基础,模拟土壤-植被-大气间的相互作用过程以及该过程中的诸多参数^[59]。SiB1 模型是 Sellers 等^[59]建立的以物理机制为基础的第一代简单生物圈模型。在 SiB1 的基础上,Sellers 等^[60]增加了冠层光合作子模型,并引入遥感数据(如叶面积指数、光合有效辐射、绿色冠层比)来描述植被状态和物候期^[61],同时调整了水文子模块使其能更准确地模拟土壤内的水分交换过程,即 SiB2 模型。SiB3 模型^[62,63]在 SiB2 模型的基础上引进了冠层空隙层和通用陆面模式的土壤轮廓线参数化方案,同时区分了光照冠层和阴影冠层。SiB 系列模型重点考虑了生物物理反馈过程,对 CO₂、温度、蒸散发及能量平衡的模拟效果较好^[64-66],但其忽略了土壤水分的侧向流动、植被形成的小气候影响以及水胁迫、土壤呼吸和叶片到冠层的尺度变化^[64]。

3.2 以动态植被为基础的陆面物理过程模型

以动态植被为基础的陆面物理过程模型强调了气候与植被之间的相互影响:一方面,气候条件在短时间内影响植被的物候、叶面积指数等特征,随着时间的增长,也会对植被的类型、结构和组成等带来影响;另一方面,植被对气候的反馈作用主要表现在其水文效应和温度效应上,即在一定条件下植被能够改变地表径流、土壤水、地下水以及蒸散发之间的分配情况,同时植被也可通过影响地表反照率进一步影响下垫面温度。以动态植被为基础的陆面物理过程模型作为陆面植被与气候的双向耦合模型^[104],体现了碳循环模拟过程的复杂性,代表性模型是 IBIS 模型(Integrated Biosphere Simulator, IBIS)。

IBIS 模型是 Foley 等^[67]建立的集成生物圈模型,其包含 5 个主要模块:陆面过程模块引入 LSX 陆面传输模型^[68-70]模拟土壤-植被-大气连续体内能量、动量、化学物质的循环过程;冠层生理模块基于 Farquhar 光合作用模型和 Ball-berry 气孔导度模型^[71]描述植被冠层的生理生态过程;植被物候模块研究不同气候条件下特定植被类型的生理物候特征^[72],如冬落叶植物根据积温和气温阈值确定萌芽和落叶时间;植被动态模块将植被看做 15 种植被功能型的集合,模拟不同植被功能型间的竞争与演替;土壤地球化学模块使用 Century 模型模拟各个碳库间化学物质的流动过程。IBIS 模型综合考虑了地球化学过程、地球物理过程和植被动态过程,能够耦合大气环流模式,常用于模拟复杂的、时间跨度从秒到数百年的碳循环过程。当前,IBIS 模型在国内外均有广泛的应用,包括区域尺度^[73-75]和全球尺度^[76-77]的研究。但 IBIS 模型所需的大量不同类型的参数限制了其更广泛的应用,模型中对降水截留过程的模拟也存在缺陷^[78]。同时,Kuchark 等^[79]指出 IBIS 模型不适用于模拟精细的生态学过程,固定不变的呼吸系数和温度函数容易造成误差。

4 生物过程模型

生物过程模型以植被为中心模拟森林生态系统的碳循环过程,包括光能利用率模型、生物地理模型和动态植被模型。光能利用率模型常用于研究不同环境因子对生态系统的生产力分布特征的影响,生物地理模型和动态植被模型则侧重于分析不同环境条件下植被的结构组成、分布特征以及动态变化等。

4.1 光能利用率模型

光能利用率模型首先假设在适宜的环境条件下,植被的光合作用能力取决于植被冠层吸收的光合有效辐

射的量,同时植被以一个固定的比例(潜在最大光能利用率)将太阳能转化为化学能。此类模型侧重于考虑植被的光合作用过程,其通过光合有效辐射和光能利用率等因子估算植被生产力,代表性模型有 GLO-PEM 模型^[105]、CASA 模型^[106]和 SDBM 模型^[107]。光能利用率模型作为遥感数据驱动模型,植被潜在最大光能利用率作为此类模型的重要参数,受多种环境因素影响^[108]。目前,此类模型通常仅刻画了水分、温度、物候等因素对光能利用率的影响,而未考虑散射辐射、直接辐射等其他因素^[109]。有研究^[110]通过全球 157 个通量观测站点数据验证 7 个光能利用率模型的模拟精度,发现此类模型在模拟日尺度上常绿阔叶林和灌木的生产力时表现出较低的精度,同时大部分模型在阴天时存在低估现象。

4.2 生物地理模型

生物地理模型以植被生理限制为基础,将生态系统看作是气候和土壤相关的函数,以气候-植被分类为指标,主要用于模拟不同环境条件下不同植被的结构组成、分布情况以及优势度。模型首先假设植被与气候在模拟过程中处于平衡状态且不存在滞后效应,以及气候因子决定植被的分布和特征。该模型以生理生态制约因子和资源限制因子为边界条件模拟植被与气候间的相互作用。其中,生理生态制约因子通过计算植被生长长期长度、冬季最低温度等变量得到,用于决定主要木本植被的分布特征;资源限制因子则决定了植被的结构特征,如叶面积等。生物地理模型常用于研究大尺度上全球植被的分布情况,但是区域尺度上其模拟结果可能与实际情况不符合^[111],另一个缺陷是在环境变化的速度超过了植被响应速度时,不能模拟植被变化的时间过程^[112]。生物地理模型的典型代表有 Biome 系列模型和 MAPSS 模型(Mapped Atmosphere-Plant-Soil System, MAPSS)。

Biome 系列模型将自然植被划分为不同的生物群区,在不同环境条件下每个生物群区内有一个或多个优势植被类型^[80]。Biome1 模型^[89]将植被分为 13 个植被功能型,根据不同植被类型分布的生理限制条件,模拟产生了 17 个生物群区,用于模拟区域尺度上植被的空间分布格局和潜在碳储量^[81-82]。由于 Biome1 的结构简单,无法预测定量的生态系统特征,Biome2 模型为了弥补 Biome1 的缺陷,引入了地球化学方法计算生态系统中碳、水通量^[83]。Biome2 模型能够在全局尺度上模拟植被的分布和一些定量指标,如 NPP、植物叶片投影盖度等。Biome3 模型^[84]在 Biome2 的基础上结合了生物地理和地球化学方法,尝试将植被分布直接耦合到地球化学过程中。Biome3 模型能够模拟出全球尺度上生态系统总叶面积指数、NPP,以及优势\次要功能型植被等,但是仍缺乏明确的碳氮循环和自然干扰制度。Biome 系列模型在国际上常用于评价区域及全球尺度上环境变化对植被的影响和模拟植被的分布特征及其对气候的影响^[85-86],学者也使用 Biome3 模型研究了全国植被的净第一生产力和分布情况^[87]、中国东北样带降水梯度上植被的分布和 NPP^[88]等。

MAPSS 模型^[90-91]通过模拟植被的叶形态(针叶、阔叶)、叶寿命(常绿、落叶)、生活型(乔、灌、草)、植被所获热量和植被叶面积指数来决定植被类型,侧重于植被冠层辐射传输和水分传输等过程,用于模拟全球潜在自然植被的分布情况。MAPSS 模型首先通过季节性温度等热量指标确定网格所处的气候带,再根据生态过程计算叶面积指数,并以此来决定该网格处的植被生活型类别,最后以气候带和植被生活型的组成来判别其植被类型。MAPSS 模型已成功应用于美国大陆主要植被边界的模拟,学者赵茂盛也使用通过对该模型的改进模拟了气候变化对中国植被的影响^[92]。

4.3 动态植被模型

动态植被模型侧重于模拟植被的动态变化过程:在不同的环境背景下,某些植被特征(叶面积指数、物候)在短时间尺度上逐渐发生变化,随着时间的增长,一些植被特征(类型、结构、组成等)也会发生变化。此类模型同时耦合了物质(如水、碳等)的循环过程以及地球物理过程,其代表性模型是 LPJ 系列模型(Lund-potsdam-Jena Model, LPJ)。

LPJ 系列模型是建立在 Biome3 模型基础上的动态植被模型,耦合了碳、水循环过程和植被动态过程。由于 Biome 系列模型没有考虑植被的动态过程,LPJ-DGVM 模型^[93](Lund-potsdam-Jena Dynamic Global Vegetation Model, LPJ-DGVM)应运而生,其以植被光合作用、植被冠层能量平衡、土壤水平衡和异速生长等原

则为基础,涵盖了植物生理过程(光合作用、呼吸作用)、地球化学过程(碳、水循环)和地球物理过程(植被冠层能量交换过程),模型引入了火灾机制,常用于模拟大尺度上的碳循环过程。LPJ-GUESS 模型^[94]则耦合了 LPJ-DGVM 模型和模拟植物种群动态过程的 GUESS 模型,细化到物种个体水平的模拟,可以在多种尺度(物种、群落、生态系统、景观以及全球尺度)上对森林生态系统的结构和功能进行模拟。LPJ 系列模型在欧洲和北美区域应用广泛^[95-98],同时也有学者将该模型应用于国内^[99-102],但是该模型没有考虑氮循环过程、人为干扰因素以及土地利用变化带来的影响^[102]。

5 问题与展望

5.1 存在的问题

森林生态系统较为复杂,涵盖多个生态过程,如陆面物理过程、地球化学过程、不同植被类型的生理过程等。从现状来看,森林碳循环过程模拟仍存在一些问題,有待进一步完善。

5.1.1 模型校准

碳循环过程模型的可用性很大程度上依赖于模型校准,常用的方法主要有人工校准和自动校准两类。目前,模型中的部分参数可以在文献中找到,如 Jørgensen 等^[8]收集了生态建模过程中的约 120000 个参数。对于模型的关键参数也可以通过实验测定的方法获取。针对一个特定的研究区域,通过查找文献方法通常只能获取相对合理的参数取值区间,人工校准仍需要进一步的手动调参过程。人工校准需要丰富的先验知识,比较耗时,这也是限制复杂的过程模型广泛应用的重要因素之一。近年来发展的一些模型自动校准算法能够大大降低模型校准的成本,如 SCE-UA 法、SP-UCI 法等。随着森林碳循环过程研究的深入发展,过程模型的复杂程度也相应提高,如何在高维参数空间内求解最优参数仍是一大难题。

5.1.2 敏感性分析

随着碳循环过程模型的发展,其参数敏感性分析越来越重要。碳循环过程模型一般拥有大量的参数,而对于一个特定的研究区域,其关键参数是有限的。参数敏感性分析常用于区分模型参数的重要性,以及评价模型参数误差对模拟结果产生的影响,包括局部敏感性分析和全局敏感性分析^[113]。局部敏感性分析计算简单、易操作,但其没有考虑模型参数之间的相互作用对模拟结果的影响,同时其他参数的取值变化也有可能影响该参数的敏感性分析结果。与局部敏感性分析相比,全局敏感性分析不仅能够检验单个参数对模型模拟结果的影响程度,还能分析参数之间的相互作用对结果的总影响,但其计算较复杂、耗时。近年来,学者提出的局部敏感性分析方法较多,而全局敏感性分析相对较少^[114]。针对复杂的森林碳循环过程模拟研究,发展可靠的全局敏感性分析方法是研究趋势之一。

5.1.3 模型验证

目前,对大尺度森林生态系统碳循环过程的模拟结果进行验证主要有 2 种方法:(1)将模拟结果与实测数据进行比较,其需要获取与研究区域相匹配的、同一时期的实测数据。然而森林生态系统碳通量观测网的覆盖范围仍然有限^[115],只能为部分研究结果提供验证。同时不同方法观测的碳通量值仍存在差距。例如, Xu 等^[116]分别使用测树学和涡度协方差法估计全球森林生态系统的 NEP,发现涡度协方差法对森林碳汇估计值明显高于测树学。(2)与其他模型的模拟结果进行交叉验证,即将同一时期、同一研究区的模型模拟结果与其他模型的模拟结果进行对比分析。交叉验证的成本较低,在没有充足的实测数据时,可以评价模型的模拟结果,但验证精度强烈依赖于参照模型模拟值的准确性。

5.1.4 地形效应

地形可以通过多种方式影响碳循环过程,尤其在山地区域存在显著的地形效应,如小气候变化、植被的异质性以及水分和营养物质的侧向迁移等^[117]。森林生态系统碳循环过程模型中,地形效应主要体现在两方面。一方面是地形对驱动数据的影响,例如, Sun 等^[31]使用 BEPS 模型模拟 NPP 时,分别使用考虑地形效应和不考虑地形效应的气象因子驱动模型,分析发现,考虑气象因子的地形效应能够有效提高 NPP 的模拟精

度。另外一方面是地形对碳循环过程模拟的影响,例如, Govind 等^[118]考虑水循环过程中土壤水分的侧向迁移,在 BEPS 模型中耦合了 TerrainLab 模型,有效改善了该模型在地形显著区域的模拟能力。

5.1.5 尺度效应

观测尺度、模型尺度和地表过程尺度内部及其之间的不匹配,可能会对碳循环过程的模拟得出截然不同的结论^[119]。在森林碳循环过程模型中,其驱动数据包括遥感观测数据和地面观测数据,如何将多尺度的遥感观测数据与地面观测数据相结合,仍然是碳循环过程模拟研究的一大难题。特别是在模型验证时,如何将地面观测网的站点数据升尺度到像元尺度,这也是当前碳循环过程模拟研究中需要解决的问题。同时,观测数据与模型的适用尺度间以及多模型耦合时也可能存在尺度不匹配问题,需要进一步的研究。

5.1.6 不确定性分析

使用模型模拟大尺度森林生态系统的碳循环过程具有不确定性,根据其来源可以分为机制存在的不确定性、模型模拟过程的不确定性以及观测数据的不确定性。

(1) 碳循环机制存在的不确定性

目前,人们对碳循环机制的认识尚存在局限性,特别是对碳源和碳汇的分析研究仍需要进一步的发展。由于在连续的长时间序列上对碳通量的网络监测建设相对比较薄弱,目前也无法确定在当前全球变暖的背景下,森林生态系统是否通过自身调节来提高碳汇能力。因此,由于碳循环机制的不确定性,森林碳循环过程模型中对于一些机理性问题,常采用经验关系来解决,这是不确定性的来源之一。

(2) 模型模拟过程的不确定性

模型是对森林生态系统碳循环过程的简化,其可能包含相对重要的组分和过程,但仍然不能解决所有的细节问题。模型的不确定性可进一步分为 3 类^[120]: (1) 模型参数的不确定性,其具有强烈的时空异质性。一般来说,在模型运行的网格尺度上,模型的一个参数是多个植被类型的代表值; (2) 模型状态的不确定性,即模型运行过程中的状态量随着时间发生变化。如土壤的含水量在微观上可测,但在网格尺度上仍然具有中等程度的空间异质性; (3) 边界条件的不确定性,即碳循环过程模型中的大气驱动要素。大气驱动的空间异质性相对较弱,但时间变化强烈,其代表的区域常常比模型参数和模型状态量都要大。大气驱动与模型参数、模型状态量间空间代表的不一致性也增加了模型的不确定性。因此,由于影响碳循环过程的参数、模型状态量、边界条件具有较高的时空异质性,将微观尺度上的生态过程推绎到宏观尺度(如网格尺度)有可能导致模拟值和真实值的差异。

(3) 观测数据的不确定性

近年来,遥感数据被广泛地用于反演地表参量,弥补了地面观测网的不足^[121]。然而,无论是地面观测还是遥感观测,都具有很大的不确定性。当仪器误差很小时,地面观测也只能获取观测时刻的“真值”,同时其空间代表性也存在着较大的不确定性^[122]。在大尺度森林碳循环过程模拟研究中离不开遥感观测的参与。但遥感观测只是碳循环过程的间接观测量,无论是反演值还是依靠模型间接估算的地表参量,都存在较大的不确定性。同时,地面观测与遥感观测都是瞬时值,将其应用于模拟时空连续的地表过程,其不确定性可能通过复杂的误差传递过程最终影响碳循环过程的模拟结果。

5.2 展望

本文分类论述了森林碳循环过程模型的研究现状,对代表性模型进行了详细的介绍,并讨论了其优缺点和应用现状。同时,探讨了森林碳循环过程模型的问题及发展趋势:

(1) 地球化学过程模型侧重于模拟植被、地面凋落物和土壤有机质内部及其相互之间重要元素的循环过程,具有模拟现实植被在区域尺度上的碳收支优势。其中,相比于动态植被的地球化学过程模型,静态植被的地球化学过程模型不能够模拟植被类型的变化以及植被演替过程。然而,无论静态植被的模型还是动态植被的地球化学过程模型都无法分析森林生态系统对气候的反馈作用。

(2) 陆面物理过程模型重视不同大气环境条件下植被与外界的能量和动量交换过程,能够在短时间尺度

上对森林碳循环过程进行模拟,更能解释森林碳循环过程的复杂性。其中,以动态植被为基础的陆面物理过程模型(如 IBIS 模型)作为陆面植被与气候的双向耦合模型^[104],在重视能量/动量的交换过程基础上,耦合了地球化学过程和植被变化过程。该模型不仅能够模拟植被演替过程、碳收支以及蒸散发过程,还能分析森林生态系统与环境条件的相互影响作用。

(3) 光能利用率模型常用于研究生态系统的生产力分布特征,主要考虑了环境因子对植被光合作用过程的影响,不能从植被生理生态学的角度解释森林生态系统的碳循环机制。生物地理模型以植被生理限制为主要理论依据,常用于模拟全球尺度的植被分布情况,但由于其涵盖的生态过程较少,无法揭示森林生态系统与环境间的反馈作用,近年来应用较少。动态植被模型(如 LPJ 系列模型)侧重于植被的动态变化过程,同时耦合了物质(如水、碳等)的循环过程以及地球物理过程。相比于地球化学模型和生物地理模型,动态植被模型的机制更全面,能够模拟植被演替过程、碳收支、蒸散发过程以及植被对大气的反馈作用。

通过综述比较,本文指出在不考虑植被对大气的反馈作用时,地球化学过程模型适合模拟现实植被在区域尺度上的碳收支,生物地理模型则适合于研究全球尺度的植被分布特征。而在当前全球变化的背景下,重视植被与大气环境间的相互影响作用。为了满足森林碳循环过程研究的多种目的,如对碳收支情况、蒸散发过程、植被演替过程以及植被对大气的反馈作用的模拟,以动态植被为基础的陆面物理过程模型和动态植被模型则是未来森林碳循环过程模型的主流研究方向。

森林碳循环过程的模拟需要系统的研究。首先,加强不同环境条件下不同植被类型生理生态参数的研究,实现标准化测定,减少参数本地化带来的模拟误差。其次,深入研究多种因素对碳循环过程的影响,以此来构建合理化的模型机制,考虑到碳循环过程的复杂性,对现有的模型进行改善,尝试将多种模型过程进行耦合,提高模型模拟的精度。第三,加强与气候模型的结合,进一步研究森林生态系统与大气间的相互作用,从而获得更完善的环境反馈机制。第四,在模型应用时引入多时相、多传感器的遥感数据及其产品,如叶面积指数产品、森林火烧数据产品等,这是森林碳循环模型的发展趋势之一。最后,数据同化作为一种集成多源空间数据的新方法^[123],能够高效利用多种数据,尽可能减少和控制数据本身及模型模拟过程中所产生的误差。因此,将数据同化方法应用于森林碳循环模拟中,提高模型的模拟精度,这也是今后的研究重点方向之一。

参考文献 (References):

- [1] Canadell B. Contribution to accelerating atmospheric CO₂// Growth From Economic Activity, Carbon Intensity, and Efficiency of Natural Sinks. Proc.Natl.2010.
- [2] Watson R T, Noble I R, Bolin B B. Land Use, Land Use Change and Forestry. Cambridge: Cambridge University Press, 2000: 156-159.
- [3] 王继燕, 李爱农, 靳华安. 湿地植被净初级生产力估算模型研究综述. 湿地科学, 2015, 13(5): 636-644.
- [4] Zaks D P M, Ramankutty N, Barford C C, Foley J A. From Miami to Madison: Investigating the relationship between climate and terrestrial net primary production. Global Biogeochemical Cycles, 2007, 21(3): GB3004.
- [5] Hansen P M, Schjoerring J K. Reflectance measurement of canopy biomass and nitrogen status in wheat crops using normalized difference vegetation indices and partial least squares regression. Remote Sensing of Environment, 2003, 86(4): 542-553.
- [6] 王萍. 森林碳循环模型概述. 应用生态学报, 2009, 20(6): 1505-1510.
- [7] 王绍刚, 何国金, 刘定生, 汪小钦. 森林碳循环模型方法研究进展. 科技导报, 2008, 26(9): 72-77.
- [8] Jørgensen S E, Bendoricchio G. Fundamentals of Ecological Modelling. 3rd ed. Amsterdam: Elsevier, 2001: 8-70.
- [9] Parton W J, Stewart J W, Cole C V. Dynamics of C, N, P and S in grassland soils: a model. Biogeochemistry, 1988, 5(1): 109-131.
- [10] Parton W J, Scurlock J M O, Ojima D S, Gilmanov T G, Scholes R J, Schimel D S, Kirchner T, Menaut J C, Seastedt T, Moya E G, Kamnalrut A, Kinyamario J I. Observations and modeling of biomass and soil organic matter dynamics for the grassland biome worldwide. Global Biogeochemical Cycles, 1993, 7(4): 785-809.
- [11] 蒋延玲, 周广胜. 兴安落叶松林碳平衡和全球变化影响研究. 应用生态学报, 2001, 12(4): 481-484.
- [12] 邵思雅, 李方方, 张晶. 大兴安岭森林生态系统氮磷元素对碳循环的影响. 北京师范大学学报: 自然科学版, 2015, 51(3): 306-312.
- [13] 赵敏, 周广胜. 中国北方林生产力变化趋势及其影响因素分析. 西北植物学报, 2005, 25(3): 466-471.
- [14] 黄忠良. 运用 Century 模型模拟管理对鼎湖山森林生产力的影响. 植物生态学报, 2000, 24(2): 175-179.
- [15] 申卫军, 彭少麟, 邬建国, 林永标. 南亚热带鹤山主要人工林生态系统 C、N 累积及分配格局的模拟研究. 植物生态学报, 2003, 27(5):

- 690-699.
- [16] 方东明, 周广胜, 蒋延玲, 贾丙瑞, 许振柱, 隋兴华. 基于 CENTURY 模型模拟火烧对大兴安岭兴安落叶松林碳动态的影响. *应用生态学报*, 2012, 23(9): 2411-2421.
- [17] Kelly R H, Parton W J, Crocker G J, Graced P R, Klir J, Körschens M, Poulton P R, Richter D D. Simulating trends in soil organic carbon in long-term experiments using the century model. *Geoderma*, 1997, 81(1/2): 75-90.
- [18] Running S W, Hunt E R Jr. 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. *Scaling physiological processes: Leaf to globe*, 1993: 141-158.
- [19] Running S W, Coughlan J C. A general model of forest ecosystem processes for regional applications I. hydrologic balance, canopy gas exchange and primary production processes. *Ecological Modelling*, 1988, 42(2): 125-154.
- [20] Turner D P, Ritts W D, Law B E, Cohen W B, Yang Z, Hudiburg T, Campbell J L, Duane M. Scaling net ecosystem production and net biome production over a heterogeneous region in the western United States. *Biogeosciences Discussions*, 2007, 4(2): 1093-1135.
- [21] Thornton P E, Law B E, Gholz H L, Clark K L, Falge E, Ellsworth D S, Goldstein A H, Monson R K, Hollinger D, Falk M, Chen J, Spark J P. Modeling and measuring the effects of disturbance history and climate on carbon and water budgets in evergreen needleleaf forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 113(1/4): 185-222.
- [22] Chiesi M, Maselli F, Moriondo M, Fibbi L, Bindi M, Running S W. Application of BIOME-BGC to simulate Mediterranean forest processes. *Ecological Modelling*, 2007, 206(1/2): 179-190.
- [23] 吴玉莲, 王襄平, 李巧燕, 孙闯. 长白山阔叶红松林净初级生产力对气候变化的响应: 基于 BIOME-BGC 模型的分析. *北京大学学报: 自然科学版*, 2014, 50(3): 577-586.
- [24] 何丽鸿, 王海燕, 雷相东. 基于 BIOME-BGC 模型的长白落叶松林净初级生产力模拟参数敏感性. *应用生态学报*, 2016, 27(2): 412-420.
- [25] Schmid S, Zierl B, Bugmann H. Analyzing the carbon dynamics of central European forests: comparison of Biome-BGC simulations with measurements. *Regional Environmental Change*, 2006, 6(4): 167-180.
- [26] Liu J, Chen J M, Cihlar J, Park W M. A process-based boreal ecosystem productivity simulator using remote sensing inputs. *Remote Sensing of Environment*, 1997, 62(2): 158-175.
- [27] Farquhar G D, Von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta*, 1980, 149(1): 78-90.
- [28] Chen J M, Liu J, Cihlar J, Goulden M L. Daily canopy photosynthesis model through temporal and spatial scaling for remote sensing applications. *Ecological Modelling*, 1999, 124(2/3): 99-119.
- [29] Zhou Y, Zhu Q, Chen J M, Wang Y Q, Liu J, Sun R, Tang S. Observation and simulation of net primary productivity in Qilian Mountain, western China. *Journal of Environmental Management*, 2007, 85(3): 574-584.
- [30] Wang P, Sun R, Hu J, Zhu Q, Zhou Y, Li L, Chen J M. Measurements and simulation of forest leaf area index and net primary productivity in Northern China. *Journal of Environmental Management*, 2007, 85(3): 607-615.
- [31] Sun Q L, Feng X F, Ge Y, Li B L. Topographical effects of climate data and their impacts on the estimation of net primary productivity in complex terrain: A case study in Wuling mountainous area, China. *Ecological Informatics*, 2015, 27: 44-54.
- [32] Wang S Q, Zhou L, Chen J M, Ju W M, Feng X F, Wu W X. Relationships between net primary productivity and stand age for several forest types and their influence on China's carbon balance. *Journal of Environmental Management*, 2011, 92(6): 1651-1662.
- [33] Wang P J, Xie D H, Zhou Y Y, You H E, Zhu Q J. Estimation of net primary productivity using a process-based model in Gansu Province, Northwest China. *Environmental Earth Sciences*, 2014, 71(2): 647-658.
- [34] Chen W J, Chen J, Cihlar J. An integrated terrestrial ecosystem carbon-budget model based on changes in disturbance, climate, and atmospheric chemistry. *Ecological Modelling*, 2000, 135(1): 55-79.
- [35] Chen J M, Ju W M, Cihlar J, Price D, Liu J, Chen W J, Pan J J, Black A, Barr A. Spatial distribution of carbon sources and sinks in Canada's forests. *Tellus B*, 2003, 55(2): 622-641.
- [36] Chen J, Chen W J, Liu J, Cihlar J, Gray S. Annual carbon balance of Canada's forests during 1895-1996. *Global Biogeochemical Cycles*, 2000, 14(3): 839-849.
- [37] Ju W M, Chen J M. Distribution of soil carbon stocks in Canada's forests and wetlands simulated based on drainage class, topography and remotely sensed vegetation parameters. *Hydrological Processes*, 2005, 19(1): 77-94.
- [38] Ju W M, Chen J M. Simulating the effects of past changes in climate, atmospheric composition, and fire disturbance on soil carbon in Canada's forests and wetlands. *Global Biogeochemical Cycles*, 2008, 22(3): GB3010.
- [39] Govind A, Chen J M, Bernier P, Margolis H, Guindon L, Beaudoin A. Spatially distributed modeling of the long-term carbon balance of a boreal landscape. *Ecological Modelling*, 2011, 222(15): 2780-2795.
- [40] Zhang F M, Chen J M, Pan Y D, Birdsey R A, Shen S H, Ju W M, He L M. Attributing carbon changes in conterminous US forests to disturbance and non-disturbance factors from 1901 to 2010. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2012, 117(G2): G02021.
- [41] 于颖, 范文义, 杨曦光. 1901—2008 年小兴安岭森林 NPP 估算. *林业科学*, 2014, 50(10): 16-23.

- [42] 黄麟, 邵全琴, 刘纪远. 江西省森林碳蓄积过程及碳源/汇的时空格局. 生态学报, 2012, 32(10): 3010-3020.
- [43] Zhou L, Wang S Q, Ju W M, Zhe X, Kindermann G, Chen J M, Hao S. Assessment of carbon dynamics of forest ecosystems in the Poyang Lake basin responding to afforestation and future climate change. *Journal of Resources and Ecology*, 2013, 4(1): 11-19.
- [44] Ju W M, Chen J M, Harvey D, Wang S. Future carbon balance of China's forests under climate change and increasing CO₂. *Journal of Environmental Management*, 2007, 85(3): 538-562.
- [45] Wang S, Chen J M, Ju W M, Feng X, Chen M, Chen P, Yu G. Carbon sinks and sources in China's forests during 1901-2001. *Journal of Environmental Management*, 2007, 85(3): 524-537.
- [46] Zhou L, Wang S Q, Kindermann G, Yu G R, Huang M, Mickler R, Kraxner F, Shi H, Gong Y Z. Carbon dynamics in woody biomass of forest ecosystem in China with forest management practices under future climate change and rising CO₂ concentration. *Chinese Geographical Science*, 2013, 23(5): 519-536.
- [47] 田汉勤, 刘明亮, 张弛, 任巍, 徐小锋, 陈广生, 吕超群, 陶波. 全球变化与陆地系统综合集成模拟——新一代陆地生态系统动态模型 (DLEM). *地理学报*, 2010, 65(9): 1027-1047.
- [48] Liu M L, Tian H Q, Chen G S, Ren W, Zhang C, Liu J Y. Effects of land-use and land-cover change on evapotranspiration and water Yield in China during 1900-2000. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 2008, 44(5): 1193-1207.
- [49] Ren W, Tian H Q, Chen G S, Liu M L, Zhang C, Chappelka AH, Pan S F. Influence of ozone pollution and climate variability on net primary productivity and carbon storage in China's grassland ecosystems from 1961 to 2000. *Environmental Pollution*, 2007, 149(3): 327-335.
- [50] Ren W, Tian H Q, Tao B, Chappelka A, Sun G, Lu C Q, Liu M L, Chen G S, Xu X F. Impacts of tropospheric ozone and climate change on net primary productivity and net carbon exchange of China's forest ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 2011, 20(3): 391-406.
- [51] Xu X F, Tian H Q, Zhang C, Liu M L, Ren W, Chen G S, Lu C Q, Bruhwiler L. Attribution of spatial and temporal variations in terrestrial methane flux over North America. *Biogeosciences*, 2010, 7(11): 3637-3655.
- [52] Tian H Q, Chen G S, Liu M L, Zhang C, Sun G, Lu C Q, Xu X F, Ren W, Pan S F, Chappelka A. Model estimates of net primary productivity, evapotranspiration, and water use efficiency in the terrestrial ecosystems of the southern United States during 1895-2007. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259(7): 1311-1327.
- [53] Zhang C, Tian H Q, Chen G S, Chappelka A, Xu X F, Ren W, Hui D F, Liu M L, Lu C Q, Pan S F, Lockaby G. Impacts of urbanization on carbon balance in terrestrial ecosystems of the Southern United States. *Environmental Pollution*, 2012, 164: 89-101.
- [54] Liu M L, Tian H Q, Yang Q C, Yang J, Song X, Lohrenz S E, Cai W J. Long-term trends in evapotranspiration and runoff over the drainage basins of the Gulf of Mexico during 1901-2008. *Water Resources Research*, 2013, 49(4): 1988-2012.
- [55] Ji J J. A climate-vegetation interaction model: Simulating physical and biological processes at the surface. *Journal of Biogeography*, 1995, 22(2/3): 445-451.
- [56] 何勇, 董文杰, 季劲均, 丹利. 基于 AVIM 的中国陆地生态系统净初级生产力模拟. *地球科学进展*, 2005, (03): 345-349.
- [57] 吕建华. 区域性季节和年际尺度大气——植被相互作用的模拟研究[D]. 北京: 中国科学院大气物理研究所, 1999.
- [58] 李银鹏, 季劲均. 全球陆地生态系统与大气之间碳交换的模拟研究. *地理学报*, 2001, 56(4): 379-389.
- [59] Sellers P J. Canopy reflectance, photosynthesis and transpiration. *International Journal of Remote Sensing*, 1985, 6(8): 1335-1372.
- [60] Sellers P J, Randall D A, Collatz G J, Berry J A, Field C B, Dazlich D A, Zhang C, Collelo G D, Bounoua L. A revised land surface parameterization (SiB2) for atmospheric GCMs. Part I: Model formulation. *Journal of Climate*, 1996, 9(4): 676-705.
- [61] Sellers P J, Tucker C J, Collatz G J, Los S O, Justice C O, Dazlich D A, Randall D A. A revised land surface parameterization (SiB2) for atmospheric GCMs. Part II: The generation of global fields of terrestrial biophysical parameters from satellite data. *Journal of Climate*, 1996, 9(4): 706-737.
- [62] Baker I T, Denning A S, Stöckli R. North American gross primary productivity: regional characterization and interannual variability. *Tellus B*, 2010, 62(5): 533-549.
- [63] Baker I T, Prihodko L, Denning A S, Goulden M, Miller S, Da Rocha H R. Seasonal drought stress in the Amazon: Reconciling models and observations. *Journal of Geophysical Research Biogeosciences*, 2008, 113(G1): G00B01.
- [64] Hanan N P, Berry J A, Verma S B, Walter-Shea E A, Suyker A E, Burba G G, Denning A S. Testing a model of CO₂, water and energy exchange in Great Plains tallgrass prairie and wheat ecosystems. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 131(3/4): 162-179.
- [65] 何志强, 沈新勇, 王英舜, 高志球. 利用简单生物圈模式 SiB2 模拟锡林浩特草原地表湍流通量. *气候与环境研究*, 2011, 16(3): 353-368.
- [66] 蒋玲梅, 卢立新, 邢伟坡, 张立新, Baker I, 张庚军, 左菁颖. SiB3 对不同下垫面的模拟试验与验证. *气象科学*, 2011, 31(4): 493-500.
- [67] Foley J A, Prentice I C, Ramankutty N, Levis S, Pollard D, Sitch S, Haxeltine A. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. *Global Biogeochemical Cycles*, 1996, 10(4): 603-628.
- [68] Pollard D, Thompson S L. Use of a land-surface-transfer scheme (LSX) in a global climate model: the response to doubling stomatal resistance. *Global and Planetary Change*, 1995, 10(1/4): 129-161.
- [69] Thompson S L, Pollard D. A global climate model (GENESIS) with a land-surface transfer scheme (LSX). Part II: CO₂ sensitivity. *Journal of*

- Climate, 1995, 8(5): 1104-1121.
- [70] Thompson S L, Pollard D. A global climate model (GENESIS) with a land-surface transfer scheme (LSX). Part I: Present climate simulation. *Journal of Climate*, 1995, 8(4): 732-761.
- [71] Ball J T, Woodrow I E, Berry J A. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions // Biggins J, ed. *Progress in Photosynthesis Research*. Netherlands: Springer, 1987: 221-224.
- [72] Botta A, Viovy N, Ciais P, Friedlingstein P, Monfray P. A global prognostic scheme of leaf onset using satellite data. *Global Change Biology*, 2000, 6(7): 709-725.
- [73] 王萍. 基于 IBIS 模型的东北森林净第一性生产力模拟. *生态学报*, 2009, 29(6): 3213-3220.
- [74] Jiang J F, Yan X D, Huang Y, Guo W D, Liu H Z. Simulation of CO₂ and sensible/latent heat fluxes exchange between land surface and atmosphere over cropland and grassland in semi-arid region, China. *Journal of Forestry Research*, 2007, 18(2): 114-118.
- [75] Yuan Q Z, Wu S H, Zhao D S, Dai E F, Chen L, Zhang L. Modeling net primary productivity of the terrestrial ecosystem in China from 1961 to 2005. *Journal of Geographical Sciences*, 2014, 24(1): 3-17.
- [76] Kucharik C J, Foley J A, Delire C, Fisher V A, Coe M T, Lenters J D, Young-Molling C, Ramankutty N, Norman J M, Gower S T. Testing the performance of a dynamic global ecosystem model: Water balance, carbon balance, and vegetation structure. *Global Biogeochemical Cycles*, 2000, 14(3): 795-825.
- [77] Cramer W, Bondeau A, Ian Woodward F, Prentice I C, Betts R A, Brovkin V, Cox P M, Fisher V, Foley J A, Friend A D, Kucharik C, Lomas M R, Ramankutty N, Sitch S, Smith B, White A, Young-Molling C. Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*, 2001, 7(4): 357-373.
- [78] 刘曦, 国庆喜, 刘经纬. IBIS 模拟东北东部森林 NPP 主要影响因子的敏感性. *生态学报*, 2011, 31(7): 1772-1782.
- [79] Kucharik C J, Barford C C, El Maayar M, Wofsy S C, Monson R K, Baldocchi D D. A multiyear evaluation of a dynamic global vegetation model at three AmeriFlux forest sites: Vegetation structure, phenology, soil temperature, and CO₂ and H₂O vapor exchange. *Ecological Modelling*, 2006, 196(1/2): 1-31.
- [80] Woodward F I. *Climate and Plant Distribution*. Cambridge: Cambridge University Press, 1986: 36-48.
- [81] Prentice I C, Sykes M T, Lautenschlager M, Harrison S P, Denissenko O, Bartlein P J. Modelling global vegetation patterns and terrestrial carbon storage at the last glacial maximum. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 1993, 3(3): 67-76.
- [82] Prentice I C, Sykes M T. Vegetation geography and global carbon storage changes // Woodwell G M, Mackenzie F T, eds. *Biotic Feedbacks in the Global Climatic System: Will the Warming Speed the Warming?* New York: Oxford University Press, 1995: 300-312.
- [83] Haxeltine A, Prentice I C, Creswell I D. A coupled carbon and water flux model to predict vegetation structure. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7(5): 651-666.
- [84] Haxeltine A, Prentice I C. BIOME3: An equilibrium terrestrial biosphere model based on ecophysiological constraints, resource availability, and competition among plant functional types. *Global Biogeochemical Cycles*, 1996, 10(4): 693-709.
- [85] Sykes M T. The biogeographic consequences of forecast changes in the global environment: Individual species' potential range changes // Huntley B, Cramer W, Morgan A V, Prentice H C, Allen J R M, eds. *Past and Future Rapid Environmental Changes*. Berlin Heidelberg: Springer, 1997, 47: 427-440.
- [86] Sykes M T, Prentice I C. Climate change, tree species distributions and forest dynamics: A case study in the mixed conifer/northern hardwoods zone of northern Europe. *Climatic Change*, 1996, 34(2): 161-177.
- [87] Ni J. Net primary production, carbon storage and climate change in Chinese biomes. *Nordic Journal of Botany*, 2000, 20(4): 415-426.
- [88] Ni J. Modelling vegetation distribution and net primary production along a precipitation gradient, the Northeast China Transect (NECT). *Ekologia Bratislava*, 2000, 19(4): 375-386.
- [89] Prentice I C, Cramer W, Harrison S P, Leemans R, Monserud R A, Solomon A M. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography*, 1992, 19(2): 117-134.
- [90] Neilson R P. A model for predicting continental-scale vegetation distribution and water balance. *Ecological Applications*, 1995, 5(2): 362-385.
- [91] Neilson R P, Marks D. A global perspective of regional vegetation and hydrologic sensitivities from climatic change. *Journal of Vegetation Science*, 1994, 5(5): 715-730.
- [92] 赵茂盛, Neilson R P, 延晓冬, 董文杰. 气候变化对中国植被可能影响的模拟. *地理学报*, 2002, 57(1): 28-38.
- [93] Sitch S, Smith B, Prentice I C, Arneth A, Bondeau A, Cramer W, Kaplan J O, Levis S, Lucht W, Sykes M T, Thonicke K, Venevsky S. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Global Change Biology*, 2003, 9(2): 161-185.
- [94] Smith B, Prentice I C, Sykes M T. Representation of vegetation dynamics in the modelling of terrestrial ecosystems: comparing two contrasting approaches within European climate space. *Global Ecology and Biogeography*, 2001, 10(6): 621-637.
- [95] Wolf A, Callaghan T V, Larson K. Future changes in vegetation and ecosystem function of the Barents Region. *Climatic Change*, 2008, 87(1/2): 51-73.

- [96] Rammig A, Jönsson A M, Hickler T, Smith B, Bähring L, Sykes M T. Impacts of changing frost regimes on Swedish forests: Incorporating cold hardiness in a regional ecosystem model. *Ecological Modelling*, 2010, 221(2): 303-313.
- [97] Koca D, Smith B, Sykes M T. Modelling regional climate change effects on potential natural ecosystems in Sweden. *Climatic Change*, 2006, 78(2/4): 381-406.
- [98] Hickler T, Smith B, Sykes M T, Davis M B, Sugita S, Walker K. Using a generalized vegetation model to simulate vegetation dynamics in northeastern USA. *Ecology*, 2004, 85(2): 519-530.
- [99] 梁妙玲, 谢正辉. 我国气候对植被分布和净初级生产力影响的数值模拟. *气候与环境研究*, 2006, 11(5): 582-592.
- [100] 孙艳玲, 延晓冬, 谢德体, 魏朝富. 应用动态植被模型 LPJ 模拟中国植被变化研究. *西南大学学报: 自然科学版*, 2007, 29(11): 86-92.
- [101] 赵东升, 吴绍洪, 尹云鹤. 气候变化情景下中国自然植被净初级生产力分布. *应用生态学报*, 2011, 22(4): 897-904.
- [102] 刘瑞刚, 李娜, 苏宏新, 桑卫国. 北京山区 3 种暖温带森林生态系统未来碳平衡的模拟与分析. *植物生态学报*, 2009, 33(3): 516-534.
- [103] 彭少麟, 张桂莲, 柳新伟. 生态系统模拟模型的研究进展. *热带亚热带植物学报*, 2005, 13(1): 85-94.
- [104] Delire C, Foley J A, Thompson S. Evaluating the carbon cycle of a coupled atmosphere-biosphere model. *Global Biogeochemical Cycles*, 2003, 17(1): 1012.
- [105] Prince S D, Goward S N. Global primary production: a remote sensing approach. *Journal of Biogeography*, 1995, 22(4/5): 815-835.
- [106] Potter C S, Randerson J T, Field C B, Matson P A, Vitousek P M, Mooney H A, Klooster S A. Terrestrial ecosystem production: A process model based on global satellite and surface data. *Global Biogeochemical Cycles*, 1993, 7(4): 811-841.
- [107] Ruimy A, Saugier B, Dedieu G. Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data. *Journal of Geophysical Research*, 1994, 99(D3): 5263-5283.
- [108] Li A N, Bian J H, Lei G B, Huang C Q. Estimating the maximal light use efficiency for different vegetation through the CASA model combined with time-series remote sensing data and ground measurements. *Remote Sensing*, 2012, 4(12): 3857-3876.
- [109] 袁文平, 蔡文文, 刘丹, 董文杰. 陆地生态系统植被生产力遥感模型研究进展. *地球科学进展*, 2014, 29(5): 541-550.
- [110] Yuan W P, Cai W W, Xia J Z, Chen J Q, Liu S G, Dong W J, Merbold L, Law B, Arain A, Beringer J, Bernhofer C, Black A, Blanken P D, Cescatti A, Chen Y, Francois L, Gianelle D, Janssens I A, Jung M, Kato T, Kiely G, Liu D, Marcolla B, Montagnani L, Raschi A, Rouspard O, Varlagin A, Wohlfahrt G. Global comparison of light use efficiency models for simulating terrestrial vegetation gross primary production based on the LaThuile database. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, 192-193: 108-120.
- [111] Ni J, Sykes M T, Prentice I C, Cramer W. Modelling the vegetation of China using the process-based equilibrium terrestrial biosphere model BIOME3. *Global Ecology and Biogeography*, 2000, 9(6): 463-479.
- [112] Prentice I C, Solomon A M. Vegetation models and global change // Bradley R S, ed. *Global Changes of the Past*. Snowmass, Colorado: OIES, UCAR, 1990: 365-383.
- [113] Crosetto M, Tarantola S. Uncertainty and sensitivity analysis: tools for GIS-based model implementation. *International Journal of Geographical Information Science*, 2001, 15(5): 415-437.
- [114] Jin H A, Li A N, Wang J D, Bo Y C. Improvement of spatially and temporally continuous crop leaf area index by integration of CERES-Maize model and MODIS data. *European Journal of Agronomy*, 2016, 78: 1-12.
- [115] 王绍强, 陈蝶聪, 周蕾, 何洪林, 石浩, 闫慧敏, 苏文. 中国陆地生态系统通量观测站点空间代表性. *生态学报*, 2013, 33(24): 7715-7728.
- [116] Xu B, Yang Y H, Li P, Shen H H, Fang J J. Global patterns of ecosystem carbon flux in forests: A biometric data-based synthesis. *Global Biogeochemical Cycles*, 2014, 28(9): 962-973.
- [117] 李爱农, 尹高飞, 靳华安, 边金虎, 赵伟. 山地地表生态参量遥感反演的理论、方法与问题. *遥感技术与应用*, 2016, 31(1): 1-11.
- [118] Govind A, Chen J M, Margolis H, Ju W M, Sonnentag O, Giasson M A. A spatially explicit hydro-ecological modeling framework (BEPS-TerrainLab V2.0): Model description and test in a boreal ecosystem in Eastern North America. *Journal of Hydrology*, 2009, 367(3/4): 200-216.
- [119] 吴骅, 姜小光, 刁晓环, 李传荣, 李召良. 两种普适性尺度转换方法比较与分析研究. *遥感学报*, 2009, 13(2): 183-189.
- [120] 梁顺林, 李新, 谢先红. 陆面观测、模拟与数据同化. 北京: 高等教育出版社, 2013: 98-100.
- [121] 于贵瑞, 方华军, 伏玉玲, 王秋凤. 区域尺度陆地生态系统碳收支及其循环过程研究进展. *生态学报*, 2011, 31(19): 5449-5459.
- [122] 李爱农, 边金虎, 张正健, 赵伟, 尹高飞. 山地遥感主要研究进展、发展机遇与挑战. *遥感学报*, 2016, 20(5): 1199-1215.
- [123] 李新, 黄春林. 数据同化——一种集成多源地理空间数据的新思路. *科技导报*, 2004, (12): 13-16.