

陆地碳循环研究中植物生理生态过程模拟进展

李银鹏, 季劲钧

(中国科学院 大气物理研究所, 北京 100029)

摘要:植物生理生态过程的模拟是陆地碳循环模型研究中的关键过程之一。就与碳循环过程密切相关的 3 个关键的植物生理生态过程:光合作用、碳分配和物候等过程的数学模式进行分类:① 光合作用模式:根据光合作用模式基础的不同把光合作用模式分为:半经验模式;机理模式和使用卫星遥感资料的模式等。② 植物碳分配模式介绍了功能平衡模式;运输—阻力模式;光合作用与生长模式;环境反应模式和大尺度生态系统模式等 5 类。③ 植被物候模式:根据观测和参数化方法的不同可以将现有的物候数值模式分为两类:观测统计模式和使用卫星遥感资料的物候模式。对各类模型的主要控制方程、研究进展和应用分别进行了简要评述。

关键词:碳循环;植物生理生态过程;模式

Progresses in Modeling Plant Ecophysiological Processes in the Study of Terrestrial Carbon Cycles

LI Yin-Peng, JI Jin-Jun (*Institute of Atmospheric Physics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100029*).
Acta Ecologica Sinica, 2002, 22(12): 2227~2237.

Abstract: The modeling of ecophysiological processes of plants is very important in terrestrial carbon cycle models. During the last two decades, many terrestrial carbon cycle models have been developed for various purpose and scales. In this paper, the models of three ecological physiological processes in the carbon cycle models, which are directly related to the physical land surface processes are reviewed. These models include photosynthesis, carbon allocation and phenology models.

Photosynthesis model Three photosynthesis model types are classified. Semi-empirical models simulate the photosynthesis rate as a function of environmental factors and derive the maximum photosynthesis rate from experiments or semi-empirical methods. The mechanical photosynthesis models consider the biochemical mechanism of photosynthesis. The photosynthesis rate is determined by the lower one of the photosynthesis rate determined by Rubisco and the rate controlled by the regeneration of RuBP. The third type of model uses remote sensing data, in which the net primary production is a function of the efficiency of photosynthesis and the active photosynthesis radiation.

Carbon allocation model Five types of carbon allocation models are introduced. (1) The function balance model: its hypothesis is that there is a function balance between the size and activity of the branches of the plant and the size and activity of its roots. (2) The transport-resistance model is a kind of semi-empirical model, based on the theory of transport and utilization. It simulates the growth and allocation of forest based on the pool and fluxes of carbon and nitrogen. The carbon flux is a function of the gradient and transfer conductance of carbon. (3) The photosynthesis; growth model gives the relative growth rate of the plant as a function of the net assimilation rate, leaf weight ratio, and specific leaf weight. (4) The environmental responses model. (5) The carbon allocation model in large scales

ecosystem modeling is usually simplified. The responses of vegetation growth to the environment are given as simple curves or prescribed as a constant.

Phenology model A statistical phenology model based on observational data gives the phenology image of the local vegetation. Because of the complex control mechanism and very different characteristics in different regions, the phenology of vegetation has different patterns. The use of remote sensing data, such as NDVI, is a way to solve this problem. Thus the vegetation phenology is derived from the seasonal dynamics of NDVI by the phenology model based on a remote sensing data model.

The problems and the prospective development of ecological processes modeling in carbon cycle models are discussed.

Key words: carbon cycles; plant ecophysiological processes; model
文章编号:1000-0933(2002)12-2227-11 中图分类号:Q948 文献标识码:A

全球变化在各个层次上影响陆地碳循环的过程,如温度升高、CO₂ 浓度增加,会引起植物生理生态特性的变化,而植物生理生态特性的变化会带来生态系统的变化,最终使陆地碳循环过程发生改变。近 20a 来全球变化研究的核心内容之一,是在区域或全球尺度上模拟土壤、植被和大气之间能量、水分和碳交换的过程^[1~3],以及植被结构和分布的变化^[4]。发展了用于不同研究目的和尺度的模型。近年来,为了检验现有模式的功能,对已经建立的模式进行比较研究^[5,6]成为新的研究内容。一般的植物生理生态学模型主要是研究植物的生理生态过程的机理,多注重于过程机理的探讨和生长分析,在用于研究全球陆地生态系统碳循环模拟时,存在尺度不匹配,模式过于复杂,参数多等诸多问题。目前随着对植被与大气相互作用重要意义的认识,需要对原有的植物生理生态过程模型进行总结和比较,以便能够建立适用于全球大气土壤植被相互作用模式的方案。植被的光合作用、碳分配和物候过程是陆地碳循环的基本过程,也是与气候和陆面物理过程密切相关的 3 个关键的植物生理生态过程。本文主要就这 3 个过程的模式研究进展,以及这些模型在初级生产力模型、碳循环模型中的应用情况分别进行评述。

1 光合作用模式

光合作用模式是陆地碳循环模式重要的部分。光合作用利用太阳能,固定 CO₂ 转化为碳水化合物,是生物圈的驱动力。根据光合作用模式参数化方法的不同把光合作用模式分为半经验模式、机理模式和使用卫星遥感资料的模式等 3 种类型。当然这 3 类模式不是相互排斥的,并且从生理意义上是一致的,这种分类根据模式发展者对模式的分类和模式化方法来化分的。

1.1 半经验模式

这类模式是建立在光合作用随环境因子变化的试验基础上的定量模型,它直观简单,不描述机理过程。这类模型经常采用的方法是根据实验或半经验方法获得最大光合速率,再乘以环境响应系数,如 Raich 等的 TEM 模式中总生产力描述为^[7]:

$$GPP = (C_{\max}) \frac{PAR}{k_i + PAR} \frac{C_i}{k_c + C_i} (TEMP) \cdot (Ac) \cdot (KLEAF)$$

其中,GPP 为总初级生产力,PAR 为光合有效辐射;k_i为半饱和光辐射;C_i气孔内 CO₂ 浓度;k_c为半饱和 CO₂浓度;TEMP、Ac、KLEAF 分别表示温度、相对营养有效性和植物物候的影响。

N 与植物光合作用密切相关,也是生物地球化学循环的主要元素。Woodward 等在 DOLY 模型中把最大光合速率作为 N 吸收的函数^[8]:

$$A_{\max} = \frac{190N}{360 + N}$$

这类模型也可以用来计算整个冠层的光合速率。如 Ji^[9]:

万方数据

$$P_{\max} = \frac{A}{k} \ln \frac{A + B \times I_0}{A + B \times I_0^{-k \times LAI}}$$

其中, $P_{\max}$ 为单位面积最大光合速率, A 为适宜条件下饱和光合速率. B 为光合作用的光响应曲线上光补偿点的斜率, I_o 为冠层上部光合有效辐射, k 为叶片消光系数, 总光合速率还受到其他几个因素的控制, 叶温 (T_f) 叶内 CO_2 浓度 C_i 和叶水势 (Ψ). 总光合速率表示为:

$$GP = P_{\max} \times f(C_i) \times f(T_f) \times f(\Psi)$$

其中, $f(C_i)$ 、 $f(T_f)$ 和 $f(\Psi)$ 分别为光合作用对细胞间隙 CO_2 浓度、叶层温度和土壤水势的响应函数。

Rastetter 等^[10] Friend 等^[11], Li 和 Ji^[12] 在计算全球初级生产力的研究中采用了以实验为基础的半经验模型计算植被光合作用。

1.2 机理模式

这类模型最早是由 Farquhar 等描述的, 它直接考虑了光合作用的生化机理, 认为光合速度由两个过程的最小者速率决定^[13]: (1) 由 Rubisco 的量, 特性和活性决定羧化速率; (2) 由卡尔文循环中 RuBP 再生速率决定, 这一过程是受电子传递速率限制的。后来又增加了受光合产物运输限制的因子。在此基础上建立了多个类似的光合作用模型^[14~18]。Collatz 等的工作为典型的模型之一^[14]:

光合羧化率

$$\begin{aligned} V_c &= \min[J_E, J_C, J_S] \\ J_E &= a \times \alpha \times Q_p \frac{p_i - \Gamma^*}{p_i + 2\Gamma^*} \\ J_C &= \frac{V_m(P_i - \Gamma^*)}{p_i + K_c(1 + [O_2]/K_o)} \\ J_S &= V_m/2 \end{aligned}$$

其中, J_E 、 J_C 、 J_S 分别为受光、Rubisco 的羧化速率和光合产物运输限制的光合速率. a 为叶片光子吸收系数, α 为 CO_2 量子吸收效率, Q_p 为光合有效量子通量, V_m 为 Rubisco 的最大羧化速率, P_i 、 Γ^* 分别为气孔内 CO_2 压力和 CO_2 补偿点, K_c 和 K_o 为 Michealis 系数和 Rubisco 氧化竞争过程决定的参数, 这些参数依赖于温度。

使用这种类型的陆地生物地球化学循环模型如 Warnant 等的 CARAIB^[19] 和 Bonan 的 LSM 模型^[20]。Raich 等的 TEM 模型中初级生产力计算考虑了环境因子对光合作用的影响, 特别是考虑了物候与光合作用, 养分可利用性的关系^[21]。Sellers 等根据 C_3 和 C_4 植物不同的光合作用机理对二者采用了不同的同化速率方程^[22]。

研究发现光合作用受到气孔导度, 冠层结构, 土壤状况及大气状况影响^[23]。Ball 等提出了气孔导度与光合同化速率叶周围相对湿度及叶表面 CO_2 分压的关系:

$$g_s = m \frac{A_n}{C_s} h_s p + b$$

其中, g_s 为植物气孔导度, A_n 为光合同化率, h_s 为叶周围相对湿度, C_s 为叶表面 CO_2 分压, m 和 b 为经验系数。在冠层水汽通量的计算上这一气孔模式被许多作者采用^[14, 22]。

Woodward 等在 DOLY 模式中计算植物的光合同化率使用了光合速率与气孔导度之间的半经验关系^[8]:

$$\begin{aligned} A_d &= g_s(P_a - P_c)/160. \\ g_s &= (g_0(T) + g_1(T) A R_h/P_a) k_g(W_s) \end{aligned}$$

其中, A 为光合速率, P_a 为大气 CO_2 分压, P_c 为气孔内 CO_2 分压, g_s 为气孔导度, g_0 为在光补偿点时 $A_d = 0$ 时的气孔导度, g_1 为气孔导度对温度经验敏感系数, R_h 为空气相对湿度, $k_g(W_s)$ 描述气孔导度对土壤含水量 W_s 的响应函数。

由单叶光合作用模式可以计算冠层总体的光合作用速率。SiB2^[22] 冠层光合作用的计算方法是先计算顶层叶的光合作用, 然后利用叶层积分公式计算整个冠层的光合作用:

万方数据

$$A_c = A_{no} \int_0^{L_T/V} V N e^{-kL} dL$$

其中, A_c 为冠层的净光合速率, A_{no} 顶层绿叶的 A_n , L_T 为总叶面积, L 为累积叶面积指数, k 为时间平均消光系数, V 冠层覆盖度, N 为冠层绿色。

光合作用与环境因素的关系在大多数模型中是包括设定一个生化反应的最大值, 然后根据其对环境反应, 不同的作者给出不同的反应函数, 但各作者考虑的环境因素不尽相同。

1.3 使用卫星遥感资料的模式

这类模型利用卫星遥感资料把净初级生产力作为光合利用效率和吸收光合有效辐射之积^[24], 而不涉及光合作用的生理生化机理:

$$NPP(x,t) = IPAR(x,t)\epsilon(x,t)$$

其中, $IPAR$ 为截留光合有效辐射, ϵ 为光合利用效率, x 和 t 分别坐标 x 和时间 t

$$IPAR(x,t) = SOL(x,t) FPAR(x,t) 0.5$$

$FPAR$ 为绿植被载留的 PAR 分值, 可以由 $NDVI$ 获得。 SOL 为太阳辐射。

$$\epsilon(x,t) = T_{e1}(x,t) T_{e2}(x,t) W_e(x,t) \epsilon^*$$

其中, T_{e1} 和 T_{e2} 都是温度胁迫的影响; T_{e1} 表示低温对植物生长速率的影响, T_{e2} 表示温度偏离最佳生长温度时生长速率的降低, 为非对称钟型曲线; W_e 为水分胁迫的影响, ϵ^* 为最大可能效率。

这样利用卫星遥感资料可以计算单位面积光合作用:

$$A_c = A_{no} \Pi$$
$$\Pi = \frac{VN(1 - e^{-kL/v})}{k} \cdot FPAR/k$$

其中, A_c 为冠层光合速率, A_{no} 为最上层叶光合速率, Π 冠层 PAR 利用参数, V 为植被覆盖度, N 为冠层绿色分数, L_t 为总叶面积指数, k 为 PAR 消光系数时间平均权重值。

Sellers 等也使用了类似的模型^[22]。

这类模型因为具有参数较少的优点, 并且随着卫星遥感资料的不断丰富, 目前得到越来越多的应用。

总的来说, 光合作用模式研究经过近 20a 的发展, 在理论上日趋完善。无论是叶片生化机理模型或其他模型如辐射吸收模型^[25], 这些模型的主要差别在于在对冠层结构和光截留的参数化处理不同。以上介绍的模型多为在大尺度陆面过程模型或植被与大气相互作用模型中使用, 形式较为简单, 需要参数较少。

2 植物碳分配模式

植物碳分配(carbon allocation 或 carbon partitioning)也称光合产物分配(photosynthate allocation), 或干物质分配(dry matter allocation)是指光合作用同化的碳, 以碳水化合物的形式在植物体不同器官组织间的分配。早期的植物碳分配用于植物的生长分析, 目的在于增加光合产物在收获器官的分配量, 以增加作物和树木产量^[26]。植物碳分配模式直接影响土壤的 C、N 库^[27]和植物的叶面积指数, 并通过影响叶面积指数而影响植物的水分平衡、气体交换等过程^[28,29]。因而受到越来越广泛的注意。但植物碳分配目前尚缺乏完善的理论或数学模式, 从而使之成为全碳循环研究中的一个难点。以下将国内外现有的植物碳分配模式分为 5 类并分别就其研究进展进行评述。

2.1 功能平衡模式

植物碳分配的数值模式最早是由 Pearsall 在 1927 年提出的。Pearsall 认为植物地上部和根系的相对生长率具有固定的比率关系^[30], 地上部和根系的关系为 $S = bR^K$, 其中 K 为常数。在此基础上, White 提出了功能平衡假说, 认为地上部活性和重量的乘积与根系活性和重量的乘积之间存在着比例关系^[31]。后来功能平衡假说由 Brouwer 完善化^[32], 并由 Davidson 数量化, 定量模拟^[30]。这一假说认为枝条大小和活性(提供碳)与根系的大小和活性(提供水和必需养分)之间存在功能平衡, 表述为:

$$\text{枝条重} \times \text{枝条单位活性} \propto \text{根重} \times \text{根单位活性}$$

$$\text{或者: 光合同化率} \times \text{枝条重} \propto \text{根系氮吸收率} \times \text{根系重}$$

这个模式为数据通过枝条碳水化合物合成与根系氮吸收的调节来实现枝条和根系之间的生长分配。此后 Thornley 及同事又发表了类似的一系列模式^[33,34]。这些研究多为草本植物的营养生长阶段的模拟。所

以模型中枝条即包括整个地上部分。Reynolds & Thornley 建立了一个新合成的结构性干物质在枝条和根系之间的分配模式,用碳氮功能平衡理论定义分配系数^[35]。为了更好地反光合作用活性的变化,Hilbert & Reynold 也利用这一假说定义分配函数,把叶分为叶蛋白组分和叶结构组织,以叶蛋白组分代表光合活性,而叶量反映叶面积^[36]。他们定义了两个分配函数:

$$P = f_c \sigma_r w_r / (f_n \sigma_c A), Q = f_n / \beta f_c$$

其中, P 、 Q 为分配函数, f_c 为整个植物中碳的分值, f_n 为整个植物中 N 的分值, σ_r 为根系系统活性, σ_c 为枝条单位活性, A 为光合速率, β 为最适 C:N 比率。并假设植物有平衡指数生长(BEG)状态,此时各部分有相同的单位生长速率,即 $\lambda_p = \lambda_s = \lambda_r = 1/3$, $P=Q=1$,从而分配函数被定义为:

$$\lambda_p = \frac{P}{1 + P + Q}, \lambda_s = \frac{Q}{1 + P + Q}, \lambda_r = \frac{1}{1 + P + Q}$$

此模式中在 BEG 时 $\lambda_p = \lambda_s = \lambda_r = 1/3$ 的假设仍有待检验。功能平衡模式的缺点是不能反映同化物分配“维持整个植物平衡功能的经济”的机理^[29]。在模拟植物的生长时需要给定的参数多,并且这些参数很难用实验获得。

2.2 运输-阻力模式

运输-阻力模式是半机理模式,主要是建立在 C 和 N 的供给,运输和利用的理论基础上^[33]。Thornley 发展了一个较为复杂的运输阻力模式用于模拟森林的生长和分配,是以碳,氮库和通量为基础^[37]。认为 C 的通量是 C 基质的浓度差和运输导度的函数。例如:枝条和叶片量之间的 C 通量为:

$$T_{clb} = g_{clb}(c_l - c_b)$$

其中, T_{lb} 为叶片和枝条之间的碳通量, g_{clb} 为 C 运输导度, c_l 和 c_b 分布为叶片和枝条的 C 基质浓度。

植物各组分之间都有各自的 C、N 通量。这个模式将植物分为 5 个主要的器官部分:叶片、枝条、茎、细根和粗根,并且把每一部分的物质又划分为分生组织,结构性物质,碳基质和氮基质。把植物的生长定义为分生组织的生长和结构组织的生长,为 C、N 基质的函数。这一模式既吸收了功能平衡假说的 C 和 N 相互作用,又把 C 和 N 的相互作用以源-汇的关系进行处理。较功能平衡模式更符合植物生长的机理。其 C 和 N 相互作用的方法被用于 GEM 的分配模式^[10],以及 ITE EDINBURGH-FOREST 模式使用^[37,38]。

虽然运输-阻力模式在一个方面较清楚地模拟了植物的碳分配的过程机理,但这些模式的许多分析都是建立在植物的指数生长阶段的枝条和根系的关系的基础上,然而这一阶段在自然状况下是相对很短的,而且生长速率受光、水分、土壤肥力等条件限制。为了更好地反映植物与资源的关系,Dewer^[39]采用了 Thornley 及其合作者^[33,35],以及 Ingestad 及其合作者的研究成果^[40~42]把水势加入到 C、N 关系之中,认为枝条和根系的生长率是局部水势和局部可移动 C、N 的浓度的函数。

功能平衡模式和运输-阻力模式主要是 Thornley 及其合作者的多年的研究成果,随着对植物碳分配机理研究的进展,功能平衡模式和运输-阻力模式都在不断地改进。对植物生长的分析更趋向复杂化,但目前这些模式仍重要是对植物营养生长阶段或指数生长阶段的描述和分析,还很难模拟植物在自然生境下整个生育期的碳分配动态。

2.3 光合作用与生长模式

大气 CO₂ 浓度的升高引起越来越广泛的关注。为了更好地反映 CO₂ 浓度对植物生长和碳分配的影响,Luo 等^[43]改进了 Agren & Ingestad^[44]的氮生产力和光合作用平衡模式,直接连结光合作用和生长,建立了光合作用与生长模式。这个模式中植物的相对生长速率是由净同化速率、植物叶重比、单位面积叶重决定的,即:

$$R = \frac{A_d \eta_L}{h}$$

其中, R 为相对生长速率, η_L 为叶重比(叶干重(g)/植株干重(g)), h 为单位面积叶重, A_d 为日净同化速率。

同时相对生长速率又是植物 N 浓度和 N 生产力的函数: $R = \alpha n_p$, 其中 α 为氮生产力, n_p 为植物氮浓度。由于草本植物营养生长阶段没有明显的茎组织,所以草本植物根重比(η_R , (根干重(g)/植株干重(g))

为：

$$\eta_R = 1 - \frac{R \cdot h}{A_d} = 1 - \frac{n_p \cdot \alpha \cdot h}{A_d}$$

这个模式用两个相对独立的方法计算相对生长速率,把光合作用与氮生产力联结在一起,能够反映升高的 CO₂ 浓度对植物的影响。在升高的 CO₂ 浓度条件下,植物碳水化合物合成增加,导致 n_p 下降,而 n_p 下降可以由 CO₂ 增加得到补偿,使整株植物的生长可能保持不变。如果 $n_p \times \alpha$ 增加则为过度补偿,表现为生长增加。这类模式直接反映光合作用,氮生产力,氮浓度与生长分配的关系,具有简单明了的特点,同时能反映 CO₂ 浓度升高对植物碳分配的影响,在碳循环研究中有一定的应用潜力。但对氮生产力参数的要求又给动态模拟带来困难。

2.4 环境反应模式

自然环境中植物的碳分配是受多种环境因素共同调控的,植物在环境变化条件下有补偿分配的现象,即当资源的可利用性失衡时,植物调节其碳分配,使资源利用更接近平衡^[45]。因此环境反应模式把植物碳分配作为可利用资源的函数,Sharpe & Rykiel 发展了一个简化的多种胁迫下的分配模式^[46]：

$$\rho = 2\rho_0(L + C) / (L + C + H + N)$$

其中, ρ 为根系的分配系数, L 为光, C 为碳, H 为水分, N 为养分, L,C,H,N 资源的可利用性的变化范围为 0~1。在不受限制时为 1,完全受限制时为 0, ρ_0 为未受限制时的根系分配系数。但该模式没有就每个环境因子如何变化给出方程。植物的碳分配不仅受到环境因素的影响,而且在不同的个体发育阶段也有不同的特性^[47]。Shi & Wang 综合了几个模式的长处,形成了一个组合模式,建立了在植物营养生长阶段枝/根比受环境影响的模式,其模拟结果与许多实验结果相吻合^[48],表明这类模式有一定的利用潜力。

2.5 大尺度生态系统模拟中的植物碳分配模式

植物的碳分配作为生态系统过程中的一个环节,直接影响生态系统其他过程,必须进行合理的参数化模拟,但不能象生长分析一样详细模拟碳分配的每一个过程,因而不能照搬用于生长分析的模式。现有的大尺度生态系统模式涉及植物碳分配过程时多为简单化处理。例如,在 SPUR 模式的植物生长模式部分中把植物生长对环境的反应归纳为几个标准的函数:钟形曲线、等轴双曲线和临界反应曲线等^[49]。 N 为双曲线反应,水势为临界反应曲线,温度为钟形曲线。这样每条曲线的应变量的值均在 0~1 范围内。这种方法概括地反映了环境因子对植物生长的影响。

Running & Gower 认为叶/根的比率是由土壤水分指数和氮可利用指数决定的^[50]。

在 AVIM 模式中碳分配系数参数化为^[9,12]：

$$\begin{aligned} \eta_f &= a_1 (1 - e^{-(b_1 M_f/M_r)^2}) \\ \eta_s &= 1 - a_1 \\ \eta_r &= a_1 e^{-(b_1 M_r/M_f)^2} \end{aligned}$$

其中, η_f , η_s , η_r 分别为植物叶、茎和根的分配系数, M_f 和 M_r 分别为叶和根的生物量, a_1 和 b_1 为经验系数。这一模式把分配系数作为植物根与叶的生物量比值的函数,半经验地模拟了植物碳分配的时间动态。这种方法参数简单,同时又反映了植物碳分配的主要特点。

Dickinson 等^[51],借鉴 Ji 的思想把分配系数作为叶面积指数的函数：

$$f_{cl} = \exp(-0.25LAI)$$

其中, f_{cl} 为叶的分配系数, LAI 为叶面积指数。吕建华和季劲钧^[52]也采用类似的方法改进 AVIM。

Friend 等把草本的碳分配以固定的比率计算,而树木的碳分配用树木的胸径和 C 量之间、叶面积和边材之间以及叶和细根之间的比例关系来计算碳分配^[11],使草本植物的碳分配参数化过于简单而树木的碳分配过于复杂。在 King 等的模式中植物的碳分配是经验的、固定的^[53]。

总之,大尺度生态系统模式中多为经验化和粗略的模拟植物的碳分配,目前尚未形成较为成熟和统一的方法。所以需要数据步对大尺度生态系统模式中植物碳分配的数值模拟理论和方法进行探索,使之与生态系统其他过程的模拟相匹配,提高对生态系统乃至全球大气与植被相互作用模式的预测能力。

从以上的介绍可以看出,目前对植物碳分配控制机理的了解仍处于假说阶段,其主要原因是:碳分配过程包括许多不同时间尺度的过程,如同化、运输、呼吸、生理生化反应、贮藏等等。同时环境因素又对分配产生重要影响,因而分配最终是涉及体内状态、环境和遗传等因素控制的植物的生长过程。所以目前以碳分配机理为基础的模式只能建立在假说基础上,缺乏理论的完备性,有些模型不能用实验得出其函数的明确形式。碳分配模式的发展从简单的经验模式,到功能平衡模式,运输-阻力模式,发展到最近的光合作用、生长模式及源-汇模式,以及应用于大尺度生态系统模式中的碳分配模式。可见碳分配模式的发展趋势是以生理生化过程为基础的过程模式代替经验模式,模式研究逐步发展到反映碳分配的机理^[54]。同时模式结构和过程的选择又因模式的尺度和应用范围不同而不同。用于生长分析的模式趋于更详尽地反映植物的生长过程。而应用于大尺度的生态系统模拟则分配模式趋于简单化。

3 植被物候模式

物候是指植物长期适应于一年中光照、温度、水分等气候因子的节律性变化,形成与此相适应的植物发育节律。植物在不同的物候期有不同的叶面积指数,茎面积指数、根延伸的轮廓、冠层高度、生物量和土壤碳等植被特征。这些特征与大气与生物圈之间的能量、物质和动量等交换的陆面过程相联系^[55~57]。因此,植被从一个物候到另一个物候的转换会对陆面过程产生明显的影响,并与植被的生产力密切相关。现根据观测和模拟方法的不同可以将现有可以用于大尺度模拟研究的物候数值模式分为观测统计模式和使用遥感资料的模式两类。

3.1 观测统计模式

物候模式建立是试图确定各个生物过程(包括物候现象)对环境条件变量的依赖的数量关系式。或不同生物过程之间的数量关系,以便更精确地描述、了解、预测和模拟生物过程与其推动或控制因素之间的相关或因果关系^[58]。

此类模式较早由弗伦奇和索尔^[58]提出,认为植物从一个营养生长阶段到另一个营养阶段的变化为日射、日最高温度和土壤水分条件之乘积 20d 滑动平均值的函数。当模式中的植物发育进行到第一次生殖阶段时,物候进程和控制转移到一种不同的函数。从植物开始其生殖期算起,最高温度和日射的每日乘积之累积总和,用来确定各个生殖的物候阶段的时限。这一模式结合实际观测用于北美草地的研究有较好的效果,是早期较好的物候统计模式^[58]。

瓦戈纳和帕兰格在简单的统计模式的基础上建立了一个模式^[58]。这个模式中,物候与环境之间关系的第一模式是热总量,即认为对于一定的地点的一种植物来说,当环境温度的积分度一日数 L 达到临界值时,一种物候现象就会出现:

$$L = \int_{t_0}^t (T - T_h) dt$$

其中, T 和 T_h 是日平均温度和临界温度(起点温度)。起始时间 t_0 是前一个物候期明显的开始。这样如果以 Ph 表示物候期,与环境关系的数学模式就是要 $L < C$ 时 $Ph = 0$ 、而 $L \geq C$ 时 $Ph = 1.0$ 。

谢寿昌等对哀劳山中中山湿性常绿阔叶林主要树种的物候的研究,通过主成分分析方法^[59],揭示物候是与多种气候因子相关的,并且在不同的发育阶段不同的气候因子起主导作用。在此期间很多研究是关于春季发芽与环境因子的关系,Hunter & Lechowicz 比较了几个预测春季发芽,冬季,光周期等对物候的影响^[60];Schwartz & Marotz 比较了北美特有种灌木绿浪(green wave)来到的观察日期和预测日期,他们利用传统的积累模型(考虑感热和太阳辐射能量),并使用了天气分析的回归公式^[61];Schwartz 的研究表明,中纬度春季返绿与表面气象变量的巨大变化几乎是同时的^[62];Schwartz & Karl 使用了春季指数(spring index)用以指示的植被物候^[63]。

Friend 等采用了前人实际观测的物候资料,建立了 HYBRID(3.0)模型,此模型认为冷落叶类植物萌发所需的积温数^[11]:

万方数据
$$dd_{req} = 178.8 - 2731 \cdot e^{-0.0414cd} \quad cd \geq 31$$

其中, dd_{req} 为冷落叶类植物萌发所需的积温(度·日)数; cd 为冷天(chilling day)总数。积温(度·日)总数

是指日平均温度与阈值温度之间正差值的总和。

而叶因为秋季衰老结束作为一个净的碳输出者,是由经验的日长和纬度计算的:

$$t_{d(f50)} = 39132 + 1.088(|lat| + 60.753)$$

其中, $t_{d(f50)}$ 为冷落叶植物叶凋落所需的秋季日长, lat 为纬度, 常数是根据前人的实验得出。这一模型广泛地使用于预测冷落叶类植物的物候。

Kindermann 等把物候分为分枝和再生长两个阶段, 分别对碳交换进行计算^[64]。

现代物候学的发展趋向于数量物候学, 更注重物候观测与统计分析的结合, 这种趋势有利于物候数值模式的建立。但由于观测统计模式是根据实际观测建立起来的, 对于有丰富观测资料的地区, 能正确反映客观情况。但对于缺乏观测资料的地区难以适用, 特别是在大陆尺度和全球尺度时很难建立一个较为完善的统计模式。

3.2 使用卫星遥感资料的模式

生物圈和大气相互作用的研究需要全球尺度的物候观察和模拟。随着卫星遥感资料的不断丰富。使卫星遥感资料用于植被的物候的研究是近年来遥感应用的一个研究热点。Defries 等最早为植被制图的目的使用了物候参数。因为季节性植被在不同的物候期有不同的遥感特征, 可以用遥感信号的时间信息来生成的植被图^[65]。在此基础上, Moulin 等对全球植被季节性的数量特征进行了概述^[66]。他们把植被分为有节循环和没有循环两种, 有季节循环用 3 个渐进的时期加以描述: “休眠、生长和衰老”。由卫星遥感得出的归一化植被指数 ($NDVI$) 时间上这 3 个时期的特征是: 平稳的低 $NDVI$, 然后随着时间逐渐增加, 增加到最大值后最后下降。这种 3 个时期的简单形状代表了温带和大多数生物群区 (biome) 的特点。他们设 3 个转换日期: (1) 循环开始日期, 在循环开始之前时间微分为零 ($NDVI$ 保持不变) 在开始时间以后时间微分为正。(2) 循环结束日期: $NDVI$ 值数近土壤阈值, 在衰老期信号下降左侧须分为负, 右侧为 0, 在循环结束日期的方程中用到土壤阈值和斜率。(3) 为最大日期, $NDVI$ 的最大值。(4) 是循环长度, 为开始日期和结束日期之间的差。

在全球尺度的陆面过程、生物地化循环及陆地生物圈生产力的研究中物候也是一个重要的组成部分, Bonan 的 LSM version 1.0 中的处理植被物候是的方法是根据 Dorman & Sellers 通过遥感资料得到的 12 种陆地表面类型的叶面积和茎面积指数的月平均值改进为叶面积和茎面积的日平均值^[67]。而 LSM 的生长季节是用温度高于光合作用最低温度的时期来表示。

应用植被的遥感信息来监测物候可以及时监测植被的动态, 还可以有较高的时间和空间分辨率。但遥感资料, 如 $NDVI$ 、 LAI , 必须经地面观测资料校准才能反映植被物候的实际。所以观测统计和遥感方法在物候研究中都是不可缺少的。而物候模式的发展有待物候观测和遥感资料的进一步积累。

4 讨论

在陆地碳循环研究中植物生理生态过程模式的发展表现为以简单的过程或经验模型来研究复杂的植物生理生态过程。存在多种不确定性。这主要是因为植物生理生态过程的模式参数化方法很大程度上取决于对植物生理生态过程机理的研究。如对光合作用机理的研究较深入, 光合作用模式也发展得较全面和深入; 而植被物候的研究主要是观测, 决定其数值模式只能是经验性较强的统计模式^[58]。因为详尽的过程模式对参数要求过高, 需要有大量的实验观测和理论基础, 所以在大尺度陆地碳循环模拟中目前实现的可能性小。

因而必须加强对多尺度的植物生理生态观测和实验研究, 为模式提供必要的机理和参数信息^[69], 才能使准确模拟植物生理生态过程成为可能, 减少碳循环模拟的不确定性。

在今后的研究中应注意的几个问题:

(1) 观测, 模式和理论协调发展, 相互推动, 观测资料的不断丰富为理论总结提供事实依据, 而模式的发展是理论定量表现形式, 同时需要观测资料的验证, 并且为观测提供指导, 三者是互动的关系。

(2) 注意研究数据物候和分配机理和理论的研究, 并在此基础发展新一代模式。

(3) 大尺度生态系统碳循环的动力机制和理论的研究。区域和全球尺度的观测研究已经开始为模式的

进一步发展提供了新的机会。

(4)陆地碳循环的模拟研究是各学科交叉的复杂工作,植物生理生态过程的模式研究必须是有生理生态研究者与数值模式研究者的共同参与,才能取得实质性的进展。

参考文献

- [1] Nemry B, Francois L, Warnant P, *et al.* The seasonality of the CO₂ exchange between the atmosphere and the land biosphere: A study with a global mechanistic vegetation model. *Journal of Geophysical Research*, 1996, **101**: 7111~7125.
- [2] Parton, W J, Surlock J M O, Ojima D S, *et al.* Observations and modeling of biomass and soil organic matter dynamics for the grassland biome worldwide. *Global Biogeochemical Cycles*, 1993, **7**(4):785~809.
- [3] Sellers P J, Dickinson R E, Randall D A, *et al.* Henderson-Sellers A. Modeling the exchanges of energy, water, and carbon between continents and the atmosphere. *Science*, 1997, **257**:502~509.
- [4] Haxeltine A and Prentice I C. A coupled carbon and water flux model to predict vegetation structure. *Journal of Vegetation Science*, 1996, **7**(5): 651~666.
- [5] VEMAP Members. Vegetation/ecosystem modeling and analysis project: Comparing biogeography and biogeochemistry models in a continental scale study of terrestrial ecosystem responses to climate change and CO₂ doubling. *Global Biogeochemical Cycles*, 1995, **9**(4): 407~437.
- [6] Cramer W, Kicklighter D W, Bondeau A. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (NPP): overview and key results, PIK report, No. 30. 1997.
- [7] Mellilo J M, McGuire A D, Kicklighter D W, *et al.* Schloss A L Global climate change and terrestrial net primary production, *Nature*, 1993, **363**:234~240.
- [8] Woodward F I, Smith T M & Emanuel W R. A global land primary productivity and phytogeography model. *Global Biogeochemical Cycles*, 1995, **9**(4):471~490.
- [9] Ji J. A climate-vegetation interaction model: simulating physical and biological processes at the surface, *Journal of Biogeography*, 1995, **22**:445~451.
- [10] Rastetter E B, *et al.* A general biogeochemical model describing the responses of C and N cycles in terrestrial ecosystem to changes in CO₂, climate and N deposition. *Tree Physiology*, 1991, **9**: 101~126.
- [11] Friend A D, Steven A K, Knox R G, *et al.* A process-based, terrestrial biosphere model of ecosystem dynamics (Hybrid v3.0), *Ecological Modelling*, 1997, **95**:249~287.
- [12] Li Y and Ji J. Model estimates of global carbon flux between vegetation and the atmosphere, *Advances in Atmospheric Science*, 2001, **18**: 807~818.
- [13] Farquhar G D, von Caemmerer S, Berry J A. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in C₃ plants. *Planta*, 1980, **149**:78~90.
- [14] Collatz G J, Ball J T, Grivet C, *et al.* Physiological and environmental regulation of stomatal conductance, photosynthesis and transpiration: a model that includes a laminar boundary layer, *Agricultural and Forest Meteorology*, 1991, **54**:107~136.
- [15] Jacobs C M J, van der Hurk B J J M, de Bruin H A R. Stomatal behavior and photosynthetic rate of unstressed grapevines in semi-arid conditions. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1996, **80**:111~134.
- [16] Harley P C and Sharkey. An improved model of C₃ photosynthesis at high CO₂: Reversed O₂ sensitivity explained by lack of glycerate re-entry into the chloroplast. *Photosynthesis Research*, 1991, **27**:169~178.
- [17] Sharkey T D. Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants: Physics, physiology and rate limitations. *Botanical Review*, 1985, **51**:53~105.
- [18] Sellers P J, Berry J A, Collatz G J, *et al.* Canopy reflectance, photosynthesis, and transpiration. III. a reanalysis using improved leaf models and a new canopy integration scheme. *Remote Sensing Environment*, 1992, **42**:187~216.
- [19] Warnant P, Francois L, Strivay D, & Gerard J-C. CARAIB: a global model of terrestrial biological productivity. *Global Biogeochemical Cycles*, 1994, **8**(3):2655~270.
- [20] Bonan G B. A land surface model (LSM version 1.0) for ecological, hydrological, and atmospheric studies: technical description and user's guide, NCAR/TN-417 + STR, NCAR technical note, climate and global dynamics division, National Center for Atmospheric Research, Boulder, Colorado. 1996.
- [21] Raich G W, Rastetter E B, Melillo J M, *et al.* Potential net primary productivity in South America: Application of a global model. *Ecological Applied*, 1992, **1**: 399~429.

- [22] Sellers P J , Randall DA, Collatz G J, *et al.* A revised land surface parameterization (SiB2) for atmospheric GCMs. Part I: Model formulation. *Journal of Climate*, 1996, **9**:676~705.
- [23] Williams M, Rastteter E B, Fernandes D N, *et al.* Modelling the soil-plant-atmosphere continuum in a *Quercus-Acer* stand at havard forest: the regulation of somatal conductance by light, nitrogen and soil/plant hydraulic properties. *Plant, Cell and Environment*, 1996, **19**:911~927.
- [24] Potter C S, Randerson J T, Field C B, *et al.* Terrestrial ecosystem production -a process model based on global satellite and surface data. *Global Biogeochemical Cycles*, 1993, **7**(7):811~841.
- [25] Wang Y-P, McMurtrie R E, Landsberg J J. Modeling canopy photosynthetic productivity. In: Crop photosynthesis: Spatial and temporal determinants In:Baker, N.R. , Thomas eds. Elsevier Science Publishers B. V. 1992. 43~67.
- [26] Farrar J F. The whole plant :carbon partitioning during development. In: Carbon partitioning within and between organisms, In:C. J. , Pollock and A. J. Gordon Eds. Bios Scientific Publishers Limited, Oxford, U. K. , 1992, 163~179.
- [27] Potter C S and Klooster S A. Global model of carbon and nitrogen storage in litter and soil pools; response to change in vegetation quality and biomass allocation. *Tellus*, **49B**:1~17
- [28] Running S W and Coughlan JC. A general model of forest processes for regional application. I. Hydrological balance, canopy gas exchange and primary production processes. *Ecological Modelling*, 1997, **42**:125~154.
- [29] Wilson J B. A review of evidence on the control of shoot:root ratio, in relation to models. *Annals of Botany*, 1988, **61**: 433~449.
- [30] Davidson R L. Effect of root/leaf temperature differentials on root/shoot ratios in some pasture grasses and clover. *Ibid*, 1969, **33**: 561~569.
- [31] White H L. The interaction of factors in the growth of *Lemna* XII. The interaction of nitrogen and light intensity in relation to root length. *Annals of Botany*, 1937, **1**:649~654.
- [32] Brouwer R. Distribution of dry matter in the plant. *Netherlands Journal Agricultural Science*, 1962, **10**:361~376.
- [33] Thornley J H M. A balanced quantitative model for root: shoot ratio in vegetative plants. *Ibid*, 1972, **36**:431~441.
- [34] Thornley J H M. A model of leaf tissue growth, acclimation and sensesescenses. *Annals of Botany*, 1991a, **67**:219~228.
- [35] Reynolds J F, Thornley J H M. A shoot: root partitioning model. *Annals of Botany*, 1982, **49**: 585~597.
- [36] Hilbert D W, Reynolds J F. A model allocating growth among leaf proteins, shoot structure, and root biomass to produce balanced activity. *Annals of Botany*, 1991, **68**:417~425.
- [37] Thornley J H M. A transport-resistance model of forest growth and partitioning. *Annals of Botany*, 1991b, **68**: 211~226.
- [38] Thornley J H M and Cannell M G R. Nitrogen relation in a forest plantation~soil organic matter ecosystem model. *Annals of Botany*, 1992, **70**:137~151.
- [39] Dewar R C. A root-shoot partitioning model based on carbon-nitrogen-water interactions and Munch phloem flow. *Functional Ecology*, 1993, **7**:356~368.
- [40] Ingestad T. Relative addition rate and external concentration; driving variables used in plant nutrition research. *Plant, Cell and Environment*, 1982, **5**:443~453.
- [41] Ingestad T and AgrenG I. Nutrition uptake and allocation at steady-state nutrition. *Physiologia Plantarum*, 1988, **72**:450~459.
- [42] Ingestad T and Lund A B. Theory and techniques for steady state mineral nutrition and growth of plants. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1986, **1**:439~453.
- [43] Luo Y, Field C B, Mooney H A. Predicting responses of photosynthesis and root fraction elevated $[CO_2]_a$: interactions among carbon, nitrogen, and growth. *Plant, Cell and Environment*, 1994, **17**:1195~1204.
- [44] Agren G I and Ingested T. Root: shoot ratio as a balance between nitrogen productivity and photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 1987, **10**:579~586.
- [45] Bloom A J, Chapin F S III, Mooney H A. Resource limitation in plants——an economic analogy. *Annual Review of Ecology. and Systematic*, 1985, **16**:363~392
- [46] Sharpe P J H, Rykiel E J Jr. Modeling integrated response of plants to multiple stresses, In: Response of plants to multiple stresses; H. A. Mooney, W. E. Winner, and E. J. Pell eds. Physiological ecology series. Academic Press, New York. USA. 1991. 205~224.

- [47] Gedroc J J, Mcconnaughay K D M, Coleman J S. Plasticity in root/shoot partitioning; optimal, ontogenetic, or both. *Functional Ecology*, 1996, **10**:44~50.
- [48] Shi J and Wang T. Simulation of shoot/root ratio changes during vegetative phase and as affected by environmental factors. *Acta Phytophysiology Sinica*, 1995, **21**(4): 313~323.
- [49] Handson J D, Skiles J W, Parton W T. A multispecies model for rangeland plant communities. *Ecological Modelling*, 1988,**44**:89~123.
- [50] Running S W and Gower S T. FOREST-BGC, A general model of forest ecosystem processes for regional application. II. Dynamic carbon allocation and nitrogen budgets. *Tree Physiology*, 1991, **9**:147~160.
- [51] Dickson R E, Shaikh M, Bryant R, *et al.* Interactive canopies for a climate model, *Journal of Climate*, 1998, **11**: 2823~2836.
- [52] Lu J H (吕建华) and Ji J J (季劲钧), A simulation study of atmosphere- vegetation interactions over Tibetan Plateau. Part I: physical fluxes and parameters. *Chinese Journal of Atmospheric Sciences*(in Chinese) (大气科学),2002, **26**(1): 111~126.
- [53] King A W, Post W M, Wullschlegel S D. The potential response of terrestrial carbon storage to changes in climate and atmospheric CO₂. *Climatic Change*, 1997, **35**:199~227.
- [54] Bazzaz F A, and Grace J. Plant resources allocation, Academic Press,1997. 303.
- [55] Verma S B, Kim J, Cement R J. Momentum, water vapor, and carbon exchanges at a centrally located prairie site during FIFE. *Journal of Geophysical Research*, 1992, **97**: 18629~18639.
- [56] Fritschen L J and Qian P. Variation in energy balance components from six sites in a prairie for three years. *Journal of Geophysical Research*, 1992, **97**:18651~18661.
- [57] Saugier B and Katerji N. Some plant factors controlling evapotranspiration. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1991,**54**:263~277.
- [58] Leith H ed. *Phenology and seasonality modelling*. Ecological studies; analysis and synthesis, Vol. 8. Springer, New York, 1974.
- [59] Xie SHC(谢寿昌), Sheng C Y(盛才余), Li S C(李寿昌). A phenological study on main tree species of montane humid evergreen broad leaved forest in Ailao mountains. *Acta Ecologica Sinica*(in Chinese)(生态学报),1997, **7** (1):51~60.
- [60] Hunter A F and Lechowicz M Z. Predicting the timing of budburst in temperate trees. *Journal of Applied Ecology*, 1992,**29**: 597~604.
- [61] Schwartz M D and Marotz G D. An approach to examining regional atmosphere-plant interactions with phenological data. *Journal of Biogeography*, 1986,**13**:551~560.
- [62] Schwartz M D. Detecting the onset of spring: A possible application of phenological models. *Climate Research*, 1992, **1**:223~229.
- [63] Schwartz M D and Karl T R. Spring phenology: nature's experiment to detect the effect of green-up; on surface maximum temperatures. *Monthly Weather Review*, 1990,**118**:883~890.
- [64] Kindermann J, Ludeke M K B, Badeck F W, *et al.* Structure of a global and seasonal carbon exchange model for the terrestrial biosphere-The Frankfurt Biosphere Model (FBM). *Water, Air and Soil Pollution*, 1993, **70**(1~4): 667~684.
- [65] Defries R, Hansen M, Townshen J. Global discrimination of land cover types from simulated British Columbia forest. *Climatic Change*, 1995,**34**: 213~222.
- [66] Moulin S, Kergoat L, Viovy N, *et al.* Global scale assessment of vegetation phenology using NOAA/AVHRR satellite measurement. *Journal of Climate*, 1997,**10**:1154~1170.
- [67] Dorman J L, and Sellers P J. A global climatology of albedo, roughness length and stomatal resistance for atmospheric general circulation model as represented by the simple biosphere model. *Journal of Applied Meteorology*, 1989,**28**:833~855.
- [68] Chuine I, Cambon G, Comtois P. Scaling phenology from the local to the regional level: advances from species-specific phenological model. *Global Change Biology*, 2000, **6**:943~952.
- [69] Canadell J G, Mooney H A, Baldocchi D D, *et al.* Carbon metabolism of the terrestrial biosphere: A multitechnique approach for improved understanding. *Ecosystems*, 2000, **3**:115~130.