

东北典型森林土壤呼吸的模拟 ——IBIS 模型的局域化应用

国庆喜*, 张海燕, 王兴昌, 王传宽

(东北林业大学林学院, 哈尔滨 150040)

摘要: 集成生物圈模拟器 (IBIS) 将陆地生态系统的生态学过程与相关的生物物理和生理学过程统一起来, 代表了生态系统碳循环模拟模型的研究方向。将 IBIS-2.6 进行适当改造用于中国东北地区的 6 种典型森林类型 (红松林、落叶松林、杨桦林、硬阔叶林、蒙古栎林和杂木林) 的土壤呼吸、根际呼吸和异养呼吸估算, 并以实测数据作验证。2004–2005 年土壤呼吸、根际呼吸和异养呼吸年通量的模拟结果与实测值吻合较好, 模拟偏差变动范围分别为: $-5\% - 21\%$ 、 $-2\% - 16\%$ 和 $-16\% - 45\%$ 。土壤呼吸模拟值与实测值之间的差异不显著 ($P > 0.05$), 两者间的相关系数以杂木林最低 (0.362)、硬阔叶林最高 (0.917)。除了春末夏初的土壤呼吸迅速升高过程外, 模型能较好的捕捉土壤呼吸的季节动态。研究为 IBIS 模型的局域化应用奠定了基础, 并表明经过改造的 IBIS 可以用于特定的森林生态系统水平的土壤呼吸模拟估测。

关键词: 土壤呼吸; 集成生物圈模拟器; 模型; 温带森林

Simulation of soil respiration for typical forests in Northeast China: Localized application of IBIS

GUO Qingxi*, ZHANG Haiyan, WANG Xingchang, WANG Chuankuan

College of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: As an integrated modeling framework, Integrated Biosphere Simulator (IBIS) is designed to incorporate a range of biophysical, physiological, and ecological processes in terrestrial ecosystems, which likely represents the direction of future research on ecosystem carbon cycling simulation and modeling. In this study, we modified the IBIS-2.6 to simulate the soil respiration (R_s), rhizospheric (R_R) and heterotrophic (R_H) respirations in six typical forests in northeastern China, and validated the simulated values with the measurements. The forests were Mongolian oak (*Quercus mongolica* Fisch.), aspen–birch (*Populus davidiana* Dode and *Betula platyphylla* Suk.), mixed deciduous (no dominant tree species), hardwood (dominated by *Fraxinus mandshurica* Rupr., *Juglans mandshurica* Maxim., and *Phellodendron amurense* Rupr.) forests, Korean pine (*Pinus koraiensis* Sieb. et Zucc.) and Dahurian larch (*Larix gmelinii* Rupr.) plantations. The annual fluxes of R_s and its components were in a good agreement with the measurements during 2004 and 2005. The biases in R_s , R_R and R_H between the simulated and measured values ranged from $-5\% - 21\%$, $2\% - 16\%$, and $-16\% - 45\%$, respectively. There was no significant difference between the simulated and measured R_s . And the correlation coefficients varied from 0.362 in the mixed deciduous forest to 0.917 in the hardwood forest. The model well represented the seasonal dynamics of the R_s for the six forests except for a rapid increasing R_s in the late spring or early summer. This study provided a basis for the localized application of IBIS in northeastern China, and suggested that the modified IBIS be suitable for simulating R_s at specific forest ecosystem scale.

基金项目: 林业公益性行业科研专项资助项目 (200804001); 国家“115”科技支撑资助项目 (No. 2006BAD03A0703); 国家林业局“948”资助项目 (2006-4-19)

收稿日期: 2009-03-02; **修订日期:** 2009-06-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gqx@nefu.edu.cn

Key Words: soil respiration; Integrated Biosphere Simulator; model; temperate forest

地下过程对森林碳平衡而言至关重要。森林土壤碳库占生态系统碳储量的 30%—90%^[1], 根系生物量大约占森林总生物量的 4%—41%^[2]。地下部分每年消耗掉 35%—80% 的光合产物^[3-4]。土壤呼吸作用是生态系统呼吸过程中最重要的部分^[5], 通常占生态系统呼吸作用的一半以上^[6], 而在全球尺度上每年释放 50—75 Pg C^[7], 是化石燃料燃烧释放 CO₂ 的 10 倍^[8]。土壤呼吸微小的变化就可能引起大气 CO₂ 浓度的巨大波动^[9]。因此, 土壤呼吸备受全球变化和生态系统研究领域的重视^[5,10]。

土壤呼吸主要包括微生物的异养呼吸(R_H)和植物根系的自养呼吸(R_A)^[11], 而土壤动物呼吸和化学氧化过程在研究中通常忽略。土壤呼吸是一个与地上部分紧密相关的综合生态学过程^[12]。温度和其他环境因子(诸如湿度)强烈地影响着土壤异养呼吸^[13]。未来地表增温和湿度的改变必将影响到地下过程, 最终改变土壤呼吸速率并反馈于陆地生态系统碳循环。与异养呼吸不同的是, 根系呼吸在很大程度上直接取决于地上部分的光合作用^[14]。然而异养呼吸的底物归根结底也来源于地上光合产物^[6]。因此精确模拟土壤呼吸及其对环境的响应需要综合考虑地上和地下过程的生态系统模型^[15]。

生态系统机理模型是量化和预测碳通量的最有效的手段^[16]。近几十年来, 碳循环模型已经从经验模型(如迈阿密模型)发展到考虑多种因素的动态过程模型(如集成生物圈模拟器 IBIS)。随着研究的深入, 很多模型的不足之处也逐渐显现出来。究其原因, 主要是碳循环同时包括了生物地理、生物地球化学、生物物理等多方面的过程。由于这些过程相互联系的普遍性, 人们认识到较为理想的碳循环模型是基于动态植被的生物物理模型^[17]。集成生物圈模拟模型 IBIS(The Integrated Biosphere Simulator)是一个基于生理生态过程模拟植物-土壤-大气系统能量交换和水碳氮耦合循环及其对环境变化响应和适应的机理模型, 深入地体现了碳循环的复杂过程^[18], 即全球碳循环过程受到生物物理学、生物地球化学和植被动态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^[17]。IBIS 在国外得到了广泛的应用^[19-21], 局域尺度的研究主要集中在北美地区^[22-25]。目前在我国的应用还很少^[26], 尤其是对土壤呼吸的模拟还未见报道。

国内已经有许多评估森林生态系统碳收支的模型。王秋凤等^[27]利用 BEPS 过程模型(Biome-BGC 模型的改版)模拟了长白山森林的碳水通量。延晓冬和赵俊芳等人^[28-29]研制了 FORCCHN 模型并用于东北林区的碳循环模拟, 取得了良好的效果。然而, 这些研究并没有直接提供土壤呼吸的模拟结果。尽管地下过程至关重要, 目前仍然没有适合我国森林土壤呼吸的评估模型^[10]。本文旨在改造植被动态模型 IBIS, 建立适合东北地区的森林土壤呼吸作用普适评估模型。根据以往研究, IBIS 模型一方面未能捕捉到仲夏的土壤呼吸峰值, 另一方面却明显低估了冬季土壤呼吸^[25]。本研究主要针对我国东北地区的特点, 对 IBIS-2.6 进行了相应的修正。以东北东部地区 6 种森林类型为研究对象, 利用修正的 IBIS 模拟了土壤呼吸的动态特征, 为东北地区森林碳循环过程提供有效的评估和预测手段, 并为模型的进一步应用和开发新一代土壤呼吸普适模型奠定基础。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

模拟的地点设在东北林业大学帽儿山(东经 127.13°, 北纬 45.14°)生态站。地带性土壤为暗棕壤, 平均海拔 400m 以上, 平均坡度 10—15°。气候属于大陆性季风气候, 年降水量 600—800mm, 雨量主要集中于夏季 7、8 月份, 年平均湿度 70%, 年蒸发量为 1093mm; 年平均温度 2.7 °C, 全年大于或等于 10 °C 的积温为 2638 °C。无霜期为 120—140d。原始红松林反复破坏后, 经过 60 多年的恢复, 由原顶级类型中的主要伴生种类形成了各种落叶的软、硬阔叶林。主要的天然次生林林型有: 杨桦林、硬阔叶林、蒙古栎林、杂木林等, 同时也有红松林、落叶松林等人工林。

本文选择 6 种典型林分为研究对象。它们分别为: 杨桦林、硬阔叶林、蒙古栎林、杂木林、红松林和落叶松林。它们分布在不同的坡位, 但具有相似的年龄和胸径(表 1)。关于样地的详细信息参见 Wang 等^[31-32]。

表 1 6 种林型立地特征及种类组成

Table 1 Site characteristics and vegetation composition of the six forest types

林型 Forest type	坡位 Location	林龄 Age	密度 Density	胸径 DBH	断面积 Basal area	优势种 Dominant species
红松林 <i>Pinus koraiensis</i> plantation	中坡位 Mid slope	39	3145	12.0	35.7	红松 <i>Pinus koraiensis</i>
落叶松林 <i>Larix gmelinii</i> plantation	下坡位 Toe slope	47	1823	15.1	29.0	落叶松 <i>Larix gmelinii</i>
杨桦林 <i>Populus-Betula</i> forest	中坡位 Mid slope	55	2817	11.2	27.6	山杨 <i>Populus davidiana</i> 白桦 <i>Betula platyphylla</i>
硬阔林 Hardwood forest	下坡位 Toe slope	50	2300	12.8	26.6	水曲柳 <i>Fraxinus mandshurica</i> 胡桃楸 <i>Juglans mandshurica</i> 黄檗 <i>Phellodendron amurense</i>
蒙古栎林 <i>Quercus mongolica</i> forest	上坡位 Upper slope	56	2495	14.0	38.2	蒙古栎 <i>Quercus mongolica</i>
杂木林 Mixed deciduous forest	中坡位 Mid slope	55	2684	13.1	34.9	无优势种 No dominant species

1.2 研究方法

1.2.1 IBIS 模型概述

IBIS 集成了陆地生态系统多方面的过程,包括地表过程(土壤、植被及大气之间在能量、水分等方面的交换)、植被物候、植被动态(不同植物功能型之间的分配、转换与竞争等),以及陆地的碳平衡等主要模块,包括了从小时到年为步长的时间尺度(图 1)。有效地将从冠层生理(光合、呼吸、蒸腾作用)、每年生物量分配及转换,到几十年的植被动态等不同时空尺度的过程耦合在一起^[18-19]。模型的目标主要有:(1)通过将陆地表面水分、能量等过程、陆地碳平衡以及植被动态的整合来更综合地描述陆地生态学过程。(2)提供一个大尺度上植被覆盖动态模拟的框架。(3)可以将包括 AGCM 在内的大气模型耦合起来进行陆地生物圈过程的未来动态分析。IBIS 模型的结构参考 Foley^[18] 和姜纪峰^[26]。本研究中 IBIS 模型用帽儿山生态站气象数据驱动,模拟时间步长为 1h,模拟总时间长度为 2a,即 2004 和 2005 年。由于是短时间尺度模拟,本文选用固定植被模式^[25]。

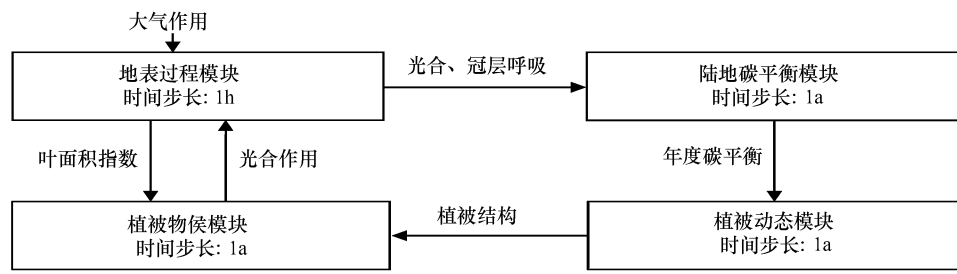


图 1 IBIS 模型子模块及其时间步长^[18]

Fig. 1 The sub-modules and time step length in IBIS model^[18]

结合我国东北地区情况,将 IBIS 进行了改造:(1)模拟尺度局域化:原模型最初用于模拟大区域尺度及全球范围,将其改造为适宜小区域尺度的模型;(2)植物功能型:原模型从生物圈的尺度将陆地上的植物功能型划分为 12 种。保留了其中的 7 种功能型,即温带常绿针叶树种、温带落叶阔叶树种、北方常绿针叶树种、北方阔叶落叶树种、北方针叶落叶树种、落叶灌木、C₃ 草本;(3)植被功能型:原模型将陆地植物群落分为 15 个类型,本文针对东北东部实际情况进行了重新划分,其中在东北东部地区包括的类型有温带常绿针叶林、温带针阔混交林、温带落叶针叶林和温带落叶阔叶林。温带落叶阔叶林又可分出各种林型:沟谷硬阔林、杨桦林、杂木林和蒙古栎林。为了精确比较林型之间的差异,本文直接采用传统的林型概念;(4)凋落物储量初始值:原模型中供分解的有机质来自于往年的地上凋落物与死亡的细根总量,而这一总量的初始值为零,以后逐年递增。这不适于具体地点的短时间尺度模拟。因此将其初始化值改为样点的枯落物各组分储量;(5)植被动

态:原模型基于一个简单的气候临界值,来确定一个样点内哪些植物功能能够存在,模型修改后不依靠积温与极端温度,而是利用现有的植被图来确定样点的植被类型,从而可以考虑受到干扰情况下的碳过程。

1.2.2 IBIS 模型碳平衡与土壤过程

IBIS 模型为了准确估计自养呼吸和异养通量,区分了地上部分和地下部分支持器官,因为这两部分的呼吸和周转的时间特征区别很大。并在此基础上进一步区分枝、干、根。

IBIS 模型采用 4 个碳库来刻画土壤有机碳的周转特征。IBIS 中土壤碳库主要分布在土壤表面和地下的枯落物中,来源于凋落物(落叶、木质残体、以及死亡的细根)和惰性较强的土壤有机质库。这些残体被分为易分解的(DPM)、结构性的(SPM)、木质化的(RPM)3 部分,每部分都有特定的 C:N 比。其中 DPM 和 SPM 部分直接通过微生物分解,RPM 部分则转为土壤有机质。由于区分了惰性有机碳和缓释有机碳库,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,进而对有机碳周转的模拟精度有了实质性的提高^[30]。

IBIS 模型中自养呼吸是分别计算维持呼吸和生长呼吸的。首先基于动态生物量和固定呼吸系数来计算维持呼吸,然后根据固定的生长呼吸效率(0.33)来计算净初级生产力,同时得到生长呼吸量。生长呼吸和维持呼吸之和即为总呼吸。而自养呼吸是针对器官(根茎叶)分别进行的。具体控制方程参照 Foley^[18]和姜纪峰^[26]。

1.2.3 数据获取与模型参数化

本文所用验证数据来源于 2004—2005 年在帽儿山生态站开展的土壤呼吸测定,共包括 6 种林型:红松人工林、落叶松人工林、杨桦林、硬阔叶林、蒙古栎林、杂木林。采用挖壕法分离土壤呼吸组分,并依据 10cm 深度的土壤温度与湿度的连续观测将日碳通量观测值换算为年值。具体野外测定及数据处理见文献^[31-32]。

IBIS 的输入参数主要包括:大气温湿度、降水量、风速、云覆盖率等气象变量,土壤质地和海拔、各林型叶面积指数、植物功能型组成等植被变量。输出变量包括以年、月和日为步长的能量平衡、水分平衡、总初级生产力、净初级生产力、净生态系统交换量、土壤碳通量等,并利用帽儿山生态站的实际观测和已发表数据对 IBIS 进行了参数化。为了使模型更加准确地模拟该地区典型次生林的年碳通量,对 IBIS 的植被参数做了相应的调整。模型中输入的光合参数和各子模块呼吸参数以及初始条件如胞间 CO_2 浓度、 O_2 浓度、边材部分、气孔导度沿用原模型已有值^[18,21],部分初始值根据研究区域概况进行设置(附表 1 和附表 2);土壤地质参数由中国土壤质地图及以往实测数据推算得出(附表 3);凋落物由实际测量获取,各林型叶面积指数应用 LI-2000 冠层分析仪进行测定(附表 4)。

2 结果分析

2.1 土壤年呼吸量

总体而言,模型较好地模拟了土壤年呼吸量及其组分(图 2)。土壤呼吸年总量模拟值偏差在 -5%—21% 之间,其中红松和落叶松林的土壤年呼吸量模拟结果高于测量值,而阔叶林的模拟结果则略低于测量值。模拟值与测量值的回归方程斜率显著小于 1($P < 0.05$)主要是由红松林高估引起的。异养呼吸的模拟效果较差,模拟偏差在 -16%—45% 之间,其中红松和落叶松林明显偏高,而杂木林明显偏低,它们共同导致模拟值与观测值回归方程斜率显著小于 1($P < 0.05$)。根呼吸模拟效果很好,其偏差在 -2%—16% 之间,回归方程斜率与 1 没有显著差异($P > 0.05$)。另外,根际呼吸对土壤呼吸的贡献率也有很好的模拟效果(图 2)。

2.2 土壤呼吸季节变化

总体而言模型能够较好地模拟土壤呼吸的季节动态(图 3)。模拟值与观测值均呈单峰型季节格局,但在 2004 年 6 月中旬(162d 左右)模拟值明显高于观测值,2005 年 4 月末(110d 左右)模拟值略偏高。其他时期模型能够较好的模拟土壤呼吸的季节动态。红松林、落叶松林、杨桦林、硬阔林、蒙古栎林和杂木林土壤呼吸的模拟结果同观测值的相关系数分别为 0.8815、0.6634、0.7405、0.9172、0.7199 和 0.3623,同时 t 检验结果表明上述各个林型逐日模拟值与观测值比较也没有显著的差别(P 值分别为 0.8317、0.9082、0.9310、0.9406、0.8402、0.4655)。比较 6 种林型,硬阔林模拟效果最好,杂木林最差(图 3)。

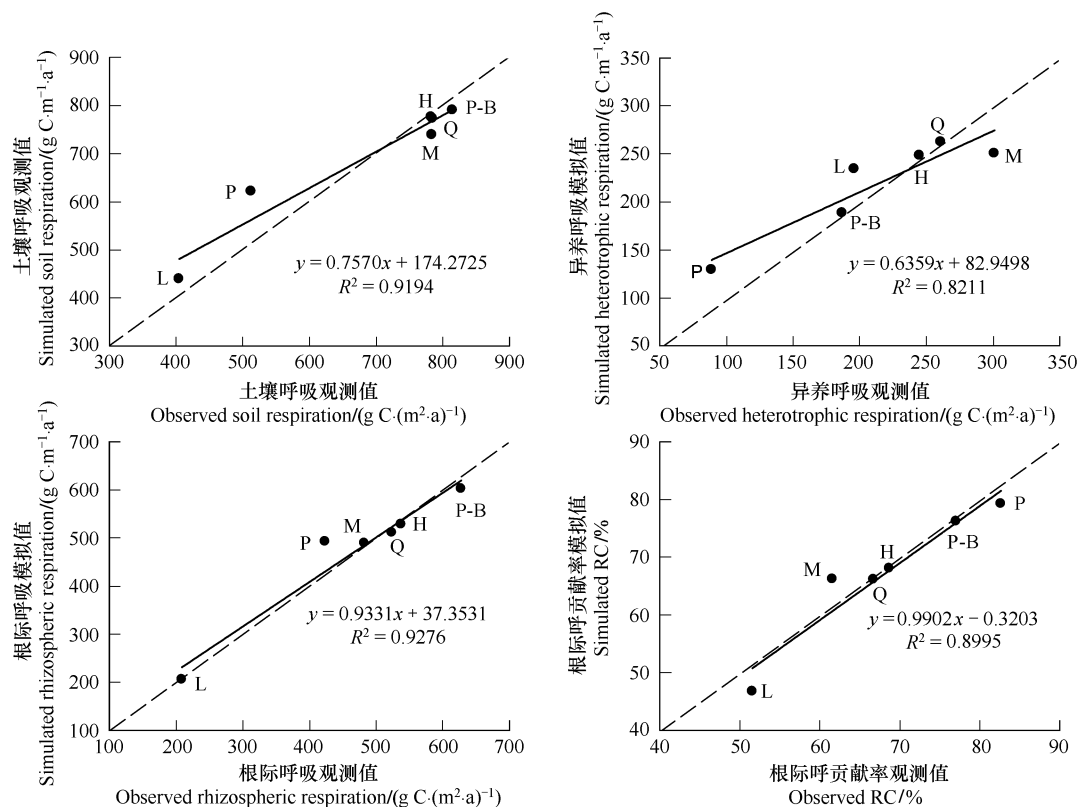


图2 土壤呼吸、异养呼吸、根际呼吸年通量和根际呼吸贡献率的模拟值与观测值的关系

Fig. 2 The relationships between simulations and observations of total soil respiration, heterotrophic and rhizospheric respiration, and contribution of rhizospheric respiration to soil respiration (RC)

P、L、P-B、H、Q 和 M 分别表示红松、落叶松、杨桦、硬阔、蒙古栎和杂木林,图中虚线为 1:1 线

然而,将所有日模拟结果与观测日土壤呼吸值放在一起分析发现,模拟结果存在一定偏差(图4)。回归方程的斜率 0.810 ± 0.041 显著小于 1 ($P < 0.05$),而截据 0.554 ± 0.151 显著大于 0 ($P < 0.05$)。因此,呼吸速率较小时,模拟值有偏低的倾向,而呼吸较大时,模拟值往往偏低。这清楚地表明季节动态模拟的细节偏差。

3 讨论

IBIS 模型较好的模拟了东北地区六种典型林型的土壤呼吸及其组分。模型对土壤呼吸组分作了如下处理:分别估算根系维持呼吸和生长呼吸。首先根据生物量和温度计算维持呼吸,这一点是可取的;然后根据总光合和碳分配系数得到各器官(根茎叶)的总碳分配,光合碳分配减去维持呼吸就是可用于生长的碳,再根据生长呼吸效率计算生长呼吸和净初级生产力。这种算法尽管涵盖了主要的生理学过程,但是高度简化,固定不变的呼吸系数和温度函数均可能给季节动态模拟带来一定误差。

本文模拟的针叶林年土壤呼吸量略偏高(图2)。IBIS 往往不能准确描述夏初呼吸的迅速升高过程(图3),也可能低估仲夏的 R_s 高峰(图4)。Maayar 等^[23]对加拿大 4 个北方森林生态系统的模拟表明,增加一个 50 cm 厚的有机质层能够明显提高土壤热通量的模拟效果。Kucharik 等^[25]用 IBIS 全面模拟了北美中纬 3 个森林的碳通量,认为 IBIS 这样大尺度的模型不能模拟精细的生态学过程,误差主要是物候模拟和生态系统呼吸造成的。他们建议在考虑温度的基础上增加光周期、土壤湿度和霜冻的物候模拟方案;而生态系统呼吸模拟需要重新考虑,特别是用呼吸温度系数(Q_{10})来修正。与 Kucharik 等^[25]的模拟结果相比,改进后的模型大大降低了模拟误差,可以用于东北地区的土壤呼吸模拟。

土壤呼吸组分的测定方法主要有去除根系法、积分法和大尺度环割法。目前国内应用较多的区分土壤呼

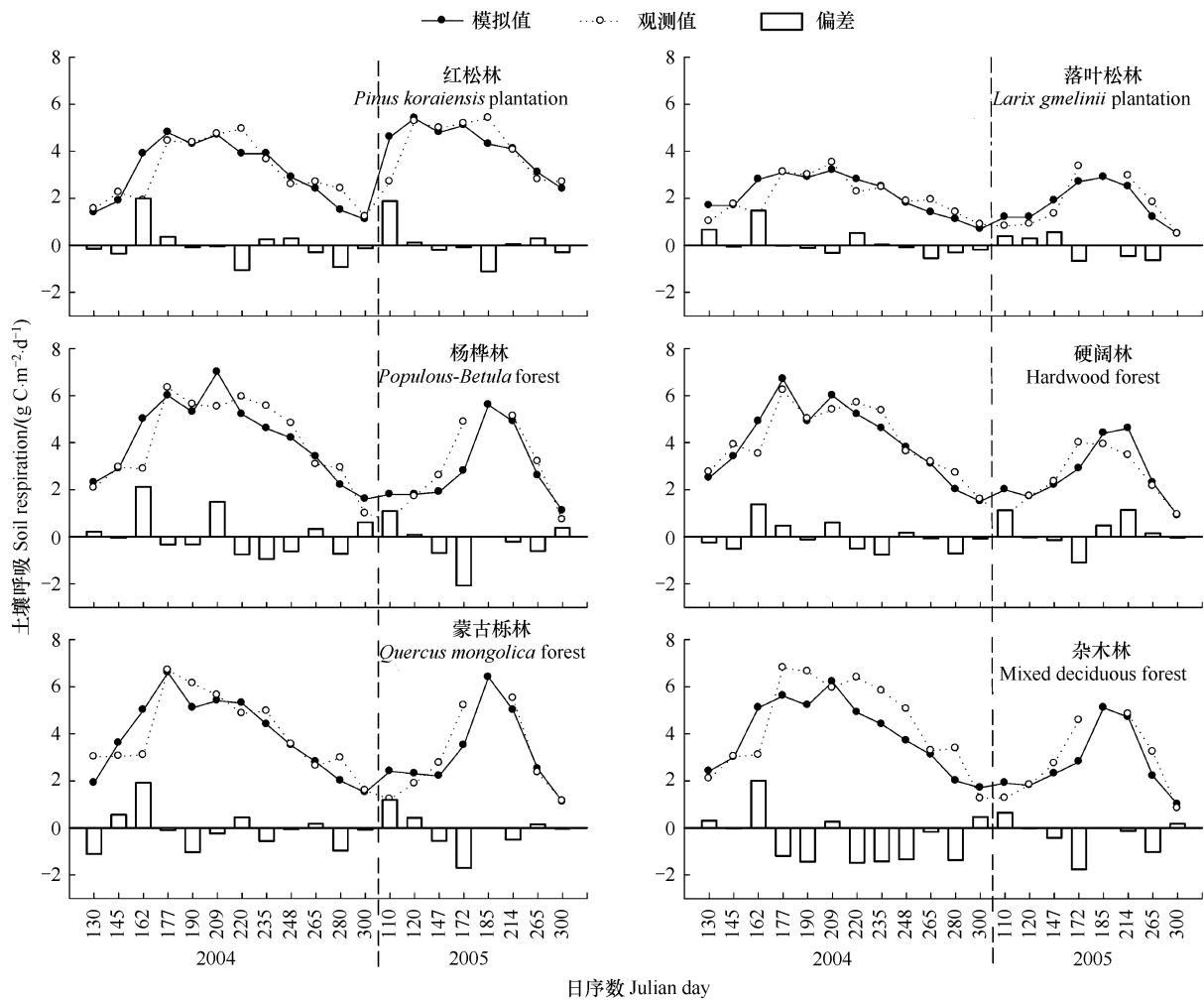


图3 土壤呼吸季节动态

Fig. 3 Seasonal dynamics of soil respiration

吸组分的方法是去除根系法,在森林中即为挖壕法^[33]。这种方法区分呼吸组分基本上是按照底物来源划分的。但是挖壕法无法解决激发微生物呼吸问题,去除或者切断根系也就损失了根系分泌物刺激的微生物分解土壤有机质的呼吸^[34-35],因此该方法将其算入根际呼吸。挖壕法需要去除切断的根系分解释放的 CO₂ 通量^[34]。Wang 和 Yang^[31] 的方法考虑了这一点,为本文提供了很好的验证数据。

为了进一步提高模型的模拟效果,尤其是异养呼吸部分,将模型进一步用于土壤呼吸预测^[36],未来土壤呼吸模拟可以从以下 3 方面减小不确定性:

- (1) 细化模型的地表过程,增强土壤物理因子的模拟效果^[25]。比如,考虑冠层叶面积指数对土壤温度的影响。
- (2) 采用连续自动监测,增强野外观测数据^[37],为模型提供更精细的验证数据,以便进一步改进模型。
- (3) 加强地下过程(土壤呼吸与细根生产)和地上凋落的耦合研究,多方面限制测定的不确定性^[38-39]。

4 结论

本研究将集成生物圈模拟器 IBIS-2.6 作适当再造,用来模拟东北次生林的土壤呼吸及其组分。6 种林型的土壤年呼吸量模拟结果与基于红外气体分析仪的估算值吻合较好,偏差在 -5%—21% 之间。根际呼吸与根际呼吸贡献率模拟效果很好,异养呼吸模拟较差。年通量模拟偏差主要是由于异养呼吸组分的差异所造成。今后可以从改进模型地表过程、地下过程和增强验证数据三方面来提高模拟效果。本研究为 IBIS 模型

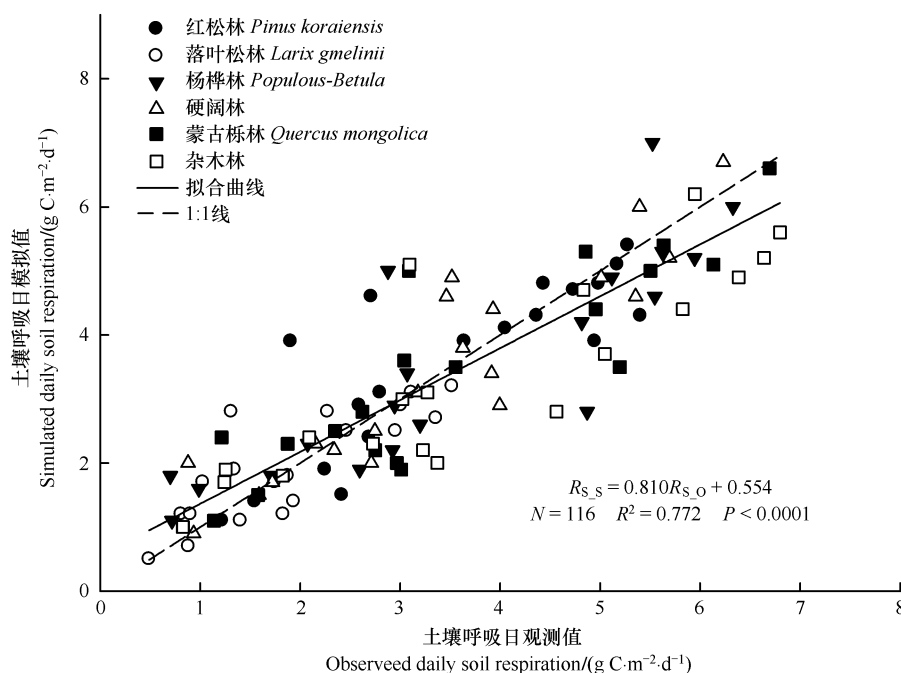
图4 土壤呼吸日模拟值($R_{s,s}$)与观测值($R_{s,o}$)的关系

Fig. 4 Relationships between simulated and observed daily soil respiration

进一步应用做了细节性探索,为全面应用该模型模拟碳通量奠定了基础。

References:

- [1] Dixon R K. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science*, 1994, 265: 171-171.
- [2] Vogt K A, Vogt T J, Palmiotto P A. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil*, 1996, 187: 159-219.
- [3] Raich J W and Nadelhoffer K J. Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. *Ecology*, 1989, 70: 1346-1354.
- [4] Davidson E A, Savage K, Bolstad P. Belowground carbon allocation in forests estimated from litterfall and IRGA-based soil respiration measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 113: 39-51.
- [5] Ryan M G, Law B E. Interpreting, measuring, and modeling soil respiration. *Biogeochemistry*, 2005, 73: 3-27.
- [6] Janssens I A, Lankreijer H, Matteucci G. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology*, 2001, 7: 269-278.
- [7] Raich J W and Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 1992, 44B: 81-92.
- [8] Schlesinger, W H. *Biogeochemistry: An analysis of global change*. San Diego, CA: Academic Press, 1997.
- [9] Schlesinger W H and Andrews J A. Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 2000, 48: 7-20.
- [10] Zhou G S, Jia B R, Han G X, Zhou L. Toward a general evaluation model for soil respiration (GEMSR). *Science in China Series C-life Sciences*, 2008, 51: 254-262.
- [11] Scott-Denton L E, Rosenstiel T N, Monson R K. Differential controls by climate and substrate over the heterotrophic and rhizospheric components of soil respiration. *Global Change Biology*, 2006, 12: 205-216.
- [12] Han G X and Zhou G S. Review of spatial and temporal variations of soil respiration and driving mechanisms. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(1): 197-205.
- [13] Davidson E A and Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 2006, 440(7081): 165-173.
- [14] Högberg P, Nordgren A, Buchmann N. Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 2001, 411: 789-792.
- [15] Cao M K, Yu G R, Liu J Y. Multi-scale observation and cross-scale mechanistic modeling on terrestrial ecosystem carbon cycle. *Science in China Series D-earth Sciences*, 2005, 48: 17-32.
- [16] Zobitz J M, Moore D J P, Sacks W J, Monson R K, Bowling D R, Schimel D S. Integration of process-based soil respiration models with whole-

- ecosystem CO₂ measurements. *Ecosystems*, 2008, 11: 250-269.
- [17] Mao L X, Sun Y L, Yan X D. Modeling of carbon cycling in terrestrial ecosystem: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(11): 2189-2195.
- [18] Foley J A, Prentice I C, Ramankutty N. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. *Global Biogeochemical Cycles*, 1996, 10(4): 603-628.
- [19] Foley J A, Levis S, Prentice I C. Coupling dynamic models of climate and vegetation. *Global Change Biology*, 1998, 4: 561-579.
- [20] Cramer W, Bondeau A, Woodward E I. 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: 357-373.
- [21] Kucharik C J, Foley J A, Delire D. Testing the performance of a dynamic global ecosystem model: Water balance, carbon balance, and vegetation structure. *Global Biogeochemical Cycles*, 2000, 14(3): 795-826.
- [22] Delire C, Foley J A. Evaluating the performance of a land surface/ecosystem model with biophysical measurements from contrasting environments. *Journal of Geophysical Research*, 1999, 104(D14): 16895-16909.
- [23] Maayar M E, Price D T, Delire C. Validation of the integrated biosphere simulator over Canadian deciduous and coniferous boreal forest stands. *Journal of Geophysical Research*, 2001, 106(D13): 14339-14355.
- [24] Kucharik C J and Brye K R. Integrated biosphere simulator (IBIS) yield and nitrate loss predictions for Wisconsin maize receiving varied amounts of nitrogen fertilizer. *Journal of Environmental Quality*, 2003, 32: 247-268.
- [25] Kucharik C J, Barford C C, Maayar M E. 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: 1-31.
- [26] Jiang J F, Yan X D, Huang Y, Guo W D, Liu Z H, Wang S Y. Simulation of CO₂ and sensible/latent heat fluxes exchange between land surface and atmosphere over cropland and grassland in semi-arid region. *Climatic and Environmental Research*, 2006, 11(3): 413-424.
- [27] Yan X D and Zhao J F. Establishing and validation individual based carbon budget model FORCCHN of forest ecosystem s in China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(7): 2684-2694.
- [28] Yan X D, Zhao J F. Establishing and validation individual -based carbon budget model FORCCHN of forest ecosystems in China. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(7): 2684-2694.
- [29] Zhao J F, Yan X D, Jia G S. Simulation of carbon stocks of forest ecosystems in Northeast China from 1981 to 2002. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2009, 20(2): 241-249.
- [30] Yan X D. Basic models of carbon cycling in the earth system//Chen P Q. Carbon cycling in the earth system. Beijing: Science Press, 2004: 360-361.
- [31] Wang C K and Yang J Y. Rhizospheric and heterotrophic components of soil respiration in six Chinese temperate forests. *Global Change Biology*, 2007, 13: 123-131.
- [32] Wang C K, Yang J Y, Zhang Q Z. Soil respiration in six temperate forests in China. *Global Change Biology*, 2006, 12: 2103-2114.
- [33] Hanson P J, Edwards N T, Garten C T, Andrews J A. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 2000, 48: 115-146.
- [34] Kuzyakov Y. Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biology & Biochemistry*, 2006, 38: 425-448.
- [35] Jin Z, Dong Y S, Qi C Y. On disputation about partitioning respiration of actual root and rhizomicrobes. *Soils*, 2008, 40(4): 517-522.
- [36] Trumbore S. Carbon respired by terrestrial ecosystems-recent progress and challenges. *Global Change Biology*, 2006, 12: 141-153.
- [37] Carbone M S and Vargas R. Automated soil respiration measurements: new information, opportunities and challenges. *New Phytologist*, 2008, 177: 295-297.
- [38] Chen G S, Yang Y S, Lü P P, Zhang Y P, Qian X L. Regional patterns of soil respiration in China's forests. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(4): 1748-1761.
- [39] Chen G S, Yang Y S, Xie J S, Du Z X, Zhang J. Total below ground carbon allocation in China's forest. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(12): 5148-5157.

参考文献:

- [12] 韩广轩, 周广胜. 土壤呼吸作用时空动态变化及其影响机制研究与展望. *植物生态学报*, 2009, 33(1): 197-205.
- [17] 毛留喜, 孙艳玲, 延晓冬. 陆地生态系统碳循环模型研究概述. *应用生态学报*, 2006, 17(11): 2189-2195.
- [26] 姜纪峰, 延晓冬, 黄耀, 郭维栋, 刘辉志, 王淑瑜. 半干旱区农田和草地与大气间二氧化碳和水热通量的模拟研究. *气候与环境研究*, 2006, 11(3): 413-424.
- [27] 王秋凤, 牛栋, 于贵瑞, 任传友, 温学发. 长白山森林生态系统 CO₂ 和水热通量的模拟研究. *中国科学, D 辑地球科学*, 2004, 34(增刊 II): 131-140.
- [28] 延晓冬, 赵俊芳. 基于个体的中国森林生态系统碳收支模型 FORCCHN 及模型验证. *生态学报*, 2007, 27(7): 2684-2694.
- [29] 赵俊芳, 延晓冬, 贾根锁. 1981-2002 年中国东北地区森林生态系统碳储量的模拟. *应用生态学报*, 2009, 20(2): 241-249.
- [30] 延晓冬. 地球系统碳循环的基本模型//陈洋勤主编. 地球系统碳循环. 北京: 科学出版社, 2004: 360-361.
- [35] 金钊, 董云社, 齐玉春. 区分纯根呼吸和根际微生物呼吸的争议. *土壤*, 2008, 40(4): 517-522.

- [38] 陈光水, 杨玉盛, 吕萍萍, 张亿萍, 钱小兰. 中国森林土壤呼吸模式. 生态学报, 2008, 28(4): 1748-1761.
- [39] 陈光水, 杨玉盛, 谢锦升, 杜紫贤, 张静. 中国森林的地下碳分配. 生态学报, 2007, 27(12): 5148-5157.

附表 1 IBIS 模型中的植被光合参数^[18]

Appendix table 1 Plant physiology parameter values used in IBIS ^[18]		
参数 Parameter	阔叶 Broadleaf(C ₃)	针叶 Conifer(C ₃)
光合作用子模型 Photosynthesis Sub-model		
内禀量子效率 Intrinsic quantum efficiency α_3	0.08	0.08
特征比率 τ τ , specificity ratio	4500	4500
CO ₂ 动力学参数 $K_c/(mol\ m^{-2}s^{-1})$ K_c , CO ₂ kinetic parameter	1.5×10^{-4}	1.5×10^{-4}
O ₂ 动力学参数 $K_o/(mol\ m^{-2}s^{-1})$ K_o , O ₂ kinetic parameter	0.25	0.25
最大羧化速率 $V_m(mol\ m^{-2}s^{-1})$ V_m , maximum rate of carboxylation	$35,47,53,80 \times 10^{-6}$	$45,80 \times 10^{-6}$
叶呼吸系数 γ γ , leaf respiration coefficient	0.02	0.03
气孔导度子模型 Stomatal Conductance Sub-model		
气孔导度的系数 m m , Coefficient for stomatal conductance	10	8
气孔导度的系数 b b , Coefficient for stomatal conductance	0.02	0.001

附表 2 模型中初始参数

Appendix table 2 The initial value in the model		
参数 Parameter	描述 Description	数值 Value
CO ₂ INIT	CO ₂ 初始浓度 Initial CO ₂ concentration $/(mol\ mol^{-1})$	0.00035
O ₂ INIT	O ₂ 初始浓度 Initial O ₂ concentration $/(mol\ mol^{-1})$	0.209
SAPFRAC INIT	边材部分初始值 Initial sapwood value	0.05
SCINIT	初始化气孔导度 Initial stomatal conductance $/(mol\ H_2O\ m^{-2}s^{-1})$	0.05
NPFT	植物功能型数 Plant function types	7
NVEG	植被类型数 Vegetation types	8
XMINLAI	最小叶面积指数 <i>Maximum</i> leaf area index $/(m^2\ m^{-2})$	0.25

附表 3 土壤质地参数

Appendix table 3 Parameters of the soil texture									
质地 Texture	沙粒 Sand	粉粒 Silt	粘粒 Clay	b	K_s $/(m\ s^{-1})$	Φ $/(m^3\ m^{-3})$	Φ_{33} $/(m^3\ m^{-3})$	Φ_{1500} $/(m^3\ m^{-3})$	Ψ_e $/(m\ H_2O)$
沙土 Sand	0.82	0.1	0.08	1.7	$5.8330e-05$	0.437	0.091	0.033	0.070
砂质壤土 Sandy loam	0.58	0.32	0.10	3.1	$7.1944e-06$	0.453	0.207	0.095	0.150
壤土 Loam	0.48	0.46	0.06	4.5	$3.6667e-06$	0.463	0.270	0.117	0.110
粘质壤土 Clay loam	0.36	0.30	0.34	5.2	$6.3889e-07$	0.464	0.318	0.197	0.260
粘土 Clay	0.20	0.20	0.60	7.6	$1.6667e-07$	0.475	0.396	0.272	0.370

b 是 Campbell 方程中的指数; K_s 是饱和导水率; Φ 是土壤孔隙度; Φ_{33} , Φ_{1500} 是田间持水量 ($33\ J\ kg^{-1}$) 和萎蔫点 ($1500\ J\ kg^{-1}$) 时的土壤含水量; Ψ_e 是空气吸湿水势^[21]

附表 4 各种林型的枯落物储量和各层叶面积指数 ($m^2\ m^{-2}$)

Appendix table 4 Litter standing crop of six forest types and leaf area index for each layers							
林型 Forest type	叶枯落物 Leaf Litter/ $(kg\ C\ m^{-2}\ a^{-1})$	根枯落物 Root litter/ $(kg\ C\ m^{-2}\ a^{-1})$	木质枯落物 Woody debris/ $(kg\ C\ m^{-2}\ a^{-1})$	Plai-init1/ $(m^2 \cdot m^{-2})$	Plai-init2/ $(m^2 \cdot m^{-2})$	Plai-init3/ $(m^2 \cdot m^{-2})$	Plai-init4/ $(m^2 \cdot m^{-2})$
红松林 <i>Pinus koraiensis</i> plantation	0.35	0.20	0.08	3.8	2.10	0.80	0.45
落叶松林 <i>Larix gmelinni</i> plantation	0.32	0.18	0.10	0.00	2.20	0.50	0.20
杨桦林 <i>Populous-Betula</i> forest	0.38	0.30	0.20	0.00	4.20	0.96	0.50
硬阔林 Hardwood forest	0.45	0.30	0.25	0.00	4.00	0.75	0.28
蒙古栎林 <i>Quercus mongolica</i> forest	0.36	0.30	0.25	0.00	3.80	0.50	0.36
杂木林 Mixed deciduous forest	0.5	0.18	0.20	0.00	3.00	0.82	0.52

plai-init1, plai-init2, plai-init3, and plai-init4 分别代表常绿乔木、落叶乔木、灌木和草地的叶面积指数