

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica



第31卷 第7期 Vol.31 No.7 **2011**

中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 31 卷 第 7 期

2011 年 4 月 (半月刊)

目 次

川南天然常绿阔叶林人工更新后土壤氮库与微生物的季节变化·····	龚 伟,胡庭兴,王景燕,等 (1763)
IBIS 模拟东北东部森林 <i>NPP</i> 主要影响因子的敏感性·····	刘 曦,国庆喜,刘经纬 (1772)
不同坡位沙棘光合日变化及其主要环境因子·····	靳甜甜,傅伯杰,刘国华,等 (1783)
氮、硫互作对克隆植物互花米草繁殖和生物量累积与分配的影响·····	甘 琳,赵 晖,清 华,等 (1794)
海岛棉和陆地棉叶片光合能力的差异及限制因素·····	张亚黎,姚贺盛,罗 毅,等 (1803)
遮荫对连翘光合特性和叶绿素荧光参数的影响·····	王建华,任士福,史宝胜,等 (1811)
3 种木本植物在铅锌和铜矿砂中的生长及对重金属的吸收·····	施 翔,陈益泰,王树凤,等 (1818)
施氮水平对小麦籽粒谷蛋白大聚合体粒径分布的调控效应·····	王广昌,王振林,崔志青,等 (1827)
强光下高温与干旱胁迫对花生光系统的伤害机制·····	秦立琴,张悦丽,郭 峰,等 (1835)
环境因子和干扰强度对高寒草甸植物多样性空间分异的影响·····	温 璐,董世魁,朱 磊,等 (1844)
利用 CASA 模型模拟西南喀斯特植被净第一性生产力·····	董 丹,倪 健 (1855)
北京市绿化树种紫玉兰的蒸腾特征及其影响因素·····	王 华,欧阳志云,任玉芬,等 (1867)
平衡施肥对缺磷红壤性水稻土的生态效应·····	陈建国,张杨珠,曾希柏,等 (1877)
冬小麦种植模式对水分利用效率的影响·····	齐 林,陈雨海,周勋波,等 (1888)
黄土高原冬小麦地 N_2O 排放·····	庞军柱,王效科,牟玉静,等 (1896)
花前渍水预处理对花后渍水逆境下扬麦 9 号籽粒产量和品质的影响·····	李诚永,蔡 剑,姜 东,等 (1904)
低硫氮比酸雨对亚热带典型树种气体交换和质膜的影响·····	冯丽丽,姚芳芳,王希华,等 (1911)
夹竹桃皂甙对福寿螺的毒杀效果及其对水稻幼苗的影响·····	戴灵鹏,罗蔚华,王万贤 (1918)
海河流域景观空间梯度格局及其与环境因子的关系·····	赵志轩,张 彪,金 鑫,等 (1925)
中国灌木林-经济林-竹林的生态系统服务功能评估·····	王 兵,魏江生,胡 文 (1936)
城郊过渡带湖泊湿地生态服务功能价值评估——以武汉市严东湖为例·····	王凤珍,周志翔,郑忠明 (1946)
黄河三角洲植物生态位和生态幅对物种分布-多度关系的解释·····	袁 秀,马克明,王 德 (1955)
基于景观可达性的广州市林地边界动态分析·····	朱耀军,王 成,贾宝全,等 (1962)
红脂大小蠹传入中国危害特性的变化·····	潘 杰,王 涛,温俊宝,等 (1970)
基于线粒体 <i>Cyt b</i> 基因的西藏马鹿种群遗传多样性研究·····	刘艳华,张明海 (1976)
不同干扰下荒漠啮齿动物群落多样性的多尺度分析·····	袁 帅,武晓东,付和平,等 (1982)
秦岭鼯鼠的洞穴选择与危害防控·····	鲁庆彬,张 阳,周材权 (1993)
京杭运河堤坝区域狗獾的栖息地特征·····	殷宝法,刘宇庆,刘国兴,等 (2002)
专论与综述	
微生物胞外呼吸电子传递机制研究进展·····	马 晨,周顺桂,庄 莉,等 (2008)
厌氧氨氧化菌脱氮机理及其在污水处理中的应用·····	王 惠,刘研萍,陶 莹,等 (2019)
问题讨论	
海河流域森林生态系统服务功能评估·····	白 杨,欧阳志云,郑 华,等 (2029)
研究简报	
体重和盐度对中国蛤蚧耗氧率和排氨率的影响·····	赵 文,王雅倩,魏 杰,等 (2040)
虾塘养殖中后期微型浮游动物的摄食压力·····	张立通,孙 耀,赵从明,等 (2046)
期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 290 * zh * P * ¥ 70.00 * 1510 * 33 * 2011-04	



封面图说:日斜茅荆坝·河北茅荆坝——地处蒙古高原向华北平原过渡地带的暖温带落叶阔叶林,色彩斑斓,正沐浴着晚秋温暖的阳光。

彩图提供:国家林业局陈建伟教授 E-mail: cites.chenjw@163.com

IBIS 模拟东北东部森林 *NPP* 主要影响因子的敏感性

刘 曦, 国庆喜*, 刘经纬

(东北林业大学, 哈尔滨 150040)

摘要: IBIS (Integrated Biosphere Simulator) 模型是生态系统过程模型, 运行过程需要大量输入变量, 包括植被、土壤和气候等。基于 2004—2005 年帽儿山不同植被类型净初级生产力 (*NPP*) 实测数据, 修改了模型内部参数, 使其更适用于我国东北东部地区 *NPP* 模拟。还展开了 *NPP* 对模型主要输入变量变化敏感程度的研究。结果表明: IBIS 模型的输入变量中, 叶面积指数 (*LAI*) 对模拟结果影响较大, 且 *NPP* 对 *LAI* 增加/降低 5% 敏感性最强; 在气候情景范围内, 仅考虑单一气象因子作用, *NPP* 对温度变化敏感性最小; 对降水量反应敏感, 并随降水量增多而升高。

关键词: 净初级生产力; IBIS 模型; 敏感性分析; 叶面积指数; 温度; 降水量

Sensitivity analysis for main factors influencing *NPP* of forests simulated by IBIS in the eastern area of Northeast China

LIU Xi, GUO Qingxi*, LIU Jingwei

Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: IBIS (Integrated Biosphere Simulator) model is an ecosystem process model, which requires extensive input variables involving vegetation, soil and climate, to simulate net primary productivity (*NPP*) and other variables. In this study, we validated the modified IBIS based on *NPP* measurements between 2004 and 2005 for different vegetation types in Maoer Mountain. The results showed that the modified model can be applied to simulate *NPP* in the eastern area of Northeast China. We also examined the sensitivities of *NPP* values to the variations of the input variables in IBIS model. Sensitivity analyses were used to determine which inputs potentially cause the greatest uncertainties in calculated *NPP* change. The sensitivity analysis of different vegetation types, including temperate evergreen needleleaf forest, temperate mixed broad-needleleaf forest, temperate hardwood forest, temperate softwood forest, mongolian oak forest, temperate mixed forest and cool temperate Dahurian larch forest. Three input variables for IBIS, including leaf area index (*LAI*), temperature and precipitation, were selected for single factor analysis. The analysis was based on change rate (*CR*) and traditional sensitivity index (*SI*) with two fixed variables and the third one was given with a change of $\pm 5\%$ (or $1.5\text{ }^{\circ}\text{C}$), $\pm 10\%$ (or $2\text{ }^{\circ}\text{C}$) and $\pm 20\%$ (or $3\text{ }^{\circ}\text{C}$). Taking into account the uncertainties in the values of inputs, increased *LAI* was predicted to be with *CR* between -21.2% and -0.04% on *NPP* output and with a *SI* between 0.09 and 2.37 in absolutely among case studies, whereas the decreased *LAI* was predicted to be -12.66% and -0.71% , 0.04 and 2.25 for *CR* and *SI*, respectively. Under both *LAI* increased and decreased, *NPP* may decrease because of light limitation, water and nitrogen cycle negative effect which may lead to a higher specific leaf area (*SLA*) and thus may slow down the photosynthetic rate. *LAI* sensitivity analysis results showed that leaf area index, especially increased or decreased 5%, had the greatest effect on *NPP*.

Through the climate change sensitivity analysis, it shows: *NPP* increases with the increase of temperature (except temperature rises up over $+3\text{ }^{\circ}\text{C}$) and precipitation, which indicates that rise in temperature can lead to higher *NPP*, but

基金项目: 国家“十一五”科技支撑资助项目 (2006BAD03A0703); 林业公益性行业科研专项资助项目 (200804001); 黑龙江省自然科学基金 (C200925); 中央高校基本科研业务费专项资金项目 (DL09AA04); 东北林业大学青年科研基金 (09049)

收稿日期: 2010-03-06; 修订日期: 2010-09-02

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

exist a temperature threshold; Vegetation in the studied area is a little drought and 5% for precipitation decrease had the greatest effect on *NPP*; Compared to *LAI*, *LAI* has the greatest effect on *NPP*, and then precipitation, which indicates that uncertainty could be greatly reduced by calibration of *LAI*, it is also important to obtain accurate input data for precipitation. We also find the temperate mixed broad-needleleaf forest may serverly response to those three input parameters.

This study is just performed at one of the parameters with pre-setting changes, while the other two parameters are fixed at true values. Definitely, any parameter will responded to the change of other parameter. Hence *NPP* will change with them. Therefore, in the future, we need further research on changing more parameters than one simultaneously to study the sensitivity of *NPP* to input parameters.

Key Words: net primary productivity; IBIS model; sensitivity analysis; leaf area index (*LAI*); temperature; precipitation

自然植被的净初级生产力 (net primary productivity, 简称 *NPP*) 一直是生态学研究中的一个重要方面, 它是指绿色植物在单位时间、单位面积上由光合作用所产生的有机物质总量中扣除自养呼吸后的剩余部分。*NPP* 作为表征植被活力的关键变量, 是系统结构和功能的体现, 直接反映了植物群落在自然环境条件下的生产能力^[1], 是衡量植被固碳能力的最主要指标, 关系到生态系统对 CO₂ 引起的温室效应的缓解作用的强弱^[2]。对深刻理解和研究陆地碳循环及其全球变化等都具有重要的意义。

目前估算植被净第一性生产力的模型很多, Ruimy^[3] 将模型概括为 3 类, 即: 统计模型、参数模型和过程模型。前两类模型因只能揭示固定气候和立地条件下植被生长状况而不适合区域乃至全球动态变化条件下的 *NPP* 模拟。过程模型从生态系统机理角度出发, 能够很好地模拟变化气候条件 (温度和降水、二氧化碳浓度升高、氮沉降) 和土地利用等情况影响下的生态系统 *NPP*, 但此类模型所需参数及输入变量众多, 参数与变量的选取成为限制模型模拟结果准确性的主要因素。因此, 针对过程模型能否推广并大范围应用的主要前提是做好模型的敏感性分析^[4]。

敏感性分析可用于定性或定量地评价模型参数与变量变化对模拟结果的影响, 以便在模型参数化过程中重点考虑那些对模拟结果影响大的参数, 减少模型校正的工作量和过程模型的应用难度, 因此是模型参数化过程中的有用工具^[5-8]。目前在不同气候带开展了大量不同生态系统碳通量与环境变化的敏感性分析研究^[4-18]。近几年国内学者利用不同的模型对森林生态系统净初级生产力进行了研究, 但气候、土地利用变化和植被参数变化对其影响的敏感性研究工作还刚刚起步^[19]。

IBIS (Integrated Biosphere Simulator) 模型属于生态系统过程模型, 该模型通过一种独立、自然连续的模型框架结构将陆地表面生物物理、陆地碳通量和全球植被动态表达出来。模型集成了大范围的生物物理、生理以及生态过程, 并且这种模式框架能够直接与大气环流模式 (AGCMs) 进行耦合, 能够模拟变化复杂的、时间跨度从秒到数百年的生物圈过程, 属于新一代全球生物圈模型 DGVMs (dynamic global vegetation models), 代表着全球碳循环模拟的研究方向^[20]。

本文首先基于实际观测数据对 IBIS 模型有效性进行全面验证, 而后估算模型输入变量 (温度、降水、叶面积指数 *LAI*) 变化后的 *NPP* 情况, 旨在加强气候和 *LAI* 影响植物生产力过程的理解, 为研究全球气候变化驱动下, 东北东部森林结构和功能变化而导致碳吸收能力变化提供科学依据。

1 研究区概

研究地点位于黑龙江和吉林两省境内, 地跨 40.9°—47.09°N 和 125.0°—133.9°E, 气候为温带大陆性气候, 冬季漫长而寒冷, 夏季短而多雨。年平均气温 -4—6℃, 1 月和 7 月平均气温变化范围分别是 -22—-12℃, 9—23℃。年平均降水变化范围 460—1200 mm, 降水多集中于 6—9 月, 夏季约占全年的 60% 以上; 秋季次之, 占年降水量的 10%—25%; 春季占 10%—20%; 冬季不足 5%。土壤为暗棕壤, 主要组成树种有红松 (*Pinus koraiensis*)、臭冷杉 (*Abies nephrolepis*)、红皮云杉 (*Picea koraiensis* Nakai)、鱼鳞云杉 (*Picea*

jezoensis)、长白落叶松(*Larix olgensis* var. *chang paiensis*)、兴安落叶松(*Larix gmelini*)、赤松(*Pinus densiflora*)等针叶树种和水曲柳(*Fraxinus mandshurica*)、胡桃楸(*Juglans mandshurica*)、黄檗(*Phellodendron amurense*)、紫椴(*Tilia amurensis*)、大青杨(*Populus ussuriensis*)、蒙古栎(*Quercus mongolica*)以及槭属(*Acer* L.)、榆属(*Tilia* L.)等乔木阔叶树种与丁香(*Suringa oblata* Lindl.)、忍冬(*Lonicera japonica*)、蔷薇(*Rosa* L.)等多种多样的灌木。

本研究黑龙江省境内样点的选取,是基于2000年黑龙江省森林资源1类清查数据,每隔8km布点,共计542个样点。吉林境内339样点则是基于中国数字化植被图集每隔15km布点,这些样点的位置见图1。

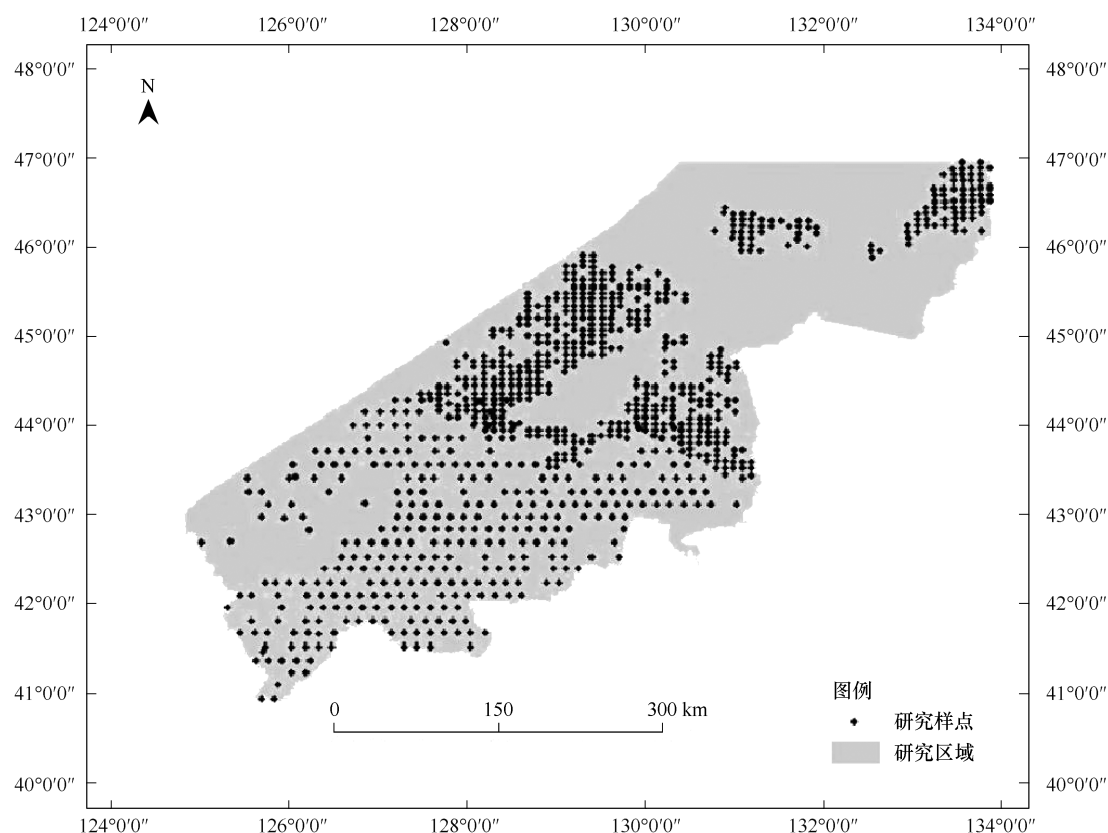


图1 研究区-东北东部森林881样点空间分布图

Fig. 1 The study area, locations of 881 sample plots in the eastern area of Northeast China

2 研究方法

2.1 IBIS 模型介绍

IBIS(Integrated Biosphere Simulator)模型是美国威斯康星大学 Foley 等研制的面向生物圈和区域尺度的景观过程模型,发展至今已有最新版本 IBIS 2.6^[21]。模型本身包括地表、生物地球化学、植被物候和植动态等4个模块。以气候变量作为模型的驱动数据,不仅能对植被的长期动态进行模拟,还可以用于生态系统的碳、氮、水和能量平衡的模拟。在本模型中根据温带森林呼吸消耗碳的特点,*NPP* 按照冠层净光合与维持呼吸 R_m 差值的70%计算^[22]。其中,冠层净光合计算采用 Farquhar 等^[23-24]模型结构,受控于气象条件(温度和降水)和植被生态生理学参数(最大叶面积指数 LAI_{max} 和 Rubisco 酶光合限制速率)。 R_m 是叶呼吸(R_{leaf})、根呼吸(R_{root})和干呼吸(R_{stem})的总称。

$$NPP = (1 - \eta) \int (A_g - R_{leaf} - R_{stem} - R_{root}) \quad (1)$$

式中, A_g 为冠层净光合速率($\text{mol CO}_2\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$), η 为生长呼吸消耗碳的比例,取值为0.3。

$$A_g = \min(J_e, J_c, J_s) \quad (2)$$

式中, J_e 表示为光限制速率 ($\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$), 与叶片吸收的光合有效辐射 (PAR) (W/m^2), 植被 CO_2 吸收的内在量子效率 (无量纲), 叶片细胞间隙 CO_2 浓度 (mol/mol) 和光合作用的光补偿点有关; J_e 代表 Rubisco 酶光合限制速率 ($\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$); J_s 是当在具有较高胞间二氧化碳浓度和较强辐射条件下, 才考虑的影响因子。 J_e 和 J_s 都是关于 Rubisco 酶最大羧化速率 (V_m , $\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) 的方程。

$$R_{\text{leaf}} = \gamma \cdot V_m \quad (3)$$

式中, γ 为叶片呼吸系数 (无量纲); V_m 为叶片在 15°C 的 Rubisco 酶最大羧化速率 ($\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)。 γ 和 V_m 均因植被类型不同, 取值不同。

$$R_{\text{root}} = 1.25 \times 0.8 \times \frac{LAI_{\text{max}}}{SLA} \times \exp\left(8500 \times \left(\frac{1}{288.16} - \frac{1}{\text{roottemp}}\right)\right) \quad (4)$$

式中, SLA 代表单位 C 重量的叶面积 (m^2/kg); LAI_{max} 为每种植被类型的最大叶面积指数 (m^2/m^2); roottemp 为根部温度 (K), 根据 Arrhenius 温度方程计算^[25]。

$$R_{\text{stem}} = 0.0125 \times \frac{10 \times LAI_{\text{max}}}{6} \times \exp\left(8500 \times \left(\frac{1}{288.16} - \frac{1}{\text{stemtemp}}\right)\right) \times \text{sapwood} \quad (5)$$

式中, stemtemp 为上冠层干表面温度 (K); sapwood 代表边材所占比例, 对所有植被类型初始值均为 0.05。

有关模型详细描述见 <http://www.sage.wisc.edu/pages.datamodels.html> 或 Foley 等^[21], Kucharik 等^[26]。

2.2 模型修改

本研究结合中国东北地区情况, 对 IBIS 进行了相应修改。修改内容主要包括: (1) 将原有全球生物圈尺度的 12 种植物功能型 (plant functional types, PFTs) 转变为适合中国东北地区的 8 种, 即: 温带常绿针叶、温带落叶阔叶、温带落叶针叶、寒温带常绿针叶、寒温带落叶针叶、寒温带落叶阔叶、落叶灌木和草本。(2) 将原有的 15 种陆地植被类型转变成 7 种, 即: 温带常绿针叶林、温带针阔叶混交林、温带硬阔叶林、温带软阔叶林、蒙古栎林、温带杂木林、寒温带兴安落叶松林。(3) 对植被功能型参数 (如 V_{max} , 比叶面积, 叶、根、干转换时间常数, 叶碳分配、根碳分配) 和植被生理学参数等均做了修改, 见表 1 和表 3。

表 1 不同植物功能型生物量转换时间、碳分配系数及比叶面积

Table 1 Definition of C residence time (τ), C allocation ratio (α) and specific leaf area (specla) for each plant functional types applied in IBIS model

植物功能型 Plant functional types	生物量转换时间 C residence time (τ) /a			碳分配系数 C allocation (α)		比叶面积 Specific leaf area (specla)
	叶 Leaf	根 Root	干 Wood	叶 Leaf	根 Root	
温带常绿针叶 Temperate evergreen needleleaf	2.50	1.00	50.00	0.30	0.40	25
温带落叶阔叶 Temperate deciduous broadleaf	1.00	1.00	50.00	0.30	0.20	26
温带落叶针叶 Temperate deciduous needleleaf	1.00	1.00	50.00	0.30	0.20	25
寒温带常绿针叶 Cool temperate evergreen needleleaf	2.50	1.00	100.00	0.30	0.40	25
寒温带落叶阔叶 Cool temperate deciduous broadleaf	1.00	1.00	100.00	0.30	0.20	25
寒温带落叶针叶 Cool temperate deciduous needleleaf	1.00	1.00	100.00	0.30	0.20	25
落叶灌木 Deciduous shrubs	1.00	1.00	5.00	0.45	0.35	23
草本 Grasses	1.50	1.00	0.00	0.45	0.55	23

数据来源于 Foley 等^[21]、Kucharik 等^[26]

表 2 不同植被类型的不同层次所对应叶面积指数^[27-28]

Table 2 Leaf area index for different layers of each vegetation types in the study area

植被类型 Vegetation type	常绿乔木 / (m ² /m ²) Evergreen tree	落叶乔木 / (m ² /m ²) Deciduous tree	灌木 / (m ² /m ²) Shrub	草本 / (m ² /m ²) Grasses
温带常绿针叶林 Temperate evergreen needleleaf forest	2.80	0.00	0.10	0.00
温带针阔叶混交林 Temperate mixed broad-needleleaf forest	10.13	2.00	0.50	0.25
温带硬阔叶林 Temperate hardwood forest	0.00	6.00	0.80	0.20
温带软阔叶林 Temperate softwood forest	0.00	5.20	1.00	0.50
蒙古栎林 Mongolian oak forest	0.00	5.80	0.50	0.30
温带杂木林 Temperate mixed forest	0.00	6.00	0.80	0.50
寒温带兴安落叶松林 Cool temperate Dahurian larch forest	0.00	6.20	0.50	0.20

表 3 植被光合生理参数

Table 3 Plant physiology parameter values applied in the photosynthes

参数 Parameter	C3 (阔叶树种) C3 (Broadleaf)	C3 (针叶树种) C3 (Conifer)
内在量子效率 Intrinsic quantum efficiency (α_3)	0.06	0.06
Rubisco 酶最大羧化速率 Maximum capacity of Rubisco (V_m) / (mol CO ₂ m ⁻² s ⁻¹)	35,47,53,80 e ⁻⁶	45,80 e ⁻⁶
叶片呼吸系数 Leaf respiration coefficient (γ)	0.002	0.003

数据来源于林祥磊等^[29]、曾伟等^[30]、周玉梅等^[31]

2.3 参数化

主要参数包括植被生理参数和土壤参数。

2.3.1 植被生理参数估计

包括植被功能型的生物量转换时间常数 (τ)、自然植被的碳分配系数 (α)、比叶面积 (specla)、光合速率、不同植被类型的 LAI、光合生理参数及其不同器官凋落物储量等 (表 1 — 表 4)。

表 4 不同植被类型不同器官凋落物碳储量^[27-28]

Table 4 Carbon storage of litter components for different vegetation types in the study area

植被类型 Vegetation type	叶 Leaf / (g C m ⁻² a ⁻¹)	根 Root / (g C m ⁻² a ⁻¹)	干 Wood / (g C m ⁻² a ⁻¹)
温带常绿针叶林 Temperate evergreen needleleaf forest	477	1025	5102
温带针阔叶混交林 Temperate mixed broad-needleleaf forest	276	2725	5543
温带硬阔叶林 Temperate hardwood forest	203	1345	4975
温带软阔叶林 Temperate softwood forest	312	1867	5221
蒙古栎林 Mongolian oak forest	203	1345	4975
温带杂木林 Temperate mixed forest	312	1867	5221
寒温带兴安落叶松林 Cool temperate Dahurian larch forest	299	1597	7099

2.3.2 土壤参数

根据美国农业部 (USDA) 的土壤质地分类标准划分研究区的土壤类型, 参数见表 5。

2.4 气象数据的获取

IBIS 的输入变量主要包括大气温湿度、降水量、风速、云覆盖率等气象变量。数据来源于国家气象中心气象资料室发布的 194 气象台站, 时间序列为 1971 年 1 月份—2000 年 12 月份累年各月平均气温、相对湿度、总云量、风速、降水量, 以及气象站点的经纬度和海拔高度。此外, 还收集了 2001—2005 年一般气象站的数据,

项目同前。进行气象要素计算时,首先选择气象站,建立邻近气象站气象要素与经纬度和高程之间的线性回归式,再选取其周围最近的 10 个站点的数据进行插值。

表 5 土壤参数表^[21,26]

Table 5 Soil texture parameter values applied in IBIS model

土壤质地 Soil texture	沙粒含量 Sand /%	粉砂含量 Silt /%	粘粒含量 Clay /%	饱和水力导度 Saturated hydraulic conductivity (K_s) / (m/s)	土壤孔隙度 Soil porosity (Φ) / (m^3/m^3)	土壤田间持水量 Soil water content (Φ_{33}) / (m^3/m^3)	土壤萎蔫点 Soil wilting point (Φ_{1500}) / (m^3/m^3)	大气进入潜量 Air entry potential (Ψ_e) / (m H ₂ O)
沙土 Sand	92	5	3	5.833e^{-5}	0.437	0.091	0.033	0.070
沙壤土 Sandy loam	65	25	10	7.194e^{-6}	0.453	0.207	0.095	0.150
壤土 Loam	42	40	18	3.667e^{-6}	0.463	0.270	0.117	0.110
粘壤土 Clay loam	32	34	34	6.389e^{-7}	0.464	0.318	0.197	0.260
粘土 Clay	20	20	60	1.667e^{-7}	0.475	0.396	0.272	0.370

2.5 模型验证

本研究将 IBIS 的 *NPP* 模拟值与用 2004—2005 年帽儿山生态站生长量方程估算的 *NPP* 值(将其作为实测值)相比较,在一定程度上说明模型的有效性。共包括 7 种林分:杨桦林、硬阔叶林、蒙古栎林、杂木林、红松人工林和落叶松人工林。模型估测结果准确性采用平均相对误差(*MRE*)计算方法:

$$MRE = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{|S(i) - O(i)|}{O(i)} \times 100\% \quad (6)$$

式中, n 代表样点数量; $S(i)$ 代表第 i 个观测点模拟值; $O(i)$ 代表第 i 个观测点的实测值。

2.6 敏感性分析

关于模型变量敏感性分析有 3 种方法,其一为传统的敏感性分析方法,即单一输入变量改变所导致模拟结果的变化^[32]。其二既具有传统敏感性分析的功能,还能够分析变量与输出结果的非线性关系^[33]。其三为 EFAST(Extension of Fourier Amplitude Sensitivity Test)方法,该方法克服了只能通过改变单一变量,进行敏感性研究的局限,能够分析交互影响因子对输出结果的影响程度^[34]。由于本文仅对目标变量 *LAI*、温度和降雨量单一变化时的 *NPP* 进行敏感性研究,故而采用传统的敏感性分析方法。

$$SI = (\Delta Y/Y)/(\Delta X/X) \quad (7)$$

式中, X 和 Y 分别为标准情况下输入变量和输出结果; ΔX 和 ΔY 分别代表模型输入变量和输出结果的变化量, SI 为敏感性指数。当 SI 低于 0.1 时,表明 *NPP* 对变量变化敏感性不强; SI 介于 0.1—0.2 之间,敏感性中等; SI 高于 0.2 时,敏感性极显著^[4]。 SI 越大,表明 *NPP* 对主要输入因子变化的敏感性越强。正值说明 *NPP* 与影响因子正相关,反之则为负相关。

在敏感性分析方面,本研究设置了几种不同的温度、降水和 *LAI* 增减变化情况,这些情况依据 IPCC2007 综合报告所述未来温度及降水变化趋势^[35]和王培娟等^[9]设定,即温度、降水和 *LAI* 在当前标准状况下(温度、降水标准值为研究点对应气象站实际月均温、降雨,*LAI* 的标准值见表 3),单一增加/降低降水或 *LAI* 标准值的 5%、10% 和 20%,温度逐月平均值升高 1.5℃、2℃ 和 3℃。

3 结果与分析

3.1 模型验证

2004—2005 年间 *NPP* 模拟值与观测值相对误差平均值在 3.8% (红松人工林)—18% (杂木林)之间(表 6),模型准确度优于 Thornton 等^[36], Laurent 等^[37], Matsushita 和 Tamura^[38], Bonan^[39] 研究结果,因此,本地化的 IBIS 模型能够很好地模拟不同森林植被类型的 *NPP* 变化情况,非常适用于中国东北东部地区森林植被生产力的模拟。

表 6 2004—2005 年中国东北部地区不同森林类型净初级生产力模拟值与观测值比较

Table 6 Comparison between modeled and measured net primary productivity for the seven forest types in the eastern area of Northeast China in 2004 and 2005

森林类型 Forest type	NPP 观测值 Measured NPP		NPP 模拟值 Modeled NPP		平均相对误差 Mean relative error		
	/ (g C m ⁻² a ⁻¹)		/ (g C m ⁻² a ⁻¹)		/%		
	2004	2005	2004	2005	2004	2005	平均
红松人工林 Korean pine plantation	355	583	350	548	1.6	6.0	3.8
落叶松人工林 Dahurian larch plantation	591	798	706	768	19.3	3.8	11.6
蒙古栎林 Mongolian oak forest	412	425	447	469	8.3	10.4	9.4
杨桦林 Aspen-birch forest	315	304	348	367	10.5	20.6	15.6
硬阔林 Hardwood forest	369	303	305	317	17.6	4.5	11.1
针阔叶混交林 Mixed broad-needleleaf forest	774	712	769	799	0.5	12.3	6.4
杂木林 Mixed deciduous	391	384	335	300	14.2	21.7	18.0

3.2 3 个主要输入变量对森林植被 NPP 的影响

3.2.1 叶面积指数

LAI 增加或减少相同的百分比, *NPP* 变化量并不是对称的, 但都表现出 *NPP* 的降低 (变化率均为负值) (表 7)。对比 *LAI* 升高和降低情况下的 *NPP* 变化率, 发现 *LAI* 升高导致的 *NPP* 变化更为明显。不论 *LAI* 如何增减变化, 都对温带针阔叶混交林 *NPP* 影响最大, 敏感性指数均高于 0.5, 达到极度敏感的水平。对兴安落叶松林 *NPP* 影响最小, 敏感性指数介于 0.04 — 0.34 间。在 *LAI* 变化的上述几种情况中, *NPP* 对 *LAI* 增加/降低 5% 时, 敏感性最强, 敏感性指数均高于升高/降低的其他百分比情况。

表 7 不同植被类型净初级生产力对叶面积指数的敏感性

Table 7 Sensitivity of net primary productivity to leaf area index (*LAI*) for seven vegetation types

<i>LAI</i> 变化量 <i>LAI</i> variation/%	A		B		C		D	
	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)
5	-3.05	-0.61	-11.86	-2.37	-2.09	-0.42	-2.33	-0.47
10	-3.21	-0.32	-11.58	-1.16	-2.15	-0.21	-2.48	-0.25
20	-5.14	-0.25	-21.20	-1.06	-4.27	-0.21	-0.04	-0.00
-5	-3.20	0.63	-11.28	2.25	-2.10	0.42	-2.23	0.45
-10	-2.90	0.29	-11.50	1.16	-1.80	0.18	-1.87	0.19
-20	-3.26	0.16	-10.17	0.51	-2.50	0.12	-2.92	0.15
<i>LAI</i> 变化量 <i>LAI</i> variation/%	E		F		G			
	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)		
5	-1.93	-0.39	-1.68	-0.33	-0.93	-0.19		
10	-2.41	-0.24	-1.78	-0.18	-1.00	-0.10		
20	-3.55	-0.18	-3.25	-0.16	-1.87	-0.09		
-5	-2.20	0.44	-1.99	0.40	-1.69	0.34		
-10	-12.66	0.13	-1.43	0.14	-0.92	0.09		
-20	-2.01	0.10	-2.18	0.11	-0.71	0.04		

A: 温带常绿针叶林 Temperate evergreen needleleaf forest; B: 温带针阔叶混交林 Temperate mixed broad-needleleaf forest; C: 温带硬阔叶林 Temperate hardwood forest; D: 温带软阔叶林 Temperate softwood forest; E: 蒙古栎林 Mongolian oak forest; F: 温带杂木林 temperate mixed forest; G: 寒温带兴安落叶松林 Cool temperate Dahurian larch forest

3.2.2 温度

模拟结果表明, 温度升高 1.5℃ 和 2℃ 时, 增加了大部分绿色植被的 *NPP* (常绿针叶林和杂木林除外), 增幅为 0.58% — 10.34%, 均以针阔叶混交林 *NPP* 波动最大。但温度升高超过 3℃, 所有植被类型的 *NPP* 均降低 (变化率为负), 降幅最高达 10.48%, 以常绿针叶林降幅最大。Schloss 等^[40] 也比较了 15 个陆地生态系统

碳循环模型,发现 *NPP* 对温度的敏感性程度表现不一,尤其在北半球。

就单气候因子温度升高对 *NPP* 的影响来看,所有植被类型敏感性指数都低于 0.1 (表 8),根据 2.6 敏感性判断标准,*NPP* 表现出对温度变化的不敏感性。

表 8 不同植被类型净初级生产力对温度变化的敏感性

Table 8 Sensitivity of net primary productivity to temperature for seven vegetation types								
温度 Temperature	A		B		C		D	
	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)
$T_{1.5}$	-3.72	-0.02	2.15	0.01	1.73	0.01	1.41	0.01
T_2	-5.23	-0.03	10.34	0.05	0.78	0.00	1.01	0.00
T_3	-10.48	-0.03	-0.82	-0.00	-1.47	-0.00	-3.88	-0.01
温度 Temperature	E		F		G			
	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)		
$T_{1.5}$	1.27	0.01	-0.80	-0.00	0.58	0.00		
T_2	0.87	0.00	-2.64	-0.01	1.36	0.00		
T_3	-1.77	-0.00	-7.31	-0.02	-1.35	0.00		

3.2.3 降水量

降水量与 *NPP* 大部分呈正相关,敏感性指数为正,这说明该研究地点降水不足,是植被生长的限制性因素。不同植被类型对降水量变化的敏感程度不同,大多数植被 *NPP* (除针叶林和硬阔叶林),对降雨量降低 5% 反应敏感,敏感性指数介于 0.31 — 0.95 之间,其中以针阔叶混交林对降雨量降低反应最为敏感(表 9)。

表 9 不同植被类型净初级生产力对降水变化的敏感性

Table 9 Sensitivity of net primary productivity to precipitation for seven vegetation types								
降水变化 Precipitation	A		B		C		D	
	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)
5%	0.27	0.05	-0.63	-0.13	0.78	0.16	0.01	0.3
10%	0.33	0.03	37.56	3.76	1.13	0.11	2.02	0.21
20%	0.41	0.02	0.70	0.04	1.58	0.08	2.02	0.10
-5%	-0.31	0.06	4.77	-0.95	-1.00	0.20	-1.55	0.31
-10%	0.17	-0.02	-1.23	0.12	-1.95	0.19	-2.68	0.3
-20%	-1.16	0.06	3.50	-0.17	-5.04	0.3	-8.20	0.41
降水变化 Precipitation	E		F		G			
	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)	变化率 Changerate/%	敏感性指数 Sensitivity index (SI)		
5%	-0.19	-0.04	1.30	0.26	-0.05	-0.01		
10%	0.60	0.06	2.04	0.20	0.36	0.04		
20%	1.00	0.05	2.94	0.15	-0.19	-0.01		
-5%	-1.93	0.39	-2.16	0.43	-0.41	0.08		
-10%	-2.37	0.24	-4.51	0.45	-1.14	0.11		
-20%	-5.63	0.3	-10.48	0.52	0.18	-0.01		

对比降水量增加和减少的情况,*NPP* 对降水量降低更为敏感。

比较 *NPP* 对 *LAI*、温度和降水量的敏感性,*NPP* 对 *LAI* 变化反应敏感(敏感性指数均高于其他两个影响因素),这也说明了林冠结构在光合作用方面的重要性。其次是降水量,*NPP* 对温度变化并不敏感,这与 Kaduk 和 Heimann^[41],Price^[42] 研究结果相同。并且在变量改变过程中,以针阔叶混交林对变量变化最敏感,因此在模型变量输入时一定要保证 *LAI* 和降水量的准确性,尤其注意针阔叶混交林类型的这两个输入变量的设置,

这样才能提高模型预测结果的准确性。

4 结论与讨论

本文通过 2004 — 2005 年 *NPP* 模拟与观测数据的比较,发现新一代集成生物圈模型 IBIS 能够较好地模拟中国东北东部地区森林植被生产力,*NPP* 模拟值与观测值相对误差平均值在 3.8% — 18% 之间,相对误差均在可接受的范围之内。

在敏感性研究中,不论 *LAI* 增加或减少,不同植被类型 *NPP* 均降低。这主要是因为植被生长初期 *LAI* 与 *NPP* 强烈正相关,但不总是呈正比关系^[43],当 *LAI* 增大到一定程度,就会由于冠层内外枝叶相互遮阴而阻挡林内透光,内部枝叶所接受的辐射将变小,故而 *NPP* 降低。另一方面,*LAI* 变化也影响模型的水循环和氮循环,例如 *LAI* 升高,叶片的 *SLA* 也升高,同时瞬时同化速率降低,这种现象是由高的 *SLA* 导致单位叶面积碳和氮浓度偏低,降低了光合 Rubisco 酶叶绿素含量,影响了瞬时光合速率^[44]。在 *LAI* 敏感性分析中,针阔叶混交林 *NPP* 受 *LAI* 变化影响最大,兴安落叶松林所受影响最小,所有植被类型 *NPP* 都对 *LAI* 变化 5% 反应最敏感。

升温促进 *NPP* 增长,但存在升温阈值。阈值之内,可激发植被的生长,减轻气候变暖的负面影响;超过阈值,就引起区域干旱,*NPP* 值降低。这主要是因为温度升高 3℃,增大了植被光合作用能力的同时,植被的蒸腾作用也随之增强,植物体为避免体内水分的大量流失,气孔关闭,导致光合作用减弱。另一方面,温度升高,促进了植被的自养呼吸,故而 *NPP* 降低。升温同时控制着植被光合和呼吸两个过程,其升温幅度对两个过程的不同影响程度决定了 *NPP* 的升高和降低。

降水量与 *NPP* 成正相关,即降水量增加,植被 *NPP* 增加。大多数植被 *NPP* (除针叶林),对降雨量降低 5% 反应敏感。对比降水量增加和降低的不同情况,*NPP* 对降水量降低更为敏感。

本文仅评价了 *LAI*、温度和降雨对 *NPP* 输出结果的影响,并没有明确分析并说明这些因子交互作用以及因上述因子所引起模型内部其他参数变化的结果,故有可能高估 *NPP* 对某些变量的敏感性。如:*LAI* 变化导致水分循环、氮素循环的重新分配,进而影响光合,有研究表明在水分胁迫以及氮素亏缺的条件下,*NPP* 对 *LAI* 变化更敏感^[8]。

由于研究地点基础数据的缺失,本模型没有考虑叶龄及林龄对光合能力的影响。叶龄通过影响叶氮含量和光合有效吸收,进而影响光合强度。一般在光饱和、理想叶氮浓度下,光合能力随着叶龄增加而增强,直至叶片全面展开,光合能力又逐渐下降^[45-46],下降的主要原因是气孔导度^[47],叶氮浓度^[48]和几种光合酶活性降低的协同作用^[49]。随着林龄的增长,*LAI*_{max} 也会逐渐增加,直至森林达到成熟,并在养分充足的条件下,*LAI* 最大值仍维持相当一段时间,然后逐渐降低。*LAI* 能够通过提高光能利用率和叶片对光的截留能力而提高光合速率,也能够通过叶片凋落和凋落物分解而提高养分的周转速率进而提高光合能力^[28]。

未来气候情景下,温度升高是太阳辐射增强和大气 CO₂ 浓度上升综合作用的结果,但在本研究中没有考虑大气 CO₂ 浓度变化所引起的一系列植被生理反应。从短期看,大气 CO₂ 浓度升高与叶边界 CO₂ 浓度产生势力差,压强增大,迫使叶片胞间 CO₂ 浓度产生变化,气孔关闭,影响植被瞬时光合与呼吸。从长期来看,大气 CO₂ 浓度增高,植物对 CO₂ 产生驯化,并需要较高的氮量,引起氮素的重新分配,影响植被 *NPP*。

水分循环的变化是影响 *NPP* 的关键,应引起足够重视。但在 IBIS 模型中,对降水截留过程的模拟过于简单,不考虑叶型、冠层叶片分布和树干生长量的影响,假设上(下)冠层和树干对降水截留最大能力分别为 0.2 kg/m² 和 0.4 kg/m²,蒸腾为降水截留的简单线性函数。叶型和树干生长量的差异可产生降水截留和蒸腾的不同,如落叶阔叶林和常绿针叶林的冠层蒸腾速率分别为 90 mm/d 和 10 mm/d^[4]。本模型对降雨截留的计算,会高估部分植被截留雨水的能力,进而影响冠层和树干蒸发,影响土壤含水率和冠层、树干表面温度,导致生长呼吸,植被可利用水分产生变化,造成 *NPP* 估测值的较大偏差。

References:

- [1] Chen L J, Liu G H, Feng X F. Advances in study on net primary productivity of vegetation using remote sensing. Chinese Journal of Ecology, 2002, 21 (2): 53-57.

- [2] Peng S L, Hou A M, Zhou G Y. Input of climate change on the net primary productivity of terrestrial ecosystem. *Advance in Earth Sciences*, 2000, 15(6): 717-722.
- [3] Ruimy S, Saugier B, Dedieu G. Methodology for the estimation of terrestrial net primary production from remotely sensed data. *Journal of Geophysics Research*, 1994, 99(D3): 5263-5283.
- [4] Tatarinov F A, Cienciala E. Application of BIOME-BGC model to managed forests: 1. sensitivity analysis. *Forest Ecology and Management*, 2006, 237(1/3): 267-279.
- [5] Gardner R H, O'Neill R V, Mankin J B, Carney J H. A comparison of sensitivity analysis and error analysis based on a stream ecosystem model. *Ecological Modelling*, 1981, 12(3): 173-190.
- [6] Gentil S, Blake G. Validation of complex ecosystem models. *Ecological Modelling*, 1981, 14(1/2): 21-38.
- [7] Ratto M, Tarantola S, Saltelli A. Sensitivity analysis in model calibration: CSA-GLUE approach. *Computer Physics Communication*, 2001, 136(3): 212-224.
- [8] Xu C G, Hu Y M, Chang Y, Jiang Y, Li X Z, Bu R C, He H S. Sensitivity analysis in ecological modeling. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(6): 1056-1062.
- [9] Wang P J, Xie D H, Zhang J H, Zhu Q J. Sensitivity analysis for primary factors of the forest net primary productivity in Changbaishan Natural Reserve based on process model. *Geographical Research*, 2008, 27(2): 323-331.
- [10] Zhao J F, Yan X D, Jia G S. Simulating the responses of forest net primary productivity and carbon budget to climate change in Northeast China. *Acta Botanica Sinica*, 2008, 28(1): 92-102.
- [11] Tian H Q, Melillo J M, Kicklighter D W, McGuire A D, Helfrich J V K III, Moore B III, Vörösmarty C J. Effect of interannual climate variability on carbon storage in Amazonian ecosystems. *Nature*, 1998, 396(6712): 664-667.
- [12] Cao M K, Prince S D, Li K R, Tao B, Small J, Shao X M. Response of terrestrial carbon uptake to climate interannual in China. *Global Change Biology*, 2003, 9(4): 536-546.
- [13] Sarmiento J L, Hughes T M C, Stouffer R J, Manabe S. Simulated response of the ocean carbon cycle to anthropogenic climate warming. *Nature*, 1998, 393(6682): 245-249.
- [14] Zhu W Q, Chen Y H, Xu D, Li J. Advances in terrestrial net primary productivity (NPP) estimation models. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(3): 296-300.
- [15] Mickler R A, Earnhardt T S, Moore J A. Modeling and spatially distributing forest net primary production at the regional scale. *Journal of the Air & Waste Management Association*, 2002, 52(2): 174-185.
- [16] Goodale C L, Aber J D, Farrel E P. Predicting the relative sensitivity of forest production in Ireland to site quality and climate change. *Climate Research*, 1998, 10(1): 51-67.
- [17] Guo Q X, Wang T M. Landscape ecological evaluation of Fenglin Nature Reserve: Quantification and interpretation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2005, 16(5): 825-832.
- [18] Ollinger S V, Aber J D, Federer C A. Estimating regional forest productivity and water yield using an ecosystem model linked to a GIS. *Landscape Ecology*, 1998, 13(5): 323-334.
- [19] Gao Z Q, Liu J Y, Cao M K, Li K R, Tao B. Impacts of land use and climate change on regional net primary productivity. *Acta Geographica Sinica*, 2004, 59(4): 581-591.
- [20] 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.
- [21] Foley J A, Prentice C, Ramankutty N, Levis S, Pollard D, Sitch S, Haxeltine A. An integrated biosphere model of land surface process, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. *Global Biogeochemical Cycles*, 1996, 10(4): 603-628.
- [22] Amthor J S. The role of maintenance respiration in plant growth. *Plant Cell and Environment*, 1984, 7(8): 561-569.
- [23] Farquhar G D, Caemmerer S, Berry J A. A biogeochemical model of photosynthesis CO_2 assimilation in leaves of C_3 species. *Planta*, 1980, 149(1): 78-90.
- [24] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33(1): 317-345.
- [25] Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 1994, 8(3): 315-323.
- [26] Kucharik C J, Foley J A, Delire C, Fisher V A, Coe M T, Lenters J D, Young-Molling C, Ramankutty N. Testing the performance of a dynamic global ecosystem model: water balance, carbon balance, and vegetation structure. *Global Change Biology*, 2000, 14(3): 795-825.
- [27] Luo T X. Patterns of net primary productivity for Chinese major forest types and their mathematical models. Ph D Chinese academy of Science, 1996.
- [28] Luo T X, Neilson R P, Tian H Q, Vörösmarty C J, Zhu H Z, Liu S R. A model for seasonality and distribution of leaf area index of forests and its application to China. *Journal of Vegetation Science*, 2002, 13(6): 817-830.
- [29] Lin X L, Xu Z Z, Wang Y H, Zhou G S. Modeling the responses of leaf photosynthetic parameters of *Leymus chinensis* to drought and rewetting. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(10): 4718-4724.
- [30] Zeng W, Jiang Y L, Li F, Zhou G S. Responses of *Quercus mongolica*'s photosynthetic parameters to soil moisture stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(6): 2504-2510.
- [31] Zhou Y M, Han S J, Hu Y L, Zhang H S, Zheng J Q. Effects of elevated CO_2 concentration on photosynthetic parameters of *Pinus koraiensis* needles. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(1): 424-429.
- [32] Friend A D, Schugart H H, Running S W. A physiology-based gap model of forest dynamics. *Ecology*, 1993, 74(3): 792-797.
- [33] Esprey L J, Sands P J, Smith C W. Understanding 3-PG using a sensitivity analysis. *Forest Ecology and Management*, 2004, 193(1/2):

- 235-250.
- [34] Saltelli A, Tarantola S, Chan K. A quantitative model-independent method for global sensitivity analysis of model output. *Technometrics*, 1999, 41 (1): 39-56.
- [35] IPCC. Climate change 2007: Comprehensive Report. Sweden: IPCC, 2007.
- [36] 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, Sparks J P. Modeling and measuring the effects of disturbance history and climate on carbon and water budgets in evergreen needleleaf forests. *Agricultural and Forest Meteorological*, 2002, 113(1/4): 185-222.
- [37] Laurent J M, François L, Bar-Hen A, Bel L, Cheddadi R. European bioclimatic affinity groups: data-model comparisons. *Global and Planetary Change*, 2008, 61(1/2): 28-40.
- [38] Matsushita B, Tamura M. Integrating remotely sensed data with an ecosystem model to estimate net primary productivity in East Asia. *Remote Sensing of Environment*, 2002, 81(1): 58-66.
- [39] Bonan G B, Pollard D, Thompson S L. Influence of subgrid-scale heterogeneity in leaf area index, stomatal resistance, and soil moisture on grid-scale land-atmosphere interactions. *Journal of Climate*, 1993, 6(10): 1882-1897.
- [40] Schloss A L, Kicklighter D W, Kaduk J, Wittenberg U, the participants of postdam *NPP* model intercomparison. Comparing global models of terrestrial net primary productivity (*NPP*): comparison of *NPP* to climate and the normalized difference vegetation index. *Global Change Biology*, 1999, 5 (suppl. 1): 25-34.
- [41] Kaduk J, Heimann M. The climate sensitivity of the Osnabrück Biosphere model on the ENSO time scale. *Ecological Modelling*, 1994, 75-76: 239-256.
- [42] Price D T, Peng C H, Apps M J, Halliwell D H. Simulating effects of climate change on boreal ecosystem carbon pools in central Canada. *Journal of Biogeographic*, 1999, 26(6): 1237-1248.
- [43] Zhang N, Yu G R, Yu Z L, Zhao S D. Analysis on factors affecting net primary productivity distribution in Changbai Mountain based on process model for landscape scale. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14 (5): 659-664.
- [44] Field C, Mooney H A. Leaf age and seasonal effects on light, water, and nitrogen use efficiency in a California shrub. *Oecologia*, 1983, 56(2/3): 348-355.
- [45] Woolhouse H W. Leaf age and mesophyll resistance as factors in the rate of photosynthesis. *Hilger Journal*, 1967, 11(1): 7-12.
- [46] Field C. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia*, 1983, 56(2/3): 341-347.
- [47] Davis S D, McCree K J. Photosynthetic rate and dissipation conductance as a function of age in leaves of bean plants. *Crop Science*, 1978, 18(2): 280-282.
- [48] Osman A M, Milthorpe F L. Photosynthesis of wheat leaves in relation to age, illuminance, and nutrient supply II. Results. *Photosynthetica*, 1971, 5(1): 61-70.
- [49] Friedrich J W, Huffaker R C. Photosynthesis, leaf resistances, and ribulose-1, 5-biphosphate carboxylase degradation in senescing barley leaves. *Plant Physiology*, 1980, 65(6): 1103-1107.

参考文献:

- [1] 陈利军, 刘高焕, 冯险峰. 遥感在植被净第一性生产力研究中的应用. *生态学杂志*, 2002, 21(2): 53-57.
- [2] 彭少麟, 侯爱敏, 周国逸. 气候变化对陆地生态系统第一性生产力的影响研究综述. *地球科学进展*, 2000, 15(6): 717-722.
- [8] 徐崇刚, 胡远满, 常禹, 姜艳, 李秀珍, 布仁仓, 贺红土. 生态模型的灵敏度分析. *应用生态学报*, 2004, 15(6): 1056-1062.
- [9] 王培娟, 谢东辉, 张佳华, 朱启疆. 长白山森林植被 *NPP* 主要影响因子的敏感性分析. *地理研究*, 2008, 27(2): 323-331.
- [10] 赵俊芳, 延晓冬, 贾根锁. 东北森林净第一性生产力与碳收支对气候变化的响应. *生态学报*, 2008, 28(1): 92-102.
- [14] 朱文泉, 陈云浩, 徐丹, 李京. 陆地植被净初级生产力计算模型研究进展. *生态学杂志*, 2005, 24(3): 296-300.
- [17] 国庆喜, 王天明. 丰林自然保护区景观生态评价: 量化与解释. *应用生态学报*, 2005, 16(5): 825-832.
- [19] 高志强, 刘纪远, 曹明奎, 李克让, 陶波. 土地利用和气候变化对区域净初级生产力的影响. *地理学报*, 2004, 59(4): 581-591.
- [20] 毛留喜, 孙艳玲, 延晓东. 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.
- [27] 罗天祥. 中国主要森林类型净初级生产力分布及模型估算. 中国科学院博士学位论文, 1996.
- [29] 林祥磊, 许振柱, 王玉辉, 周广胜. 羊草 (*Leymus chinensis*) 叶片光合参数对干旱与复水的响应机理与模拟. *生态学报*, 2008, 28(10): 4718-4724.
- [30] 曾伟, 蒋延玲, 李峰, 周广胜. 蒙古栎 (*Quercus mongolica*) 光合参数对水分胁迫的响应机理. *生态学报*, 2008, 28(6): 2504-2510.
- [31] 周玉梅, 韩士杰, 胡艳玲, 张海森, 郑俊强. 高浓度 CO₂ 对红松 (*Pinus koraiensis*) 针叶光合生理参数的影响. *生态学报*, 2008, 28(1): 424-429.
- [43] 张娜, 于贵瑞, 于振良, 赵士洞. 基于景观尺度过程模型的长白山净初级生产力空间分布影响因素分析. *应用生态学报*, 2003, 14(5): 659-664.

ACTA ECOLOGICA SINICA Vol. 31, No. 7 April, 2011 (Semimonthly)

CONTENTS

Seasonal variation of soil nitrogen pools and microbes under natural evergreen broadleaved forest and its artificial regeneration forests in Southern Sichuan Province, China	GONG Wei, HU Tingxing, WANG Jingyan, et al (1763)
Sensitivity analysis for main factors influencing <i>NPP</i> of forests simulated by IBIS in the eastern area of Northeast China	LIU Xi, GUO Qingxi, LIU Jingwei (1772)
Diurnal changes of photosynthetic characteristics of <i>Hippophae rhamnoides</i> and the relevant environment factors at different slope locations	JIN Tiantian, FU Bojie, LIU Guohua, et al (1783)
Interactive effects of nitrogen and sulfur on the reproduction, biomass accumulation and allocation of the clonal plant <i>Spartina alterniflora</i>	GAN Lin, ZHAO Hui, QING Hua, et al (1794)
Difference in leaf photosynthetic capacity between pima cotton (<i>Gossypium barbadense</i>) and upland cotton (<i>G. hirsutum</i>) and analysis of potential constraints	ZHANG Yali, YAO Hesheng, LUO Yi, et al (1803)
Effects of shades on the photosynthetic characteristics and chlorophyll fluorescence parameters of <i>Forsythia suspensa</i>	WANG Jianhua, REN Shifu, SHI Baosheng, et al (1811)
Growth and metal uptake of three woody species in lead/zinc and copper mine tailing	SHI Xiang, CHEN Yitai, WANG Shufeng, et al (1818)
GMP particles size distribution in grains of wheat in relation to application of nitrogen fertilizer	WANG Guangchang, WANG Zhenlin, CUI Zhiqing, et al (1827)
Damaging mechanisms of peanut (<i>Arachis hypogaea</i> L.) photosystems caused by high-temperature and drought under high irradiance	QIN Liqin, ZHANG Yueli, GUO Feng, et al (1835)
The effect of natural factors and disturbance intensity on spacial heterogeneity of plant diversity in alpine meadow	WEN Lu, DONG Shikui, ZHU Lei, et al (1844)
Modeling changes of net primary productivity of karst vegetation in southwestern China using the CASA model	DONG Dan, NI Jian (1855)
The characteristics of <i>Magnolia liliflora</i> transpiration and its impacting factors in Beijing City	WANG Hua, OUYANG Zhiyun, REN Yufen, et al (1867)
Ecological effects of balanced fertilization on red earth paddy soil with P-deficiency	CHEN Jianguo, ZHANG Yangzhu, ZENG Xibai, et al (1877)
Effects of planting patterns on water use efficiency in winter wheat	QI Lin, CHEN Yuhai, ZHOU Xunbo, et al (1888)
Nitrous oxide emissions from winter wheat field in the Loess Plateau	PANG Junzhu, WANG Xiaoke, MU Yujing, et al (1896)
Effects of hardening by pre-anthesis waterlogging on grain yield and quality of post-anthesis waterlogged wheat (<i>Triticum aestivum</i> L. cv Yangmai 9)	LI Chengyong, CAI Jian, JIANG Dong, et al (1904)
Effects of simulated acid rain with lower S/N ratio on gas exchange and membrane of three dominant species in subtropical forests	FENG Lili, YAO Fangfang, WANG Xihua, et al (1911)
Molluscicidal efficacy of <i>Nerium indicum</i> cardiac glycosides on <i>Pomacea canaliculata</i> and its effects on rice seedling	DAI Lingpeng, LUO Weihua, WANG Wanxian (1918)
Spatial gradients pattern of landscapes and their relations with environmental factors in Haihe River basin	ZHAO Zhixuan, ZHANG Biao, JIN Xin, et al (1925)
The assessment of forest ecosystem services evaluation for shrubbery-economic forest-bamboo forest in China	WANG Bing, WEI Jiangsheng, HU Wen (1936)
Evaluation on service value of ecosystem of Peri-urban transition zone lake: a case study of Yandong Lake in Wuhan City	WANG Fengzhen, ZHOU Zhixiang, ZHENG Zhongming (1946)
Explaining the abundance-distribution relationship of plant species with niche breadth and position in the Yellow River Delta	YUAN Xiu, MA Keming, WANG De (1955)
Forestland boundary dynamics based on an landscape accessibility analysis in Guangzhou, China	ZHU Yaojun, WANG Cheng, JIA Baoquan, et al (1962)
Changes in invasion characteristics of <i>Dendroctonus valens</i> after introduction into China	PAN Jie, WANG Tao, WEN Junbao, et al (1970)
Population genetic diversity in Tibet red deer (<i>Cervus elaphus wallichi</i>) revealed by mitochondrial <i>Cyt b</i> gene analysis	LIU Yanhua, ZHANG Minghai (1976)
Multi-scales analysis on diversity of desert rodent communities under different disturbances	YUAN Shuai, WU Xiaodong, FU Heping, et al (1982)
Cave-site selection of Qinling zokors with their prevention and control	LU Qingbin, ZHANG Yang, ZHOU Caiquan (1993)
The habitat characteristics of Eurasian badger in Beijing-Hangzhou Grand Canal embankment	YIN Baofa, LIU Yuqing, LIU Guoxing, et al (2002)
Review and Monograph	
Electron transfer mechanism of extracellular respiration: a review	MA Chen, ZHOU Shungui, ZHUANG Li, et al (2008)
The biochemical mechanism and application of anammox in the wastewater treatment process	WANG Hui, LIU Yanping, TAO Ying, et al (2019)
Discussion	
Evaluation of the forest ecosystem services in Haihe River Basin, China	BAI Yang, OUYANG Zhiyun, ZHENG Hua, et al (2029)
Scientific Note	
Effects of body size and salinity on oxygen consumption rate and ammonia excretion rate of <i>Macra chinensis</i> Philippi	ZHAO Wen, WANG Yaqian, WEI Jie, et al (2040)
Study on microzooplankton grazing in shrimp pond among middle and late shrimp culture period	ZHANG Litong, SUN Yao, ZHAO Congming, et al (2046)

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊★

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1;影响因子 1.812,全国排名第 14;第 1~9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任:孔红梅

执行编辑:刘天星 段 靖

生 态 学 报
(SHENGTAI XUEBAO)
(半月刊 1981 年 3 月创刊)
第 31 卷 第 7 期 (2011 年 4 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 31 No. 7 2011

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元