

陆地生态系统碳水循环的相互作用及其模拟 *

陈新芳^{1*} 居为民² 陈镜明³ 任立良¹

(¹ 河海大学水文水资源与水利工程科学国家重点实验室, 南京 210098 ;² 南京大学地球系统科学研究所, 南京 210093 ;

³ 加拿大安大略省多伦多大学地理系, 多伦多 M5 2G3)

摘 要 回顾了近年来陆地生态系统碳循环与水循环相互作用及模拟方面的进展, 指出了今后该领域研究的重点和发展方向。陆地生态系统碳水循环是两个相互耦合的生态学过程, 二者及其相互作用均受气候、大气成分和人类活动的影响, 并对气候系统具有强烈的反馈作用, 因而成为当前全球变化研究的热点。近年来, 国内外开展了大量观测和模拟研究, 分析了碳循环和水循环在不同时空尺度上的相互作用及其对环境因子和土地利用/覆被变化的响应, 发现土壤水分条件对陆地生态系统碳循环的主要分量(光合和呼吸)均具有显著作用, 但作用的强度在不同的生态系统存在差异。精确模拟土壤水分动态及其对碳循环的影响是陆地生态系统碳收支估算的基础, 碳循环和水循环的耦合模拟是生态和水文模型发展的方向。目前, 大部分模型在模拟土壤水分动态时, 未考虑地形对土壤水分水平移动的影响, 土壤水分对土壤异养呼吸影响的模拟也多采用经验性模型, 制约了碳收支模拟的精度, 需要加以解决。

关键词 碳循环; 水循环; 陆地生态系统; 模拟

中图分类号 Q948 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2009)08-1630-10

Interactions between terrestrial ecosystem water and carbon cycles and their simulation methods: A review. CHEN Xin-fang¹, JU Wei-min², CHEN Jing-ming³, REN Li-liang¹ (¹ State Key Laboratory of Hydrology, Water Resources and Hydraulic Engineering, Hohai University, Nanjing 210098 China; ² International Institute of Earth System Science, Nanjing University, Nanjing 210093, China; ³ Department of Geography, University of Toronto, ON, Canada, M52 3G3). *Chinese Journal of Ecology* 2009 28(8):1630-1639.

Abstract: This paper reviewed the researches on the interactions between water and carbon cycles in terrestrial ecosystems, and the algorithms developed to simulate these cycles and their interactions. Future research efforts to be taken were also suggested. Carbon and water cycles are the coupled ecological processes in terrestrial ecosystems. They themselves and their interactions are affected by climate, atmospheric composition, and human activities, and impose significant feedbacks on climate system, being the research focuses in global change study. Many observational and modeling studies have been conducted to study the interactions of the two cycles at various spatial and temporal scales as well as their responses to the changes in environmental factors and land cover. Soil water markedly affects the main components of the carbon cycle (photosynthesis and respiration), but the affecting strength varies with the types of ecosystems. To accurately simulate soil water dynamics and its roles in the carbon cycle is the basis of reliable simulation of terrestrial carbon budget. Efforts should be taken to implement coupled modeling of carbon and water cycles in ecological and hydrological models. Most of current models ignore the effects of topography on the horizontal redistribution of soil water, and utilize empirical methods to simulate the effects of soil water on heterotrophic respiration, which limit the reliability of carbon budget estimation and needs to be resolved.

Key words: carbon cycle; water cycle; terrestrial ecosystem; simulation.

* 国家重点基础研究发展计划项目(2006CB40050X)和教育部科学技术研究重大资助项目(308012)。

** 通讯作者 E-mail: xinfangnju@hhu.edu.cn

收稿日期: 2008-12-20 接受日期: 2009-04-24

陆地生态系统碳循环和水循环是陆地表层系统物质能量循环的核心,是地圈-生物圈-大气圈相互作用的纽带(于贵瑞和孙晓敏,2006),也是陆地生态系统相互耦合的2个重要生态学过程,更是全球变化科学研究的核心问题。二者在不同的时空尺度上相互耦合和作用,均受到环境因子、气候变化和人类活动导致的土地利用/覆被变化的影响。环境因子和土地利用/覆被变化对陆地生态系统碳循环和水循环起主导作用的时间尺度不同,在日、季节和年际尺度上,环境因子起主要作用,而在更长的时间尺度上,土地利用/土地覆被变化的影响更为显著(周广胜等,2002;Courssolle *et al.*, 2006)。土壤含水量是影响植被光合作用、蒸腾和土壤蒸发的重要因子之一,它取决于降雨量和强度分布、蒸散、径流和地下水渗透量。蒸腾是蒸散的一个重要组成部分,与光合作用速率成正比,地下水渗透量受当地地形、地质、土壤质地和排水特性的影响。全球变暖将加速碳和水循环过程,而 CO_2 浓度的升高有可能引起蒸腾量的减少,这是因为植被的碳吸收效率随 CO_2 浓度的增高而上升,在高 CO_2 浓度的环境下,植物用较小的气孔开张度吸收的碳量即可与在正常 CO_2 浓度环境下以较大气孔开张度吸收的碳量相同。因此,为了能可靠地模拟在气候变化条件下的陆地生态系统碳吸收状况,生态模型必须充分考虑碳循环和水循环的相互作用以及它们对全球变暖和 CO_2 浓度升高的响应。

陆地生态系统的碳吸收对大气 CO_2 浓度和气候变化具有很大的影响。观测资料和模型模拟结果表明,陆地生态系统自20世纪80年代以来一直是一个相当大的大气 CO_2 的汇,但其吸收 CO_2 的多少具有较大的年际变化。这种变化是由气候、森林火灾发生的频率和强度因子的年际变化引起的。近10多年来,科学家们进行了大量的仪器观测和模型模拟,以加深对不同陆地生态系统碳循环对气候变化和 CO_2 升高的响应的理解以及确定陆地碳汇(源)的大小和空间分布。

每年大约有 $1/6$ 的大气 CO_2 (约115 Pg C)通过光合作用由大气进入生态系统(Prentice *et al.*, 2001),在年到几十年尺度,一个生态系统是碳汇或碳源取决于碳吸收(光合作用)和碳释放(自养呼吸、异养呼吸及火灾释放)这2个大的碳通量之间的平衡。对于世纪到千年的时间尺度的碳平衡的变化而言,溶解的有机碳和渗漏的无机碳以及土壤侵

蚀损失的碳是很重要的,但对年际间生态系统碳平衡的变化而言是微乎其微的。然而,光合作用、呼吸作用和火灾释放的很小变化就会引起大气 CO_2 浓度的显著性季节和年际变化。从80年代以来,陆地生物圈就一直是一个相当大的碳汇,其强度具有显著的年际和空间变化,取决于森林火灾的多少及强度(van der Werf *et al.*, 2004)、生长季节的长短、温度、土壤湿度和植被生长状态(Goulden *et al.*, 1996; Barr *et al.*, 2002)。

中国的碳循环研究虽然开展得较晚,但近年来发展迅速。Fang等(2001)建立了中国陆地植被和土壤碳储量的研究方法,系统研究了中国陆地生态系统的碳储量及其变化。周广胜等(2003)提出了中国东北样带陆地碳循环研究的发展趋势与研究重点。方精云院士牵头的“中国陆地生态系统生产力和碳循环的研究项目”、中国科学院地理与资源研究所知识创新工程主干科学计划“土地利用/土地覆被变化与陆地生态系统碳循环”和国家科技部“973计划”项目“中国陆地生态系统碳循环及其驱动机制研究”等研究的开展,更是全面推动了我国陆地生态系统碳循环研究(王效科和冯宗炜,2000;于贵瑞和孙晓敏,2006)。在开展陆地生态系统碳循环机理和通量观测研究的同时,机理性和遥感陆地生态系统碳循环模型被用于研究区域和国家尺度陆地生态系统碳循环对气候、 CO_2 浓度和土地覆被变化的响应。Cao等(2003)和陶波等(2006)利用机理性生态模型CEVSA研究了中国生态系统碳源汇的空间分布特征及其对气候变化和大气中 CO_2 浓度升高的响应。周涛等(2007)进行了利用遥感资料与碳循环过程模型估算土壤有机碳储量的研究。

1 碳平衡影响因子

1.1 土壤水分条件对碳同化的影响

土壤水分条件显著地影响光合作用和异养呼吸,因此,它是决定生态系统碳平衡年际间变化的一个重要因子。气孔是植物叶片与大气间进行 CO_2 和其他气体交换的通道,其开闭程度(导度)决定了光合作用和蒸腾速率。在植物进行光合作用、同化 CO_2 的同时,水汽通过气孔由叶片内部进入大气这一过程称为蒸腾。随着外界环境条件如气温、太阳辐射、饱和水汽压差和根层土壤含水量的变化,植被自动调节气孔的开闭程度(Jarvis, 1976; Harris *et al.*, 2004)。当土壤含水量处于田间持水量时,气孔

导度最大,当土壤含水量下降到凋萎系数时,气孔导度减小到趋近于零;土壤含水量若大于田间持水量,气孔导度也将下降,在土壤饱和时,气孔导度甚至可减小到最大值的一半(Chen *et al.* 2005)。

叶片尺度(Infante *et al.* 1999)和冠层尺度(Ciais *et al.* 2005)的大量研究证明了土壤水分对碳吸收的影响作用。土壤水分通过调节气孔导度而影响碳同化。冠层尺度上气孔导度与光合作用之间的紧密关系构成了半经验性 Ball-Berry 模型的基础。在 Ball-Berry 模型中,冠层气孔导度与光合速率呈线性正比关系(Ball *et al.* 1987),这种比例特性决定了内在的水利用率大小。将气体交换由叶片尺度转换到冠层尺度的模型已经广泛地应用了这种关系(Arain *et al.* 2002)。

涡度相关技术获取的资料证明了土壤水分对气孔导度、蒸腾和碳同化的影响作用。例如,在法国南部的一个地中海常绿林生态系统里,在土壤相对含水量(土壤含水量与田间持水量之比)低于 0.7 时,最大冠层导度和日总初级生产力(GPP)随土壤相对含水量的下降而明显降低,GPP 下降得更明显(Rambal *et al.* 2003)。在 3 个地中海常绿生态系统样地,干旱引起光饱和条件下生态系统的 GPP 和白天的平均冠层导度下降达 90%(Reichstein *et al.* 2002)。2003 年夏季的炎热和干旱引起欧洲大陆 GPP 降了 30%(Ciais *et al.* 2005)。这一反常的气候导致欧洲大陆生态系统成为一个碳源,其强度超过了前 4 年生态系统的净碳吸收量的总和。降雨不足和异常炎热可以分别解释欧洲东、西部 GPP 的下降。因为降水不足,在 GPP 减少的同时,蒸散减少,土壤干旱。一般来说,相对土壤含水量下降到 0.4 的阈值以下时,水分胁迫发生、气孔关闭,从而造成 GPP 和蒸腾下降。干旱也影响水利用率,但目前有关水利用率对干旱响应的结论并不一致,现在大多数模型的输出结果显示,在干旱季节水利用率提高,这与 Reichstein 等(2002)根据观测数据得出的结论相反。

碳吸收对土壤水分胁迫的敏感性因植被类型而异。阔叶林对干旱的敏感性一般比针叶林高,研究表明,土壤水分控制全球 64% 的落叶阔叶林的净第一性生产力(NPP)(Churkina & Running 1998)。在靠近加拿大萨斯喀彻温省王子艾伯特国家公园的北方生态系统-大气研究项目的南方研究区(BOREAS SA)北方生态系统研究观测站(BERMS),

老龄白杨树林分(SOA)的光合作用对干旱的反应要强于 2 个针叶林林分(老龄黑云杉(SOBS)和老龄夹克松(SOJP))的光合作用对干旱的反应(Kljun *et al.* 2004)。经历 3 年的干旱后,老龄白杨树林分在 2003 年 7 月和 8 月的日均 GPP 为 $6 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$,较正常年份同期的 $12 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 下降了 50%。然而 2003 年 8 月老龄黑云杉和老龄杰克松的日均 GPP 仅仅较正常年份同期的 $5 \sim 6 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 下降了 $2 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 。

土壤水分除了直接影响气孔导度外,还通过调控营养成分的矿化和吸收而间接影响光合作用。植被对营养成分的吸收与蒸腾速率成正相关(Wang *et al.* 2001),矿化是大多数森林的一个主要营养源,其速率受土壤水分条件的控制,因为土壤水分决定了供给土壤微生物活动所需氧气的多少。如果土壤含水量太低,氮的矿化和吸收就会受到抑制,从而降低叶片的氮含量,进而降低光合作用的最大碳氧化速率。

1.2 土壤水分条件对呼吸的影响

就全球碳平衡而言,生态系统的呼吸和光合作用是同等重要的,生态系统呼吸的总量大约是 90 年代化石燃料排放的 18 倍(Prentice *et al.* 2001)。从功能上,呼吸可分为由植物活的地上部叶、茎和枝以及地下部根系呼吸释放的碳(自养呼吸),以及无生命的有机物分解释放的碳(异养呼吸)2 部分。自养呼吸主要取决于温度、植物本身固有的呼吸速率和生物量,而异养呼吸是受环境因子(如土壤温度、湿度、土壤质地)以及土壤中可分解物质的化学成分(氮和木质素)和数量的影响(Parton *et al.* 1993)。在某一特定位置,土壤 CO_2 通量的日变化和季节性变化主要受温度控制,在正常的土壤湿度条件下,土壤湿度对土壤 CO_2 通量的影响在短时间尺度是次要的,但在严重干旱或者当土壤接近饱和时,土壤湿度就成为影响土壤 CO_2 通量的一个更重要因子(Palmroth *et al.* 2005)。将土壤温度和土壤含水量对微生物分解的影响区分并假设它们的影响是可以相乘的不是一种合理的处理方法。较低的土壤含水量不仅抑制土壤微生物的生长与活动,同时还会影响养分和碳的扩散(Borken *et al.* 2003)。较高的土壤含水量同样会使得呼吸速率下降,这是由于过饱和的土壤中氧气的扩散受到抑制,使得微生物活动所需要的氧气供应不足。由呼吸释放的土壤 CO_2 通量还取决于降雨量和降雨持续时间的变化(Har-

per et al. 2005)。一次短时、少量的降雨能够引起微生物立即变得活跃,土壤干燥的 O 层排放的 CO_2 通量会在几分钟内显著地升高(Borken et al., 2006)。在一个草原生态系统,降雨量减少和降雨间隔的延长引起土壤释放的 CO_2 通量下降以及土壤温度对异养呼吸影响作用的减小,相比降雨量而言,降雨持续时间对这个生态系统的土壤 CO_2 通量和碳循环的其他组成部分具有更为重要的影响(Harper et al., 2005)。

1.3 土壤水分条件对陆地碳平衡的影响

生态系统碳平衡是光合作用和呼吸这 2 个大的碳通量之差,土壤水分对生态系统碳平衡的影响取决于光合作用和呼吸对土壤水分条件的敏感性。植被类型和土壤碳的垂直分布是决定碳平衡对干旱反应程度的主要因素(Knohl et al., 2003)。Goulden 等(1996)指出,在发生较长时间夏季干旱的年份,哈佛大学实验基地的森林(42.5°N , 72.2°W)将会变成一个较大的大气 CO_2 的汇,这是因为在夏季干旱时段,该森林的土壤呼吸比光合作用的下降幅度要大得多。这个结论在北方生态系统大气研究南方试验区的老龄白杨林分得到了涡度相关观测资料的证实。在干旱年份里,这个排水条件良好的落叶林分的异养呼吸显著地下降(Barr et al., 2004)。该林分在 2001—2003 年经历了一次连续 3 年的干旱,由于这个林地大部分的土壤有机碳主要集中在近地表的 O 层,在干旱的第 1 年(2001 年)地表水的枯竭抑制了微生物的活动,使得土壤呼吸明显下降;与此同时,深层的土壤水分含量仍然较高,可以满足光合作用之需,其结果是该林分的年碳净吸收成为有记录 12 年来的最大值。在 2002 年和 2003 年,持续干旱引起的下层土壤水的枯竭明显地限制了光合作用,同期的异养呼吸也下降了很多,所以年的净碳吸收仅略低于平均值。在很多温带和北方地区, O 层是一个重要的有机碳库,在生长季节该层容易经历土壤水分含量的快速变化。干旱引起的异养呼吸下降能够显著降低土壤总呼吸量(Borken et al., 2006)。土壤呼吸对干旱的反应随当地条件的变化而改变(Palmroth et al., 2005)。

1.4 人类活动导致的土地利用、土地覆被变化对碳循环的影响

土地利用土地覆被变化对陆地生态系统碳储量和通量的影响已经得到公认(周广胜等, 2002; 陈广生和田汉勤, 2007)。高志强等(2004)通过模拟分

析发现,在我国农牧过渡带土地覆被发生变化的地区,土地覆被变化对碳循环有显著的影响。越来越多的观测数据表明,土地利用/覆被变化、放牧强度等对陆地生态系统碳循环具有极其显著的影响(Pregitzer & Euskirchen, 2004)。因此,陆地生态系统碳循环模拟的一个发展趋势是在进行区域和全球碳源汇估算时需将土地覆被变化等作为重要因子予以考虑(Turner et al., 2006; Desai et al., 2007)。近 20 多年以来,随着卫星遥感技术的发展以及实验方法的不断提高和模型开发、应用的逐渐成熟,利用遥感和模型方法来研究大尺度土地覆被变化对生态系统过程的影响成为最有效的手段。土地覆被类型是决定陆地生态系统碳储存的重要因素,土地覆被形式由一种类型转变为另一种类型往往伴随着大量的碳交换(Bolin & Sukumar, 2000)。随着地理信息系统、遥感和模型的发展,对土地覆被变化本身的研究越来越成熟,而同时随着对土地覆被变化生态效应的研究逐渐增多,土地覆被变化对生态系统碳循环的影响机制也逐渐清晰。但是,目前在大尺度上利用遥感和模型手段估算土地覆被变化对生态系统碳循环的影响还存在很大的不确定性。

2 碳循环和水循环耦合机理与模拟

2.1 碳循环和水循环耦合机理

植物的光合作用和蒸腾作用是生态系统能量流动与物质循环的 2 个最重要的生理生态学过程。光合作用是陆地生态系统碳固定的主要途径,是构建陆地生态系统碳循环模型的理论基础。蒸散作用是与光合作用相伴随的植物体及土壤水分散失的过程。碳水循环在不同的时间尺度上是相互耦合的:在瞬时尺度上, CO_2 通过气孔进入细胞,进行光合,形成碳水化合物,形成生物体,与此同时,水气从细胞进入大气,因此气孔导度同时决定了光合和蒸腾速率。土壤和大气水分状况影响气孔导度,从而影响气孔内部的 CO_2 浓度,影响光合速率。植物的光合作用和蒸腾作用又共同受植被的气孔行为所控制,生态系统是以气孔行为为接点把碳循环与水循环耦联成为一个有机的整体(于贵瑞等, 2004)。在长时间尺度上,植被生长是影响土壤-植被-大气连续体中水循环的一个重要因子,决定了地表与大气间水的交换量。土壤水分通过调节气孔导度影响蒸散发和光合作用,影响 NPP(Running et al., 1993),也影响土壤有机物质的分解(Parton et al., 1993),

从而影响净生态系统生产力(net ecosystem productivity, NEP)。碳水循环在不同的空间尺度上是相互耦合的, 土壤水分的空间分布决定着植被的分布和生产力, 因此水循环应该是陆地生态系统碳循环模型整体的一部分, 只有碳循环与水循环耦合在一起才能精确模拟碳平衡。

2.2 碳循环和水循环耦合模拟

模拟植物的光合碳固定与水的蒸散发是评价全球和区域初级生产力(NPP) 和预测生态系统变化等科学问题的关键环节。20 世纪 90 年代以来对水循环与碳循环的许多关键过程有了比较深入的理解, 并提出了许多比较成熟的基于过程的水循环或碳循环的生物物理、生物地球化学和生物地理学模型。同时, 研究工作也开始致力于以土壤-植被-大气间物质循环和能量流动的物理学与生物地球化学过程和植物生理生态过程相结合的思维方式, 开发陆地生态系统的碳循环与水循环的耦合模型。于贵瑞等(2004) 和赵风华等(2008) 对陆地生态系统碳-水耦合的基本过程、基本机制和基本数量特征进行了初步总结和探讨, 胡中民等(2006) 对陆地生态系统水碳过程的影响研究进行了综述。王秋凤等(2004) 和毛嘉富等(2008) 分别模拟了中国东北长白山和欧洲森林生态系统的碳水循环。张娜等(2004) 景观过程模型 EPPML 对中国东北长白山自然保护区生态系统碳水循环变量和生产力的时空格局进行了模拟。秦钟(2005) 对中国华北平原农田水热、碳通量进行了详细分析。目前, 缺乏对大区域尺度、多尺度陆地生态系统碳水耦合循环的模拟和分析。

全球变暖将加速碳循环和水循环, 而 CO_2 浓度升高将会增加碳蓄积。植物在高 CO_2 浓度的环境下能降低气孔开张度, 减少由叶片气孔释放到大气中的水汽, 从而提高土壤水分的利用率(Matthews, 2006)。 CO_2 浓度上升引起的蒸腾减少会导致土壤含水量上升和流域径流量的增加(Hungate *et al.*, 2002)。 Gedney 等(2006) 通过模拟试验探索了 CO_2 浓度上升对陆地河流径流量的影响效果, 证明了 CO_2 浓度上升效应是解释近几十年来河流径流量上升的必要因子。中国大部分河流径流量是在下降的, 但在全球范围就不一样了, 影响径流量的因素有很多, CO_2 浓度仅仅是一个影响因子, 降水和温度等因子的变化也十分重要。为了可靠地预测 CO_2 浓度上升情景下的碳循环, 生态系统模型必须包括

陆地生态系统水循环对 CO_2 浓度上升的响应机制。碳循环和水循环之间的相互作用以及它们各自对环境因素反应的复杂性使得模拟不同土壤水分条件下陆地生态系统的碳平衡具有很大的挑战性。

目前, 越来越多的通量观测站在连续观测生态系统与大气间的能量、水汽和 CO_2 交换, 这些观测站形成了全球碳通量观测网络。这些通量资料不仅有助于不断加深理解不同生态系统中碳平衡和水平衡的动态变化, 而且使得生态系统模型的发展、完善、合理参数化和验证更为可行。但通量观测站的测定仍然是一种小尺度观测方法, 其观测结果难于直接外推到更大尺度。同时, 缺乏大区域、多尺度、跨尺度生态系统及其时空动态观测数据一直是限制碳水耦合循环研究的主要障碍, 而遥感技术的发展将会使大尺度、高分辨生态系统变化的长期定量观测成为可能。另外, 如何有效地将有限的通量站点测量数据与大尺度遥感资料以及生态模型有机地结合也是将来研究的方向和重点。

尤其是近年来“自下而上”和“自上而下”2 大类碳平衡估算方法发展迅速, 并有结合应用的发展趋势。“自上而下”方法的主要特征是根据大气 CO_2 浓度的时、空分布特征来反演全球和大陆尺度的碳通量。而“自下而上”方法充分依据遥感、气象和陆地生态系统观测资料, 用空间分布式生态系统模型将模拟的局地碳通量转换到区域尺度。为了模拟光合作用和各个碳库是如何响应于环境因素的, “自下而上”类模型必须将碳平衡与水循环有机地结合起来, 土壤水分模拟的可靠性对碳平衡的模拟结果有显著的影响。土壤水分的显著时、空变化使得土壤水分的模拟成为生态系统碳平衡模拟的难点问题之一。土壤含水量的空间分布与以下地形因子有关(Qiu *et al.*, 2001), 主要有坡度(Moore *et al.*, 1988)、坡向和曲率(Western *et al.*, 1999)、坡位和相对海拔高度(Grayson *et al.*, 1997) 等。土壤水分空间变异的机理性模拟对成功模拟碳通量和水通量是至关重要的。但到目前为止, 对这方面的研究还不成熟。

已有很多生物地球化学、陆面过程和碳预算模型发展起来并用于模拟陆地生态系统碳吸收、水循环和能量分配。代表性的模型有: 半小时/小时步长模型如 BIOME3 (Haxeltine *et al.*, 1996)、CTEM (Arora 2003)、Ecosys (Grant *et al.*, 2005) 和 IBIS (Kucharik *et al.*, 2000) 等; 日步长模型如 BEPS (Liu

et al. 2002) 和 Hybrid (Friend, 1995) 等;月步长模型如 CASA (Potter, 1997)、PnET (Aber & Federer, 1992) 和 TEM (Pan *et al.*, 1998);以及年步长模型如 InTEC (Ju & Chen, 2005) 等。这些模型用不同的算法模拟土壤水分状态对碳吸收和水循环的影响,以及碳循环和水循环之间的相互作用。

2.3 土壤水分含量的模拟

新一代陆地生态系统模型一般将土壤分为多层进行土壤水分动态模拟。不同土壤层之间水的纵向交换模拟采用 Darcy 公式 (Sellers *et al.*, 1996), 或者半经验公式 (Zhuang *et al.*, 2003)。但是,几乎所有的这些土壤水分模型都是一维的,未考虑饱和和层地下水的水平流动。SIB2 模型根据局部地形梯度和到最近排水网络的距离计算流出一个像元的地下水量,但它忽略了由相邻像元流入该像元的地下水 (Sellers *et al.*, 1996)。这种简化会在一些汇流地区引起土壤水分模拟的误差,因为在这些地点,从相邻像元饱和和层流入的地下水对土壤水平衡影响很大。一些研究表明在模拟土壤含水量和地下水位时考虑土壤水的水平再分布的重要性 (Su *et al.*, 2000)。生态系统模型与三维土壤水分模型相融合是未来的一个发展方向。水分通过蒸腾、蒸发和雪的升华过程由生物圈扩散到大气。半小时/小时模型通常用一阶能量守恒方法计算蒸腾,根据 Ball-Berry 模型将气孔导度与光合作用速率联系起来,通过迭代求解气孔导度 (Baldocchi *et al.*, 1997)。蒸发和升华的计算与蒸腾的计算方法相似,只是取消了气孔阻抗。日尺度步长类模型一般用 Penman-Monteith 方程计算蒸腾和蒸发 (Liu *et al.*, 2003),气孔导度由 Jarvis 模型计算得到,在此基础上通过尺度转换得到冠层导度 (Chen *et al.*, 1999)。Jarvis 模型避免了迭代,能够节省计算时间,但 Jarvis 模型需要调节的参数比 Ball-Berry 模型多,参数值的普适化是一个大问题。此外, Jarvis 模型未考虑光合作用速率对气孔导度的反馈作用。在很多的月步长的模型中,实际蒸散是依据潜在蒸散和土壤水分胁迫因子计算的 (Potter, 1997)。

2.4 土壤水分胁迫对光合作用影响的模拟

目前,模拟碳吸收的模型可以分为光能利用率和基于生物化学过程的机理模型 2 大类。光能利用率模型不描述冠层的具体生物化学过程,而是通过吸收的光合有效辐射乘以一个修正系数得到 NPP 或者 GPP,该修正系数是土壤、大气饱和水汽压差、

温度、叶片含氮量、植物发育期和森林年龄等因子的函数 (Landsberg *et al.*, 1997)。这类模型大都采用日或月步长,需要输入的数据少,计算效率高。但是,它们的经验参数的普适化比较困难,这类模型不适用于预测未来气候变化条件下的碳循环和水循环。

过程模型通过模拟与冠层气体交换有关的关键生物化学过程来计算碳同化和水汽通量。这类模型采用不同的方法将 Farquhar 的叶片尺度的生物化学模型转换到冠层尺度,典型的方法有将整个冠层看作一个大的叶片 (Friend, 1995) 或者把整个冠层的叶片分为阴叶和阳叶 2 类 (Chen *et al.*, 1999),或者把整个冠层的叶片分为多层 (Grant *et al.*, 2001)。

大叶模型首先计算冠层顶部叶片的光合作用速率,然后根据太阳辐射在冠层内的递减将顶部叶片的光合作用速率转换到整个冠层 (Sellers *et al.*, 1996)。由于大叶模型未考虑不同部位叶片温度的差异,而光合作用与温度之间的关系是非线性的,所以这类模型不能精确模拟光合作用速率 (Wang & Leuning, 1998)。此外,大叶模型高估了 CO_2 由空气中进入叶片细胞内部光合作用发生处的阻抗。因此,这类模型不能很好地模拟光合作用的日变化。

2 类叶模型根据冠层聚集度和太阳高度角将叶片分为阴叶和阳叶 2 大类,同时假设同一类叶片具有相同的光合作用速率,而光合作用和能量平衡在 2 类叶片之间存在明显差异,首先分别计算 2 大类叶片各自的光合作用速率,进而得到整个冠层的光合作用速率。研究表明,2 类叶模型相对于大叶模型而言,在模拟碳吸收方面有很大的改进和提高,它们同时又比多层模型具有较高的计算速率 (Chen *et al.*, 1999)。

多层模型根据叶片的高度、叶片角度以及太阳角度将冠层分成多层,分别计算各层的碳吸收率 (Grant *et al.*, 2001)。这类模型避免了大叶模型的缺点,详细地考虑了不同层叶片在光合作用和能量平衡上的差异,能够合理、准确地模拟碳、水通量,但是,这类模型没有将每一层中受光的阳生叶与被遮阴的阴生叶分开考虑,并且所需要计算量较大。

由以上分析可以发现,2 类叶模型和多层模型结合将是过程模型未来的一个发展方向。过程模型一般以半小时或 1 小时为时间,并假定在每一步长内植被与大气间的气体 and 能量交换是均一的。但日步长的 BEPS 模型是一个例外,它通过对气孔导度

的时间积分将 Farquhar 瞬时生物化学模型转换为日步长模型 GPP(Chen *et al.* 2005)。

生态模型常用 2 类不同的方法定量确定土壤水分有效性对光合作用和气孔导度的影响。第一类方法根据冠层水势确定土壤水分的有效性因子,冠层水势由土壤-根-冠层水势梯度结合冠层蒸腾和根系的吸水速率确定(Wang *et al.* 2001)或者由经验公式计算(Christopher *et al.* 2004)。第二类方法是直接根据土壤含水量(Arora, 2003)或者土壤水势(Verseghy *et al.* 1993)确定土壤水分有效性因子。土壤水分有效性因子被用来修正 Ball-Berry 模型中光合作用速率与冠层导度之间的比例系数(Arain *et al.* 2002)或者冠层光合速率(Wang *et al.* 2001)。

2.5 土壤水分状况对异养呼吸的影响的模拟

目前,生态系统模型多用 2 个以上土壤库来计算异养呼吸以模拟不同土壤碳成分对环境变化的反应。经过不同程度修改过的 CENTURY 模型被广泛地嵌套在多个生态系统模型中以模拟土壤碳、氮动态和计算异养呼吸(Cao *et al.* 1998; Kucharik *et al.* 2000)。多个土壤碳库模型比单个土壤碳库模型优越,这是因为多个土壤碳库模型能较为真实地模拟不同土壤成分在分解速率和对环境因子的敏感性方面的差异性。土壤碳量的大小主要由具有较慢分解速度的碳库决定,而异养呼吸释放的 CO_2 通量则主要取决于快速周转碳库的大小和分解速度(Trumbore *et al.* 2000)。单碳库模型有可能高估土壤碳分解对环境变化的响应。

在模拟时,异养呼吸计算为所有土壤碳库分解释放的 CO_2 之和,每一个碳库的呼吸是碳含量、温度、土壤含水量、固有最大分解速率、凋落物质量和土壤质地的函数。Ecosys 模型还考虑了活的微生物总量对异养呼吸的影响(Grant *et al.* 2001)。室内实验和大田试验研究关于温度对土壤有机质分解和土壤呼吸影响的报道已经相当详尽,温度的影响通常用指数或阿列纽斯型函数表示。相反,土壤含水量对土壤呼吸影响的函数形式很多,有土壤水分状态的线形、对数、二次方程式和抛物线函数等;应用的代表土壤水分状态的指标有土壤水势、重量含水量、体积含水量、田间持水量的比例、饱和度、降雨量和地下水位深度(Davidson *et al.* 2000)。Potter (1997) 在模拟土壤呼吸时分土壤质地种类描述了土壤水分状态对土壤碳分解的影响。这些土壤水分对土壤碳分解影响的公式都是经验性的,当这些公

式被应用到立地条件不同的研究区域时就会在计算异养呼吸时出现错误。

2.6 土地覆被变化对陆地生态系统的水循环过程和水平衡的显著影响

森林具有较强的截获太阳能和降水及利用深层土壤水分的能力,因而具有较高的蒸散发消耗,从而引起地表径流的下降,而森林砍伐会降低植被冠层蒸散发(石健等 2006)。陈利群和刘昌明(2007)运用分布式水文模型分析了黄河源区气候变化和土地覆被变化对径流的影响,发现在 20 世纪 70—90 年代,土地覆被变化的水文效应为 6%~16%。Farley 等(2005)分析了全球 26 个流域的植被和径流资料,发现草地和灌木丛造林后平均径流分别下降了 44% 和 31%。Jackson 等(2005)对全球 504 个流域的全年径流观测资料研究发现,在造林几年后,径流开始下降,10—20 年径流的减少幅度平均可达 52%。Wang 等(2007)通过模型模拟分析了土地覆被变化对中国黑河流域水文过程的影响,发现自 1967 年以来由于连续的耕地扩张,下游的径流下降了 23.3%。王纲胜等(2006)研究发现,在华北地区密云水库以上潮白河流域人类活动导致的下垫面变化对径流减少的影响达 54%。土地覆被变化还可能改变洪峰的强度与时间(张发会等 2007),洪涝灾害发生的频率及强度(Bradshaw *et al.* 2007),影响地下水与地表交换量和质量(Scanlon *et al.* 2005)。

2.7 模型验证

碳和水循环模型的验证需要各种类型的资料,在小时到世纪时间尺度上检验多个生物物理和生物化学过程,包括短时间尺度的地表生态系统与大气间的 CO_2 和水汽通量对环境变化的反应,生态系统碳平衡与年际间气候变化的关系。模型结果的差异和不确定性一般通过模型比较(Grant *et al.* 2005)和敏感性分析(Knorr 2005)确定。常规的模型检验是将模型输出结果与生态系统变量的田间观测资料进行比较,如 NPP(Potter *et al.* 1993)、土壤碳含量(Bhatti *et al.* 2002)、土壤水分含量(Zhuang *et al.* 2003)以及生态系统不同部分的碳和氮含量。随着长期润度相关观测资料的积累,与时间有关的水汽、能量和碳通量的比较变得更加容易可行。在某一个点而言,模型的验证常常是比较模拟结果与观测的地表通量、土壤温度、土壤湿度和地下水饱和层深度等变量,并使用复相关系统、平方根误差等统

计指标作为模型表现的评判指标(Arora 2003)。在全球尺度,生态系统模型的检验也曾经通过对比模拟和观测的河流径流资料进行(Foley *et al.* ,1996),模拟的地表与大气间的碳通量与大气浓度观测资料反演的结果进行比较。模拟 CO_2 浓度季节性变化的能力成为评价生态系统对气候振荡反应的标准(Prentice *et al.* ,2001)。对区域模拟而言,科学家们在多个点比较模拟结果与观测资料(Ju & Chen ,2005)。根据在这些观测点上确定的参数值进行模型的区域应用时,仍然可能在模拟的碳和水通量中存在误差。未来陆地生态系统模型的区域验证可以根据如下方法得到的区域碳平衡资料进行,如大气反演(Gurney *et al.* ,2002)、航空观测(Gioli *et al.* ,2004)、高塔 CO_2 浓度观测资料(Levy *et al.* ,2009)。

3 结 语

主要总结了国外近 10 多年来生态系统中碳水循环的相互作用及模拟的研究进展,并分析不同类型生态系统模型在模拟生态系统与大气之间 CO_2 和水汽交换的特点,指出了未来模型发展的趋势和方向,而且着重指出由于土壤水分是决定碳吸收和碳释放的一个重要的决定因素,土壤水分对调整大气和陆地生物圈的光合作用和异养呼吸具有十分重要的意义,同时,生态恢复措施和人类活动导致的土地利用、土地覆被的变化对碳水循环有显著的影响,因此,为了能够精确模拟碳平衡,陆地生态系统碳模型必须整合所有调节(包括管理措施,土地利用方式,土地覆被变化等),影响水碳循环以及它们相互作用的主要过程。

参考文献

陈广生,田汉勤. 2007. 土地利用/覆盖变化对陆地生态系统碳循环的影响. 植物生态学报, **31**(2): 189-204.
 陈利群,刘昌明. 2007. 黄河源区气候和土地覆被变化对径流的影响. 中国环境科学, **27**(4): 559-565.
 高志强,刘纪远,曹明奎,等. 2004. 土地利用和气候变化对农牧过渡区生态系统生产力和碳循环的影响. 中国科学 D 辑, **34**(10): 946-957.
 胡中民,于贵瑞,樊江文,等. 2006. 干旱对陆地生态系统水碳过程的影响研究进展. 地理科学进展, **26**(6): 12-20.
 毛嘉富,王 斌,戴永久,等. 2008. 一个动态植被模型在欧洲森林碳水循环模拟中的适应性评估研究. 大气科学, **42**(6): 1379-1391.
 秦 钟. 2005. 华北平原农田水热、 CO_2 通量的研究(博士学位论文). 杭州:浙江大学.
 石 健,郭小平,孙艳红,等. 2006. 森林植被对径流形成机制的影响. 水土保持应用技术, **2**(2): 5-8.

陶 波,曹明奎,李克让,等. 2006. 近 20 年中国陆地净生态系统生产力空间格局及其变化. 中国科学 D 辑, **36**(12): 1131-1139.
 王纲胜,夏 军,陈东晖,等. 2006. 气候变化及人类活动影响下的潮白河月水量平衡模拟. 自然资源学报, **21**(1): 86-91.
 王秋凤,牛 栋,于贵瑞,等. 2004. 长白山森林生态系统 CO_2 和水热通量的模拟研究. 中国科学 D 辑, **34**(S2): 131-140.
 王效科,冯宗炜. 2000. 中国森林生态系统中植物固定大气的潜力. 生态学杂志, **19**(4): 72-74.
 于贵瑞,孙晓敏. 2006. 陆地生态系统通量观测的原理与方法. 北京:高等教育出版社.
 于贵瑞,王秋凤,于振良. 2004. 陆地生态系统水-碳耦合循环与过程管理研究. 地球科学进展, **19**(5): 831-838.
 张 娜,于贵瑞,于振良. 2004. 异质景观年平均蒸发量空间格局模拟. 生态学报, **25**(11): 2524-2534.
 张发会,陈林武,吴雪仙,等. 2007. 长江上游低山丘陵小流域森林植被变化对径流影响分析. 四川林业科技, **28**(2): 49-53.
 赵风华,于贵瑞. 2008. 陆地生态系统碳-水耦合机制初探. 地理科学进展, **27**(1): 32-38.
 周 涛,史培军,罗巾英,等. 2007. 基于遥感与碳循环模型过程估算土壤有机碳储量. 遥感学报, **11**(1): 127-136.
 周广胜,王玉辉,蒋延玲,等. 2002. 陆地生态系统类型转变与碳循环. 植物生态学报, **26**(2): 250-254.
 周广胜,王玉辉,许振柱,等. 2003. 中国东北样带碳循环研究进展. 自然科学进展, **13**(9): 917-922.
 Aber JD, Federer CA. 1992. A generalized, lumped-parameter model of photosynthesis, evapotranspiration and net primary production in temperate and boreal forest ecosystems. *Oecologia*, **92**: 463-474.
 Arain MA, Black TA, Barr AG, *et al.* 2002. Effects of seasonal and interannual climate variability on net ecosystem productivity of boreal deciduous and conifer forests. *Canadian Journal of Forest Research*, **32**: 878-891.
 Arora VK. 2003. Simulating energy and carbon fluxes over winter wheat using coupled land surface and terrestrial ecosystem models. *Agricultural and Forest Meteorology*, **118**: 21-47.
 Baldocchi DD, Wilson KB. 2001. Modeling CO_2 and water vapor exchange of a temperate broadleaved forest across hourly to decadal time scales. *Ecological Modelling*, **142**: 155-184.
 Ball JT, Woodrow IE, Berry JA. 1987. A model predicting stomatal conductance and its contribution to the control of photosynthesis under different environmental conditions// Biggins J, ed. *Progress in Photosynthesis Research*. Martinus Nijhoff Publishers, Dordrecht: 221-224.
 Barr AG, Black TA, Hogg EH, *et al.* 2004. Inter-annual variability in the leaf area index of a boreal aspen-hazelnut forest in relation to net ecosystem production. *Agricultural and Forest Meteorology*, **126**: 237-255.
 Barr AG, Griffis TJ, Black TA, *et al.* 2002. Comparing the carbon budgets of boreal and temperate deciduous forest stands. *Canadian Journal of Forest Research*, **32**: 813-822.
 Bhatti JS, Apps MJ, Tarnocai C. 2002. Estimates of soil organic carbon stocks in central Canada using three different ap-

- proaches. *Canadian Journal of Forest Research*, **32**: 805–812.
- Bolin B, Sukumar R. 2000. Global perspective// Waston RT, Noble IR, Bolin B, eds. *Land Use, Land Use Change, and Forestry*. Cambridge, UK: Cambridge University Press: 23–51.
- Borken W, Davidson EA, Savage K, et al. 2003. Drying and wetting effects on carbon dioxide release from organic horizons. *Soil Science Society of America Journal*, **67**: 1888–1896.
- Borken W, Savage K, Davidson EA, et al. 2006. Effects of experimental drought on soil respiration and radiocarbon efflux from a temperate forest soil. *Global Change Biology*, **12**: 177–193.
- Bradshaw CJA, Sodhi NS, Peh KH, et al. 2007. Global evidence that deforestation amplifies flood risk and severity in the developing world. *Global Change Biology*, **13**: 2379–2395.
- Cao M, Prince S, Li K, et al. 2003. Response of terrestrial carbon uptake to climate interannual variability in China. *Global Change Biology*, **9**: 536–546.
- Chen JM, Chen XY, Ju WM, et al. 2005. Distributed hydrological model for mapping evapotranspiration using remote sensing inputs. *Journal of Hydrology*, **305**: 15–39.
- Chen JM, Liu J, Cihlar J, et al. 1999. Daily canopy photosynthesis model through temporal and spatial scaling for remote sensing applications. *Ecological Modelling*, **124**: 99–119.
- Christopher RS, Alan REK. 2004. A process-based model of forest ecosystems driven by meteorology. *Ecological Modelling*, **179**: 317–348.
- Churkina G, Running SW. 1998. Contrasting climatic controls on the estimated productivity of global terrestrial biomes. *Ecosystems*, **1**: 208–214.
- Ciais P, Reichstein M, Viovy N, et al. 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, **437**: 529–533.
- Coursolle C, Margolis HA, Barr AG, et al. 2006. Late-summer carbon fluxes from Canadian forests and peatlands along an east-west continental transect. *Canadian Journal of Forest Research*, **36**: 783–800.
- Davidson EA, Verchot LV, Cattaneo JH, et al. 2000. Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. *Biogeochemistry*, **48**: 53–69.
- Desai AR, Moorcroft PR, Bolstad PV, et al. 2007. Regional carbon fluxes from an observationally constrained dynamics model: Impacts of disturbance, CO₂ fertilization, and heterogeneous land cover. *Journal of Geophysical Research*, **112**, G01017, doi: 10.1029/2006JG000264.
- Fang JY, Chen AP, Peng CH, et al. 2001. Changes in forest biomass carbon storage in China between 1949 and 1998. *Science*, **292**: 2320–2322.
- Farley KA, Jobbágy EG, Jackson RB. 2005. Effects of afforestation on water yield: A global synthesis with implication for policy. *Global Change Biology*, **11**: 1565–1576.
- Foley JA, Prentice IC, Ramankutty N, et al. 1996. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. *Global Biogeochemical Cycles*, **10**: 603–628.
- Friend AD. 1995. PGEN: An integrated model of leaf photosynthesis, transpiration, and conductance. *Ecological Modelling*, **77**: 233–255.
- Gedney N, Cox PM, Betts RA, et al. 2006. Detection of a direct carbon dioxide effect in continental river runoff records. *Nature*, **439**: 835–838.
- Gioli B, Miglietta F, de Martino B, et al. 2004. Comparison between tower and aircraft-based eddy covariance fluxes in five European regions. *Agricultural and Forest Meteorology*, **127**: 1–16.
- Goulden ML, Munger JW, Fan SM, et al. 1996. Exchange of carbon dioxide by a deciduous forest: Response to interannual climate variability. *Science*, **271**: 1576–1578.
- Grant RF, Arain A, Arora V, et al. 2005. Intercomparison of techniques to model high temperature effects on CO₂ and energy exchange in temperate and boreal coniferous forests. *Ecological Modelling*, **188**: 217–252.
- Grant RF, Goulden ML, Wofsy SC, et al. 2001. Carbon and energy exchange by a black spruce-moss ecosystem under changing climate: Testing the mathematical model Ecosys with data from the BOREAS experiment. *Journal of Geophysical Research D*, **106**: 33605–33621.
- Grayson RB, Western AW, Chiew FHS, et al. 1997. Preferred states in spatial soil moisture patterns: Local and nonlocal controls. *Water Resources Research*, **33**: 2897–2908.
- Gurney KR, Law RM, Denning AS, et al. 2002. Towards robust regional estimates of CO₂ sources and sinks using atmospheric transport models. *Nature*, **415**: 626–630.
- Harper CW, Blair JM, Fay PA, et al. 2005. Increased rainfall variability and reduced rainfall amount decreases soil CO₂ flux in a grassland ecosystem. *Global Change Biology*, **11**: 322–334.
- Harris PP, Huntingford C, Cox PM, et al. 2004. Effect of soil moisture on canopy conductance of Amazonian rainforest. *Agricultural and Forest Meteorology*, **122**: 215–227.
- Haxeltine A, Prentice IC. 1996. BIOM3: An equilibrium terrestrial biosphere model based on ecophysiological constraints, resource availability, and competition among plant functional types. *Global Biogeochemical Cycles*, **10**: 693–709.
- Hungate BA, Reichstein M, Dijkstra P, et al. 2002. Evapotranspiration and soil water content in a scrub-oak woodland under carbon dioxide enrichment. *Global Change Biology*, **8**: 289–298.
- Infante JM, Damesin C, Rambal S, et al. 1999. Modelling leaf gas exchange in holm-oak trees in southern Spain. *Agricultural and Forest Meteorology*, **95**: 203–223.
- Jackson RB, Jobbágy EC, Avissar R, et al. 2005. Trading water for carbon with biological carbon sequestration. *Science*, **310**: 1944–1947.
- Jarvis PG. 1976. Interpretation of variations in leaf water potential and stomatal conductance found in canopies in field. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London-Biological Sciences*, **273**: 593–610.
- Ju WM, Chen JM. 2005. Distribution of soil carbon stocks in Canada's forests and wetlands simulated based on drainage class, topography and remotely sensed vegetation parameters. *Hydrological Processes*, **19**: 77–94.
- Kljun N, Black TA, Griffis TJ, et al. 2004. Net carbon exchange of three boreal forests during a drought// Proceedings of the 26th Conference on Agricultural and Forest Me-

- teology, August 23–27, Vancouver, BC, Canada. American Meteorology Society, Boston, MA : 4–9.
- Knohl A, Kutsch W, Mund M, *et al.* 2005. Contrasting response in carbon uptake of two beech forests to European drought 2003// Proceedings of the Seventh International Carbon Dioxide Conference, September 25–30, Boulder, Colorado : 655–657.
- Kucharik CJ, Foley JA, Delire C, *et al.* 2000. Testing the performance of a dynamic global ecosystem model : Water balance, carbon balance, and vegetation structure. *Global Biogeochemical Cycles*, **14** : 795–825.
- Landsberg JJ, Waring RH. 1997. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning. *Forest Ecology and Management*, **95** : 209–228.
- Levy PE, Grelle A, Lindroth A, *et al.* 1999. Regional-scale CO₂ fluxes over central Sweden by a boundary layer budget method. *Agricultural and Forest Meteorology*, **98** : 169–180.
- Liu J, Chen JM, Cihlar J, *et al.* 2002. Net primary productivity mapped for Canada at 1-km resolution. *Global Ecology and Biogeography*, **11** : 115–129.
- Mattews D. 2006. Global change – the water cycle freshens up. *Nature*, **439** : 793–794.
- Moore ID, Burch GJ, Mackenzie DH. 1988. Topographic effects on the distribution of surface soil-water and the location of ephemeral gullies. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineering*, **31** : 1098–1107.
- Palmroth S, Maier CA, McCarthy HR, *et al.* 2005. Contrasting responses to drought of forest floor CO₂ efflux in a Loblolly pine plantation and a nearby Oak-Hickory forest. *Global Change Biology*, **11** : 421–434.
- Pan YD, Melillo JM, McGuire AD, *et al.* 1998. Modeled responses of terrestrial ecosystems to elevated atmospheric CO₂ : A comparison of simulations by the biogeochemistry models of the Vegetation/Ecosystem Modeling and Analysis Project (VEMAP). *Oecologia*, **114** : 389–404.
- Parton WJ, Scurlock JMO, Ojima DS, *et al.* 1993. Observations and modeling of biomass and soil organic-matter dynamics for the grassland biome worldwide. *Global Biogeochemical Cycles*, **7** : 785–809.
- Potter CS. 1997. An ecosystem simulation model for methane production and emission from wetlands. *Global Biogeochemical Cycles*, **11** : 495–506.
- Pregitzer KS, Euskirchen ES. 2004. Carbon cycling and storage in world forests : Biome patterns related to forest age. *Global Change Biology*, **10** : 2052–2077.
- Prentice IC, Farquhar GD, Fasham MJR, *et al.* 2001. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide// Climate Change 2001 : The Scientific Basis. Cambridge, UK : Cambridge University Press.
- Qiu Y, Fu BJ, Wang J, *et al.* 2001. Soil moisture variation in relation to topography and land use in a hillslope catchment of the Loess Plateau, China. *Journal of Hydrology*, **240** : 243–263.
- Rambal S, Ourcival JM, Joffre R, *et al.* 2003. Drought controls over conductance and assimilation of a Mediterranean evergreen ecosystem : Scaling from leaf to canopy. *Global Change Biology*, **9** : 1813–1824.
- Reichstein M, Tenhunen JD, Rouspard O, *et al.* 2002. Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites : Revision of current hypotheses. *Global Change Biology*, **8** : 999–1017.
- Running SW, Hunt ER Jr. 1993. Generalization of a forest ecosystem process model for other biomes, BIOME2BGC, and an application for global scale models// Ehleringer JR, Field C, eds. Scaling Processes between Leaf and Landscape Levels. Prlando : Academic Press : 141–158.
- Scanlon BR, Reedy RC, Stonestrom DA, *et al.* 2005. Impact of land use and land cover change on groundwater recharge and Quality in the southwestern US. *Global Change Biology*, **11** : 1577–1593.
- Sellers PJ, Randall DA, Collatz GJ, *et al.* 1996. A revised land surface parameterization (SiB2) for atmospheric GCMs. Part I : Model formulation. *Journal of Climate*, **9** : 676–705.
- Su M, Stolte WJ, van Der Kamp G. 2000. Modelling Canadian prairie wetland hydrology using a semi-distributed stream-flow model. *Hydrological Processes*, **14** : 2405–2422.
- Trumbore S. 2000. Age of organic soil matter and soil respiration : Radiocarbon constraints on belowground C dynamics. *Ecological Applications*, **10** : 399–411.
- Turner DP, Ritts WD, Styles JM, *et al.* 2006. A diagnostic carbon flux model to monitor the effects of disturbance and interannual variation in climate on regional NEP. *Tellus B*, **58** : 476–490.
- van der Werf, Randerson GR, Collatz JT, *et al.* 2004. Continental-scale partitioning of fire emissions during the 1997 to 2001 El Nino/La Nina period. *Science*, **303** : 73–76.
- Verseghy DL, McFarlane NA, Lazare M. 1993. CLASS : A Canadian land surface scheme for GCMs. II. Vegetation model and coupled runs. *International Journal of Climatology*, **13** : 347–370.
- Wang GU, Liu JQ, Kubota J, *et al.* 2007. Effects of land-use changes on hydrological processes in the middle basin of the Heihe River, northwest China. *Hydrological Processes*, **21** : 1370–1382.
- Wang S, Grant RF, Verseghy DL, *et al.* 2001. Modelling plant carbon and nitrogen dynamics of a boreal aspen forest in CLSS : The Canadian land surface scheme. *Ecological Modelling*, **142** : 135–154.
- Wang YP, Leuning R. 1998. A two-leaf model for canopy conductance, photosynthesis and partitioning of available energy. I. Model description and comparison with a multi-layered model. *Agricultural and Forest Meteorology*, **91** : 89–111.
- Western AW, Grayson RB, Blöschl G, *et al.* 1999. Observed spatial organization of soil moisture and its relation to terrain indices. *Water Resources Research*, **35** : 797–810.
- Zhuang Q, McGuire AD, Melillo JM, *et al.* 2003. Carbon cycling in extratropical terrestrial ecosystems of the Northern Hemisphere during the 20th century : A modeling analysis of the influences of soil thermal dynamics. *Tellus B*, **55** : 751–776.

作者简介 陈新芳,女,1973年生,博士,讲师。主要从事生态系统碳水模拟研究。E-mail : xinfangnju@hhu.edu.cn
责任编辑 李凤芹

