

生态系统模拟模型的研究进展

彭少麟^{1,2}, 张桂莲¹, 柳新伟¹

(1. 中国科学院华南植物园, 广东 广州 510650; 2. 中山大学生命科学学院, 广东 广州 510275)

摘要:从四个方面概述了生态系统模拟模型的发展现状: 1) 个体及种群, 种群动态模型主要模拟在一个生境中单个种的动、植物个体出生或发芽、成长及其死亡过程, 还有种内竞争和种间相互作用, 主要分析生境中生物之间的相互作用。主要概述了林窗模型和土壤-植物-大气系统模型。2) 群落与生态系统, 概述了生态系统生产力模型、生物地球化学循环模型及演替模型。主要模拟植物种类在整个生态系统发展过程中的变化, 以及植被类型的转变和相关的生物地球化学循环过程的改变, 从而反映生物群落对气候变化的响应。3) 景观生态系统, 景观动态研究包含了时空两个方面的动态变化, 一般可分为随机景观模型和基于过程的景观模型。随机模型用于模拟群落格局在演替过程中的动态变化等, 基于过程的景观模型深入研究组成景观的各生态系统的空间结构。4) 生物圈与地球生态系统, 基于过程的陆地生物地球化学模式被用来研究自然生态系统中碳和其它矿物营养物质的潜在通量和蓄积量, 较为流行的模式有陆地生态系统模式 TEM、CENTURY、法兰克福生物圈模式 FBM、Biome-BGC、卡内基-埃姆斯-斯坦福方法 CASA 等。这些模式已被用于估算自然生态系统对大气 CO₂ 加倍及相关气候变化在区域和全球尺度的平衡响应。最后, 结合实际工作展望了生态系统模拟模型在各方面的发展方向。

关键词: 生态系统; 模拟; 生态模型; 综述

中图分类号: Q141

文献标识码: A

文章编号: 1005-3395(2005)01-0085-10

A Review of Ecosystem Simulation Models

PENG Shao-lin^{1,2}, ZHANG Gui-lian¹, LIU Xin-wei¹

(1. South China Botanical Garden, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;

2. School of Life Sciences, Zhongshan University, Guangzhou 510275, China)

Abstract: The term of ecological models refers to a wide variety of types of models which simulate various ecosystem phenomena on different scales. Ecological models could be classified into various types according to different criterion. In this review ecosystem simulation models are summarized in four aspects. 1) Individual and population dynamics models describe the simulation of germination, growth and mortality of individual plants in an ecosystem, and the intraspecific and interspecific competition as well. The Gap model and Soil-Plant-Atmosphere model are included here. 2) Community and ecosystem models simulate the replacement of plant species through the succession of ecosystems, including the transformation of vegetation types and the corresponding changes (influences) in biogeochemical cycling. The ecosystem productivity model, biogeochemical cycling and succession models are applied to the community responses to global climate changes. 3) The study of landscape ecosystem models consist of stochastic model and process-based landscape model, including temporal and spatial dynamic changes. The former is to simulate dynamic changes of community pattern in succession process, while the latter to spatial configuration of each ecosystem of which the landscape is made up. 4) Biosphere and global ecosystem are related with the atmosphere and climate principally through the exchanges of energy, water and elements. Because of the limitations of equilibrium terrestrial biosphere models, new generation models, such as TEM, CENTURY, FBM, Biome-BGC, CASA and so on, are critically needed for assessing and predicting the primary

production and biogeochemical cycles of the biosphere in changing global environments. The goal of dynamic biosphere modeling is to model dynamics of terrestrial ecosystems caused by natural and anthropogenic disturbances, as well as the interactions of energy, water and the atmosphere. At last, in combination with the practice the prospect of the development of ecosystem simulation models in all aspects is given.

Key words: Ecosystem; Simulation; Ecological model; Review

自从英国生态学家 Tansley 在 1935 年提出了“生态系统”的概念之后,该词逐渐为世界普遍采用。以“全球变暖”为突出标志的全球环境变化及其可能对生态系统产生的严重影响,已经引起了科学家、各国政府与社会各界的极大关注。准确地预测气候变化以及未来气候变化对生态系统的可能影响已经成为“国际地圈-生物圈计划”的主要研究目标^[1-3]。在人类对这些过程的不断探索中,生态模型已被证明是一种很好的很有前途的工具,其发展备受人们关注^[4]。丹麦理论生态学家扬戈逊^[5]说:“要想了解复杂生态系统的功能,在生态学中应用模型几乎是必不可少的”。

半个多世纪以来,数学模型在生态学研究得到了广泛应用。其描述性模型和统计模型倾向于对真实生态系统进行随机性的描述和统计性的分析,而模拟模型克服了描述性模型及统计模型的不足,

即在时间尺度上进行生态系统的动态变化研究,具有广泛适用性^[6]。

生态系统模型是把生态系统当作一大功能整体来模拟的,过程比较复杂,应用的尺度范围比较广^[4]。于贵瑞对不同类型生态系统管理的生态学模型及其所必要的数据或知识和时间尺度进行了归类(表 1)^[7]。我们对其中一些主要模型进行综述,旨在阐明目前国内外生态系统模型的研究现状和应用效果,并展望其发展趋势和研究前景,为进一步的模型研究和生态系统管理提供参考。

1 个体及种群

种群动态模型主要模拟在一个生境中单个种的动、植物个体出生或发芽、成长及其死亡过程,还有种内竞争和种间相互作用,它们主要集中分析生境

表 1 不同类型生态学模型及其所必要的数据或知识和时间尺度

Table 1 Ecological models, data/understandings and time scales for ecosystem management of different types

生态系统类型 Ecological types	主要生态学模型 Ecosystem models	数据/知识 Data/Understandings	时间尺度 Time scales
个体及种群 Individual and population	动植物的生理生态模型 个体或种群生长模型 种群竞争模型 土壤-植物-大气系统的物质能量交换模型等	气候与群落微气象、生物气象 地形与微地形、土壤的理化特性 动植物的遗传、生理、生态特性 植物营养和水分吸收 种群与环境的物质和能量交换 种群动态	秒、分、小时、天、 月、年
群落与生态系统 Community and ecosystem	生态系统生产力模型 生物化学循环模型 食物链(网)模型 物种迁移与演替模型 物种分布格局模型	气候和微气候与气候变化 地形地貌及其空间分异 土壤的理化特性与空间异质性 动植物的生理生态特性与环境适应性 物种组成与多样性 消费者的层次结构 物种互作关系	年或几年
景观生态系统 Landscape ecosystem	区域经济模型 社会发展模型 土地利用模型 资源变化模型 生态系统景观格局模型	气候、地形条件 土壤理化特性的空间分布 群落与生态系统类型 生态系统的空间格局 人文和社会条件	几年或几十年
生物圈与地球生态系统 Biosphere and global ecosystem	地球化学循环模型 生物圈水循环模型 中层大气循环模型 生物圈植被演替模型 生物圈生产力演化模型 全球变化模型	气候变化与植被类型演替 地形、地貌与地质变化 人类活动与资源利用 人口和社会经济 科技进步 文化教育	几十年、几百年以上

中生物之间的相互作用, 而对垂直方向的大气 - 水分 - 土壤过程仅作极简单处理或者忽略。该类模型主要用于研究种群竞争动态^[9]。

1.1 林窗模型

根据森林林窗动态变化原理, Botkin 等利用生长模型的建模方法, 建立了以树木个体为基础的模型, 这种模型已用于许多森林动态演替的研究中, 称为林窗模型 (Gap model)。该模型的成功, 引起了众多学者的兴趣, 从而成为当代生态学最有活力的研究方向之一^[9]。

林窗模型通过模拟某一林窗大小面积林地上各树种的更新、生长和死亡来重现森林的变化过程。第一代林窗模型以 JABOWA 和 FORET 为代表, 生长方程的结构比较简单, 影响生长的环境因子较少; 最近发展的林窗模型如 FORSKA 和 FORSKAL 等, 环境因子函数计算过程详细, 树木生长方程的结构更接近于实际。另由于计算机技术的进步, 模型程序的计算容量增大, 使其模拟结果更加真实。FORSKA 林窗模型采用了不同的生长、更新和死亡过程方程, 对林窗模型作了较大的改进, 是林窗模型最新发展的代表。早期的林窗模型不考虑树木个体的空间位置, 难以精确计算林木个体的竞争状态, 现有两类空间定位的林窗模型, 一类以 ZELIG 为代表, 把大样地分成小栅格来模拟植被动态过程。由于这类模型的空间特性, 它实际是一种形式上的森林动态地理信息系统模型^[9]。于振良等利用此模型精确描述了柞树林的动态变化过程^[10]。另一类以 SPACE 为代表, 是完全定位的空间林窗模型。这类模型能模拟林窗范围内林分的水平和垂直结构^[9]。李传荣等采用 SPACE 模型模拟了小兴安岭南坡人工栽植红松的动态过程^[11]。虽然空间模型计算过程复杂, 输出内容具体, 但在模拟效果上并不优于非空间的林窗模型。

适合于各类森林的林窗模型已建立了许多, 近来英国哥伦比亚大学的一个研究小组正在发展许多不同的森林生态系统模型, 如 FORECAST 是一个基于林分水平的森林生态系统模型; FORCEE 是一种对生态系统过程和单木进行空间描述的模型; HORIZON 是一种地理信息系统模型; LLEMS 是一种景观水平的生态系统管理模拟模型; PRESTO 是一种植被更新模拟的工具。有些已被用于不同的生态系统研究中^[12]。总体上说, 林窗模型能较好的模拟植被数量的更新过程, 反映森林生长周期中个体和

种群的发展动态, 但基本未涉及生态生理学过程, 从而仅能部分反映个体及种群的动态机制。

1.2 土壤 - 植物 - 大气系统模型

瑞典科学家皇家技术研究所 (Royal Institute of Technology) 以 P. Jansson 为首的科学家在 20 世纪 80-90 年代研制出 COUPMODEL (Coupled heat and mass transfer model for soil-plant-atmosphere system)。这是一个关于土壤 - 植物 - 大气系统的机理性模拟模型, 是 SOIL 和 SOILN 两个模型的集成^[13, 14]。能够模拟各种植被条件下的土壤水热过程, 饱和与非饱和和水的传导机制, 冻结与解冻过程, 以及根系发育, 植物对水分吸收的调节机制等。同时也能模拟土壤 - 植物 - 大气系统中的碳、氮循环。赵军等^[15, 16]首次依据东北黑土区的特点, 通过调整模型的模拟参数、运算公式, 根据常年的观测资料, 建立相应的数据库和运算模式来模拟田间土壤水分的运移, 用以验证和理解黑土水分运移的基本特征与过程规律。

预测未来气候变化的大气环流模式的数值模拟已经表明: 不同的植被类型对大气环流和降水的影响非常明显。所以, 只有将动态的植被类型引入大气环流模式, 才能提高大气环流模式对于该区域气候预测的准确性, 从而更准确地评估气候变化对该区域陆地生态系统的影响^[9]。用于模拟植被与近地面大气之间相互作用的模型被称作大气环流模式中的陆地表面模型。该模型模拟了土壤 - 植被 - 大气系统的能量、水分和动量通量。主要有:

(1) SVAT 模型 (Soil-Vegetation-Atmosphere transfer model) 以 Monteith-Perman 方程和 Darcy 方程 (土壤液态水垂直交换与重力和基质水势的关系) 为基础, 考虑植物叶片对不同波段辐射的选择吸收和反射以及植被冠层对蒸腾作用、水热转化和动量交换的影响等, 对土壤 - 植物 - 大气连续体的水热交换过程进行统一的描述。如 BATS 模型、SiB 模型、LSX 模型、LSM 模型等^[9]都是很有有效的 SVAT 模型, 该类模型多用于气候研究。大部分 SVAT 模型都已结合了营养物质生物地球化学循环与碳、水过程的相互作用, 能应付一系列系统复杂性。近来, SVAT 模型的应用从分析区域土地利用的气候影响转到预测全球植物分布和生长的自然变化对气候的反馈作用。在区域水平上, SVAT 模型也能直接对 CO₂、H₂O 流进行模拟监测, 并能揭示它们与气候变化之间的复杂关系。

(2) BGC 模型 (Biogeochemistry models) 以

气候、土壤条件和植被类型为输入变量,模拟生态系统光合作用、呼吸作用和土壤微生物分解过程,计算植物-土壤-大气之间碳和养分循环以及温室气体交换通量,主要用来模拟碳、水和营养物质循环 3 个关键循环。大部分 BGC 模型最初只适用于小范围短时期的生态过程^[6]。但随着遥感技术的不断发展,很多 BGC 模型都已被设计为或改造成能直接应用现代遥感技术提供资料信息,比如 TEM、Century、BIOME-BGC 和 LUE (Light use efficiency) 模型等^[7],并且很多生态系统结构、功能上的细节过程都被结合到 BGC 模型中,因而 BGC 模型在时、空尺度上已得到了极大发展。

现在,最常用的 BGC 模型有 FOREST-BGC、BIOME-BGC、CENTURY、TEM 和 DOLY。BGC 模型是一个非常有用的假设检验和实践工具,而且还可以研究检验生态系统生物产量的环境限制因子,最重要的应用是预测生态系统对全球变化尤其是大气中温室气体包括 CO₂ 浓度增高的反应。BGC 模型在过去存在许多差异,如今美国国家科学基金会正出资开发一个以天为时间尺度的群落生态系统模型,此模型将集现存的大部分 BGC 模型的优点于一身,能适用于更广泛的地区和气候类型条件,使我们有可能在同一工作平台上比较分析不同区域的生态系统和生态功能^[8]。

但是,现有的模型是以研究区域给定的植被类型和土壤特征为基础,忽略了对气候系统有重要影响的植被类型的潜在变化,即只考虑了现实植被类型对气候系统的影响,没有反映气候的改变对植被类型的影响以及植被类型的改变对气候产生的反馈作用;而且现有的大气环流模式都是基于全球植被类型分布图,而这个图对中国植被类型的描述非常粗糙,难以准确地预测中国的气候^[3,4]。

2 群落与生态系统

2.1 生态系统生产力模型

植被净第一性生产力是评价生态系统结构与功能协调性的重要指标^[7]。目前比较重要的有: Maimi、Thornthwaite-Memorial、Chikugo 模型和综合模型^[10]。Maimi 模型仅考虑了环境因子中的温度和降水,没有考虑其它因子的影响,模拟结果可靠性较低;Thornthwaite-Memorial 模型在 Maimi 模型的基础上加入蒸散模型,考虑了太阳辐射、温度、降水、饱和差、气压和风速等一系列气候因素的影响,能够综合表现某一地区的水热状况,但是这两个模

型都缺乏理论基础;Chikugo 模型是植物生理生态学 and 统计方法结合的产物,它综合考虑了诸因子的作用,是估算自然植被 NPP 的较好方法。但该模型是以土壤水分供给充分,植物生长很茂盛条件下的蒸发散来计算植物净第一性生产力的,对干旱半干旱地区该条件并不满足;综合模型针对以上模型的不足,综合考虑了诸因子的相互作用,特别是对干旱半干旱地区,该模型要优于其它模型^[10]。

这类模型主要反映了在区域水平上地带性植被的潜在生产力水平。王玉辉等仅据这些模型对兴安落叶松林生产力进行模拟,只能得到区域尺度的地带性植被的生产力,无法得到真实的森林生产力^[9]。这是因为气候生产力模型主要是用于模拟区域尺度大范围的地带性植被潜在生产力状况。模型在对主要气候因子考虑的同时,未能充分考虑植物生物学特性对植被生产力所产生的重要影响,使得在相同气候条件下发育的不同植物有可能具有相同的生产力。所以植被气候生产力模型估算大区域植被潜在生产力状况是可行的,但对较小区域和固定植物种的研究就存在不足。

2.2 生物地球化学循环模型

EPPML 是在 CENTURY (grassland and agroecosystem dynamics model)、Forest-BGC (Forest-Bio-Geochemical Cycles)、BIOM-BGC (Biome model-Bio-Geochemical Cycles) 等模型的基础上建立的一个基于过程的生物地球化学循环模型,这些模型包括了一个逻辑框架下的共同生态系统过程,即均考虑了整个碳循环的机理过程,并与水循环或氮循环相结合,以进一步从机理上探讨碳循环的过程。但 EPPML 中的一些子模型仍旧缺乏更加充分的理论基础,当前还必须依赖直接(或卫星)观察所获取的经验关系。EPPML 的整个模拟过程是多个时间尺度模拟的组合,具有混合时间分辨率,其中生态系统水循环过程、光合和呼吸过程以天为尺度来模拟,生态系统生产量的动态过程以年为尺度来模拟。模型模拟的空间尺度为 30 m。张娜等运用该模型首次模拟了长白山各类植被碳循环和水循环变量的时空变化特征,并对模拟结果进行了初步验证,对它们与环境因子和植被因子之间的相互关系进行了分析,以及对不同类型生态系统碳循环过程和碳汇功能差异进行了比较^[20,21]。

EPPML 的模拟精度主要取决于模型是否能够反映控制植物生长和发育的生物和物理过程。尽管目前尚没有充足的数据来验证 EPPML 中每个子模

块的每个部分,但有一点是可以确定的,即 EPPML 已经抓住了主要的生物和物理过程。随着将来相关知识日益丰富,数据的获取和质量更有保障,相信 EPPML 一定能够得到很好的改进^[21]。

2.3 演替模型

在植被生态学研究,演替是中心问题,种群动态则是揭示演替过程的关键^[22]。演替模型主要模拟植物种类(动物种类与其相伴)在整个生态系统发展过程中的变化,包括植被类型的转变和相关的生物地球化学循环过程的改变。演替模型可用于研究群落对气候变化的响应,主要有随机模型和林窗模型。Waggoner 等对基于马尔可夫理论的随机模型的发展作出了重要的贡献,但 Horn 等的森林动态模型的影响更为广泛,它奠定了随机模型在植被演替研究中的重要地位。近些年来,随机模型被广泛应用在植物群落演替动态中,并在模拟时考虑了外部干扰、空间异质性等过程^[4]。

林窗模型在种群动态模型中已有介绍,随着模型构建理论和技术的发展,林窗模型的结构已经发生很大的变化,这里介绍几种与林窗模型相结合的演替模型。

(1)林窗模型 BKPF BKPF 林窗模型建模原理与其他林窗模型大同小异,模型结构也比较相似,但对模型参数的选择更适合红松针阔叶混交林。模型分为林木生长、更新、枯死等子模块。林木的更新和生长建立在最优更新和生长的基础上乘上各种环境因子作用下的相对生长速率,林木的枯死根据生长状况和年龄随机判定^[23]。陈雄文等利用 BKPF 林窗模型模拟分析了红松针阔叶混交林群落对气候变化的潜在反应,并且研究了黑龙江省伊春地区红松针阔叶混交林采伐迹地上森林演替在未来 50 a 气候变化和 CO₂ 浓度增加的反应^[23,24]。

(2)模型 FOROAK 桑卫国等^[25]以森林动态斑块理论为基础建立了蒙古栎-红松林动态变化的林窗模型 FOROAK,该模型包括对树木生长的生物学过程和影响树木生长的环境因子模拟两部分。该模型能合理预测森林变化过程,在预测树种组成上精度很高,对裸地上森林进行模拟,表明森林的动态演替规律是:蒙古栎和白桦在林分发育开始时占优势,中期形成阔叶树和针叶树混交,但以阔叶树为主,后期渐被红松取代。对现实原始林预测显示,森林未来 300 a 变化稳定,红松株数和生物量变化很小。

(3)林窗模型 NEWCOP 延晓冬、赵士洞开

发的一个模拟东北区域森林生长演替的林窗模型,它由 7 个子模型构成,它们之间的关系如图 1 所示^[26]。采用 NEWCOP 模型可模拟从树木个体、林分斑块到森林景观的森林生态系统结构组成的数量特征。模型对东北广大地区林地特征和类型作了动态描述,对小兴安岭天然森林、长白山阔叶红松林的分布、生长和演替进行了动态模拟,并可用于评估未来气候变化对生态系统的影响^[26-30]。

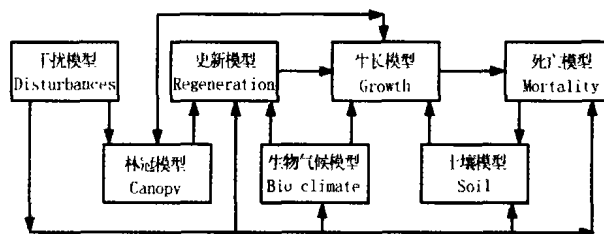


图 1 模型 NEWCOP 的结构

Fig. 1 The structure of the model NEWCOP

箭头表示影响关系 Arrows indicate influence relation

(4)森林演替系统模型 GFSM 贡嘎山森林演替系统模型 GFSM 是东北森林林窗模型 NEWCOP 的一种改进版本。在保持原系统主要模块功能的基础上做了许多改进,并且增加了林地土壤演替功能模块。模型还重新选择了适应西南山区生长的主要树种类型,对各树种的生态学参数进行了分析优选,比较好地模拟了个体生存竞争环境下森林群落的自然演替动态和林下地被层的变化特点,反映了中国南方山区林地演替和物种的基本特性^[30-32]。

3 景观生态系统模型

景观生态系统的动态变化在空间、时间尺度上进行实验是不大可能的,但航天航空遥感技术的发展,使得人们能迅速地获取具有时间序列的遥感图象,超级计算机及计算技术的发展使大规模图象处理及复杂运算成为可能,因此在计算机上进行景观变化的模拟研究已成为国外研究者争相采用的方法^[33-35]。

景观生态系统模型主要有区域经济模型、社会发展模型、土地利用模型、资源变化模型和生态系统景观格局模型等^[7]。与其他生态学模型的主要区别是在模型中增加了空间维,即景观动态研究包含了时空两个方面的动态变化,一般可分为随机景观模型和基于过程的景观模型。

随机模型试图把空间信息与概率分布相结合,基于转移概率模型,由马尔可夫过程理论发展而

来,已被广泛地运用于生态学研究,如用于模拟群落格局在演替过程中的动态变化等。当景观变化受众多因子相互作用并且它们之间的作用机理尚不清楚的情况下,常用转移概率模型来模拟自然力和人类活动对景观结构的影响^[34-36]。Turner 对美国佐治亚州一个地区 3 个不同时期的景观资料用转移概率模型进行空间模拟,预测出 2000 年该地区的发展状况^[34]。对比不同历史时期航片或卫片,利用马尔科夫模型能够说明不同程度荒漠化土地之间的相互转化状况以及不同类型荒漠化土地与其他各类嵌块体(耕地、草地、林地等)之间的转化状况,从而揭示出它们之间的转移速率^[36]。王学雷等将马氏过程引入到湿地景观格局分析和预测中,利用卫星影像来分析四湖地区湿地景观格局的动态变化^[37]。

以过程为基础的模型试图通过建立尽可能真实的计算机模型模拟真实景观,尚处在发展中,如 Costanza 的综合水分循环营养元素动态和生物反应等因素建立空间动态模型,预测海滩景观的动态^[37,38]。由于这种模型需深入研究组成景观的各生态系统的空间结构,所以又称作真实结构模型。近来,在这类模型中又发展出基于规则的景观模型,已试图与人工智能技术相结合,但远未达到真正的人工智能的程度。所以可以把它看作是在基于过程的景观模型中,某些参数采用了规则。这是一个很好的开端,随着人工智能的理论和方法在生态学中的应用,真正的基于规则的景观模型将会得到应用,这也是真正解决复杂的区域性资源与景观生态系统管理方面问题的有效途径之一^[39]。

4 生物圈与地球生态系统

80 年代以来,世界上许多国家都建立了生态系统研究网络,如中国的 CERN、美国的 LTER、英国的 ECN、加拿大的 EMAN,以及全球陆地观测系统 GTOS、全球气候观测系统 GCOS 和全球海洋观测系统 GOOS 等。生态系统研究网络的建立,为我们提供了大量生态系统监测数据和历史资料,为大区域和长时间尺度的生态系统模型的开发奠定了良好的基础^[7]。全球变化研究的重要目标之一是要对地球系统的变迁建立模型,作出定量解释和预测。因此,要逐步开展地球系统中各层圈之间相互作用的分析、模拟研究;地球系统中各种尺度之间的相互作用分析和模拟研究;并相应开展地球系统动力学的研究^[39]。

目前,已经开发的一些基于过程的陆地生物地球化学模式被用来研究自然生态系统中碳和其它矿物营养物质的潜在通量和蓄积量。较为流行的模式有陆地生态系统模式 TEM (Terrestrial Ecosystem Model)^[40]、CENTURY^[41]、法兰克福生物圈模式 FBM (Frankfurt Biosphere Model)^[42]、Biome-BGC^[43]、卡内基-埃姆斯-斯坦福方法 CASA (Carnegie-Ames-Stanford Approach Biosphere model)^[44]等。TEM、CENTURY 等 BGC 模型最初只适用于小范围短时期的生态过程^[9],在前述土壤-植物-大气系统模型中曾提到,但随着遥感技术的不断发展,BGC 模型在时、空尺度上已得到了极大发展,已被用于估算自然生态系统对大气 CO₂ 加倍及相关气候变化在区域和全球尺度的平衡响应。这些模式在结构和参数化等方面都有许多差异,因此其模拟结果也各不相同^[45,46]。但用平衡模式模拟生物圈动态变化是有局限性的,因为生物圈是一个动态系统,其包括生物地球化学循环之间、生物地球化学和水循环之间、以及各物种之间复杂的相互作用,所以这就需要新模式来研究生态系统中各种过程的动态变化^[47]。

生物地理模型模拟生态系统类型的潜在自然分布,生态系统是气候和土壤的函数,不能模拟生态系统的功能,如 BIOME1 等。BIOME1 是 BIOME 系列模型的第一个版本,它以影响不同植物功能型分布的生理限定性为基础,预测植被外貌的全球格局。模型已被用来评价气候模型的性能以及过去、现在和未来气候条件下预测植被的格局和潜在碳储量。但在环境变化的速度超过植被响应的速度时,该模型不能得出植被变化的时间过程(动态),这也是所有统计(平衡态)模型的缺陷^[48]。

生物地球化学模型则模拟给定的生态系统分布基础上通过生态系统的生物地球化学通量,不能模拟生态系统类型的分布,如 TEM、CENTURY 等。TEM 是 Melillo 等人建立的一种陆地生态系统动态仿真模型,它利用不同区域空间分布的系列参数如气候、纬度、土壤类型、植被、水分利用效率等来估计生态系统中重要元素如碳和氮的流量和库的大小。该模型对碳、氮的估计仅适用于成熟的未被破坏的植被,没有考虑到土地利用方式^[49]。CENTURY 模型是一个土壤-植物-大气系统过程模拟模型,它可以模拟植物生产力、植物、土壤系统 C 和营养物(N、P、S)的分布格局及动态、土壤水及温度变化动态等^[50,51]。为了更好地模拟自然和人类

活动扰动导致的生态系统的动态变化,以及生物圈与大气之间能量、水和碳循环之间的相互作用,科学家们将模型之间进行综合,发展了生物地理-生物地球化学模型(如 BIOME3、MAPSS 和 DOLY 等)、全球动态植被模型(如 IBIS、LPJ-DGVM 和 Sheffield-DGVM 等)、耦合的全球植被动态-大气模型(如 IBIS-Genesis)、耦合的全球植被动态-大气-海洋动态模型(如 CLIMBER)等。然而,动态模型和耦合模型的兴起并不意味着平衡态模型将退出历史舞台,平衡态模型将继续发挥它们的作用^[47]。

5 其它模型

5.1 TREEDYN3 模型

TREEDYN3 是 Bossel 等对 TREEDYN 模型改进的一种过程模型^[52,53]。它不同于其它一些介绍光合作用昼夜变化和季节变化及呼吸、物候和土壤过程季节动态的方法^[54]。它是通用的,不局限于特殊的物种及特别的土壤气候条件,对任何地区的针叶树种和阔叶树种及不同的土壤条件都可进行参数化,如果能获得林木生长的经验数据,那么可利用基因遗传算法进行参数的优化选择^[55]。如果环境条件发生变化,或者没有充足的时间去进行实地调查,或者在环境条件发生改变时,人们希望更好地理解林木生理生态过程相互作用的动态变化,只有过程模型能够提供有意义的答案。这类模型必须包含决定生长的主要过程,要求模拟林木的碳、氮动态。TREEDYN3 模型包含了这些内容,可以对单木均等年龄的林中树木的生长,碳、氮的循环动态进行模拟,森林或土壤生态系统是通过一系列非线性微分方程作为状态变量来进行描述的。该模型克服了 TREEDYN 模型的缺点,增加了一些相关的生理生态方程如作为时间函数的太阳辐射、植物各部分的呼吸、同化物分配等的计算^[55]。

TREEDYN3 是一个过程模型,其结构产生的过程模式和它们之间的相互作用形成了其动态特征。它不同于现在人们常用的模拟森林动态的描述性模型,后者通常是用简单的数学关系进行统计回归,然后概述生长动态,这些数学方程与森林系统中实际的物理及生理过程没有任何关系。而 TREEDYN3 模型则需要对真实系统中的物理及生理数据进行直接测量,然后将系统动态过程参数化,从而更加真实地了解森林的动态发展。在不同及变化的环境条件下,利用基因遗传算法优化生境参数,能够对林木的发展趋势作出可靠的评价。原

则上描述性模型达不到这一点。如年均温的变化对树木生长的影响,空气污染对森林光合产量的影响,如何管理受污染的森林,生境对森林动态的长期影响,移走凋落物对森林生长和产量造成的影响,森林生态系统中 CO₂ 整合物的动态变化,在不同发展阶段环境因子如经度、纬度、年均温等对树木生长的影响等问题都可以通过此模型解决^[55]。

该模型在热带的落叶树和针叶树以及温带和北方地区得到很好的应用^[55]。Bossel 等曾应用 TREEDYN 模型对欧洲山毛榉 (*Fagus sylvatica* L.) 和欧洲云杉 (*Picea abies* (L.) Karst) 及我国华南侵蚀地的热带人工林生态系统进行了系统研究和计算机模拟^[53-56], Krieger 等对我国华南地区人工窿缘桉 (*Eucalyptus exserta*) 林进行了系统分析和模拟研究^[55],此模型被彭长辉等结合到 TRIPLEX 模型中进行综合使用^[57]。Bossel 已对此模型提出了改进建议^[55],如在 TREEDYN3 模型中增加有关土壤水动态的模块、其它重要营养元素如 Ca、Mg 等的吸收转化动态模块,或者包括更加详细的生物化学过程,如微生物、温度、湿度和土壤 pH 对林木生长的影响等^[55],这将使该模型更加完善,应用范围更广。

5.2 GORCAM 模型

为了减少 CO₂ 的排放,土地管理和生物量利用策略为其提供了许多机会。例如,在土地上造林或者生产生物能可以作为化石燃料的一种替代种,或者生产其它可更新的原材料如木材等。GORCAM (Graz / Oak Ridge Carbon Accounting Model) 是一种电子数据表模型,它被用来计算碳在生态系统中各部分之间的动态转移状况。国外许多学者利用此模型进行了不同地区的碳循环模拟^[58-61]。

5.3 TRIPLEX 模型

为了预测未来全球环境变化(如气候、土地利用、火干扰等)对森林生态系统的潜在影响,森林资源管理者需要新的森林模拟模型。彭长辉等发展了一个新的模拟森林生长和碳、氮动态变化的森林管理模型 TRIPLEX,它是基于三个已确立的过程模型森林生产模型 3-PG^[62,63]、森林生长和产量模型 TREEDYN3.0^[52]和土壤-碳-氮模型 CENTURY 4.0^[64]发展而来的一种综合性混合模型,它全面但不复杂,减少了一些参数。用它可以制定森林管理决策(如生长和产量预测),量化森林碳储量以及对短期和长期的气候变化效应进行评价^[57,65]。此模型是一个很有发展前途的模型,进一步的修改还在进

行中^[66]。

6 展望

未来模型向复合性模型发展。由于生理生态学的发展、实验仪器及分析方法的改进,建立生物生长过程的机理模型已成为可能^[9]。将预测森林生产力的过程模型和预测林木结构的描述性模型结合起来,建立复合性模型^[67],即生态系统模型要向综合性方向发展,使其能更真实准确地模拟生态系统的变化。基于过程的模型能模拟树木光合作用、呼吸作用、养分和水分循环等树木生长的生理生态学过程,使用者可以根据实际情况对某一部分进行修改^[67],或将复杂程度不同的模型联接成结构统一的有机体,以满足不同用户对模型的要求^[9]。如彭长辉等发展的森林管理模型 TRIPLEX,其结合了 3-PG 模型、TREEDYN3.0 模型和 CENTURY4.0 模型,从而提高了预测精度^[65]。

未来演替模型更加视觉化。人们希望模型能精确模拟随环境条件而改变的作物生长状况及整个生态系统的变化情况,对此,可将生理生态模型与虚拟植物模型结合起来,应用前者模拟不同环境条件下植物的生物量、器官类型与数量;应用虚拟模型模拟植物的形态结构,冠层的微气象条件,对资源的获取等^[70]。如将 AMAP 模型与棉花模型 GOSSYM 结合,可模拟环境胁迫对棉花生长的影响^[71]。生态系统演替模型的发展将利用现代计算机图象处理技术,结合生理生态模型,形象地展现树木在空间中的变化,达到模拟成果的视觉化,从而可以非常直观地对森林等复杂生态系统进行研究,发现应用传统方法难以观察到的规律^[30, 70]。

未来景观建模将成为景观动态模型的主要发展方向。景观动态模型与其它生态模型的主要区别在于它在时间和空间两个尺度上研究区域景观格局的动态变化。无论用什么方法建模都表明将空间尺度的变量引入模型是至关重要的。基于过程的景观模型是受到普遍重视的方法,它已在区域景观管理和预测景观动态变化的研究中得到了广泛的应用。模型方法已成为景观动态研究的主要技术手段,并将形成景观生态学研究的新领域—景观建模研究^[35]。

综合动态模型的不断发必将在各种尺度范围内模拟植被的动态变化。生态学家正在建立全球动态植被模型(Global dynamic vegetation model),它将描述植被组成变化、再分布和演替等动态过程,

主要采用“尺度缩小”生物地理模型和“尺度放大”斑块生态模型等方法^[68,69]。虽然“尺度放大”和“尺度缩小”循环的技术路线不能从理论上解决不同尺度的综合问题,但随着这些综合动态模型模拟生态过程技术的提高,我们有理由相信,这些模型现在是、将来也必将是在各种尺度范围内研究生态问题的重要工具。

现代科学技术的发展加速了生态系统模型的进程。GIS、GPS 和 RS 以及计算机技术的出现、完善使人们可以利用卫星的光谱资料信息和数字化的环境资料对广大地区植物进行识别、分析和分类,大大提高了我们描绘、分析植物分布图以及对综合动态模型直接验证的能力。而且,在 GIS 工作平台上,可以把植被的动态与瞬时的气候条件结合起来以研究全球气候变化对植被的影响以及植被对气候的反馈作用。把 GIS、GPS 和 RS 等技术整合到生态模型中,将是未来生态模型发展的一个主要方向^[6]。

科学思维的发展大大推动着生态学基础理论的涌现和完善。比如非线性科学、非平衡系统的自组织理论、混沌理论的出现都改变生态学家们的自然观、科学观。生态系统是一个具有高阶性(具有众多的状态变量),多回路(反馈结构复杂),非线性,远离平衡态的巨大的复杂系统,耗散结构理论、协同论、突变论、混沌动力学和分形理论这些非线性理论是研究生态系统的理论基础^[4]。生态系统模型都是基于平衡的思想建立的,复杂性科学的各种思想将为真正认知、预测生态系统的涌现性(emergent characteristics)提供理论基础。随着生态学现象的时空尺度概念和等级系统理论得到普遍的重视,人们认识到生态学平衡不再是顶极理论上的平衡,而是生态学系统异质性成分之间相互作用和动态转换基础上的平衡。这些概念和理论将为生态模型的建立和发展提供新的建模思路和途径。

参考文献

- [1] Wood F B Jr. The need for systems research on global climate change [J]. *Syst Res*, 1988, 5:225-240.
- [2] Rosenzweig C, Parry M L. Potential impact of climate change on world food supply [J]. *Nature*, 1994, 367:133-138.
- [3] Zhou G S(周广胜), Wang Y H(王玉辉). Study and prospect of global change and climate-vegetation classification [J]. *Chin Sci Bull(科学通报)*, 1999, 44(24):2587-2593.(in Chinese)
- [4] Su H X(苏宏新), Sang W G(桑卫国). Review on the current state and future development of the macro-scale plant ecological models [J]. *Acta Phytoecol Sin(植物生态学报)*, 2002, 26(Supp.):98-106.(in Chinese)

- [5] Huang X(黄桦). Application and perspective on mathematical and computer simulation in theoretical ecology [J]. J Nanjing For Univ (Natl Sci)(南京林业大学学报自然科学版), 2001, 25(5):63-66. (in Chinese)
- [6] Liu L M(刘利民), Wu S W(吴素文). The mathematical model on ecology [J]. J Shenyang Agri Univ(沈阳农业大学学报), 2000, 31(3):295-299. (in Chinese)
- [7] Yu G R(于贵瑞). A conceptual framework and the ecological basis for ecosystem management [J]. Chin J Appl Ecol(应用生态学报), 2001, 12(5):787-794. (in Chinese)
- [8] Yu Z L(于振良), Zhao S D(赵士洞). Advances of gap model [J]. Chin J Ecol(生态学杂志), 1997, 16(2):42-46. (in Chinese)
- [9] Sang W G(桑卫国), Ma K P(马克平), Chen L Z(陈灵芝), et al. A brief review on forest dynamics models [J]. Chin Bull Bot(植物学通报), 1999, 16(3):193-200. (in Chinese)
- [10] Yu Z L(于振良), Zhao S D(赵士洞). Simulation of oak forest succession in broad-leaved Korean pine at Changbai mountain [J]. J Jilin For Univ(吉林林学院学报), 1997, 13(1):1-4. (in Chinese)
- [11] Li C R(李传荣), Guo Q X(国庆喜), Liu L J(刘丽娟), et al. Dynamical simulation on young and middle-aged forests of Korean pine (*Pinus koraiensis*) [J]. J Northeast For Univ(东北林业大学学报), 2000, 28(3):57-60. (in Chinese)
- [12] http://www.forestry.ubc.ca/forestmodels/mod/intro/mod_intro.html [EB/OL]
- [13] http://eco.wizuni-kassel.de/model_db/mdb/coupmodel.html [EB/OL]
- [14] Gustafsson D, Stähli M, Jansson P-E. The surface energy balance of a snow cover: Comparing measurements to two different simulation models [J]. Theor Appl Climatol, 2001, 70:81-96.
- [15] Zhao J(赵军), Meng K(孟凯). Simulation and analysis of soil water content and moving [J]. Chin J Soil Sci(土壤通报), 2002, 33(5):324-328. (in Chinese)
- [16] Zhao J(赵军). Application of COUPMODEL in the research of soil water and heat process [J]. Syst Sci Comp Stu Agri(农业系统科学与综合研究), 2001, 17(4):250-252. (in Chinese)
- [17] VEMAP(Vegetation-Ecosystem Modeling and Analysis Project). Comparing biogeography and biogeochemistry models in a continental-scale study of terrestrial ecosystem responses to climate change and CO₂ doubling [J]. Glob Biogeochem Cycl, 1995, 9:407-437.
- [18] Zhou G S(周广胜), Zheng Y R(郑元润), Chen S Q(陈四清), et al. NPP model of natural vegetation and its application in China [J]. Sci Silv Sin(林业科学), 1998, 34(5):2-11. (in Chinese)
- [19] Zhang H(张宏), Fan Z L(樊自立). Studies on a NPP model of salinized meadow in the north of tarim basin [J]. Acta Phytoecol Sin(植物生态学报), 2000, 24(1):13-17. (in Chinese)
- [20] Zhang N(张娜), Yu Z L(于振良), Zhao S D(赵士洞). Simulation of spatial distribution of vegetable transpiration in Changbai mountain [J]. Resour Sci(资源科学), 2001, 23(6):91-96. (in Chinese)
- [21] Zhang N(张娜), Yu G R(于贵瑞), Zhao S D(赵士洞), et al. Ecosystem productivity process model for landscape based on remote sensing and surface data [J]. Chin J Appl Ecol(应用生态学报), 2003, 14(5):643-652. (in Chinese)
- [22] Peng S L(彭少麟), Fang W(方炜). Studies on dynamics of *Castanopsis chinensis* and *Schima superba* population in forest succession of Dinghushan Mountain [J]. Acta Phytoecol Sin(植物生态学报), 1995, 19(4):311-318. (in Chinese)
- [23] Chen X W(陈雄文), Wang F Y(王凤友). Simulation of the potential responses of mixed coniferous and broad-leaved Korean pine communities by BKPF model [J]. Acta Phytoecol Sin(植物生态学报), 2000, 24(3):327-331. (in Chinese)
- [24] Chen X W(陈雄文), Wang F Y(王凤友). Simulation of potential responses of clear-cut of mixed coniferous and broad-leaved Korean pine forest in Yichun to climate change by BKPF model [J]. Chin J Appl Ecol(应用生态学报), 2000, 11(4):513-517. (in Chinese)
- [25] Sang W G(桑卫国), Chen L Z(陈灵芝), Ma K P(马克平). Research on succession model FOROAK of Mongolian Oak - Korean pine (*Quercus mongolica* - *Pinus koraiensis*) forest [J]. Acta Bot Sin(植物学报), 1999, 41(6):658-668. (in Chinese)
- [26] Yan X D(延晓冬). Several basic issues of forest gap model I. Effect of simulated plot area [J]. Chin J Appl Ecol(应用生态学报), 2001, 12(1):17-22. (in Chinese)
- [27] Yan X D(延晓冬), Zhao S D(赵士洞), Fu C B(符淙斌), et al. How should the Xiao Hinggan Mt. forests change with potential climate change: A simulation study [J]. J Natl Resour(自然资源学报), 1999, 14(4):372-376. (in Chinese)
- [28] Yan X D(延晓冬), Zhao S D(赵士洞), Yu Z L(于振良). Modeling growth and succession of northeastern China forests and its applications in global change studies [J]. Acta Phytoecol Sin(植物生态学报), 2000, 24(1):1-8. (in Chinese)
- [29] Yan X D, Fu C B, Shugart H H. Simulating the effects of climate changes on Xiaoxing'an Mountain forests [J]. Acta Phytoecol Sin, 2000, 24(3):312-319.
- [30] Cheng G W(程根伟), Luo J(罗辑). Successional features and dynamic simulation of sub-alpine forest in the Gongga mountain, China [J]. Acta Ecol Sin(生态学报), 2002, 22(7):1049-1056. (in Chinese)
- [31] Botkin D B, Janak J F, Wallis J R. Some ecological consequences of a computer model of forest growth [J]. J Ecol, 1972, 60:849-872.
- [32] Botkin D B. Forest Dynamics: An Ecological Model [M]. Oxford: Oxford University Press, 1993.
- [33] Xiao D N(肖笃宁). An overview of contemporary landscape ecology advance home and abroad from the IALE' 95 world congress [J]. Adv Earth Sci(地球科学进展), 1996, 11(4):383-387. (in Chinese)
- [34] Jian L R(普利荣), Li M Y(李明阳). A study on computer simulation of dynamic of forest landscape in Lin'an, Zhejiang Province [J]. J Northwest For Univ(西北林学院学报), 2001, 16(3):42-45. (in Chinese)
- [35] Su W G(苏文贵), Chang Y(常禹). Model methods on landscape dynamic studies [J]. Resour Ecol Envir Net(资源生态环境网络研究动态), 1993, 4(4):31-33. (in Chinese)
- [36] Li F(李锋). The theoretical analysis on the landscape ecological method application in desertification monitor [J]. Arid Zone Res

- (干旱区研究), 1997, 14(1):69-73.(in Chinese)
- [37] Wang X L (王学雷), Wu Y J (吴宜进). The application of the Markov model on the dynamic change of wetland landscape pattern in four-lake area [J]. *J Huazhong Agri Univ*(华中农业大学学报), 2002, 21(3):288-291.(in Chinese)
- [38] Costanza R, Sklar F H, Day J W J. Modeling spatial and temporal succession in the Atchafalaya *Terrebonne marsh* estuarine complex in south Louisiana [A]. In: Wolfe D A. *Estuarine Variability* [C]. New York: Academic Press, 1986. 387-404.
- [39] NSFC(国家自然科学基金委员会). *Global Change: Our Opportunity and Challenge* [M]. Beijing: China Higher Education Press, Beijing, Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 1998. 63.(in Chinese)
- [40] Melillo J M, McGuire A D, Kicklighter D W, et al. Global climate change and terrestrial net primary production [J]. *Nature*, 1993, 363:234-240.
- [41] Pardon W J, Stewart J W, Cole C V. Dynamics of C, N, P and S in grassland soils: a model [J]. *Biogeochemistry*, 1988, 5:109-131.
- [42] <http://www.gsf.de/UFIS/ufis/modell35/modell.html>[EB/OL]
- [43] Running S W, Hunt Jr E R. Generalization of a forest ecosystem process model for other biomes, BIOME-BGC, and an application for global-scale models [A]. In: Ehleringer J R, Field C. *Scaling Processes between Leaf and Landscape Levels* [M]. Orlando: Academic Press, 1993. 141-158.
- [44] Potter C S, Randeron J, Field C B, et al. Terrestrial ecosystem production: a process model based on global satellite and surface data [J]. *Glob Biogeochem Cycl*, 1993, 7:811-841.
- [45] VEMAP Members. VEMAP: a comparison of biogeography and biogeochemistry models in the context of global climate change [J]. *Glob Biogeochem Cycl*, 1995, 9:407-437.
- [46] Heimann M, Esser G, Haxeltine A, et al. Evaluation of terrestrial carbon cycle models through simulations of the seasonal cycle of atmospheric CO₂: first results of a model intercomparison study [J]. *Glob Biogeochem Cycl*, 1998, 12:1-24.
- [47] Tian H Q (田汉勤). Dynamics of the terrestrial biosphere in changing global environments: data, models, and validation [J]. *Acta Geograph Sin*(地理学报), 2002, 57(4):379-388.(in Chinese)
- [48] Ni J(倪健). BIOME models: main principles and applications [J]. *Acta Phytoecol Sin*(植物生态学报), 2002, 26(4):481-488.(in Chinese)
- [49] Jiang G M(蒋高明). A review on the response of terrestrial net primary production to global changes [J]. *J Plant Resour Envir*(植物资源与环境), 1995, 4(4):53-59.(in Chinese)
- [50] Zhang J H(张佳华), Xu Y F(徐永福), Xu X D(徐祥德). Eco-environment dynamic under landuse change in grassland ecosystem based on biogeochemical model [J]. *J Soil Water Cons*(水土保持学报), 2003, 17(1):166-169.(in Chinese)
- [51] Huang Z L(黄忠良). Application of a CENTURY model to management effects in the productivity of forest in Dinghushan [J]. *Acta Phytoecol Sin*(植物生态学报), 2000, 24(2):175-179.(in Chinese)
- [52] Krieger H, Schaefer H, Peng S L(彭少麟), et al. Growth dynamics of a planted *Eucalyptus exserta* (F. Muell.) stand in south China — Adaptation of a generic simulation model [A]. In: *Tropical and Subtropical Forest Ecosyst Vol. 7* [C]. Beijing: Science Press, 1990. 127-140.(in Chinese)
- [53] <http://www.gsf.de/UFIS/ufis/modell60/modell.html> [EB/OL]
- [54] Bossel H, Schaefer H. Generic simulation model of forest growth, carbon and nitrogen dynamics, and application to tropical acacia and European spruce [J]. *Ecol Model*, 1989, 48:221-265.
- [55] Bossel H. TREEDYN3 forest simulation model [J]. *Ecol Model*, 1996, 90:187-227.
- [56] Bossel H, Schaefer H, Wang Z H(王铸豪), et al. System analysis and simulation of carbon and nitrogen dynamics of an *Acacia auriculaeformis* stand in south China [A]. In: *Acta Botanica Austro Sinica Vol. 4* [M]. Beijing: Science Press, 1989. 235-251.(in Chinese)
- [57] Peng C H, Liu J X, Dang Q L, et al. TRIPLEX: A generic hybrid model for predicting forest growth and carbon and nitrogen dynamics [J]. *Ecol Model*, 2002, 153:109-130.
- [58] Marland G, Schlamadinger B. Biomass fuels and forest management strategies: How do we calculate the green-gas emissions benefits? [J] *Energy*, 1995, 20:1131-1140.
- [59] <http://www.joanneum.at/gorcam.htm> [EB/OL]
- [60] Schlamadinger B, Marland G. Full fuel cycle carbon balances of bioenergy and forestry options [J]. *Ener Conver Manag*, 1996, 37: 813-818.
- [61] Schlamadinger B, Marland G. The role of forest and bioenergy strategies in the global carbon cycle [J]. *Biom Bioen*, 1996, 10: 275-300.
- [62] Landsberg J J, Waring R H. A generalised model of forest productivity using simplified concepts of radiation-use efficiency, carbon balance and partitioning [J]. *For Ecol Manag*, 1997, 95: 209-228.
- [63] <http://www.ffp.csiro.au/nfm/mdp/bevr/model.html> [EB/OL]
- [64] <http://www.nrel.colostate.edu/projects/century5/> [EB/OL]
- [65] Liu J X, Peng C H, Dang Q L, et al. A component objective model strategy for reusing ecosystem models [J]. *Comp Elec Agri*, 2002, 35:17-33.
- [66] <http://flash.lakeheadu.ca/%7Echpeng/> [EB/OL]
- [67] Landsberg J. Physiology in forest models: History and the future [J]. *FBMIS*, 2003, 1:49-63.
- [68] Foley J A, Prentice I C, Ramankutty N. An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics [J]. *Glob Biogeochem Cycl*, 1996, 10:603-628.
- [69] Daly C D, Bachelet J M, Lenihan R P, et al. Dynamic simulation of tree-grass interactions for global change studies [J]. *Ecol Appl*, 2000, 10:449-469.
- [70] Guo Y(郭焱), Li B G(李保国). Advances on virtual plant [J]. *Sci Bull*(科学通报), 2001, 46(4):273-280.
- [71] Reffey P, Houllier F. Modelling plant growth and architecture: some recent advances and applications to agronomy and forestry [J]. *Curr Sci*, 1997, 73(11):984-992.