

文章编号: 1007-6301 (2001) 03-0217-10

植物响应气候变化模型模拟研究进展

李双成

(北京大学城市与环境学系, 北京 100871)

摘要: 尽管温室气体的增温效应及幅度大小具有很大的不确定性, 存在许多分歧, 然而植物对于气候变化的响应研究仍然成为众多学者关注的热点。近十年来, 国内外学者从模型模拟的角度进行了多层面定量研究。归纳起来, 已有的模型可以归并为生物地理相关模型、生态响应面模型、立地模型、植物生理模型以及统计模型等五类。本文逐一进行了评述, 分析了它们的优势与不足, 最后对模型模拟的发展趋势进行了展望。

关键词: 植物种; 气候变化; 定量模拟; 模型

中图分类号: P935.1; P467 **文献标识码:** A

1 引言

近 10 年以来, 虽然温室气体的增温效应及幅度大小具有很大的不确定性, 存在着诸多分歧^[1,2], 然而植物/植被对于气候变化的响应研究仍然成为众多学者关注的热点^[3~6]。大量的研究集中于全球变化特别是温度增高和二氧化碳倍增情景下, 有关: (1) 植物生长状态及生物量; (2) 种群的构成成分及动态; (3) 群落的结构、功能和空间构型; (4) NPP 及植被分布范围和界线的变化模拟上。种类繁多的模型虽然均为模拟植物及其复合体对于全球变化的响应而构建, 但空间尺度、参数设置、模拟对象的层次水平和性质等方面存在着诸多差异。模型的空间尺度小至 0.1 ha (林窗模型), 大到整个地球系统 (生物圈模型); 模型的环境参数可少至只有气温, 多至包括气候、土壤、地形及扰动等多种因子; 模型模拟对象的层次水平从个体、种群、群落、植被一直到整个生物圈; 模拟对象的特性或生长、死亡等生理过程, 或生物量及 NPP 的变化, 或生态系统的结构、功能和动态, 或分布区和分布界线的变化等。

2 主要的定量模拟方法

根据作者目前所掌握的资料情况, 将近年来的模拟研究分成生物地理相关模型、生态响应面模型、立地模型、植物生理模型和统计模型 5 类。

收稿日期: 2001-05; 修订日期: 2001-07

基金项目: 国家重点基金项目资助 (NSFC No. 49731020); 中国科学院“九五”重大项目资助 B (KZ951-B1-203)

作者简介: 李双成 (1961-), 男, 河北平山人, 博士后, 研究方向为区域环境和生态系统评价与持续化管理, 地学与生态学建模等, 近年发表论著 30 余篇 (部)。

2.1 生物地理相关模型 (biogeographic correlation approach)

生物地理相关模型或称气候-植被分类模型假定大尺度的植被分布与气候之间存在着某种对应关系, 特定的生物气候特征必然导致特定的植被类型。这类模型的理论基础可以追溯到 Humboldt (1867)、Kppen (1900, 1918, 1936)、Thornthwaite (1931, 1933, 1948)、Grisebach (1938) 和 Holdridge (1947, 1959, 1967) 等人的开创性工作^[7]。其中, Holdridge 的生命地带 (Life Zone) 被引述较多。生命地带的具体气候指标是生物温度 (BT)、降水 (P) 和可能蒸散率 (PER)。Holdridge 以这三个指标各以 60 相交所构成的等边三角形图解来决定植被类型的位置, 确定植被类型与其气候条件的数量关系, 并依此划分生命地带。由这三个变量的梯度构成的三角形及其界线在三角形内所分割的 30 个蜂窝状的六角形小单位即是各个植物群落所代表的生命地带及其相应气候指标的组合。近年来, 在研究植物对于全球变化的响应中, Holdridge 的生命地带系统被广泛应用于模拟植物及其复合体在 4 种 GCMs 下可能的消长及其空间分布格局的位移。

Emanuel 等 (1985) 利用生命地带系统预测了地球植被的可能变化^[8]。Henderson-Sellers (1990) 对其进行了简化, 仅用 9 个级别表征植被与气候因子的相互关系, 并首次把植被融合进全球气候模型。Monserud 等 (1993) 用调整的布迪科模型预测了在四种 GCMs 模式下的全球植被的变化状况, 其中气候变量为干燥指数 (DI) 和潜在蒸散 (PE)。研究结果表明, 最稳定的植被类型为沙漠和极地冰川, 温带植被变化最大, 苔原、泰加林和温带森林向极地扩张, 热带和亚热带植被类型将扩张其分布范围^[9]。

张新时、周广胜等 (1996) 根据中国的实际情况修订了生命地带的一些指标, 以提高预测的准确性和区域适应性。以区域潜在蒸散作为气候-植被分类的热量指标, 称为区域热量指数; 以区域实际蒸散与区域潜在蒸散的比值反映土壤干湿程度, 称其为区域湿润指数。应用修订后的指标预测不同 GCMs 下的植被可能的变化状况。结果表明, 我国自然植被在气温增加 2 或 4、降水增加 20% 时, 森林和草原的面积都有所减少, 且随着温度的升高而减少, 沙漠化趋势增强^[10]。刘春迎计算了与中国主要植被类型相对应的 Kira 的温暖指数、寒冷指数和干燥指数。结果表明, 温暖指数和干燥指数与中国主要植被类型及其分布格局相关密切^[11]。

生物地理相关模型不仅用于预测植被类型的空间格局随气候变化而产生的可能变化上, 而且用于模拟和预测 NPP 的可能时间变化上。杰出的工作当数 Melillo 和 McGuire (1993) 建立的陆地生态系统模型 (TEM)^[12]。该模型用 18 种未受扰动的顶极植被类型为计算背景资料, 模拟全球碳和氮的循环流动, 并将它用于估算全球初级生产量格局。

生物地理相关模型还用于模拟和预测植物常见种和优势种在气候变化下的可能分布状况。倪健等 (1997) 用生命地带理论分别预测了气候条件变化和 CO₂ 倍增条件下中国亚热带常绿阔叶林优势种及常见种分布区的可能变迁。其结论是: 在 CO₂ 倍增, 气温分别升高 2 和 4, 降水增加 20% 的条件下, 常绿阔叶林优势种及常见种的分布范围将有较大发生变化。气温升高 2, 纬向和经向上都扩大了 3 度左右; 气温升高 4, 纬向上扩大了近 6 度, 经向上有的种扩大, 有的种缩小^[13]。

生物地理相关模型研究植物/植被对于气候变化的响应属于 Top-down 的研究方法, 其特征是从宏观场景上把握植被分布现状及其可能的变化格局。这一研究方法存在着明显的不足, 正如 Prentice (1990) 在评论 Holdridge 生命地带系统时指出的, 该系统在全球应用

的精度小于 40%，经修改后的精度仍然不超过 60%。究其原因，除了 GCM 研究成果的误差外，这一方法本身也存在着缺陷。首先，将气候与植被之间的关系视为平衡、线性和瞬时关系，忽略了植被对于气候作用响应的时滞以及植被的反馈效应，同时将温室气体浓度变化引起的气候变化视为全球均一，没有考虑各地具体情况及植被的动态演替、遗传变异等因素。其次，用于驱动气候变量的数据来源于气象台站的百叶箱观测资料，不论使用何种内插和校正技术，均存在着不可避免的误差。第三，气候变量的选择多为均值。事实上，正如黄秉维先生一贯指出的那样，均值，特别是年均值在任何时候和地点都难以出现。

随着模型研究的进一步深入，该类模型逐渐向动态方向演化，即融入时间变量^[14]。同时在生物自身参数的选择上，逐步并入竞争、传布等内在生理生态机制。模型的环境变量更加复杂，并入一些瞬时不规则的变量。同时，这些模型正在逐渐并入 GCMs 模型体系，来预测植被结构和功能的变化。一些学者建议在全球尺度上使用静态的生物地理相关模型以确定植被带的可能变化，在较小的尺度上采用动态模型以表达植被内发生的变化^[15]。

2.2 生态响应面模型 (ecological response surface models)

生态响应面模型的理论基础是将植物的多度或丰度视为气候变量的多元回归函数，以构建的回归方程来预测植被的变化情况^[16, 17]。一般来说，构建完善的生态响应面模型对于预测种的局部多度和地理分布范围有较高的准确性（达 80% ~ 97%）。Overpeck 和 Bartlein 使用响应面模型分析了美国东北部森林对于气候变化的响应后得出结论——“甚至轻微的气候变化都能对自然植被产生显著的影响”。于革、孙湘君等（1998）应用花粉植被化模拟技术对中国表土花粉进行了现代植被模拟，对 6 ka 化石花粉资料进行了中全新世植被模拟。模拟结果显示，中国东部的森林植被向北推移约 300 ~ 500 km，西北部荒漠植被和草原植被面积大大缩小，青藏高原植被显著地退缩^[18]。

生态响应面模型多应用古孢粉数据去重构森林响应古气候的过程。正如 Watts 等（1992）评论的那样，孢粉取样的时间长度和空间分辨率使得对孢粉数据的有效性产生疑问。另外，由于种迁移的时滞使得植物个体在响应气候变化上产生错位或变形，种响应的时空差异将使花粉数据产生巨大的误差。因此，古气候-植被研究中分辨率较粗的缺陷以及结果解释的困难，使得它在外推到将来气候对植物的作用时难以取得精确的结论，特别是在短于 100 ~ 200 年的区域尺度上。

除了上述在取样精度等方面缺陷外，生态响应模型还存在如下问题：（1）混淆了基础生态位和实际生态位及其两者在与环境因子相关中的差异。往往以实际生态位作为模型的构建基础；（2）生态响应面模型是经验性而非机制性的。现在回归方程的因子与影响植物分布的因子是相关的，但与各类气候因子直接的相关性随着气候变化可能改变。过去和将来气候有明显的不同特征，为了区分时滞与个体响应，响应面对过去气候的反演必须用详细的气候数据进行测试（季节构型、日夜差异以及变化性），而不是对过去平均温度偏差的估计。但事实上，如此详细的数据是不可能得到的。（3）忽略地形和微气候的影响。种的分布及其多度也许受大范围地形的控制和影响，作为回归分析的输入参数如果不考虑地形的作用，误差就会不可避免产生。

2.3 立地模型 (stand models)

传统的森林立地模型包括生态系统过程模型（以林窗模型为代表）和生物地球化学系统模型两类。后者常关注森林的生理特征或营养循环，包括光合作用的碳收益和分配、营

养吸收和分配过程。实际上,生物地球化学模型往往和下述的植物生理模型难以区分。有关此类模型的评述将放在植物生理模型中进行。

最早的立地模型是由美国学者Newnham于1964年建立的。70年代后,以单木为基础的立地模型在模拟森林生长和动态演替方面得到广泛使用和发展。其中,林窗模型得到迅速发展,从最早的JABOWA、FORET及其变种,到最近的SORTIE、FORCLM等,已经发展成为一个庞大的模型体系,被广泛用于评价气候对森林的作用以及森林对气候变化的响应研究^[19~21]。

林窗模型通过模拟数十个林窗大小(约1/12 ha)的小样地上的树木生长、死亡来反映整个森林的生长、死亡和更新过程。每一个种被分配一个与年龄相关的最大生长率,然后通过代表环境限制(光、营养、水和温度)的响应函数来降低其生长率。在模拟扰动效应时,树木的死亡作为混沌过程以两部分被模拟,其中的内禀死亡概率由每一树种期望的寿命决定,而外部死亡概率由生长率决定。树木的死亡对于新树种的生长释放了空间,或释放了底层灌木的空间,为新种的萌发提供了条件。模型中的全部树种的种子能够到达所有生境地点,但种子萌发和幼苗生长受到环境条件的限制。

林窗模型中的核心参数是基于植物生长的气候响应函数。其中,温度和湿度的生长响应函数在模拟森林对于气候变化响应时是决定其地理分布的主要因子。温度响应函数是简单的抛物线,它预测最大的生长出现在地理分布的南北中点上,在南北界线上其生长降至零。极端温度如高温和低温都使生长率非常低,最终导致树木死亡。湿度响应函数反映了在树木生长与生长季节的干旱天数(由降水和潜在蒸散量决定)之间存在着负的线性或曲线关系。由此可见,该类模型混同了气候和环境因子在决定分布界线上的作用,特别是忽略了竞争的作用。问题还在于,尽管树木生长与生长季节的温度、生长季节的长度、夜间温度、降水与蒸散量的对比等因素高度相关,但不能肯定在将来的气候条件下相关性会有什么变化。另外,各地的森林同所在地环境因子变量的相关性不同。Hogg(1994)发现在加拿大中部的北方针叶林的北缘,森林同降水与蒸散的平衡密切相关,但同温度相关性很差,同时干旱和火对于森林的影响也很重要^[22]。Bonan和Sirois(1992)年使用生态生理模型评价温度对于云杉的作用后得出结论,这个种的北部界线没有直接受生长季低温的影响,而在南部边缘温度的作用却十分显著。他们认为,尽管森林立地模型模拟森林的分布和变化与观测的基本一致,但模型的结果却常发生错误的推理,原因在于模型是基于植物与气温之间相互作用而建立的,而实际上森林是沿着温度梯度而分布,也就是说温度是同其它因子相互作用对森林的生长和分布产生作用。

20世纪80年代中期以后,林窗模型逐渐被用于森林的中长期动态变化预测上。这期间,响应函数多采用基于实际的生长函数,模型的参数选择日趋复杂,外部环境参数除降水和气温外,还考虑了湿度、土壤养分条件及火、大风、暴雪等逆境参数,植物生理参数除生长、死亡外还考虑了光合作用、呼吸作用及碳的分配,在森林动态演替参数上着重考虑了竞争。这类模型的成功代表是HYBRID^[23]和FORCLM^[24]。

林窗模型最近的进展包括:(1)对生理过程更详细的表达以及生长函数的不断完善;(2)模拟空间尺度拓展到三维。一般林窗模型将景观在二维空间按大约100 m²面积划分成均质性的斑块,而Arcadia则将立地在三维空间按大约1 m³体积划分成均质性的单元格,模拟植物特征参量在垂直方向上的差异^[25];(3)与其它统计模型如元胞自动机和空间相关

理论等结合, 模拟植物生长的空间分布格局。

林窗模型源于小面积的森林模拟, 扩展到中尺度以上模拟植物/植被对于全球变化的响应, 其参数和过程很难做到尺度的平滑变换。同时, 响应函数的确定往往带有明显的区域性, 其预测结果的普适性较差。

2.4 植物生理模型 (plant physiological models)

植物生理模型在植物个体、立地-区域、大陆三个层次上模拟植物的生长和演化过程。在植物个体水平上, 建模时主要考虑的因子是与植物生长、光合作用和外貌有关的水分循环、养分循环等过程参数。POPULUS 模型中选用的参数为光合作用、碳分配及生长状况。在立地-区域层次上, FOREST-BGC 模型计算了日净初级生产力及其相关因子、年落叶分解率等^[26]。该模型对叶面积指数比较灵敏, 主要用以模拟在生态系统水平上对于气候变化的潜在响应。Burke 等在考虑了影响 C3 和 C4 植物光合作用的温度、湿度、CO₂ 浓度后, 借助 GIS 技术, 将立地-区域模型用于草地生态系统的动态模拟, 其环境参数为水、营养流及碳循环^[27]。

在大陆级水平上, Neilson 提出了一个基于规则的模型, 该模型以水分平衡计算为依托, 同时考虑了一些扰动因素, 如火的作用。该模型有一系列的二分开关指向满足条件 (气候、火等) 的植被类型。当气候发生变化时, 群落的外貌类型发生变化。这一模型没有阐述其变换的机制, 也没有考虑竞争及植被的滞后, 在一定程度上可以认为它是基于规则的气候-植被分类模型^[28]。

构建这些模型的共同前提是确定植物生理生态特性与环境变量的相关关系, 然后依此来预测植物生长及分布。例如 Woodward 曾以辐射、温度、湿度和降水为环境指标, 建立植物对最低温度、生长季长度、热量和水分平衡响应关系, 预测植物的功能类型和植被叶面积指数 (LAI) 随气候变化而产生的变化^[29]。植物的功能型模型中, 国际应用系统分析研究所 (IASA) 的生物群落模型 (BDM) 有较强的代表性。到现在为止, BDM 发布了三个版本。BDM1 从生理角度以 14 种不同的 PFTs (植物功能类型) 的分布来预测全球植被外貌格局。驱动变量是最低温度 (最冷月平均温度)、年积温和水分供应能力 (降水的季节性和土壤保水能力结合的干旱指数)。根据预测的各栅格上的 PFTs, 模型以确定的优势等级选择潜在的主导类型。BDM2 模型作了一些改进, 比如利用代表土壤质地敏感性和影响蒸散的 FPC (叶投影盖度) 的双层土壤模型和碳平衡模式来计算和比较不同植被类型组的初级净生产量 (NPP), 同时改变预先设置等级的方法, 依据 FPC 预测不同的 PFTs。

MAPSS (Neilson, 1995) 是一个生物地理模型, 它以月降水、平均月气温、水蒸发、风、高度以及土壤特征 (土层深度、沙、粘质及岩石破碎物) 等参数预测植被的潜在分布。该模型包括了一个子模型以计算植物的水分可利用程度, 一个基于规则的子模型用于确定作为温度阈值和水分可利用函数的气候带、生命型 (树、草和灌木) 以及植物类型。当树遮荫限制草生长时, 最大生境所能支撑的潜在叶面积指数 (LAI) 反复计算使得草和树竞争以使用完生境中的可利用水分, LAI 的阈值被用于确定植被类型。

基于植物生理的模型在小尺度层次上考虑因素较多, 模拟动态变化较为真实, 但如何平滑地进行尺度变换仍是一个难题。在较大尺度上, 该类模型通常依据生物群落分类模拟存在于陆地环境 (植被和土壤) 和大气之间的碳交换。在这种情形下, 生物群落类型作为离散变量, 即将生物群落类型定义为空间上离散的单元。实际上, 自然界中植被和土壤是

在空间上连续分布的。尽管连续变量的离散化处理是数学模型中常使用的方法,然而模型的这种处理方法不可避免地引起误差。

2.5 统计模型 (statistical models)

20 世纪 80 年代以后,随着空间统计学(地统计学)的再度兴起,模拟植被变化的统计模型得到较大发展。目前较为成熟的有马尔科夫转移矩阵和元胞自动机两大类以及两者的结合模型。

(1) 元胞自动机模型: 种在植物群落中一般为聚集分布,并和周围的种发生竞争等关系,受邻近种的影响较为显著。因而植物种及其个体空间分布格局受到广泛的重视^[29]。元胞自动机是离散时间、空间和状态的动态模型。元胞可以不同的方式连接,最简单的方式是根据它们的空间位置几何连接,比如一维或二维方格,或在六边形图形内。元胞能同步改变它们的状态,也就是所有的元胞改变它们的状态是同时的。一个元胞的命运取决于它相邻元胞的状态以及相应的转移函数。

元胞自动机广泛应用于模拟植物及其复合体的空间分布格局及其时间变化。Crawley 和 May 1987 年模拟了一年生和多年生植物之间的竞争; Marsula 和 Ratz 1994 年模拟了火对于植物种的效应; Molofsky 1994 年模拟了理论种群的空间分布格局的形成; Dytham 1995 年模拟了两种植物之间的共存; Loh 和 Hsieh 1995 年模拟了萨王纳景观的演替; Balzter 等 1996 年模拟草坪上三种植物种群的动态变化。

元胞自动机模型应用到植物对于全球变化响应研究上具有广阔的发展空间。目前存在的问题是转移函数过于简单,缺乏足够的生物学和地学意义。制定合适的规则是细胞自动机模型的重要任务。不论从 Bottom-up 方式对规则反复改进,还是以 Top-down 方式由一个特定的算法确定规则,当确定结构的时间和空间依赖性时必须审慎。不同时间和空间滞后的协方差图可以应用到正确决定邻域动态和合适的时间依赖性上。

(2) 单一马尔科夫链模型: 马尔科夫链模型被广泛用于模拟生态系统的动态变化,如草地、海洋、森林、珊瑚礁、景观以及土地利用动态等^[31]。马尔科夫模型通常是计算生态系统成分如年龄组、植被类型或空间位置的转移矩阵来达到模拟动态变化的。虽然马尔科夫模型对于模拟群落的变化具有特定的用途,但传统的马尔科夫模型是静止或时间均一的,这种模型仅当系统具有随时间不变的转移概率和不变的状态或类别时才是可用的。静止的马尔科夫模型对于模拟群落的原生演替是不适宜的,因为种在不同的时间发生和侵入,不是所有的植被类型能贯穿整个模拟过程;当一种发生时,开始稀少,尔后种的多度逐渐增大,新种每年都在增加,个体的数目随时间盛衰,气候条件年际之间剧烈改变。因此,转移概率是随时间变化的。用静止的单一转移矩阵映射将来的变化是不可靠的,需要更为复杂的转移矩阵模型来模拟群落的变化。

(3) 时空的马尔科夫链 (spatio-temporal Markov chains, STM C) 模型: 一些学者尝试将空间维引入马尔科夫链形成 STM C。将具有空间维的数据融入马尔科夫链,使得每一点单独通过马尔科夫链,解释它的位置,形成了每一时间步骤的状态空间图。这样马尔科夫链是空间的,因为通过链的每一点的位置都被认为是相当重要的。Acedo 等采取了另外的方法将马尔科夫链空间化^[32]。环境因子如温度、土壤湿度和土壤肥力取值范围为 0~1, 储存在 GIS 中,用于调整每一元胞的半马尔科夫模型的参数。分析结果传至 GIS 中用于显示和分析。每一元胞被视为林窗大小的镶嵌体,它的状态被作为几种覆盖类型的面积的比例。

三种环境因子相乘以计算每一元胞的复合限制因子。转移概率用这些复合因子赋予权重。为了包括邻域的效应,通过平均所有元胞包围的元胞的每一类型的覆盖图层得到新的变量。然后,转移概率与校正因子相乘以确保每一列的转移概率之和为 1。业已证实,空间零阶 STM C 模型在一定条件下具有遍历态分布。模拟显示,较高空间阶的 STM C 模型也具有各遍历态分布^[33]。

3 对各类模型的综合评价

上面评述的各类定量模型虽然在模型结构、参数设置等方面有所区别,但在建模的最终目的上却是一致的,都欲定量模拟植物及其复合体随环境变化而出现的变化态势。生物地理相关模型从宏观场景上把握了气候和植被的相关关系,并依此映射关系作为预测植被变化的根据。模型关系简洁、结构简单,适宜模拟大范围植被带的变迁。然而,其平衡的关系范式限制了模型的准确性和适用范围。如果说,生物地理相关模型的构建是以现时植被和气候关系为基础的话,那么生态响应面模型则是以古气候和古植被的关系来预测现时和将来植被的变化,其模型映射的时间范围更长,不确定性更大。以林窗模型为主的立地模型源于小尺度的植物生长过程与环境因子的关系,外推到大尺度空间用于确定植物在气候变化下的动态。要完成模拟和预测工作,这类模型必须在空间和时间上均要扩大尺度(scale-up),增加了模型的推广难度。现时的植物生理模型在植物个体、立地、区域、大陆三个层次上模拟植物的生理过程与气候、土壤水分、地球化学等环境因子的关系,构建完善的该类模型对于预测植物的动态变化具有较好的效果。一般来说,模型参数越多、结构越复杂,越能逼近真实系统的状态,然而构建的工作量将成倍增加,模型的易用性也会降低。完善的植物生理模型需要详尽的参数支持,事实上是不可能的。大多数模型采用如下简化策略:(1)忽略水、地球化学和植物生长之间的动态反馈,使用分立的子模型模拟这些过程;(2)在时间上忽略短期(日、季节)过程的变化;(3)聚合同类成分;(4)聚合和简化过程描述;(5)聚合和简化约束条件。简化和聚合的程度依赖于模型的使用目的。

一些模型的设计者以模型对于参数的不敏感作为模型鲁棒性的证据。实际上,一个输出结果对参数误差不敏感的鲁棒性模型可以随意设计出来,但模型的行为与现实世界无关。由不适当的公式引起的预测误差应当用结构分析而不是敏感性分析进行测试。现实情况是,由模型缺陷导致的偏差往往过高估计了植物对于气候变化的响应。这种偏差隐藏在模型的结构中,难以被察觉,而且相乘放大。

4 定量模拟的发展趋势

随着研究的不断深入,模型模拟呈现出:(1)各类定量模型正在逐步融合。例如,在大尺度的生物地理相关模型体系中加入了一些基于植物生理过程的子模型,以更加详细地描述植被带内的动态变化过程。统计类模型逐渐与植物生理模型结合,前述的元胞自动机模型中规则的制定就融入了林窗模型或植物生理模型的生长和死亡函数,以使模拟更加接近现实。马尔科夫模型中空间维的加入,则是考虑了邻域状态对元胞动态的影响,即考虑了竞争对于空间分布格局的作用。(2)逐渐考虑了植物或植被响应时滞问题。实际上,植

物或植被对于气候变化不可能是实时的,也就是说植物或植被具有惰性或惯性。惯性是已形成的植物或植被类型维持它现有存在的趋势。例如在树线上,已完成定居的植物将生存较长一段时间,树和草本植物之间的界线将在一定时段内保持稳定。又如,原来草原区由于气候变得适宜森林生长,但森林并不是立即侵入进来,草原还要生存一段时间,其外在原因很可能是平坦的地形以及火的作用,同时群落内部也存在类似阻尼的作用。在这些条件的维持下,草原与不相称的气候之间的关系还要维持较长时间。概括一些研究可以发现,单一种的界线随着气温的改变可以花费 300~2 000 a 的时间,而整个群落的改变则需要 5000 年左右的时间,当然这种变化速率不包括灾变在内。(3) 植物对于气候变化的反馈效应逐步被纳入模型体系中。近年来构建的一些大中尺度的植物生理模型中,植物及其复合体的反馈效应作为输入参数体现在模型中,不过大多数模型是作为隐含参数对待的。(4) 在区域景观尺度上的建模引起广泛关注。由于大尺度的生物相关模型和小尺度的林窗模型的运行结果需要内插和外推才能用于预测植物及其复合体的变化趋势,而外推和内插又容易引起误差和失真,因而在生态系统至景观尺度上的建模引起众多学者的关注。(5) 对空间分布格局的演化更加重视。以往的中小尺度模型多将模拟的对象及其生境视为空间均质,没有考虑空间差异,空间统计学的发展为在模型中引入空间异质性提供了技术支撑。

需要指出的是,同其它地理学和生态学的研究课题一样,尺度的转换同样是制约模型质量的问题之一。全球气候变化以及温室气体浓度的变化对于各种(时间和空间)尺度上的植被分布格局都产生作用。发生在小尺度上的变化,比如气孔的开放与关闭,最终在较大尺度发挥效应。一方面,GCMs 是模型预测的基础(作为输入参数),它们在数百公里以上的尺度上发挥作用,视所有的模拟对象为均一。另一方面,大多模型在几至数十平方米的尺度上完成,其尺度比 GCMs 小几个数量级。因此,了解大范围 GCMs 与小尺度生态系统模型之间信息传递和匹配的机制对于提高模型的质量相当重要。对于建模来说,另一个困难是将引起植物及其复合体变化的生物因子和气候因子分离开来相当困难,特别是剔除人类活动对于系统的影响几乎不可能。在这种情况下,对从环境因子与植物关系入手的建模范式需要采取审慎的态度。

参考文献:

- [1] Easterling D R et al Maximum and minimum temperature trends for the globe[J]. *Science*, 1997, **277**: 364-366
- [2] Shackley S et al Uncertainty, complexity and concepts of good science in climate change modelling: are GCMs the best tools? [J] *Climatic Change*, 1998, **38**: 159-205
- [3] Box EO, Crumpacker DW, Hardin ED. Predicted effects of climatic change on distribution of ecologically important native tree and shrub species in Florida[J]. *Climatic Change*, 1999, **41**: 213-248
- [4] Sykes M T, Prentice IC. Quantifying the impact of global climate change on potential natural vegetation[J]. *Climatic Change*, 1999, **41**: 37-52
- [5] Channell R, Lomolino M V. Dynamic biogeography and conservation of endangered species[J]. *Nature*, 2000, **403**: 84-86
- [6] 王绍强, 周成虎, 罗承文. 中国陆地自然植被碳量空间分布特征探讨[J]. *地理科学进展*, 1999, **18**(3).
- [7] Prentice K C. Bioclimatic distribution of vegetation for GCMs studies[J]. *J. Geophys. Res.*, 1990, **95**: 11811-11830
- [8] Emanuel W R, Shugart H H, Stevenson M P. Climatic change and broad scale distribution of terrestrialecosystem complexes[J]. *Climatic Change*, 1985, **7**: 29-43

- [9] Monserud R A, Tchebakova N M, Leemans R. Global vegetation change predicted by the modified Budykomodel [J]. *Climatic Change*, 1993, **25**: 59-83.
- [10] 周广胜, 张新时. 全球变化的中国气候- 植被分类研究[J]. *植物学报*, 1996, **38**(1): 8-17.
- [11] 刘春英. KIRA 指标在中国植被与气候关系研究中的应用[J]. *植物生态学报*, 1999, **23**(2): 125-138.
- [12] Melillo J M, McGuire A D. Global climate change and terrestrial net primary production[J]. *Nature*, 1993, **363**: 234-240.
- [13] 倪健, 宋永昌. 中国亚热带常绿阔叶林优势种及常见种分布与气候的相关分析[J]. *植物生态学报*, 1997, **21**(2): 115-129.
- [14] Shugart H H, Smith T M. A review of forest patch models and their application to global change research, *Clim [J]. Change*, 1996, **34**: 131-153.
- [15] Loehle C, LeBlanc D. Model-based assessments of climate change effects on forests: a critical review [J]. *Ecological Modelling*, 1996, **90**: 1-31.
- [16] Overpeck J T, Bartlein P J. Assessing the response of vegetation to future climate: Ecological response surfaces and paleoecological model validation[A]. In: Smith J B et al (eds). *The Potential Effects of Global Climate Change on the United States*[C], 1989.
- [17] Ecological response surfaces for North American boreal tree species and their use in forest classification[J]. *J. Veg. Sci*, 1993, **4**: 667-680.
- [18] 于革, 孙湘君等. 花粉植被化模拟中国中全新世植被分布[J]. *中国科学(D 辑)*, 1998, **28**(1): 73-78.
- [19] Bonan G B, Sirois L. Air temperature, tree growth, and the northern and southern range limits of *Picea mariana* [J]. *J. Veg. Sci*, 1992, **3**: 495-506.
- [20] Dale V H, Rauscher H M. Assessing impacts of climate change on forests: the state of biological modelling[J]. *Climatic Change*, 1994, **28**: 65-90.
- [21] Prentice I C, Cramer W, Harrison S P et al. A Global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate[J]. *Journal of Biogeography*, 1992, **19**: 117-134.
- [22] Hogg E H. Climate and the southern limit of the western Canadian boreal forest[J]. *Can. J. For. Res*, 1994, **24**: 1835-1845.
- [23] Frind A L, Shugart H H. A physiology-based gap model of forest dynamics[J]. *Ecology*, 1993, **74**: 792-797.
- [24] Bugman H, Fischlin A. Simulating forest dynamics in complex topography using gridded climate data[J]. *Climatic Change*, 1996, **34**: 201-211.
- [25] William S M. A three-dimensional model of forest development and competition[J]. *Ecological Modelling*, 1996, **89**.
- [26] Running S W. Testing forest-BGC ecosystem process simulation across a climatic gradient in Oregon[J]. *Ecological Applications*, 1994, **4**: 238-247.
- [27] Burke I C et al. Regional analysis of the central Great Plains[J]. *BioScience*, 1991, **41**: 685-692.
- [28] Neilson R P. A model for predicting continental scale vegetation distribution and water balance[J]. *Ecological Applications*, 1995, **5**: 362-386.
- [29] Woodward F I, Thompson G F, McKee I F. The effects of elevated concentrated concentrations of carbon dioxide on individual plants, populations, communities and ecosystem s[J]. *Ann Bot*, 1991, **67**: 23-28.
- [30] Silvertown J, Holtier S, Johnson J et al. Cellular automaton models of interspecific competition for space: the effect of pattern on process[J]. *Journal of Ecology*, 1992, **80**: 527-534.
- [31] Childress W M, Crisafulli C M et al. Comparison of Markovian matrix models of a primary successional plant community[J]. *Ecological Modelling*, 1998, **107**: 93-102.
- [32] Acevedo M F et al. Transition and gap models in forest dynamics[J]. *Ecological Application*, 1995, **5**: 1040-1055.
- [33] Balzer H, Braun P W, Kohler W. Cellular automata models for vegetation dynamics[J]. *Ecological Modelling*, 1998, **107**: 113-125.

A Review on Simulating Plant Response to Climatic Changes

L I Shuang-cheng

(Department of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China)

Abstract: While current projections of climatic change associated with increases in atmospheric greenhouse gases have a high degree uncertainty, the potential effects of climatic change on plant species and their combined units-population, community and vegetation are of increasing concern largely due to their huge economic value and ecological service functions. Many researchers have simulated the climatic effects on plants species or vegetation by using various models last decade. In sum, these models are classified into five groups, namely bioclimatic classification approach, ecological response surface approach, stand model approach, plant physiological models, and statistical model approach. In this paper, the author gives a critical review on advantages and disadvantages of the models, and finally indicates the potential trends of these models.

In conclusion, various models should be reformulated with perfect tradeoff between robustness and sensibility. Only when these models reflect more accurately realistic relationships between plant species or vegetation and climatic variables, can they be employed to simulate responses of plant species or vegetation to rapid change in climate.

Key words: Plant species; climatic change; quantitative simulation; models