

宋翔, 曾晓东. 2014. 植被生态动力学模式中萌衍方案的研究进展 [J]. 气候与环境研究, 19 (1): 117–126, doi:10.3878/j.issn.1006-9585.2012.12110. Song Xiang, Zeng Xiaodong. 2014. Overview of establishment parameterization in ecological dynamic models [J]. Climatic and Environmental Research (in Chinese), 19 (1): 117–126.

植被生态动力学模式中萌衍方案的研究进展

宋翔 曾晓东

中国科学院大气物理研究所国际气候与环境科学中心, 北京 100029

摘 要 萌衍模块是植被生态动力学模式中群体动力学方案的重要组成部分, 主要用于描述种子的生产、萌芽以及最终发展成新个体等一系列过程, 对植被群落结构和演替起着至关重要的作用。然而, 目前其参数化方案较不成熟, 不同模式的方案差异较大, 且存在众多不确定性。因此, 为了提出更加合理的萌衍方案, 作者首先从观测角度总结了影响种子生产和传播、种子库以及种子萌发和幼苗存活的各种因素; 然后围绕森林林窗模型和全球植被动力学模式的萌衍方案进行较为全面的介绍和评述, 重点关注对幼苗个体数增量的计算方案; 最后讨论其中存在的不确定性和今后的发展方向。

关键词 萌衍过程 森林林窗模型 全球植被动力学模式 种子生产 种子传播 幼苗

文章编号 1006-9585 (2014) 01-0117-10

中图分类号 P461⁺.7

文献标识码 A

doi:10.3878/j.issn.1006-9585.2012.12110

Overview of Establishment Parameterization in Ecological Dynamic Models

SONG Xiang and ZENG Xiaodong

International Center for Climate and Environment Sciences, Institute of Atmospheric Physics, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100029

Abstract Establishment submodule is an essential component of the parameterization of population dynamics in ecological dynamic models that describe the full cycle of regeneration by neglecting many of the involved processes, such as flowering, fertilization, and germination. Observations and models show that these processes critically affect ecosystem communities and succession. However, the current parameterizations of establishment are quite different, and have many uncertainties. To develop a more reasonable parameterization of establishment, the factors affecting seed production and spread, seed pools, as well as seed germination in nature are summarized. Then, the parameterizations in forest gap models as well as DGVMs are commented. In addition, the uncertainties introduced by the establishment scheme, and the possible ways to improving it, are also discussed.

Key words Establishment, Forest gap model, Dynamic global vegetation model, Seed production, Seed propagation, Saplings

1 引言

近年来, 为了研究陆地生态系统过程以及植被与大气相互作用的机理, 一系列植被生态动力学模

式发展起来, 其中主要包括森林林窗模型和全球植被动力学模式。通常, 植被生态动力学模式主要考虑种子繁殖及萌发、个体生长、资源竞争、死亡以及外界干扰等主要过程。目前, 现有的大多数模式能够较为准确地模拟出植被的生长过程和分布, 并

收稿日期 2012-06-14 收到, 2012-11-06 收到修定稿

资助项目 国家重点基础研究发展计划项目 2010CB951801, 中国科学院战略性先导科技专项 XDA05110103

作者简介 宋翔, 女, 1982 年出生, 博士, 助研, 主要从事全球植被动力学模式研究。E-mail: songxiang@mail.iap.ac.cn

大致刻画植被与气候条件之间的对应关系 (Shugart and Smith, 1992; Kucharik et al., 2000; McCloy and Lucht, 2004; Zeng, 2010)。此外, 一些植被模型已与大气模式耦合用于研究植被—大气相互作用 (Foley et al., 1998; Zeng et al., 2004; Crucifix et al., 2005; Krinner et al., 2005; Bonan and Levis, 2006; 刘少锋等, 2009; Zhi et al., 2009) 以及植被—大气相互作用对海温 (智海等, 2009) 等的影响。植被生态动力学模式的动力学方案大致包括两个方面: 个体动力学和群体动力学。个体生长过程主要包括物候, 根、茎、叶之间的碳分配以及碳周转等, 而群体动力学过程主要考虑种子萌发生长、个体死亡、个体状态变化、个体之间的竞争以及外界干扰等 (Lischke et al., 1998)。目前关于模式改进和发展的研究主要集中在前者, 而后者由于过程相对复杂、周期较长, 不易得到观测数据, 其参数化方案较不成熟, 不同模式的方案之间也存在很大差异, 尤其是萌衍过程。

自然界中, 植物繁衍和扩张的方式有很多种。对于大多数树和灌木来说, 种子生产、传播、储存和萌发以及幼苗的生长存活是其唯一有效的繁衍途径, 是形成森林的主要方式, 并且植物不同的萌衍方式也是其特有的竞争生存策略。同时, 种子产量、萌发时间和幼苗死亡率等因素直接影响该本植被的生态过程 (Grime, 2001) 和群落形成、演替等过程。种子从生产、萌发、发育成幼苗, 并最终生长成成树的过程非常复杂, 受众多环境因素 (如光照、土壤湿度、温度、积温、地上枯落物等) (Vázquez-Yanes and Orozco-Segovia, 1992; Urbietta et al., 2008; González-Rodríguez et al., 2011) 和物种自身特性 (如种子活力、质量、大小等) 的影响和限制 (Paz et al., 1999; Rey et al., 2004; Baraloto et al., 2005; 武高林等, 2006), 很难用数学公式准确地表述, 所以, 模式通常会对其进行不同程度地简化和归并。例如, 一些模式将植被按其陆气相互作用特性分成几种到十几种不同的物种或植物功能类型 (PFTs), 每种物种或植物功能类型被赋予一组物理、化学、生态特征参数。然后, 把若干种气候因子 (如年降水量、生长的温度阈值、积温、光照等) 作为判断萌衍的条件。当植物参数落入气候区间内, 即: 物种/PFT 特性满足格点气候条件时, 模式假定此物种/PFT 的种子能够在该格点内萌芽生长, 否则, 认为该格点内不存在此类物种或 PFT。

此外, 大多数模式中植被与气候的对应关系主要是依据多个物种特性的平均值划定的, 存在许多不确定性。

因此, 为了进一步提出合理的萌衍过程参数化方案, 本文首先总结了关于萌衍方面的已有观测工作, 然后对森林林窗模型和全球植被动力学模式的萌衍方案进行较为全面的介绍和评述, 最后讨论其中存在的不确定性和今后可能的发展方向。

2 萌衍过程已有的观测结果

给定区域内, 幼苗个体数通常由种子个数以及种子发育成幼苗的成活率两个因素决定, 其中前者主要取决于植被当年的种子生产量、种子库以及通过外界条件传播到此地的种子; 而后者则主要包括萌发率 (受众多的因素制约, 如: 气候条件、环境条件) 及死亡率 (包括种子死亡率、秧苗死亡率和幼苗死亡率) 等。接下来, 我们将分别从种子生产、传播、萌发三方面对已有观测工作进行介绍。

2.1 种子生产和种子库

种子生产量与植被的当前状态有密切关系, 如个体大小、树龄、覆盖度或个体密度等。通常, 只有当个体成熟后, 才能生产种子, 且种子生产量与个体大小及个体初级生产力成正比。Chambers et al. (1999) 调查表明, 剔除各种形式的种子损失后, 在种子生产丰收年, 个体较大的松树可以产 1000 以上的球果, 每个球果包含 4~16 个具有活力的种子, 个体较小的则产量较低。平均而言, 在种子生产年, 每棵树能生产 2000~8000 粒有活力的种子。当受到外界竞争压力时, 植被个体会调整用于繁衍和自身生长的资源比例, 以适应环境。如: 当水资源较为贫乏或光竞争较为激烈时, 植被通常会分配更多的资源用于根或茎的生长, 此时种子产量将相应减少 (Holmsgaard, 1956; Silvertown, 1982)。唐勇等 (1998) 研究指出, 在 1994 年 11 月至 1995 年 10 月期间, 西双版纳的次生林白背桐林的种子雨年输入量为 745 m^{-2} , 且具有较强的季节变化。同时, 杜彦君和马克平 (2012) 也指出在温带和亚热带森林, 许多树种种子产量的年际变化很强, 每隔几年会出现一次种子生产高峰, 而其他年份种子生产量为零或很低。随着个体逐渐老化, 用于维持自身生存的消耗增加, 此时的种子生产量明显下降。

一般而言, 种子一部分当年萌发, 还有一部分

则转入种子库,一部分死亡。种子的萌发率以及种子库的大小均和森林类型、林龄有关。安树青等(1996)研究表明,宝华山的落叶/常绿阔叶混交林和落叶阔叶林的土壤种子密度分别约为 255 m^{-2} 和 145 m^{-2} , 萌发率约为 29.4% 和 31.0%。曹敏等(1997)调查发现,西双版纳热带森林的中平树林(9 年林龄)和山黄麻林(6 年林龄)的种子密度分别高达 $29945\sim 31995\text{ m}^{-2}$ 和 24740 m^{-2} , 而季雨林(林龄 150 年以上)的种子密度为 $4585\sim 5905\text{ m}^{-2}$ 。此外,种子库的作用大小与外界扰动联系紧密,如: Lamont et al. (1991) 认为火灾对木本植物种子库的释放起着至关重要的作用,它可以把地表的枯落物烧掉,使土壤中的种子获得充足的阳光,冠层储备的种子落入泥土中等。Keeley (1991) 中所提到的 Pack 和 Keeley 的对照试验(未公开数据)也发现:经历过火灾的森林土壤更有利于种子的萌发,种子萌发率为 61%~80%,而相同条件下成熟林的样本的种子萌发率为 16%~29%。

2.2 种子传播

种子传播是影响种子空间分布的主要原因,并在一定程度上决定着种子的萌发几率(Hughes and Fahey, 1988; Myster, 1993)。通常,种子的传播距离以及在适宜环境着陆的可能性和种子质量/大小紧密相关(Westoby et al., 1992; Paz et al., 1999)。质量较轻的种子通过风和鸟类可传播较远距离;较重的种子则主要通过脊椎动物(牛、羊、马等)传播,并出现在演替后期(Myser, 1993)。Vieira and Scariot (2006) 统计得出:热带干旱森林的种子偏小且含水量较少,通过风传播种子的树种比例在 30% 到 63% 不等,而在较为湿润的热带森林区,大部分的种子传播是通过脊椎动物完成的,只有 0~16% 的树种靠风传播种子。Myser (1993) 对哈奇森纪念森林(Hutcheson Memorial Forest, HMF)的种子空间分布进行了研究并指出,随着与森林边缘距离的增加,树的种子密度呈指数下降趋势。

2.3 种子萌发与幼苗存活

然而,并不是所有种子都有机会萌发。在热带干旱森林区,降水的频繁变化和干旱的间歇出现是种子死亡的重要原因(Vieira and Scariot, 2006)。此外,在郁闭度较高的森林,许多种子往往落在冠层或森林下层的枯落物上,无法进入土壤。Enright and Lamont (1989) 指出,对于胡克班克木(*Banksia-hookeriana*)而言,落入土壤的种子存活率达到

81%,而裸露在土壤表面的种子存活率只有 2%。如上所说,动物是种子传播的重要途径之一,但它们也是种子的破坏者。通常,由动物传播的种子命运依赖于物种的特性和动物传播者本身(Holl and Lullow, 1997),其中一些将因动物食用或非生物因素死亡(Chambers et al., 1999)。一般而言,中等大小的种子较易被脊椎动物发现和食用,死亡率较高,偏小的种子主要是被昆虫吃掉(Vieira and Scariot, 2006)。Keen (1958) 指出一些年份中,甲虫幼虫能吃掉高达 90% 的球果,Chambers et al. (1999) 进一步指出在群体水平上,球果的死亡率在 30%~100%,其中一些树缺乏抵制昆虫的化学物质,致使每年的种子很快就被昆虫破坏掉。Myser (1993) 表明在 HMF, 约 96%~99% 的美国红枫种子、美国红橡树和北美山茱萸种子被动物捕食,毡毛山核桃和美国白蜡树的种子损失略小,约占 44%~84%。

只有当气候(光照、温度、积温等)和环境(土壤湿度等)满足一定条件时,具有活力的种子才会顺利萌芽,例如,大多数种子萌发的适宜温度区间为 $10\sim 20\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Baskin and Baskin, 1998),降水过多会大大降低种子萌发率,并且土壤水位偏高会延缓幼苗的生长,从而导致夏季幼苗存活率下降(Urbieta et al., 2008)。种子的周边环境也对种子萌发有重大影响。例如,一般而言,部分种子会落入草丛里或森林和灌木林的遮荫处。Donath and Eckstein (2011) 表明,草对种子的覆盖能够降低幼苗的出现率。Vázquez-Yanes and Orozco-Segovia (1992) 的研究也表明,在热带雨林,枯落物层在不同程度上阻止种子进入泥土,而落入土壤中的种子也会很快被枯落物遮盖,使对光照有要求的物种无法萌发等。同时该工作还指出,较大的种子比小种子更易萌发,冲破枯落物层并最终成活。另一方面,枯落物的遮盖或遮荫也会对种子起到一定的保护作用。例如,在热带森林的干旱区,空地的蒸发量往往很高,土壤较为干旱,而遮荫处的土壤湿度较大,较为适宜种子萌发,因而遮荫有利于种子萌芽和早期发育(Vieira and Scariot, 2006)。此外,枯落物的遮盖还可避免种子受到动物的捕食。与此同时,森林林隙也会影响种子的存活和萌发。研究表明,由森林林隙处土壤扰动等因素导致的森林地表的异质性能够为种子的萌发创造适宜的微生境(Kuuluvainen, 1994),从而促进土壤种子库中休

眠种子的萌发(何永涛等, 2003)。需要指出的是, 并不是所有林隙都能形成林窗, 如果倒下的树木较小, 所形成的空间也可能较小, 从而不能形成有效更新(延晓冬, 2001)。

在种子萌发并发育成幼苗的过程中, 由于个体形态较小, 易受到气候变化和外界干扰的影响, 死亡率通常很高。例如, 降水的年际变化、降水季节、降水频率的变化不仅影响种子的萌发率, 还影响幼苗的死亡率(Vieira and Scariot, 2006; Urbietta et al., 2008)。此外, 森林林隙的大小(Kuuluvainen, 1994)和外界竞争(包括幼苗之间以及来自成树的竞争)也是影响幼苗的存活和生长的重要因素。

值得指出的是, 自然界中植物个体数增长/物种扩张的方式, 不仅包括依赖于种子的有性繁殖, 还包括植物自身的无性繁殖, 其主要指营养生殖, 即由植物体的根、茎、叶产生出新个体, 例如榕树的气生根压条、杨树的扦插等。与有性繁殖相比, 无性繁殖的个体可利用母体的部分组织器官, 且不必经过种子萌发等过程, 因此生长速度较快, 特别在生态系统演替过程早期具有优势; 但无性生殖而来的个体一般比母体(即由种子萌发生长的个体)寿命短, 且不易发生变异, 因此适应外界环境变化的能力较差(Sadhu, 1989)。

3 植被生态动力学模式的萌衍方案

从种子产生到幼苗萌发并生长成成树的过程非常复杂, 很难用数学公式准确地表述, 所以, 植被生态动力学模式通常会对其进行不同程度地简化和归并。在模式中, 一般把种子生产、扩散和萌芽以及随后种子发展成幼苗并继续成长为成树等一系列过程统一用萌衍方案(establishment)描述。接下来, 我们将分别介绍森林林窗模型和全球植被动力学模式的萌衍方案。

3.1 森林林窗模型的萌衍方案

森林林窗模型(forest gap model)主要用于模拟林窗尺度(面积通常小于 0.1 ha)(Shugart, 1984)上每个物种或每棵树的萌芽、生长、死亡、树种更替与环境因子的关系, 主要代表模式有 JABOWA、FORCLIM、FORET、KIAMBRAM、LPJ-GUESS、PICUS、NEWCOP 等。此类模型的模拟空间尺度较小, 模拟对象精确到物种和个体。不同模式对给定区域内的种子生产和种子传播这两个过程的简化

程度有所不同。例如, 大多数森林林窗模型没有描述种子生产过程, 也没有显式地模拟种子传播过程, 而是假定给定的斑块(patch)上存在所有树种的种子, 然后由当地的气候条件(如森林地面的光照、年实际蒸散量、积温等)决定哪种树种的种子能够萌发和存活, 最后计算幼苗个体的增量(Bugmann, 2001)。接下来, 我们将依次介绍几种典型的萌衍参数化方案。

森林林窗模型在计算幼苗增量时通常是随机的。最简单的萌衍方案不考虑现有个体状态(如成熟个体的数量、大小等)对种子生产量的影响(Pacala et al., 1993), 植被斑块之间也没有种子的相互传播, 每年的幼苗增长个数完全依赖经验数值。例如, JABOWA 模型(Bugmann, 2001)根据植被的耐荫性将其分为阴性植物、中性植物和阳性植物, 这 3 类物种每年每公顷面积上的幼苗增量分别在 $[0, 200]$ 、 $[0, 1300]$ 和 $[6000, 7500]$ 区间内随机给出, 并规定幼苗的胸径为 $0.5 + \Delta\epsilon$ 厘米, 其中 $\Delta\epsilon$ 是随机小量(Botkin et al., 1972)。FORCLIM 模型(Bugmann, 1996; Bugmann et al., 1996)在根据气候和环境条件判断哪些物种的种子可能萌发且发育成幼苗之后, 再计算这一过程发生的可能性, 最后在 $[1, k_{EN} \cdot k_{PS}]$ 区间上随机挑出一个数字作为当前时间步长上给定物种萌发的幼苗数, 其中, k_{EN} 是最大幼苗萌发率(在 FORCLIM 模型中设为 $0.006 \text{ m}^{-2} \text{ a}^{-1}$), k_{PS} 是森林斑块的大小。在此模式中, 所有物种的最大幼苗萌发率都是相等的, 与物种特性和当前状态无关。

在 FORSKA 模型(Prentice et al., 1993)中, 任一物种每年的幼苗增量由期望为 $(\Delta t \cdot E_{\text{sap}}/A_p) [m_E] P_f$ 的泊松分布随机决定。其中, E_{sap} 为最佳环境条件下的幼苗增长率, Δt 是时间步长, A_p 是斑块面积, P_f 用于描述森林地面的光照, 由植被的叶面积指数 LAI、光合有效辐射 PAR 补偿点和半饱和点以及物种的耐荫指数共同决定; $[m_E]$ 表示其它外部环境影响的综合因子。此外, 该模型规定幼苗的胸径在 1 cm 左右。该算法考虑了环境因素(如遮荫、土壤湿度等)对幼苗增量的影响。LPJ-GUESS 模型(Smith et al., 2001; Wramneby et al., 2008)的萌衍模块沿用了 FORSKA 模型, 但在计算泊松分布的期望时考虑了当年用于繁衍扩张的碳量, 即:

$$[E] = e_{\max} (k_{\text{reprod}} C_{\text{repr}} + k_{\text{bgstab}}) \exp[\alpha(1 - \frac{1}{F})], \quad (1)$$

其中, $[E]$ (单位: $\text{m}^{-2} \text{a}^{-1}$) 为随机变量 (幼苗增量) 的期望值, $e_{\max}$ 为最大幼苗增量 (单位: $\text{m}^{-2} \text{a}^{-1}$), 与 PFT 相关, k_{reprod} 和 k_{bgstab} 分别表示影响幼苗增量的常数和幼苗背景增量, C_{repr} (单位: kgC m^{-2}) 表示该 PFT 用于繁衍的净碳量, α 表示由遮荫、低温或土壤湿度等因素所导致的潜在幼苗增量的下降率, F 是该 PFT 当前森林底层的生产量与最大潜在生产量比例。综上所述, LPJ-GUESS 模型的萌衍过程不仅考虑了环境和物种特性对幼苗增量的影响, 还进一步考虑了植被的当前状态。

需要强调的是, 上述的几种参数化方案都没有引入斑块之间的种子传播过程, 种子个数主要取决于本地成熟个体的种子生产。相比之下, PICUS 模型考虑的过程较为全面, 其主要包括了种子生产、传播、萌发、芽苗 (seedling) 的建立和生长以及芽苗最终生长成幼苗 (sapling) (树高在 1.5 m 以上) 等一系列过程 (Price et al., 2001)。此外, 该模型还规定 (Lexer and Hönninger, 2001): 物种在一个地区持续生存的前提条件是该地区存在此物种的成熟个体, 且生产种子的年份根据 Rohmeder (1972) 的数据随机生成, 每棵树的种子产量是其大小、种子生产特性及光照的函数, 即:

$$S(i, j) = S_{\text{pot}}(j) \cdot m_{1\text{seed}}(i, j) \cdot m_{2\text{seed}}(i, j), \quad (2)$$

其中, $S(i, j)$ 表示第 j 种物种的第 i 棵树的种子产量, $S_{\text{pot}}(j)$ 表示第 j 种物种的潜在种子产量, $m_{1\text{seed}}(i, j)$ 和 $m_{2\text{seed}}(i, j)$ 是两个修正参数, 其中, $m_{1\text{seed}}(i, j)$ 主要用于描述树高 $H(i)$ 和冠层高度 $H_{\text{lc}}(i)$ (height to the live crown) 对种子生产的影响, 形式为

$$m_{1\text{seed}}(i, j) = 3[H(i, j) - H_{\text{lc}}(i, j)] / (2H_{\text{max}}), \quad (3)$$

其中, H_{max} 是树的最大高度, 是与物种相关的常数; 而 $m_{2\text{seed}}(i, j)$ 则侧重于光照的获取量作用, 表示为

$$m_{2\text{seed}}(i, j) = L_{\text{av}}(i, j) \cdot m_{\text{OGT}}(i, j), \quad (4)$$

其中, $L_{\text{av}}(i, j)$ 表示在开放空间, 具有相同个体大小的该物种所能得到的光照, $m_{\text{OGT}}(i, j)$ 是根据光照模块计算出的修正因子, 形式为

$$m_{\text{OGT}}(i, j) = aH(i, j) + bC_{\text{rel}}(i, j) + cC_{\text{rel}}^d(i, j), \quad (5)$$

其中, $C_{\text{rel}}(i, j)$ 表示相对冠层厚度, a 、 b 、 c 、 d 是与物种相关的常数。

在 PICUS 模型 (Lexer and Hönninger, 2001) 中, 种子总量由该地区的种子生产和来自外界的种子传输共同决定。其中, 种子传输过程考虑了树高、种子在 2.5 m/s 风速下的最大传播距离 (与物种相

关)、动物对最大传播距离的影响等因素。真正萌发的种子个数则由种子萌发率调控, 而种子萌发率与空地的大小和土壤的生物物理环境有关。最后, 有多少芽苗能发育成幼苗, 则由均一分布随机决定, 幼苗的胸径在 1 cm 左右, 且每平方米最多有 1 株幼苗。

此外, 一些森林林窗模型还引入了植物无性生殖过程, 例如 NEWCOP 模型 (延晓冬等, 2000) 考虑了抽条 (sprouting) 和扩散 (diffuse)。同时, 除了通常的种子扩散外, NEWCOP 模型还考虑了火灾和其他干扰后不同树种的自我更新能力 (Yan and Zhao, 1996)。

3.2 全球植被动力学模式的萌衍方案

全球植被动力学模式 (Dynamic Global Vegetation Models, DGVMs) 主要用于模拟全球或区域尺度的主要植被类型的空间分布、不同植被类型的生长、竞争以及群落结构的变化 (McMahon et al., 2011)。早期的 DGVMs 只用于模拟潜在自然植被类型的全球分布及其与大气的相互作用, 目前已有部分 DGVMs 考虑了农田以及森林管理等人类活动因素 (Bondeau et al., 2007; Oleson et al., 2010)。

与森林林窗模型相比, DGVMs 的模拟对象由物种改为植物功能型。大多数 DGVMs 的萌衍方案延续了“滤网”法, 即: 首先根据一定的气候条件和 PFTs 的生理特性判断给定区域内符合萌衍条件的 PFTs, 然后根据各种参数化方案计算每种木本 PFTs 的实际新增幼苗数。但不同 DGVMs 的萌衍参数化方案存在很大差异。接下来, 我们将一一罗列现有几种 DGVMs 的萌衍方案。

IBIS 模型的萌衍方案较为简单。在确定满足萌衍条件的 PFTs 之后, 对这些 PFTs 分配同样大小的叶面积指数 (Total Leaf Area Index, TLAI)。另一些模式假设符合萌衍条件的 PFTs 每年幼苗的个体增量与剩余空间成正比, 并且每种萌衍的木本 PFTs 具有相同的萌衍率, 例如, LPJ 模型 (Sitch et al., 2003, 2008)、CLM-DGVM 模型 (Levis et al., 2004), 每年的幼苗个体数增量表示为:

$$\Delta P_i = \Delta P_{\text{max}} \frac{1 - e^{-5(1 - \Omega_{\text{woody}})}}{n_{\text{est, woody}}} (1 - \Omega_{\text{woody}}), \quad (6)$$

其中, ΔP_i 是每年第 i 种 PFT 的幼苗个体数增量, ΔP_{max} 是最大萌衍率 (对所有 PFTs 都等于 $0.24 \text{ m}^{-2} \text{a}^{-1}$), Ω_{woody} 表示该格点上所有木本 PFTs 的总覆盖度, $n_{\text{est, woody}}$ 是当年该格点内可以萌衍的木本 PFTs 的个数, $(1 - \Omega_{\text{woody}})$ 指该格点内尚未被现有

木本 PFTs 占据的空间, $e^{-5(1-Q_{woody})}$ 表示遮荫作用 (Sitch et al., 2003)。该萌衍方案假设符合萌衍条件的所有木本 PFTs 具有相同的萌衍率, 忽略了 PFTs 生理特性 (如耐荫性、潜在种子产量等) 差异, 也没有考虑 PFTs 的当前状态 (如覆盖度、净初级生产力、种子个数等) 和环境对萌衍率的影响。此外, 该方案还假定幼苗的叶面积指数 (Leaf Area Index, LAI) 为 $1.5 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, 且心材的直径是边材的 20%, 再由形态学公式计算出其他状态量。值得一提的是, 萌衍后, 幼苗的总生物量和个体数都要加入该 PFT 的总生物量和总个体数, 再得出平均的个体生物量。ORCHIDEE 模型 (Krinner et al., 2005) 沿袭了 LPJ 模型的群体动力学方案, 但萌衍方案与 LPJ 部分不同, 当与现有生物量相比, 新增的幼苗生物量可忽略时, 只进行个体数的增加, 幼苗的总生物量不参与计算; 否则, 新增的幼苗总生物量从大气碳含量中扣除, 从而达到大气与生物圈的总体碳守恒。

SEIB-DGVM 模型 (Sato et al., 2007) 吸取了 LPJ 判断 PFTs 能否萌衍的条件外, 还对寒带阔叶夏绿林、热带和温带常绿林分别提出了光合有效辐射和干旱月数的限制, 并考虑了高纬度地区的光照限制, 以及中低纬度地区的水限制。SEIB-DGVM 模型规定新萌发的幼苗边材直径为 0.01 m, 心材直径为 0, 没有分枝 (即: 树高等于冠层厚度), 且有 500 g 的碳作为茎的材料来源, 所需的生物量从同一森林的枯落物库中扣除。SEIB-DGVM 模型不允许个体重叠, 幼苗只能侵占区域内的空地, 且每种 PFT 的萌衍率都是相同的。

TRIFFID 模型 (Cox, 2001) 有些特殊, 该模式没有独立的萌衍子模块, 并且没有木本 PFTs 个体密度的概念。该模式中, PFT 的格点覆盖度和碳密度 (carbon density) 由一个包含碳平衡方程和竞争方程的方程组在年尺度上进行更新, 即:

$$\frac{dC_v}{dt} = (1 - \lambda)\Pi - A_1, \quad (7)$$

$$C_v \frac{dv}{dt} = \lambda \Pi v_* (1 - \sum_j c_{ij} v_j) - \gamma_v v_* C_v, \quad (8)$$

其中, C_v 为给定 PFT 的碳密度 (即单位植被面积上的碳含量); v 为该 PFT 的覆盖度; λ 是当前时间步长上此 PFT 用于向外扩张面积的净初级生产力 Π 的比例, 是叶面积指数 LAI 的线性函数; A_1 是植被根、茎、叶的碳周转总量; c_{ij} 是竞争系数, 是个体

高度的函数; γ_v 是由自然死亡和干扰导致的覆盖度减少的比例。值得一提的是, $v_* = \max\{v, 0.01\}$, 它的作用是使每种 PFT 在所有格点上都具有潜在种子库, 一旦气候条件达到某种 PFT 的生长条件, v_* 就能保证该 PFT 向外扩张, 覆盖度增大。与 TRIFFID 模型类似, CTEM 模型 (Arora and Boer, 2006) 利用一个修正的 Lotka-Volterra 方程组模拟植被群落结构的演变, 并且假设只要气候条件允许, 每一种 PFT 都有萌衍的几率, 且与它们的繁殖率有关。

ED 模型 (Moorcroft et al., 2001) 的群体动力学过程较为复杂, 其核心是个体密度的偏微分方程, 而幼苗个数则由此方程的 Neumann 边界条件描述。此外, ED 模型还规定若总初级生产力 (GPP) 扣除掉叶子和根的生长呼吸及周转 (ED 忽略茎的呼吸和周转消耗) 后的剩余量 P_{rest} 为正值, 则其中的 30% 用于繁衍, 繁殖能力 $f(z, x, a, t)$ 具体表示为

$$f(z, x, a, t) = s_0 \frac{0.3 \cdot P_{rest}}{z_{s0} + z_{ac0}}, \quad (9)$$

其中, s_0 表示种子萌发和幼苗成活的几率 (假定等于 0.05), z_{s0} 表示幼苗心材的质量, z_{ac0} 表示幼苗叶子、根以及边材的总质量。

如上所示, DGVMs 并未考虑无性繁殖。这主要因为自然界中无性繁殖的植物主要集中在草本植物 (少数几种树), 而在模式中, 草 PFTs 和木本 PFTs 的萌衍方案是不同的。

4 讨论及展望

综上所述, 一种植物 (或 PFT) 的种子能否在一个地区萌发并生长成幼苗是决定该物种能否生存的重要条件, 而不同物种在个体生长与种子生产的生物量分配方式决定着种子/幼苗的数目, 是植物间重要的生存/扩张竞争策略之一。相应地, 植被生态动力学模式中的萌衍方案主要包括两部分, 即判定 PFT 是否可以萌发的生物气候条件, 以及可萌发并生长成幼苗的个体数/个体密度的量化计算。由于萌衍过程较为复杂, 且缺乏大范围的详细观测资料, 无论森林林窗模型还是全球植被动力学模式研究都对后者 (即定量化描述) 方面有很大差异; 特别是, 现有模式基本没有考虑萌衍作为物种竞争生存策略, 由此造成在对生态系统演变过程的模拟存在很大不确定性。下面我们将针对萌衍参数化过程的一些重要问题进行讨论。

首先, 在模式中如何考虑植物个体及物种状态与种子产量及幼苗成活数等的关系。显然, 植物个体的种子产量依赖于植物的个体大小(生物量或冠层面积)及生产力(如 NPP), 物种的种子总量则还与个体密度(植株数)相关。而种子萌发成为幼苗并最终发育为成体的比率, 则不仅与个体大小、个体密度有关, 还与气候和环境条件有关。在这些方面, 模式间差异较大。一些模式(如 LPJ、CLM-DGVM、ED 等)假定每年一定比例(10%~30%)的 NPP 用于繁衍, 但该部分消耗不参与幼苗增量计算。多数模式忽略不同物种的萌衍能力差异, 或假设萌衍为随机过程, 或假设各物种萌衍率相同。显然, 这种方案高估区域内居于支配地位的物种(或外来物种)的萌衍率, 并导致模拟的生态系统结构对物种分类方案很敏感。例如, CLM-DGVM 中若删除当地覆盖度很低的 PFT(即禁止其萌衍), 将显著增加优势物种的覆盖度(宋翔, 2012)。另一方面, 如果简单取不同物种间新增幼苗数与物种 NPP 或覆盖度成正比, 模式倾向产生单一优势 PFT(Price et al., 2001; 宋翔, 2012)。由此可见, 在如何描述植物状态与萌衍率的关系方面还需要更深入的研究。

其次, 已有模式大多未考虑不同物种在种子生产的特性差异及其对萌衍(乃至群体演变)的影响。不同物种在个体生长与种子生产分配上的策略差异, 是生态系统物种共存的重要机制之一(Fargione and Tilman, 2002)。例如, 在个体竞争中居劣势(如生产力低)的物种, 可提高 NPP 用于种子生产的比例, 通过萌衍扩张的方式取得竞争的优势, 从而实现与生产力高的物种实现共存(宋翔, 2012)。另一方面, 种子的形态特性(如大小/重量)差异也很大。事实上, 一些物种的种子较重但数量较少, 而另一些物种的种子较轻但数量较多, 这是植物重要的竞争策略, 并影响着群落的组成和演变。许多工作表明, 由较大/较重种子萌发出的幼苗在应对外界干扰或环境变化时通常生存力较强, 死亡率较低(Milberg and Lamont, 1997; Rey et al., 2004)。即使对于同种物种而言, 较重的种子也比较轻的种子具有更高的萌发率(Khurana and Singh, 2001; Rey et al., 2004)。但较重的种子不易于风传播, 传播范围受限, 不易找到适宜的着陆点, 向外扩张的速度很慢, 由此类种子生成的森林相对较为稳定(Ganeshaiah and Shaanker, 1991; Wunderle, 1997)。

相比之下, 较轻的种子通常数量较多, 且散播较广, 更易找到适宜的着陆点, 从而保证一定的幼苗个数。并且, 在种子能够萌发的最低温度差别不大时, 与大种子相比, 小种子萌发所需的积温较低, 萌发较快, 在群落资源的竞争早期占有优势(刘文等, 2011)。因此, 萌衍的参数化方案应进一步考虑植物在种子形态差异的竞争策略, 以便能够更好地模拟植被群落的组成和演变等生态过程, 从而预测植被对气候/环境变化的响应。

此外, 现有模型通常忽略从种子发育成幼苗的过程, 只是在确定了符合萌衍条件的物种/PFTs 之后, 根据不同方案算出幼苗个数, 加入原有群落中。此时, 幼苗的个体形态已被规定好, 如: 模式规定幼苗的胸径在 0.5 cm (Botkin et al., 1972) 到 1 cm (Prentice et al., 1993; Lexer and Hönninger, 2001) 不等。Bugmann (2001) 认为, 自然界中胸径达到 0.5 cm 的幼苗树龄显然在 1 年以上。观测结果表明, 气候条件(如: 夏季或冬季的极端气温、积温或土壤湿度等)不仅决定种子是否能萌发(即作为萌衍的判断条件), 还可影响对种子和幼苗的存活率/死亡率, 从而使幼苗个数呈现年际变化。另一方面, 生态系统结构/非均一性(如植物个体成簇分布)导致的生态系统内部环境差异(如冠层遮荫及枯落物遮盖地表等)也种子和幼苗的存活率有很大影响(Vieira and Scariot, 2006)。通常, 植物个体种子传播距离多小于 100 m, 只有极少数的种子能够传播到几百米以上(郑景明等, 2004)。因此, 大多数种子离母体较近, 种子之间和幼苗之间的竞争较为激烈, 来自母体的资源竞争也较强, 存活率较低; 相反, 少量种子远离母体, 并且找到适宜着陆地点的几率相对较高, 存活率较高。但现有的许多模式假设同一格点内的种子具有相同的萌发几率, 因此无法很好模拟生态系统非均一性对幼苗个体数量及空间分布的影响极大以及由此产生的群落结构、物种多样性和物种入侵的时间尺度(Clark and Ji, 1995; Price et al., 2001)的生态系统演变特征。除此之外, 草或灌木的存在对树木的种子存活、萌发和幼苗的建立等过程有显著影响(Donath and Eckstein, 2011), 但现有的 DGVMs 几乎都没有考虑这一点。

参考文献 (References)

安树青, 林向阳, 洪必恭. 1996. 宝华山主要植被类型土壤种子库初探

- [J]. 植物生态学报, 20 (1): 41–50. An Shuqing, Lin Xiangyang, Hong Bigong. 1996. A preliminary study on the soil seed banks of the dominant vegetation forms on Baohua Mountain [J]. *Acta Phytocologica Sinica* (in Chinese), 20 (1): 41–50.
- Arora V K, Boer G J. 2006. Simulating competition and coexistence between plant functional types in a dynamic vegetation model [J]. *Earth Interactions*, 10 (10): 1–30.
- Baskin C C, Baskin J M. 1998. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination* [M]. San Diego: Academic Press, 666pp.
- Baraloto C, Forget P M, Goldberg D E. 2005. Seed mass, seedling size, and neotropical tree seedling establishment [J]. *Journal of Ecology*, 93 (6): 1156–1166.
- Bonan G B, Levis S. 2006. Evaluating aspects of the Community Land and Atmosphere Models (CLM3 and CAM3) using a dynamic global vegetation model [J]. *J. Climate*, 19 (11): 2290–2301.
- Bondeau A, Smith P C, Zaehle S, et al. 2007. Modelling the role of agriculture for the 20th century global terrestrial carbon balance [J]. *Global Change Biology*, 13 (3): 679–706, doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01305.x.
- Botkin D B, Janak J F, Wallis J R. 1972. Some ecological consequences of a computer model of forest growth [J]. *Journal of Ecology*, 60 (3): 849–872.
- Bugmann H K M. 1996. A simplified forest model to study species composition along climate gradients [J]. *Ecology*, 77 (7): 2055–2074.
- Bugmann H K M. 2001. A review of forest gap models [J]. *Climatic Change*, 51 (3–4): 259–305.
- Bugmann H K M, Yan X D, Sykes M T, et al. 1996. A comparison of forest gap models: Model structure and behaviour [J]. *Climatic Change*, 34 (2): 289–313.
- 曹敏, 唐勇, 张建侯, 等. 1997. 西双版纳热带森林的土壤种子库储量及优势成分 [J]. *云南植物研究*, 19 (2): 177–183. Cao Min, Tang Yong, Zhang Jianhou, et al. 1997. Storage and dominants in soil seed banks under the tropical forests of Xishuangbanna [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (in Chinese), 19 (2): 177–183.
- Chambers J C, Wall S B V, Schupp E W. 1999. Seed and seedling ecology of Piñon and Juniper species in the pygmy woodlands of western North America [J]. *The Botanical Review*, 65(1): 1–38.
- Clark J S, Ji Y. 1995. Fecundity and dispersal in plant populations: Implications for structure and diversity [J]. *The American Naturalist*, 146 (1): 72–111.
- Clark J S, Silman M, Kern R, et al. 1999. Seed dispersal near and far: Patterns across temperate and tropical forests [J]. *Ecology*, 80 (5): 1475–1494.
- Cox P. 2001. Description of the “TRIFFID” Dynamic Global Vegetation Model [R]. Hadley Centre Tech. Note 24, Hadley Cent., Bracknell, UK.
- Crucifix M, Betts R A, Cox P M. 2005. Vegetation and climate variability: A GCM modelling study [J]. *Climate Dyn.*, 24 (5): 457–467.
- Donath T W, Eckstein R L. 2011. Litter effects on seedling establishment interact with seed position and earthworm activity [J]. *Plant Biology*, 14 (1): 163–170, doi: 10.1111/j.1438-8677.2011.00490.x.
- 杜彦君, 马克平. 2012. 森林种子雨研究进展与展望 [J]. *生物多样性*, 20 (1): 94–107. Du Yanjun, Ma Keping. 2012. Advancements and prospects in forest seed rain studies [J]. *Biodiversity Science* (in Chinese), 20 (1): 94–107.
- Enright N J, Lamont B B. 1989. Seed banks, fire season, safe sites, and seedling recruitment in five co-occurring *Banksia* species [J]. *Journal of Ecology*, 77 (4): 1111–1122.
- Fargione J, Tilman D. 2002. Competition and coexistence in terrestrial plants [M]// Sommer U, Worm B, eds. *Ecological Studies*. New York: Springer-Verlag, 161: 165–206.
- Foley J A, Levis S, Prentice I C, et al. 1998. Coupling dynamic models of climate and vegetation [J]. *Global Change Biology*, 4 (5): 561–579.
- Ganeshaiah K N, Shaanker R U. 1991. Seed size optimization in a wind dispersed tree *Butea monosperma*: A trade-off between seedling establishment and pod dispersal efficiency [J]. *Oikos*, 60 (1): 3–6.
- González-Rodríguez V, Villar R, Casado R, et al. 2011. Spatio-temporal heterogeneity effects on seedling growth and establishment in four *Quercus* species [J]. *Annals of Forest Science*, 68 (7): 1217–1232.
- Grime J P. 2001. *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties* [M]. Chichester: John Wiley & Sons Ltd, 173pp.
- 何永涛, 李贵才, 曹敏, 等. 2003. 哀牢山中山湿性常绿阔叶林林窗更新研究 [J]. *应用生态学报*, 14 (9): 1399–1404. He Yongtao, Li Guicai, Cao Min, et al. 2003. Regeneration in gaps of the middle-mountain moist evergreen broad-leaved forest of Ailao Mountains [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology* (in Chinese), 14 (9): 1399–1404.
- Holl K D, Lulow M E. 1997. Effects of species, habitat, and distance from edge on post-dispersal seed predation in a tropical rainforest [J]. *Biotropica*, 29 (4): 459–468.
- Holmgaard E. 1956. Effect of seed-bearing on the increment of European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) [C] // *Proc. Int. Univ. For. Res. Org.*, 12th Congr., Oxford.
- Hughes J W, Fahey T J. 1988. Seed dispersal and colonization in a disturbed northern hardwood forest [J]. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 115 (2): 89–99.
- Keeley J E. 1991. Seed germination and life history syndromes in the California chaparral [J]. *The Botanical Review*, 57 (2): 81–116.
- Keen F P. 1958. *Cone and Seed Insects of Western Forest Trees* [M]. Virginia: U.S. Department of Agriculture, 1–168.
- Khurana E, Singh J S. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: A review [J]. *Environmental Conservation*, 28 (1): 39–52.
- Krinner G, Viovy N, de Noblet-Ducoudré N, et al. 2005. A dynamic global vegetation model for studies of the coupled atmosphere–biosphere system [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 19 (1): GB1015, doi: 10.1029/2003GB002199.
- Kucharik C J, Foley J A, Delire C, et al. 2000. Testing the performance of a dynamic global ecosystem model: Water balance, carbon balance, and vegetation structure [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 14 (3): 795–825.
- Kuuluvainen T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland—A review [J]. *Annales Zoologici Fennici*, 31 (1): 35–51.
- Lamont B B, Connell S W, Bergl S M. 1991. Seed bank and population dynamics of *Banksia cuneata*: The role of time, fire, and moisture [J].

- Botanical Gazette, 152 (1): 114–122.
- Levis S, Bonan G B, Vertenstein M, et al. 2004. The Community Land Model's Dynamic Global Vegetation Model (CLM-DGVM): Technical description and user's guide [R]. NCAR Tech. Note TN-459 + IA, Natl. Cent. for Atmos. Res., Boulder, Colo.
- Lexer M J, Hönninger K. 2001. A modified 3D-patch model for spatially explicit simulation of vegetation composition in heterogeneous landscapes [J]. *Forest Ecology and Management*, 144 (1–3): 43–65.
- Lischke H, Löffler T J, Fischlin A. 1998. Aggregation of individual trees and patches in forest succession models: Capturing variability with height structured, random, spatial distributions [J]. *Theoretical Population Biology*, 54 (3): 213–226.
- 刘少锋, 林朝晖, 蒋星, 等. 2009. IAP 大气—植被耦合模式的建立及其模拟 [J]. *气候与环境研究*, 14 (3): 258–272. Liu Shaofeng, Lin Zhaohui, Jiang Xing, et al. 2009. The IAP coupled atmosphere vegetation model and its numerical simulation [J]. *Climatic and Environmental Research (in Chinese)*, 14 (3): 258–272.
- 刘文, 刘坤, 张春辉, 等. 2011. 种子萌发的积温效应——以青藏高原东缘的 12 种菊科植物为例 [J]. *植物生态学报*, 35 (7): 751–758. Liu Wen, Liu Kun, Zhang Chunhui, et al. 2011. Effect of accumulated temperature on seed germination—A case study of 12 Compositae species on the eastern Qinghai-Tibet Plateau of China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology (in Chinese)*, 35 (7): 751–758.
- McCloy K R, Lucht W. 2004. Comparative evaluation of seasonal patterns in long time series of satellite image data and simulations of a global vegetation model [J]. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 42 (1): 140–153.
- McMahon S M, Harrison S P, Armbruster W S, et al. 2011. Improving assessment and modelling of climate change impacts on global terrestrial biodiversity [J]. *Trends Ecology and Evolution*, 26 (5): 249–259.
- Milberg P, Lamont B B. 1997. Seed/cotyledon size and nutrient content play a major role in early performance of species on nutrient-poor soils [J]. *New Phytologist*, 137 (4): 665–672.
- Moorcroft P R, Hurtt G C, Pacala S W. 2001. A method for scaling vegetation dynamics: the ecosystem demography model (ED) [J]. *Ecological Monographs*, 71 (4): 557–586.
- Myster R W. 1993. Tree invasion and establishment in old fields at hutchinson memorial forest [J]. *The Botanical Review*, 59 (4): 251–272.
- Oleson K W, Lawrence D M, Bonan G B, et al. 2010. Technical Description of version 4.0 of the Community Land Model (CLM) [R]. NCAR Technical Note, NCAR/TN-478+STR. National Center for Atmospheric Research, Boulder, Colorado.
- Pacala S W, Canham C D, Silander J A Jr. 1993. Forest models defined by field measurements: I. The design of a northeastern forest simulator [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 23 (10): 1980–1988.
- Paz H, Mazer S J, Martinez-Ramos M. 1999. Seed mass, seedling emergence, and environmental factors in seven rain forest Psychotria (Rubiaceae) [J]. *Ecology*, 80 (5): 1594–1606.
- Prentice I C, Sykes M T, Cramer W. 1993. A simulation model for the transient effects of climate change on forest landscapes [J]. *Ecological Modelling*, 65 (1–2): 51–70.
- Price D T, Zimmermann N E, Van der Meer P J, et al. 2001. Regeneration in gap models: Priority issues for studying forest responses to climate change [J]. *Climatic Change*, 51 (3–4): 475–508.
- Rohmder E. 1972. *Das Saatgut in der Forstwirtschaft* [M]. Berlin: Paul Parey.
- Rey P J, Alcántara J M, Valera F, et al. 2004. Seedling establishment in Olea Europaea: Seed size and microhabitat affect growth and survival [J]. *Ecoscience*, 11 (3): 310–320.
- Sadhu M K. 1989. *Plant Propagation* [M]. Delhi, India: New Age International (P) Ltd.
- Sato H, Itoh A, Kohyama T. 2007. SEIB-DGVM: A new dynamic global vegetation model using a spatially explicit individual-based approach [J]. *Ecological Modelling*, 200 (3–4): 279–307.
- Silvertown J W. 1982. *Introduction to Plant Population Ecology* [M]. London, United Kingdom and New York, USA: Longman Group Limited, 199pp.
- Shugart H H. 1984. *A Theory of Forest Dynamics: The Ecological Implications of Forest Succession Models* [M]. Cambridge, UK: Springer-Verlag Press.
- Shugart H H, Smith T M. 1992. The potential for application of individual-based simulation models for assessing the effects of global change [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 23 (1): 15–38.
- Sitch S, Smith B, Prentice I C, et al. 2003. Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model [J]. *Global Change Biology*, 9 (2): 161–185.
- Sitch S, Huntingford C, Gedney N, et al. 2008. Evaluation of the terrestrial carbon cycle, future plant geography and climate-carbon cycle feedbacks using five Dynamic Global Vegetation Models (DGVMs) [J]. *Global Change Biology*, 14 (9): 2015–2039.
- Smith B, Prentice I C, Sykes M T. 2001. Representation of vegetation dynamics in the modelling of terrestrial ecosystems: comparing two contrasting approaches within European climate space [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 10 (6): 621–637.
- 宋翔. 2012. 全球植被动力学模式中群体动力学方案的研究 [D]. 中国科学院大气物理研究所博士学位论文, 104pp. Song Xiang. 2012. The research on population dynamics in Dynamic Global Vegetation Model [D]. Ph. D. dissertation, Institute of Atmospheric Physics, Chinese Academy of Sciences, 104pp.
- 唐勇, 曹敏, 张建侯, 等. 1998. 西双版纳白背桐次生林土壤种子库、种子雨研究 [J]. *植物生态学报*, 22 (6): 505–512. Tang Yong, Cao Min, Zhang Jianhou, et al. 1998. Study on the soil seed bank and seed rain of Mallotus paniculatus forest in Xishuangbanna [J]. *Acta Phytocologica Sinica (in Chinese)*, 22 (6): 505–512.
- Urbieta I R, Pérez-Ramos I M, Zavala M A, et al. 2008. Soil water content and emergence time control seedling establishment in three co-occurring Mediterranean oak species [J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 38 (9): 2382–2393.
- Vázquez-Yanes C, Orozco-Segovia A. 1992. Effects of litter from a tropical rainforest on tree seed germination and establishment under controlled conditions [J]. *Tree Physiology*, 11 (4): 391–400.
- Vieira D L M, Scariot A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration [J]. *Restoration Ecology*, 14 (1): 11–20.

- Westoby M, Jurado E, Leishman M. 1992. Comparative evolutionary ecology of seed size [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 7 (11): 368–372.
- Wramneby A, Smith B, Zaehle S. 2008. Parameter uncertainties in the modelling of vegetation dynamics-effects on tree community structure and ecosystem functioning in European forest biomes [J]. *Ecological Modelling*, 216 (3–4): 277–290.
- 武高林, 杜国祯, 尚占环. 2006. 种子大小及其命运对植被更新贡献研究进展 [J]. *应用生态学报*, 17 (10): 1969–1972. Wu Gaolin, Du Guozhen, Shang Zhanhuan. 2006. Contribution of seed size and its fate to vegetation renewal: A review [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology (in Chinese)*, 17 (10): 1969–1972.
- Wunderle J M Jr. 1997. The role of animal seed dispersal in accelerating native forest regeneration on degraded tropical lands [J]. *Forest Ecology and Manage*, 99 (1–2): 223–236.
- Zeng N, Qian H F, Munoz E. 2004. How strong is carbon cycle-climate feedback under global warming? [J]. *Geophys. Res. Lett.*, 31 (20): L20203, doi: 10.1029/2004GL020904.
- Zeng X D. 2010. Evaluating the dependence of vegetation on climate in an improved Dynamic Global Vegetation Model (CLM3.0-DGVM) [J]. *Advances in Atmospheric Sciences*, 27 (5): 977–991, doi: 10.1007/s00376-009-9186-0.
- 郑景明, 桑卫国, 马克平. 2004. 种子的长距离风传播模型研究进展[J]. *植物生态学报*, 28 (3): 414–425. Zheng Jingming, Sang Weiguo, Ma Keping. 2004. Advances in model construction of anemochoric seed long-distance dispersal [J]. *Acta Phytocologica Sinica (in Chinese)*, 28 (3): 414–425.
- 延晓冬. 2001. 林窗模型的几个基本问题的研究: I. 模拟样地面积的效应 [J]. *应用生态学报*, 12 (1): 17–22. Yan Xiaodong. 2001. Several basic issues of forest gap model: I. Effect of simulated plot area [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology (in Chinese)*, 12 (1): 17–22.
- Yan X D, Zhao S D. 1996. Simulating sensitivities of Changbai Mountain forests to potential climate change [J]. *Journal of Environmental Sciences*, 8 (3): 354–366.
- 延晓冬, 赵士洞, 于振良. 2000. 中国东北森林生长演替模拟模型及其在全球变化研究中的应用 [J]. *植物生态学报*, 24 (1): 1–8. Yan Xiaodong, Zhao Shidong, Yu Zhenliang. 2000. Modeling growth and succession of northeastern China forests and its applications in global change studies [J]. *Acta Phytocologica Sinica (in Chinese)*, 24 (1): 1–8.
- Zhi H, Wang P X, Dan L, et al. 2009. Climate-vegetation interannual variability in a coupled atmosphere-ocean-land model [J]. *Advances in Atmospheric Sciences*, 26 (3): 599–612, doi: 10.1007/s00376-009-0599-6.
- 智海, 王盘兴, 俞永强, 等. 2009. 一个海洋—大气—动态植被耦合模式评估——海洋环流模拟 [J]. *气候与环境研究*, 14 (2): 131–142. Zhi Hai, Wang Panxing, Yu Yongqiang, et al. 2009. Evaluation of a ocean-atmosphere-dynamic vegetation coupled model — Simulating ocean circulation [J]. *Climatic and Environmental Research (in Chinese)*, 14 (2): 131–142.