植物生态学报 2007, 31 (2) 175～188
Journal of Plant Ecology (Chinese Version)

气候变暖对陆地生态系统碳循环的影响

徐小锋[1,2,4] 田汉勤[2*] 万师强[3]
(1 中国科学院地理科学与资源研究所,北京 100101)
(2 美国奥本大学林业与野生生物学院,生态系统与区域研究实验室,奥本 AL36849,美国)
(3 中国科学院植物研究所,北京 100093) (4 中国科学院研究生院,北京 100049)

摘 要 作为全球变化的主要表现之一,气候变暖对全球陆地生态系统碳循环的影响巨大,揭示这一作用对于精确理解碳循环的过程和相关政策的制定具有重要的指导意义。该文综述了此领域近十几年来的主要研究工作,总结了陆地生态系统碳循环对气候变暖响应的主要内部机制及其过程,简述了相关模型的发展及其主要应用,并指出以往研究中存在的主要问题以及未来研究的主要方向。在气候变暖条件下,陆地生态系统碳循环的变化主要体现在以下几个方面:1) 低纬度地区生态系统 *NPP* 一般表现为降低,而在中高纬度地区通常表现为增加,而在全球尺度上表现为 *NPP* 增加;2) 土壤呼吸作用增强,但经过一段时间后表现出一定的适应性;3) 高纬度地区的生态系统植被碳库表现为增加趋势,低纬度地区生态系统植被碳库变化不大,或略微降低,在全球尺度上表现为植被碳库增加;4) 地表凋落物的产量和分解速率增加;5) 土壤有机碳分解加速,进而减少土壤碳储存,同时植被碳库向土壤碳库的流动增加从而增加土壤碳库,这两种作用在不同生态系统的比重不同,在全球尺度上表现为土壤碳库的减少;6) 尽管不同生态系统表现各异,总体上全球陆地生态系统表现为一个弱碳源。生物物理模型、生物地理模型和生物地球化学模型陆续被开发出来用于研究工作,并取得了一定的成果,但是研究结果仍然存在很大的不确定性。在未来的数年甚至是数十年间,气候变暖与全球变化的其它表现间的协同影响将是下一步的研究重点,气候变暖和陆地生态系统间的双向反馈作用机制是进行更准确研究的理论基础,生态系统结构和功能对气候变化的适应性是准确理解和预测未来气候情景下陆地生态系统碳循环的前提。

关键词 气候变暖 陆地生态系统 碳循环 模型

CLIMATE WARMING IMPACTS ON CARBON CYCLING IN TERRESTRIAL ECOSYSTEMS

XU Xiao-Feng[1,2,4], TIAN Han-Qin[2*], and WAN Shi-Qiang[3]
[1]Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China, [2]Ecosystem Science and Regional Analysis Laboratory, School of Forestry and Wildlife Sciences, Auburn University, Auburn AL36849, USA, [3]Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China, and [4]Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract Climate warming is one key issue of global change and plays an important role on carbon cycling in terrestrial ecosystems. This paper reviews the recent advance in our understanding of global warming and its impacts on terrestrial carbon cycling and underlying mechanisms. We also discuss the state-of-the art in ecosystem modeling and its applications to ecosystem assessment. Climate warming will influence terrestrial carbon cycling in several aspects: 1) net primary productivity (*NPP*) will decrease in low-latitude region, and increase in mid- and high-latitude zones, totally show an increase on the global scale; 2) soil respiration will increase at the initial stage and then keep relatively stable because of biotic adaptability; 3) plant carbon storage will increase in high-latitude region, and remain stable or even decrease in low-latitude zone, and show a slight increase on the global level; 4) the production and decomposition rate of litterfall will increase; 5) the decomposition rate of soil organic carbon will increase and thus decrease soil carbon stock, meanwhile, soil carbon stock will increase for more carbon input from plant litter. These two processes will trade off in certain degree, resulting in different results for varied ecosystems. On the global scale, soil carbon stock will show a decrease; 6) although the different performances of diverse ecosystems, the global terrestrial ecosystem acts as a weak carbon source. Biophysical, biogeographical and biogeochemical models were developed in the past decades for global change research. In the future research, there are an urgent need to address the interaction

* 收稿日期: 2006-11-15 接受日期: 2006-12-20
基金项目: NASA 交叉学科计划资助项目(NNG04GM39C)、美国能源部全球变化资助项目(DUKE UN-07-SC-NICCR-1016)、中国科学院海外知名学者计划资助项目和国家自然科学基金海外合作研究资助项目(40128005)
* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: tianhan@auburn.edu

© 1994-2008 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

among climate warming and other factors including elevated CO_2, O_3, drought, fire disturbance. The big challenge we are facing is how to deal with the complexity with multi-factors and multi-scales by using experimental and modeling approaches.

Key words climate warming, terrestrial ecosystem, carbon cycling, ecosystem model

气候变暖作为全球变化的主要表现之一(IPCC, 1991, 1997, 2001),已经成为一个不争的事实。它是指当前的全球平均温度比过去数千年平均气温要高的现象(IPCC, 2001)。目前,有充分的证据表明,人类活动导致了大气层中"温室气体"的不断累积,从而使得全球气温逐步上升(IPCC, 1997)。根据 IPCC 的预测,CO_2 浓度和其它温室气体的共同作用将会导致全球平均气温每 10 年上升 0.2 ℃(IPCC, 2001)。在过去的一个半世纪中全球表面温度上升了(0.6 ±0.2) ℃,20 世纪是过去千年来最暖的世纪(Hansen *et al.*, 2006)。IPCC 第三次评估报告利用北半球的树木年轮和沉积核等估算数据以及仪器观测的数据所得到的地球表面温度变化进行了总结,并结合各种气候模型模拟了过去的气温变化,以 IS92a 情景对未来 100 年全球平均温度进行了预测(图 1)。尽管各种方法所估算的结果在量上存在一定的差别,但变化的趋势是一致的(CENRRNSTC, 1995)。到 2100 年为止,全球气温估计将上升大约 1.4～5.8 ℃(2.5～10.4 F)(IPCC, 2001)。根据这一预测,全球气温将出现过去 10 000 年中前所未有的巨大变化,从而对全球环境造成潜在的冲击作用,比如,气候变暖可以导致一系列环境问题,如海平面上升、降水时空分布格局变化等,进而直接和间接地对陆地生态系统产生影响(IPCC, 2001)。

陆地生态系统碳循环是当前全球变化研究中的重点,它与全球气候变化间的关系密切而又复杂。一方面,CO_2 浓度的增加是气候变暖的主要原因;另一方面,气候变暖将导致全球陆地生态系统碳循环的变化,原有的碳平衡状态被破坏,同时也引发一系列环境问题(如海平面上升、降水格局变化等)(IPCC, 2001)。Cox 等(2000)利用耦合碳反馈的气候模型预测了大气温度的变化,到 2100 年全球平均气温要比现在高出 5.5 K,比不考虑碳反馈作用的情景(Scenario)要高出 1.5 K,这说明碳循环与气候变化间存在着正反馈。Friedlingstein 等(2003)利用 Hadley 和 IPSL 两个模型研究了 1860 到 2100 年一个半世纪的气候变化,结果表明土壤固定更多的碳,可以减缓气候变暖的速率。总之,气候变暖对陆地生态系统的影响是当前全球变化研究中的核心问题,而气候变暖对陆地生态系统碳循环的影响及陆地生态系统碳循环对气候变暖的反馈作用是全球变化研究中的重中之重(IPCC, 2001)。

气候变暖通过影响 *NPP*(生态系统净第一性生产力)和 *Rh*(土壤呼吸)对植被碳库和土壤碳库产生影响,同时还可以改变凋落物的产量及分解速率(图 2)。本文将分别讨论气候变暖对主要碳循环过程(*NPP* 和 *Rh*)和植被、土壤碳库和凋落物碳库的影响,并探讨气候变暖条件下陆地生态系统的碳源/汇关系。

图 1 过去 1 千年全球平均温度(Crowley, 2000)
Fig. 1 Global average temperature of the past millennium (Crowley, 2000)

图 2 气候变暖对陆地生态系统碳循环的影响
Fig. 2 Climatic warming impact on carbon cycling in terrestrial ecosystems

© 1994-2008 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

1　对生态系统净初级生产力的影响

生态系统净初级生产力(*NPP*)是指单位时间、单位面积上植物光合产物与植物自养呼吸的差值,它是陆地生态系统最主要的碳输入方式。气候变暖不仅可以直接影响光合作用来改变陆地生态系统的 *NPP*,还可以通过改变土壤氮素矿化速率,土壤水分含量,间接影响陆地生态系统的 *NPP*(Shaver *et al*., 2000; Melillo *et al*., 2002)。

Scheller 和 Mladenoff (2005) 对美国威斯康星北部的森林生态系统进行的模拟研究表明气候变暖可以显著增加森林的净第一性生产力。Cao 等(2005)研究了全球范围内 *NPP* 在 20 世纪 80 和 90 年代的变化,结果显示在全球各大洲均表现为 *NPP* 随气候变暖而增加。Cao 和 Woodward (1998) 利用 CEVSA 模型研究了在未来气候情景下全球 *NPP* 的变化,结果显示热带生态系统、温带森林和北方生态系统的 *NPP* 分别增加 45 %、20 %和 36 %。Melillo 等(1993)利用 TEM 模型研究了全球的 *NPP* 变化,认为气候变暖可以增加部分生态系统的 *NPP*,如北方森林、北方温带落叶阔叶林等,作者认为主要原因是土壤中氮素有效性的增强。Chen 等(1999)研究了 BOREAS 项目中的北方森林碳固定,结果表明大气温度升高可以引起生叶时间的提前,进而固定更多的碳。

另一种观点认为,气候变暖可以降低 *NPP*,尽管光合作用在增温条件下可以固定更多的 CO_2,但是气候变暖可导致自养呼吸的增加,最终使得 *NPP* 降低(Vukicevic *et al*., 2001)。Tian 等(1998b)对亚马逊流域热带雨林地区过去 100 年的研究结果显示气候变暖可以降低生态系统的 *NPP*(图 3)。事实上因为亚马逊流域地处热带,气候变暖对植被的生长影响不大,而气候变暖所伴随的降水和其它因素可能会导致植物光合作用的降低和自养呼吸的增强。以上观点也可以从另一早期的研究得到支持,Melillo 等(1993)研究了单纯气候变暖对 *NPP* 的影响,在 OSU(Oregon State University) 气候情景下,*NPP* 是减小的,而在其它的气候情景下是不变的。Melillo 等(1993)认为气候变暖对 *NPP* 影响最大的是热带雨林地区,因为该地区不存在氮素限制作用,所以气候变暖所引起的氮素释放并不能增加植物生长,相反,气候变暖所引起的植物自养呼吸增加和土壤水分亏缺最终导致 *NPP* 的降低。

总结以上研究,特别是 Melillo 等(1993)和 Tian (1998b) 的研究结果,我们发现,不同生态系统的 *NPP* 对气候变暖的响应是不同的,低纬度地区生态系统 *NPP* 一般表现为降低,而中高纬度地区的生态系统 *NPP* 通常表现为升高或不变。

图 3　生态系统净初级生产力(*NPP*)和土壤呼吸(*Rh*)与温度的关系(Tian *et al*., 1998b)

Fig. 3　Relationship between net primary production (*NPP*) and soil respiration (*Rh*) (Tian *et al*., 1998b)

2　对土壤呼吸的影响

碳素以 CO_2 的形态从土壤向大气流动是土壤呼吸作用的表现形式。从严格意义上讲,土壤呼吸作用是指未受扰动的土壤中产生 CO_2 的所有代谢过程,它包括 3 个生物学过程(植物根呼吸、土壤微生物呼吸和土壤动物呼吸)和 1 个非生物过程(含碳物质化学氧化过程)(Singh & Gupta, 1977; Raich & Schilesinger, 1992)。土壤呼吸对气候变暖的响应在一定程度上可以用 Q_{10} 来表示。因为 Q_{10} 是一个表观土壤呼吸受温度影响的参数,它的大小直接反映出气候变暖对地气间 CO_2 交换速率和交换量的影响。目前已有大量关于气温对土壤呼吸影响的研究,普遍认为气候变暖可以增加土壤呼吸(Jenkinson *et al*., 1991; Raich & Schilesinger, 1992),也即 Q_{10} 大于 1。除了一些沙漠地区外,土壤呼吸随温度升高而增加(Raich & Schilesinger, 1992; Raich & Potter, 1995; Rustad & Fernandez, 1998)。根呼吸对温度升高尤其敏感,一方面光合作用产物驱动根呼吸(Högberg *et al*., 2001),另一方面根呼吸受温度影响。Tian 等(1998b)的研究也表明土壤呼吸随温度的升高而增加(图 3)。Briones 等(2004)研究了土壤动物在气候变暖条件下的变化,认为气候变暖可以导致土壤动物生物量的增加,从而大幅度增加土壤呼吸。Kang 等(2003)研究了土壤微环境条件下气候变化对土壤呼吸的影响,发现 Q_{10} 并不随温度的变化而改变,这说明气候变暖可以持续地增加土壤呼吸速率。Rustad 等(2001)总结分析了土壤增温实验

© 1994-2008 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

对土壤呼吸的影响,结果发现土壤增温 0～6.0 ℃可以增加土壤呼吸达到 20 %(95 %置信区间: 18 %～22 %)。

然而,近些年的研究结果表明,气候变暖尽管可以在短时间内刺激土壤呼吸产生大量的 CO_2,但是它并不能从根本上增加土壤呼吸(Melillo *et al*., 2002; Luo *et al*., 2001)。Melillo 等(2002)在 Harvard 森林采用土壤增温研究了土壤呼吸对温度的响应,经过近 10 年的研究,他们发现,温度升高并不能长久地增加土壤呼吸,这是因为土壤活性碳库的量是有限的,当这部分碳释放进入大气以后,增温就不能再刺激土壤呼吸作用了。Luo 等(2001)的研究也证明了这一观点,他们在美国大草原上进行了 3 年的土壤增温实验,将土壤增温 2 ℃,结果发现土壤呼吸对温度增加的敏感性随温度的增加而降低,也就是 Q_{10}随温度的增加而降低,他们认为这一适应性(Acclimation)可以降低土地利用变化和全球变暖对陆地碳循环的影响。Tjoelker 等(1999)也认为北方森林幼林土壤呼吸对土壤温度变化存在适应性。

关于土壤呼吸对气候变暖适应性的机制,目前尚未达成共识,存在的可能原因包括:1)底物不足理论:Melillo 等(2002)的研究表明,在近 10 年的土壤增温实验前期,土壤呼吸增加幅度很大,然后就开始快速降低,后来降至和未增温实验一致,他把原因归为土壤活性有机碳不足。在初期,活性有机碳快速消耗殆尽,以致后来土壤呼吸的底物不能快速补充,从而引起土壤呼吸速率与未加温条件下近乎一样;2)水分限制理论:水分限制理论基于另一个理论,那就是过干和过湿的条件都不适于土壤呼吸的进行(Peterjohn *et al*., 1994)。气候变暖通常伴随着降水的分布格局和强度的变化,在一些地区,降水过多,而另一些地区降水过少,形成了一些过干或过湿的地区,从而降低土壤呼吸的强度;3)氮素过量理论:气温的升高势必导致土壤氮素矿化速率的增加和土壤可利用氮素的增加,从而导致植物 C∶N 降低,植物体向土壤中分泌的有机物减少,进而限制了土壤呼吸的进行(Melillo *et al*., 2002);4)生物适应性理论:作为土壤呼吸的主要执行者,土壤微生物是一种生命形式,它可以适应任何的环境变化,在高温的条件下,起始可以加快代谢,随时间的延长,微生物逐渐适应了高温的环境,自身代谢随之趋于稳定(Lange & Green, 2005)。Lange 和 Green (2005)的研究表明,真菌可以改变它的呼吸作用,以适应温度的改变,同时 Luo 等(2001)在高草草原上的土壤增温实验也证实了这一点,经过 3 年的实验研究,他们发现土壤呼吸对温度的敏感性越来越低。

3 对陆地生态系统植被碳库的影响

植被碳库一般是指植物体部分,它包括植物地上部分和地下的活根。作为生态系统的生产者,植物体每天都要进行光合作用以固定大量的 CO_2 用以维持生态系统的正常运转。全球植被所储存的碳库大约为 550～950 Pg C (Woodwell *et al*., 1978; Whittaker & Likens, 1975; Olson *et al*., 1978; Prentice & Fung, 1990),与大气碳库差不多,但其活性非常高,其与大气碳库间的交换是碳循环的主要过程(黄耀, 2003),因此它的变化对大气碳库的影响非常重要。在未来气候变暖条件下,陆地生态系统植被碳库增加可以减缓大气 CO_2 浓度和碳库的增加速率,减缓温室效应;相反,如果植被碳库减少,将给大气 CO_2 浓度的增加提供更多的碳素,形成正反馈,导致大气温度的加速上升(Cox *et al*., 2000)。关于该问题已经开展了大量的研究,得出的结果也各不相同(Tian *et al*., 1998; Cao & Woodward, 1998; King *et al*., 1997)。

直接的证据可以从土壤增温实验得到,Linder 等发现,经过 5 年的土壤增温森林单位面积树茎生长量增加了近 50 %(Bergh *et al*., 1999; Jarvis & Linder, 2000)。利用模型得到的证据更多,Tian 等(2000)利用 TEM 模型对亚马逊河流域研究表明,从 1980 到 1994 年间,气候变暖导致亚马逊流域植被碳库增加 2 %。King 等(1997)结合未来气候情景研究了植被碳库对气候变化的响应,结果表明单纯气候变暖就可以导致全球植被碳库增加 12 %～16 %,尽管不同的气候情景所导致植被碳库改变各不相同。Cao 和 Woodward (1998)利用 CEVSA 模型耦合 GCM 模型研究了 1860～2070 年的陆地生态系统碳动态,认为在 200 年间全球陆地植被碳库的增加量很小,但是不同生态系统的表现并不一致,如高纬度的北方森林生态系统植被碳库在气候变暖的影响下要增加,而中纬度的温带森林和低纬度的热带森林生态系统则要表现为少量的碳流失,最终在全球尺度上表现为碳库的微小增加,作者把它归因于气候变暖所引起的北半球森林扩张。Tian 等(1999)利用 TEM 模型研究了美国本土(不包括夏威夷和阿拉斯加)陆地生态系统碳库在气候变暖条件下的动态变化,结果显示单纯温度变化对植被碳库的影响很小,几乎为负值,事实上因为美国本土大部分在中纬度,基本

© 1994-2008 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

没有处于低纬度的国土,而作者又没有考虑高纬度的阿拉斯加地区,依 Cao 和 Woodward (1998) 的结果推论,植被碳库变化不大也就在情理之中了。Grant 和 Nalder (2000) 利用 ECOSYS 模型研究了北方森林与大气间碳交换过程对气候变化的响应,结果表明在未来 120 年间气温上升会引发植被碳积累增加。由以往研究可知,气候变暖必将对陆地生态系统植被碳库产生巨大的影响 (Schimel 1995; Tian *et al*., 1998b),并且对不同的生态系统会产生完全不同的影响,基本表现为植被碳库随纬度的增加而增加,在低纬度地区存在微小的植被碳库流失,在全球尺度上比较合理的解释是存在一定程度的微量增加。

4　对凋落物的影响

陆地生态系统凋落物是指陆地生态系统内,由生物 (植物、动物和土壤微生物) 组分的残体构成,亦称残落物,是为分解者 (微生物) 提供物质和能量来源的有机物质的总称,包括地上部分的枯枝落叶以及地下根系的凋落物,通常以月或年来表示单位时间内植被的凋落物量,即单位面积、单位时间地面上形成的凋落物量。凋落物包括枯立木、倒朽木、枯草、地表凋落物和地下枯死生物量等,是陆地生态系统碳库的重要组成部分,在维系生态系统结构和功能中具有不可替代的作用。凋落物也是一个重要的有机质和养分储存库,是陆地生态系统养分循环的重要环节。因此,凋落物是一个单独的碳库,同时也是碳循环中的一个主要过程,因为它是维系植物体地上碳库与土壤碳库形成循环的主要通道之一 (Raich & Nadelhoffer, 1989)。

气候变暖对凋落物分解的影响,一方面体现在影响凋落物的产生量和质量 (Henry *et al*., 2005),另一方面气候变暖也影响凋落物的分解速率 (Aerts, 1997; 陈华等, 2001)。气候变暖对于植被碳库的影响在前节已有论述,一般认为气候变暖可以增加植被碳库,而植物形成凋落物是按一定比例进行的 (Raich & Nadelhoffer, 1989),所以气候变暖可以增加凋落物的量。彭少麟和刘强 (2002) 对国内外森林凋落物动态进行了综述,他们认为凋落物积累量反映的是凋落物产量和凋落物消失量之间的动态平衡,而全球变暖可以增加森林凋落物的产量。总体上森林生态系统的凋落物在全球有一定的分布格局,随着纬度的增高,凋落物产量下降,而凋落物积累量上升 (Vogt *et al*., 1986)。Malmer 等 (2005) 研究了 30 年间斯堪的纳维亚地区北部极地沼泽生态系统的净碳积累和气候变化的关系,他们发现气候变暖可以增加凋落物输入量达 7.3%。Cao 等 (2005) 利用 CESVA 模型研究了 20 世纪 80～90 年代全球碳动态发现,由于气候变暖,90 年代比 80 年代的凋落物输入量在全球各个大洲均表现为增加。

同时气候变暖对凋落物的分解速率也会产生影响。因为凋落物的分解一般是物理、化学和生物过程的结合,而温度对各种反应过程均有不同程度的促进作用,所以气候变暖伴随的温度升高和降水变化可以加速凋落物的分解。Liski 等 (2003) 开发了一个基于温度和积温的简单经验模型,用来描述凋落物的分解速率,他们发现温度是控制凋落物分解的主要因子之一,而大气温度的增加可以显著增加凋落物的分解速率,并且这一作用在所有生态系统中表现一致。陈华等 (2001) 综合分析了已发表的关于凋落物分解速率方面的文献,认为气候变暖一般加速凋落物的分解,但是用于表示这种促进作用的表观 Q_{10} 随着温度的增高而降低。同时也有人认为气温和 CO_2 的同时增加可以导致植物体的碳储量增加,从而导致 C/N 比增加,降低凋落物的分解速率 (Bryant *et al*., 1998; 彭少麟和刘强, 2002)。Belyea 和 Malmer (2004) 研究了泥炭地对气候变暖的响应,结果表明泥炭地凋落物的分解速率在气候变暖条件下快速增加。总之,气温升高的影响主要体现在增加凋落物分解速率,同时气候变暖对凋落物分解的间接作用体现在对凋落物质量、土壤营养可利用性以及冻土深度的影响,进而影响到凋落物的分解速率 (陈华等, 2001)。

5　对陆地生态系统土壤碳库的影响

土壤碳库包括土壤中有机碳和无机碳,以及死根和生物分泌物等。因为无机碳以碳酸盐形态存在,活性很低,对环境因子不敏感,所以在已往的研究中土壤碳库主要指土壤有机碳库 (Post *et al*., 1982; Post & Kwon, 2000; Schlesinger & Lichter, 2001; Raich & Schlesinger, 1992)。沿用以前习惯,本文所指土壤碳库仅包括土壤有机碳库。Trumbore (1997) 指出,在全球温度改变的条件下,陆地生态系统土壤必定表现为碳源或碳汇,也就是说气候变暖必然改变陆地生态系统土壤与大气间的碳素交换。根据以往的研究,气候变暖对陆地生态系统土壤碳库的影响主要表现为 3 种作用:增加土壤有机质分解、增加土壤呼吸碳释放和增加 *NPP* 输入土壤的碳素,总体上可以认为是一个碳库增加过程和两个碳

© 1994-2008 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

库减少过程。气候变暖通过影响以上几个过程而最终改变碳库的大小。目前存在以下几种不同的观点:1) *NPP* 的增加势必导致进入土壤的碳素增加,当这一作用超过碳释放时,土壤碳库也随之增加;2) 如果 *NPP* 不增加或微弱增加,而土壤呼吸增加、凋落物分解以及土壤有机质的分解均可以降低土壤碳库的储量,碳释放超过 *NPP* 输入土壤的碳素,则土壤碳库表现为减少;3) 如果这两方面的作用相抵,则土壤碳库保持不变。很多全球气候变化模型都显示全球变暖将导致土壤中碳的损失(Sundquist, 1993; Kevenbolden, 1993)。King 等(1997) 的研究表明全球土壤碳库在气候变暖条件下会降低,不同的气候情景下土壤碳库减少量不同。Kirschbaum (1995) 综述了土壤碳库对全球变暖响应的研究,认为在气候变暖条件下,温度每升高 1 ℃,土壤有机碳损失 10 %,如果对于储碳量多,气温比较低的高纬地区,这一比例会更高。

事实上,不同的生态系统土壤对气候变暖的响应是不同的。一般认为热带土壤有机碳含量相对较低,气候变暖条件下,土壤释放碳的作用不强,而植物地下碳库进入土壤的作用比较强,所以气候变暖最终导致土壤碳库的增加。而在高纬地区,气候变暖将导致土壤碳的大量损失,并大大超过因为气候变暖所导致的碳增加量,使土壤表现为碳源。这其中气候变暖对高纬度地区土壤碳库的影响最大(Keyser *et al*., 2000)。McKane 等(1997) 利用 MBL-GEM 模型研究了北半球苔原生态系统碳动态在气候变暖条件下的变化,结果表明土壤有机碳库将会减少 0.3 %,因为苔原的碳库储存量较大,这种碳排放会持续很长时间。同时对于其它的生态系统,气候变暖则可以导致土壤碳库的增加,Tian 等(1999) 研究了美国本土对气候变暖的响应,结果表明在过去的 95 年间,气候变暖导致土壤碳库有一个很微弱的增加。以上结果也说明了碳库变化的纬度地带性特征,即在气候变暖条件下,高纬度地区一般表现为土壤碳库减少,而中低纬度地区的土壤碳库则可能不变或略有增加。

气候变暖不仅能够影响土壤碳库的储量,同时还可以改变土壤碳库的周转时间,其主要原因是土壤呼吸和土壤碳分解作用的加强,气候变暖将导致土壤碳库的周转时间缩短(Trumbore *et al*., 1996)。Trumbore(1997) 总结了几个研究结果,得出结论认为增加温度可以降低周转时间,即增加土壤碳库的周转速率,如在夏威夷、巴西和西伯利亚的研究结果。Kirschbaum(1995) 综述了大量研究结果,认为土壤温度升高可以加快土壤碳库的周转速率,降低周转时间。CENTURY 模型内部的结构也是根据这一理论来设定的。Hyvönen 等(2005) 分析了土壤有机碳分解速率的温度依赖性,认为对于不同的土壤,敏感性不同,但是趋势是一致的,即随温度的增加,土壤分解速率升高,周转时间降低。但是也有例外,如 Gerber 等(2004) 利用 LPJDGVM 模型分析了陆地生态系统系统对气候变暖和 CO_2 浓度升高的响应,认为在寒冷地区,土壤有机碳的周转速率降低。

气候变暖也可以影响碳素从植物碳库向土壤碳库的流动,主要是因为光合作用增强导致光合产物向地下部分分配的增加(Jones *et al*., 1998),在这一过程中气温升高和随之发生的降水格局变化同时起作用。Gorissen 等(2004) 采用 ^{14}C 标记的方法研究了丹麦、英国、荷兰和西班牙的灌丛生态系统中从植被碳库向土壤碳库分配量的变化,在气温升高的条件下,如果在干旱地区,由植被碳库向土壤碳库中的流动增加,如果在湿润地区,植被碳库向土壤碳库的流动则要减少,作者认为这一现象可以用来解释其它生态系统与大气间 CO_2 对气候变化的适应性。然而 Fitter 等(1998) 的研究却表明碳向土壤中的分配与温度无关,而与辐射存在密切关系,事实上辐射是温度升高的主要能量来源。

6 气候变暖条件下陆地生态系统碳源/汇关系的探讨

陆地生态系统主要通过光合作用、自养呼吸和异养呼吸与大气进行碳素交换,在碳平衡状态下表现为没有净的碳排放,即碳排放等于碳吸收(Schimel *et al*., 1997)。而气候变暖可以增加或降低各个过程的速率或反应量,进而影响到全球陆地生态系统的碳素收支(IPCC,1991,1997,2001),表现为碳源或碳汇(Trumbore *et al*., 1996)。科学家们通常认为气候变暖可以增加 *NPP*,同时加速土壤有机质的分解排放,但是究竟是哪一个作用占主导地位,迄今为止的研究结果不同,观点也不一致(Braswell *et al*., 1997; Grace & Rayment, 2000; Tian *et al*., 1999)。

陆地生态系统对气候变暖的响应机制是:气候变暖可以影响植物的光合作用(通常为增加),同时高温还会增加潜在蒸发散和植物的呼吸作用,蒸散发的增强可以导致植物的水分胁迫,进而导致 *NPP* 的降低。另一方面温度的增加和水分胁迫的发生可以导致土壤可利用性 N 素的增加,解除植物的 N 素

© 1994-2008 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

限制,增加 *NPP*(图 4)。

Cox 等(2000)采用耦合碳循环反馈和气候因素的模型对气候变暖和陆地生态系统碳循环进行研究表明,陆地生态系统通常表现为碳汇,按 GCM 模型预测的气候情景估算,到 2050 年排放和吸收可达到平衡,随后表现为碳源,到 2100 年,全球平均气温比现在高出 5.5 K,这比不考虑 CO_2 反馈作用的预测值要高 1.5 K,这一反馈作用将加速气候变暖的进程。在这一变化过程中,陆地生态系统由碳汇向碳源转变,基本上表现为排放增强,吸收减弱,最终表现为碳源。以往大多数的研究认为气候变暖可以导致陆地生态系统碳库的流失,主要原因是气候变暖所引起的呼吸作用的增加,特别是土壤呼吸作用的增强(Houghton & Woodwell, 1989; Oechel *et al*., 1993; Schimel *et al*., 1994)。Oechel 等(2000)研究表明,北高纬苔原生态系统在气候变暖条件下,由碳汇变成碳源。Grace 和 Rayment(2000)也同样认为气候变暖导致陆地生态系统由碳汇变成碳源。King 等(1997)采用模型的方法预测了在未来气候情景下,如果没有分解作用的加强,全球的陆地生态系统将增加1.1 %的碳汇,而如果考虑到气候变暖导致的分解作用增加,陆地生态系统最终将表现为增强1.1 %的碳源,尽管 King 自己也认为总体上表现为近于平衡态。结合涡度相关法、气体交换箱式法、放射性碳同位元素法、木材、苔藓和土壤清单法和实验培养法,Goulden 等(1998)研究了加拿大 Manitoba 地区 120 年林龄的黑野杉(*Picea mariana*)林的碳平衡,发现土壤碳库对气候变暖所引起的冻深和解冻时间的响应非常敏感,气候变暖可以导致该生态系统成为碳源。Malmer 等(2005)通过 30 年的研究发现,斯堪的纳维亚北部的沼泽生态系统在气候变暖的影响下每年释放 7～17 g C·m^{-2}。

图 4　气候变暖对陆地生态系统碳源/汇的影响机制

Fig. 4　Mechanism of climatic warming impact on carbon budget in terrestrial ecosystems

①气候变暖可以增加光合作用(Braswell *et al*., 1997; Petchey *et al*., 1999; Vukicevic *et al*., 2001)　②气候变暖可以增加 SOM(土壤有机质)的分解速率(陈华等,2001)　③气候变暖可以增加 PET(潜在蒸散发)(Xiao *et al*., 1996)　④气候变暖可以增加呼吸作用(Tian *et al*., 1998b, 2003; Vukicevic *et al*., 2001)　⑤SOM 的分解使得土壤中的有效 N 素含量增加(Xiao *et al*., 1996; Lukewille & Wright, 1997; Ineson *et al*., 1998)　⑥PET 的增加可以导致水分胁迫(Xiao *et al*., 1996)　⑦有效 N 的增加可以刺激植物生长(Xiao *et al*., 1996; Schimel *et al*., 1997; Melillo *et al*., 1993, 2002)　⑧水分胁迫可以抑制植物生长(Tian *et al*., 1998b; Tezara *et al*., 1999; Barber *et al*., 2000)　⑨光合作用的增加可以增加 *NEP*(净生态系统生产力)(Braswell *et al*., 1997; Petchey *et al*., 1999)　⑩呼吸作用的增加可以减小 *NEP*(Tian *et al*., 1998b; Vukicevic *et al*., 2001)

①Climatic warming enhances photosynthesis (Braswell *et al*., 1997; Petchey *et al*., 1999; Vukicevic *et al*., 2001)　②Climatic warming increases SOM decomposition rate (Chen *et al*., 2001)　③Climatic warming increases PET (Xiao *et al*., 1996)　④Climatic warming increases respiration (Tian *et al*., 1998b, 2003; Vukicevic *et al*., 2001)　⑤The decomposition of SOM increases available nitrogen in soil (Xiao *et al*., 1996; Lukewille & Wright, 1997; Ineson *et al*., 1998)　⑥The increasing PET leads to water deficiency (Xiao *et al*., 1996)　⑦More available nitrogen stimulates plant growth (Xiao *et al*., 1996; Schimel *et al*., 1997; Melillo *et al*., 1993, 2002)　⑧Water stress inhibits plant growth (Tian *et al*., 1998b; Tezara *et al*., 1999; Barber *et al*., 2000)　⑨Increasing photosynthesis increases *NEP* (Braswell *et al*., 1997; Petchey *et al*., 1999)　⑩Increasing respiration decreases *NEP* (Tian *et al*., 1998b; Vukicevic *et al*., 2001)

另一种观点认为,气候变暖使陆地生态系统固定更多的碳在植物体中,从而减缓气候变暖的步伐,陆地生态系统在这种作用中是一个碳汇。Smith 等(1992)的研究结果也支持这一观点,他认为生态系统总碳库在气候变暖条件下陆地生态系统的碳储存将增加 0.4 %～9.5 %;Cramer 和 Solomon 的(1993)结果则认为增加的幅度为 0.8 %～4.9 %;Prentice 和 Fung(1990)研究了 GISS 气候情景下植被碳库将会大量的增加,从而导致生态系统总碳储存增加 13 %～15.7 %。而 Prentice 和 Sykes(1995)通过研究

© 1994-2008 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

认为生态系统总碳储存在 GFDL 气候情景下增加 0.9 %,而在 OSU 气候情景下增加 4.9 %;同样 Neilson(1993) 也发现在 GISS 和 OSU 气候情景下生态系统表现为碳汇。同样对于落叶林生态系统与大气间的 CO_2 交换量来讲,气候变暖导致的生长季延长和积雪覆盖减少可以导致该森林生态系统成为一个碳汇,作者并推测整个北半球每年可以固定 1 Pg C (Goulden *et al*., 1996)。Smith 和 Shugart (1993) 研究了加倍 CO_2 浓度所引起的温度升高对陆地生态系统碳库的影响,发现在最初的 50～100 年间,表现为碳源,但是随后却表现为碳汇,生态系统碳库增加。Cao 和 Woodward (1998) 的研究则表明,全球碳库在气候变暖的影响下是减少的。Tian 等 (1999) 的研究也认为陆地生态系统在气候变暖条件下表现为碳源。

事实上,气候变暖对陆地生态系统碳源/碳汇的影响是不同的,不同的生态系统会产生不同的效果。Tian 等 (1999) 对全球的各种生态系统类型进行了研究,并指出各种生态系统对温度增加的响应各不相同,大多数北方生态系统和热带生态系统均表现为碳源,只有少数温带森林等生态系统表现为碳汇。King 等 (1997) 采用气候情景的研究表明,除了常绿阔叶林以外,大多数森林生态系统是碳汇,其它的生态系统在 GCM 的气候情景下表现为碳源。普遍的现象是干旱、高纬地区的生态系统在气候变暖条件下变成为碳源,而低纬高湿地区的生态系统在气候变暖条件下可能成为碳汇,这是因为低温条件下尽管 *NPP* 相对较低,但是呼吸和土壤碳库的分解也比较弱,导致净碳积累,而高温条件下分解作用超过碳的积累,使生态系统表现为碳源。Keyser 等 (2000) 则认为气候变暖导致碳积累和释放的同时加速,但是并不一定导致碳源/汇的变化,也就是气候变暖只改变了碳循环的速率,而对碳库并无影响,这可能是因为生态系统对气候变化存在生物适应性。Lapenis 等 (2005) 也发现了俄罗斯森林对气候变暖的适应性。Stirling 等 (1997) 则发现了光合作用对气候变化的适应性。

气候变暖可以对陆地生态系统碳循环产生正面和负面影响,如上所述,其中间接影响主要作为原因来解释一些现象。除以上各种因素外,降雨变化、生长季延长和土壤质量改变等等也可以影响陆地生态系统碳循环的各个过程和碳库 (Shaver *et al*., 2000)。Churkina 等 (2005) 利用遥感手段结合涡度相关技术研究了欧洲和美洲的森林生态系统净生态系统交换,结果表明生长季延长可以增加森林生态系统的 *NEP*,使生态系统固定更多的碳。Keller 等 (2004) 发现气候变化还可以影响到土壤质量,进而影响到土壤碳库动态和全球碳循环。Tian 等 (1999) 的研究得出在未来气候情景中,气候变化和温度影响差别很大,这也说明气候变暖的伴随因素对陆地碳循环影响也很大。另外,大气温度的升高引起生叶时间的变化也对陆地生态系统碳循环产生影响,Chen 等 (1999) 研究了 BOREAS 项目组所研究的北方森林在 1994～1996 年的碳固定情况,结果表明生叶时间的提前可以增加碳固定。Wan 等 (2005) 研究了土壤增温对美国草原上的碳循环过程的影响,并分别对温度增加对碳循环过程的直接作用和间接作用进行了总结分析,认为间接作用可能比直接作用产生的效果还要显著。

7 气候变暖对碳循环影响的模拟研究

因为陆地生态系统碳循环过程的复杂性,目前还很难对陆地生态系统的很多过程及功能进行详细的研究,特别是对于气候变暖的响应则更是困难重重,每一个过程对气候变暖的响应可以基于不同的实验设计获得,但是生态系统作为一个整体的响应就不能简单的得到。所以模型研究就显得格外重要,模型不但可以对一些当前主要的生态过程进行研究,还可以揭示历史条件下的碳循环以及未来气候情景下陆地生态系统碳循环的状况及变化。目前已有许多模型被用来研究气候变暖条件下陆地生态系统碳循环的变化,主要包括生物地理模型、生物地球化学模型和生物物理模型 (Hurtt *et al*., 1998; Tian *et al*., 1998a),其中以生物地球化学模型为主。

自从 Melillo 等 (1993) 第一次利用生物地球化学模型 TEM 研究了全球植被 *NPP* 对气候变化的影响以来,大量的模型被用来研究气候变暖对陆地生态系统碳循环的影响。应用最为普遍的是生物地球化学模型,Tian 等 (1998b) 利用 TEM 模型研究了亚马逊流域热带雨林对气候变暖的响应;Zhuang (2001) 则利用 TEM 模型研究了气候变化对高纬度地区的影响;Cao 和 Woodward (1998) 利用 CEVSA 模型研究并预测了 1860～2070 年的碳动态变化以及对气候变暖的响应;Jones 等 (2005) 耦合 RothC 模型和 HadCM3LC 来预测未来气候情景下土壤碳库的动态;Peng 等 (1998) 利用 CENTURY 模型研究了加拿大北方森林样带碳动态对气候变化的敏感性;Bachelet 等 (2001) 利用 MAPSS 结合 CENTURY 研究了美国陆地

© 1994-2008 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

生态对气候变化的响应; King 等(1997)利用 GTEC 模型研究了全球陆地生态系统对气候变化的响应; Schimel 等(1994)利用 CENTURY 模型研究了全球气温升高对土壤碳库的影响。同时也有一部分生物地理模型和生物物理模型被用来研究气候变暖对陆地生态系统碳循环的影响,如 Rizzo 和 Wiken(1992)利用 Holdridge 模型研究了加拿大生态系统对气候变化的响应, IPCC 指定了 MAPSS 和 BIOME 模型作为估计气候变暖对全球潜在植被影响的生物地理模型(IPCC,1997,2001)。同时也开展了一部分模型比较方面的工作,最著名的就是 VEMAP 项目(VEMAP, 1995)。Cramer 等(2001)则比较了 HYBRID、IBIS、LPJ、SDGVM、TRIFFID 和 VECODE 这 6 个模型在研究陆地生态系统结构和功能对气候变化的响应中的差异; Schimel 等(2000)利用 CENTURY、TEM 和 BIOME-BGC 模型研究了美国陆地生态系统对气候变化的响应,并分析了它们在模拟过程中的差异。

模型分类也依据不同的研究目的存在很大的差异,如静态和动态模型,经验和机理模型,结构和功能模型等。在模型的开发和应用过程中,简单性和实用性一直是一对矛盾的统一体,很难达到统一,这就要求在精确地考虑所有主要过程的同时尽量简化。生物地球化学模型也是集中考虑了以上主要发展方向,近几年来生物地球化学模型被大量的开发利用也说明了这一点,不过仍然存在一定的不足(Hurtt *et al*., 1998):1)尽管大量的生物地球化学模型被用来研究气候变暖对陆地生态系统碳循环的影响,但是迄今为止所有的生物地球化学模型都没有考虑气候对陆地生态系统植被变化的反馈作用,而这一作用在陆地生态系统碳循环中是非常重要的(Overpeck *et al*., 1990)。DLEM(Tian *et al*., 2005)就是这一方向的主要尝试,并取得了一下成果(Chen *et al*., 2006)。而在生物物理模型和生物地理模型中,部分模型(如 SiB 模型)只是预测全球植被分布和生长的自然变化对气候的反馈作用,则对于植被碳循环对气候变化的响应却少有涉及;2)在研究气候变暖对陆地生态系统碳循环的影响时,当前的模型绝大多数是在区域或全球尺度上应用的(TEM、TRIFFID 等),缺少对一些机理过程在微小尺度上相应研究与验证。同时在微小尺度上可以研究温度对碳过程影响的模型又很难在大尺度上得以应用(NCSOIL 等);3)在时间尺度上也同样存在尺度扩展方面的缺陷,光合作用是随时都在发生,而光合产物体现在生态系统上则需要一天,一周或更长,这种时间尺度上的扩展当前主要由累加求和实现,仍然存在很大的不确定性(Kagawa *et al*., 2005; Wang *et al*., 2003)。因此针对以上不足,耦合气候变暖和碳循环双向反馈机制,采取真正合理的尺度扩展方法来揭示陆地生态系统碳循环与气候变暖的相互作用是未来的主要方向之一。

8　结论与展望

目前已经开展了大量的关于气候变暖对陆地生态系统影响的研究,一部分问题已经达成共识,而有些问题仍然存在一定的分歧,对这些问题的研究,以及研究方法的改进是未来该领域的主要方向。目前本领域已经得出的初步结论如下:

1) 随着全球气候变暖,低纬度地区生态系统 *NPP* 一般表现为降低,而在中高纬度地区一般表现为增加,在全球尺度上表现为 *NPP* 增加;

2) 气候变暖可以增加土壤呼吸速率,不过随着时间的推移,这种影响会越来越微弱,表现为一定的适应性,可能存在 4 个原因:水分限制、底物限制、N 素限制和生物适应性;

3) 气候变暖可以增加陆地生态系统植被碳库,这是因为气温的升高加快了光合作用,与此相伴的 CO_2 浓度升高也是其主要原因之一;

4) 气候变暖可以加快凋落物产生量,同时也增加凋落物的分解速率;

5) 气候变暖对陆地生态系统土壤碳库的影响因生态系统而异,不同的生态系统在气候变暖条件下表现为碳源或碳汇,一般来说,高纬地区土壤有机碳更容易大幅度提高分解速率,或通过土壤呼吸排放进入大气,而低纬地区的生态系统土壤碳库由于来自植被碳库的补充,而 Q_{10}增加不明显,仍然表现为增加;

6) 整体来说,在气候变暖条件下全球陆地生态系统表现为一个很弱的碳源,同时碳循环的速率加快。而不同的生态系统在气候变暖条件下表现不同,高纬地区生态系统在气候变暖条件下要释放大量的碳进入大气,表现为碳源,而低纬地区因为植被碳库的积累超过了土壤碳库的释放表现为碳汇。

可以预见,在未来数年乃至数十年间,气候变暖必将对陆地生态系统碳循环产生巨大的影响,这对于本领域的研究工作即是机遇也是挑战,在未来数年间需要在以下的几个方面加强研究:

1) 关于陆地生态系统对气候变暖的响应,已有大量的模型被用于研究,但是由于气候系统的复杂

© 1994-2008 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

性与碳循环的复杂性,以及它们之间的复杂关系与双向反馈作用,目前的模型均存在不同程度的缺欠,结合先进的研究手段,跨时间和空间尺度研究陆地生态系统碳循环过程对气候变暖的响应与反馈是未来该领域研究的主要方向;

2) 气候变暖的同时还可以导致降水,土壤质量改变等一系列问题,它们均可以对陆地生态系统碳循环产生影响,因此开展气候变暖对陆地生态系统碳循环的间接影响也很有必要;

3) 陆地生态系统结构和功能对气候变暖均存在不同程度的适应性,这一现象对于准确理解未来气候情景下的陆地生态系统碳循环具有重要意义。

4) 在全球变化进程中,气候变暖往往是伴随着其它的表现形式共同发生的,如干旱,火干扰增强等。以现有的实验方法和手段,还无法研究各种因子的单独影响及协同影响,考虑到全球变化的复杂性及长期性,采用模型方法研究气候变暖与其它表现形式的协同影响是未来全球变化研究中的主要方向之一。

参 考 文 献

Aerts R (1997). Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, 79, 439 - 449.

Bachelet D, Neilson RP, Lenihan JM, Drapek RJ (2001). Climate change effects on vegetation distribution and carbon budget in the United States. *Ecosystem*, 4, 164 - 185.

Barber VA, Juday GP, Finney BP (2000). Reduced growth of Alaskan white spruce in the twentieth century from temperature-induced drought stress. *Nature*, 405, 668 - 673.

Belyea LR, Malmer N (2004). Carbon sequestration in peatland: patterns and mechanisms of response to climate change. *Global Change Biology*, 10, 1043 - 1052.

Bergh J, Linder S, Lundmark T, Elfving B (1999). The effect of water and nutrient availability on the productivity of Norway spruce in northern and southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 119, 51 - 62.

Braswell BH, Schimel DS, Linder E, Moore III B (1997). The response of global terrestrial ecosystem to interannual temperature variability. *Science*, 278, 870 - 873.

Briones MJI, Poskitt J, Ostle N (2004). Influence of warming and enchytraeid activities on soil CO_2 and CH_4 fluxes. *Soil Biology and Biochemistry*, 36, 1851 - 1859.

Bryant DM, Holland EA, Seastedt TR, Walker MD (1998). Analysis of litter decomposition in an alpine tundra. *Canadian Journal of Botany*, 76, 1295 - 1304.

Cao MK, Woodward FI (1998). Dynamic responses of terrestrial ecosystem carbon cycling to global climate change. *Nature*, 393, 249 - 252.

Cao MK, Prince SD, Tao B, Small J, Li K (2005). Regional pattern and interannual variations in global terrestrial carbon uptake in response to changes in climate and atmospheric CO_2. *Tellus B*, 57, 210 - 217.

CENRRNSTC (Committee on Environment and Natural Resources Research of the National Science and Technology Council) (1995). *Our Changing Planet—the Fiscal Year*. US Global Change Research Program, Washington, 1 - 38.

Chen H (陈华), Harmon ME, Tian HQ(田汉勤) (2001). Effects of global change on litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 21, 1549 - 1563. (in Chinese with English abstract)

Chen GS, Tian HQ, Liu ML, Ren W, Zhang C, Pan SF (2006). Climate impacts on China's terrestrial carbon cycle: an assessment with the dynamic land ecosystem model. In: Tion HQ ed. *Proceedings of the Second IASTED International Conference, Environmental Modeling and Simulation*. St. Thomas, US Virgin Islands.

Chen WJ, Black TA, Yang PC, Barr AG, Neumann HH, Nesic Z, Blanken PD, Novak MD, Eley J, Ketler RJ, Cuenca R (1999). Effects of climatic variability on the annual carbon sequestration by a boreal aspen forest. *Global Change Biology*, 5, 41 - 53.

Churkina G, Shimel D, Braswell BH, Xiao XM (2005). Spatial analysis of growing season length control over net ecosystem exchange. *Global Change Biology*, 11, 1777 - 1787.

Cox PM, Betts RA, Jones CD, Spall SA, Totterdell IJ (2000). Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 408, 184 - 187.

Cramer WP, Solomon AM (1993). Climatic distribution and future global redistribution of agricultural land. *Climatic Research*, 3, 97 - 110.

Cramer W, Bondeau A, Woodward FI, Prentice IC, Betts RA, Brovkin V, Cox PM, Fisher V, Foley JA, Friend AD, Kucharik C, Lomas MR, Ramankutty N, Sitch S, Smith B, White A, Molling CY (2001). Global response of terrestrial ecosystem structure and function to CO_2 and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*, 7, 357 - 373.

Crowley TJ (2000). Causes of climate change over the past 1000 years. *Science*, 289, 270 - 277.

Fitter AH, Graves JD, Self GK, Brown TK, Bogie DS, Taylor K (1998). Root production, turnover and respiration under two

© 1994-2008 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

grassland types along an altitudinal gradient: influence of temperature and solar radiation. *Oecologia*, 114, 20 - 30.

Friedlingstein P, Dufresne JL, Cox PM, Rayner P (2003). How positive is the feedback between climate change and the carbon cycle? *Tellus B*, 55, 692 - 700.

Gerber S, Joos F, Prentice IC (2004). Sensitivity of dynamic global vegetation model to climate and atmospheric CO_2. *Global Change Biology*, 10, 1223 - 1239.

Gorissen A, Tietema A, Joosten NN, Estiarte M, Peñuelas J, Sowerby A, Emmett BA, Beier C (2004). Climate change affects carbon allocation to the soil in shrub lands. *Ecosystems*, 7, 650 - 661.

Goulden ML, Munger JW, Fan SM, Daube BC, Wofsy SC (1996). Exchange of carbon dioxide by a deciduous forest: response to interannual climate variability. *Science*, 271, 1576 - 1578.

Goulden ML, Wofsy SC, Harden JW, Trumbore SE, Crill PM, Gower ST, Fries T, Daube BC, Fan SM, Sutton DJ, Bazza ZA, Mugner JW (1998). Sensitivity of boreal forest carbon balance to soil thaw. *Science*, 279, 214 - 217.

Grace J, Rayment M (2000). Respiration in the balance. *Nature*, 404, 819 - 890.

Grant RF, Nalder IA (2000). Climate change effects on net carbon exchange of a boreal aspen-hazelnut forest: estimates from the ecosystem model ecosys. *Global Change Biology*, 6, 183 - 200.

Hansen J, Sato M, Ruedy R, Lo K, Lea DW, Medina-Elizade M (2006). Global temperature change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 103, 14288 - 14293.

Henry HAL, Cleland EE, Field CB, Vitousek PM (2005). Interactive effects of elevated CO_2, N deposition and climate change on plant litter quality in a California annual grassland. *Oecologia*, 142, 465 - 473.

Högberg P, Nordgren A, Buchmann N, Taylor AFS, Ekblad A, Högberg MN, Nyberg G, Löfvenius MO, Read DJ (2001). Large-scale forest girdling shows that current photosynthesis drives soil respiration. *Nature*, 411, 789 - 792.

Houghton RA, Woodwell GM (1989). Global climatic change. *Scientific American*, 260, 36 - 47.

Huang Y(黄耀) (2003). *Exchange of Carbon and Nitrogen Between Land Surface and Atmosphere: From Experiment to Models* (地气系统碳氮交换:从实验到模型). China Meteorological Press, Beijing. (in Chinese)

Hurtt GC, Moorcroft PR, Pacala SW, Levin SA (1998). Terrestrial models and global change: challenges for the future. *Global Change Biology*, 4, 581 - 590.

Hyvönen R, Ågren GL, Dalias P (2005). Analyzing temperature response of decomposition of organic matter. *Global Change Biology*, 11, 770 - 778.

Ineson P, Benham DG, Poskitt J, Harrison AF, Taylor K, Woods C (1998). Effects of climate change on nitrogen dynamics in upland soils. 2. A soil warming study. *Global Change Biology*, 4, 153 - 161.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (1991). *Climate Change* 1991: *the Science of Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (1997). *Climate Change* 1997: *the Science of Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2001). *Climate Change* 2001: *the Science of Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge.

Jarvis P, Linder S (2000). Botany: constraints to growth of boreal forests. *Nature*, 405, 904 - 905.

Jenkinson DS, Adams DE, Wild A (1991). Model estimates of CO_2 emissions from soil in response to global warming. *Nature*, 351, 249 - 252.

Jones TH, Thompson LJ, Lawton JH, Bezemer TM, Bardgett RD, Blackburn TM, Bruce KD, Cannon PF, Hall GS, Hartley SE, Howson G, Jones CG, Kampichler C, Kandeler E, Ritchie DA (1998). Impacts of rising atmospheric carbon dioxide on model terrestrial ecosystem. *Science*, 280, 441 - 443.

Jones C, Mcconnell C, Coleman K, Cox P, Falloon P, Jenkinson D, Powlson D (2005). Global climate change and soil carbon stocks; predictions from two contrasting models for the turnover of organic carbon in soil. *Global Change Biology*, 11, 154 - 166.

Kagawa A, Sugimoto A, Yamashita K, Abe H (2005). Temporal photosynthesis carbon isotope signatures revealed in a tree ring through $^{13}CO_2$ pulse labelling. *Plant, Cell and Environment*, 28, 906 - 915.

Kang S, Doh S, Lee D, Jin VL, Kimball JS (2003). Topographic and climatic controls on soil respiration in six temperate mixed-hardwood forest slopes, Korea. *Global Change Biology*, 9, 1427 - 1437.

Keller JK, White JR, Bridgham SD, Pastor J (2004). Climate change effects on carbon and nitrogen mineralization in peatlands through changes in soil quality. *Global Change Biology*, 10, 1053 - 1064.

Kevenbolden K (1993). Gas dydrates-geological perspective and global change. *Reviews of Geophysics*, 31, 173 - 187.

Keyser AR, Kimball JS, Nemani RR, Running SW (2000). Simulating the effects of climate change on the carbon balance of North

© 1994-2008 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

American high-latitude forests. *Global Change Biology*, 6 (Suppl. 1), 185 - 195.

King AW, Post WM, Wullschleger SD (1997). The potential response of terrestrial carbon storage to changes in climate and atmospheric CO_2. *Climatic Change*, 35, 199 - 227.

Kirschbaum MUF (1995). The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biology and Biochemistry*, 27, 753 - 760.

Lange OL, Green TGA (2005). Lichens show that fungi can acclimate their respiration to seasonal change in temperature. *Oecologia*, 142, 11 - 19.

Lapenis A, Shvidenko A, Shepaschenko D, Nilsson S, Aiyyer A (2005). Acclimation of Russian forests to recent changes in climate. *Global Change Biology*, 11, 1 - 13.

Liski J, Nissinen A, Erhard M, Taskinen O (2003). Climatic effects on litter decomposition from Arctic tundra to tropical rainforest. *Global Change Biology*, 9, 575 - 584.

Lukewille A, Wright RF (1997). Experimentally increased soil temperature causes release of nitrogen at a boreal forest catchment in Southern Norway. *Global Change Biology*, 3, 13 - 21.

Luo YQ, Wan SQ, Hui DF, Wallace LL (2001). Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 413, 622 - 625.

Malmer N, Johansson T, Olsrud M, Christensen TR (2005). Vegetation, climatic changes and net carbon sequestration in a North-Scandinavian subarctic mire over 30 years. *Global Change Biology*, 11, 1895 - 1909.

McKane RB, Rastetter EB, Shaver GR, Nadelhoffer KJ, Giblin AE, Laundre JA, Chapin FS (1997). Climatic effects on tundra carbon storage inferred from experimental data and a model. *Ecology*, 78, 1170 - 1187.

Melillo JM, McGuire AD, Kicklighter DW, Moore B III, Vorosmarty CJ, Schloss AL (1993). Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, 363, 234 - 240.

Melillo JM, Steudler PA, Aber JD, Newkirk K, Lux H, Bowles FP, Catricala C, Magill A, Ahrens T, Morrisseau S (2002). Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 298, 2173 - 2176.

Neilson RP (1993). Vegetation redistribution: a possible biosphere source of CO_2 during climate change. *Water, Air, & Soil Pollution*, 70, 659 - 673.

Oechel WC, Hastings SJ, Vourlitis G, Jenkins M, Richers G, Gruike N (1993). Recent change of Arctic tundra ecosystems from a net carbon dioxide sink to source. *Nature*, 361, 520 - 523.

Oechel WC, Vourlitis CL, Hastings SJ, Zulueta RC, Hinzman L, Kane D (2000). Acclimation of ecosystem CO_2 exchange in the Alaskan Arctic in response to decadal climate warming. *Nature*, 406, 978 - 981.

Olson JS, Watts JA, Allison LJ (1983). Carbon in live vegetation of major world ecosystem. Report ORNL - 5862, Oak Ridge, Tenn: Oak Ridge National Laboratory.

Overpeck JT, Rind D, Goldberg R (1990). Climate-induced changes in forest disturbance and vegetation. *Nature*, 343, 51 - 53.

Peng CH, Apps MJ, Price DT, Nalder IA, Halliwell DH (1998). Simulating carbon dynamics along the Boreal Forest Transect Case Study (BFTCS) in central Canada. 2. Sensitivity to climate change. *Global Biogeochemical Cycles*, 12, 393 - 402.

Peng SL (彭少麟), Liu Q (刘强) (2002). The dynamics of forest litter and its responses to global warming. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 22, 1534 - 1544. (in Chinese with English abstract)

Petchey OL, McPhearson PT, Casey TM, Morin PJ (1999). Environmental warming alters food-web structure and ecosystem function. *Nature*, 402, 69 - 72.

Peterjohn WT, Melillo JM, Steudler PA, Newkirk KM, Bowles FP, Aber JD (1994). Response of trace gas fluxes and N availability to experimentally elevated soil temperatures. *Ecological Applications*, 4, 617 - 625.

Post WM, Emanuel WR, Zinke PJ, Stangenberger AG (1982). Soil carbon pools and world life zones. *Nature*, 298, 156 - 159.

Post WM, King AW, Wullschleger SD (1997). Historical variation in terrestrial biospheric carbon storage. *Global Biogeochemical Cycles*, 11, 99 - 109.

Post WM, Kwon KC (2000). Soil carbon sequestration and land-use changes: processes and potential. *Global Change Biology*, 6, 317 - 328.

Prentice KC, Fung IY (1990). The sensitivity of terrestrial carbon storage to climate change. *Nature*, 346, 48 - 51.

Prentice IC, Sykes MT (1995). Vegetation geography and global carbon storage changes. In: Woodwell GM, Mackenie FT eds. *Biotic Feedbacks in the Global Climatic System*. Oxford University Press, New York, 300 - 312.

Raich JW, Nadelhoffer KJ (1989). Belowground carbon allocation in forest ecosystems: global trends. *Ecology*, 70, 1346 - 1354.

Raich JW, Potter CS (1995). Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 9, 23 - 36.

Raich JW, Schilesinger WH (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 44B, 81 - 99.

© 1994-2008 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Rizzo B, Wiken E (1992). Assessing the sensitivity of Canada's ecosystems to climatic change. *Climatic Change*, 21, 37 - 55.

Rustad LE, Fernandez IJ (1998). Experimental soil warming effects on CO_2 and CH_4 flux from a low elevation spruce-fir forest soil in Maine, USA. *Global Change Biology*, 4, 597 - 605.

Rustad LE, Campbell JL, Marion GM, Norby RJ, Mitchell MJ, Hartley AE, Cornelissen JHC, Gurevitch J (2001). A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 126, 543 - 562.

Scheller RM, Mladenoff DJ (2005). A spatially interactive simulation of climate change, harvesting, wind, and tree species migration and projected changes to forest composition and biomass in Northern Wisconsin, USA. *Global Change Biology*, 11, 307 - 321.

Schimel DS, Braswell BH, Holland EA, McKeown R, Ojima DS, Painter TH, Parton WJ, Townsend AR (1994). Climatic, edaphic and biotic controls over storage and turnover of carbon in soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 8, 279 - 293.

Schimel DS (1995). Terrestrial ecosystems and the carbon cycle. *Global Change Biology*, 1, 77 - 91.

Schimel DS, Braswell BH, Parton WJ (1997). Equilibration of the terrestrial water, nitrogen, and carbon cycles. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 8280 - 8283.

Schimel DS, Melillo JM, Tian HQ, McGuire AD, Kicklighter DW, Kittel TGF, Rosenbloom N, Running SW, Thornton P, Ojima DS, Parton WJ, Kelly R, Sykes MT, Neilson RP, Rizzo B (2000). Contribution of increasing CO_2 and climate to carbon storage by ecosystems in the United States. *Science*, 287, 2004 - 2006.

Schilesinger WH, Lichter J (2001). Limited carbon storage in soil and litter of experimental forest plots under increased atmospheric CO_2. *Nature*, 411, 466 - 469.

Shaver GR, Canadell J, Chapin FS, Gurevitch J, Harte J, Henry G, Ineson P, Jonasson S, Melillo JM, Pitelka L, Rustad L (2000). Global warming and terrestrial ecosystem: a conceptual framework for analysis. *BioScience*, 50, 871 - 882.

Singh JS, Gupta SR (1977). Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystem. *Botanical Review*, 43, 449 - 528.

Smith TM, Leemans R, Shugart HH (1992). Sensitivity of terrestrial carbon storage to CO_2 induced climate change: comparison of four scenarios based on general circulation models. *Climatic Change*, 21, 367 - 384.

Smith TM, Shugart HH (1993). The potential response of global terrestrial carbon storage to a climate change. *Water, Air, & Soil Pollution*, 70, 629 - 642.

Stirling CM, Davey PA, Williams TG, Long SP (1997). Acclimation of photosynthesis to elevated CO_2 and temperature in five British native species of contrasting functional type. *Global Change Biology*, 3, 237 - 246.

Sundquist ET (1993). The global carbon dioxide budget. *Science*, 259, 934 - 941.

Tezara W, Mitchell VJ, Driscoll SD, Lawfer DW (1999). Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*, 401, 914 - 917.

Tian HQ, Hall CAS, Qi Y (1998a). Modeling primary productivity of the terrestrial biosphere in changing environment: toward a dynamic biosphere model. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 15, 541 - 557.

Tian HQ, Melillo JM, Kicklighter DW, McGuire AD, Helfrich JVK, Moore IIIB, Vörösmarty CJ (1998a). Effect of interannual climate variability on carbon storage in Amazonian ecosystems. *Nature*, 396, 664 - 667.

Tian HQ, Melillo JM, Kicklighter DW, McGuire AD, Helfrich J (1999). The sensitivity of terrestrial carbon storage to historical climate variability and atmospheric CO_2 in the United States. *Tellus*, 51B, 414 - 452.

Tian HQ, Melillo JM, Kicklighter DW, McGuire AD, Helfrich J, Moore IIIB, Vörösmarty CJ (2000). Climatic and biotic controls on annual carbon storage in Amazonian ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 9, 315 - 336.

Tian HQ, Melillo JM, Kicklighter DW, Pan SF, Liu SY, McGuire AD, Moore IIIB (2003). Regional carbon dynamics in monsoon Asia and its implications for the global carbon cycle. *Global and Planetary Change*, 37, 201 - 217.

Tian HQ, Liu ML, Zhang C, Ren W, Chen GS, Xu XF (2005). *DLEM-the Dynamic Land Ecosystem Model, User Manual*. The ESRA Laboratory, Auburn University, 2005.

Tjoelker MG, Oleksyn J, Reich PB (1999). Acclimation of respiration to temperature and CO_2 in seedlings of boreal tree species in relation to plant size and relative growth rate. *Global Change Biology*, 49, 679 - 691.

Trumbore SE, Chadwick O, Amundson R (1996). Rapid exchange between soil carbon and atmospheric carbon dioxide driven by temperature change. *Science*, 272, 393 - 396.

Trumbore SE (1997). Potential responses of soil organic carbon to global environmental change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 8284 - 8291.

VEMAP (1995). Vegetation/ecosystem modeling and analysis project: comparing biogeography and biogeochemistry models in a continental-scale study of terrestrial ecosystem response to climate

© 1994-2008 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

change and CO_2 doubling. *Global Biogeochemical Cycles*, 9, 407 - 437.

Vogt KA, Grier CC, Vogt DJ (1986). Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and below-ground detritus of world forests. *Advances in Ecological Research*, 15, 303 - 377.

Vukicevic T, Braswell BH, Schimel DS (2001). A diagnostic study of temperature controls on global terrestrial carbon exchange. *Tellus B*, 53, 150 - 170.

Wan S, Hui D, Wallace L, Luo Y (2005). Direct and indirect effects of experimental warming on ecosystem carbon processes in a tallgrass prairie. *Global Biogeochemical Cycles*, 19, GB2014, doi:10.1029/2004GB002315.

Wang Q, Tenhunen J, Falge E, Bernhofer CH, Granier A (2003). Simulation and scaling of temporal variation in gross primary production for coniferous and deciduous temperate forests. *Global Change Biology*, 10, 37 - 51.

Whittaker RH, Likens GE (1975). *Primary Productivity of the Biosphere*. Springer.

Woodwell GM, Whittaker RH, Reiners WA, Likens GE, Delwiche CC, Botkin DB (1978). The biota and the world carbon budget. *Science*, 199, 141 - 146.

Xiao X, Melillo JM, Kicklighter DW, Pan Y, McGuire AD, Helfrich J (1996). Net primary production of terrestrial ecosystems in China and its equilibrium responses to changes in climate and atmospheric CO_2 concentration. *MIT Joint Program on the Science and Policy of Global Change Report No*. 12. Massachusetts Institute of Technology, Cambridge, Massachusetts.

Zhuang QL (2001). *Modeling the Influences of Climate Change, Permafrost Dynamics, and Fire Disturbance on Carbon Dynamics of High Latitude Ecosystem*. PhD dissertation, University of Alaska, USA.

责任编辑: 李 敏

www.cnki.net

© 1994-2008 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net