

森林生态系统碳氮循环功能耦合研究综述

项文化, 黄志宏, 闫文德, 田大伦, 雷丕锋

(中南林业科技大学生态研究室, 长沙 410004)

摘要:在大气 CO₂ 浓度升高和氮沉降增加等全球变化背景下, 森林生态系统减缓 CO₂ 浓度升高的作用及其对全球变化的响应和反馈存在诸多不确定性。森林生态系统碳氮循环相互作用及功能耦合规律的研究是揭示这些不确定性的基础, 也是反映森林生态系统生物产量与养分之间作用规律, 涉及林地持久生产力(sustainability of long-term site productivity)的生态学机理问题。森林生态系统碳氮循环的耦合作用表现在林冠层光合作用的碳固定过程, 森林植物组织呼吸、土壤凋落物与土壤有机质分解、地下部分根系周转与呼吸等碳释放过程, 这些过程存在反馈机理和非线性作用, 最终决定森林生态系统的碳平衡。着重在生态系统尺度上, 综述了碳氮循环耦合作用研究的一些进展与存在的问题, 对今后研究方向进行了展望。

关键词:森林生态系统; 碳循环; 氮循环; 非线性作用; 功能耦合

文章编号: 1000-0933(2006)07-2365-08 中图分类号: S718.55 文献标识码: A

Review on coupling of interactive functions between carbon and nitrogen cycles in forest ecosystems

XIANG Wen-Hua, HUANG Zhi-Hong, YAN Wen-De, TIAN Da-Lun, LEI Pi-Feng (Research Section of Ecology, Central South Forestry University, Changsha 410004, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(7): 2365 ~ 2372.

Abstract: There are many uncertainties in the role of forest ecosystems in slowing down the increases of atmospheric carbon dioxide concentration and their responses to and feedbacks on the global change associated with the increasing CO₂ concentration in the atmosphere and the global increase in nitrogen deposition. Research on the interactions and coupling of carbon and nitrogen cycling in forest ecosystems can pinpoint and thus reduce these uncertainties. Such studies also improve the understanding of the relationships between the productivity and nutrient cycling in forest ecosystems and mechanisms for sustaining the long-term site productivity. The coupling between carbon and nitrogen cycles in forest ecosystems includes photosynthetic processes, autotrophic respiration process, decomposition process of litter and soil organic matter, fine root turnover process, and heterotrophic respiration process. Both positive and negative feedback mechanisms and nonlinear relationships are involved in these processes, which ultimately determine the carbon balance in forest ecosystems. This paper reviews the current literature on the coupling functions between carbon and nitrogen cycles, and describes recent advances, existing shortcomings and limitations of research in this area. The directions for future research in this area are also discussed.

Key words: forest ecosystems; carbon cycle; nitrogen cycle; non-linear interaction; functional coupling

基金项目:国家重点野外台站资助项目(2000-076);教育部留学回国人员科研启动基金资助项目(2004-527);国家林业局重点科研资助项目(2001-7);湖南省教育厅重点科研资助项目(05A028)

收稿日期:2005-11-16; **修订日期:**2006-05-31

作者简介:项文化(1967~), 男, 湖北省麻城市人, 博士, 教授, 主要从事森林生态、自然资源管理与乡村发展研究. E-mail: xiangwh2005@163.com

Foundation item: The project was supported by the Program of National Key Field Station for Scientific Observation and Experiment, China (No. 2000-076), the Scientific Research Foundation for the Returned Overseas Chinese Scholars from State Education Ministry of China (No. 2004-527), the Key Program from China State Forestry Administration of China (No. 2001-7), and the Key Program from Provincial Education Department in Hunan Province (No. 05A028)

Received date: 2005-11-03; **Accepted date:** 2006-05-31

Biography: XIANG Wen-Hua, Ph. D., Professor, mainly engaged in forest ecology, natural resource management and rural development. E-mail: xiangwh2005@163.com

碳是构成生命物质的主要元素,约占干重的 50%。森林生态系统的碳贮量是反映生态系统生物生产力或能量转化效率的重要指标^[1]。碳循环作为森林生态系统的重要功能过程之一,调节和维持着生态系统的生产力与稳定性。全球气候变化,特别是大气 CO₂ 浓度升高,对森林生态系统的发育、结构和功能产生较大影响^[2]。同时,森林覆盖地球陆地表面的 27%,保存陆地碳贮量的 60%,是陆地生态系统的重要碳库,在减缓大气 CO₂ 浓度升高方面扮演着重要角色^[3]。根据 IPCC 第 3 次评估报告中的模型预测,到 2100 年大气 CO₂ 浓度升高和全球气候变化一起将造成陆地生物圈碳积累量增加 260 ~ 530Pg (Pg = 10¹⁵ g),占 CO₂ 释放量的 16% ~ 34%^[4]。碳循环连接着包括森林生态系统在内的生物圈与大气圈之间的重要环节,成为全球变化研究的热点问题。

但是,CO₂ 浓度升高促进森林生态系统碳贮存量增加的 CO₂ 施肥效应(CO₂ fertilization)及森林对减缓大气 CO₂ 浓度升高的作用存在不确定性^[5],包括森林在内的陆地生态系统的碳循环受养分元素特别是氮元素的制约^[4~6]。假设陆地生态系统中植物和土壤的碳汇量大致相等,树木和土壤中的碳氮比(C/N)维持在 200 和 15 的水平,那么,模型预测 CO₂ 浓度升高引起植被系统对氮的需求为 7.7 ~ 37.5Pg,最低估计是仍缺乏 1.2Pg 的氮^[4]。全球存在 1.6Pg C a⁻¹ 的碳失汇,部分是由于大气中氮沉降增加及其与碳循环相互作用的结果^[7]。然而,由于碳氮循环相互作用较为复杂,人们对其功能过程耦合的认识不完整^[8]。Luo 等提出了这样一个问题:氮是否限制碳循环,或碳输入是否促进氮循环?^[9] Ceulemans 等^[3] 和 Norby 等^[10] 指出,过去研究已在碳吸收过程和单株树木生长对大气 CO₂ 浓度变化响应等方面取得较为全面的认识,今后研究应更加注重生态系统碳氮循环的相互作用,因为森林生态系统中碳氮循环相互作用影响森林生态系统的生产力形成,决定着森林生态系统对全球气候响应。因此,开展森林生态系统中碳氮循环的功能耦合研究,一方面有利于探索森林生态系统生产力与养分元素之间关系,揭示维持持久林地生产力(sustainability of long-term site productivity)的生态学机理;另一方面,对于研究森林在全球气候变化中的作用及其对全球气候变化的响应与反馈,具有重要的理论价值和实践意义。

1 森林生态系统中碳氮耦合的一般特征

生态系统碳氮获取能力对生物有机体生物量维持和构建十分重要^[11]。生态化学计量学(ecological stoichiometry)原理表明,有机体中碳氮维持一定的比例关系^[1,12]。氮是生物化学反应酶、细胞复制和大分子蛋白质的重要组成元素,有机物质的形成需要一定数量的氮,植物吸收同化碳、氮的过程密切相关^[13]。但不同有机体的碳氮比(C/N)因其氮含量不同而异,如植物组织主要由纤维素和木质素组成,其 C/N 较高,在 200 ~ 1000 之间;土壤有机质是由死微生物体、无机氮和活的有机分子构成,其 C/N 较低。C/N 可以用作反映植物养分利用效率的指标,控制植物碳生产(carbon production)与养分吸收、植物向土壤归还有机物质与养分过程^[12],对生态系统中碳氮利用、贮存和转移起着决定作用^[1]。因此,森林生态系统中碳循环与氮循环紧密相连,表现出相互耦合作用^[14,15]。

森林生态系统中碳氮循环耦合作用包括林冠光合生产、植物的生长与分配、土壤养分循环(包括凋落物归还分解和根系周转)等过程,以及这些过程的反馈作用。图 1 反映的是碳氮耦合作用的一般功能过程。图 1 中生态系统的氮输入包括大气氮沉降、人工施肥和生物固氮等过程,氮输出则包括径流淋溶与微生物作用造成气态氮的释放^[16]。无论是大气 CO₂ 浓度升高还是氮沉降的增加,将引起森林生态系统中碳、氮在植物和土壤不同库中分配量、积累量和 C/N 的变化^[17],反馈主要受 C/N 的控制。

2 森林生态系统中碳氮循环耦合过程

2.1 林冠光合生产过程的碳氮耦合作用

对林冠光合生产过程研究是在全球气候变化的背景下开展的,主要研究植物光合作用对大气 CO₂ 升高的响应,目前取得了较为一致的结论^[10]。CO₂ 浓度升高促进植物生长,提高森林植物的生物产量,增加对氮的需求量^[18],如大气 CO₂ 浓度增加 300 × 10⁻⁶ (m³/m³),植物光合作用速率提高 60%^[10],叶片氮的含量下降

21%^[8]。植物的固碳量受林冠树叶中氮含量的制约,树叶组成中 50% 的氮量与光合作用中 Rubisco 的活性有关^[18]。当氮素的数量仅能维持结构组成时,即为最小氮含量时,光合作用的碳固定量几乎为零,氮素量的增加仍不能提高碳固定量^[19]。植物光合能力对 CO₂ 浓度升高的响应表现为下调(down regulation)、上调(up regulation)和降低(depressed)3 种状况,叶片中氮的含量决定其响应的状况^[8]。在植物光合作用过程中,碳、氮代谢存在耦联作用,决定光反应过程中形成碳水化合物或蛋白质等不同的产物^[20],可利用性氮量增加会使 CO₂ 同化速率增加,但氮过量会降低同化速率,可能是因为氮同化能力增强,与碳同化竞争 ATP 和 NADPH,也可能是向碳同化提供碳架构成能力变小^[21]。

CO₂ 浓度升高降低植物的呼吸速率,而叶片氮素含量增加提高植物的呼吸速率,碳氮之间的耦合作用影响植物光合和呼吸的比例,进一步影响净第一性生产力^[3]。Reich 等研究表明氮量制约着 CO₂ 施肥效应,特别是陆地生态系统对 CO₂ 浓度升高的长期反应^[5]。氮沉降增加也对陆地生态系统的碳固定量产生较大的影响,但不同生态系统的反应不同,在氮含量较为丰富的热带,氮沉降使森林的生产力下降,温带森林和半干旱地区的生产力随氮沉降增加而增加^[16,22]。Nadelhoffer 采用同位素示踪技术分析 N 增加后碳、氮在非木材组织、木材组织和土壤中分配的变化,结果表明氮量增加对温带森林碳吸存量的贡献很少^[23]。N 沉降使得 C/N 比下降,导致土壤硝化作用增强;N 沉降正在改变美国东北部森林生态系统的 N 状态^[24]。

2.2 森林植物的生长与分配过程的碳氮耦合作用

植物的生长与碳分配依赖于植物种类、个体发育和生长的环境状况^[25]。CO₂ 浓度倍增,植物的生物量约增加 40%^[26],针叶树增加 38%,阔叶树增加 63%^[3];以 N 元素为主的可利用性养分较低时生物量增加 35%,可利用性养分较高时增加 71%。CO₂ 浓度升高和可利用性养分增加同时作用可使生物量增加 6.5 倍^[8]。这些研究结果表明,植物的生长依赖于 C/N 间的耦合作用过程。

碳氮耦合也能改变植物分配规律。可利用养分较低时,CO₂ 浓度升高使根的生物量增加 6%^[10];可利用性养分高时,CO₂ 浓度升高根的生长量下降或变化较小^[3],火炬松将增加的 C 固定量分配到稳定的木材组织,而美国枫香主要分配到活性较强的组织,碳循环加快^[27]。CO₂ 浓度升高和土壤中氮素可利用量增加对地上和地下分配比例作用相反^[8]。Hättenschwiler 等^[28]的研究表明,在生态系统水平 CO₂ 升高和氮沉降的相互作用对生长、生物量及分配没有影响。Nihlgård^[29]最早提出过量的氮素输入也可能对森林生态系统造成损害,随后不少学者对此进行了较多的研究^[30-32]。总的来说,N 素状态变化过程具有随时间的变化而表现出非线性特点,兼有起初的施肥效应与其后的对植被功能与生长产生负面影响的特点^[30]。可见,研究结论存在不确定性,需要深入的研究。

尽管研究植物呼吸速率对估算碳平衡、验证模型和不同尺度数据十分重要,但对植物维持组织与生长呼吸量的机理、呼吸速率与植物组织成分或环境之间关系的了解不够^[33]。FACE 试验表明,CO₂ 浓度升高,火炬松的呼吸高于美国枫香^[27]。呼吸速率特别是植物维持组织的呼吸与组织中氮的含量有关^[34],因为植物细胞中 90% 氮量在蛋白质中,这些蛋白质需要能量来替换和修复^[35]。Ryan 等^[33]研究表明:20 年生辐射松人工林的叶、细根呼吸与其生物量和氮的含量呈线性关系,而且氮比生物量能更好地预测呼吸量。树干呼吸量与边材体积呈线性关系,粗根和枝的呼吸量与其体积相关。陆地生态系统模型 BIOME-BGC 分析结果表明,植被生物生产量大小受叶片和细根中 C/N 影响,木质部生物量受叶片中 Rubisco 的含 N 量、最大气孔导度、比叶面积

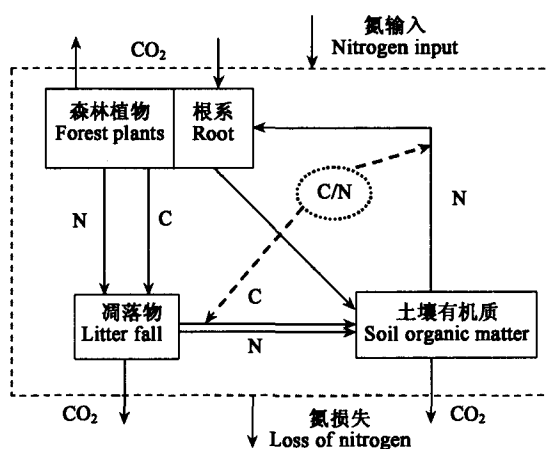


图1 森林生态系统碳氮耦合作用过程

Fig.1 Schematic representation of the coupled C and N interactions in forest ecosystems

的强烈控制^[36]。

2.3 土壤养分循环过程的碳氮耦合作用

生物地球化学循环(biogeochemical cycles)是一个动态的复杂过程。从生态学分室(ecological compartments)角度来看,土壤生物地球化学循环过程在不同的时空尺度上具有复杂的动态特征。森林生态系统中凋落物和土壤有机质分解过程中也存在碳氮的耦合作用^[15,37]。凋落物和土壤有机质分解除受土壤状况与气候条件影响外,还受凋落物底物质量(如 C/N 比、木质素和纤维素含量等)影响;C/N 比较低时,分解速度加快,能释放更多的氮素供树木吸收利用;反之,氮被微生物吸收,氮矿化的速率降低,氮的释放量减少^[38]。林地土壤微生物特性与林分特征(如叶面积指数、净生产力)有密切关系^[39]。根系周转是生态系统碳氮循环的重要过程^[40],植物通过根系周转归还给土壤的碳量是地上部分凋落物的 4~5 倍^[41]。根系生物量变化反映树木对地下碳贮量和养分等资源获得的投资,大气 CO₂ 浓度升高增加根系生物量和养分需求量,从而引起根系周转率的增加,可利用养分量增加^[42]。火炬松的 FACE 试验结果表明:CO₂ 浓度升高土壤碳贮量增加,主要是因为凋落物和根系周转量增加,而土壤微生物活动没有改变^[43]。CO₂ 浓度升高也增加土壤的呼吸量,但这种影响随着时间变化而逐渐减弱^[44]。

凋落物、大气降水及雨水淋溶、细根死亡等养分归还过程对森林生态系统中碳氮循环的功能耦合具有反馈作用^[14,15]。植物的碳、氮固定量部分地归还给土壤,在凋落物、土壤有机质和归还细根的分解过程中氮被矿化释放,增加了土壤中可利用性氮的数量,供植物再吸收利用^[45,46],从而进一步增加了林木的生物产量。同时,大气 CO₂ 浓度升高和可利用性氮的数量增加,不仅影响生态系统碳获得量,而且影响碳、氮在各器官组分的分配状况。林木对碳氮固定或吸收差异可改变林木组织器官的 C/N 比^[15,18,22,47],也影响凋落物和归还细根等底物的生物化学特性,从而对土壤有机质和凋落物的矿化分解速度产生影响^[48-50]。这种机理是正反馈还是负反馈,起初仅仅是少量的实例引证和理论推导^[15]。Ryan 等^[33]较早地对林地的呼吸作用同 N 素间的关系进行了研究,结果表明细根呼吸及木质部呼吸均同其 N 素含量呈正相关关系。根系呼吸速率同根系 N 素浓度呈现出高度正相关性得到进一步证实^[51]。随着 CO₂ 浓度的增加,土壤矿化速率下降;据此推测可利用 N 素的下降将对植被长期生产力并最终对生态系统碳贮量产生决定性影响^[40]。

3 耦合对森林生态系统碳平衡的影响

森林生态系统碳平衡是由净生态系统生产力(NEP)决定的,即碳吸收量和释放量的收支状况。森林生态系统的总生产力中 50%~60% 用于植物的呼吸,其中大部分(75%~88%)用于维持旧组织的呼吸,小部分用于新组织构建过程中的呼吸^[52]。碳氮耦合对森林生态系统碳平衡的影响具有相当的不确定性。这种不确定性至少可以从两个方面来理解:一是碳-氮施肥作用(C-N fertilization)的生理代谢机理对碳吸存(carbon sequestration)的影响;二是碳氮耦合作用对碳吸存影响的时空不确定性。前者对森林生态系统碳平衡的影响在短期内可以显现,即陆地生态系统碳平衡在短时期内(如 1~3a)受生理学过程所控制。后者主要是指森林生态系统因不同地理位置(如不同纬度)在较长时间尺度(如 10~100a)内受森林年龄、结构对碳氮耦合作用具有相当的不确定性^[53]。目前碳氮耦合对森林生态系统碳平衡影响逐渐引起人们的研究兴趣,这也是理解全球碳平衡未来变化趋势的关键所在。王传宽等^[54]认为要将土壤呼吸与其他生态系统过程之间的交互作用与反馈机理,如土壤呼吸、土壤移动碳库、氮的矿化作用、光合作用、碳分配等作为未来全球变化与碳平衡研究的重点领域。

研究表明,大气 CO₂ 浓度的增加可以提高植物地上部分的生物量,同时也提高了立地的 N 需求量;大气 CO₂ 浓度的增加,植物在施用 N 肥的条件生物量的增长量比不施 N 肥的高^[55]。地下生物量的增加将会促进土壤库碳循环^[56],并导致根系呼吸量的提高^[57]。这些研究结果意味着,大气 CO₂ 浓度的增加,并不一定会导致生态系统的碳储量(carbon storage)的增加。N 素在森林生态系统中的作用常常是与土壤肥力相关联的,但是随着大气 N 沉降的增加,其对森林生态系统的影响是多方面的。一方面,在缺 N 的立地上,N 沉降的增加可在一定程度上满足森林生长的 N 需求^[58];另一方面,在富 N 的立地上,N 沉降的增加则产生了负效应,如导

致森林营养失调,增加森林对寒冷、霜冻、病害等胁迫的敏感性^[59,60]。

4 森林生态系统中碳氮循环耦合的非线性特征

对森林生态系统进行整体研究时,植被、土壤与微生物等子系统之间相互作用,碳氮在各子系统之间的转移受生物学过程和外界环境条件的影响,因此,当森林碳氮循环等过程整合在一起时,就表现出复杂的非线性系统特征^[61,62],如突现现象、多稳定点、过程的不可逆和时滞、反馈等,这些特征取决于系统的初始状态和干扰状况^[63]。通过对森林生态系统碳氮循环耦合非线性特征分析,可以研究生态系统功能过程的稳定性及其对干扰的反应^[63]。

对森林生态系统碳氮耦合的非线性特征分析应建立模型^[61],通常把整个生态系统分为植被、凋落物、土壤腐殖质、微生物等不同子系统(分室),然后设置反映各子系统碳氮状态变化的变量,根据流量及各子系统碳氮输入输出平衡来建立子系统状态变量的微分方程,其中各组分氮量可用碳量与 C/N 来转换,还应根据流量与子系统变量之间的关系,将所有的微分方程转换为含状态变量的方程,最后求出系统的稳定点,分析系统状态的变化^[61,64]。Tateno 等^[15]采用这一方法建立土壤-植被碳氮相互作用的线性模型,计算平衡点各参数值,分析了大气 CO₂ 浓度升高和 N 输入增加情况下生态系统碳氮变化,认为生态系统的碳氮循环相互作用表现为负反馈与趋同效应。Manzoni 等^[61]建立了土壤碳氮循环相互作用的非线性模型,分析了土壤碳氮循环相互作用的稳定特性及其对环境因子变化的响应,认为 C/N 对土壤有机质的矿化与固定的起着控制作用,但该模型没有将植物与土壤之间的相互作用整合起来。

目前建立的大型碳氮循环模型还有以光合、呼吸、蒸腾、碳和氮分配等机理为基础的生物地球化学模型(TEM、CENTURY 和 CARAIB 等),以植物型的植物生理限制作为基础模拟大尺度生物群区的地理分布的生物地理模型 BIOME1-4、全球动态植被模型(Dynamic Global Vegetation Model, DGVM)-LPJ-DGVM。其中 BIOME3 模型是对气候和 CO₂ 浓度对生态系统结构和功能影响整合分析的有效工具,但 BIOME3 模型不能明确模拟氮循环,NPP 和叶面积未受到氮的有效性所限制^[65]。LPJ-DGVM 考虑了植被与环境的动态过程,在同一个模式框架中联合了机理性的陆地植被动态、碳和水循环等主要过程的密切耦合^[66],可用于模拟植被的瞬时变化与气候的动态影响。

5 存在问题与研究展望

目前,与全球气候变化有关的陆地生态系统碳循环的研究领域主要集中在温室气体排放量估算及其时空变化、陆地生态系统模型模拟(如 Terrestrial Ecosystem Model-TEM)^[67,68]。森林生态系统中碳氮循环的耦合作用可以在植物组织、植物个体和生态系统等不同水平上进行研究^[8]。其中,植物组织水平上主要研究净光合速率和光呼吸速率,以及与叶片氮含量之间的关系;植物个体水平上主要研究植物生长、净生产力和分配,土壤可利用性氮量对它们的影响。生态系统水平上研究植物-土壤碳氮循环相互作用和反馈效应。Norby 等^[10]认为,对整个生态系统水平上碳循环与养分元素特别是氮循环功能耦合的研究十分重要。

有关森林生态系统在全球气候变化特别是大气 CO₂ 平衡中的作用,国内除在大尺度估算全国和区域森林的碳贮量外^[69-72],还在生态系统尺度上研究了一些典型森林类型的碳素贮量、分布和动态^[73-76]。从生态系统物质循环角度,研究了森林生态系统的氮循环和动态特征^[77]。申卫军等^[78]利用 CENTURY 模型模拟了南亚热带马占相思、湿地松和木荷林的 C、N 积累和分配格局。这些研究仅仅是研究碳、氮的积累与分配,没有完整地研究碳、氮的循环,或者是孤立地研究碳或氮的循环,没有考虑碳、氮循环的功能耦合。杨江龙综述了大气 CO₂ 浓度升高与植物氮素营养的关系,对植物吸收氮、植物土壤氮浓度、土壤 C/N 和氮循环的影响,涉及到碳氮之间的相互作用^[79]。孙谷畴等^[80]研究了不同氮源供应下,柚木叶片光合速率对 CO₂ 浓度升高的响应,即碳、氮在光合作用过程中的功能耦合,没有涉及到其它过程。外加氮可使森林土壤有效氮可利用性增加,增加的程度因森林类型而异^[81]。在这些研究中有两个问题被忽视,一是将生态系统中氮循环作为一个封闭系统,二是将凋落物中的 C/N 比与林木或植物活组织中的等同起来^[15]。事实上,森林生态系统存在氮的输入和损失^[14],也存在树叶衰老之间的养分转移^[77]。总的来说,目前国内外在碳氮循环功能耦合研究方面开展的工作

大多数还只是停留在单个因子的影响方面,定量相关性描述多,耦合作用及其动态的非线性特征研究很少。

目前实验研究方法主要有植物生长控制实验(GC)、开顶式同化箱(OTC)和 CO₂ 倍增实验(FACE),前两者得出的仅仅是单株植物研究结果,能为研究碳氮循环耦合作用提供基本的参数,但难以反映出森林生态系统的实际情况;后者的维持费用太昂贵,目前国内刚刚开始应用这一研究手段。如何探索出一条科研上适用、经济上可接受的实验研究方法是一个值得研究的课题。

鉴于森林生态系统中碳循环与氮循环之间功能耦合的复杂性,在对生态系统各组成部分的贮量和流量进行整合研究(integrated ecosystem study)^[14]是必要的。然后,在此基础上建立机理性模型(mechanistically-based model);这是我国目前研究生态系统碳氮循环功能耦合的有效途径。利用机理性模型,可以模拟和预测森林生态系统的生产力对全球气候变化的响应和反馈^[82];机理性模型也是了解生态系统养分循环和构建理论生态系统生态学的基础^[45]。机理性模型中氮生产力模块即碳获得模型、凋落物与土壤有机质分解模块是两个重要环节^[15,45,82],其中确定氮限制生产力参数^[15,19,45,82]、凋落物和土壤有机质分解速率同 C/N 比间的相关系数^[15,38,45]是将模型参数化和进行模拟的关键所在。

全球陆地生态系统碳平衡仍然存在不确定性^[53]。近年来 C、N 循环的耦合功能效应开始引起越来越多的研究兴趣^[61]。尽管模型模拟方面还有相当的不确定性存在,随着对其单一因素循环规律的认识的加深以及对 C、N 循环耦合功能重要性的认识与日俱增,C、N 循环耦合功能的实验研究、案例研究与模型模拟研究将成为全球变化与陆地生态系统研究新的研究热点与前沿问题。新的碳氮耦合机理模型的开发,高分辨率遥感技术的应用,稳定同位素与同位素标记的应用等,对揭示碳氮耦合作用机理进而对全球变化背景下森林生态系统的碳循环与碳平衡功能产生深远的影响。

6 结论

在大气 CO₂ 浓度升高和氮沉降增加等全球变化背景下,森林生态系统的结构和功能将发生怎样的变化,或在减缓 CO₂ 浓度升高方面起着什么样的作用?在森林经营管理过程中,养分循环与森林生态系统持久生产力之间是怎样的关系?这些问题都需要将森林生态系统中碳循环、氮循环过程耦合起来,进行整体研究。

森林生态系统碳氮循环功能耦合的研究,既可以运用实验观测(如 FACE、OTC 和 GC 等)的方法来获取数据,然后进行系统分析,也可以建立机理性的模型(如 CENTURY、TRIPLEX^[83])等进行模拟预测。无论是采用什么样的方法,应在对不同区域森林植被类型碳氮循环的长期定位观测的基础上,深入研究森林生态系统中碳、氮相互作用及功能耦合的关键过程,如林冠层光合作用的碳固定过程,森林植物组织呼吸、土壤凋落物与土壤有机质分解、地下部分根系周转与呼吸等碳释放过程,分析碳氮相互作用对碳、氮在森林生态系统各分室、森林植物不同组织器官(枝、叶、根、干)、土壤(活性组份和稳定性组份)之间的流动速率与分配量,其中森林植物与土壤之间的反馈作用、碳氮分配的非固定性以及其它因子(植被类型、气象因子及其它养分)是最难确定但又是亟待研究的问题。

References:

- [1] Hessen D O, Ågren G I, Anerson T R, *et al.* Carbon sequestration in ecosystems: the role of stoichiometry. *Ecology*, 2004, 85(5): 1179 ~ 1192.
- [2] Ward J K, Strain B R. Elevated CO₂ studies: past, present and future. *Tree Physiology*, 1999, 19: 211 ~ 220.
- [3] Ceulemans R, Janssens I A, Jach M E. Effects of CO₂ enrichment on trees and forests: lessons to be learned in view of future ecosystem studies. *Annals of Botany*, 1999, 84: 577 ~ 590.
- [4] Hungate B A, Dukes J S, Shaw M R, *et al.* Nitrogen and climate change. *Science*, 2003, 302: 1512 ~ 1523.
- [5] Reich P B, Hobbie S E, Lee T, *et al.* Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO₂. *Nature*, 2006, 440: 922 ~ 925.
- [6] Beedlow P A, Tingey D T, Phillips D L, *et al.* Rising atmospheric CO₂ and carbon sequestration in forests. *Frontier in Ecology and the Environment*, 2004, 2(6): 315 ~ 322.
- [7] Townsend A R, Braswell B H, Holland E A, *et al.* Spatial and temporal pattern in terrestrial carbon storage due to deposition of fossil fuel nitrogen. *Ecological Application*, 1996, 6(3): 806 ~ 814.
- [8] McGuire A D, Melillo J M. The role of nitrogen in the response of forest net production to elevated atmospheric carbon dioxide. *Annual Review of Ecological System*, 1995, 26: 473 ~ 503.
- [9] Luo Y, Field C B, Jackson R B. Does nitrogen constrain carbon cycling, or does carbon input stimulate nitrogen cycling? *Ecology*, 2006, 87 (1): 3 ~ 4.
- [10] Norby R J, Wullschlegel S D, Gunderson C A, *et al.* Tree responses to rising CO₂ in field experiments: implications for the future forest. *Plant, Cell and Environment*, 1999, 22: 683 ~ 714.
- [11] McGuire A D. Ecosystem element cycling. In: El-Shaarawi A H, Piegorsch W W eds. *Encyclopedia of Environmetrics*, Volume 2. Chichester: John Wiley

- & Sons, Ltd, 2002, 614 ~ 618.
- [12] Luo Y Q, Currie W S, Dukes J S, *et al.* Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. *Bioscience*, 2004, 54 (8): 731 ~ 739.
- [13] Raven J A, Handley L L, Andrews M. Global aspects of C/N interactions determining plant-environment interactions. *Journal of Experimental Botany*, 2004, 55(394): 11 ~ 25.
- [14] Knops J M H, Bradley K L, Wedlin D A. Mechanisms of plant species impacts on ecosystem nitrogen cycling. *Ecology Letters*, 2002, 5: 454 ~ 466.
- [15] Tatenno M, Chapin III F S. The logic of carbon and nitrogen interactions in terrestrial ecosystems. *The American Naturalist*, 1997, 149(4): 723 ~ 744.
- [16] Vitousek P M, Aber J, Howarth R W, *et al.* Human alteration of the global nitrogen cycle: causes and consequences. *Ecological Applications*, 1997, 7: 737 ~ 750.
- [17] Luo Y, Hui D, Zhang D. Elevated CO₂ stimulates net accumulations of carbon and nitrogen in land ecosystems: a meta-analysis. *Ecology*, 2006, 87 (1): 53 ~ 63.
- [18] Kellomäki S, Wang K Y. Growth and resource use of birch seedlings under elevated carbon dioxide and temperature. *Annals of Botany*, 2001, 87: 669 ~ 682.
- [19] Alt C, Stüttgen H, Kage H. Optimal nitrogen content and photosynthesis in Cauliflower (*Brassica oleracea* L. botrytis). Scaling up from a leaf to the whole plant. *Annals of Botany*, 2000, 85: 779 ~ 787.
- [20] Tian J C, Wang X C, Liu G T. The coupling and regulation between photosynthesis and nitrogen, carbon metabolism in plant. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 2001, 13(4): 145 ~ 147.
- [21] Cao C L, Li S X, Miao F. The research situation about effects of nitrogen on certain physiological and biochemical process in plants. *Acta Univ. Agric. Boreali-occidentalis*. 1999, 27(4): 96 ~ 101.
- [22] Anser G P, Townsend A, Riley W J, *et al.* Physical and biogeochemical controls over terrestrial ecosystem responses to nitrogen deposition. *Biogeochemistry*, 2001, 54: 1 ~ 39.
- [23] Nadelhoffer K J, Emmett B A, Gundersen P, *et al.* Nitrogen deposition makes a minor contribution to carbon sequestration in temperate forests. *Nature*, 1999, 398: 145 ~ 148.
- [24] Aber J D, Goodale C L, Ollinger S V, *et al.* Is nitrogen deposition altering the nitrogen status of northeastern forests? *BioScience*, 2003, 53(4): 375 ~ 389.
- [25] Poorter H, Nagel O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2000, 27: 595 ~ 607.
- [26] Eamus D, Jarvis P G. The direct effects of increase in the global atmospheric CO₂ concentration on natural and commercial temperate trees and forests. *Advances in Ecological Research*, 1989, 19: 1 ~ 55.
- [27] Moore D J, Norby R J. Contrasting responses of forest ecosystems to rising atmospheric CO₂: implications for the global C cycle. *Global Biogeochemical Cycles*, 2005, 19: 3006 ~ 3015.
- [28] Hättenschwiler S, Körner Ch. Biomass allocation and canopy development in spruce model ecosystem under elevated CO₂ and increased N deposition. *Oecologia*, 1998, 113: 104 ~ 114.
- [29] Nihlgård B. The ammonium hypothesis — An additional explanation to the forest dieback in Europe. *Ambio*, 1985, 14: 2 ~ 8.
- [30] Aber J D, McDowell W, Nadelhoffer K, *et al.* Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems. *BioScience*, 1998, 48: 921 ~ 934.
- [31] Fenn M E, Poth M A, Aber J D, *et al.* Nitrogen excess in North American ecosystems: Predisposing factors, ecosystem responses, and management strategies. *Ecological Applications*, 1998, 8: 706 ~ 733.
- [32] Galloway J N, Aber J D, Erisman J W, *et al.* The nitrogen cascade. *BioScience*, 2003, 53: 341 ~ 356.
- [33] Ryan M J, Hubbard R M, Pongracic S, *et al.* Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nitrogen status. *Tree Physiology*, 1996, 16: 333 ~ 343.
- [34] Jones M B, Leafe E L, Stiles W, *et al.* Pattern of respiration of a perennial ryegrass crop in the field. *Annals of Botany*, 1978, 42: 693 ~ 703.
- [35] Bouma T J, De Visser R, Janssen J H J A, *et al.* Respiratory energy requirements and rate of protein turnover in vivo determined by the use of an inhibitor of protein synthesis and a probe to assess its effect. *Physiologia Plantarum*, 1994, 92: 585 ~ 594.
- [36] White M A, Thornton P E, Running S W, *et al.* Parameterization and Sensitivity Analysis of the BIOME-BGC Terrestrial Ecosystem Model: Net Primary Production Controls. *Earth Interactions*, 2000, 4(3): 1 ~ 85.
- [37] Finzi A C, Schlesinger W H. Soil-nitrogen cycling in a pine forest exposed to 5 years of elevated carbon dioxide. *Ecosystem*, 2003, 6: 444 ~ 456.
- [38] Moorhead D L, Sinsabaugh R L, Linkins A E, *et al.* Decomposition processes: modeling approaches and applications. *The Science of the Total Environment*, 1996, 183: 137 ~ 149.
- [39] Myrold D D, Matson P A, Peterson D L. Relationships between soil microbial properties and aboveground stand characteristics of conifer forests in Oregon. *Biogeochemistry*, 1989, 8(3): 265 ~ 281.
- [40] Gill R A, Polley H W, Johnson L J, *et al.* Nonlinear grasslands responses to past and future atmospheric CO₂. *Nature*, 2002, 417: 279 ~ 282.
- [41] Fogel R. Root turnover and productivity of coniferous forests. *Plant and Soil*, 1983, 71: 75 ~ 85.
- [42] Zak D R, Pregitzer K S, Curtis P S, *et al.* Elevated atmospheric CO₂ and feedback between carbon and nitrogen cycles. *Plant and Soil*, 1993, 151: 105 ~ 117.
- [43] Lichter J, Barron S H, Bevacqua C E, *et al.* Soil carbon sequestration and turnover in pine forest after six years of atmospheric CO₂ enrichment. *Ecology*, 2005, 86(7): 1835 ~ 1847.
- [44] Bernhardt E S, Barber J J, Phippen J S, *et al.* Long-term effects of free air CO₂ enrichment (FACE) on soil respiration. *Biogeochemistry*, 2006, 77: 91 ~ 116.
- [45] Ågren G I, Bosatta E. Theoretical Ecosystem Ecology-understanding element cycles. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.
- [46] Hobbie S E, Nadelhoffer K J, Hogberg P. A synthesis: the role of nutrients as constraints on carbon balances in boreal and arctic regions. *Plant and Soil*, 2002, 242: 163 ~ 170.
- [47] Berntson G M, Bazzaz F A. Regenerating temperate forest mesocosm in elevated CO₂: belowground growth and nitrogen cycling. *Oecologia*, 1998, 113: 115 ~ 125.
- [48] King J S, Pregitzer K S, Zak D R, *et al.* Chemistry and decomposition of litter from *Populus tremuloides* Michaux grown at elevated atmospheric CO₂ and varying N availability. *Global Change Biology*, 2001, 7: 65 ~ 74.
- [49] Mikan C J, Zak D R, Kubeck M E. Combined effects of atmospheric CO₂ and N availability on the belowground carbon and nitrogen dynamics of aspen mesocosms. *Oecologia*, 2000, 124: 432 ~ 445.
- [50] Norby R J, Cotrufo M F, Ineson P, *et al.* Elevated CO₂, litter chemistry, and decomposition: a synthesis. *Oecologia*, 2001, 127: 153 ~ 165.
- [51] Burton A J, Pregitzer K S, Ruess R W, *et al.* Root respiration in North American forests: effects of nitrogen concentration and temperature across biomes. *Oecologia*, 2002, 131: 559 ~ 568.
- [52] Barnes B V, Zak D R, Denton S R, *et al.* Forest Ecology (4th edition). John Wiley & Sons, Inc, 1998.
- [53] Houghton R. A. Why are estimates of the terrestrial carbon balance so different? *Global Change Biology*, 2003, 9: 500 ~ 509.
- [54] Wang C K, Yang J Y. Carbon dioxide fluxes from soil respiration and woody debris decomposition in boreal forests. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(3): 633 ~ 638.

- [55] Owensby C E, Auen L M, Coyne P I. Biomass production in a nitrogen-fertilized, tallgrass prairie ecosystem exposed to ambient and elevated levels of CO₂. *Plant and Soil*, 1994, 165: 105 ~ 113.
- [56] Hungate B A, Holland E A, Jackson R B, *et al.* The fate of carbon in grasslands under carbon dioxide enrichment. *Nature*, 1997, 388: 576 ~ 579.
- [57] Berntson G M, Bazzaz F A. Belowground positive and negative feedbacks on CO₂ growth enhancement. *Plant and Soil*, 1996, 187: 119 ~ 131.
- [58] Xiao H L. Atmospheric nitrogen deposition and nitrogen dynamics of forest ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, 16(1): 100 ~ 109.
- [59] Xiao H L, Zhuo M N, Wan H F. Effect of increased deposition of atmospheric nitrogen of forest ecosystem. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1996, 7 (sup.): 110 ~ 116.
- [60] Xiao H L. Effects of increased deposition of atmospheric nitrogen on forest nutrition and stress of susceptibility. *Agro-environmental Protection*, 2000, 19 (6): 378 ~ 379.
- [61] Manzoni S, Porcatoro A, D'Odorico P, *et al.* Soil nutrient cycles as a nonlinear dynamical system. *Nonlinear Processes in Geophysics*, 2004, 11: 589 ~ 598.
- [62] Higgins P A T, Mastrandrea M D, Schneider S H. Dynamics of climate and ecosystem coupling: abrupt changes and multiple equilibria. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 2002, 357: 647 ~ 655.
- [63] Hansell R I C, Craine I T, Byers R E. Predicting change in non-linear systems. *Environmental Monitoring and Assessment*, 1997, 46: 175 ~ 190.
- [64] Liu S K, Liu S D, Fu Z T, *et al.* A nonlinear coupled soil moisture-vegetation model. *Advances in Atmospheric Sciences*, 2005, 22(3): 337 ~ 342.
- [65] Ni J. Biome models: main principles and applications. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(4): 481 ~ 488.
- [66] Sitch S, Prentice I C, Smith B, *et al.* LPJ: a coupled model of vegetation dynamics and the terrestrial carbon cycle. In: Sitch S ed. *The role of vegetation dynamics in the control of atmospheric CO₂ content*. Ph. D. dissertation of Lund University, 2000. 1 ~ 51.
- [67] McGuire A D, Sitch S, Clein J S, *et al.* CO₂, climate and land-use effects on the terrestrial carbon balance, 1920 ~ 1992: An analysis with four process-based ecosystem models. *Global Biogeochemistry Cycles*, 2001, 15: 183 ~ 206.
- [68] Zhuang Q, McGuire A D, Melillo J M, *et al.* Carbon cycling in extratropical terrestrial ecosystems of the Northern Hemisphere during the 20th century: a modeling analysis of the influences of soil thermal dynamics. *Tellus*, 2003, 55B: 751 ~ 776.
- [69] Wang S Q, Zhou C H, Luo C W. Studying carbon storage spatial distribution of terrestrial natural vegetation in China. *Progress in Geography*, 1999, 18 (3): 238 ~ 244.
- [70] Wang S Q, Zhou C H. Estimating soil carbon reservoir of terrestrial ecosystem in China. *Geographical Research*, 1999, 18(4): 349 ~ 355.
- [71] Wang S Q, Liu J Y. Research status quo of impact factors of soil carbon storage. *Advance in Earth Sciences*, 2002, 17(4): 528 ~ 534.
- [72] Liu G H, Fu B J, Fang J Y. Carbon dynamics of Chinese forests and its contribution to global carbon balance. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20(5): 733 ~ 740.
- [73] Li M H, Yu M J, Chen Q C, *et al.* Dynamics of carbon in the evergreen broadleaved forest dominated by *Cyclobalanopsis Glauca* in south-east China. *Acta Ecologica Sinica*, 1996, 16(6): 645 ~ 651.
- [74] Ruan H H, Jiang Z L, Gao S M. Preliminary studies of carbon cycling in three types of forests in the hilly regions of southern Jiangsu Province. *Chinese Journal of Ecology*, 1997, 16(6): 17 ~ 21.
- [75] Fang X, Tian D L, Xiang W H. Density, storage and distribution of carbon in Chinese fir plantation at fast growing stage. *Scientia Silvae Sinicae*, 2002, 38(3): 14 ~ 19.
- [76] Tang X L, Zhou G Y, Wen D Z, *et al.* Distribution of carbon storage in a lower subtropical monsoon evergreen broad-leaved forest in Dinghushan Nature Reserve. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(1): 90 ~ 97.
- [77] Chen X Y, Pan W C. Kinetic characteristic of nitrogen in Chinese fir plantation ecosystem. *Acta Ecologica Sinica*, 1989, 9(3): 201 ~ 206.
- [78] Shen W J, Peng S L, Wu J G, *et al.* Simulation studies on carbon and nitrogen accumulation and its allocation pattern in forest ecosystems of Heshan in low subtropical China. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(5): 690-699.
- [79] Yang J L. The relationship between atmospheric CO₂ and plant nitrogen nutrition. *Soil and Environmental Sciences*, 2002, 11(2): 163 ~ 166.
- [80] Sun G C, Zeng X P, Zhao P, *et al.* Comparison of photosynthetic parameters in leaves of *Citrus grandis* grown under different forms of nitrogen source during photosynthetic acclimation to elevated CO₂. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(1): 14 ~ 21.
- [81] Fang Y T, Mo J M, Zhou G Y, *et al.* The short-term responses of soil available nitrogen of Dinghushan forests to simulated N deposition in subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(11): 2353 ~ 2359.
- [82] Kirschbaum M U F. Cen W, a forest growth model with linked carbon, energy, nutrient and water cycles. *Ecological Modelling*, 1999, 118(1): 17-59.
- [83] Zhou X L, Peng C H, Dang Q L, *et al.* Predicting forest growth and yield in northeastern Ontario using the process-based model of TRIPLEX1.0. *Canadian Journal of Forest Research*, 2005, 35: 2268 ~ 2280.

参考文献:

- [20] 田纪春, 王学臣, 刘广田. 植物的光合作用与光合氮、碳代谢的耦联及调节作用. *生命科学*, 2001, 13(4): 145 ~ 147.
- [21] 曹翠玲, 李生秀, 苗芳. 氮素对植物某些生理生化过程影响的研究进展. *西北农业大学学报*, 1999, 27(4): 96 ~ 101.
- [54] 王传宽, 杨金艳. 北方森林土壤呼吸和木质残体分解释放出的 CO₂ 通量. *生态学报*, 2005, 25(3): 633 ~ 638.
- [58] 肖辉林. 大气氮沉降与森林生态系统的氮动态. *生态学报*, 1996, 16(1): 100 ~ 109.
- [59] 肖辉林, 卓慕宁, 万洪富. 大气 N 沉降的不断加大对森林生态系统的影响. *应用生态学报*, 1996, 7(sup.): 110 ~ 116.
- [60] 肖辉林. 大气 N 沉降的增加对森林营养和胁迫敏感性的影响. *农业环境保护*, 2000, 19(6): 378 ~ 379.
- [65] 倪健. BIOME 系列模型: 主要原理与应用. *植物生态学报*, 2002, 26(4): 481 ~ 488.
- [69] 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. *地理科学进展*, 1999, 18(3): 238 ~ 244.
- [70] 王绍强, 周成虎. 中国陆地土壤有机碳库的估算. *地理研究*, 1999, 18(4): 349 ~ 355.
- [71] 王绍强, 刘纪远. 土壤碳蓄积量变化的影响因素研究现状. *地球科学进展*, 2002, 17(4): 528 ~ 534.
- [72] 刘国华, 傅伯杰, 方精云. 中国森林碳动态及其对全球碳平衡的贡献. *生态学报*, 2000, 20(5): 733 ~ 740.
- [73] 李铭红, 于明坚, 陈启瑞, 等. 青冈常绿阔叶林的碳素动态. *生态学报*, 1996, 16(6): 645 ~ 651.
- [74] 阮宏华, 姜志林, 高苏铭. 苏南丘陵主要森林类型碳循环研究——含量与分布规律. *生态学杂志*, 1997, 16(6): 17 ~ 21.
- [75] 方晰, 田大伦, 项文化. 速生阶段杉木人工林碳素密度、贮量和分布. *林业科学*, 2002, 38(3): 14 ~ 19.
- [76] 唐旭利, 周国逸, 温志达, 等. 鼎湖山亚热带季风常绿阔叶林 C 贮量分布. *生态学报*, 2003, 23(1): 90 ~ 97.
- [77] 湛小勇, 潘维伟. 杉木人工林生态系统氮素动态特征. *生态学报*, 1989, 9(3): 201 ~ 206.
- [78] 申卫军, 彭少麟, 邬建国, 等. 亚热带带鹞山主要人工林生态系统 C、N 积累及分配格局的模拟研究. *植物生态学报*, 2003, 27(5): 690-699.
- [79] 杨江龙. 大气 CO₂ 与植物氮素营养的关系. *土壤与环境*, 2002, 11(2): 163 ~ 166.
- [80] 孙谷畴, 曾小平, 赵平, 等. 不同氮源下生长的桉树叶片光合参数对高浓度 CO₂ 驯化作用的比较. *生态学报*, 2003, 23(1): 14 ~ 21.
- [81] 方运霆, 莫江明, 周国逸, 等. 亚热带森林土壤有效氮含量及其对模拟氮沉降增加的初期响应. *生态学报*, 2004, 24(11): 2353 ~ 2359.