

中国百种杰出学术期刊
中国精品科技期刊
中国科协优秀期刊
中国科学院优秀科技期刊
新中国 60 年有影响力的期刊
国家期刊奖

ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

生态学报

Acta Ecologica Sinica

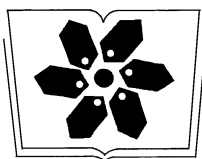
(Shengtai Xuebao)

第 30 卷 第 23 期
Vol.30 No.23
2010



中国生态学学会
中国科学院生态环境研究中心
科学出版社

主办
出版



中国科学院科学出版基金资助出版

生态学报

(SHENGTAI XUEBAO)

第 30 卷 第 23 期 2010 年 12 月 (半月刊)

目 次

1940—2002 年长江中下游平原乡村景观区域中耕地类型及其土壤氮磷储量的变化	武俊喜,程 序,焦加国,等 (6309)
海洋生态资本概念与属性界定	陈 尚,任大川,李京梅,等 (6323)
海洋生态资本价值结构要素与评估指标体系	陈 尚,任大川,夏 涛,等 (6331)
黔中喀斯特山区退化生态系统生物量结构与 N、P 分布格局及其循环特征	杜有新,潘根兴,李恋卿,等 (6338)
长白山阔叶红松林样地槭属树木木生真菌的群落组成和分布	魏玉莲,戴玉成,袁海生,等 (6348)
内蒙古退化荒漠草原土壤细菌群落结构特征	吴永胜,马万里,李 浩,等 (6355)
盐度对尖瓣海莲幼苗生长及其生理生态特性的影响	廖宝文,邱凤英,张留恩,等 (6363)
基于树轮火疤塔河蒙克山樟子松林火灾的频度分析	胡海清,赵致奎,王晓春,等 (6372)
不同农业景观结构对麦蚜种群动态的影响	赵紫华,石 云,贺达汉,等 (6380)
黑河中游荒漠灌丛斑块地面甲虫群落分布与微生境的关系	刘继亮,李锋瑞,刘七军,等 (6389)
刺槐树冠光合作用的空间异质性	郑 元,赵 忠,周 慧,等 (6399)
南海北部夏季基础生物生产力分布特征及影响因素	宋星宇,刘华雪,黄良民,等 (6409)
怒江三种裂腹鱼属鱼类种群遗传结构	岳兴建,汪登强,刘绍平,等 (6418)
大型水生植物对重金属的富集与转移	潘义宏,王宏镔,谷兆萍,等 (6430)
依据大规模捕捞统计资料分析东黄渤海白姑鱼种群划分和洄游路线	徐兆礼,陈佳杰 (6442)
正交试验法分析环境因子对苦草生长的影响	朱丹婷,李铭红,乔宁宁 (6451)
基于中分辨率 TM 数据的湿地水生植被提取	林 川,官兆宁,赵文吉 (6460)
基于 CVM 的三江平原湿地非使用价值评价	敖长林,李一军,冯 磊,等 (6470)
耕地易地补充经济补偿的生态价值——以江阴市和兴化市为例	方 斌,杨 叶,郑前进,等 (6478)
自然旅游地居民自然保护态度的影响因素——中国九寨沟和英国新森林国家公园的比较	程绍文,张 捷,徐菲菲 (6487)
基于 PSR 方法的区域生态安全评价	李中才,刘林德,孙玉峰,等 (6495)
灌浆期高温对水稻光合特性、内源激素和稻米品质的影响	滕中华,智 丽,吕 俊,等 (6504)
秦岭北坡不同生境栓皮栎实生苗生长及其影响因素	马莉薇,张文辉,薛瑶芹,等 (6512)
子午岭三种生境下辽东栎幼苗定居限制	郭 华,王孝安,朱志红 (6521)
温度、盐度对龟足胚胎发育和幼虫生长的联合影响	饶小珍,林 岗,张殿彩,等 (6530)
锡林郭勒盟气候干燥度的时空变化规律	王海梅,李政海,韩国栋,等 (6538)
北京市水足迹及农业用水结构变化特征	黄 晶,宋振伟,陈 阜 (6546)
延安北部丘陵沟壑区退耕还林(草)成效的遥感监测	孙智辉,雷延鹏,卓 静,等 (6555)
冰川前缘土壤微生物原生演替的生态特征——以乌鲁木齐河源 1 号冰川为例	王晓霞,张 涛,孙 建,等 (6563)
储藏方式和时间对三峡水库消落区一年生植物种子萌发的影响	申建红,曾 波,施美芬,等 (6571)
云南普洱季风常绿阔叶林演替系列植物和土壤 C、N、P 化学计量特征	刘万德,苏建荣,李帅锋,等 (6581)
青藏高原高寒矮蒿草草甸碳增汇潜力估测方法	曹广民,龙瑞军,张法伟,等 (6591)
基于 CEVSA2 模型的亚热带人工针叶林长期碳通量及碳储量模拟	顾峰雪,陶 波,温学发,等 (6598)
太原盆地土壤呼吸的空间异质性	张义辉,李洪建,荣燕美,等 (6606)
专论与综述	
热带森林碳汇或碳源之争	祁承经,曹福祥,曹受金 (6613)
景观对河流生态系统的影响	欧 洋,王晓燕 (6624)
自由空气中臭氧浓度升高对大豆的影响	杨连新,王云霞,赵秩鹏,等 (6635)
研究简报	
基于生态系统服务价值的区域生态补偿——以山东省为例	王女杰,刘 建,吴大千,等 (6646)
鹤伴山国家森林公园土壤甲螨群落结构	许士国,付荣恕 (6654)
栓皮栎人工林树干液流对不同时间尺度气象因子及水面蒸发的响应	桑玉强,张劲松,孟 平,党宏忠,等 (6661)
赤眼蜂发育速率对梯度恒温的响应	陈洪凡,岑冠军,黄寿山 (6669)
学术信息与动态	
GIS 和遥感技术在生态安全评价与生物多样性保护中的应用	李文杰,张时煌 (6674)
期刊基本参数:CN 11-2031/Q * 1981 * m * 16 * 374 * zh * P * ¥70.00 * 1510 * 42 * 2010-12	

热带森林碳汇或碳源之争

祁承经, 曹福祥, 曹受金*

(中南林业科技大学, 长沙市 410004)

摘要: 热带森林生产和储存有世界 40% 的生物量碳, 这一碳汇的存在对于全球碳循环和人类的生态安全是极其重要的。由于气候变化热带森林碳储存量已经发生了一系列的变化。一种观点认为自 20 世纪 80 年代后期起热带森林的基面积(生物量)、茎个体密度、茎个体周转率均呈现显著增长, 并归结为热带森林结构和动态协调一致的变化, 同时将生物量的增加归功于高浓度 CO₂ 施肥。进而推断热带森林现今和今后数十年, 它仍然是一个中等的碳汇。另一种观点认为热带森林生物量并无增加, 其森林碳汇已沦为碳源。在实验室中设置高浓度 CO₂ 条件栽培热带植物进行观测的多数结果是, 无结构碳水化合物增加, 而生物量并无增加。同时, 随着 CO₂ 浓度升高, 高温和干旱对热带森林将产生一系列更严重的负面影响, 如森林生长量下降、死亡率以及森林火险增加; 厄尔尼诺事件将会更加加剧旱情和火灾, 致使树木出现枯梢和死亡高峰。未来人类开发森林及林地利用改变将日益加剧, 在自然和人为的综合影响下, 不论是对热带森林生物量增加持肯定立场的生态学家, 或对此持反对立场的生态学家, 双方都一致认为未来退化的热带森林系统碳汇必然转变为碳源, 甚至是一大规模的碳源。

关键词: 热带森林; 碳汇; 碳源; 气候变化

Debate around tropical forests: carbon sink or carbon source?

QI Chengjing, CAO Fuxiang, CAO Shoujin*

Central South University of Forestry and Technology, Changsha 410004

Abstract: Tropical forests cover approximately 7% of the earth's surface. They, however, are of global importance since they house one-half of all species, approximately 70% to 80% of all tree species, and store and process 40% of all biomass carbon found in the world. The tropical biome is therefore a critical component in the global carbon cycle. Despite this, less attention is given to tropical forests in relation to global climate change compared to high latitude regions. Since the mid-1970s a synchronous warming of 0.26°C per decade has occurred in tropical forest regions around the world. IPCC has predicted a subsequent warming increase from 1°C to 4°C in all tropical forest regions by the twenty-first century. A series of prominent changes have already occurred in the structure and dynamics of tropical old-growth forests and their related biodiversity composition during the last decades of the twentieth century. Based upon numerous monitoring data taken from a long-term study plot within Amazonia, Phillips O. L., Lewis S. L., Baker T. R., and Malhi Y. *et al.* have shown that considerable increases have taken place with respect to stem density and basal area as well as an obvious acceleration in stem turnover (recruitment and mortality) in tropical forests since the 1980s. Phillips and Gentry and Phillips *et al.* provided the credible original data concerning growth and dynamic increases for pantropical trees. Subsequently, Baker proved that the diameter biomass (≥ 10 cm) of trees in Amazonian forests have increased by $1.22 \text{ Mg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ and converted the data to C stocks ($= 0.62 \text{ Mg C hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$). Moreover, Lewis *et al.* measured and analyzed stand-level changes within monitoring plots across South America applying six key ecosystem processes that spanned the years 1971 to 2002. These key ecosystem processes were stem recruitment, mortality, turnover, basal area growth, loss, and turnover. They found a significant increase of $0.10 \text{ m}^2 \text{ hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ in basal area and $0.94 \text{ hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ in stem density between the first and second monitoring periods. The above data, originating from varied and long-term study sites, shows the wide-ranging

基金项目: 国家林业局公益项目(200804001)

收稿日期: 2010-04-29; **修订日期:** 2010-10-26

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: csj5623263@163.com

increases with more reliability and facility. Phillips *et al.* established a total twentieth century neotropical forest sink estimate of 0.79 Pg C a^{-1} . After taking Baker's Amazonian forest data of $0.62 \text{ Mg C hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ into account, the combined twentieth century tropical forest sink total they came up with was 1.60 Pg C a^{-1} . They also predicted that tropical forest systems will remain at a level of a moderate carbon sink at the present time and in the decades to come, attributing these increases to the fertilization of elevated CO_2 concentrations. Conversely, Clark and Wright cited the observational data taken from long-term plots in Panama, Costa Rica, etc., and concluded that little change has occurred in the growth of tropical forest systems. In addition, numerous experimental studies were carried out in laboratories and in the field by Körner and Würth *et al.* to examine the impact of elevated CO_2 on the growth of tropical forest plants. In most cases results showed no increase in biomass and only slight increases in leaf and branch TNC (total nonstructural carbohydrate) under elevated CO_2 concentrations. As CO_2 concentrations within the atmosphere increase, higher temperatures and droughts will lead to more serious negative impacts on tropical forest systems such as an overall decrease in forest growth and an increase in plant mortality as well as an increase in forest fire severity. El Niño events worsen droughts and forest fires and lead to a dieback in forest systems and a peak in tree mortality. Meanwhile, human introduced changes in forest-land utilization and deforestation will intensify over time. Under the combined natural and anthropogenic effects taking place, the carbon sink of tropical forests will inevitably transform into a carbon source, potentially a vast carbon source. Phillips and Lewis *et al.* have provided a predication of future tropical sinks as follows: Mature Amazonian forests will either (i) continue to be a carbon sink for decades to come or (ii) soon become a neutral or a small carbon source or (iii) become a mega-carbon source in the near future. A switch from a moderate carbon sink to a neutral or a moderate carbon source would have repercussions on the global climate system and, consequently, human welfare given that a 0.4% annual increase in Amazonian forest biomass roughly compensates for the entire fossil fuel emissions of Western Europe (or the deforestation in Amazonia). An approximate 0.4% annual sink represents the difference between two much larger values: stand-level growth (averaging approximately 2%) and mortality (averaging approximately 1.6%). As a result, either a small decrease in growth or a small increase in mortality could shut a sink down. The future of tropical forest C sinks will therefore depend upon changes in land-use, extended forest fragmentation, and an increase or decrease in forest fire activity.

Key Words: tropical forest; carbon sink; carbon resource; climate change

热带森林占地球表面 7%,但它拥有全球 50% 的物种和 70%—80% 的树种^[1]。热带森林储存有全球生物量碳的 40%,每年通过光合作用吸收的碳相当人类通过化石燃料释放于空气碳的 6 倍^[2]。它的存在和消长对于维护全球碳平衡和减缓温室气体增温上具有重大的意义。由于化石燃料大量排放,全球 CO_2 浓度从工业革命前的 $280 \mu\text{L/L}$ 上升到了 2005 年的 $379 \mu\text{L/L}$ 。预计到 2100 年大气 CO_2 浓度将会超过 $450 \mu\text{L/L}$ ^[3]。高 CO_2 的幅射压导致大气变暖,最近 100a (1906—2005 年) 温度增加 0.74°C ^[3]。由于高纬度地区增温显著,人们对全球变化的注意力多集中在温带和寒带,较少关心到热带地区。事实上自 20 世纪 70 年代以来热带气温以 $0.26^\circ\text{C}/10\text{a}$ 增高^[4],预估在 21 世纪热带气温将上升 $1\text{—}4^\circ\text{C}$ ^[5]。由于大气 CO_2 浓度升高,加上其它驱动因子的变化,导致热带森林动态加强以及生物多样性结构和组成上均发生一系列重大的变化,这一变化势必会影响到全球碳库储存量和碳循环。同时,由于热带连续增温,热带地球物理的多个特征变化显示,全球热带界线已逐渐向南北两极拓宽^[6-7],预估大量毗邻的亚热带地区今后将并入热带范围。中国亚热带地区约占中国国土面积 1/4,当今热带森林对气候变化和大气 CO_2 浓度升高的响应对于中国南方不仅具有理论上的意义,而且也具有现实的意义。当然热带森林生态潜在影响巨大,它的细微变化都会影响到全球和全人类。热带森林是一泛词,确定为原始森林;潮湿森林;原态森林及成熟森林。

由工业发展带来的气候和大气成分的变化中,对地球环境影响最大的首推 CO_2 浓度升高。在 2 万 a 以前,热带森林生长在低的 CO_2 浓度 ($180\text{—}220 \mu\text{L/L}$) 下^[8]。现在植物生长的大气 CO_2 浓度环境几为其 2 倍。

而 21 世纪末大气 CO₂ 浓度将增到当时的 4 倍。面向未来的情景,开展 CO₂ 浓度升高对热带森林影响的监测和实验是极其重要的。现今生态学家开展这方面的研究基本上是从两方面着手进行,一是自 1970 年起或更早时期起,在南美亚马逊等地设立长期监测样地对森林生长和动态进行了长期的监测;其次是以生理生态学方法,对高 CO₂ 浓度刺激下热带植物的反应进行测试,一般是在人工生长室或林地上进行,观测高 CO₂ 浓度对热带植物生长刺激的效果。

1 以长期样地研究为基础来检测 CO₂ 浓度升高的影响

亚马逊热带森林为地球重要生态系统之一,它占世界热带森林 45%,储存约全球陆地植被 20% 的 C,对全球 C 平衡起着举足轻重的作用。一批英国生态学家如 Phillips O L, Lewis S L, Baker T R, Malhi Y 等在亚马逊设置永久样地对热带森林进行了长期系统的研究。

1.1 CO₂ 浓度升高促进热带森林生物量增加和动态加强的例证

Phillips 和 Gentry 根据热带森林长期样地的测量^[9],发现自 20 世纪 50 年代以来树木死亡率和更新率均呈增长,1980 年后呈显著增加,表示热带树木个体周转率加快,而且将森林动态增强的原因归于大气 CO₂ 浓度增高^[9]。进而,Phillips 等对泛热带 4 个不同生境的森林、共 478 块样地的生物量进行了测量,共测量 600000 株以上的树木。结果是新热带森林生物量增加为 $(1.11 \pm 0.54) \text{ Mg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ($1 \text{ Mg} = 1 \text{ t}$)^[10]。Malhi, Phillips 等报道了国际组织——亚马逊森林清查网络 RAINFOR 的建立。认为南美森林可作为固定 0.5—1 Pg C/a 的汇 ($1 \text{ Pg} = 10^{15} \text{ g}$)^[11],相当整个欧盟化石燃烧的排放量或热带毁林的排放量^[12-13]。

但是 Phillips 等的调查数据受到 Clark D A 等的置疑^[14]。作为回应,Baker 等对调查数据来源进行了复查。核算的结果是亚马逊全部 59 块样地自从样地建立时起,≥10 cm 树木地上生物量以 $(1.22 - 0.43) \text{ Mg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 增加。再次肯定亚马逊原始森林仍然是一热带碳汇^[15]。

Lewis 等根据南美 RAINFOR 的 50 块永久样地(1971—2002 年)监测数据,对南美原始森林林分水平的基面积生长量、丧失量和周转率,以及茎个体更新量、死亡量和周转率等 6 个关键生态系统过程尺度的数据做了深入的统计和分析^[16],全部森林清查分 3 次(2 个时间间隔段)进行,监测样地覆盖各种立地。所以此数据来自长时间段和立地多元性,偶然性减少。统计结果为:基面积增加 $(0.10 \pm 0.04) \text{ m}^2 \text{ hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$;茎个体密度增加为 $(0.94 \pm 0.63) \text{ 株 hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 。Lewis 等总结为森林生物量和茎个体密度全面协调一致的增长^[16]。Wright 对此评论为 1 hm^2 森林由原来的生物量 200 Mg/hm^2 和茎 600 株/hm^2 ,10a 后增到 210 Mg/hm^2 和 611 株/hm^2 ,这是一惊人的增加速度^[17]。此外,Lewis 等还发现在亚马逊多数样地在生长加速的同时,并伴随发生死亡速度滞后。生物量每年以 $(2.55 \pm 1.45) \%$ 的幅度增加应是直接受惠于 CO₂、太阳辐射和/或温度变化的结果^[16]。

Phillips 重申亚马逊原始森林自 1988 年至 2000 年,≥10cm 树木直径增加 $(0.62 \pm 0.23) \text{ Mg C hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ^[15]。据此估算出 20 世纪末南美洲森林每年碳储存量为 $(0.79 \pm 0.29) \text{ Pg C}$,并推算全部热带森林的碳汇将是每年为 $(1.60 \pm 0.58) \text{ PgC}$ ^[18]。此外,一个 10 国监测样地网 AFRITRON 对非洲热带森林进行了长期调查的研究^[19],结论认为 40a 间、样地上活树地面碳储存的以 $0.63 \text{ Mg C hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 增加,非洲热带森林活树木总碳量以 0.34 Pg C/a 增加。超过热带非洲 2000 年化石燃烧料 0.04 PgC/a 的碳通量^[20],进而推算出全球热带 ≥10cm 树木碳库存量是以 $0.49 \text{ Mg C hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 增加,表示近几十年全部热带森林碳汇为 1.3 Pg C/a 。此估算与大气传送模型显示全球热带碳汇为 1.5 Pg C/a 相一致^[21],而且比热带毁林和森林降级产生的碳源要大。Lewis 等将非洲碳库的增长归因于大气 CO₂ 施肥、日照辐射变化、营养沉积物效率增加等^[22-23]。

1.2 CO₂ 浓度升高不能促进热带森林生物量增加的例证

Clark^[14]对 Phillips 等的统计结果^[10]提出了置疑,他认为 Phillips 等在树木测量技术上和方法上存在问题。按 Clark 对新热带低地 25 块林地核算结果为 0.0 ($-0.3 - 0.9 \text{ Mg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$),即生物量无增加。此外,Clark^[24]和 Wright^[17]分别列举了以下 4 个例证,说明气候和大气成分变化下热带低地森林生物量无增加或有增有减:(1)中美洲 PBDFP 项目(Project of Biological Dynamic in Fragment Forest) 1997 前的 12—18a 间,对许

多 1hm^2 森林样地上的 $\geq 10\text{cm}$ 树木直径进行了测量,估算结果是整个时期内净生物量变化接近 $0 (+0.13 \pm 0.94 \text{ MgC hm}^{-2} \text{ a}^{-1})$ [25]。(2)巴拿马巴科罗拉多岛研究项目,历时 15a(1985—2000 年),对 50hm^2 样地内直径 $\geq 1\text{cm}$ 的树木直径进行了再测量;同时 Chave 等 [26] 也作了调查分析,二者均表示在大样地生物量的估算中没有显示出长时期尺度的变化,但(1)、(2)均属于片断化森林。(3)在哥斯达黎加拉塞尔瓦 CARBONO 项目中,1997—2001 年对 18 块 0.5hm^2 样地上 $\geq 10\text{cm}$ 直径的全部树木每年进行测量,统计结果显示,在 18 个样地中地上生物量是有增有减 [24]。(4)在同地生物实验站的 17a 监测中,对 9 树种茎个体每年进行测量,统计结果发现其直径生长率降低 [27]。(5)根据乌干达 Kibale 森林公园 30a 物候观测记录表明森林树木繁殖能力增强 [28]。(6)根据对巴拿马热带森林的长期监测,藤本叶凋落物量占森林总叶凋落物量的百分率由 1986 年的 9% 增至 2002 年的 13% [29]。总之,上述研究表明近期热带森林生物量并无明显地增加。同时,Clark 认为森林总生物量应包括地上和地下,活生物量及死有机体生物量,但目前仅根据地上活生物量计算,这就不能全面地评定热带森林究竟是碳汇还是碳源 [24]。Michael 等的研究提出某热带森林内死有机体占森林总碳量的 5%—40% (不包括土壤碳量),而巴西一森林公园的死有机体占 18%—25% [30]。

2 通过实验来测定高浓度 CO_2 对热带森林生长和动态的影响

Würth 等列举了早期热带植物或模拟植物群落对高浓度 CO_2 反应的实验结果 [31];同时 Körner 总结了较后期的同类研究成果 [32];如 Reekie 和 Bazzaz [33] 和 Arnone 和 Körner [34] 实验是在暴露于高浓度 CO_2 下的模拟群落中进行,结果生物量无明显的增加。Körner 和 Arnone 的实验是在温室肥沃基质上模拟植物群落中进行,由于植物竞争强烈,碳周转增强(凋落物增多和土壤碳释放增加),结果在高浓度 CO_2 下其生物量有少量增加 [35]。相反,Ziska 等在巴拿马荫室的实验 [36]、Lovelock 等在巴拿马开顶箱的实验在生长室的实验结果 [37] 均显示出盆栽热带植物生长量对高浓度 CO_2 有积极的响应。在 Winter 等的实验中,将两个森林优势种高 2m 的苗木,置于强光照的开顶箱中(open-top chamber)中,如果它们生长在未施肥土壤中对 CO_2 浓度升高无反应;而种植在施肥土壤上,则其生长有大量增加 [38],结果表明高浓度 CO_2 还需要丰富土壤营养物的配合才能奏效。

此外,值得关注的还有下列研究:(1)Lovelock 等在巴拿马种植了 10 个热带树种于林缘开顶室中,保持与周边环境相同的条件及 2 倍 CO_2 浓度下。在 6 个月的实验中,苗木从 20cm 高增至 2m,实验结果归纳为:叶面积指数减低、生物量增加不明显、叶淀粉浓度增加、叶碳氮比增加;部分种光合作用效率增加,先锋种和演替中期种对高 CO_2 的反应比演替后期种要高 [39]。(2)Lovelock 等在巴拿马热带干旱林上层林冠叶暴露于 2 倍 CO_2 浓度下为期 40 周后,对一林冠层树种进行了对枝和叶的测定,结果是光合作用效率提高了约 30%,但是生物量并没有增加,只是小枝无结构碳水化合物(TNCs)浓度增加了 20%,并显示局部碳饱和 [40]。(3)Würth 等在同地,将 4 树种林冠叶暴露于 2 倍 CO_2 下进行观测,实验结果是叶中 TNCs 大增(40%—61%) [41]。(4)Würth 等在另一研究中,将 5 个本地植物的幼苗种植在巴拿马郁闭森林的林下,半数幼苗保持在双倍 CO_2 下,而另一半作对比。7 个月到 1a 后,结果表明:全部 5 种叶面积增加;植物总生物量比自然 CO_2 增加,5 个种生物量均呈增加;在 CO_2 对非结构碳水化合物 TNC 的影响上,只有 2 种出现 TNC 明显增加(27%—40%),其他各种的 TNC 均为低浓度(2.3%—6.3%)。此结果表明:热带森林林下植物在低光子密度(QFD)(白天平均为 $5\text{—}11 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)条件下,对高浓度 CO_2 刺激总体上呈正面反应 [31]。(5)在 Granados 和 Körner 的实验中,3 种藤本生长在生长室里,模拟热带森林下层温度和湿度,光照为 $42\text{—}87 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。3 种藤本的生长对 CO_2 浓度升高有强烈的反应,最佳的效果出现在 $280\text{—}420 \mu\text{L/L}$ 范围,超过 $560 \mu\text{L/L}$ 时藤本生长出现倒退。此数据表明藤本植物在当前的 CO_2 浓度下受益 [42]。

中国也开展了同类研究,郑鈞腾、郭耀纶在台湾南仁山低地雨林中,按不同林层的 CO_2 浓度梯度对林下幼苗的影响进行了研究,他们发现林冠层 CO_2 浓度较低,而越向林下层 CO_2 浓度越高,如离地表 2 cm 及 20 cm 处白天的 CO_2 浓度度分别为 $(423 \pm 38) \mu\text{L/L}$ 及 $(381 \pm 9.0) \mu\text{L/L}$,林下幼苗处于低光条件下,其光合作用光补偿点较低,耐荫树种苗木的光补偿点比不耐荫树种苗木更低,它们能有效地利用低弱光量子条件进行光合作

用,如果林下 CO_2 浓度升高对它们的光合作用效率肯定具有积极的促进作用^[43]。段洪浪等的研究设在广州华南植物园内,植物材料为木荷(*Schima superba*)、海南红豆(*Ormosia pinnata*)等 5 种苗木,应用大型开顶箱人工控制手段研究了人工生态系统在高 CO_2 (700 ± 20) mol/mol + 高氮沉降(CN)等 4 种不同处理模式进行实验,结果表明高 CO_2 处理使海南红豆生物量增加了 35%;在氮沉降增加 + 高 CO_2 条件下,使木荷生物量增加了 124%^[44]。

上述许多研究表明高浓度 CO_2 施肥对植物生长是具有一定的刺激作用,特别是处于暗弱光照的林下植物和苗木,它们对高 CO_2 刺激表示出积极的响应。但是相当多的实验结果显示高 CO_2 刺激并不能导致热带植物生物量显著地增加,Clark D A 的综评指出:“迄今,实验一致的反应是无结构碳水化合物总量(TNCs)在叶或枝中留下标记或增长、碳氮比增加。结果是组织质量降低,对营养循环、对食草行为和其它的森林过程将造成不良的后果”^[24]。最后, Körner 总结为储存在树木组织中的 C 是 TNCs,而且 TNCs 浓度还相当高^[45]。这就证明当前光合作用水平已能满足和超过了植物体生长对 C 的需要,除非对树木有用的其它资源能协调地同步改善,单独仅增加大气 CO_2 浓度并不能有效地增加森林的 C 储存量^[45]。

3 温度、降水对热带森林的影响

由于工业化带来的气候和环境的变化,给热带生物群区带来一系列的影响和反馈。Lewis 等将这些影响因素归结为空气 CO_2 浓度、温度、降水、太阳辐射、异常气候(包括厄尔尼诺-南方涛动 ENSO 事件)、营养物质沉淀、 O_3 /酸雨、狩猎、土地利用变化、藤本数量增加等 10 个驱动因素^[22]。

3.1 温度

3.1.1 温度对光合作用和生长的影响

专家们在肯定高浓度 CO_2 施肥效应同时,他们很快也意识到,高浓度 CO_2 幅射压导致大气升温及多方面的影响和反馈,从而对森林生长产生一系列负面的影响。Körner 认为:“促进植物生长加快,不能单靠光合作用和 C 的吸收,还需要其它营养元素的配合。不能指望大气 CO_2 浓度升高、刺激光合作用和植物生长增加三者同比例地增长。三者不是简单的直线关系”^[32]。根据大范围热带森林林冠叶的测定,证明叶温度高于 26—34 $^{\circ}\text{C}$ 时,光合作用效率急剧下降^[46]。据测定,目前热带森林林冠叶已经承受了高于周围气温 1—7 $^{\circ}\text{C}$ 的压力。在 1997/1998 El Niño 时,哥斯达黎加的拉塞尔瓦潮湿森林地有 73% 天数林冠日温达 30—36 $^{\circ}\text{C}$ 。在高温和高蒸气压差的中午,频繁发现热带树木林冠光合作用效率下降^[47]。可能在不久的未来,热带低地森林林冠叶温度会增到使光合作用器官受到危害的程度,即达到 40 $^{\circ}\text{C}$ 或 55 $^{\circ}\text{C}$;在此情况下,只要在空中暴露 30min 就会发生伤害^[48]。同时,近年热带森林叶温度超过 26—34 $^{\circ}\text{C}$ 的白天频率已呈不断增加趋势,在未来 10a 肯定还会增加。高温将致使叶气孔导度下降,光合作用效率随之降低,造成白天碳吸收明显下降^[49]。

一些实验证明,在气候变暖中植物光合作用最适温度点发生位移,但热带树种变幅范围较窄。如在 *Nothogagus* 苗木(包括热带和温带树种和类型)光合作用对温度反应的测试中,当苗木保持在不同的恒温条件下 2 周时,全部类群的最适温度出现明显的位移。其中,热带性树种表现出比温带树种更为狭窄的忍耐性,而且当苗木置于最高的 32 $^{\circ}\text{C}$ 时,2 个热带树种最大的光合作用效率显著下降(降为种最大值的 30%—42%)^[50]。在另一澳大利亚 8 个林冠树种苗木的类似试验中,其中 4 个属于温带低地森林及 4 个属于热带低地森林,与热带树种相比,温带树种在一个大的温度变幅内能保持最大光合作用效率的 80%。此实验暗示出:在气候变暖的条件下,热带树种比温带树种更易受到淘汰^[51]。

此外,根据塞拉尔瓦原始森林 16a(1984—2000 年)中历年连续森林调查数据^[52],发现 6 个林冠树种在 16a 内年际间生长量的差别明显,其最大生长年(生长量)比最低生长年(生长量)大 61%—278%。16a 间最大树木生长量发生在两个最冷年,最低生长量出现在热记录的大 El Niño 年(1997/1998)。实验表明高温年森林生物量的增长相对下降,如果今后热带不断变暖对森林生物量和碳积累是不利的。

3.1.2 温度对呼吸作用的影响

树木另一生命基本过程是呼吸作用,自养呼吸作用(R_a)在森林碳平衡上有相当大的贡献,它至少是构成

GPP 的 50%—60%^[49]。Ryan 等测量了哥斯达黎加热带潮湿森林 2 个林冠树种的树干的呼吸作用, 并发现 Q_{10} 与 10℃ 温度向上增加呈按 2/1 比例地增加, 即 10℃ 温度再升高 1℃ 和 3℃、树干呼吸作用效率增加 8% 和 24%。而叶、枝、和粗根呼吸作用的 Q_{10} 值一般比树干的呼吸作用要高^[53]。净第一性生产力(NPP)是森林总光合作用和植物呼吸作用之间的差值($GPP - R_a$)。光合作用和呼吸作用结合对温度的反应是, 随温度增高, 呼吸作用速度会超过光合作用, 致使热带森林的 NPP 强烈下降。而且, 温度增高对生态系统净 CO_2 交换(NEE)、即排放或吸收也有相同的效应。NEE 是 NPP 和异养呼吸作用(R_h)之间的差值, 因为主要由于方法问题, 对任何森林不能直接测量异养呼吸作用(R_h)。在大气温度升高时, 热带生态系统的 R_h 同样呈指数增加^[54]。所以, 光合作用/自养呼吸作用和异养呼吸作用二者对温度的反应是, 在气候连续变暖下热带森林 GPP 比率趋向下降, 即呼吸作用(R_a)和生态系统净 CO_2 交换(NEE)的连续增强导致碳排放量递增。总之, 温度升高致使呼吸作用增强, NEE 增强, 从而降低森林的 NPP, 降低森林生物量和碳的积累, 而且一旦呼吸作用功效超过光合作用时, 热带森林碳汇也就发生逆转。

3.1.3 气温升高对挥发有机物排放的影响

热带树种对温度的另一个重要的反应是产生生物挥发有机物(BVOCs)产物^[55]。这个化合物是 NPP 的一个成分。估计全球 >80% 此类化合物的排放是出自于热带森林。异戊二烯为生物挥发有机物(BVOCs)之一, 当叶温度达 27—40℃ 时它强烈的增加^[56]。当高温时(>38℃), 热带森林林冠叶会丧失异戊二烯内碳总量的 8%—25%^[56]。在 3 次热带森林的调查中^[56-58]发现有 29%—50% 的测试植物种是异戊二烯的重要排放者。某些数据认为热带森林可能是丙酮和氯甲烷的重要排放量的来源^[56]。由于植物和微生物对温度升高会产生严重的综合性生理反应, 故而全球变暖对热带森林的生产力和净碳交换将产生严重负面结果。

3.2 降水(或干旱, 包括 ENSO)

20 世纪热带陆地降水量呈下降趋势。自 20 世纪 90 年代中期以来, 泛热带降水量以 (22 ± 17) mm / 10a 或 0.01/10 a 下降^[4]。根据全球气候模型观测, 热带降水量区域性的变化将是 8% 地区会提高, 35% 地区会下降^[5]。在许多季节性强的热带地区, 温度和雨量表现出负相关, 干旱致使森林生产力降低和树木死亡率增加^[59]。Salafsky 根据印尼西加里曼丹省长期降水数据, 研究发现自从 1946 以来, 厄尔尼诺(El Niño)年和非 El Niño 年的干旱季节降水量明显降低^[60]。干旱压力同样会增加通过异戊二烯排放影响到碳流失。在亚马逊进行了两个大范围森林干旱实验, 结果证明由于干旱增强对森林功能产生多重的、积累性的影响, 包括林冠层树木地上生物量严重降低、林冠变稀、而且某些树种光合作用效率下降^[59]。

在 1982/1983 和 1997/1998 发生非常强的厄尔尼诺事件, 此事件给许多热带地区带来高温和极端的干旱, 全球热带森林死亡率大增。除了显著的森林水平的死亡外, 巴拿马巴洛科罗拉多岛 1982/1983 事件中在某些植物纲或科等级上出现特别高的死亡反应^[60]; 某些棕榈类^[61]、龙脑香科及茜草科^[62]出现较大的死亡; 大径树木比小径树木出现较大的死亡率^[63]; 上层乔木比林下树木有较大的死亡率^[63-64]。在短期意义上, 在此事件中高的树木死亡率将使碳库存由活生物量转化为木材纤维, 随后纤维分解将导致碳排放量大增。估计未来的强 El Niño 肯定会出现更高温和更严酷的干旱, 并毁灭更多的热带森林, 从而对总碳库储存量上产生严重的负面后果。但是 Lewis 认为厄尔尼诺事件对热带森林的影响只限于在它施掠的短暂时期, 此期过后森林生长量增长又恢复正常。

4 对热带碳汇的评估及其未来前景的分析

对热带碳储存量和碳汇变化的评估确实是非常复杂的问题, 特别是关于热带森林利用的改变和毁林面积的估算是极其不确定, 以致使影响到热带森林高碳量估算的不确定性。而热带森林的未来情景更是充满玄机。但是生态专家们还是作了如下评估。

4.1 对热带碳汇变化的评估

首先, Malhi 和 Phillips^[65]根据 Phillips 等的的数据^[9-10]计算出亚马逊森林每年生产 0.6 Pg C, 并据此推算出亚马逊森林整个活生物量为 120PgC^[66], 加上土壤碳库增至 200PgC。这约等于人为 20a CO_2 排放量^[5]。而且,

假设海洋和非热带生物量总汇共为每年 3PgC,这也相当于大约 29a CO₂的增加量。因此,即便亚马逊植被生物量增加 25% (即 30 PgC)也能延缓人为造成的全球变暖 4—5a。但是, Wright 的评论指出^[17], Baker 等统计亚马逊 C 增加为 0.5 MgC hm⁻² a⁻¹^[15],但是 Chambers and Silver 根据森林动态模型计算,认为 0.5 MgC hm⁻² a⁻¹的数据是过高^[67-68]。Saleska 等表示亚马逊原始森林现已产生大量的 CO₂释放^[69]。而且储存在树木组织中的碳是一种 TNC。

其次, Lewis 根据对非洲热带森林碳储存估算指出^[19],非洲热带森林树木总碳量增长率为 0.34 Pg C/a,超过热带非洲化石燃烧产生的碳流量(0.04 Pg/a)。结合全部热带非洲、美洲和亚洲的森林清查数据^[10,15,19]测定出近数十年整个热带树木年 C 汇为 1.3 Pg C/a。同时, Lewis 等将全球 1750—2000 年 C 循环和平衡的 5 个子项构成一等式,表示它们之间的关系和平衡^[70],即 $E_{\text{热带毁林}} 180 \text{ Pg} + E_{\text{化石燃料}} 283 \text{ Pg} = \Delta_{\text{大气CO}_2} 174 \text{ Pg} + \Delta_{\text{海洋}} 129 \text{ Pg} + \Delta_{\text{陆地生态系统}} 160 \text{ Pg}$ 。其中从化石燃料使用中排放 283 Pg C^[71]。土地利用变化(毁林)约释放 180 Pg C 于大气,其中 60% 来自热带^[72],与此同时, 129 Pg C 为海洋所吸收^[73],经测定大气 CO₂为 174 Pg C^[5],于是推算出另外 160 Pg C 为陆地生态系统吸收^[70],其中的半数是为热带植被所吸收。不过当前和今后热带森林始终处于高危状态中,这个 160 Pg C 的汇是朝不保夕。

最后 Phillips 对亚马逊热带森林未来的命运作如下预测^[18]:(i) 以后数十年仍然是 C 汇^[74];(ii) 很快会成为小或中等的 C 源^[32, 75];或(iii)成为一巨大的 C 源^[76]。如果确定亚马逊生物量年增 0.4% 可大致抵消西欧全部化石燃料排放或亚马逊毁林的 C 排放量,此数据的变动可左右亚马逊森林从中等 C 汇沦为中等的 C 源,也关系到全球气候变化和人类的安危。只要生长稍减少或死亡稍有增加都会使 C 汇终止。

4.2 对热带碳汇未来前景的分析

Wight 对未来热带森林景观轮廓描述如下^[17]:“今后 25a 热带人口将增加 2 亿,农业取代了广阔原始森林。土地荒废和都市化的加强带来森林降级,使次生林更为广布。原有潮湿热带森林的 18% 和干旱热带森林的 9% 幸存于保护区内,它们如孤岛淹没于农田及人利用土地的汪洋大海中”。热带碳汇是以热带原始森林为载体,如果昔日浩瀚无际的热带原始森林不复存在,何来碳汇之有。而且, Lewis 等认为未来热带森林的命运还要面临下列诸多因素的挑战^[70]:(1) 未来由于水分、土壤营养元素受到限制时, CO₂会处于饱和状态,森林生产力再不会增加。当温度升高至细胞酶和膜功能丧失的转折点时,就不再是促进的因素。在热带森林处于正午高温时,林冠顶部叶温度可能已达到此转折点^[22]。此时林冠叶与空气水蒸气压差加大,气孔腔会收缩以保护水分的蒸散,光合作用效能也随之下降。同时温度升高还会驱使植物和土壤呼吸作用增加,致使碳释放增加^[55]。根据大气环流模型 GCM1 预测,高温和干旱的结合将致使东亚马逊雨林发生灾难性的枯梢,于是森林势必逐渐衰落并最终倒退为碳源。(2) 近数十年树木死亡率以 3%/a 递增,致使林隙产生频率增加,使喜光速生树种受惠并抑制耐阴树种生长^[22]。但是速生树种仅具有低木材比重和低碳含量生物量,如果林分水平木材平均比重降低 20%,就等于亚马逊森林和树种价值降低 5 倍。此外,大藤本蔓延危害树木生长,导致某些残存森林由碳汇倒退为 C 源^[77]。森林结构和组成的变化也就是生物多样性(动物—植物—微生物)之间关系的变化,其后果是导致生物多样性大量丧失。(3) 当年降水量低于 1200—1500 mm 时,森林会为被稀树草原所更替。于是植被将由高碳密度的热带森林转变化低碳的稀树草原系统。如果此趋继续进行,此将导致大量的 C 通量释放于大气中。(4) 干热气候将带来了森林火的高风险。在 2001 年 ENSO 时期,约 1/3 的亚马逊置于易罹火的风险中。如果 ENSO 事件频度和严重度增加,未来热带潜在的碳释放量会更高,它与气候系统之间的潜在反馈会更为严重。

GCM 保守地预估 2100 年正常情景下(IS92a)大气 CO₂将增至 980 μL/L。由于人为和自然各种因素的协同的影响,热带森林 C 汇终将沦丧为 C 源。最后,不论是赞同 CO₂能对热带森林生物量起正面反馈的 Lewis S L, Phillips O L, Baker T R 和 Malhi Y, 还是持否定观点的 Clark D A, Wright S J 和 Körner Cy,他们双方异流同归地承认这个曾辉煌万世的热带森林碳汇终将是悲剧落幕这一结论。

致谢:魁北克大学(Université du Québec)彭长辉教授对本文写作给予帮助,特此致谢。

References:

- [1] Singh P, Sharmai C M. Tropical ecology: an overview. *Tropical Ecology*, 2009, 50(1): 7-21.
- [2] Malhi Y, Meir P, Brown S. Forests, carbon and global climate. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. A*, 2002, 360: 1567-1591.
- [3] IPCC. Climate Change 2007: Synthesis Report. An Assessment Panel on Climate Change: the Fourth Assessment Report. [Core writing team. eds. Pachauri R K and Reisinger A]. IPCC. Switzerland: Geneva, 2007.
- [4] Malhi Y, Wright J. Spatial patterns and recent trends in the climate of tropical rainforest regions. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 2004, 359, 311-329.
- [5] IPCC. Climate change 2001: the scientific basis. Cambridge: Cambridge University Press. (Prentice I C O, The Carbon Cycle and Atmospheric Carbon Dioxide, in Climate change: the scientific basis, IPCC, Editor. Cambridge University Press, 2001).
- [6] Hudson D, Andrade M F, Follette M B, Frolov A D. The total ozone field separated into meteorological regimes-Part II: Northern Hemisphere mid-latitude total ozone trends. *Atmos. Chem. Phys*, 2006, 6: 5183-5191.
- [7] Cao F X, Qi C J, Xu Y F. Tropical belt widening and its impact on China eastern subtropical forest vegetation. *Ecology and Environmental Sciences*, 2010, 19(3): 745-750.
- [8] Neftel A, Oeschger H, Staelbach T, Stuffer B. CO₂ record in the Byrd ice core 50000 ± 5000 years BP. *Nature*, 1988, 331: 609-611.
- [9] Phillips O L, Gentry, A H. Increasing turnover through time in tropical forests. *Science*, 1994, 263: 954-958.
- [10] Phillips O L, Malhi Y, Higuchi N, Larrance W F, Núñez P V, Viquez R M, Laurance S G, Ferreira L V, Stern M, Brown S, Grace J. Changes in the carbon balance of tropical forest: evidence from long-term plots. *Science*, 1998, 282: 439-442.
- [11] Malhi Y, Phillips O L, Lloyd J, Baker T, Wright J, Almeida S, Arroyo L, Frederiksen T, Grace J, Higuchi N, Killeen T, Laurance W F, Leão C, Lewis S, Meir P, Monteagudo A, Neill D, Núñez V P, Panfil S N, Pati O S, Pitman N, Quesada C A, Rudas-L A, Salomão R, Saleska S, Silva N, Silveira M, Sombroek W G, Valencia R, Vásquez Martínez R, Vieira I C G, Vinceti B. An international network to understand the biomass and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR). 2002, *Journal of Vegetation Science* 13: 439-450.
- [12] Bousquet P, Peylin P, Ciais P, Le Quééré C, Friedlingstein P, Tans P P. Regional changes in carbon dioxide fluxes of land and oceans since 1980. *Science*, 2000, 290: 1342-1346.
- [13] Malhi Y, Grace J. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. *Trends Ecol Evol*, 2000, 15: 332-337.
- [14] Clark D A. Are tropical forests an important carbon sink? Reanalysis of the long-term plot data. *Ecol Appl*, 2002, 12: 3-7.
- [15] Baker T R, Phillips O L, Malhi Y, Almeida S, Arroyo L, Fiore D, Anthony T E, Higuchi N, Killeen T J, Laurance S G, Laurance W F, Lewis S L, Monteagudo A, Neill D A, Vargas P N, Pitman N C A J, Silva N M, Martínez R V. Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Phil. Trans. R. Soc. B*, 2004, 359: 353-365.
- [16] Lewis S L, Phillips O L, Baker T R, Lloyd J, Malhi Y, Higuchi A S, Laurance W F, Neill D A, Silva J N M, Terborgh J, Torres L A R, Martínez V, Brown S, Chave J, Kueble C P, Vargas N and Vinceti B. Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 2004, 359: 421-436.
- [17] Wright S J. Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecol Evol*, 2005, 20 (10): 553-560.
- [18] Phillips O L, Lewis S L, Baker T R, Chao K J, Higuchi N. The changing Amazon forest. *Philos Trans R Soc Lond B*, 2008, 363: 1819-1827.
- [19] Lewis S L, Lopez-Gonzalez G, Sonke B, Affum-Baffoe K, Baker T R, Ojo L O, Phillips O L, Reitsma J M, White L, Marie-Noë C J A, Djuikouo K, Ewango C E N, Feldpausch T R, Hamilton A C, Gloor M, Hart T, Hladik A, Lloyd J, Lovett J C, Makana J-R, Malhi Y, Frank Mbago M, Ndangalasi H J, Peacock J, Peh K S- H, Sheil D, Sunderland T, Swaine M D, Taplin James, Taylor D, Thomas S C, Votere R & Wöll H. Increasing carbon storage in intact African tropical forest. *Nature*, 2009, 457: 1003-1006.
- [20] Williams C A, Hanan N P, Neff J C, Scholes R J, Berry J A, Denning A S, Baker D F. Africa and the global carbon cycle. *Carbon Balance Mgmt*, 2007, 2 (3): 1-13.
- [21] Stephens B B, Gurney K R, Tans P P, Sweeney C, Peters W, Bruhwiler L, Ciais Philippe, Ramonet Michel, Bousquet Philippe, Nakazawa, T Aoki S, Machida T, Inoue Gen, Vinnichenko N, Lloyd J, Jordan A, Heimann M, Shibistova O, Langenfelds R L L, Steele P, Francey R J, Denning A S. Weak northern and strong tropical land carbon uptake from vertical profiles of atmospheric CO₂. *Science*, 2007, 316, 1732-1735.
- [22] Lewis S L, Malhi Y, Phillips O L. Fingerprinting the impacts of global change on tropical forests. *Phil Trans R Soc Lond B*, 2004, 359, 437-462.
- [23] Wild M, Gilgen H, Roesch A, Ohmura A, Long C N, Dutton E G, Forgan B, Kallis A, Russak V, Tsvetkov A. From dimming to brightening: Decadal changes in solar radiation at Earth's surface. *Science*, 2005, 308: 847-850.

- [24] Clark D A. Sources or sinks? The responses of tropical forests to current and future climate and atmospheric composition. *Phil Trans R Soc B*, 2004, 359: 477-491.
- [25] Laurance W, Laurance S G, Ferreira L V, Merona J M R, Gascon C, Lovejoy T E. Biomass collapse in Amazonian forest fragments. *Science*, 1997, 278:1117-1118.
- [26] Chave J, Condit R, Lao S, Caspersen J P, Foster R B and Hubell S P. Spatial and temporal variation of biomass in a tropical forest: results from a large census plot in Panama. *J Ecol*, 2003, 91: 240-252.
- [27] Clark D A, Piper S C, Keeling C D, Clark D B. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984—2000. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 2003, 100: 5852-5857.
- [28] Chapman C A. A long-term evaluation of fruiting phenology: importance of climate change. *J Trop Ecol*, 2005, 21: 31-45.
- [29] Wright S J, Calder n O, Hernandez A and Paton S. Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama. *Ecology*, 2004, 85: 484-489.
- [30] Palace M, Keller M, Asner G P, Silva J N M, Passos C. Necromass in undisturbed and logged forests in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management*, 2007, 238:309-318
- [31] Würth M K R, Winter K, Körner C. *In situ* responses to elevated CO₂ in tropical forest understorey plants. *Funct Ecol*, 1998, 12: 886-895.
- [32] Körner C. Through enhanced tree dynamics carbon dioxide enrichment may cause tropical forests to lose carbon *Phil. Trans R Soc Lond B*, 2004, 359: 493-498.
- [33] Reekie E G, Bazzaz F A. Competition and patterns of resource use among seedlings of five tropical trees grown at ambient and elevated CO₂. *Oecologia*, 1989, 79:212-222.
- [34] Amone III J A, Körner C. Soil and biomass carbon pools in model communities of tropical plants under elevated CO₂. *Oecologia*, 1995, 104:61-71.
- [35] Körner C, Amone III J A. Responses to elevated carbon dioxide in artificial tropical ecosystems. *Science*, 1992, 257:1672-1675.
- [36] Ziska L H, Hogan K P, Smith A P, Drake B G. Growth and photosynthetic response of nine tropical species with long-term exposure to elevated carbon dioxide. *Oecologia*, 1991, 86: 383-389.
- [37] Lovelock C, Kyllö D, Winter K. Growth response to vesicular arbuscular myco -rhizae and elevated CO₂ in seedlings of a tropical tree, *Beilschmiedia pendula*. *Functional Ecology*, 1996, 10: 662-667.
- [38] Winter K, Garcia M, Gottsberger R, Popp M. Marked growth response of communities of two tropical tree species to elevated CO₂ when soil nutrient limitation is removed. *Flora*, 2001, 196:47-58.
- [39] Lovelock C E, Winter K, Mersits R, Popp M. Responses of communities of tropical tree species to elevated CO₂ in a forest clearing. *Oecologia*, 1998, 116: 207-218.
- [40] Lovelock C E, Virgo A, Popp M, Winter K. Effects of elevated CO₂ concentrations on photosynthesis, growth and reproduction of branches of the tropical canopy tree species, *Luehea seemannii* Tr. & Planch. *Pl. Cell Environ*, 1999, 22: 49-59.
- [41] Würth M K R, Winter K, Körner C. Leaf carbohydrate responses to CO₂ enrichment at the top of a tropical forest. *Oecologia*, 1998, 116, 18-25.
- [42] Granados J, Körner C. In deep shade, elevated CO₂ increases the vigor of tropical climbing plants. *Global Change Biol*, 2002, 8, 1109-1117.
- [43] Cheng C T, Ku Y L. Forest CO₂ Gradient and Its Effects on Photosynthetic Characteristics of Understory Seedlings in the Nanjenshan Forest. *Taiwan Forest Science*, 2004, 19(2): 143-52.
- [44] Duan H L, Liu J X, Deng Q, Chen X M, Zhang D Q. Effects of elevated CO₂ and N deposition on plant biomass accumulation and allocation in subtropical forest ecosystems: a mesocosm study. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(3) 570-579.
- [45] Körner C. Carbon limitation in trees. *J Ecol*, 2003, 91: 4-17.
- [46] Baldocchi D D, Amthor J S. Canopy photosynthesis: history, measurements, and models//Roy J, *et al*, eds. *Terrestrial global productivity*. San Diego, CA: Academic. 2001, 9-31.
- [47] Zotz G, Winter K. Diel patterns of CO₂ exchange in rainforest canopy plants//Mulkey S S, *et al*, eds. *Tropical forest plant ecophysiology*. New York: Chapman & Hall, 1996: 89-113.
- [48] Bazzaz F A. Tropical forests in a future climate: changes in biological diversity and impact on the global carbon cycle. *Climate Change*, 1998, 39: 317-336.
- [49] Amthor J S, Baldocchi D D. Terrestrial higher plant respiration and net primary production//Roy J, *et al*, eds. *Terrestrial global productivity*. San Diego, CA: Academic. 2001: 33-59.

- [50] Read J. Some effects of acclimation temperature on net photosynthesis in some tropical and extra-tropical Australasian *Nothofagus* species. *J. Ecol.* 1990, 78:100-112.
- [51] Cunningham S C, Read J. Do temperate rainforest trees have a greater ability to acclimate to changing temperatures than tropical rainforest trees?. *New Phytol*, 2003, 157: 55-64.
- [52] Clark D A, Piper S C, Keeling C D, Clark D B. Tropical rain forest tree growth and atmospheric carbon dynamics linked to interannual temperature variation during 1984–2000. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2003, 100: 5852-5857.
- [53] Ryan M G, Linder S, Vose J M, Hubbard R M. Dark respiration of pines. *Ecol Bull*, 1994, 43: 50-63.
- [54] Holland E A, Neff J C, Townsend A R, McKeib B. Uncertainties in the temperature sensitivity of decomposition in tropical and subtropical ecosystems; implications for models. *Global Biogeochem. Cycles*, 2000, 14, 1137-1151.
- [55] Williams J, Poschi U, Hoor P, Fischer H, Warneke C, Hotzinger R, Hansel A, Lindinger W, Scheeren B and Lelieveld J. High spatial and temporal resolution measurements of primary organics and their oxidation products over the tropical forests of Surinam. *Atmos Environ*, 2000, 34: 1161-1165.
- [56] Geron C, Guenther A, Greenberg J, Loescher H W, Clark D and Baker B. Biogenic volatile organic compound emissions from a lowland tropical wet forest in Costa Rica. *Atmos Environ*, 2002, 36: 3793-3802.
- [57] Keller M, Lerdau M. Isoprene emission from tropical forest canopy leaves. *Global Biogeochem. Cycles*, 1999, 13, 19-29.
- [58] Lerdau M T, Throop H L. Isoprene emission and photosynthesis in a tropical forest canopy: implications for model development. *Ecol Applic*, 1999, 9:1109-1117.
- [59] Nepstad D C, Moutinho P, Dias-Filho M B, Davidson E, Cardinot G, Markewitz D, Figueiredo R, Vianna N, Chambers J, Ray D, Guerreiros J B, Lefebvre P, Sternberg L, Moreira M, Barros L, Ishida F Y, Tohlver I, Belk E, Kalif K, Schwalbe K. The effects of partial through fall exclusion on canopy processes, above ground production, and biogeochemistry of an Amazon forest. *J Geophys Res*, 2002, 107, 1-18.
- [60] Condit R, Hubbell S P, Foster R B. Mortality rates of neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecol Monogr*, 1995, 65: 419-439.
- [61] Williamson G B, Laurance W F, Oliveira A A, Williamson G B, Laurance W F, Oliveira A A, Delam nica P, Gascon C, Lovejoy T and Pohl L. Amazonian tree mortality during the 1997 El Ni o drought. *Conserv Biol*, 2001, 14:1538-1542.
- [62] Potts M D. Drought in a Bornean everwet rain forest. *J Ecol*, 2003, 91: 467-474.
- [63] Leighton M, Wirawan N. Catastrophic drought and fire in Borneo tropical rain forest associated with the 1982 1983 El Ni o Southern Oscillation event//Prance G T ed. *Tropical rain forests and the world atmosphere*. Boulder CO: Westview Press, 1986: 75-102.
- [64] Nakagawa M, Tanaka K, Nakashizuka T, Ohkubo T, Kato T, Maeda T, Sato K, Miguchi H, Nagamasu H, Ogino K, Teo S, Hamid A A and Seng L H. Impact of severe drought associated with the 1997–1998 El Ni o in a tropical forest in Sarawak. *J Trop Ecol*, 2000, 16: 355-367.
- [65] Malhi Y & Phillips O L. Tropical forests and global atmospheric change: a synthesis. *Phil Trans R Soc B*, 2004, 359: 549-555.
- [66] Houghton R A, Lawrence K T, Hackler J L, Brown S. The spatial distribution of forest biomass in the Brazilian Amazon: a comparison of estimates. *Global Change Biol*, 2002, 7, 731-746.
- [67] Martens C S, Shay T, Mendlovitz H, Matross D M, Saleska S, Wofsy S C, Woodward W S, Menton M C, De Moura J M S, Crill P, De Moraes O L L, Lima R L. Radon fluxes in tropical forest ecosystems of Brazilian Amazonia: night-time CO₂ net ecosystem exchange derived from radon and eddy covariance methods. *Glob. Change Biol*, 2004, 10: 618-629.
- [68] Chambers J Q, Silver W L. Some aspects of ecophysiological and biogeochemical responses of tropical forests to atmospheric change. *Philos Trans R Soc Lond B*, 2004, 359:463-476.
- [69] Saleska S R, Miller S D, Matross D M, Goulden M L, Wofsy S C, da Rocha H R, de Camargo P B, Crill P, Daube B C, de Freitas H C, Hutrya L, Keller M, Kirchhoff V, Menton M, Munger J W, Pyle E H, Rice A H & Silva H. Carbon in Amazon forests: unexpected seasonal fluxes and disturbance-induced losses. *Science*, 2004, 302: 1554-1557
- [70] Lewis S L, Phillips O L, Bake T R, Malh Y, Lloyd J. Tropical Forests and Atmospheric Carbon Dioxide: Current Conditions and Future Scenarios in Schellinluber et al. eds. *Avoid dangerous climate change*. London: Cambridge University Press, 2006: 147-153.
- [71] Marland G, Boden T A, Andres R J. Global, Regional and National CO₂ Emissions. *Trends: A Compendium of Data on Global Change*, CDIAC, Oak Ridge, TN, 2008. http://cdiac.ornl.gov/trends/emis/tre_glob.html.
- [72] Chave J, Richard C, Helene C. Muller-Landau, Sean C T, Peter S A, Sarayudh B L C, Handanakere S D, Stuart J D, Shameema E, Corneille E N E, Kenneth J F, Robin B F, Nimal G, Savitri G, Pamela H, Terese B H, Consuelo H, Stephen P H, Akira I, Somboon K, James V L,

- Suzanne L de Lao, Jean-R my M, Md Nur S N, Abdul R K, Cristi n S, Raman S, Hebbalalu S S, Sylvester T, Jill T, Ma D C T, Renato V, Martha V, Gorky V, Takuo Y, Jess K Z, Elizabeth C L. Assessing evidence for a pervasive alteration of tropical tree communities. *PLoS Biol*, 2008, 6(3): 455-462.
- [73] Feely R A, Christopher L S, Kitack L, Will B, Joanie K, Victoria J F, Frank J M. Impact of anthropogenic CO₂ on the CaCO₃ system in the oceans. *Science*, 2004, 305: 362-366
- [74] Chambers J Q, Higuchi N, Tribuzy E S, Trumbore S E. Carbon sink for a century. *Nature*, 2001, 410: 429.
- [75] Laurance W F, Oliveira Alexandre A, Laurance S G, Condit R, Nascimento H E M, Sanchez-Thorin A C, Lovejoy T E, Andrade A, D'Angelo S, Ribeiro J E & Dick C W. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature*, 2004, 428: 171-174.
- [76] Cox P M, Betts R A, Jones C D, Spall S A. & Totterdell I J. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 2000, 408: 184-187.
- [77] Phillips O L, Martínez R V, Arroyo L, Baker T R, Killeen T, Lewis S L, Malhi Y, Mendoza A M, Neill D, Vargas P N, Alexiades M, Cerón C, Fiore A D, Erwin T, Jardim A, Palacios W, Saldias M & Vinceti B. Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. *Nature*, 2002, 418: 770-774.

参考文献:

- [3] IPCC. 气候变化综合报告. 政府间气候变化专门委员会第四次评估报告第一、第二和第三工作组的报告 [核心撰写组 Pachauri, R. K 和 Reisinger, A. (编辑)]. IPCC, 瑞士: 日内瓦, 2007.
- [7] 曹福祥, 祁承经, 徐永福. 热带增宽及其对中国东部亚热带森林植被的影响. *生态环境学报*, 2010, 19(3): 745-750.
- [43] 鄭鈞騰, 郭耀綸. 南仁山森林內的二氧化碳濃度梯度及其對林下小苗光合作用的影響. *台灣林業科學*, 2004, 19(2): 143-52.
- [44] 段洪浪, 刘菊秀, 邓 琦, 陈小梅, 张德强. CO₂ 浓度升高与氮沉降对南亚热带森林生态系统植物生物量积累及分配格局的影响. *植物生态学报*, 2009, 33(3): 570-579.

2009 年度生物学科总被引频次和影响因子前 10 名期刊★

(源于 2010 年版 CSTPCD 数据库)

排序 Order	期刊 Journal	总被引频次 Total citation	排序 Order	期刊 Journal	影响因子 Impact factor
1	生态学报	11764	1	生态学报	1.812
2	应用生态学报	9430	2	植物生态学报	1.771
3	植物生态学报	4384	3	应用生态学报	1.733
4	西北植物学报	4177	4	生物多样性	1.553
5	生态学杂志	4048	5	生态学杂志	1.396
6	植物生理学通讯	3362	6	西北植物学报	0.986
7	JOURNAL OF INTEGRATIVE PLANT BIOLOGY	3327	7	兽类学报	0.894
8	MOLECULAR PLANT	1788	8	CELL RESEARCH	0.873
9	水生生物学报	1773	9	植物学报	0.841
10	遗传学报	1667	10	植物研究	0.809

★《生态学报》2009 年在核心版的 1964 种科技期刊排序中总被引频次 11764 次,全国排名第 1;影响因子 1.812,全国排名第 14;第 1~9 届连续 9 年入围中国百种杰出学术期刊;中国精品科技期刊

编辑部主任: 孔红梅

执行编辑: 刘天星 段 靖

生 态 学 报
(SHENGTAI XUEBAO)
(半月刊 1981 年 3 月创刊)
第 30 卷 第 23 期 (2010 年 12 月)

ACTA ECOLOGICA SINICA
(Semimonthly, Started in 1981)
Vol. 30 No. 23 2010

编 辑	《生态学报》编辑部 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085 电话:(010)62941099 www.ecologica.cn shengtaixuebao@rcees.ac.cn	Edited by	Editorial board of ACTA ECOLOGICA SINICA Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China Tel:(010)62941099 www.ecologica.cn Shengtaixuebao@rcees.ac.cn
主 编	冯宗炜	Editor-in-chief	FENG Zong-Wei
主 管	中国科学技术协会	Supervised by	China Association for Science and Technology
主 办	中国生态学会 中国科学院生态环境研究中心 地址:北京海淀区双清路 18 号 邮政编码:100085	Sponsored by	Ecological Society of China Research Center for Eco-environmental Sciences, CAS Add:18, Shuangqing Street, Haidian, Beijing 100085, China
出 版	科 学 出 版 社 地址:北京东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717	Published by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China
印 刷	北京北林印刷厂	Printed by	Beijing Bei Lin Printing House, Beijing 100083, China
发 行	科 学 出 版 社 地址:东黄城根北街 16 号 邮政编码:100717 电话:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net	Distributed by	Science Press Add:16 Donghuangchenggen North Street, Beijing 100717, China Tel:(010)64034563 E-mail:journal@cspg.net
订 购	全国各地邮局	Domestic	All Local Post Offices in China
国外发行	中国国际图书贸易总公司 地址:北京 399 信箱 邮政编码:100044	Foreign	China International Book Trading Corporation Add:P. O. Box 399 Beijing 100044, China
广告经营 许 可 证	京海工商广字第 8013 号		



ISSN 1000-0933
CN 11-2031/Q

国内外公开发行

国内邮发代号 82-7

国外发行代号 M670

定价 70.00 元