

陆地生态系统净第一性生产力 对全球变化的响应

蒋高明

(中国科学院植物研究所, 北京 100044)

摘要 陆地生态系统的年净第一性生产力(NPP)是每年植物通过光合作用固定的碳总量。随着全球变化的发生, NPP 发生相应的变化。传统的方法预测 NPP 的变化是利用气候和植被之间的局地关系建立回归模型, 但用此方法预测 NPP 的变化是有条件的。目前国际上出现了一种陆地生态系统的动态模型(TEM), 它考虑了植物营养元素如氮的有效性, 同时利用不同 GCMs 模型预测的气候因子的变化值和全球变化模拟研究的实验数据, 预测全球 NPP 的可能变化及区域分布。本文就这一模型的基本参数组成、研究结果以及国内外在 NPP 对全球变化的响应方面开展的研究做一简要介绍。

关键词 净第一性生产力; 全球变化; CO₂浓度加倍; TEM 模型

A review on the response of terrestrial net primary production to global changes Jiang Gao-Ming (Institute of Botany, Academia Sinica, Beijing 100044), *J. Plant Resour. & Environ.* 1995, 4(4): 53~59

Annual net primary production (NPP) is the net amount of carbon captured by terrestrial plants through photosynthesis each year. Global climate changes are expected to affect NPP of the world's ecosystems. Traditional methods for evaluating responses of NPP to global change are by means of regression-based model, which use empirically derived relationships between climate and NPP. But these kinds of methods are limited in use when the regressions are not appropriate for climate conditions that are novel to terrestrial ecosystems. Nowadays there appears a new model called the process-based terrestrial ecosystem model (TEM), which considers the important ecosystem processes such as photosynthesis, respiration, decomposition and nutrient cycling, especially the nitrogen efficiency. By applying the output from different general circulation models (GCMs), TEM could objectively predict the change and distribution of NPP in the world when global change occurs. The basic method and results of TEM, together with some developings towards the research of response of NPP to global change, are briefly introduced in this paper.

Key words net primary production; global change; CO₂doubling; TEM

1. 引 言

工业革命以来, 由于人类活动的加剧, 燃烧化石燃料和砍伐森林使大气中长寿(Long-lived)的温室气体不断增加, 国际上大部分气候模型认为温室气体(CO₂、CH₄、CFC_s、N₂O、O₃等)的大量存在将导致全球性升温1.5℃~4.5℃, 另外, 降雨量和云的分布格局也将受到影响⁽⁵⁾。

气候的这种巨大改变将影响到全球陆地年净第一性生产力(annual net primary production, 以下简称 NPP)及其分布。NPP 是植物每年通过光合作用固定的碳总量,它对人类的生存起着巨大的作用。因为不同地区气候变化的程度不同,因而预测 NPP 对全球变化的响应需要借助不同的数量模型。主要有两类模型,一是回归基础模型(Regression-based Model),一是动态基础模型(Process-based Model)。

回归模型在很大程度上利用气候和 NPP 之间的关系建立模型,尽管目前这种模型可适用于不同的生态系统类型,但其预测 NPP 是有条件的。因为在气候条件与陆地生态系统相矛盾的条件下,用回归方法是不适宜的。与回归模型不同,动态模型强调生态系统中各种生态过程如光合作用、呼吸作用、分解作用以及营养元素循环对 NPP 的影响。所以,这类模型在确切预测不同生态过程及 NPP 对未来气候变化的响应方面具有很大的潜力。虽然一些动态模型在某些特定区域用来评估 NPP 对全球变化的响应^[5,8,21,22],但在全球范围内使用一种模型进行预测的工作很少。Melillo 等人^[19]建立一种陆地生态系统动态模型(Terrestrial Ecosystem Model, TEM)用来计算在背景 CO₂浓度和现状气候条件下全球 NPP 的分布,然后借助于一般大气环流模型(General Circulation Models, GCMs)的预测结果,来估计 CO₂浓度倍增和相应气候改变后全球陆地生态系统 NPP 的变化。该模型是迄今为止反应陆地 NPP 分布和预测全球变化对 NPP 可能影响的比较完善的模型之一,对我国学者进行相关研究有很大的借鉴意义。下面就 TEM 模型组成、预测结果和国内外有关 NPP 对全球变化的响应研究进展作一简要介绍。

2. TEM 模型和全球 NPP 分布现状

TEM 模型是基于生态系统过程的动态仿真模型。它利用不同区域空间分布的系列参数如气候、纬度、土壤类型、植被、水分利用效率等来估计生态系统中重要元素如碳和氮的流量和库的大小。该模型对碳、氮的估计仅适用于成熟的未被破坏的植被,没有考虑到土地利用方式。其模型构成如图1所示。

图1中 GPP 为总第一性生产力; R_A 植被呼吸; C_v 植被碳库; C_s 土壤碳库; L_c 枯落物碳流量; R_H 异养生物呼吸。N_{INPUT} 从外界进入生态系统的氮总量; N_{AV} 无机氮库; N_{LOST} 从无机氮库损失的氮; N_{VS} 植被结构氮库; N_{VL} 不稳定氮库; N_{MOBIL} 从不稳定氮库进入植被的氮流量; N_{UPTAKE_s} 土壤无机氮流量; N_{UPTAKE_L} 不直接进入植物组织的氮流量; N_{RESORB} 从结构氮库进入不稳定氮库的氮流量; N_s 从植被进入土壤的有机氮; 其流量为 L_N; NETNIMIN 土壤中 N 的矿化作用总量。

NPP 的计算公式如下:

$$NPP = GPP + R_A \quad (1)$$

符号意义见图1, R_A 据有关文献估计^[10]。

$$GPP = C_{max} f(PAR) f(LEAF) f(T) f(CO_2, H_2O) f(N_A) \quad (2)$$

C_{max}, 碳同化最大速率; PAR, 光合有效幅射; LEAF, 与最大年叶面积的比率; T, 温度; CO₂, 大气中的 CO₂ 浓度; H₂O, 水分有效性; N_A, 氮素有效性。

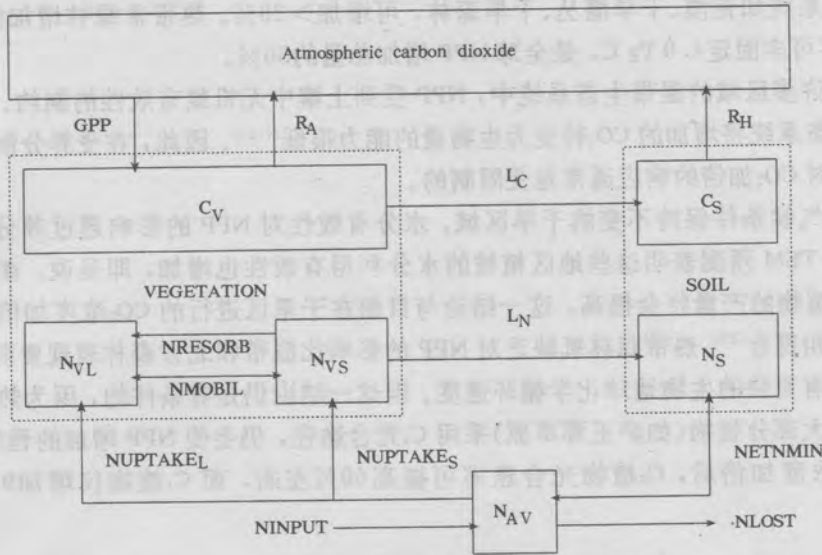


图1 陆地生态系统模型(TEM)

Fig 1 The terrestrial ecosystem model (TEM)

对于参数 $f(CO_2, H_2O)$ 的计算, 参下式:

$$f(CO_2, H_2O) = c_i / (k_c + v_i) \quad (3)$$

c_i 冠层中 CO_2 浓度; k_c 植物 CO_2 的半补偿点。

上述3式中各种参数的计算非常复杂, 主要以地面气象资料 and 不同学者的研究数据为来源, 还考虑了一些学者关于全球变化对植被影响方面的模拟实验结果, 如 CO_2 浓度加倍后 ($340 \mu mol mol^{-1} \times 2$), $f(CO_2, H_2O)$ 将增加 37%^[16]。计算过程中以逐月为时间序列, 空间以纬度 $0.5^\circ \times$ 经度 0.5° 为网格, 共计算了 56 090 个网格数据。因此, TEM 无论从时空精度上, 还是参数来源可靠性方面都是很优越的。另外, 该模型考虑了生态系统中的多种过程, 尤其是 N 素有效性对 C 固定的影响, 这是其他模型所容易忽视的。下面是用 TEM 计算的全球 NPP 结果及其分布(表1)。

按照 TEM 的估计, 全球植被的年 NPP 为 $53.2 Pg C (10^{15} g C)$, 或 $418 g C m^{-2} yr^{-1}$ 。在过去 30 多年中, 世界上不同学者^[9,10,13,16,23~25] 所估计值的平均值为 $5.1 Pg C (n=13)$ 范围从 $40.5 Pg C$ 到 $70.8 Pg C$, 标准差为 $9.3 Pg C$ 。TEM 估计的 NPP 与这些学者估计的平均值十分接近。

3. NPP 对全球气候变化的响应

3.1 NPP 对 CO_2 浓度加倍的响应

在 CO_2 浓度加倍而气候条件保持不变的前提下, TEM 预测全球 NPP 将增加 16.3% (表 2)。不同植被类型 NPP 对 CO_2 浓度加倍响应差异很大, 从无增加(如北方区域)到增加 50% 左右(如荒漠植被)。总起来看, 北方和温带地区 NPP 对 CO_2 加倍的响应程度 $< 10%$; 而对一些

干旱型生态系统如荒漠、干旱灌丛、干旱森林,可增加 $>20\%$ 。热带常绿林增加的速率是 22.2% ,即每年可多固定 4.0 Pg C ,是全球NPP增加总量的 50% 。

在北方许多区域的温带生态系统中,NPP受到土壤中无机氮有效性的制约。由于氮的限制,这些生态系统将增加的 CO_2 转变为生物量的能力很低^[7,11]。因此,在受养分制约的生态系统中,植物对 CO_2 加倍的响应通常是受限制的。

在目前气候条件保持不变的干旱区域,水分有效性对NPP的影响超过养分有效性。在 CO_2 加倍下,TEM预测表明这些地区植被的水分利用有效性也增加,即是说,在耗费同样量的水分时,植物的产量将会提高,这一结论与目前在干旱区进行的 CO_2 浓度加倍对植被影响的实验结果相符合^[20]。热带森林氧缺乏对NPP的影响比温带和北方森林表现要弱,这是因为热带森林具有更快的生物地球化学循环速度。但这一结论仍是有条件的,因为热带森林中磷的缺乏以及大部分植物(如萨王那草原)采用 C_4 光合途径,仍会使NPP增加的程度受影响。 C_4 植物对 CO_2 浓度加倍后, C_3 植物光合速率可提高 60% 左右,而 C_4 植物仅增加 9% 或可能减少^[14,26,28]。

表1 在背景 CO_2 浓度 $355 \mu\text{mol mol}^{-1}$ 前提下,TEM估计的全球陆地生态系统NPP及植被吸收氮总量^[19]

Tab 1 Estimates by the TEM of annual NPP and nitrogen uptake for potential vegetation in the terrestrial biosphere at an atmospheric concentration of $355 \mu\text{mol mol}^{-1}$

植被类型 Vegetation type	面积 Area (10^5hm^2)	网格数 Cells	总NPP Total NPP (10^{15}gCyr^{-1})	平均NPP Mean NPP	最大NPP Max. NPP ($\text{g C m}^{-2} \text{g yr}^{-1}$)	最小NPP Min. NPP	N吸收总量 Total N uptake ($10^{15} \text{g N yr}^{-1}$)	平均N吸收量 Mean N uptake ($\text{g N m}^{-2} \text{yr}^{-1}$)
极地、北方冻原	5.0	3147	0.4	87	216	0	3	0.7
湿地冻原	4.7	3788	0.6	120	423	34	4	0.8
北方林地	6.3	4414	1.1	173	420	89	9	1.5
北方森林	12.2	7406	2.9	238	434	124	31	2.5
温带针叶林	2.4	1081	1.1	465	704	208	9	3.7
荒漠	11.5	4145	0.6	53	370	0	15	1.3
干旱灌丛	14.5	5708	1.9	129	454	6	46	3.2
矮草原	3.7	2050	1.0	214	430	72	17	3.7
高草原	3.6	1557	1.2	335	756	136	16	4.4
温带萨王那	6.8	2886	2.3	342	785	68	29	4.3
温带混交林	5.1	2250	3.4	669	1066	231	37	7.3
温带落叶林	3.5	1614	2.2	620	970	81	27	7.6
温带常绿阔叶林	3.2	1205	2.4	741	1001	322	20	6.2
地中海灌丛	1.4	554	0.5	343	634	32	12	8.7
热带萨王那	13.7	4624	5.4	393	786	88	162	11.8
干热森林	6.8	2357	3.1	461	992	0	79	11.7
热带落叶林	4.6	1577	4.0	871	1398	323	121	26.2
热带常绿林	17.4	5727	19.1	1098	1422	407	436	25.1
总计	127.3	56090	53.2	410	1422	0	1073	8.4

3.2 NPP对气候变化的响应

在 CO_2 浓度不变而气候发生改变的前提下,NPP的变化甚小(表2)。如用OSU气候环流模型预测的结果计算,NPP将减少 2.4% ,而用其他GCMs模型结果预测,NPP基本不改变。气候变化对NPP的影响是多途径的,如温度升高可引起土壤湿度下降或加速植物呼吸过程而

使 NPP 下降;但也可能引起光合作用加强或通过加速枯落物的分解而提高养分有效性。在干旱区域,降雨量及云量较少,土壤湿度低,因而 NPP 减少;而在湿润地区,云量的增加也可能导致 NPP 下降,因为光合有效辐射时间变短了。所以气候改变对不同类型的生态系统作用是不一致的,不能一概而论

表2 在 CO₂浓度加倍和背景 CO₂浓度以及在5种可能发生的气候变化条件下,全球陆地生态系统年 NPP(10¹⁵g C)的比较⁽¹⁹⁾

Tab 2 Comparison of annual NPP (10¹⁵g C) by vegetation type for experiment involving two levels of atmospheric CO₂ and five levels of climate

植被类型 Vegetation type	现状气候条件 Contemporary	312.5 μmol mol ⁻¹				OSU	现状气候条件 Contemporary	625.0 μmol mol ⁻¹			
		GFDL 1	GEDL 8	GISS	OSU			GFDL 1	GEDL 8	GISS	OSU
极地、北方冻原	0.4	0.4	0.4	0.4	0.4	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	
湿地冻原	0.6	0.7	0.7	0.7	0.7	0.6	0.8	0.7	0.7	0.7	
北方林地	1.1	1.4	1.3	1.3	1.3	1.1	1.6	1.4	1.4	1.4	
北方森林	2.9	3.8	3.6	3.6	3.5	2.9	4.4	4.0	3.7	3.7	
温带针叶林	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1	1.2	1.3	1.3	1.4	1.3	
荒漠	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.9	1.0	0.9	1.0	1.0	
干旱灌丛	1.8	1.8	1.8	1.9	1.9	2.3	2.5	2.5	2.7	2.6	
矮草原	1.0	1.2	1.2	1.2	1.1	1.1	1.4	1.3	1.4	1.2	
高草原	1.2	1.4	1.4	1.5	1.3	1.3	1.5	1.5	1.6	1.4	
温带萨王那	2.2	2.3	2.4	2.6	2.4	2.5	2.9	2.9	3.1	2.9	
温带混交林	2.2	2.0	2.1	2.5	2.3	2.3	2.4	2.6	2.8	2.6	
温带落叶林	3.3	3.4	3.5	3.7	3.6	3.6	4.0	4.1	4.2	4.0	
温带常绿阔叶林	2.2	2.3	2.2	2.2	2.2	2.6	2.8	2.8	2.8	2.7	
地中海灌丛	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.6	0.6	0.6	0.7	0.6	
热带萨王那	5.3	5.7	5.6	5.6	6.0	6.3	6.3	6.3	6.7	6.6	
干热森林	2.9	2.7	2.7	2.7	2.9	3.7	3.7	3.8	3.8	4.1	
热带落叶林	3.8	3.4	3.5	3.3	3.5	4.5	4.5	4.6	4.5	4.6	
热带常绿林	18.0	16.4	16.3	15.6	14.3	21.9	21.9	21.8	21.3	19.3	
总计	51.0	51.1	50.8	51.5	49.8	59.3	64.3	63.8	64.2	61.2	

北方和温带生态系统对气候变化的反应是增加 NPP。所有的 GCMs 模型都预测到,大气温度升高在两极最大,而在热带地区最小。所以北方和温带地区 NPP 增加虽受到氮素有效性的限制,但是温度升高会加速土壤氮的矿化过程,从而促使 NPP 的提高。

表2还表明,热带常绿林 NPP 将减少8.9~20.5%,这可能是温度升高和云量增加的负效应引起的。温度升高加速植物呼吸作用而释放碳,这个作用远大于植物光合作用提高固定碳的速度,尽管在热带地区氮素有效性是不成问题的。同样,云量增加对光合有效辐射的减少作用也超过了 NPP 增加的程度,如按照 OSU 模型预测结果计算,当云量增加9.8%时,热带常绿林 NPP 减少24%。

3.3 NPP 对气候变化和 CO₂浓度加倍的双重响应

与背景 CO₂浓度(312.5 μmol mol⁻¹)和气候条件相比,TEM 用不同 GCMs 模型预测气候发生变化后的参数值运算表明,全球 CO₂浓度加倍和相应的气候条件变化后,全球 NPP 增加的程度从20.0%到26.1%(表2)。对于热带常绿林和干旱生态系统,NPP 的增加主要受 CO₂升高的影响。但对于北方和大部分湿润温带地区,温度升高带来的氮养分有效性提高则是主要的

因素。

值得注意的是, 尽管 TEM 预测了全球 NPP 受全球变化影响所发生的可能变化, 但在具体气候地带(如亚热带或热带地区)NPP 的响应不尽相同, 即使总趋势也可能完全相反。这是因为: 目前的 GCMs 模型也不可能做到对未来气候变化的确切预测; 其他矿质元素如磷的有效性, 以及不同碳同化途径的植被类型及分布对于全球变化引起的 NPP 变化也是重要的制约因素。尽管如此, TEM 从生态系统的动态过程分析入手, 利用陆地观测的气象资料和野外实验数据为基本参数, 对全球变化中的 NPP 作出趋势性预测, 这种方法和得出的基本结论对我国正在进行的全球变化研究具有重要的参考价值。

4. 全球变化对中国陆地生态系统 NPP 的影响

国内在 NPP 对全球变化的响应方面, 利用植被-气候关系进行了不少研究^[2], 尝试的模型有迈阿密(Miami)模型、桑特威特(Thorntwaite)模型和筑后(Chikugo)模型等。赵名茶^[3]在 IPCC(International Panel for Climate Change, 国际全球气候变化联络小组)预测的基础上, 用 671 个站点资料分析了我国温度带及各自然地区的数量指标、各地区的生产潜力及影响生产力的因素受全球变化的影响。结果表明: 全球变暖使我国温暖地区面积增加, 半干旱及干旱地区水分条件改善, 有利于作物生产。张宪洲^[1]利用筑后模型分析了我国 NPP 的基本分布趋势是, 东南沿海地区最高, 依次向西北内陆递减, 西北沙漠荒漠区最低。长江中下游至东南沿海地区, NPP 一般为 $16 \sim 20 \text{ t ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$, 海南琼中最高达 $22 \text{ t ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$; 内蒙西部河西走廊部分地区以及新疆西北地区 NPP 为 $0.5 \sim 2 \text{ t ha}^{-1}\text{yr}^{-1}$ 。康德梦等^[4]对中国不同陆地生态系统碳库总量及其分布进行了计算。张新时等^[27]利用 Holdridge 生命地带系统及筑后模型预测指出, 中国大部分地区 NPP 在 CO_2 倍增的情况下, 都有不同程度的增加。但是这一结论仅仅是根据过分简化的气候变化而作出的, 尚未考虑到植物的生理反应与复杂的生态系统过程与功能的变化。总起来看, 国内还很少利用自然净第一性生产力的实测资料来验证各种模型的合理性。现有的资料又因测定对象、方法等缺乏统一标准, 数据可用性也比较差。这些方面还有待进一步探索。

参 考 文 献

- 1 张宪洲. 1993: 自然资源 (1): 15~21.
- 2 周广胜. 1993: 气候-植被关系的研究 (I)——植物的净第一性生产力研究, 见: 林金安主编, 植物科学综论, 东北林业大学出版社, 哈尔滨, 246~254.
- 3 赵名茶. 1995: 自然资源学报 10(2): 148~157.
- 4 康德梦, 张孟威, 陈利顶. 1992: 中国环境中碳、氮元素变化与大气温度效应的系统分析, 见: 叶笃正, 陈洋勤主编, 中国的全球变化预研究, 地震出版社, 北京. 211~269.
- 5 蒋高明. 1995: 应用生态学报 6(增刊): 114~121.
- 6 Ajtay G L, P Ketner, P Duvigneaud. 1979: in: Bolin B *et al* (eds.), The Global Carbon Cycle SCOPE 13, Wiley, Chichester. 129~182.
- 7 Brown K, K O Higginbotham. 1986: *Tree Physiol.* 2: 223~232.
- 8 Burke I C. 1991: *BioScience* 41: 685~692.

- 9 Deevey E S Jr. 1960; *Scient. Am.* **203**: 195~204.
- 10 Esser G. 1987; *Tellus* **39B**: 245~260.
- 11 Esser G. 1990; in: Bouwman A F (ed.), *Soils and the Green House Effect* 249~261.
- 12 Gren G I, R E McMurtrie, R E Parton *et al.* 1991; *Ecol. Applic.* **1**: 118~138.
- 13 Heimann M, C D Keeling. 1989; *Aspects of Climate Variability in the Pacific and Western Americas*, in: Peterson D H (ed.), *Geophysical Monograph* 55, Amer. Geophys Union Washington. 237~275.
- 14 Kimball B A, J K Mauney, T S Nakayama *et al.* 1993; *Vegetatio* **104/105**: 65~75.
- 15 Lessen G M, T Lamers. 1993; *Vegetatio* **104/105**: 379~388.
- 16 Lieth H. 1975. in: Lieth H *et al* (eds.), *Primary Productivity of the Biosphere*, Springer, New York. 237~263.
- 17 Marks S, K Clay. 1990; *Oecologia* **84**: 207~214.
- 18 McGuire A D *et al.* 1992; *Global Biogeochem. Cycles* **6**: 101~124.
- 19 Melillo J M, A D McGuire, D W Kicklighter *et al.* 1993; *Nature* **363**: 284~240.
- 20 Mooney H A, B G Drake, R J Luxmoore *et al.* 1991; *BioScience* **41**: 96~104.
- 21 Running S W, R R Nemani. 1991; *Climate Change* **19**: 349~368.
- 22 Smith T M, R Leemans, H H Shugart. 1992; *Climate Change* **21**: 367~384.
- 23 Whittaker R H. 1970; *Communities and Ecosystems*. MacMillan, New York.
- 24 Whittaker R H, G E Likens. 1973; *Hum. Ecol.* **1**: 357~369.
- 25 Whittaker R H, G E Likens. 1975; in: Lieth H *et al* (eds.), *Primary Productivity of the Biosphere*, Springer, New York. 305~326.
- 26 Zangerl A R, F A Bazzaz. 1984; *Oecologia* **62**: 412~417.
- 27 Zhang X S, D A Yang. 1990; *J. of Environmental Science* **2(4)**: 95~109.
- 28 Ziska L H, B G Drake, S Chamberlain. 1990; *Oecologia* **88**: 469~472.

(责任编辑:许定发)

《农村生态环境》征订启事

《农村生态环境》是由国家环境保护局南京环境科学研究所主办、中国环境科学出版社出版的综合性学术刊物。

《农村生态环境》的主要读者对象是从事生态和环境保护的科研人员、工程技术人员,各级环境保护部门的决策、管理人员,城乡建设的规划设计人员和有关高等院校的师生。本刊主要登载生态环境学术领域的研究论文、研究简报、综述和专论、学术动态和信息,主要内容包括:

- 全球重大环境问题的生态学影响研究;

- 自然保护、资源开发与持续发展研究;
- 生态破坏与环境污染控制研究;
- 农村、城镇生态系统优化模式研制;
- 农村生态环境管理及相关政策研究。

《农村生态环境》为季刊,每季第二个月10日出版,公开发行,刊号为ISSN1001-5906/CN32-1122/X,国内邮发代号28-114,16开本,64页,每期定价2.50元,全国各地邮局均可订阅。

编辑部地址:南京市蒋王庙街8号

邮政编码:210042