

模拟夏季干旱对东灵山森林植被动态的影响

李亮^{1,2} 苏宏新¹ 桑卫国^{1*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院研究生院, 北京 100049

摘要 应用LPJ-GUESS植被动态模型, 在耦合不同物种的干旱响应策略的基础上, 研究了夏季干旱化对东灵山地区森林植被的物种组成及其功能的影响。结果表明, 在气候变暖、降水减少、CO₂浓度升高的情况下, 无论树种采取何种策略, 东灵山暖温带森林的总净初级生产力和生物量都有增加的趋势, 降水在未来近一个世纪内尚未成为本地区植被生长的限制因子。但森林植被的树种组成与树种的干旱响应策略密切相关, 不耐旱的物种核桃楸(*Juglans mandshurica*)的生物量水平在长期干旱条件下并没有降低, 而耐旱的物种辽东栎(*Quercus liaotungensis*)在受到干旱化长期影响时, 其生物量有下降的趋势。这种响应策略也会导致植被蒸散等生态系统水分循环过程的差异。因此, 降水变化对森林生态系统影响的长期模拟研究应该考虑物种对干旱的不同响应策略。

关键词 干旱响应策略, 蒸散, LPJ-GUESS模型, 净初级生产力, 物种组成, 夏季降水

Simulating impacts of summer drought on forest dynamics in Dongling Mountain

LI Liang^{1,2}, SU Hong-Xin¹, and SANG Wei-Guo^{1*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Climatic change has and will continue to decrease summer precipitation in the Dongling Mountain area of Beijing, China. Decreased precipitation impacts trees and hence temperate forest vegetation. Experimental studies suggested that the effects of decreasing summer precipitation on forest were closely related to species-specific characteristics during drought. Our major goals were to project the impact of decreasing summer precipitation on forest dynamics in this region and to analyze long-term consequences of tree-species specific drought response of the temperate forest ecosystem.

Methods We used LPJ-GUESS dynamic vegetation model coupled with different water uptake strategies to investigate drought effects on trees and forests in this temperate region of China.

Important findings Increases in net primary productivity (NPP) and carbon biomass of the predicted area under future climate conditions of increased temperature and elevated CO₂ concentration were independent of summer precipitation. This suggests that precipitation will not be the limiting factor in this area. However, tree diversity strongly depended on the drought response that we assumed. Drought-sensitive tree species (e.g., *Juglans mandshurica*) were not influenced by long-term drought, whereas the carbon biomass of the most drought-tolerant species (i.e., *Quercus liaotungensis*) would decrease in the future. Moreover, tree-species specific drought response will affect the water cycle of the temperate forest, including evapotranspiration. Our findings of the species-specific drought response should be considered in future ecosystem models.

Key words drought response strategy, evapotranspiration, LPJ-GUESS model, net primary productivity (NPP), species composition, summer precipitation

全球环境变化影响到陆地生态系统的结构和功能, 这种影响受到科学界及全社会的广泛关注 (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Schröter *et*

al., 2005; Collins, 2009)。在各种变化因素中, 对气温和CO₂浓度的预测结果较为可靠, 已有大量的研究探讨了这两个因子的变化与生态系统的响应与

适应关系(Ainsworth & Long, 2005; 徐小锋等, 2007)。全球大气环流格局和水文过程的改变可能会使未来的年降水量发生变化, 增加降水在年内和年际间的波动(Easterling *et al.*, 2000, Schär *et al.*, 2004; Seneviratne *et al.*, 2006; IPCC, 2007)。因此, 对未来降水格局变化的预测及其对生态系统的影响还存在很大的不确定性(Heisler & Weltzin, 2006; Knapp *et al.*, 2008)。

我国暖温带地区的夏季降水占全年降水的比例很大, 同时也是季节性降水变化最为明显的区域(Han & Gong, 2003)。历史数据表明, 过去20年华北地区的夏季降水量和降水天数的减少导致了土壤含水量的下降, 说明该地区夏季有干旱化的趋势(Piao *et al.*, 2009)。Li (2008)利用GCM (general circulation model)模型预测, 中国北方东部地区未来50年的夏季降水会减少10%–20%。严重的干旱事件可能会造成生态系统生产力的降低(Ciais *et al.*, 2005), 但是干旱化对生态系统的长期影响仍需要进一步的研究(Weltzin *et al.*, 2003)。

目前关于夏季干旱对森林物种多样性和生态系统功能影响的研究开展得很少(Archaux & Wolters, 2006)。Hanson等(2001, 2005)在美国温带落叶林进行了14年的控制试验, 探讨降水量的改变对森林生态系统的影响机理, 在生理过程、叶片生物量以及树木生长方面得到了较好的结果。Kardol等(2010)通过40年的观测数据分别在物种和群落水平上分析了气候变化, 尤其是夏季干旱对森林动态的影响。

由于森林生态系统过程对环境因子变化响应的滞后性(Graham *et al.*, 1990), 无论是控制试验的方法, 还是观测的方法, 都需要长期的数据积累。因此, 需要通过生态系统模型来研究森林植被的组成、结构及其功能对夏季干旱化的长期响应。已有学者利用不同的模拟方法对北京东灵山地区暖温带森林的结构和功能动态进行了研究(桑卫国等, 2002; Sang, 2004; Su & Sang, 2004; 刘瑞刚等, 2009), 这些研究都没有考虑该区域内夏季降水的明显减少对森林植被的影响。本文利用LPJ-GUESS (Smith *et al.*, 2001)模型, 在耦合不同物种的干旱响应策略的基础上, 模拟了夏季干旱化对东灵山地区森林植被的物种组成和功能动态的影响。通过比较不同降水情景和物种干旱响应策略下的碳、水循环

过程, 以了解夏季干旱化对森林植被的净初级生产力、生物量和蒸散的影响; 并进一步探讨该地区森林植被的物种组成和功能的变化。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

东灵山地区(39°48′–40°00′ N, 115°24′–115°36′ E)属于中国暖温带落叶阔叶林区域的北部亚带, 南北长13.1 km, 东西宽7.1 km, 总面积67.8 km²。海拔700–1 600 m为温带半湿润-半干旱季风气候, 海拔1 600 m以上为寒温带半湿润-湿润季风气候。年平均气温为(5.0 ± 0.42) °C, 年降水量为(569.6 ± 115.8) mm; 过去半个多世纪年平均气温有升高的趋势, 年降水量波动较大并且有下降的趋势(图1)。≥5 °C的年积温为2 584 °C。夏季6–8月的降水量占全年降水量的64%。年平均日照百分率为45%; 生长期太阳辐射能量为2 384.6 MJ·m⁻²。土壤在全国土壤区划中属褐色土壤带, 落叶阔叶林及针叶林下以山地棕壤和山地褐土为主。

东灵山地区的原生植被已经被破坏殆尽, 只有次生植被和人工林。天然次生林以辽东栎(*Quercus liaotungensis*)林为主要的森林类型, 林内生长树种有辽东栎、棘皮桦(*Betula dahurica*)、五角枫(*Acer mono*)、蒙椴(*Tilia mongolica*)、大叶白蜡(*Fraxinus rhynchophylla*)和北京丁香(*Syringa pekinensis*)等, 辽东栎是该地区的优势树种。油松(*Pinus tabulaeformis*)林是该地区主要的人工林, 是低中山的代表

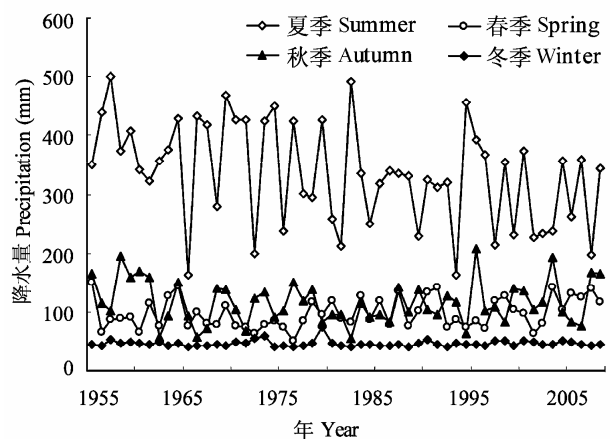


图1 东灵山地区1955–2008年各季节降水量的变化。
Fig. 1 Changes of seasonal precipitation in Dongling Mountain area in 1955–2008.

性森林类型, 常为油松纯林, 也可能与辽东栎、五角枫、大叶白蜡、春榆(*Ulmus davidiana*)等混交(《中国森林》编辑委员会, 2000)。另外, 该地区还有少量其他林型的分布, 如白桦(*Betula platyphylla*)林、核桃楸(*Juglans mandshurica*)林等。

1.2 LPJ-GUESS模型简介

LPJ-GUESS模型(Smith *et al.*, 2001; Sitch *et al.*, 2003)是可以在多个尺度上模拟陆地生态系统结构和功能动态变化过程的模型框架。该模型目前有“population”和“cohort”两种模式, 其中“population”模式就是在大尺度上应用广泛的LPJ-DGVM模型(Sitch *et al.*, 2003)。本研究模拟的区域空间尺度较小, 采用了“cohort”模式。这种模式是在LPJ-DGVM基础上, 通过对植被结构描述的改进而得到的。LPJ-GUESS模型中的种群动态模拟基于林窗动态的概念(Watt, 1947)。首先在斑块尺度上模拟树木个体的更新、生长和死亡过程。斑块大小以一株成年树木影响其他个体的最大面积表示, 通过模拟若干这样的斑块平均值来代表气候条件相同的区域。斑块内, 每个物种的所有个体按年龄划分到不同的同龄群(cohort), 模型以“平均个体”表示同龄群的平均属性, 这样就可以实现对相邻个体之间在空间和资源方面的竞争过程的模拟。

LPJ-GUESS模型有5个输入数据, 分别是月平均温度、月降水量、月平均辐射、CO₂浓度以及土壤类型代码。输出数据包括植被的净初级生产力、生物量、物种组成、叶面积指数、土壤碳储量、蒸散、径流以及土壤含水量等。Smith等(2001)对模型的结构以及主要模拟过程的方程给出了详细的描述; 模型中的植物生理过程(光合和呼吸等)、生物物理过程(能量交换)以及生物地球化学过程(碳水循环)应用了与LPJ-DGVM模型(Sitch *et al.*, 2003)相同的方程描述; Gerten等(2004)对模型的生态系统水循环模块进行了改进。

1.2.1 生长

模拟环境中, 生长即“平均个体”内各组织的碳生物量以及树高、冠幅、胸径等的改变。主要模拟过程包括: 1)叶片物候状态: 当日平均温度达5 °C时, 叶片开始发芽、生长, 之后随积温的变大呈线性增长, 木本植物在积温等于200 °C时达到最大盖度; 日平均温度小于5 °C时, 树木开始落叶。2)碳周转: 以各组织现有的生物量为基础, 根据叶片和根

到凋落物、边材到心材的周转率, 生活型(木本或草本)以及个体的存活状态来分别计算叶和细根产生的凋落物生物量以及新增的心材生物量。3)碳分配: 同化的碳除去被呼吸消耗以及分配到繁殖器官的部分后, 就在活性组织(边材、叶片和细根)内进行分配。碳分配在模型中每年实现一次, 异速生长方程控制着分配到各组织的碳以及由叶和根转移到凋落物的碳。

1.2.2 更新

植被的更新包括把新个体引入到模拟斑块的各种过程, 木本群落表现为幼苗的更新。对给定生物气候条件的物种来说, 当前气候条件下新增个体的数目由泊松分布随机获得, 受物种的最大更新速率以及前一年繁殖消耗的碳(净初级生产力的10%)的影响。其中幼树个体的大小是约束幼树密度的关键因子, 决定每株幼树分配的碳的多少, 计算幼树的时间从其能够产生荫蔽冠层开始。当林下潜在生产力最高时, 个体更新的速率也会最大。这种情况一般发生在模拟的初期或干扰之后, 因为这时由于植物遮挡阳光造成的荫蔽压力最小。当林下的光合有效辐射水平大于某一阈值时, 幼苗才会更新。幼苗更新率受参数 α 的控制, 其值越大, 更新率下降得越快。

$$est = est_{max} patcharea (k_{est_repr} C_{repr} + k_{est_bg})^{\alpha(1-F)} \quad (1)$$

幼苗更新的实际数目按泊松分布随机获得。 est 为泊松分布的指数, 代表各斑块幼苗更新数目的期望值(saplings·a⁻¹); C_{repr} 是植物个体内的净初级生产力分配到繁殖器官的碳(kg C·m⁻²); k_{est_repr} 是与繁殖分配有关的物种参数; k_{est_bg} 是与背景更新有关的物种参数(在0-1之间取值, 不存在背景更新时其值为0); est_{max} 是物种最大幼苗更新率(saplings·m⁻²·a⁻¹); $patcharea$ 为斑块的面积; F 代表林下层的最大潜在生产力。

1.2.3 死亡

在LPJ-GUESS模型中, 死亡可由多种因素引起。生长效率最小值、背景死亡率(k_{mort_bg})、环境胁迫及火灾等都是模型中导致个体死亡的因素。背景死亡率与物种的寿命负相关, 依赖于参数 k_{mort_bg} 的值, 它控制着随年龄增长死亡率升高的方式(线性增长、指数增长或保持不变)。不管 k_{mort_bg} 的值有多大, 只有0.1%的个体可以生长到物种的最大寿命。

植物个体的生长效率(*greff*)以过去5年的年净初级生产力(NPP_{indiv})与叶面积指数(LAI_{indiv})的比的平均值表示, 见方程(3)。当生长效率低于最小值时, 胁迫致死就会发生。随着个体林龄的增长, 其死亡的概率逐渐变大, 年龄与背景死亡率的关系为:

$$mort_{\min} = -\frac{k_{mort_bg} \ln 0.001 \left(\frac{age}{long}\right)^2}{long} \quad (2)$$

$$greff = \frac{NPP_{\text{indiv}}}{LAI_{\text{indiv}}} \quad (3)$$

*long*代表物种的寿命; *age*为个体的年龄; $mort_{\min}$ 为背景死亡率; k_{mort_bg} 为常数。

火是LPJ-GUESS模型主要考虑的干扰因素。火的发生以及造成的影响与地上凋落物总量、凋落物可燃最大湿度、火在一天当中发生的概率、火烧持续时间等因素有关(Thonicke *et al.*, 2001)。木本植物在受到火烧之后, 先根据火烧致死率计算被火烧死的个体数目, 再分别计算输入到大气和凋落物碳库的通量。

1.2.4 水循环

输入到生态系统的水分由降雨和融雪两部分组成, 经冠层截留、蒸发后进入到土壤上下两层, 土壤类型限定了土壤达到饱和时的最大体积含水量。一旦土壤水分达到饱和, 输入更多的水分时就会产生地表径流和渗透水。与植被动态有关的水分循环过程分别是植物的截留作用、水分吸收和蒸腾作用。修改后的模型已考虑了物种的干旱响应策略(根分配/干旱耐受度差异)对水分吸收的影响, 植物水分吸收的方程描述如下:

$$uptake = root_distribution \times fpc \times wcont^{2.0 \times drought_tolerance} \quad (4)$$

其中 $uptake$ 为吸水率; $root_distribution$ 是根在上下两层土壤的分布比例; fpc 为叶投影盖度的转换系数; $wcont$ 表示土壤含水量占土壤最大含水量的比例; $drought_tolerance$ 是物种的干旱耐受度, 值越大表示该物种越不耐旱, 最大不超过0.4 (Smith *et al.*, 2001)。从方程(4)可以看出, 水分吸收与 $root_distribution$ 和 $drought_tolerance$ 分别成线性和指数关系。具有不同干旱耐受度的物种的水分吸收情况见图2, 干旱耐受度大的物种在土壤含水量减少时水分吸收降低的程度更大。当土壤含水量大于0.4时, 物种的吸水率就不再受土壤含水量的影响。

LPJ-GUESS模型已经被用来模拟不同空间尺

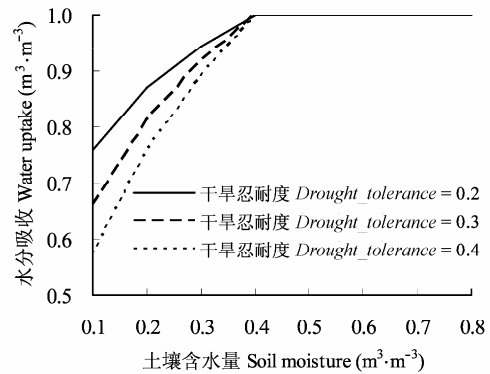


图2 不同土壤水分条件下物种的干旱耐受度对水分吸收的影响。

Fig. 2 Effect of species-specific drought tolerance on water uptake under different soil moisture.

度上的物种组成、群落结构及功能, 并得到了较好的结果(Hickler *et al.*, 2004; Morales *et al.*, 2005; Koca *et al.*, 2006; Tagesson *et al.*, 2009)。刘瑞刚等(2009)收集了北京森林站建站以来的实地调查资料及相关研究的数据, 对模型在东灵山地区的适用性做了验证, 模拟结果与实测资料及前人的研究结果一致(江洪, 1997)。LPJ-GUESS模型可以较准确地模拟东灵山暖温带森林的物种组成、结构和功能, 能够用来预测全球变化对该地区未来植被动态的影响。

1.3 参数估计

由于LPJ-GUESS模型是在LPJ-DGVM模型的基础上改进得到的, 在特定的区域应用LPJ-GUESS模型时, 不需要对模型的内部参数进行调整(Hickler *et al.*, 2004), 但需要根据模拟区域的物种组成情况及其特性对物种参数进行赋值。刘瑞刚等(2009)对东灵山的主要树种进行了参数标定, 利用LPJ-GUESS模型得到了较为合理的模拟结果。本研究在此基础上对一些对植被动态响应敏感的参数进行了改进(Wramneby *et al.*, 2008), 如物种更新所需要的最小积温($gdd5min_est$)、物种的耐阴程度($shade_tolerance$)和物种最大寿命($longevity$)。参考单延龙等(2003)对大兴安岭主要树种的可燃性和理化性质对树种的抗火性($fire_resistance$)进行了定性的描述。异速生长方程中的常数 k_allom1 以针、阔叶划分, 针叶树种的值为150, 阔叶树种为200。将调查的胸径(D)和树高(H)数据带入模型中的异速生

长关系式: $H = k_{allom2} \cdot D^{k_{allom3}}$, 得到常数 k_{allom2} 和 k_{allom3} 。root_distribution 和 drought_tolerance 是响应降水季节分配变化(特别是夏季干旱时)的两个主要参数(Weltzin *et al.*, 2003; Leuzinger *et al.*, 2005), 如方程(4)所描述, 植物的水分吸收主要受这两个参数的影响。两个参数的值参考刘瑞刚等(2009)以及模型中附带的与本研究中相同或同属的欧洲树种的值进行标定。通过调整这两个参数值设定了3种干旱响应策略: control策略采用之前研究的参数值, 两个参数在树种之间没有差别; strategy 1策略, 参数drought_tolerance存在种间差异, 而root_distribution相同; strategy 2策略, 树种的root_distribution不同, drought_tolerance相同。各参数的具体值见表1。

1.4 模拟方案

LPJ-GUESS模型的模拟过程一般分3个阶段来运行, 第一阶段需要将模型从裸地开始运行300年, 使模拟区域的植被、凋落物及土壤碳库与其所处的气候条件达到动态平衡状态。由于缺少历史气候数据, 就以第二阶段前30年的数据作为模型输入进行重复模拟。这样既保证了总体的稳定性, 还考虑了气候的年际波动。第二阶段输入当前(1955–2008年)的环境数据, 重现当前气候条件下的植被动态。由于东灵山地区的气象数据记录最早始于1993年, 无

法直接获得第二阶段的输入数据。从距离东灵山最近的中国气象局怀来气象台站(40°24' N, 115°30' E)可以获得1954年以后的气候资料(中国地面气候资料月值数据集, 2005)。利用东灵山1993–2008年的降水和温度的月值, 同怀来气象台站的同期气候资料进行线性插值, 分别得到东灵山1954–1992年的月降水和月平均温度数据(刘瑞刚等, 2009)。第三阶段模拟未来气候情景下森林植被的树种组成、结构及其功能的动态变化。鉴于不同气候模型对研究区域未来降水的预测结果不一致, 同时也存在很大的不确定性, 我们根据过去50多年的夏季降水量的变化趋势及气候模型的预测研究(Li, 2008), 设定2100年夏季降水量比当前水平减少20%, 并以未来降水不变的情景作为对照。温度在第三阶段升高了2 °C, 同降水量一样, 都是以线性的方式减少或增加。

由于输入的数据来源不同, 输入的CO₂浓度数据没有完全对应于3个模拟阶段。不同时期的CO₂浓度数据包括: 实地观测的1958–2009年高精度大气CO₂浓度(Sitch *et al.*, 2003); 1958年以前的大气CO₂浓度值采用1958年的值 315 μmol·mol⁻¹; 2010–2100年的大气CO₂浓度值参考IPCC B2情景下对应的值(IPCC, 2007), 到2100年升高到 611 μmol·mol⁻¹。

东灵山地区现有的森林主要为20世纪50年代

表1 生态系统模型LPJ-GUESS所模拟树种的主要参数

Table 1 Major species parameters for simulations with the ecosystem model LPJ-GUESS

参数 Parameter	参数值 Parameter value			
	辽东栎 <i>Quercus liaotungensis</i>	油松 <i>Pinus tabulaeformis</i>	棘皮桦 <i>Betula dahurica</i>	核桃楸 <i>Juglans mandshurica</i>
root_distribution	对照 Control	7/3	7/3	7/3
	策略1 Strategy 1	7/3	7/3	7/3
	策略2 Strategy 2	6/4	6/4	8/2
drought_tolerance	对照 Control	0.3	0.3	0.3
	策略1 Strategy 1	0.2	0.2	0.4
	策略2 Strategy 2	0.3	0.3	0.3
gdd5min_est (°C)	700	600	700	1 100
fire_resistance	0.2	0.1	0.2	0.3
shade_tolerance	tolerant	tolerant	intolerant	intermediate
longevity (year)	220	380	150	360
k_{allom1}	200	150	200	200
k_{allom2}	16.29	44.81	14.9	40
k_{allom3}	0.36	0.78	0.23	0.85

k_{allom1} , k_{allom2} , k_{allom3} , 异速生长方程的系数; drought_tolerance, 物种的干旱忍耐度; longevity, 物种在无胁迫条件下的寿命期望值; fire_resistance, 物种的抗火能力; gdd5min_est, 物种更新所需要的最小积温; root_distribution, 土壤上下两层的细根生物量比例; shade_tolerance, 物种的耐阴程度; intolerant, 不耐阴; intermediate, 中性耐阴; tolerant, 耐阴。

k_{allom1} , k_{allom2} , k_{allom3} , constant in allometry equations; drought_tolerance, drought tolerance of species; longevity, expected longevity under non-stressed conditions; fire_resistance, fire resistance of species; gdd5min_est, minimum degree day sum on 5 °C base for establishment; root_distribution, ratio of fine root biomass in the upper soil layer to the lower; shade_tolerance, shade tolerance of species.

封山育林后形成的次生阔叶林和人工针叶林, 林龄40–60年(陈灵芝和黄建辉, 1997)。在模型运行300年后(1950年), 植被和土壤碳库达到平衡, 利用模型的干扰过程模拟人为砍伐活动, 将木本生物量的70%作为可利用的木材从生态系统移除, 剩下的部分转化为凋落物(Liski *et al.*, 2006; Tagesson *et al.*, 2009)。

2 结果

2.1 净初级生产力

模拟结果表明, 1955–2100年降水减少的气候条件下, 东灵山地区森林植被3种干旱响应策略下的总净初级生产力均呈线性增加的趋势(图3)。不同林龄段净初级生产力的具体数值没有明显的差异, 同降水不变的气候情景相比, 净初级生产力也没有显著降低(表2)。但是如图3所示, 不同的响应策略间各组成物种的净初级生产力的变化趋势表现出一定的差异。

在次生演替或人工种植的初期, 各策略的物种的年净初级生产力基本一致。随着气候和CO₂浓度的变化, 1955–2100年辽东栎和核桃楸的年净初级生产力在3种策略下的差异较大, 油松和棘皮桦没有显著差异。核桃楸的年净初级生产力在control和strategy 1策略下有增加的趋势, 其中control策略下的年净初级生产力增加最为明显, 到21世纪末达到0.35 kg C·m⁻², 比初期增加125%。辽东栎的年净初级生产力在control和strategy 1策略下都有减少的趋势, control策略下到21世纪末比初期减少64%, strategy 1策略下减少41%, strategy 2策略下到2010

年就不再减少。

2.2 碳生物量

设定的不同干旱响应策略使得东灵山地区森林植被的总生物量和各物种的碳生物量变化趋势产生明显差异(图3)。在control和strategy 1两种策略下, 植被的碳生物量到2100年均均在9.4 kg C·m⁻²左右, 并且有上升的趋势; 而strategy 2策略下2100年的碳生物量只有8.3 kg C·m⁻², 其水平与2020年的碳生物量水平相当。同降水保持不变的对照情景相比, 植被的总碳生物量之间没有明显的差异(表2)。

不同策略间各组成物种的生物量差异更明显, 通过与同时期的调查数据比较, 发现strategy 1策略下的物种生物量比例最接近实际情况(图4)。核桃楸在control策略下的碳生物量增加最多, 到21世纪末其值为3.4 kg C·m⁻², 占植被总生物量的36%; 在strategy 1策略下略有增加, 到21世纪末的值为1.4 kg C·m⁻², 占植被总生物量的15%; 在strategy 2策略下变化不大, 到21世纪末的值仅为0.5 kg C·m⁻², 只占植被总生物量的6%。辽东栎的生物量在control策略下有减少的趋势, 到21世纪末的值是0.5 kg C·m⁻², 为植被总生物量的5.5%; 在strategy 1和strategy 2两种策略下的碳生物量达到一定水平(约1.5 kg C·m⁻²)后呈现稳定状态。油松生物量在3种策略下也都有增加的趋势, 但是受植被总生物量水平的限制, 在control策略下到21世纪末的生物量(5.3 kg C·m⁻²)要低于strategy 1和strategy 2策略下的生物量(分别为6.3和6.0 kg C·m⁻²)。先锋树种棘皮桦的生物量水平较低, 受不同策略影响不大, 也没有随时间发生明显变化。

表2 两种降水情景下东灵山森林植被不同林龄(90、120、150年)的碳、水循环

Table 2 Carbon and water cycles of forest vegetation at different age (90, 120, 150 years) under two scenarios of precipitation in Dongling Mountain

策略 Strategy	情景 Scenario	净初级生产力 NPP (kg C·m ⁻²)			碳生物量 C _{mass} (kg C·m ⁻²)			蒸散 ET (mm)		
		90	120	150	90	120	150	90	120	150
对照	CK	0.91	0.95	0.97	9.22	9.92	9.66	403.17	396.55	389.60
Control	DP	0.88	0.93	0.95	9.88	8.92	9.46	403.43	397.86	400.35
策略1	CK	0.92	0.95	0.95	8.48	8.32	9.33	391.04	385.47	373.03
Strategy 1	DP	0.88	0.93	0.95	7.52	8.87	9.36	392.07	387.34	384.19
策略2	CK	0.88	0.95	0.98	8.04	8.96	8.16	373.50	383.45	373.82
Strategy 2	DP	0.87	0.93	0.95	7.93	8.61	8.31	373.04	384.80	371.50

CK, 未来情景的夏季降水量维持在当前的水平; DP, 未来情景的夏季降水量减少20%。

CK, scenario with future summer precipitation unchanged; DP, scenario with future summer precipitation decreased by 20%; C_{mass}, carbon biomass; ET, evapotranspiration; NPP, net primary productivity.

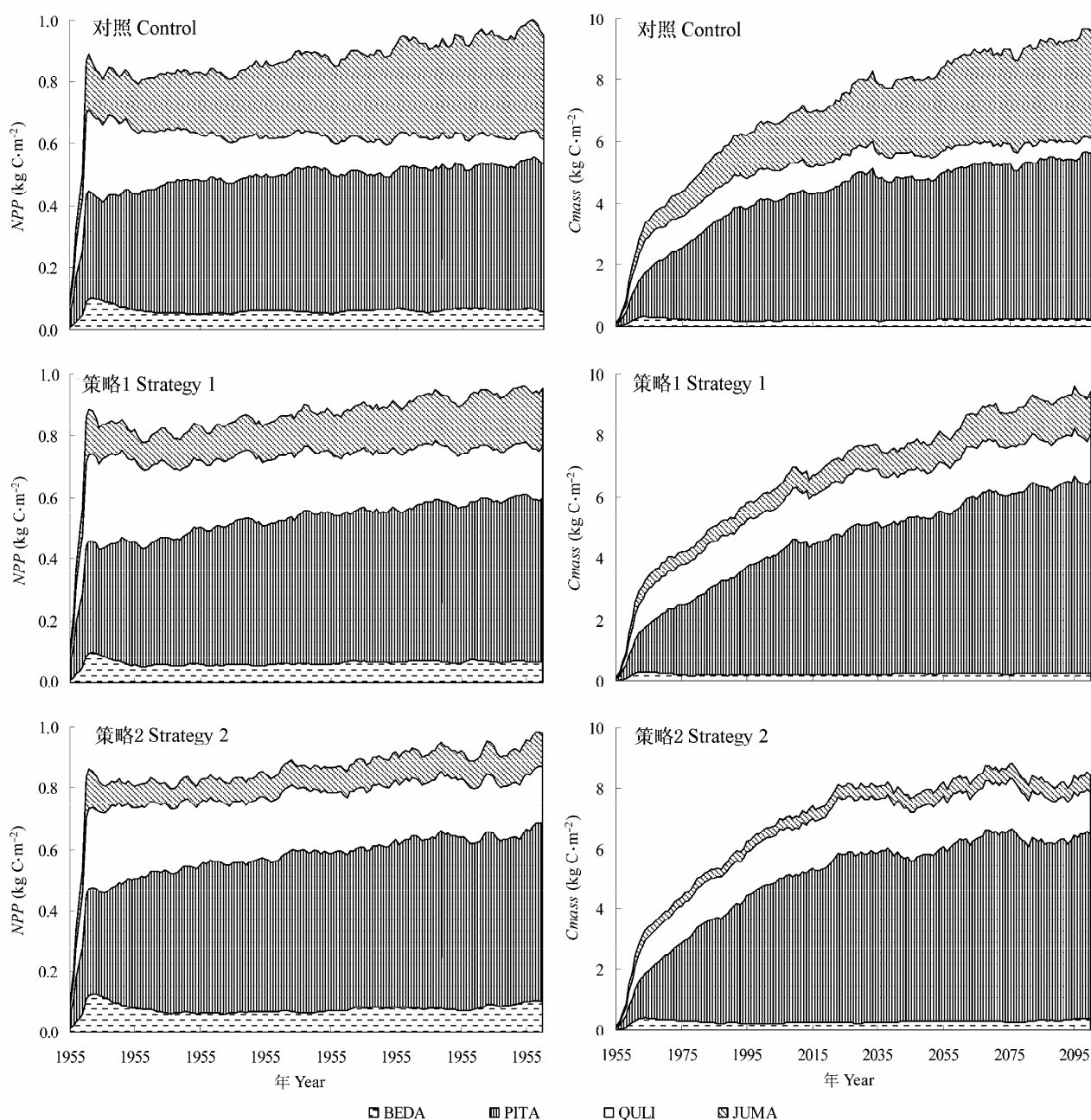


图3 东灵山不同物种干旱响应策略下1955–2100年植被和组成树种的净初级生产力(NPP)和碳生物量(Cmass)的变化。BEDA, 棘皮桦; JUMA, 核桃楸; PITA, 油松; QULI, 辽东栎。

Fig. 3 Variation of net primary production (NPP) and carbon biomass (Cmass) of vegetation and tree species with different strategies to drought in Dongling Mountain. BEDA, *Betula dahurica*; JUMA, *Juglans mandshurica*; PITA, *Pinus tabulaeformis*; QULI, *Quercus liaotungensis*.

2.3 蒸散

模拟结果显示, 未来气候情景下, 无论夏季降水减少与否, 3种策略下模拟区域的植被年蒸散量均呈现出波动下降的趋势(表2), 从1965年的450 mm降到2100年的380 mm, 减少比例为16%。不同干旱响应策略的植被蒸散量也表现出一定的差异。

同strategy 2策略相比, control和strategy 1策略下的年植被蒸散量在达到最大后降低的比率低一些, 但是strategy 1策略在初期有一次骤降, 之后其水平一直低于control策略。strategy 2策略的年植被蒸散量达到最大后以近似线性的方式波动下降, 初期(2015)的水平与control策略接近, 到后期低于

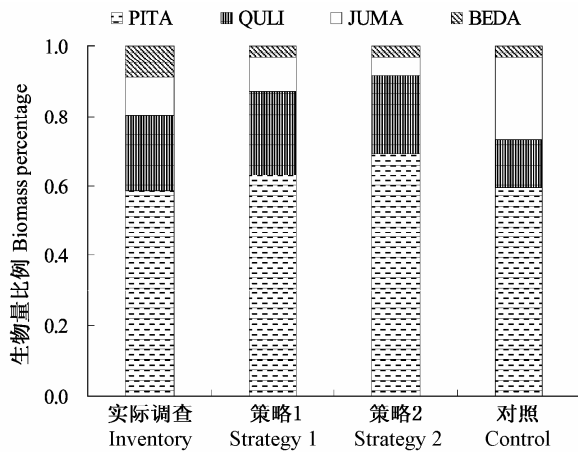


图4 研究区域不同干旱响应策略下的物种组成与实际调查结果的比较。BEDA, 棘皮桦; JUMA, 核桃楸; PITA, 油松; QULI, 辽东栎。

Fig. 4 Comparison of observed and simulated species composition of studied area at different drought response. BEDA, *Betula dahurica*; JUMA, *Juglans mandshurica*; PITA, *Pinus tabulaeformis*; QULI, *Quercus liaotungensis*.

strategy 1策略的蒸散量。

3 讨论

3.1 植被生产力

本研究以降水减少和温度升高来模拟夏季干旱的情景(田汉勤等, 2007)。一般认为, 干旱化会导致生态系统的生产力降低、死亡率升高(Weltzin *et al.*, 2003; Archaux & Wolters, 2006)。本研究中的气候情景下, 温度升高一方面可以通过增强植物的光合作用、延长生长季的长度来提高植物的年生产力(Chen *et al.*, 1999; Jarvis & Linder, 2000; Kimball *et al.*, 2004); 另一方面还会使植物的自养呼吸速率加快, 降低植被生产力(Vukićević *et al.*, 2001)。大气CO₂浓度升高可以增强光合作用和水分利用效率(Ainsworth & Long, 2005), 从而提高植被的净初级生产力。夏季降水减少(干旱化)对光合和呼吸作用同时产生抑制(Davidson *et al.*, 1998; Ciais *et al.*, 2005), 通过增加树木死亡率和火灾发生频率等间接影响, 降低森林生态系统的净初级生产力(Hanson & Weltzin, 2000; Brown *et al.*, 2004)。我们在气候变暖、夏季降水减少、同时CO₂浓度升高的情景下对东灵山地区的植被动态进行模拟, 发现同夏季降水没有减少的情景相比, 植被的净初级生产力并没有降低。在夏季降水减少20%的情景下, 无

论树种的干旱响应策略如何, 植被的总净初级生产力都会增加约30% (表2)。这与早期在该地区的森林碳循环研究结果一致(方精云等, 2006)。但是, 这一结果与干旱化对森林生态系统生产力影响的一般认识有所不同。

一方面, 模拟结果有其合理性。干旱往往是伴随着其他的全球变化表现形式共同发生的, 如气候变暖和火干扰增强等(田汉勤等, 2007), 模型模拟的结果是多种因素共同作用的结果。研究区夏季降水的减少对植被生产力的抑制作用可能被气温升高、CO₂浓度增加带来的植被生产力的增加作用所抵消。蒋延玲和周广胜(2001)通过CENTURY模型对具有相同年降水量的寒温带地区的兴安落叶松(*Larix gmelinii*)林的研究, 得到了相似的结论。在不考虑土地利用变化和N沉降时, 温度和CO₂浓度的升高是引起森林生产力增加的主要原因。未来近一个世纪, 虽然夏季降水减少, 但是不会对东灵山地区森林植被的生长产生限制作用。目前关于干旱和生态系统生产力关系的结论多来自控制试验, 但现有的试验方法和手段还无法研究各种因子的协同影响, 无法考虑到全球变化的复杂性及长期性(Knapp *et al.*, 2002; Laporte *et al.*, 2002), 这也是与模拟结果不一致的原因之一。从模拟的生态过程考虑, 模拟区域的夏季降水量较为充足, 在该地区实施的控制试验的数据表明, 在该地区夏季降水减少30%的情况下, 土壤含水量并没有明显降低, 而影响植物生长的主要是土壤水的可利用性而非直接降水量(Weltzin *et al.*, 2003)。另外, 夏季干旱除了通过物种组成直接影响植被总体外, 还会改变物种之间的竞争关系, 从而间接影响到植被的总初级生产力(Niinemets & Valladares, 2006)。

另一方面, 生态模型本身存在缺陷, 结果有一定的不确定性。首先, 由于用来验证模型的实际观测或调查数据有限, 对模型参数的估计存在不确定性(刘瑞刚等, 2009)。其次, 目前仍缺少物种及生态系统对全球变化单因素和各因素协同作用适应性的可靠数据(Holt, 1990), 生态模型也无法充分考虑生态系统的适应机制(Davies *et al.*, 1994), 会导致模拟结果有很大的不确定性(King *et al.*, 2006)。

3.2 物种组成

全球和区域降水格局的变化会对动植物和微生物种群、群落及生态系统的组成、结构、分布和

多样性产生重要的影响(Easterling *et al.*, 2000, Weltzin & McPherson, 2003)。模拟结果表明, 尽管模拟区域内森林植被的碳生物量的变化趋势类似于植被的净初级生产力, 都有增加的趋势, 但由于模拟过程中采取了不同的干旱响应策略, 使得未来森林各树种的碳生物量组成发生了明显的变化(图3)。说明东灵山森林群落的物种组成与树种的干旱响应特性有着密切的关系。但是从生物量变化最明显的树种辽东栎和核桃楸来看, 在未来逐渐干旱化的趋势下, 较为耐旱的物种辽东栎在生物量上并不占优势。Kardol等(2010)通过40年的温带森林调查数据与夏季干旱化指数在物种水平上的相关性分析, 发现一些耐旱树种的生长与夏季干旱化成负相关, 而不耐旱的树种不受夏季干旱的影响。耐旱树种在干旱条件下能够保持相对稳定的水分吸收和生长速率, 但是还没有研究证明干旱发生后耐旱树种的生物量会增加(Archaux & Wolters, 2006)。在LPJ-GUESS模型中, 物种对干旱的响应特性通过影响树种的水分吸收速率来调节物种生长, 进一步影响到树木的死亡和更新速率(Smith *et al.*, 2001)。不耐旱的物种在干旱条件下水分吸收率较低(图2), 在土壤水分不影响植株的存活时, 其对土壤水分的消耗要小于耐旱物种。随着干旱的持续, 土壤中的可利用水分就相对较多。所以在其他过程的综合作用下, 物种组成对干旱的长期响应是不耐旱的物种可能会增加其生物量(Archaux & Wolters, 2006)。

Wramneby等(2008)通过对欧洲森林的研究, 认为边材周转率、林下辐射阈值、生长效率等是LPJ-GUESS模型中影响群落物种组成的主要参数。本研究认为物种对干旱的响应特性也是影响森林植被结构的重要因素, 在模型今后的发展中应予以考虑。另外, Leuzinger等(2005)认为繁殖演替、物种多度及其分布的长期变化不会依赖于发生单次干旱时个体所能够恢复的生理过程, 而降水减少和气温升高造成的干旱事件持续的时间和发生的频率才是决定群落结构变化的主要因素。目前的LPJ-GUESS模型还无法直接考虑以上两种因素对森林植被的影响。

3.3 水循环过程

蒸散是水分平衡方程中与植物群落特征直接相关的输出项, 也是东灵山地区暖温带森林水分消耗所占比重最大的部分(70%), 这一结果与全球温

带地区森林生态系统的蒸散比例一致(蒋高明等, 2004)。模拟结果表明, 在未来气候条件下, 年蒸散量有15%左右的减少(表2)。未来植被的生物量和初级生产力增加、温度升高都会促进蒸散作用, 虽然森林蒸散主要受降水量的控制(郭瑞萍和莫兴国, 2007), 但是东灵山地区夏季降水充足, 夏季降水减少20%不会影响植被的水分吸收和蒸腾作用, 植被生产力的增加也证明了这一点。年蒸散量降低可能是由物种组成变化引起的(Weltzin *et al.*, 2003)。由图2和方程4可知, 耐旱物种的吸水能力较强, 其生物量的降低会减少蒸腾失水, 从而使得植被蒸散水平降低; 同理, 不耐旱的物种生物量的增加也会降低植被蒸散。

通过单因素方差分析, 发现不同水分利用策略下的植被蒸散存在显著差异($p < 0.01$), 不同策略的植被蒸散量由小到大的顺序为: strategy 1 < strategy 2 < control。在LPJ-GUESS模型中, 植被的实际蒸散量与物种生物量和吸水率成正比(Smith *et al.*, 2001)。如前文所述, 东灵山地区的夏季降水充足, 在减少20%的情景下, 土壤含水量没有显著降低, 所以植被对土壤水分的吸收在不同干旱响应策略之间没有差异(图2)。植被蒸散量的模拟结果与植被的生物量成正比。从图3可以看出, strategy 1策略下的植被生物量水平最低, strategy 2策略的生物量水平居中, control策略下的生物量最高, 与不同策略下的植被蒸散情况一致。

另外, 蒸散是由生态系统内的地形地貌、土壤及包括温度、湿度在内的气象条件等综合作用决定的(郭明春等, 2005)。当前模型还未能详细地描述影响植被蒸散作用以及整个森林水文动态的过程(Smith *et al.*, 2001; Gerten *et al.*, 2004), 对植被水文过程的模拟还需要进一步探讨。

致谢 国家重大基础研究专项(2010CB951300)资助。感谢Mats Lindeskog博士提供LPJ-GUESS模型最新的程序源代码以及在参数标定工作中给予的帮助。

参考文献

- Ainsworth EA, Long SP (2005). What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? A meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂. *New Phytologist*, 165, 351–371.
- Archaux F, Wolters V (2006). Impact of summer drought on

- forest biodiversity: What do we know? *Annals of Forest Science*, 63, 645–652.
- Brown TJ, Hall BL, Westerling AL (2004). The impact of twenty-first century climate change on wildland fire danger in the western United States: an applications perspective. *Climatic Change*, 62, 365–388.
- Chen LZ (陈灵芝), Huang JH (黄建辉) (1997). *Study on the Structure and Function of Forest Ecosystems in Warm Temperate Zone* (暖温带森林生态系统结构与功能的研究). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Chen WJ, Black TA, Yang PC, Barr AG, Neumann HH, Nestic Z, Blanken PD, Novak MD, Eley J, Kettler RJ, Cuenca R (1999). Effects of climatic variability on the annual carbon sequestration by a boreal aspen forest. *Global Change Biology*, 5, 41–53.
- Ciais Ph, Reichstein M, Viovy N, Granier A, Ogee J, Allard V, Aubinet M, Buchmann N, Bernhofer Chr, Carrara A, Chevallier F, de Noblet N, Friend AD, Friedlingstein P, Grünwald T, Heinesch B, Keronen P, Knohl A, Krinner G, Loustau D, Manca G, Matteucci G, Miglietta F, Ourcival JM, Papale D, Pilegaard K, Rambal S, Seufert G, Sousana JF, Sanz MJ, Schulze ED, Vesala T, Valentini R (2005). Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437, 529–533.
- Collins SL (2009). Biodiversity under global change. *Science*, 326, 1353–1354.
- Davidson EA, Belk E, Boone RD (1998). Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 4, 217–227.
- Davies WJ, Tardieu F, Trejo CL (1994). How do chemical signals work in plants that grow in drying soil? *Plant Physiology*, 104, 309–314.
- Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, Changnon SA, Karl TR, Mearns LO (2000). Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science*, 289, 2068–2074.
- Fang JY (方精云), Liu GH (刘国华), Zhu B (朱彪), Wang XK (王效科), Liu SH (刘绍辉) (2006). Carbon budgets of three temperate forest ecosystems in Dongling Mt., Beijing, China. *Science in China (Series D: Earth Sciences)* (中国科学D辑: 地球科学), 36, 533–543. (in Chinese)
- Gerten D, Schaphoff S, Haberlandt U, Lucht W, Sitch S (2004). Terrestrial vegetation and water balance-hydrological evaluation of a dynamic global vegetation model. *Journal of Hydrology*, 286, 249–270.
- Graham RL, Monica GT, Virginia H (1990). How increasing CO₂ and climate change affect forests. *BioScience*, 40, 575–587.
- Guo RP (郭瑞萍), Mo XG (莫兴国) (2007). Differences of evapotranspiration on forest, grassland and farmland. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 18, 1751–1757. (in Chinese with English abstract)
- Guo MC (郭明春), Wang YH (王彦辉), Yu PT (于澎涛) (2005). A review of forest hydrology studies. *World Forestry Research* (世界林业研究), 18(3), 6–11. (in Chinese with English abstract)
- Han H, Gong DY (2003). Extreme climate events over northern China during the last 50 years. *Journal of Geographical Sciences*, 13, 469–479.
- Hanson PJ, Todd DE Jr, Amthor JS (2001). A six-year study of sapling and large-tree growth and mortality responses to natural and induced variability in precipitation and throughfall. *Tree Physiology*, 21, 345–358.
- Hanson PJ, Weltzin JF (2000). Drought disturbance from climate change: response of United States forests. *The Science of Total Environment*, 262, 205–220.
- Hanson PJ, Wullschleger SD, Norby RJ, Tschaplinski TJ, Gunderson CA (2005). Importance of changing CO₂, temperature, precipitation, and ozone on carbon and water cycles of an upland-oak forest: incorporating experimental results into model simulations. *Global Change Biology*, 11, 1402–1423.
- Heisler JL, Weltzin JF (2006). Variability matters towards a perspective on the influence of precipitation on terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 172, 189–192
- Hickler T, Smith B, Sykes MT, Davis MB, Sugita S, Walker K (2004). Using a generalized vegetation model to simulate vegetation dynamics in northeastern USA. *Ecology*, 85, 519–530.
- Holt RD (1990). The microevolutionary consequences of climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, 5, 311–315.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2007). Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. In: Solomon S, Qin DH, Manning M, Marquis M, Chen ZL, Averyt K, Tignor M, Miller HL eds. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jarvis P, Linder S (2000). Botany-constraints to growth of boreal forests. *Nature*, 405, 904–905.
- Jiang GM (蒋高明), Chang J (常杰), Gao YB (高玉葆), Li YG (李永庚) (2004). *Plant Ecophysiology* (植物生理生态学). Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Jiang H (江洪) (1997). Study on biomass of the typical deciduous broadleaved forests in Dongling Mountain. In: Chen LZ, Huang JH eds. *Study on the Structure and Function of Forest Ecosystems in Warm Temperate Zone* (暖温带森林生态系统结构与功能的研究). Science Press, Beijing. 104–115. (in Chinese)
- Jiang YL (蒋延玲), Zhou GS (周广胜) (2001). Carbon equilibrium in *Larix gmelinii* forest and impact of global change on it. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学

- 报), 12, 481–484. (in Chinese with English abstract)
- Kardol P, Todd DE, Hanson PJ, Mulholland PJ (2010). Long-term successional forest dynamics: species and community responses to climatic variability. *Journal of Vegetation Science*, 21, 627–642.
- Kimball JS, McDonald KC, Running SW, Frolking SE (2004). Satellite radar remote sensing of seasonal growing seasons for boreal and subalpine evergreen forests. *Remote Sensing of Environment*, 90, 243–258.
- King AW, Gunderson CA, Post WM, Weston DJ, Wullschleger SD (2006). Plant respiration in a warmer world. *Science*, 312, 356–357.
- Knapp AK, Fay PA, Blair JM, Collins SL, Smith MD, Carlisle JD, Harper CW, Danner BT, Lett MS, McCarron JK (2002). Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland. *Science*, 298, 2202–2205.
- Knapp AK, Beier C, Briske DD, Classen AT, Luo YQ, Reichstein M, Smith MD, Smith SD, Bell JE, Fay PA, Heisler JL, Leavitt SW, Sherry R, Smith B, Weng E (2008). Consequences of more extreme precipitation regimes for terrestrial ecosystems. *BioScience*, 58, 811–821.
- Koca D, Smith B, Sykes MT (2006). Modelling regional climate change effects on potential natural ecosystems in Sweden. *Climatic Change*, 78, 381–406.
- Laporte MF, Duchesne LC, Wetzel S (2002). Effect of rainfall patterns on soil surface CO₂ efflux, soil moisture, soil temperature and plant growth in a grassland ecosystem of northern Ontario, Canada: implications for climate change. *BMC Ecology*, 2, 10.
- Leuzinger S, Zotz G, Asshoff R, Körner C (2005). Responses of deciduous forest trees to severe drought in Central Europe. *Tree Physiology*, 25, 641–650.
- Liski J, Lehtonen A, Palosuo T, Peltoniemi M, Eqgers T, Muukkonen P, Mäkipää R (2006). Carbon accumulation in Finland's forests 1922–2004—an estimate obtained by combination of forest inventory data with modeling of biomass, litter and soil. *Annals of Forest Science*, 63, 687–697.
- Li SL (2008). Projecting the summer climate of mainland China in the middle 21st century: Will the droughts in North China persist? *Atmospheric and Oceanic Science Letters*, 1, 12–17.
- Liu RG (刘瑞刚), Li N (李娜), Su HX (苏宏新), Sang WG (桑卫国) (2009). Simulation and analysis on future carbon balance of three deciduous forests in Beijing mountain area, warm temperate zone of China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 33, 516–534. (in Chinese with English abstract)
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington DC.
- Morales P, Sykes MT, Prentice IC, Smith P, Smith B, Bugmann H, Zierl B, Friedlingstein P, Viovy N, Sabaté S, Sánchez A, Pla E, Gracia CA, Sitch S, Arneth A, Ogee J (2005). Comparing and evaluating process-based ecosystem model predictions of carbon and water fluxes in major European forest biomes. *Global Change Biology*, 11, 2211–2233.
- Niinemets Ü, Valladares F (2006). Tolerance to shade, drought, and waterlogging of temperate northern hemisphere trees and shrubs. *Ecological Monographs*, 76, 521–547.
- Piao SL, Yin L, Wang XH, Ciais P, Peng SS, Shen ZH, Seneviratne SI (2009). Summer soil moisture regulated by precipitation frequency in China. *Environmental Research Letters*, 4(4), 1–6.
- Sang WG (2004). Modelling changes of a deciduous broad-leaved forest in warm temperate zone of China. *Acta Ecologica Sinica*, 24, 1194–1198.
- Sang WG (桑卫国), Ma KP (马克平), Chen LZ (陈灵芝) (2002). Primary study on carbon cycling in warm temperate deciduous broad-leaved forest. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 26, 543–548. (in Chinese with English abstract)
- Schär C, Vidale PL, Lüthi D, Frei C, Häberli C, Liniger MA, Appenzeller C (2004). The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*, 427, 332–336.
- Schröter D, Cramer W, Leemans R, Prentice IC, Araújo MB, Arnell NW, Bondeau A, Bugmann H, Carter TR, Gracia CA, de la Vega-Leinert AC, Erhard M, Ewert F, Glendinning M, House JI, Kankaanpää S, Klein RJT, Lavorel S, Lindner M, Metzger MJ, Meyer J, Mitchell TD, Reginster I, Rounsevell M, Sabaté S, Sitch S, Smith B, Smith J, Smith P, Sykes MT, Thonicke K, Thuiller W, Tuck G, Zaehle S, Zierl B (2005). Ecosystem service supply and vulnerability to global change in Europe. *Science*, 310, 1333–1337.
- Seneviratne SI, Lüthi D, Litschi M, Schär C (2006). Land-atmosphere coupling and climate change in Europe. *Nature*, 443, 205–209.
- Shan YL (单延龙), Li H (李华), Qi QG (其其格) (2003). Experimental analysis of the burning and physicochemical property of principal species in Daxing'an Mountain, Heilongjiang Province. *Fire Safety Science* (火灾科学), 12, 74–78. (in Chinese with English abstract)
- Sitch S, Smith B, Prentice IC, Arneth A, Bondeau A, Cramer W, Kaplan JO, Levis S, Lucht W, Sykes MT, Thonicke K, Venevsky S (2003). Evaluation of ecosystem dynamics, plant geography and terrestrial carbon cycling in the LPJ dynamic global vegetation model. *Global Change Biology*, 9, 161–185.
- Smith B, Prentice IC, Sykes MT (2001). Representation of vegetation dynamics in the modelling of terrestrial

- ecosystems: comparing two contrasting approaches within European climate space. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 621–637.
- Su HX, Sang WG (2004). Simulations and analysis of net primary productivity in *Quercus liaotungensis* forest of Donglingshan Mountain range in response to different climate change scenarios. *Acta Botanica Sinica*, 46, 1281–1291.
- Surface Climate Data of China Multiplied Monthly (中国地面气候资料月值数据集) (2005). China Meteorological Administration, Beijing. <http://cdc.cma.gov.cn>. Cited 6 Jan. 2008.
- Tagesson T, Smith B, Löfgren A, Rammig A, Eklundh L, Lindroth A (2009). Estimating net primary production of Swedish forest landscapes by combining mechanistic modeling and remote sensing. *AMBIO*, 38, 316–324.
- Tian HQ (田汉勤), Xu XF (徐小锋), Song X (宋霞) (2007). Drought impacts on terrestrial ecosystem productivity. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 31, 231–241. (in Chinese with English abstract)
- The Editorial Board of Forest in China (《中国森林》编辑委员会) (2000). *Forest in China (Volume Three: Broad-leaved Forest)* (中国森林第3卷: 阔叶林). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese)
- Thonicke K, Venevsky S, Sitch S, Cramer W (2001). The role of fire disturbance for global vegetation dynamics: coupling fire into a Dynamic Global Vegetation Model. *Global Ecology and Biogeography*, 10, 661–677.
- Vukićević T, Braswell BH, Schimel DS (2001). A diagnostic study of temperature controls on global terrestrial carbon exchange. *Tellus B*, 53, 150–170.
- Watt AS (1947). Pattern and process in the plant community. *Journal of Ecology*, 35, 1–22.
- Weltzin JF, Loik ME, Schwinning S, Williams DG, Fay PA, Haddad BM, Harte J, Huxman TE, Knapp AK, Lin GH, Pockman WT, Shaw MR, Small EE, Smith MD, Smith SD, Tissue DT, Zak JC (2003). Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *BioScience*, 53, 941–952.
- Weltzin JF, McPherson GR (2003). *Changing Precipitation Regimes and Terrestrial Ecosystems: a North American Perspective*. University of Arizona Press, Tucson.
- Wramneby A, Smith B, Zaehle S, Sykes MT (2008). Parameter uncertainties in the modelling of vegetation dynamics—effects on tree community structure and ecosystem functioning in European forest biomes. *Ecological Modelling*, 216, 277–290.
- Xu XF (徐小锋), Tian HQ (田汉勤), Wan SQ (万师强) (2007). Climate warming impacts on carbon cycling in terrestrial ecosystems. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 31, 175–188. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 高琼 实习编辑: 黄祥忠