

# 草原生态系统对气候变化和 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应\*

许振柱<sup>1)2)</sup> 周广胜<sup>1)2)</sup> 王玉辉<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup>(中国气象局沈阳大气环境研究所,沈阳 110016)

<sup>2)</sup>(中国科学院植物研究所植被数量生态学重点研究实验室,北京 100093)

## 摘 要

近年来,全球变化和区域响应已成为生态学、植物学、地学和农学的研究热点之一。全球变化引起全球温度升高、降水格局发生变化和土地利用方式改变,研究草原生态系统对全球变化的响应与适应是了解发展和预测陆地生态系统与全球变化相互关系的重要方面。文章对近十年来国内外在 CO<sub>2</sub> 浓度升高、温度增加、水分变化等方面对草原生态系统影响的研究进行了评述,以期加深草原生态系统对全球变化响应的理解,启发研究思路,激发兴趣。最后提出了应着重加强研究的 8 个科学问题。

关键词:气候变化 草原生态系统 CO<sub>2</sub> 浓度升高 水分亏缺 高温

## 引 言

以气候变暖为标志的全球环境变化已经发生,全球变化引起全球或某一区域温度升高和降水格局发生变化<sup>[1-2]</sup>。Wigley 等<sup>[3]</sup>根据 IPCC-TAR 的预测结果结合其他有关资料(气候敏感性、碳循环、海洋因素和气溶胶等)综合分析认为,全球平均温度从 1990 年到 2100 年将上升 1.7~4.9℃;降水格局将发生变化,变幅为 ±10%<sup>[4]</sup>。中国西部的年平均气温将升高 1.7~2.3℃,降水增加 5%~23%,而我国的松嫩平原将升高 2.7~7.8℃,降水增加 10%左右。降水量的增加并不意味着干旱化趋势的减缓,因为由于温度的升高,增加了潜在蒸发量,使一些地区更加干燥<sup>[5-9]</sup>。降水、温度等是植物生长的重要生理生态因子,它们单独或复合的变化必将引起植物从分子到植被区域类型等不同尺度的变化<sup>[10-12]</sup>,这种变化包含植物对全球变化的响应及其适应对策。近年来,这方面的工作已经成为植物学家、生态学家等的研究热点<sup>[13]</sup>。由于人类活动导致的全球环境变化和极端气候事件的频繁和高强度发生,带来的草地环境问题也日益严重,而过度放牧、人口的急剧增加及开垦更加速了荒漠化进程<sup>[14-15]</sup>。本文结合我们的研究成果着重评述了草原生态系统对全球变化的响应与适应以及相关问题的国内外研究进展,并提出了应着力解决的科学问题。

\* 国家重点基础研究发展规划项目(G1999043407)、中国科学院创新工程项目(KZCX1-SW-01-12, KSCX2-1-07)和国家自然科学基金项目(40231018, 30070642, 30028001, 49905005, 39730110)共同资助。

2003-08-22 收到,2004-02-14 收到修改稿。

## 1 草原生态系统对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应

据分析,CO<sub>2</sub> 浓度已经由 19 世纪末的 280 μl·l<sup>-1</sup> 增加到当今的 360 μl·l<sup>-1</sup>, 预计到 21 世纪中后期将倍增<sup>[16]</sup>。CO<sub>2</sub> 浓度升高增加了植物叶片的光合速率,降低了气孔导度,提高了水分利用率。然而随着高 CO<sub>2</sub> 浓度持续时间的延长,对光合作用的促进作用将逐渐降低,出现所谓的“光合下调”现象,这方面已经开展了大量的研究工作<sup>[17-19]</sup>,但以草原生态系统为研究对象的并不多。

### 1.1 生产力

一般认为 CO<sub>2</sub> 浓度升高使得生产力增加,但对不同草原生态系统的影响是不同的。最近 Grünzweig 等<sup>[20]</sup>报道,以色列 Negev 半旱区草地生态系统的 CO<sub>2</sub> 气体交换存在着昼夜节律。在生长旺季的中午,它随着 CO<sub>2</sub> 浓度的增加而增加,而在夜间则不受此影响。在生长旺季,净生产力在 CO<sub>2</sub> 浓度为 600 μl·l<sup>-1</sup> 和 440 μl·l<sup>-1</sup> 下分别比对照水平(280 μl·l<sup>-1</sup>)下增加 17% 和 7%,叶面积指数(LAI)分别增加 53% 和 35%。而肖向明等<sup>[21]</sup>运用 CENTURY 模型模拟的结果表明,未来气候变化导致羊草草原和大针茅草原的初级生产力显著下降,但在 CO<sub>2</sub> 浓度倍增的情景下,由于 CO<sub>2</sub> 的补偿作用,抑制了这个下降作用,使得大针茅草原的初级生产力增加 2%。可见,CO<sub>2</sub> 的富集在不同的生态系统中的作用存在较大差异,不可一概而论<sup>[19]</sup>。

### 1.2 物种差异

CO<sub>2</sub> 浓度变化对草原不同物种的影响有异。Huxman 等<sup>[18]</sup>对在美国 Mojave 沙地上的研究表明,外来的一年生草本植物 *Bromus madritensis* 在高 CO<sub>2</sub> 浓度下具有较大的 Rubisco 羧化效率和光饱和电子效率,在其大部分生命周期里它的光合速率均较高;而对于当地的另一多年生品种植物 *Eriogonum inflatum* 则表现出在高 CO<sub>2</sub> 浓度下具有显著的光合下调现象,并且其 Rubisco 羧化效率的结果与前者正好相反,即 CO<sub>2</sub> 浓度升高反而使其活性大幅度降低。Joel 等人<sup>[22]</sup>的研究表明,CO<sub>2</sub> 浓度升高的不同效应与不同草原生态系统的群落组分有关,虽然 CO<sub>2</sub> 浓度的增加提高了大多数物种的生物量,但却使一些物种(例如 *Bromus hordeaceus*)在 *Serpentine* 群落中的生物量下降,可能是由于这些物种在 CO<sub>2</sub> 浓度升高的背景下其竞争力下降的缘故。Grünzweig 等<sup>[20]</sup>的研究亦表明,CO<sub>2</sub> 浓度升高的影响因物种而异。对一豆科植物 *O. crista-galli* 的作用最明显,而对其他三种豆科植物 *H. circinnatus*、*M. minima* 和 *M. truncatula* 和两种优势草本植物 *Aegilops spp.*、*C. delileana* 不明显。说明了在草原生态系统中不同物种对 CO<sub>2</sub> 浓度响应的差异性。

许多报道表明,C<sub>3</sub> 植物对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的得惠多于 C<sub>4</sub> 植物,这主要是由于 C<sub>4</sub> 植物的微管束鞘细胞具有高效的 C 泵,使得在当前 CO<sub>2</sub> 浓度水平下的光合作用就得到饱和,即使 CO<sub>2</sub> 倍增对其的影响也相对不明显<sup>[23-24]</sup>。最近, Morgan 等人<sup>[7]</sup>对矮草原的研究表明,CO<sub>2</sub> 浓度倍增使得 C<sub>3</sub> 与 C<sub>4</sub> 植物的地上生物量分别增加了 54.4% 和 44.4%,但两者无显著差异。而且 C<sub>3</sub> 植物 *P. smithii* 叶片的光合下调现象较一种 C<sub>4</sub> 植物 *B. gracilis*

的明显,其原因可能是 CO<sub>2</sub> 浓度升高对氮素的稀释作用在 C<sub>3</sub> 植物中较明显<sup>[7]</sup>。

### 1.3 氮素含量

氮素平衡是维持草原生态系统健康的关键因素之一。一般认为,CO<sub>2</sub> 浓度升高减少了植物组织中的氮素含量,认为这是由于积累了较多的碳水化合物引起的对氮素稀释作用的缘故<sup>[19]</sup>。但对草本植物的研究表明,CO<sub>2</sub> 浓度升高引起的氮素稀释效应并不明显<sup>[20]</sup>。而且在紫花苜蓿的根部存有 C/N 比降低的现象<sup>[11]</sup>。Zenetti 等人<sup>[25]</sup>的研究表明,非固氮植物 *L. perenne* 单独存在时,CO<sub>2</sub> 浓度升高使得含氮量降低了 16%~21%,而当与一种固氮植物 *T. repens* 混播时几乎没有影响。Lüscher 等人<sup>[26]</sup>对草本植物、豆科植物和非豆科植物的研究表明,处理后第一年豆科植物对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的响应远大于对草本植物,但到第二年对豆科植物的这种影响却减少,而对非豆科植物的影响在第三年增加,可见豆科植物对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的显著作用随着时间的延续在减弱。在草原生态系统中,添加 N、P、K 和一些微量元素显著地放大了大多数物种对 CO<sub>2</sub> 浓度的倍增效应<sup>[22]</sup>。对此问题的研究还有待于进一步展开。

另外,近年来对叶片气孔特性受 CO<sub>2</sub> 水平影响的研究受到人们的特别关注。CO<sub>2</sub> 浓度升高导致气孔开张度和导度降低,而且使之在叶片上的分布更加均匀,密度下降。但在不同的物种和同一物种的不同部位之间所受到的影响有异,甚至出现相反的结果<sup>[27]</sup>。从长期的地质化石得到的证据表明,由于人类活动导致 CO<sub>2</sub> 浓度升高使得植物叶片的气孔密度减少,这种现象的适应机制可追述到一种基因突变的发生,即 HIC 基因的出现使得 CO<sub>2</sub> 浓度升高引起的气孔密度的减少幅度显著下降<sup>[28]</sup>。这被认为是对 CO<sub>2</sub> 浓度升高的一种在分子水平上的适应性反应。

## 2 草原生态系统对气候变化的响应

气候与植被之间的相互作用主要表现在植被对于气候的适应性与植被对于气候的反馈作用两个方面。降水、温度等关键生态因子的变化影响植被类型、生态系统的群落结构和功能、主要优势物种的生理生态等过程,使得植被在不同的尺度上产生适应性变化<sup>[29]</sup>。

### 2.1 对水分变化的响应

水分亏缺是世界范围内,尤其是在干旱和半干旱地区,限制草原生产力的重要因素<sup>[30~32]</sup>。草原生产力不论是在自然状态还是在人为干扰强烈的情景下,都受降水梯度变化的极大影响<sup>[33]</sup>。草原的净初级生产力与降水关系密切,横跨北美大平原有一个从东到西降水逐渐增加的梯度,与之相对应的草原生态系统净初级生产力亦有一个从矮草草原到高草草原逐渐增加的梯度<sup>[34]</sup>。草原的净初级生产力与降水之间呈线性关系,然而他们的斜率却受不同区域环境的影响<sup>[35]</sup>。例如,在美国的矮草草原,较大区域所得到的斜率较大<sup>[30]</sup>。Lauenroth 等人<sup>[36]</sup>对美国大平原草地生态系统的研究表明,草地生产力受降水梯度的影响显著,但年降水利用率受年均降水的影响较小。Zhou 等人<sup>[37]</sup>在中国东北样带的研究表明,净生产力随着降水量的减少而降低,说明了降水不足是限制此区域植物生长的主要因素。降水梯度亦是强烈影响蒙古国草原生态系统生产力的重要因素<sup>[38]</sup>。通过对产量和气候因子的关联分析,亦表明水分是制约中国东北羊草草原群落产量的主

导因子,生长季内降雨的多少决定了产量的高低<sup>[39]</sup>。尽管人们对降水与草原生产力的研究开展了一些工作,然而在全球变化背景下的定量分析研究仍然十分缺乏。

干旱区的降水利用率在湿润年要比旱年低,其主要原因是植物群落结构的限制阻碍了对快速降水的利用<sup>[30,40]</sup>。降水量与草地生产力的回归关系受到物种组分的影响,降水对生产力的效应因物种组成稳定而加强,而且降水利用率(PUE)受物种组成的影响较大<sup>[41]</sup>。研究表明,湿润年较多的降水对沙地生长期短的植物功能类型的长期保持至关重要<sup>[42]</sup>,尤其是较丰的降水能促进旱地区域中较多的生长期短的草本植物生长繁殖,具有较高的光合速率,并促进开花和地下部分的生长。Knapp等人<sup>[32]</sup>在美国的Konza草原生物站的灌溉实验结果表明,灌溉使高地和低洼地上的净初级生产力(ANPP)分别增加了22%和31%,而前者的变异系数(CV)大于后者,而且测得的一种草本植物 *Andropogon gerardii* 中午的叶水势8年中有6年灌溉处理的比对照显著减少,说明了水分对不同地形和物种间的异质性。高琼等<sup>[43]</sup>运用空间仿真的方法,对我国东北松嫩平原碱化草原景观动态的模拟结果表明,增加降水的总效应是正向的,降水增加导致表土的碱化度下降,从而加速了容允碱化幅度较宽的根茎植物羊草的恢复,导致了容允碱化幅度较窄的非根茎植物角碱蓬的消失。对我国内蒙古锡林河流域典型草原的模拟分析表明<sup>[21]</sup>,此区域内的温度升高将导致潜在蒸发散(PET)增加,由于大针茅草原比羊草草原更加耐旱,可能导致羊草草原生产力显著下降,大针茅草原的面积扩大。说明降水的多少将会改变草原的物种组成或生态系统的类型。

植物功能型的组分影响到生态系统对土壤水分资源的利用,反之亦然。比如降水的季节性差异与C<sub>3</sub>和C<sub>4</sub>草本植物的空间分布相关联<sup>[44]</sup>。灌溉后使C<sub>3</sub>非禾本科植物的组分增加了1倍<sup>[32]</sup>。Epstein等人<sup>[45]</sup>在美国的温带草原生态系统利用植物群落动态模型STEPPE的分析结果表明,在1000年之内C<sub>3</sub>和C<sub>4</sub>植物的组成比例不同导致了土壤C和N含量的不同,夏季降水减少而春季降水增加对C<sub>3</sub>植物的作用好于C<sub>4</sub>植物,当把夏季降水中的90mm改为春季降水时,C<sub>3</sub>植物占总净初级生产力的比例在200年后将从现在的21%增加到25%。这表明C<sub>3</sub>和C<sub>4</sub>植物对降水资源的利用策略不同。在以降水和温度为驱动因子的中国东北样带对于8种植物功能型光合作用的研究表明,其净光合速率以温带草原优势植物光合速率最高,而森林草地的最低,蒸腾速率亦有相同的趋势,而WUE却是以林地类型最高,可见不同生态类型或群落类型植物对水分利用的能力不同<sup>[46-47]</sup>。

灌木和草本对降水的频次和幅度响应的策略不一。Golluscio等人<sup>[40]</sup>在阿根廷西南部的Chubut草原上的研究表明,灌木吸收较深层次的土壤水分,而草本则吸收上层的土壤水分,前者对夏季大频率大幅度的降水响应较强。Roux等<sup>[48]</sup>在非洲热带大草原上的研究表明,灌木和草本植物及各自的不同物种之间对不同土层的水分利用亦是不同。Dodd等人<sup>[49]</sup>在美国Colorado东北部中部平原试验区域的研究表明,草本植物独享春夏季最表层的降水,而灌木主要利用深层次的水分,而树木对水分的利用受季节的影响较弱,表明木本、灌木和草本对土壤水资源的利用存在空间分配的异质性,反映了不同生活型植物对土壤水资源长期利用存在进化上的适应性。

## 2.2 对温度变化的响应

温度对植物生长及干物质分配的影响取决于不同的物种及其环境<sup>[50]</sup>。Morgan 等人<sup>[7]</sup>指出,在未来温度升高 2.6 °C 的条件下,美国矮草草原的生产力将增加。周华坤等人<sup>[51]</sup>采用国际冻土计划(ITEEX)模拟增温效应的结果表明,在温度增加 1 °C 以上的情况下,矮蒿草 *Kobresia humilis* 草甸的地上生物量增加 3.53%,其中禾草类增加 12.30%,莎草类增加 1.18%。模拟全球变暖带来的温度升高和降水变化对植被生产力和土壤水分的影响表明,温度升高造成生态适应性差的野古草 *Arundine hirta* 生产力显著下降,致使整个群落的生产力降低;低海拔实验点的生产力显著低于高海拔实验点,而对铁杆蒿 *Artemisia arorum* 和黄背草 *Themeda japonica* 的影响较小<sup>[52]</sup>。但 Bachelet 等人<sup>[53]</sup>采用平衡模型(MAPSS)和动态模型(MCI)模拟结果显示,温度升高 4.5 °C 将使得美国主要生态系统面临干旱的威胁,认为此值是影响生态系统的温度阈值。

Carlen 等人<sup>[54]</sup>在欧洲冷带地区对草本植物的研究表明,随着温度的提高两物种的干物重、RGR 和比叶面积等均呈升高的趋势,显示了温度是限制两种草本植物生长的关键限制因子,*Festuca pratensis* 的竞争力显著减弱与它在高温环境下的低根冠比有关。另有研究表明增加热量使得西欧寒温带生态系统的多年生禾本科非克隆类草叶面积指数增加,但增加的主要原因是由于增加了单株的分蘖数而不是增加了单位分蘖的叶面积<sup>[55]</sup>。我们的模拟研究表明,昼夜温差的加大将使单株羊草的生物量增加,分蘖和根的生物量增加,而鞘的生物量稍降低,对叶、根茎的影响较小。温差加大提高了分蘖和根的投资比例,而降低了其它器官的投资,表明夜间温度的降低将促进叶等源器官和鞘等暂储器官干物质的向外转移,增加对分蘖和根的投资,认为是羊草对昼夜温差加大的适应性反应。

高琼等人<sup>[43]</sup>的分析表明,气温增加对羊草群落的恢复和角碱蓬群落的消失起抑制作用,不同群落对温度响应的机制不同。周华坤等人<sup>[51]</sup>的模拟结果表明,增温对矮蒿草草原的群落结构产生一定的影响,使大多数物种的密度增加,但却使台草 *Carex sp.*、雪白萎陵菜 *Potentilla nivea*、双叉细柄茅 *Ptilagrostis dichotoma* 等的密度减少,主要原因是前两者处在群落下层,阴湿环境阻碍了他们的生长发育,后者属于疏丛生植物,使得升温后其分蘖反而受到抑制。升温使得建群种及其伴生种等的盖度增加,而其他伴生种的盖度则减少。Pyankov 等人<sup>[56]</sup>在蒙古国草原上的考察结果表明,C<sub>4</sub> 植物对温度的依赖程度较大,其丰富度沿着从北到南的温度梯度随纬度的减少而增加。对东北羊草草原种子生产与气候波动关系的研究表明,秋季低温多雨,翌年将是种子生产的丰年,而高温干旱则是欠年。相反,春季高温干旱是种子生产的丰年,而低温多雨则是欠年<sup>[57]</sup>。说明羊草的种子生产受温度和水分变化方式的制约。

另外,温度还影响草原生态系统中凋落物的分解速率,王其兵等人<sup>[58]</sup>的研究指出,温度升高对草原生态系统凋落物的分解过程产生深刻影响,在气温升高 2.7 °C、降水基本保持不变的气候背景下,草甸草原、羊草草原和大针茅草原 3 种凋落物的分解速度分别提高了 15.38%、35.83% 和 6.68%。说明温度的升高将增加草原生态系统凋落物的分解速度。

### 3 草原生态系统对 CO<sub>2</sub> 浓度升高和气候变化的交互作用

#### 3.1 CO<sub>2</sub> 浓度升高与干旱

我们对羊草草原主要优势植物羊草的模拟结果表明<sup>[59]</sup>,CO<sub>2</sub> 浓度倍增和土壤水分胁迫均导致羊草根冠比增加,但二者改变的方式不同,土壤干旱提高根冠比主要是增加了根的比率,虽然降低了各部位的绝对含量;CO<sub>2</sub> 倍增则是显著地增加了植株体各个部位的生物量,只是对根的增加幅度相对较大罢了。一些研究者指出,高 CO<sub>2</sub> 浓度水平对植被地下生物量的促进作用比地上部分大,提高了水分利用率,因而认为 CO<sub>2</sub> 浓度升高对草原生产力的促进作用是通过提高对水分的利用来实现的<sup>[60~61]</sup>。高 CO<sub>2</sub> 浓度水平使高草草原生产力增加的幅度由降水充裕年的无增加到干旱年增加到 36%<sup>[61]</sup>,这种在水分限制条件下促进高 CO<sub>2</sub> 水平对生产力提高作用的现象在矮草草原上亦存在<sup>[60]</sup>。但也有研究表明,虽然在干旱条件下,CO<sub>2</sub> 的“施肥”效应依然存在,但干旱的负效应仍大于 CO<sub>2</sub> 浓度的得惠作用<sup>[62]</sup>。Hamerlynck 等人<sup>[17]</sup>以沙漠灌木 *Larrea tridentate* 幼苗为材料的研究表明,在干旱处理条件下的 CO<sub>2</sub> 浓度升高可提高因干旱胁迫所造成的低水势,说明高 CO<sub>2</sub> 浓度能缓解干旱的胁迫作用,增加植物的抗旱性。然而有人认为改善草原生态水分状况后促进了光合面积的增加,提高了光合性能,从而更有利于 CO<sub>2</sub> 浓度升高的直接效应<sup>[63]</sup>。干旱导致气孔密度的增加,而 CO<sub>2</sub> 浓度水平的提高又可使得这个增加幅度降低<sup>[27]</sup>,因此,二者的交互作用共同决定了最后叶片气孔密度。

#### 3.2 CO<sub>2</sub> 浓度升高与温度

C<sub>4</sub> 植物和 C<sub>3</sub> 植物由于在光合生理方面的差异导致了对高 CO<sub>2</sub> 浓度和高温响应的机制不同。一般认为,温度的增加有利于 C<sub>4</sub> 植物的生长发育。Collatz 等人<sup>[64]</sup>的研究结果表明,较高的温度促进了 C<sub>4</sub> 植物的光合作用,但 CO<sub>2</sub> 浓度的升高又使其减弱。春季最低温度的升高减弱了矮草草原生态系统中 C<sub>4</sub> 植物的生产力,使得 C<sub>3</sub> 植物的产量和丰富度均增加。因此认为在未来全球变化背景下(温度和 CO<sub>2</sub> 浓度都升高),草原生态系统的 C<sub>4</sub> 植物将被更多 C<sub>3</sub> 植物所取代。这使得草原生态系统拥有更多的灌木或其他木本植物<sup>[65~66]</sup>。高温和 CO<sub>2</sub> 浓度倍增的共同作用将使草原生产力增加<sup>[5]</sup>。但是在 CO<sub>2</sub> 浓度倍增的条件下,高温降低了由于 CO<sub>2</sub> 增加而引起的生物量的增加幅度,对于干物质的积累具有负效应,减弱了植物生产力的增强<sup>[11,17]</sup>,较高的温度促进植物生产力的进一步下调<sup>[67]</sup>。研究发现温度升高,气孔密度下降,温度变化的作用超过 CO<sub>2</sub> 浓度升高的影响<sup>[68]</sup>。

#### 3.3 CO<sub>2</sub> 浓度升高对气候变化的综合作用

张新时<sup>[69]</sup>应用 Chikugo 生产力-气候要素回归模型模拟的结果表明,在 CO<sub>2</sub> 倍增、温度升高 2℃、降水增加 20% 的条件下,中国温带草原生产力将增加 1 t/hm<sup>2</sup>。不同的生态系统得出的结果不同,在降水减少 10%、温度增加 1.5℃ 时,整个湿润半湿润地区的 NPP 增加,而荒漠草原区的值有所减少。降水增加 10%、温度升高 1.5℃ 时,则促进了整个区域的 NPP 的大幅度增加。CO<sub>2</sub> 倍增、降水增加 10% 和升温 2℃ 时的综合作用将使整

个东北样带(NECT)的总绿色生物量在30年内增加约8%<sup>[70]</sup>。在未来植被、气候和大气CO<sub>2</sub>浓度变化情景下,用3个大气环流模型(GFDL、GISS和OSU)预测中国陆地植被的NPP将分别增加21.7%、14.5%和15.9%。对不同植被类型的影响相差悬殊,对高草原分别增加118.8%、90.0%和84.9%,而对矮草草原则分别减少了32.05%、21.05%和24.65%,据此推断,未来将促进高草原分布,限制矮草草原的分布<sup>[71-72]</sup>。而肖向明等人<sup>[21]</sup>根据加拿大气候中心和美国地球物理流体动力学实验室的大气环流模型预测的结果指出,气候变化(气温和CO<sub>2</sub>浓度升高)将导致羊草草原和大针茅草原初级生产力的显著下降。

#### 4 研究展望

全球变化已经发生而且正在发生,草原生态系统是研究全球变化及人类活动干扰作用较理想的平台。如何发挥全球变化带来的正面影响,减弱负面影响,是研究的根本目的所在。针对过去和目前的研究现状,应着重加强以下几个方面的研究:

(1) 开展关键生态因子与草原生态系统中不同优势物种关系的研究,特别是对它们的交互作用进行综合分析,明确各优势物种对CO<sub>2</sub>浓度倍增、水分亏缺和温度升高的不同适应机制。

(2) 对比分析各全球变化情景和生态因子在影响草原生态系统过程中的不同作用和地位,明确各自所起作用的强弱或大小,找出关键因素,明确影响草原生态系统结构和功能的瓶颈(Bottle)或促使其发展变化的开关(Switch)。

(3) 对人类管理活动和环境变化对草原生态系统的影响进行对比分析,揭示人类管理活动是如何通过影响生态因子的变化而影响草原生态系统的。

(4) 重视在群落、景观、生态系统、区域乃至全球等大尺度上的研究,确定促使生态系统群落组成和生产力发生变化的水分、高温等关键生态因子的阈值(Threshold)。

(5) 注重对不同时间和空间尺度上的转化和比较,利用遥感(RS)、地理信息系统(GIS)和卫星定位系统(GPS)等手段研究不同时期各草原典型区域对全球变化的响应与适应的机制。

(6) 开展草地生态系统与森林生态系统、农业生态系统等对全球变化响应的对比分析,比较他们的发展演变趋势,提高保护和恢复草原生态系统的针对性。

(7) 对野外调查、野外环境模拟、室内模拟和数学模型模拟,以及直接与间接取得的资料进行比较、归类和综合分析,弄清它们之间的内在联系。

(8) 未来不同全球变化背景下草地生态系统的结构和功能是如何发展演变的?进一步阐明在不同情景下的草地生态系统的发展变化趋势,为建立草地生态系统可持续发展的配套理论和技术体系提供理论依据。

#### 参考文献

- 2 Wagner D. Scenarios of extreme temperature events. *Clim Change*, 1996, **33**: 385 ~ 407.
- 3 Wigley T M L, Raper S C B. Interpretation of high projections for global mean warming. *Science*, 2001, **293**: 451 ~ 454.
- 4 Wallace J S. Increasing agricultural water use efficiency to meet future food production. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2000, **82**: 105 ~ 119.
- 5 慧平, 刘厚风. 全球气候变化对松嫩草原水热生态因子的影响. *生态学报*, 2000, **20**(6): 958 ~ 963.
- 6 周广胜, 张新时. 全球变化的中国气候-植被分类研究. *植物学报*, 1996, **38**(1): 8 ~ 17.
- 7 Morgan J A, Legain D R, Mosier A R, et al. Elevated CO<sub>2</sub> enhances water relations and productivity and affects gas exchange in C<sub>3</sub> and C<sub>4</sub> grasses of the Colorado shortgrass steppe. *Global Change Biology*, 2001, **7**: 451 ~ 466.
- 8 赵文智, 程国栋. 干旱区生态水文过程研究若干问题评述. *科学通报*, 2001, **46**: 1851 ~ 1857.
- 9 秦大河, 丁一汇, 王绍武. 环境变化及其对中国西部的影响. *地学前缘*, 2002, (9): 321 ~ 328.
- 10 方精云. 东亚地区植被气候类型在温度、降水量坐标的表达. *生态学报*, 1994, **14**: 291 ~ 294.
- 11 周广胜, 张新时, 高素华, 等. 中国植被对全球变化反应的研究. *植物学报*, 1997, **39**(9): 879 ~ 888.
- 12 方精云. 也论我国东部植被带的划分. *植物学报*, 2001, **43**: 522 ~ 533.
- 13 蒋高明. 当前植物生理生态学研究的几个热点问题. *植物生态学报*, 2001, **25**(5): 525 ~ 519.
- 14 梁存柱, 祝廷成, 王德利, 等. 21世纪初我国草地生态学研究展望. *应用生态学报*, 2002, **13**(6): 743 ~ 746.
- 15 Warren A, Sud Y C, Rozanov B. The future of deserts. *Journal Arid Environment*, 1996, **32**: 75 ~ 89.
- 16 Alcamo J, Kreileman G J J, Bollen J C. Baseline scenarios of global environmental change. *Global Environmental Change*, 1996, **6**: 261 ~ 303.
- 17 Hamerlynck E P, Huxman T E, Nowak R S, et al. Photosynthetic responses of *Larrea tridentate* to a step increase in atmospheric CO<sub>2</sub> at the Nevada Desert FACE Facility. *Journal Arid Environment*, 2000, **44**: 425 ~ 436.
- 18 Huxman T E, Smith S D. Photosynthesis in an invasive grass and native forb at elevated CO<sub>2</sub> during an El Niño year in the Mojave Desert. *Oecologia*, 2001, **128**: 193 ~ 201.
- 19 许振柱, 周广胜. 陆生植物对全球变化的适应性研究进展. *自然科学进展*, 2003, **13**(2): 113 ~ 119.
- 20 Grünzweig J M, Körner C. Growth, water and nitrogen relations in grassland model ecosystems of the semi-arid Negev of Israel exposed to elevated CO<sub>2</sub>. *Oecologia*, 2001, **128**: 251 ~ 262.
- 21 肖向明, 王义凤, 陈佐忠. 内蒙古锡林河流域典型草原初级生产力和土壤有机质的动态及其对气候变化的反应. *植物学报*, 1996, **38**(1): 45 ~ 52.
- 22 Joel G, Chapin F S, Chiariello N R, et al. Species-specific responses of plant communities to altered carbon and nutrient availability. *Global Change Biology*, 2001, **7**: 435 ~ 450.
- 23 Stitt M. Rising CO<sub>2</sub> levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant, Cell and Environment*, 1991, **14**: 311 ~ 317.
- 24 Bowes G. Facing the inevitable: plant and increasing atmospheric CO<sub>2</sub>. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1993, **44**: 309 ~ 332.
- 25 Zenetti S, Hartwig U A, Kessel C V, et al. Does nitrogen nutrition restrict the CO<sub>2</sub> response of fertile grassland lacking legumes? *Oecologia*, 1997, **112**: 17 ~ 25.
- 26 Lüscher A, Hendrey G R, Nösberger J. Long-term responsiveness to free air CO<sub>2</sub> enrichment of functional types, species and genotypes of plants from fertile permanent grassland. *Oecologia*, 1998, **113**: 37 ~ 45.
- 27 杨惠敏, 王根轩. 干旱和 CO<sub>2</sub> 浓度升高对干旱区春小麦气孔密度及分布的影响. *植物生态学报*, 2001, **25**(3): 312 ~ 316.
- 28 Gray J E, Holroyd G H, Lee F M V D, et al. The HIC signalling pathway links CO<sub>2</sub> perception to stomatal development. *Nature*, 2000, **408**: 713 ~ 716.
- 29 周广胜, 王玉辉. 全球变化与气候-植被分类研究和展望. *科学通报*, 1999, **44**(24): 2587 ~ 2593.
- 30 Lauenroth W K, Sala O E. Long-term forage production of a North American shortgrass steppe. *Ecological Applications*, 1992, **2**: 397 ~ 403.

- 31 Silvertown J, Dodd M E, McConway K, et al. Rainfall, biomass variation, and community composition in the Park Grass Experiment. *Ecology*, 1994, **75**: 2430 ~ 2437.
- 32 Knapp A K, Briggs J M, Koelliker J K. Frequency and extent of water limitation to primary production in a Mesic temperate grassland. *Ecosystems*, 2001, **4**: 19 ~ 28.
- 33 Zhou G S, Wang Y H. Responses of grassland plant communities along Northeast China Transect (NECT) to water gradient. 见: 周广胜主编. 中国东北样带(NECT)与全球变化——干旱化, 人类活动与生态系统. 北京: 气象出版社, 2002. 3 ~ 8.
- 34 Epstein H E, Lauenroth W K, Bueke I C, et al. Regional productivities of plant species in the Great Plain of the United States. *Plant Ecology*, 1998, **134**: 173 ~ 175.
- 35 Sala O E, Parton W J, Joyce L A, et al. Primary production of the Central Grassland region of the United States. *Ecology*, 1988, **69**: 40 ~ 45.
- 36 Lauenroth W K, Burke I C, Paruelo J M. Patterns of production and precipitation-use efficiency of winter wheat and native grasslands in the central great plains of the United States. *Ecosystems*, 2000, **3**: 344 ~ 351.
- 37 Zhou G S, Wang Y H, Jiang Y L, et al. Carbon balance along the North China Transect (NECT-IGBP). *Science in China (Series C)*, 2002, **45**(Supp.): 18 ~ 29.
- 38 Chuluun T, Ojima D. Land use change and carbon cycle in arid and semi-arid land of east and central Asia. *Science in China (Series C)*, 2002, **45**(Supp.): 48 ~ 53.
- 39 郭继勋, 祝廷成. 气候变化对东北羊草草原羊草群落产量影响分析. *植物学报*, 1994, **36**(10): 790 ~ 796.
- 40 Golluscio R A, Sala O E, Lauenroth W K. Differential use of large summer rainfall events by shrubs and grasses: a manipulative experiment in the Patagonian steppe. *Oecologia*, 1998, **115**: 17 ~ 25.
- 41 O'connor T G, Haines L M, Synman H A. Influence of precipitation and species composition on phytomass of a semi-arid African grassland. *Journal of Ecology*, 2001, **89**: 850 ~ 860.
- 42 Monson R K, Szarek S R. Life cycle characteristics of *Machaeranthera gracilis* (Compositae) in desert habitats. *Oecologia*, 1981, **49**: 50 ~ 55.
- 43 高琼, 李建东, 郑慧莹. 碱化草地景观动态及其对气候变化的响应与多样性和空间格局的关系. *植物学报*, 1996, **38**(1): 18 ~ 30.
- 44 Paruelo J M, Lauenroth W K. Relative abundance of plant functional types in grasslands and shrublands of North America. *Ecological Applications*, 1996, **6**: 1212 ~ 1214.
- 45 Epstein H E, Burke I C, Lauenroth W K. Response of the shortgrass steppe to changes in rainfall seasonality. *Ecosystems*, 1999, **2**: 139 ~ 150.
- 46 Jiang G M, Tang H P, Yu M, et al. Response of photosynthesis of different plant functional types to environmental change along Northeast China Transect. *Tree*, 1999, **14**: 72 ~ 82.
- 47 苏波, 韩兴国, 李凌浩, 等. 中国东北样带草原区<sup>13</sup>C 值及水分利用效率对环境梯度的响应. *植物生态学报*, 2000, **24**(6): 648 ~ 655.
- 48 Roux X L, Bariac T. Seasonal variation in soil, grass and shrub water status in a West African humid savanna. *Oecologia*, 1998, **113**: 456 ~ 466.
- 49 Dodd M B, Lauenroth W K, Welker. Differential water resource use by herbaceous and woody plant life-forms in a shortgrass steppe community. *Oecologia*, 1998, **117**: 507 ~ 512.
- 50 Eagles C F. The effect of temperature on vegetative growth in climatic races of *Dactylis glomerata* in controlled environments. *Annals of Botany*, 1967, **31**: 31 ~ 39.
- 51 周华坤, 周兴民, 赵新全. 模拟增温效应对矮蒿草草甸影响的初步研究. *植物生态学报*, 2000, **24**(5): 547 ~ 553.
- 52 杨永辉, 王智平, 佐仓保夫, 等. 全球变暖对太行山植被生产力及土壤水分的影响. *应用生态学报*, 2002, **13**(6): 667 ~ 671.
- 53 Bachelet D, Neilson R P, Lenihan J M et al. Climate change effects on vegetation distribution and carbon budget in the

- United States. *Ecosystems*, 2001, 4: 164 ~ 185.
- 54 Carlen C, Kölliker R, Nösberger. Dry matter allocation and nitrogen productivity explain growth responses to photoperiod and temperature in forage grasses. *Oecologia*, 1999, 121: 441 ~ 446.
- 55 Van Peer L, Nijs I, Bogaert J, et al. Survival, gap formation, and recovery dynamics in grassland ecosystems exposed to heat extremes: the role of species richness. *Ecosystems*, 2001, 4: 797 ~ 806.
- 56 Pyankov V I, Gunin P D, Tsoog S, et al. C<sub>4</sub> plant in the vegetation of Mongolia: their natural occurrence and geographical distribution in relation to climate. *Oecologia*, 2000, 123: 15 ~ 31.
- 57 杨允菲, 杨利民, 张宝田, 等. 东北草原羊草种群种子生产力与气候波动的关系. 植物生态学报, 2001, 25(3): 337 ~ 343.
- 58 王其兵, 李凌浩, 白永飞, 等. 模拟气候变化对3种草原植物群落混合凋落物分解的影响. 植物生态学报, 2000, 24(6): 674 ~ 679.
- 59 周广胜, 王玉辉, 高素华, 等. 羊草对 CO<sub>2</sub> 倍增和水分胁迫的适应机制. 地学前缘, 2002, 9(1): 93 ~ 94.
- 60 Morgan J A, LeCain D R, Read J J, et al. Photosynthetic pathway and ontogeny affect water relations and the impact of CO<sub>2</sub> on *Bouteloua gracilis* (C<sub>4</sub>) and *Pascopyrum smithii* (C<sub>3</sub>). *Oecologia*, 1998, 114: 483 ~ 493.
- 61 Owensby C E, Coyne P I, Ham J M, et al. Biomass production in a tallgrass prairie ecosystem exposed to ambient and elevated CO<sub>2</sub>. *Ecological Applications*, 1993, 3: 644 ~ 653.
- 62 高素华, 郭建平, 周广胜, 等. 高 CO<sub>2</sub> 条件下贝加尔针毛对土壤干旱胁迫响应的试验研究. 应用气象学报, 2003, 14: 253 ~ 256.
- 63 Wand S J E, Midgley G F, Jones M H, et al. Responses of wild C<sub>4</sub> and C<sub>3</sub> grass (Poaceae) species to elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration: a meta-analytic test of current theories and perceptions. *Global Change Biology*, 1999, 5: 723 ~ 741.
- 64 Collatz G J, Berry J A, Clark J S. Effects of climate and atmospheric CO<sub>2</sub> partial pressure on the global distribution of C<sub>4</sub> grasses: present, past, and future. *Oecologia*, 1998, 114: 441 ~ 454.
- 65 Santer B D, Taylor K E, Wigley T M L, et al. A search for human influences on the thermal structure of the atmosphere. *Nature*, 1996, 382: 39 ~ 46.
- 66 Alward R D, Detling J K, Milchunas D J. Grassland vegetation changes and nocturnal global warming. *Science*, 1999, 283: 229 ~ 231.
- 67 Lewis J D, Tiss D T, Strain B R. Seasonal response of photosynthesis to elevated CO<sub>2</sub> in loblolly pine (*Pinus taeda* L.) over two growing seasons. *Global Change Biology*, 1996, 2: 103 ~ 114.
- 68 Beerling D J, Chaloner W G. The impact of atmospheric CO<sub>2</sub> and temperature change on stomatal density: observations from *Quercus robur* Lamm leaves. *Annals of Botany*, 1993, 71: 231 ~ 235.
- 69 张新时. 研究全球变化的植被-气候分类系统. 第四纪研究, 1993, 2: 157 ~ 169.
- 70 张新时, 高琼, 杨奠安, 等. 中国东北样带的梯度分析及其预测. 植物学报, 1997, 39(9): 785 ~ 799.
- 71 彭长辉, 潘榆德. 陆地植物第一生产力及其地理分布. 见: 方精云主编. 全球生态学-气候变化与生态响应. 北京: 高等教育出版社和施普林格出版社, 2000. 191 ~ 211.
- 72 潘榆德, Melillo J M, Kicklighter D W, 等. 大气 CO<sub>2</sub> 升高及气候变化对中国陆地生态系统结构与功能的制约和影响. 植物生态学报, 2001, 25(2): 175 ~ 189.

## RESPONSES OF GRASSLAND ECOSYSTEM TO CO<sub>2</sub> ENRICHMENT AND CLIMATE CHANGE

Xu Zhenzhu<sup>1)2)</sup> Zhou Guangsheng<sup>1)2)</sup> Wang Yuhui<sup>2)</sup>

<sup>1)</sup> (*Institute of Atmospheric Environment, CMA, Shenyang 110016*)

<sup>2)</sup> (*Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany,  
CAS, Beijing 100093*)

### Abstract

Global change and regional response are focused on by ecologists, botanist, geographers and agronomist. Rising temperature, precipitation distribution and land use pattern changes are caused by global change. The study on response and adaptation of grassland to CO<sub>2</sub> enrichment and climate change is the key aspect that the relationship between terrestrial ecosystem and global change is understood and predicted. This paper reviewed the effects of rising temperature, CO<sub>2</sub> enrichment and water status change on grassland ecosystem recent several years, and put forward on 8 key scientific issues. It is believed that this paper will be useful to deeply understand the response of grassland ecosystem to global change and to discovery the methods that weaken the negative effects of global change, inspire mind, simulate interest, and provide the study basis.

**Key words:** Global change Grassland ecosystem CO<sub>2</sub> enrichment Water deficit High temperature