

陆地生态系统碳循环的多尺度试验观测 和跨尺度机理模拟*

曹明奎** 于贵瑞 刘纪远 李克让

(中国科学院地理科学和资源研究所, 北京 100101)

摘要 准确估计陆地碳汇时空变化是预测气候变化和执行温室气体控制协议的基础. 近 10 年来, 以大型试验环境控制、梯度相关测定和定量遥感为代表的新技术手段的应用推动了多尺度生态观测网络的建立, 获得和积累了大量有关陆地生态系统碳循环变化的数据. 但是这些高强度和多尺度观测并没有显著降低对陆地碳汇及其变化估计和机理认识的不确定性. 其主要原因是这些观测主要是在各个尺度上分别进行的, 而生态系统碳循环变化取决于从生物个体的短期反应到区域生态系统格局长期变化各个尺度过程的相互作用. 试验和观测总是在特定尺度上进行的, 认识和定量表达跨尺度相互作用需要应用机理模拟的方法. 但是, 现有的生态机理模型以单一尺度试验观测数据为基础, 不能现实地模拟生态系统大尺度格局、结构和过程对环境变化的动态响应和适应. 估计和预测由多尺度过程相互作用决定的陆地碳汇变化要求构建新的生态系统理论框架和机理模型, 集成和定量表达从生理生态过程响应到生态系统格局适应性变化的传递机理和非平衡生态系统演替机制. 多尺度数据-模型融合(Data-model fusion)是近年来发展起来的生态系统碳循环研究的新方法, 它包括应用多尺度观测数据建立跨尺度机理模拟模型; 应用多种观测数据在不同尺度上对模型进行检验和验证; 应用动态观测数据连续驱动和引导机理模拟运行, 以现实地估计和预测生态系统碳循环时空变化. 总之, 陆地碳汇研究的突破口在于应用多尺度试验观测和跨尺度机理模拟方法认识和定量表达不同尺度生态系统过程相互作用对生态系统碳循环通量和贮量的控制作用.

关键词 全球气候变化 陆地生态系统碳循环 多尺度试验观测 跨尺度机理分析与模拟

陆地生态系统当前从大气吸收大量 CO₂, 在一定程度上减缓了人类活动导致的大气 CO₂ 浓度增长和

2004-07-14 收稿, 2004-11-01 收修改稿

* 国家重点基础研究发展规划项目(编号: G2002CB412507)和国家杰出青年自然科学基金项目(批准号: 40425103)及中国科学院知识创新工程重大项目(编号: KZCX1-SW-01-01A)共同资助

** E-mail: caomk@igsnr.ac.cn

气候变化^[1]. 受各种环境、生物和人为因素的影响, 陆地生态系统碳吸收具有很高的空间分异和时间变化. 预测气候变化要求准确地估计陆地生态系统碳吸收量及其时空变化. 联合国气候变化框架公约 (Kyoto Protocol) 已经把人为活动造成的生态系统碳吸收或排放纳入到全球温室气体控制体系之中, 此公约的有效执行要求在国家尺度上计量、监测和确认这些碳吸收或释放量的变化^[2]. 因此认识、估计和预测陆地生态系统碳循环变化不仅是一个重大科学问题, 而且与国家利益和国际关系密切相关. 自上世纪 80 年代后期以来, 各个国际和国家科学组织都把陆地生态系统碳循环作为全球变化研究最重要的前沿领域之一.

尽管已经开展了大量的研究, 目前对陆地生态系统碳吸收量、地区分布、时间变化及其控制机理还缺乏明确的认识^[1]. 为进一步加强陆地生态系统碳循环研究, 近年来国际组织和各国都启动了新的碳循环研究重大计划, 如国际全球碳循环计划 (Global Carbon Project)^[3], 北美碳研究计划 (North American Carbon Program)^[4] 和中国陆地生态系统碳循环及其驱动机制研究计划. 这些高资助强度和长时间跨度的研究计划将决定未来 10 年陆地生态系统碳循环研究的进展, 它们需要根据全球变化科学及其相关学科和技术手段的进展及时调整和更新概念框架、研究方向和技术路线. 相对于以往的项目, 这些计划强调多学科和多种技术手段的综合应用, 把地球系统的碳循环作为一个整体进行研究. 例如, 全球碳循环计划^[3]打破大气、海洋和陆地的界线, 强调地面与空间观测、控制试验与变化监测、实际观测与模型模拟以及自然与社会科学方法的有机结合, 在人类活动-环境变化相互作用的框架下开展生态系统碳循环变化研究. 但是这些研究计划对解决碳循环研究中的关键问题-多尺度生态系统过程相互作用机理分析、定量表达和变化预测^[5,6]-没有提出明确的思路和方法.

陆地生态系统碳循环一方面取决于区域和全球尺度气候和生物分布格局, 另一方面受控于微观环境条件、生物个体特征和生理生态过程; 既受长期气候变迁、生物地球化学演化和生态系统演替的影响, 又与短期气候波动和生物生理生态反应密切相关;

既与环境 and 生物的自然变化有关, 也受人类活动干扰和管理措施的影响. 同任何复杂系统一样, 生态系统功能和行为取决于不同层次过程的相互作用. 估计陆地碳汇时空变化和揭示其控制机理的关键在于认识、定量表达和预测多尺度过程相互作用对生态系统碳循环的影响^[5,6]. 以往的生态系统碳循环研究尽管进行了多尺度试验和观测, 但缺乏对不同尺度过程相互作用的机理认识、定量分析和动态模拟^[7]. 本文将综述过去 10 年应用各种新技术手段对陆地生态系统碳循环进行的多尺度试验和观测, 总结在碳吸收定量估计和机理认识方面的重要进展; 分析多尺度观测、跨尺度机理分析和模拟的发展动向, 阐述以此为基础的新一代生态系统理论和模型的建立和应用, 为陆地生态系统碳循环研究提供新的概念框架和技术路线.

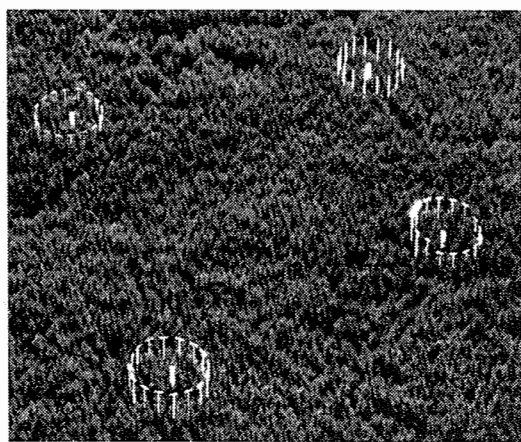
1 多尺度生态系统试验和观测

一直到 20 世纪 90 年代初, 生态系统碳循环机理研究的对象还主要是微观生态生理过程 (如光合和呼吸) 和生物个体生长发育对单个环境要素变化的短期反应^[8]. 当时大尺度生态系统碳循环研究主要是利用土地利用统计和植被分布调查资料^[9] 和经验模型 (如迈阿密模型)^[10,11] 估计生态系统碳贮量和生产力的空间分布及其变化, 但这些资料以定性描述为主, 应用的经验模型不涉及碳循环变化的过程机理. 在此背景下, 开展大尺度和长期控制试验、定量观测和机理模拟成为生态系统碳循环研究的前沿领域和主攻方向. 近 10 年来, 以大型试验环境控制、涡度相关测定和定量遥感为代表的新技术手段发展迅速, 并应用于建立从样点到全球的多尺度试验和观测网络. 以下介绍这些试验和观测及其对生态系统碳循环认识取得的重要进展.

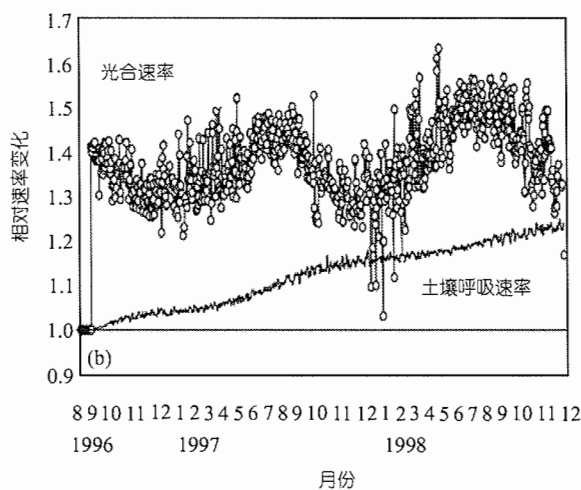
1.1 应用大型环境控制设施进行生态系统水平上的试验研究

估计陆地生态系统碳吸收首先需要认识它对环境条件变化的反应, 尤其是在全球环境快速变化 (如大气 CO₂ 升高和变暖) 的背景下. 这些研究主要是应用人工控制试验的方法. 由于技术条件的限制, 20 世

纪 90 年代以前控制试验的对象主要以小型生物个体和种群(如草本植物和树幼苗)为主, 而且应用的小型试验环境控制设施限制生物正常生长发育, 得到的试验结果不能反映自然状态下生物对环境变化的反应^[8]. 20 世纪 90 年代以后开始应用大型试验环境控制设施(Controlled Environmental Facilities, CEFs), 如开顶式生长箱(OTC)和自由 CO₂ 浓度升高试验(Free-Air CO₂ Enrichment, FACE)^[12]等, 把碳循环试验研究对象扩展到大型生物群落(如森林)和整个生态系统(图 1). 在碳循环试验研究中, 常规技术无法直接测定和区分植物光合作用, 自养呼吸和土壤异养呼吸所产生的 CO₂ 通量, 因此不能准确揭示这些过程对环境条件变化的反应. 近年来发展起来的稳定同位素测定技术使定量测定和区分这些过程成为可能^[13], 这种测定技术以光和呼吸过程对 CO₂ 碳氧同位素含量不同影响为基础. 应用这些试验环境控制装置和现代测定技术的生态系统研究目前已形成了地区或全球性的网络, 如 CO₂ 浓度升高试验网络(The Elevated CO₂ Network), 生态系统增温研究网络(The Network of Ecosystem Warming Studies, NEWS), 和生物-大气稳定同位素测定网络(The Biosphere-Atmosphere Stable Isotope Network, BASIN).



(a)

图 1 大型试验环境控制装置 FACE(Free Air CO₂ Enrichment)

(a) 该装置应用于研究自然状态下森林生态系统碳循环对大气 CO₂ 浓度升高的响应; (b) 该图显示了应用该试验设施得到的 CO₂ 浓度升高 (200×10^{-6}) 后森林光合作用和土壤呼吸的变化, 揭示了光合作用初始反应远远大于土壤呼吸, 生态系统碳固定速率明显提高, 但随时间推移土壤呼吸速率稳步增长, 生态系统碳固定速率逐渐减少^[14]

和碳固定能力^[24,25]. 土壤有机碳分解速率对温度变化的敏感度随温度升高而下降, 因此气候变暖对于土壤碳释放的促进作用可能小于以往的估计^[26,27]. 但是, 长期定位观测表明土壤呼吸对温度升高的敏感性仍然高于植物生长, 气候变暖可能使高纬度生态系统从碳汇转变为碳源^[25,28].

1.2 应用涡度相关技术连续测定生态系统碳通量变化

陆地生态系统与大气碳交换通量在不同时间尺度上(如日、季节、年度和年代)有完全不同的变化特征, 所以准确估计陆地生态系统碳吸收必须进行碳交换通量的长期和连续观测. 近 10 年来成熟起来的涡度相关技术使这种观测成为可能, 它是通过测定 CO₂ 浓度和风速垂直变化相关性确定植被冠层与大气界面的 CO₂ 交换通量. 20 世纪 80 年代后期红外波谱仪的商业化生产才使这种技术应用于 CO₂ 通量长期连续测定^[29]. 自从 1990 年开始应用该技术进行全年碳通量连续测定^[30]以来, 全球已建立了约 250 个涡度相关通量观测站点, 其中已有约 10 个已进行了 10 年以上的连续测定, 形成了区域(EuroFlux, AmeriFlux, AsiaFlux 和 ChinaFlux 等)和全球(FluxNet)碳通量测定网络.

涡度相关通量测定的独特贡献首先是揭示了生态系统碳通量的日、季节和年际波动特征及其对环境

因素变化的相关性(图 2). 这些研究表明生态系统碳吸收在不同时间尺度上的变化取决于不同的环境因素和过程: 日变化与太阳辐射波动吻合^[31,32]; 季节和年度变化与温度和土壤水分条件直接相关, 也受植物物候和凋落物周转变化的影响^[29,33]; 年代际变化主要与植物群落结构、组成和演替历史有关^[32-34]. 碳通量空间特征与环境条件分异相关性不显著, 但与植物类型或土壤有机质等生物因素密切相关^[29,33]. 生态系统与大气的净交换量随气候条件的波动和生物生命周期更替(如从快速生长、成熟到衰亡)的年际变率高达 300%以上^[29,35], 因此短期, 间断性的测定结果不能揭示生态系统碳循环通量长期变化特征.

通量测定还为重新认识陆地碳汇区域分布提供了数据. 大气观测和遥感数据显示北半球中高纬度森林碳吸收与气候变暖导致的植物生长期延长有关^[36,37], 热带和亚热带森林对陆地碳汇贡献不大^[38]. 但是, 欧洲通量网络 15 个观测点的数据表明高纬度森林碳吸收速率低而且年际变化大, 成熟的寒带针叶林基本上处于碳平衡状态; 低龄针叶林是一个碳汇, 但吸收速率低于地中海温带森林; 所有观测点植物生物量都在增加, 但一些高纬度观测点向大气释放 CO₂; 通量测定还发现随纬度升高森林光合固碳速率变化不大, 但土壤呼吸对气候变暖的敏感性增加, 因此高纬度生态系统碳循环对气候变暖的反应可能主要决定于土壤呼吸的变化^[39]. 涡度相关测定发现

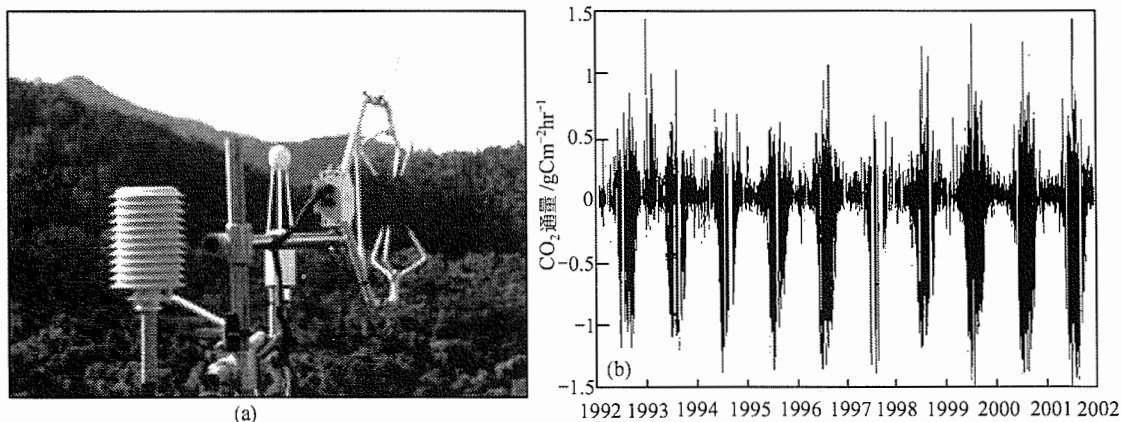


图 2 (a) 涡度相关技术应用于生态系统与大气 CO₂ 交换通量的连续和长期测定, 它是近 10 年来发展起来的对生态系统碳循环进行定量观测的独特和有效方法; (b) 显示了应用该技术得到的美国哈佛森林(Harvard Forest)CO₂ 净交换通量以小时为时间单元、连续 10 年的变化, 为揭示生态系统碳循环在不同时间尺度上的变化特征及其环境和生物控制机制提供了数据^[32]

热亚马逊未扰动热带森林吸收大量的 CO_2 ^[40-42], 基于这些测定数据的估计显示未扰动热带亚热带森林可能吸收 $0.5\sim 3.0 \text{ Gt C} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[43], 但是也有研究指出受扰动的热带森林向大气释放 CO_2 ^[44].

涡度相关通量测定的优势在于确定生态系统碳通量的连续变化, 认识碳循环生理生态过程机理及其与环境条件的关系. 尽管现在已形成区域性和全球性的网络, 但它仍然是一种小尺度观测方法, 其结果本身只代表特定生态系统在特定环境中的碳循环特征, 不能直接外推到区域尺度. 涡度通量测定本身还存在一些悬而未决的问题. 例如, 涡度相关测定的能量收支还存在不平衡(闭合)问题, 显热和潜热总和比净能量输入少 $10\%\sim 30\%$ ^[45], 这意味着这种方法测定的碳循环通量有一定的误差; 夜间大气逆温层的形成阻止 CO_2 向上扩散, 导致 CO_2 向植被冠层外泄漏(drainage), 在植被冠层-大气界面测定的 CO_2 通量可能低于夜间呼吸作用的 CO_2 产生量, 高估生态系统碳吸收^[35]; 在复杂地形和大气不稳定地点测定的生态系统碳吸收与其他方法估计结果的差别高达 $80\%\sim 200\%$ ^[45]. 一些通量观测点得到的生态系统净吸收量的多年平均值高达 $500 \text{ gC} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, 高于植物生物量和土壤碳测定结果 $2\sim 3$ 倍^[46]. 对于生态系统碳循环的长期变化, 涡度相关通量测定不是最经济有效的方法, 精确度也可能小于常规生物量和土壤碳储量清查的方法.

1.3 应用定量遥感观测生态系统碳循环空间格局动态变化

缺乏大尺度生态系统格局和过程的定量、动态观测一直是限制碳循环研究进展的主要障碍, 近 10 年来遥感技术以及数据处理能力的迅速发展和基于遥感观测的生理生态理论研究的进展才使之成为可能^[47-49]. 地球资源卫星和气象卫星已进行了近 30 年的全球连续观测, 新卫星系统如美国宇航局的地球观测系统将在未来 15 年提供精确度和分辨率更高的生态系统变化观测数据. 自从 Tucker 等人有关地面对可见光和近红外光吸收的差别(一般以 Normalized Difference Vegetation Index, NDVI, 表达之)与植被光合作用相关性的开拓性研究^[47]以来, 遥感已成为

观测土地利用、植被分布和生产力变化的主要手段^[48,49]. 以往有关土地利用对陆地生态系统碳循环影响的研究采用以行政区(如国家, 省或州)空间单元的调查和统计资料^[50], 这些资料往往缺乏明确的时空变化定量信息. 遥感数据已被应用于确定高分辨率(1 km 到 500 m)的全球植被分布及其时间变化^[51,52]. 遥感对植被光合有效辐射吸收的测定为估计植被生产力和碳固定变化提供了基础, 以遥感数据驱动的植被生产力模型^[53-55]得到迅速发展和广泛应用. 基于遥感观测的植被覆盖和生产力早期研究集中于其空间分布和季节变化^[53-55], 近年来应用于年际波动和长期变化趋势的探测与监测(图 3)^[56-59].

陆地生态系统碳汇的发现和定量估计一直以大气测定的间接方法为基础, 卫星遥感观测第一次为此提供了大尺度直接生态观测证据^[37]. NDVI 升高和植物生长期延长意味着植被固碳能力增强. 遥感观测显示北纬 45 度以上 NDVI 在 20 世纪 80 年代增长 9%, 植物生长期提前 6 d, 其中欧亚大陆提前 10 d 以上; 90 年代 NDVI 增长 8%, 植物生长期提前 2 d, 其中在北美提前 4 d 以上^[60]. 基于 NDVI 变化估计的北半球中高纬度地区植被碳储量在过去 20 年每年增加 0.68 Gt , 其中 70% 和 20% 发生在欧亚和北美大陆^[60]. 根据 NDVI 与温度的同步增长, 一些研究推论北半球中高纬度地区植被生产力提高对气候变暖产生负反馈^[61-63]. 应用遥感数据估计的植被净初级生产力每年增加 $0.5\%\sim 0.8\%$, 北半球低纬度热带和亚热带地区比中高纬度有更高的增长速率^[57,58], 与涡度相关通量观测结果吻合^[40-42]. 以 NDVI 作为主要输入变量的生物地球化学模型模拟显示北方寒温带森林碳净吸收速率在过去 20 年的平均值为 $0.2 \text{ Gt C} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[63]. 应用统计和普查数据估计的土地利用变化导致的碳释放量为 $1.6\sim 2.2 \text{ Gt C} \cdot \text{a}^{-1}$, 在过去 10 年减少 10% ^[64], 但遥感观测表明这种碳释放只有 $0.9 \text{ Gt C} \cdot \text{a}^{-1}$, 但增加了 11% ^[65,66]. 目前广泛引用的全球陆地碳汇总量是根据工业和土地利用 CO_2 释放、大气 CO_2 增长和海洋 CO_2 吸收速率之差估计的^[1]. 如果基于遥感观测的土地利用碳释放速率是正确的, 实际的陆地碳汇可能远远低于目前的估计^[66], 更接近于生态系统碳储量清查结果^[67], 也能反应它在过去 20 年的增加趋势^[68,69].

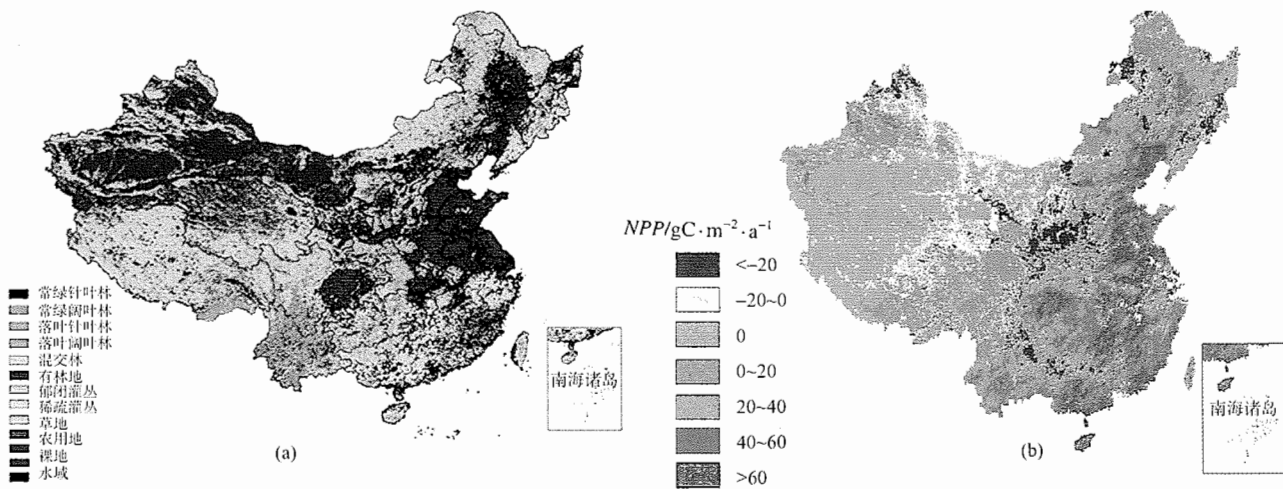


图3 卫星遥感目前是进行区域和全球尺度生态系统分布和生产力时空变化动态观测的唯一手段

(a) 显示遥感观测的 1km 中国陆地植被功能类型分布^[51]; (b) 从 20 世纪 80 年代到 20 世纪 90 年代陆地年平均净初级生产力(NPP)格局的变化^[59]

遥感是目前进行生态系统变化大尺度、连续和定量观测的唯一可行手段,但它不能直接测定碳通量和贮量的变化,需要对遥感观测数据进行一系列处理、转换和反演才能估计陆地生态系统碳汇的变化.它在生态系统碳循环研究中的优势在于观测环境条件(如气候,辐射和土壤水分)、植被分布格局与活动(如植被分布、组成、叶面积和有效辐射吸收)和土地利用(森林砍伐、恢复、种植和农田弃耕)等动态变化,为生态系统模型运行提供高分辨率和实时变化数据.目前生态系统碳循环研究还主要应用光学卫星数据,雷达和激光遥感的发展将提供更可靠的数据来源,它们一方面减少了大气条件和云量对遥感观测的干扰,另一方面可提供植被三维结构变化数据,可极大地提高对植被分布,类型和生物量估计的精确度和可靠性^[70].即将发射的美国宇航局植被冠层激光遥感卫星(Vegetation Canopy Lidar)可以使植被分布,高度和生物量估计的精确度提高 5~10 倍^[70].尽管如此,受各种因素(如传感器精确度,大气条件,天气和卫星轨道变化等)干扰,以遥感为手段的生态系统观测还有很大的不确定性,尤其是应用系列卫星对长期变化趋势的观测.卫星平台和传感器的替换,同一卫星平台在不同时期和不同卫星平台运行轨道的差异会给遥感观测带来很大的误差.另外,基

于遥感的生态系统动态变化观测还需要应用地面数据进行验证,但目前地面生态观测远远滞后于遥感观测.

1.4 基于大气测定和反演模拟的陆地碳汇估计

全球陆地碳汇的年际变化和地区分布数据主要来自于大气 CO_2 浓度和碳氧同位素测定和以此为基础的反演模拟(Inverse modeling)^[68,69].大量研究表明北半球大气 CO_2 浓度夏季下降和冬季上升与植被生长和碳固定的季节变化吻合^[36],大气 CO_2 浓度增长速率的年际波动主要来源于陆地生态系统碳吸收速率的变化^[1].因此,大气 CO_2 浓度季节特征和年际波动的变化包含陆地生态系统碳吸收变化的重要信息.由于陆地和海洋生态系统碳循环对大气碳氧同位素的不同影响,测定大气碳氧同位素变化成为区分和估计陆地和海洋碳汇一个有效方法^[71].目前大气 CO_2 浓度和碳氧同位素观测已从海洋扩展到陆地,取样密度也大大提高.基于这些观测数据对陆地碳汇分布动态变化估计是应用大气传输模拟的方法,它根据大气 CO_2 释放及其在大气中传输动力学机制,从测定的 CO_2 浓度空间变化特征反推陆地碳汇的区域分布和时间变化,即反演模拟.

大气测定和反演模拟已应用于估计过去 20 年全

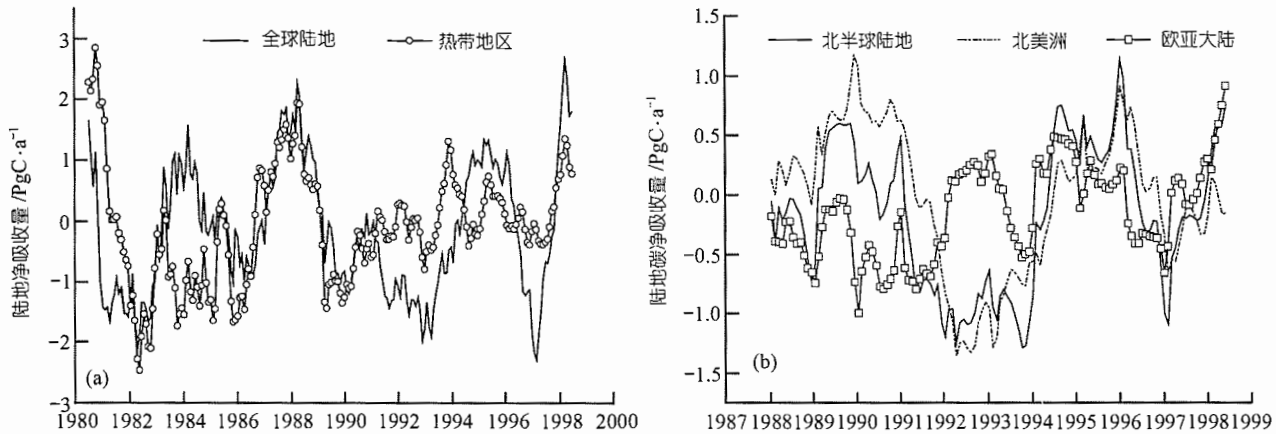


图4 全球陆地碳汇及其区域分布变化的估计主要依赖于大气 CO_2 和同位素浓度测定和以此为基础的大气反演模拟。本图显示了应用这种方法估计的全球(a)和主要区域(b)陆地-大气净交换量在过去 20 年的动态变化(负值为碳吸收, 正值为碳释放)^[68]

球陆地-大气碳净交换量的季节、年度变化和地区分布^[68,69]。结果表明陆地碳净吸收量从 20 世纪 80 年代的 $0.2\sim 0.4 \text{ Gt} \cdot \text{a}^{-1}$ 增加到 20 世纪 90 年代 $0.7\sim 1.4 \text{ Gt} \cdot \text{a}^{-1}$ (图 4), 陆地碳汇(陆地净吸收与土地利用碳释放之和)年平均总量在 $2.0\sim 4.0 \text{ Gt} \cdot \text{a}^{-1}$ 之间^[1]。早期的大气测定和反演模拟显示陆地碳吸收主要发生于北半球中高纬度地区^[36,38], 热带和亚热带地区释放大量的 CO_2 。但最近的一些结果指出, 热带和亚热带生态系统不是一个明显的碳源, 甚至吸收一定的 CO_2 ^[72,73]。由于热带和亚热带森林砍伐导致大量的碳释放 ($1.6\sim 2.0 \text{ Gt} \cdot \text{a}^{-1}$)^[64], 该地区的碳平衡或吸收意味着其非扰动生态系统是一个重要碳汇^[74], 生态系统碳通量测定也支持这种推论^[40-42]。对于陆地碳汇在各大洲的分布, 各种大气反演模拟估计的 20 世纪 90 年代北美和欧亚大陆碳汇平均值分别为 0.8 和 $1.7 \text{ Gt} \cdot \text{a}^{-1}$, 热带亚热带地区和南半球的陆地碳汇平均值为 $0.4 \text{ Gt} \cdot \text{a}^{-1}$, 东亚和太平洋地区没有明显的碳吸收或释放^[1]。

大气测定和反演模拟是估计全球陆地碳汇及其在各大洲分布格局的有效方法, 但由于大气 CO_2 快速交换和混合以及大气观测站点有限, 很难给出高分辨率的地区或国家尺度陆地碳汇分布^[69]。目前, 对大气碳氧同位素背景值历史变化的认识还很有限, 以此为基础的陆地碳汇估计还有一定的不确定性^[75]。另外, 大气测定和反演模拟是一种不涉及生态系统碳循环过程的间接估计方法, 不能为所估计的陆地碳汇时空变化提供机理解释。

2 跨尺度生态系统过程机理分析与定量表达

2.1 多尺度试验观测与跨尺度机理分析

上述分析表明过去 10 年生态系统试验和观测研究获得了有关生态系统碳循环变化的大量数据, 但是对陆地碳汇的大小、地区分布和时间变化估计及其机理的认识仍存在很大的不确定性。例如, 应用不同方法和数据估计的全球陆地碳汇有很大的差别, 而且变化范围随着新方法和数据的应用而增大。基于大气测定反演模拟的陆地碳汇比生态系统碳储量清查结果高一倍以上^[67,76]。涡度相关测定的生态系统-大气净交换量与常规碳储量变化测定结果的差别在 $60\%\sim 170\%$ 之间^[29]。基于遥感观测的研究指出, 高纬度陆地生态系统通过碳吸收对气候变暖形成负反馈^[61-63], 这与生态系统试验长期观测结果正好相反^[25,28]。应用遥感数据估计的土地利用碳释放变化^[65,66]与应用统计数据的结果^[64]相差一倍以上。气候变化公约仅计量人为活动(如土地利用变化如农田弃耕和人工造林等)造成的碳吸收, 所以需要区分“自然”(如气候变化、大气 CO_2 浓度增加和氮沉降等)和人为因素在陆地碳汇形成中的作用, 但目前的各种估计有很大的差异^[76-79]。

造成这些不确定性的一个主要原因是以往的研究主要是在各个尺度上分别进行的, 缺乏对不同尺度生态系统过程相互作用的机理研究。像任何复杂系统一样, 生态系统在不同层次上(例如叶片、个体、

群落和区域等)有不同的主导因素和过程,而且其整体行为在很大程度上取决于不同层次因素和过程的相互作用^[5,6].生态系统碳循环的空间分异一方面决定于大尺度的气候条件、地貌地形、水文循环和生态格局,另一方面受小尺度微气象、土壤条件、植物种类和管理措施的影响;时间变化既受控于快速变化(以秒、分和时为单位)的生物物理和生理过程(如蒸发蒸腾、光合作用和呼吸作用等),又受缓慢(以数十年和世纪为单位)变化的生态过程(如气候演变、物候变化、植被-土壤系统演替和物种迁移等)的影响;微观的生理生态过程和生物个体反应与大尺度生态格局、能量转换和物质循环相互作用,共同决定生态系统碳通量和贮量的变化.多尺度的独立观测只能描述不同尺度生态系统的变化,不能得到对不同尺度过程相互作用决定的生态系统整体功能的认识,甚至不能揭示各个尺度过程本身的变化机理.因此估计陆地碳汇时空变化必须认识和定量表达不同尺度生态系统过程的相互作用及其对碳循环变化的控制机制.

2.2 跨尺度过程相互作用的机理模拟

试验和观测总是在特定尺度上进行的,仅依靠试验和观测不能认识和预测不同尺度主控因素或过程的相互作用^[7,15].多尺度试验和观测为认识这些相互作用提供了数据,但这种认识需要在不同尺度数据之间建立联系,进行跨尺度过程相互作用机理分析.在生态系统碳循环研究中应用的跨尺度分析方法主要是传统的“自下而上”(Up Scalling)和“自上而下”(Down Scalling)方法^[5].“自下而上”方法一般直接把小尺度样点观测结果或生理生态机理直接外推到大尺度上.有限的样点观测一方面不足以反映生态系统高度的时空变化,另一方面很难揭示掩盖于高度的微观变异之中的宏观过程机理和控制机制.例如,植物个体和种群微观试验得到得 CO₂“施肥”效应大大高于生态系统水平试验观测结果^[15],在同一地点应用微观通量测定和宏观生态清查方法得到的生态系统碳吸收相差一倍以上^[29].“自上而下”的方法一般是应用统计分析的方法在大尺度格局和状态变化与控制因素之间建立相关关系,但不能为这种关系

提供机理解释,而且有限的大尺度定量数据和统计分析误差经常导致不正确或非普适性的相关关系^[5].例如,许多遥感观测研究发现过去 20 年生态系统生产力与降雨量变化相关性很低^[53,63,80],但过程机理研究显示降雨量增加可能是北半球陆地碳汇增加的主要原因^[81].

跨尺度分析必须能够表达不同尺度过程之间的机理联系和定量关系,例如,植物气孔传导和光合作用反应与植物碳氮分配和形态结构变化的相互关系;植物碳氮摄取相对速率如何导致植物和土壤碳氮比、有机质分解和土壤-植物系统碳氮循环的变化;植物种类之间相对生长速率和竞争优势的变化如何导致植被结构、组成和分布的变化等.这些跨尺度相互作用往往掩盖于特定尺度过程和因素的作用之中,难于应用统计分析的方法辨识和定量表达.基于生理生态过程的机理模拟(Mechanistical or process modeling)是定量分析和表达跨尺度相互作用的最有效方法^[7].

生态系统机理模拟是过去 10 年碳循环研究中发展最快的领域之一.各种类型的生态机理模型不断出现,它们(不包括生物地理经验模型)基本上可分为生物地球化学模型和动态全球植被模型(Dynamic Global Vegetation Model, DGVM)两大类,应用于研究陆地生态系统生产力、碳循环通量和贮量对环境变化和人类活动的响应(图 5).例如, Melillo 等人^[82]应用生态机理模型首次估计了全球陆地生态系统生产力的空间分布及其对大气 CO₂ 浓度倍增和相应气候变化的反应,表明气候变化将显著地提高陆地生态系统生产力; Cao 和 Woodward^[83]首先模拟了过去和将来 100 年陆地生态系统碳循环对气候变化的动态反应,发现陆地生态系统从上一世纪初成为一个碳汇,并在过去几十年快速增长,但在本世纪中期将达到饱和.生态模型还被应用于估计土地覆盖变化对陆地生态系统生产力和碳贮量的影响^[84]. Cramer 等人应用 6 个 DGVM 模拟全球陆地生态系统碳循环对气候变化的动态反应,发现不同模型估计的当前和本世纪末陆地碳汇分别变化范围在 0.6~3.0 和 0.3~6.6 之间^[85]. Cox^[86]和 Friedlingstein 等人^[77]耦合生态机理模型与气候模型研究陆地生态系统碳循环与气候

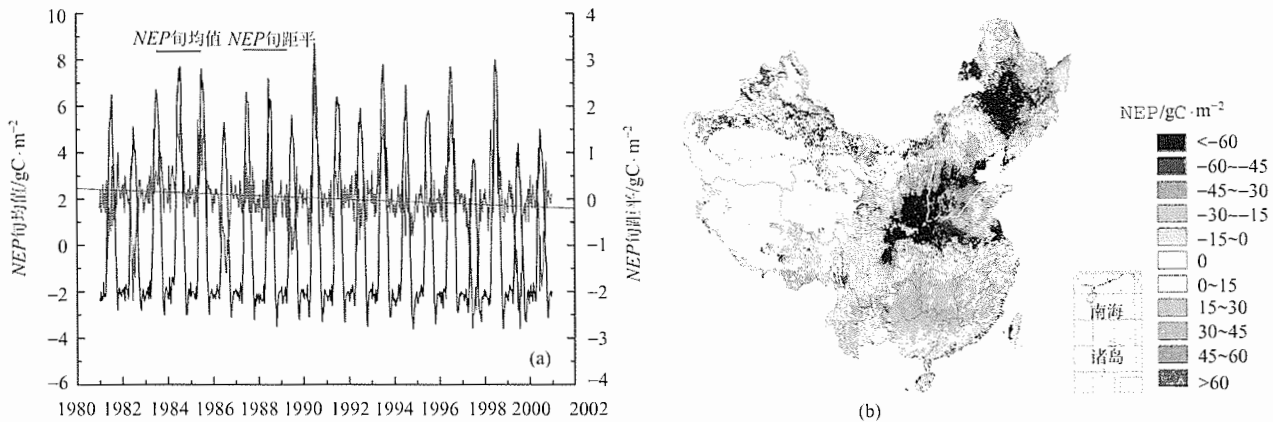


图5 应用生态系统机理模型估计的过去20年中国陆地净生态系统生产力(NEP, 净碳吸收或释放)的时间(a)和空间(20世纪90年代与80年代年均值之差)变化^[59](b)

结果显示 NEP 有很高的季节和年度变率, 并出现下降趋势(a); NEP 下降主要发生在暖化和干旱并发的东北和华北地区, 而在降雨量增加的南方和西北地区升高(b)

变化的相互作用, 预测陆地生态系统将在本世纪从一个碳汇变为一个碳源.

尽管现有的模型模拟促进了对陆地生态系统碳循环时空变化的认识, 但是所估计的陆地碳汇变化的可靠性和可信度都很低. 这些模型的大多数建立在20世纪90年代中期之前, 由于当时缺乏大尺度、长期生态试验和观测数据, 所以偏重于对小尺度(如叶片, 植株和样点)生理生态过程及其对环境变化的短期反应的模拟, 而且没有经过充分验证与检验. DGVM 在很大程度上是生物地理经验模型和生物地球化学模型的直接组合^[85], 还不能描述大尺度植被格局和结构动态变化及其与小尺度生理生态反应的机理联系. 因此, 分析和表达多尺度碳循环过程相互作用要求建立新一代生态系统机理模型.

2.3 新一代生态系统机理模型

建立新一代生态系统机理模型要求认识和定量描述不同时间和空间尺度生理生态过程之间的机理联系和集成表达它们对生态系统碳循环的控制作用. 多尺度生态试验和观测为建立和发展这种模型提供了数据, 但是碳循环过程机理研究仍然集中于小尺度、短期生理生态过程. 对大尺度格局和结构动态变化还缺乏深入认识和定量数据, 这是建立新一代生态机理模型的主要障碍. 对于环境长期变化和干扰,

生态系统除了直接反应, 还有复杂的适应性变化^[16,21]. 适应性(Acclimation)是生态系统对环境变化初始反应(Primary reactions)的一系列生态生理调节性行为(adjustments)及其后果^[21,87]. 它发生于从生理过程、个体形态、种群关系和群落组成各个层次, 一般在较长时间尺度上(数年到几十年)才表现出来, 是生态系统大尺度格局和结构变化的机理基础. 因此建立新一代生态机理模型的关键在于认识和表达小尺度生理生态响应与大尺度格局和结构适应性变化的机理联系.

表达生态系统适应性变化及其在不同尺度之间的传递需要创建一个合理的理论框架. 目前对适应性的解释还主要应用经典生态学理论, 如资源平衡理论^[88,89]和最优分配假说^[90,91]等, 但它们都存在明显的缺陷. 例如, 根据资源平衡理论, 环境变化打破植物对各种资源要素(如光、水、碳和矿质养分)相对摄取速率的平衡, 为保持或恢复平衡, 植物调整营养要素在各器官间之间的分配比例, 植物整体(whole-plant)结构(如根茎叶比例)和功能(如叶冠光合固定与根系水分和氮素吸收能力)发生适应性变化, 改变不同植物种类的相对竞争优势, 从而导致植被组成和格局的演替. 基于该理论的生态系统模型必须预先假定不同环境条件下的生态系统平衡态及其转变途径, 但是在全球环境迅速变化和人类活动强烈干

预的背景下,生态系统很少会达到或接近平衡态,也不一定向平衡态方向变化.资源最优分配假说认为植物为获取最大的竞争优势,对资源(如光合产物和氮素)在各个器官之间进行最优分配以实现最高生长速率或最大生长量^[90,91],基于这一假说的模型对碳氮分配和植物生长的模拟与实际测定结果有很大差异^[92,93].因此建立新一代生态系统模型需要发展新的生态系统理论,尤其是有关非平衡生态系统变化和演替理论.

2.4 多尺度数据-模型融合系统(Data-Model Fusion System)

传统生态模型的建立以单一尺度、零散(少量和非系统)的试验和观测数据为基础,而新一代生态系统模型的建立将应用多尺度、大量的试验和观测数据.应用这些数据辨识和定量表达多尺度和跨尺度生态生理过程需要新的方法和工具.近年来,基于多尺度观测的数据-模型融合方法开始在碳循环研究中得以发展和应用^[94-97].数据-模型融合首先是应用多尺度观测数据通过“前推”(forward)和“反演”(inverse)相结合的方法优化模型结构和参数值^[95,96].“前推”是建立生态模型的传统方法,即应用单一尺度观测数据和理论推演事先确定的模型结构和参数,而“反演”是应用数学优化方法从多尺度观测结果来反推模型结构和参数^[95,98].例如,目前广泛应用的生态机理模型对植被生产力的计算是以叶片尺度观测的气孔传导和光合反应为基础,而新一代模型将进一步应用(涡度

相关测定的)植被冠层和(遥感观测的)区域尺度结果反推确定气孔传导和光合作用的反应函数和参数.数据-模型融合的第二步是对建立的模型在不同尺度上进行验证,应用多种观测结果检验模型的可靠性.新一代生态系统模型的关键是对多尺度过程及其相互作用的模拟,所以必需应用多尺度观测数据进行检验和验证.随着涡度相关测定和高分辨率遥感数据的积累,可以应用在不同尺度上获得的各种数据,如 CO₂ 净交换通量、NDVI、叶面积指数、有效辐射吸收和植被生产力等数据验证和检验模型在不同尺度上的有效性.最后,数据-模型融合将应用动态观测数据(包括环境和生态系统状态变量)对模型模拟进行连续驱动,检验和引导,现实地预测和预报生态系统动态变化.

3 结论

过去 10 年以大型试验环境控制,涡度相关测定和定量遥感为代表的新技术手段的发展和应用推动了多尺度、长期生态试验和观测系统和网络的建立,获得和积累了大量的试验和观测数据.但是这些高强度和多尺度观测并没有显著降低对陆地碳汇及其变化估计的不确定性,而且各种估计的变化范围随新的方法和数据的应用而增加.其主要原因是这些研究主要是在各个尺度上分别进行的,应用不同方法和在不同尺度上的观测数据得到了对陆地碳汇及其控制机制不同的认识.生态系统是一个典型的复杂系统,小尺度生理生态过程和生物个体反应与大

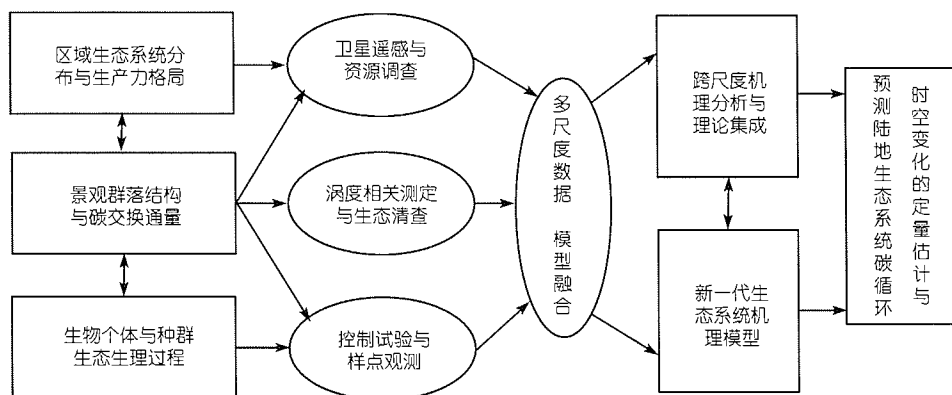


图 6 陆地生态系统碳循环的多尺度试验观测、跨尺度机理分析和数据-模型融合系统

尺度生态格局、能量转换和物质循环相互作用, 共同决定生态系统碳通量和贮量的变化. 在任何单一尺度上研究都不能准确认识陆地碳汇的时空变化.

试验和观测总是在特定尺度上进行的. 多尺度试验和观测为认识不同尺度过程相互作用提供了数据, 但获取这种认识需要应用跨尺度分析方法在这些数据之间建立联系. 基于生理生态过程描述的机理模拟是跨尺度分析的最有效方法和工具. 现有的生态机理模型偏重于对小尺度生理生态过程及其对环境变化的短期反应, 还不能有效地模拟生态系统大尺度格局、结构和过程对环境长期变化的动态响应和适应. 因此, 定量表达多尺度过程相互作用对碳循环的控制作用要求建立新一代生态系统机理模型. 经典生态学理论不能解释不同尺度生态系统过程变化相互作用、从微观生理过程和个体生物学特征到宏观格局与结构适应性变化的传递机理和非平衡生态系统演替机制. 因此发展新的生态系统理论框架是建立新一代生态系统机理模型的基础.

应用多尺度、大量试验观测数据建立新一代生态系统模型需要发展新的数据处理、分析和模拟方法. 多尺度数据-模型融合方法在近年来碳循环研究中得以发展和应用, 它包括应用多尺度观测数据优化生态系统模型的结构和参数; 在不同尺度上用多种观测数据检验和验证模型; 以及应用动态观测数据对模型模拟进行连续驱动, 检验和引导, 现实地预测和预报生态系统的动态变化.

总之, 陆地生态系统碳循环研究的突破口在于认识和定量表达不同尺度生态系统过程相互作用及其对碳循环通量和贮量变化的控制作用(图 6). 多尺度生态试验和观测以及以此为基础的跨尺度机理分析和机理模拟是实现这一目标的必要手段.

参 考 文 献

- 1 Schimel D S, House J I, Hibbard K A, et al. Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature*, 2001, 414: 169~172
- 2 IGBP Terrestrial Carbon Working Group. The terrestrial carbon cycle: implications for the Kyoto Protocol. *Science*, 1998, 280: 1393~1394
- 3 Canadell J G, Dickson R, Hibbard K, et al. Global Carbon Project (2003) Science framework and Implementation. *Earth System Science Partnership (IGBP, IHDP, WCRP, DIVERSITAS) Report No. 1*, Canberra
- 4 Wofsy S, Harriss R. The North American Carbon Program, U.S. Carbon Cycle Science Steering Group, 2002
- 5 Tood T L, Schneider S H. Ecology and climate: research strategies and implications. *Science*, 1995, 269: 334~340
- 6 Canadell J G, Mooney H A, Baldocchi D D, et al. Carbon metabolism of the terrestrial biosphere: a multi-technique approach for improved understanding. *Ecosystems*, 2000, 3: 115~130
- 7 Rastetter E B, Aber J D, Peters D P C, et al. Using Mechanistic Models to Scale Ecological Processes across Space and Time. *BioScience*, 2003, 53: 68~76
- 8 Lawton J H. Ecological experiments with model systems. *Science*, 1995, 269: 328~331
- 9 Houghton R A. Tropical deforestation and atmospheric carbon dioxide. *Climate Change*, 1991, 19: 99~118
- 10 Dai A, Fung I Y. Can climate variability contribute to the "missing" CO₂ sink? *Glob Biogeochem Cycles*, 1993, 7: 599~609
- 11 Smith T M, Shugart H H. The transient response of terrestrial carbon storage to a perturbed climate. *Nature*, 1993, 361: 523~526
- 12 Hendrey G R, Ellsworth D S, Lewin K F, et al. A free-air enrichment system for exposing tall forest vegetation to elevated atmospheric CO₂. *Global Change Biology*, 1999, 5: 293~310
- 13 Yakir D, Sternberg L, das L. The use of stable isotope to study ecosystem gas exchange. *Oecologia*, 2000, 123: 297~311
- 14 Luo Y. Transient ecosystem responses to free-air CO₂ enrichment: Experimental evidence and methods of analysis. *New Phytologist*, 2001, 152: 3~8
- 15 Norby R J, Luo Y. Evaluating ecosystem responses to rising atmospheric CO₂ and global warming in a multi-factor world. *New Phytologist*, 2004, 162: 281~395
- 16 Wolfe D W, Gifford R M, Hilbert D, et al. Integration of photosynthetic acclimation to CO₂ at the whole-plant level. *Global Change Biology*, 1998, 4: 879~893
- 17 Rogers H, Humphries S W. A mechanistic evaluation of the photosynthetic acclimation at elevated CO₂. *Global Change Biology*, 2000, 6: 1005~1011
- 18 Schlesinger W H, Lichten J. Limited carbon storage in soil and litter of experimental forest plots under increased atmospheric CO₂. *Nature*, 2001, 411: 466~469
- 19 Norby R J, Hanson P J, O'Neill E G, et al. Net primary productivity of a CO₂-enriched deciduous forest and the implications for carbon storage. *Ecological Applications*, 2002, 12: 1261~1266
- 20 Oren R R, Ellsworth D S, Johnsen K H, et al. Soil fertility limits carbon sequestration by forest ecosystems in a CO₂-enriched atmosphere. *Nature*, 2001, 411: 469~472
- 21 Pritchard S G, Rogers H H, Prior S A, et al. Elevated CO₂ and plant structure: a review. *Global Change Biology*, 1999, 5: 807~837
- 22 Wedin D A, Tilman D. Influence of nitrogen loading and species

- composition on the carbon balance of grasslands. *Science*, 1996, 274: 1720~1723
- 23 Nadelhoffer K J, Emmett B A, Gundersen P, et al. Nitrogen deposition makes a minor contribution to carbon sequestration in temperate forests. *Nature*, 1999, 398: 145~148
- 24 Rustad L E, Campbell J L, Marion G M, et al. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 2001, 126: 543~562
- 25 Melillo J M, Steudler P A, Aber J D, et al. Soil Warming and Carbon-Cycle Feedbacks to the Climate System. *Science*, 2002, 298: 2173~2176
- 26 Giardina C P, Ryan M G. Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature*, 2000, 404: 858~861
- 27 Luo Y, Wan S, Hui D, et al. Acclimation of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 2001, 413: 622~625
- 28 Oechel W C, Vourlitis G L, Hastings S J, et al. Acclimation of ecosystem CO₂ exchange in the Alaskan Arctic in response to decadal climate warming. *Nature*, 2000, 406: 978~981
- 29 Baldocchi D D. Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future. *Global Change Biology*, 2003, 9: 479~492
- 30 Wofsy S C, Goulden M L, Munger J W, et al. Net exchange of CO₂ in a mid-latitude forest. *Science*, 1993, 260: 1314~1317
- 31 Berbigier P, Bonnefond J M, Mellmann P. CO₂ and water vapour fluxes for 2 years above Euroflux forest site. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 108: 183~197
- 32 Barford C C, Wofsy S C, Goulden M L, et al. Factors controlling long- and short-term sequestration of atmospheric CO₂ in a mid-latitude forest. *Science*, 2001, 294: 1688~1691
- 33 Law B E, Falge E, Gu L, et al. Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 113: 97~120
- 34 Chen J Q, Kyaw T P, Ustin S L, et al. Net ecosystem exchanges of carbon, water, and energy in young and old-growth Douglas-Fir forests. *Ecosystems*, 2004, 7: 534~544
- 35 Anthoni P M, Law B E, Unsworth M H. Carbon and water vapor exchange of an open-canopied ponderosa pine ecosystem. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1999, 95: 151~168
- 36 Keeling R F, Piper S C, Heimann M. Global and hemispheric CO₂ sinks deduced from changes in atmospheric O₂ concentration. *Nature*, 1996, 381: 218~221
- 37 Myneni R B, Keeling C D, Tucker C J, et al. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991. *Nature*, 1997, 386: 698~702
- 38 Ciais P, Tans P P, Trolrier M. A large northern-hemisphere terrestrial CO₂ sink indicated by the 13C/12C ratio of atmospheric CO₂. *Science*, 1995, 269: 1098~1102
- 39 Valentini R, Matteucci G, Dolman A J, et al. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature*, 2000, 404: 861~864
- 40 Grace J, Lloyd J, McIntyre J, et al. Carbon dioxide uptake by an undisturbed tropical rain forest in South-West Amazonia 1992~1993. *Science*, 1995, 270: 778~780
- 41 Malhi Y, Nobre A D, Grace J, et al. Carbon dioxide transfer over a central Amazonian rain forest. *Journal of Geophysical Research* 1998, 103: 31593~31612
- 42 Carswell F E, Costa A L, Palheta M, et al. Seasonality in CO₂ and H₂O flux at an eastern Amazonian rain forest. *J Geophys Res*, 2002, 107: doi: 10.1029/2000JD000284
- 43 Grace J, Malhi Y. Carbon dioxide goes with flow. *Nature*, 2002, 416: 594~595
- 44 Saleska S R, Miller S D, Matross D M, et al. Carbon in Amazon Forests: Unexpected Seasonal Fluxes and Disturbance-Induced Losses. *Science*, 2003, 302: 1554~1557
- 45 Wilson K B, Goldstein A H, Falge E, et al. Energy balance closure at FLUXNET sites. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 113: 223~243
- 46 Saigusa N, Yamamoto S, Murayama S, et al. Gross primary production and net ecosystem exchange of a cool-temperate deciduous forest estimated by the eddy covariance method. *Agricultural and forestry*, 2003, 112: 203~215
- 47 Tucker C J, Townshend J R G, Goff T E. African land-cover classification using satellite data. *Science*, 1985, 227: 369~375
- 48 Schimel D S. Terrestrial biogeochemical cycle: global estimates with remote sensing. *Remote Sens Environ*, 1995, 51: 49~56
- 49 Field C B, Randerson J T, Malmstrom C M. Global net primary production: combining ecology and remote sensing. *Remote Sens Environ*, 1995, 51: 74~88
- 50 Houghton R A. The worldwide extent of land-use change. *BioScience*, 1994, 44: 305~313
- 51 Hansen M C, DeFries R S, Townshend J R G, et al. Global land cover classification at 1km spatial resolution using a classification tree approach. *International Journal of Remote Sensing*, 2000, 21: 1331~1364
- 52 DeFries R S, Bounoua L, Collatz G J. Human modification of the landscape and surface climate in the next fifty years. *Global Change Biology*, 2002, 8: 438~458
- 53 Potter C S, Randerson J T, Field C B, et al. Terrestrial ecosystem production: a process model based on global satellite and surface data. *Global Biogeochemical Cycles*, 1993, 7: 811~841
- 54 Ruimy A, Saugier B, Dedieu G. Methodology for the estimation of net primary production from remotely sensed data. *J Geophys Res*, 1994, 99: 5263~5283
- 55 Prince S D, Goward S N. Global primary production: a remote sensing approach. *Journal of Biogeography*, 1995, 22: 815~835
- 56 Potter C S, Klooster S A, Brook V. Interannual variability in terrestrial net primary production: exploration of trends and controls on regional to global scales. *Ecosystems*, 1999, 2: 36~48

- 57 Nemani R R, Keeling C D, Hashimoto H, et al. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science*, 2003, 300: 1560~1563
- 58 Cao M K, Prince S D, Small J, et al. Satellite remotely sensed interannual variability in terrestrial net primary productivity from 1980 to 2000. *Ecosystems*, 2004, 7: 233~242
- 59 Cao M K, Prince S D, Li K, et al. Response of terrestrial carbon uptake to climate interannual variability in China. *Global Change Biology*, 2003, 9: 536~546.
- 60 Tucker C J, Slayback D A, Prinzon J E, et al. Higher northern latitude normalized difference vegetation index and growing season trends from 1982 to 1999. *International Journal of Biometeorology*, 2001, 45: 184~190
- 61 Myneni R B, Dong J, Tucker C J, et al. A large carbon sink in the woody biomass of Northern forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences(USA)*, 2001, 98: 14784~14789
- 62 Braswell B H, Schimel D S, Linder E, et al. The response of global terrestrial ecosystems to interannual temperature variability. *Science*, 1997, 278, 870~872
- 63 Lucht W, Prentice I C, Myneni R B. Climatic control of the high latitude vegetation greening trend and Pinatubo effect. *Science*, 2002, 296: 1687~1689
- 64 Houghton R A. Revised estimates of the annual net flux of carbon to the atmosphere from changes in land use and land management 1850-2000. *Tellus B*, 2003, 55:378~390
- 65 Achard F, Eva H D, Stibig H P, et al. Determination of deforestation rates of the world's humid tropical forests. *Science*, 2002, 297: 999~1002
- 66 DeFries R S, Houghton R A, Hansen M, et al. Carbon emissions from tropical deforestation and regrowth based on satellite observations for the 1980s and 1990s. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 2002, 99: 14256~14261
- 67 Houghton R A. Why are the estimates of the terrestrial carbon balance so different? *Global Change Biology*, 2003, 9: 500~509
- 68 Bousquet P, Peylin P, Ciais P, et al. Regional changes of CO₂ fluxes over land and oceans since 1980. *Science*, 2000, 290: 1342~1346
- 69 Gurney K R, Law R M, Denning A S, et al. Towards robust regional estimates of CO₂ sources and sinks using atmospheric transport models. *Nature*, 2002, 415: 626~630
- 70 Dubayah R, Drake J. Lidar Remote Sensing for Forestry. *Journal of Forestry* 2000, 98: 44~46
- 71 Francey R J, Tans P P, Allison C E. Changes in oceanic and terrestrial carbon uptake since 1982. *Nature*, 1995, 373: 326~330
- 72 Rayner P J, Enting I G, Francey R J, et al. Reconstructing the recent carbon cycle from atmospheric CO₂, $\delta^{13}\text{C}$ and O₂/N₂ observations. *Tellus*, 1999, 51B: 213~232
- 73 Heimann M. Atmospheric inversion calculations performed for IPCC third assessment report chapter 3 (The carbon cycle and atmospheric CO₂) (Max-Planck-Institute für Biogeochemie, Jena, 2001)
- 74 Malhi Y, Grace J. Tropical forests and atmospheric carbon dioxide. *Trends in Ecology and Evolution*, 2000, 15: 332~337
- 75 Pataki D E, Ehleringer J R, Flanagan L B, et al. The application and interpretation of keeling plots in terrestrial carbon cycle research. *Global Biogeochemical Cycles*, 2003, 1022, doi: 10.1029/2001GB001850
- 76 Janssens I A, Freibauer A, Ciais P, et al. Europe's terrestrial biosphere absorbs 7 to 12% of european anthropogenic CO₂ emissions. *Science*, 2003, 300: 1538~1542
- 77 Friedlingstein P, Bopp L, Ciais P, et al. Positive feedback between future climate change and the carbon cycle. *Geophys Res Lett*, 2001, 28: 1543~1546
- 78 Caspersen J P, Pacala S W, Jenkins J C, et al. Contributions of land-use history to carbon accumulation in U.S. forests. *Science*, 2000, 290: 1148~1151
- 79 Cao M K, Prince S D, Shugart H H. Increasing terrestrial carbon uptake from the 1980s to the 1990s with changes in climate and atmospheric CO₂. *Global Biogeochemical Cycles*, 2002, 161069, doi: 10.1029/2001GB001553
- 80 Goward S N, Prince S D. Transient effects of climate on vegetation dynamics: Satellite observations. *Journal of Biogeography*, 1995, 22: 549~564
- 81 Nemani R, White M, Thornton P, et al. Recent trends in hydrologic balance have enhanced the terrestrial carbon sink in the United States. *Geophysical Research Letters*, 2002, 29: doi, 10.1029/2002GL014867
- 82 Melillo J M, McGuire A D, Kicklighter D W, et al. Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, 1993, 363: 234~240
- 83 Cao M K, Woodward F I. Dynamic responses of terrestrial ecosystem carbon cycling to global climate change. *Nature*, 1998, 393: 249~252
- 84 DeFries R S, Field C B, Fung I, et al. Combining satellite data and biogeochemical models to estimate global effects of human-induced land cover change on carbon emissions and primary productivity. *Global Biogeochemical Cycles*, 1999, 13: 803~815
- 85 Cramer W, Bondeau A, Woodward F I, et al. Global responses of terrestrial ecosystem structure and function to CO₂ and climate change: results from six dynamic global vegetation models. *Global Change Biology*, 2001, 7: 357~373
- 86 Cox P M, Betts R A, Jones C D, et al. Acceleration of global warming due to carbon cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 2000, 408: 184~187
- 87 Rastetter E B, Shaver G R. A model of multiple-element limitation for acclimating vegetation. *Ecology*, 1992, 73: 1157~1174
- 88 Chapin F S. Integrated responses of plants to stress. *Bioscience*, 1991, 41: 29~36
- 89 Field C B, Chapin F S, Matson P A, et al. Responses of terrestrial ecosystems to the changing atmosphere - a resource-based ap-

- proach. *Ann Review of Ecology and Systematics*, 1992, 23: 201~235
- 90 Iwasa Y, Roughgarden J. Shoot/root balance of plants: optimal growth of a system with many vegetative organs. *Theoretical Population Biology*, 1984, 25: 78~105
- 91 Hilbert D W. Optimization of plant root:shoot ratios and internal nitrogen concentrations. *Annals of Botany*, 1990, 66: 91~99
- 92 Bernacchi C J, Coleman J S, Bazzaz F A, et al. Biomass allocation in old-field annual species grown in elevated CO₂ environments: no evidence for optimal partitioning. *Global Change Biology*, 2000, 6:855~867
- 93 Curtis P S, Wang X. A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia*, 1998, 113: 299~313
- 94 Heimann M, Kaminski T. Inverse modeling approaches to infer surface trace gas fluxes from observed atmospheric mixing ratios. In: Bouwman A F, editor. *Approaches to scaling of trace gas fluxes in ecosystems*, chapter 14, pages 275~295. Elsevier, Amsterdam, 1999
- 95 Luo Y, White L, Canadell J, et al. Sustainability of terrestrial carbon sequestration: A case study in Duke Forest with inversion approach. *Global Biogeochemical Cycles*, 2003, 17(1): 1021, doi:10.1029/2002GB001923
- 96 Rayner P J, Scholze M, Knorr W, et al. Two decades of terrestrial Carbon fluxes from a Carbon Cycle Data Assimilation System (CCDAS). *Global Biogeochemical Cycle*, 2004, in press
- 97 Barrett D J, Xu H Y. Parameterisation of a large-scale terrestrial carbon cycle model by a constrained genetic algorithm using multiple datasets of ecological observations from minimally disturbed sites. *Global Biogeochemical Cycles*, 2004, In press
- 98 White L, Luo Y. Inverse analysis for estimating carbon transfer coefficients in Duke Forest. *Applied Mathematics and Computation*, 2002, 130: 101~120