

第十一章 分解和生态生理控制在生态系统和全球活动中的作用

1 分解

1.1 引言

植物枯枝落叶的分解涉及到物理的和化学的过程，后者将枯枝落叶还原为 CO_2 、水和矿质养分。在绝大多数陆地生态系统的养分循环中，这是一个关键的过程，通过分解回归至大气的碳是全球碳的账单中最主要的组分。大多数植物迟早要被分解的，尽管有很少量的顽固性有机质以腐殖质形式保持几千年不变。根释放的许多物质（分泌物和其它来源于根的有机物）可在几周内，至少在营养供应水平较高的条件下，并入土壤微生物或以 CO_2 的形式而损失。当养分供应不足时，土壤微生物利用根源物质较慢，因为它们的生长受到养分供应而不是受碳的限制。有些植物枯枝落叶最后成为泥碳甚至煤。在这种情况下，碳暂时离开了全球性的碳循环。泥碳地碳的猝灭速率，受低的死有机体分解速率，而不是受高的初期生产速率决定的。由于地球上大量泥碳覆盖，因此，作为 CO_2 库的泥碳沼泽的变化将影响全球碳的平衡。

1.2 枯枝落叶质量和分解速率

1.2.1 植物种对枯枝落叶质量的影响：与生态对策的关系

在一个代表有很广的物种类型、叶片习性及植物分类的 125 种英国维管植物的比较中，发现可以用某些植物整体性状预测叶片残渣的分解速率，这些特性反映植物对其环境的生理适应。这些特性包括生长类型、落叶还是常落、残叶的秋季颜色、属和物种在扰乱和多产环境下的表现等。在这一来自不列颠岛屿的很多植物的比较中，与其它比较研究一样，发现分解速率与叶寿命呈负相关。例如，木本攀缘植物和蔓生植物叶片寿命较短，合成重要防护化合物数量较少，它们的叶片要比亚灌木的易分解，而亚灌木合成较多的可减少叶片消化性和可食性的化学物质，如木质素和丹宁。

比较树种时，枯枝落叶的比叶面是分解速率的良好指标。草本植物之间比较，这样的关系不太容易找到，因为草本植物的功能类型很广，如肉质型和 sclerophyll。长命叶片合成重要的化学防卫物质多，一般 SLA 较低。这就解释了为什么枯枝落叶分解速率和 SLA 之间呈正相关。秋季叶片颜色与分解有关，也是叶片次生化学物质的一种反映（图 11-1）。褐色与酚类物质有关，而酚类物质减慢分解速率，这与其对蛋白质消化的影响一样。

为了说明叶片枯枝落叶分解上变异的生化基础，需要有更多的叶片化学知识。枯枝落叶分

解速率与木质素：养分比及木质素浓度呈负相关。例如，泥炭藓生长在养分极其贫乏和湿润的环境，由于在沼泽环境缺氧酸性的条件和泥炭藓枯枝落叶的化学组成，枯枝落叶分解相当慢。泥炭藓各个种都合成许多酚类化合物，其中最重要的是泥炭藓酸。泥炭藓的渣汁也减慢其它植物枯枝落叶的分解速率。分解速率往往与碳：氮比呈负相关，特别是草本植物，它们的氮和磷浓度变异很大，但一般在叶片中防卫化合物的浓度较低。可见，碳和营养化学影响着分解速率，虽然它们的相对重要性因植物种类而异。

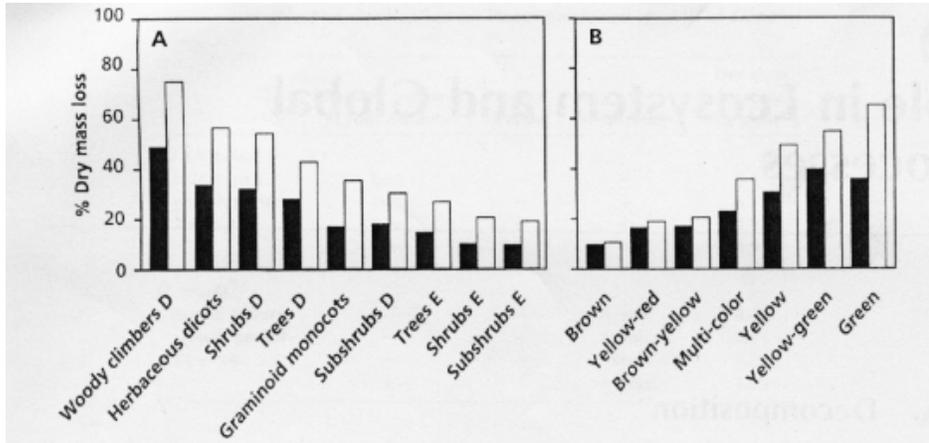


图 11-1 125 种英国植物的枯枝落叶质量损失比较。A，生长形式和分解持续时间（实心棒，8 周；空心棒，20 周）；B，枯枝落叶颜色和包装袋孔径大小（实心棒，孔径 0.3mm;空心棒,5mm）。D，落叶性；E，常绿性。

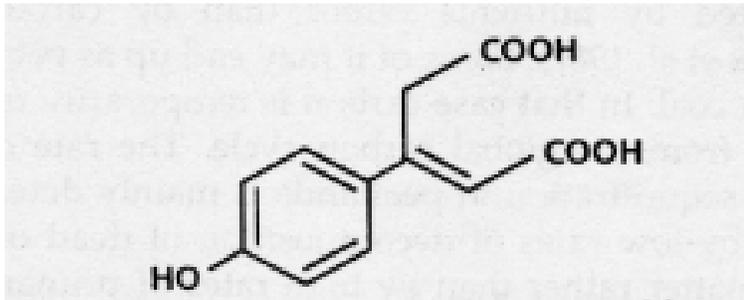


图 11-2 泥炭藓酸的化学结构

由于叶片、茎和根的化学组成有很大的差异，因此种间分配上的差异会强烈影响分解。茎和根含木质素多，氮浓度低，分解要比叶片慢。茎和叶分配上的不同造成的枯枝落叶质量种间差异，往往要超过叶片质量变异所致的差异。例如，矮桦是一种 tundra 落叶灌木，如从整株上看，其分解速率相当低，而它的叶片分解速率较快（图 11-3）。在评价植物种对碳和养分循环的整体效应时，除叶片外，对分配和分解速率上的这些差异尚未进行过充分的分析。生长缓慢、

演替迟的种，它们的木质茎含有较高的防卫化合物浓度，分解要比快速生长种的木质茎慢。遗憾的是，目前对根组成的种间差异还了解的很少，尽管很大比例的枯枝落叶是地下部。

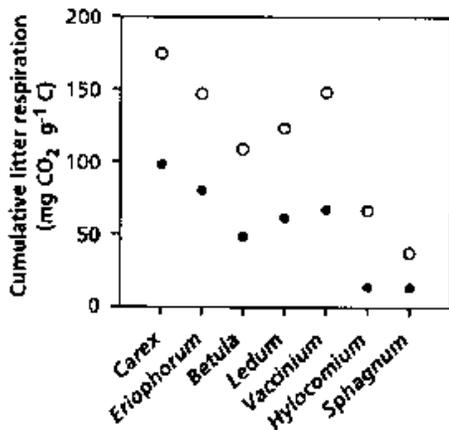


图 11-3 7 种阿拉斯加草甸植物种在实验室不同温度培养下的枯枝落叶呼吸消耗（实心点，4 °C；空心点，8 °C）

1. 2. 2 环境对分解的影响

环境由于影响植物枯枝落叶的质量和直接影响微生物活动而影响分解。环境对微生物活动对直接影响与其对植物生产的影响相似，表现为暖和湿润环境下分解较快。在嫌气土壤中，分解要比植物生长更受限制，从而有碳的不断积累。植物种通过影响环境而强烈影响分解。例如，在北极，苔藓的隔热性能很强，使土壤温度较低，从而延缓分解，这要比它们的枯枝落叶质量低所产生的影响要大。某些苔藓，如泥炭藓，产生的枯枝落叶酸性很强，进一步减慢分解。

与枯枝落叶表面分解有关的微生物呼吸往往在晚上较高，这是因为露水微生物提供了水分，而在白天由于枯枝落叶变得干燥，呼吸减弱。在干燥环境下，植被下较潮湿的条件有利于分解。

环境也影响组织化学，因此影响枯枝落叶的质量。如同预料，生长在肥沃土壤的植物，组织的氮和磷浓度较高，使枯枝落叶的营养浓度较高。木本植物中，在贫乏土壤上生长防卫化合物增加，这样由此产生的枯枝落叶分解较慢。相互更换枯枝落叶质量和环境明显不同的森林中的枯枝落叶，往往表现为对分解的影响，枯枝落叶质量要比温度或湿度差异的影响大。

1. 3 工业分解速率和养分矿化的关系

1. 3. 1 枯枝落叶质量对矿化的影响

关注分解的一个主要原因是它与养分供应紧密相关。在大多数生态系统中，分解释放的养分要提供植物 90% 以上的氮和磷。当枯枝落叶或土壤有机质含量超过微生物的需求时，在分解

过程中土壤微生物释放氮和磷（净矿化），这些养分对植物有效。另一方面，当有机质含养分少时，那么微生物通过吸收土壤溶液中的养分来满足它们的养分需求，这样引起植物和微生物争夺养分。养分再吸收后，植物枯枝落叶的碳：氮比往往要高于微生物。大量观察表明，碳：氮比高于 20：1 这一临界值时，微生物从土壤溶液中吸收养分，产生养分的净固定。随着微生物分解有机质和吸收碳满足其生长和生存的呼吸作用的进行，枯枝落叶的碳：氮比下降。其结果往往是，由于微生物的固定作用，在净矿化作用发生前，新的枯枝落叶初期表现为养分浓度增加。

组织养分浓度强烈影响矿化速度，这并不令人惊奇。在植物枯枝落叶的氮和磷浓度很低的情况下，净固定的程度较大，持续时间较长。在植物生长受氮源限制的生态系统中，枯枝落叶的碳：氮比强烈地控制着分解和氮的固定，而磷的矿化较快，而在氮供应充足的地方，碳：磷比控制着分解，氮的矿化进行得较快。肥沃土壤上植物枯枝落叶的氮和磷浓度较高，以及较高的生长速率和 SLA，促进养分矿化；而以生长慢 SLA 低的植物为主体的生态系统中，矿化作用较慢。

如果养分浓度非常强烈地影响矿化，那么大气高 CO₂ 浓度造成的组织低养分浓度是否将降低枯枝落叶的养分浓度，进而降低分解速度呢？在迄今所研究的大多数情况中，增加 CO₂ 引起的叶片化学的差异在衰老期间变小，这可能是由于积累的碳水化合物用于呼吸或再吸收的结果，这样，枯枝落叶质量以及分解和矿化速率，在高 CO₂ 和一般环境下生产的枯枝落叶并无明显区别。

碳质量（即碳水化合物的组成）的种间差异，由于枯枝落叶养分浓度的影响，加大矿化速率上的差异。在叶寿命长的植物中，较高的次生代谢物浓度阻碍分解，因为这些物质对微生物有毒害作用，而且难以分解。

分解较慢的酚类化合物包括木质素和丹宁。高的丹宁浓度减慢枯枝落叶的矿化速率，因此，土壤中大多数氮以有机氮和丹宁的复合物形式存在，而不是以硝态氮、铵和氨基酸。在许多种，包括松，在氮供应受限制时，丹宁和木质素的合成要比氮供应充足时多。其结果是，氮的有效性进一步减少，至少对于缺乏从丹宁—有机氮复合物中释放氮的能力的植物而言，是这样的。某些菌根共生体，特别是内生菌根和 ericoid 菌根，能利用复杂的有机氮化合物，可能包括生长在养分贫乏的松树所产生的那些复合物。丹宁及其它束缚蛋白质的酚类化合物也抑制硝化作用，

即由微生物将铵经亚硝酸而转化为硝酸。

与氮有效性被产生酚的植物降低相反，一些禾本科植物进入 ericaeous 矮灌木占主导的养分贫乏的环境，可以促进矿化速率。酸雨引起的氮的沉积或杂色甲虫的为害，可导致这种异源物种的侵入。系统中的氮循环也可能被促进，因为这些草种枯枝落叶所含的有机氮矿化要比矮灌木的快。

1. 3. 2 根系分泌和根际效应

活根的存在，或是由内生菌根直接利用枯枝落叶中的有机质，或是提供促进或延缓土壤微生物生长和活动的碳源，显著地影响着枯枝落叶的分解和矿化。目前对此的研究还很少，不能得出总体结论，但是一些结果启示出根对矿化正向和负向效应的若干机理。

只有当微生物消耗分泌的碳水化合物以及分解根际的土壤有机物时，根的分泌物才促进矿化。具有高生产速度但降解复杂基质能力较弱的格氏阴性细菌，通常是受分泌物促进的主要微生物。例如，种在含有 ^{14}C 标记桔杆的土壤的小麦或黑麦，微生物生物量中仅 6% 有 ^{14}C 标记。但是，这些微生物生物量释放 $^{14}\text{CO}_2$ 非常活跃，这表明分泌是分解的引发因素。在低养分有效性条件下，这种引发效应往往不太明显，这也许是因为细菌生长的养分不够而取食有机质，也可能是由于在这种条件下植物与土壤微生物强烈争夺养分的结果。这可以解释为什么农业及其它矿质土壤表现为根系对氮矿化有正向效应，而在养分贫乏或有机质很高的土壤上，这种效应不明显甚至是负的。例如，树苗根系在肥力高的土壤中促进矿化，而在贫乏或有机质很高的土壤中则减少矿化。对此，研究者认为，分泌物在有机质中等的土壤上引发矿化是有效的，因为这些土壤中碳相对较多。相反，在有机土上，木材分解活性可能控制着土壤中氮的转换，这些土壤中，根分泌物促进的细菌缺少降解木质素的酶活力。可见，土壤肥力可能通过对细菌 C/N 平衡和土壤有机质的顽固性，决定着根分泌物影响营养的结果。

由于原生虫更活跃地吞噬细菌，根也可以促进矿化。在根际，由于分泌物的作用，细菌生长加快，从而吸引原生虫，后者利用细菌的碳维持生长和生存。原生虫排泄矿化的养分，这些对植物是有效的。可以预料，在肥沃土壤上，由于细菌生长快，由细菌吞噬生物释放的养分最为明显。细菌对根系分泌物的反应生长加快，可能也积极影响植物，使其竞争上胜过对植物有不良影响的微生物。在研究发生于根际的生物间的复杂互作时，显然还存在着技术上难度。

提高 CO_2 浓度，通过影响根际的一些活动而影响矿化。在肥力相对较高的土壤中，提高 CO_2

浓度促进氮的矿化，而在肥力较低的草地，观察的结果正好相反。在其它情况下，CO₂ 浓度对微生物活动的影响因植物种的不同而有变化，这说明，植物种的组成可能影响土壤氮循环如何对 CO₂ 提高的反应模式。

根际群落的性质影响根系分泌物的数量和质量，土壤中分泌速率远远高于培养液条件。土壤细菌和真菌的不同群体对根系分泌物的数量和质量有深刻的影响，因此进而影响根际的矿化模式。

1. 4. 分解的最终产物

植物枯枝落叶的分解是大多数陆地生态系统养分循环的一个关键过程。分解速率强烈取决于化学组成，含有高浓度的酚类化合物和低浓度的氮，速率较慢。由于养分贫乏环境下，植物积累较多的次生化合物，而积累的氮较少，因此它们的枯枝落叶分解相当慢，这样加剧了养分的贫乏。菌根共生体对于活化含有高浓度酚类物质的枯枝落叶的氮，已经证明起着关键性的作用（图 11-4）。

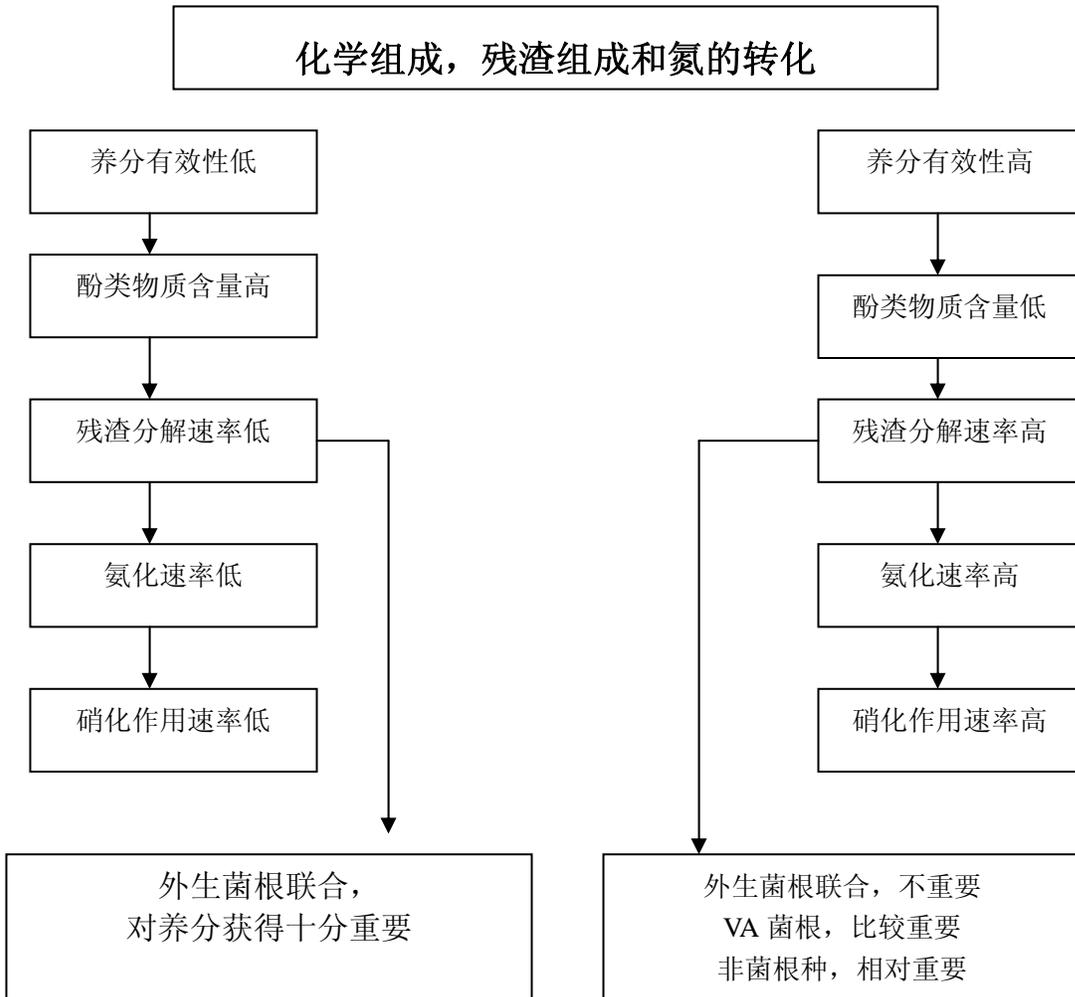


图 11-4 枯枝落叶化学组成影响分解和硝化作用速率的示意图

2 生态生理控制

2.1 引言

在前面的一些章节中，我们强调了从分子到植株水平各种过程的整体性，分析了植物和其它生物之间互作的生理学原因。本章中，我们将从生态系统及全球规模上分析植物生态生理各过程之间的关系。对环境和其它生物的反应，植物种间存在着很大的差异。因此，这些植物间的生理差异极大地引起了生态系统间的功能差异，这并不令人惊奇。

2.2. 生态系统生物量与生产力

2.2.1 从植物至生态系统的分级

控制生态系统各个过程的光、水和养分的供应量是地面面积及土壤体积的函数。确定植物个体各过程与生态系统的各过程之间的关系上，最初的一个关键步骤是决定植物大小和密度与植被生物量的关系。在稀疏的植被上，植物大小与密度之间并无一定的关系，这样，不改变密度，植株重量增加（图 11-5）。但是，随着植株间竞争的出现，死亡使植株的密度按一定的规律下降。与环境大致处于平衡状态的群体，表现为生物量和密度（均以自然对数表示）之间呈负相关，其斜率为 $-3/2$ 。这一自疏线最初来自经验推导，但已被很多实验和田间观察所证实，其生态系统范围从草地到森林。自疏线的斜率和截距因种间和试验条件而异，变动要比初期想像的大。但不论如何，它为从个体到植被的推导提供了一个经验性依据。

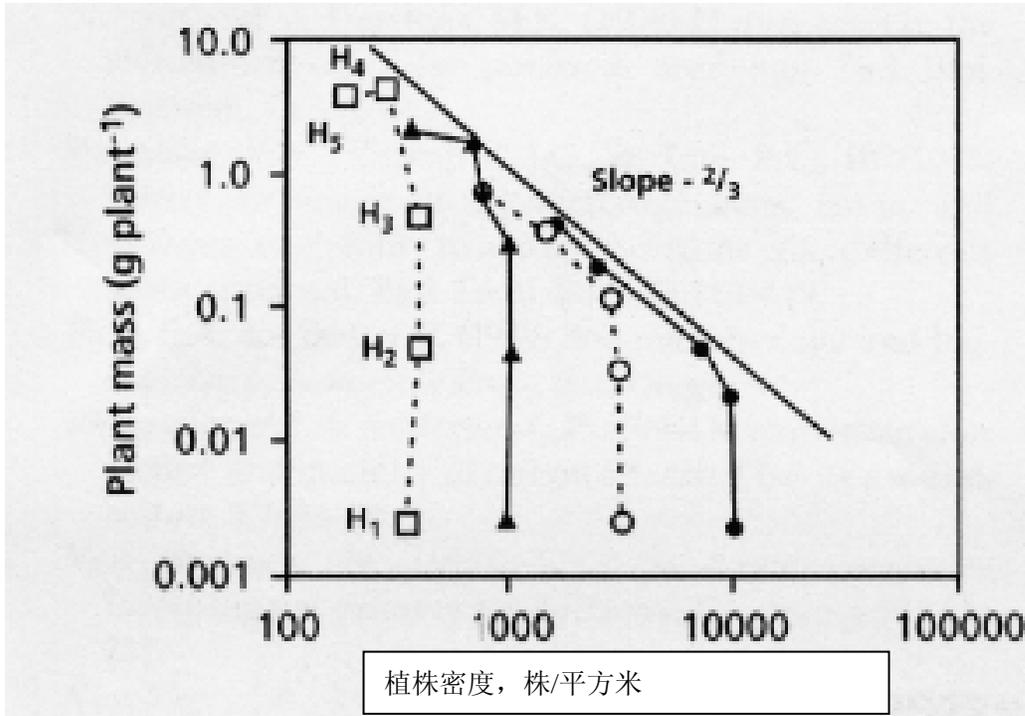


图 11-5 4 种多年生黑麦草在不同密度下的自疏作用。H₁-H₅ 表示 5 次连续收获。

$$\ln(b) = -3/2 \ln(d)$$

上式符合：

$$b = (d)^{-3/2} \text{ or } d = (b)^{-2/3}$$

$$B = b \cdot d = d^{-1/2} = b^{1/3}$$

式中：b 为个体生物量 (g 株⁻¹)，d 是密度 (株 m⁻²)，B 是植被生物量 (g m⁻²)。以上这些关系表明，增加植被生物量一般与植株大小增加和密度下降相关。

2. 2. 2 生产力的生理学基础

最初净生产力 (NPP) 是单位时间植被的生物量净增量。控制 NPP (g m⁻² yr⁻¹) 的主要植物性状有生物量 (g m⁻²) 和 RGR (g g⁻¹ yr⁻¹)：

$$NPP = \text{生物量} \cdot RGR$$

在木本植物群落中，生物量对 NPP 发挥着主导性影响，林地的 RGR 虽然一般较低，但他们的生产力要大于灌木地和草地 (表 11-1)。相反，草本群落中，最大生物量受缺乏木质支持结构的限制，但它们的 RGR 对 NPP 的作用一般要比生物量更为重要。

表 11-1 温带主要生态类型的地上部生物量、生产量和氮流量；这些生态类型中典型物种的最大高度和相对生长速率

参数	草地	灌林地	落叶林	常绿林
地上部生物量(kg m ⁻²)	0.3±0.02	3.7±0.05	15±2	31±8
地上部 NPP(kg m ⁻² yr ⁻¹)	0.3±0.02	0.4±0.07	1.0±0.08	0.8±0.08
氮流量(gm ⁻² yr ⁻¹)	2.6±0.2	3.9±1.6	7.5±0.5	4.7±0.5
冠层高度(m)	1	4	22	22
田间 RGR(yr ⁻¹)	1.0	0.1	0.07	0.03
实验室 RGR(wk ⁻¹)	1.3	0.8	0.7	0.4

在全球规模上，气候是生物量和生产力的主要决定因子，因为它同时影响植物个体的生产和能有效竞争的植物种类。热带雨林的生物量和生产力最高，因为暖和湿润的条件有利于植物生产和形成高大的植株（图 11-6）；而沙漠和冻原的生物量和生产力最低，因为稀少的雨水和低的温度分别制约着生产（表 11-2）。在温度并不是限制因子的热带，雨林的的生产力大于干燥的落叶林，而后者要大于稀树草原。在水分供应充分的地区，生物量和生产力同样受温度的制约，从热带到温带再至北方林，最后为冻原，依次降低。正如前面所讨论的，生产力最高的生态系统是那些树占主导 RGR 较低的系统。虽然生产条件有利，但树木本身内在的生产速率较低，它们的生产力高是因为有大的个体而不是高的 RGR。

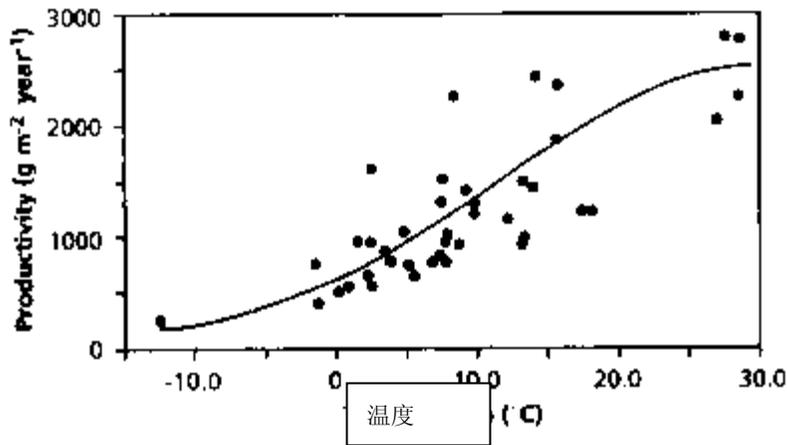


图 11-6 全球 52 处依收获确定的 NPP 和年平均温度之间的关系

表 11-2 全球初级生产和生产量估计值

生态类型	面积 (10 ⁶ km ²)	平均生物 量 (kg Cm ⁻²)	总生物量 (10 ⁹ ton C)	平均 NPP (gCm ⁻² yr ⁻¹)	总 NPP (Gt Cyr ⁻¹) ^a	RGR(yr ⁻¹)
热带雨林	17.0	20	340	900	15.3	0.045
热带季风林	7.5	16	120	675	5.1	0.042
温带常绿林	5.0	16	80	585	2.9	0.037
温带落叶林	7.0	13.5	95	540	3.8	0.040
北极林	12.0	9.0	108	360	4.3	0.040
林地和灌木地	8.0	2.7	22	270	2.2	0.100
稀树草原	15.0	1.8	27	315	4.7	0.175
温带草地	9.0	0.7	6.3	225	2.0	0.321
草甸和高山草甸	8.0	0.3	2.4	65	0.5	0.217
沙漠灌丛	18.0	0.3	5.4	32	0.6	0.107
石,冰和沙	24.0	0.01	0.2	1.5	0.04	-
栽培地	14.0	0.5	7.0	290	4.1	0.580
沼泽与湿地	2.0	6.8	13.6	1125	2.2	0.165
湖溪	2.5	0.01	0.02	225	0.6	22.5
大陆总和	149	5.5	827	324	48.3	0.058
海洋总和	361	0.005	1.8	69	24.9	14.1
全球总和	510	1.63	829	144	73.2	0.088

在地区规模上，气候仍然是一个重要因子，生产力的明显差异与温度及雨量的纬度梯度和坡面温度差异有关。但是，在地区规模上，由于土壤排水和淋洗运输上地形差异以及母质差异等原因，土壤水分和养分的变异对生产力有更大的影响。例如，沼泽地具有较高的水分和养分有效性，它是大多数气候区最有生产力的环境。在生产与分配上曾经讨论过，低湿和低养分环境上一般以慢生长型种为主，这些植物的比叶面、单位叶重的光合速率和叶面积比均较低。这些特性，有时与低的植株密度相结合，结果是生产量和生产力低。

在特定地区规模上，由于植物种特性的差异，即使气候与母质相同，生产量和生产力仍存在着差异。一些外来种往往与邻近原生长的种有很大的差异。例如，在加利福尼亚，桉树林已经种在原本为草地的地方。桉树林的生物量和生产力远大于草地，尽管气候与母质相同。桉树扎根深，可以吸取草本植物不能吸取的水分，从而支持了较大的生物量和生产力。一旦草地或林地建立后，不同的植物种要难以在此栖息。其结果是，同一环境下存在着生物量和生产力明显不同的交替型稳定群落类型。在沙漠，深根的地下水湿生植物与浅根种相比，能吸取较深层的水分，支持较大的生物量和生产力。可见，虽然气候与资源供应控制着生物量和生产力的大

规模模式，但特定地区的实际模式强烈地决定于以往支配植物种在该地生存的一些因素。

2. 2. 3 干扰和演替

植被年龄修饰环境对生物量和生产力的控制。受干扰后，最普遍的原初植物是那些具有高生殖分配、散种有效及在埋藏的种子库具有较好代表性的草林植物。由于生产具有指数性质，初期生物量呈指数增长。随着植株的长大和彼此出现竞争时，RGR 下降。另外，当演替进行时，往往快速生长的种被生长较慢的木本植物所替代，后者长的较高，遮荫原先生长的那些植物。这各替代使相对生长速率进一步下降，虽然生物量和生产力不断增加。在某些生态系统中，演替后期由于土壤养分有效性降低，生产力下降，而在一些森林中，因为老叶水分传导减弱，相应地叶面积和光合能力下降，也使生产力下降。可见，演替过程中生产力的变化初期受栖息和 RGR 速率的控制，以后则受向木本群落逐渐转变的控制，木本植物 RGR 较低，但其植株个体大，从而使生产力进一步增加。

干扰形式决定着某一地区早或迟演替植被的相对比例。例如，火是一种干扰的自然因素，这在中等湿度的地区相当普遍。在沙漠，缺乏足够的燃料助火，且对流风弱，火源少。相反，在多雨的温带和热带生态系统以及低蒸发蒸腾的北极生态系统，土壤和植被太湿不能起火。在草地，起火频繁发生，使木本植物难以栖息，所以这种环境以相对生长速率高和生产力中等的草本植物为主。这些植被特性对于哺乳动物是有利的，这又增加了一种对木本植物栖息的干扰。大多数草地有充足的水分和养分支持木本植物的生长。因此，主要是干扰形式维持着草地高的 RGR 和较少的木本植物。

植物特性强烈影响生态系统的干扰形式。在草地，因为草类植物有高的 SLA、叶生产速率和低的叶片寿命，生产了大量细结构的燃料，它们在干燥很易燃烧。丰富的地下贮藏物质和分生组织使草类植物在火后或牧后容易恢复生长。因此，正是对耐草食的适应性，形成了草地中一些助火特性的形成。草类植物引入森林或灌木地生态系统，可增加起火频率，造成森林被 savanna 所取代。一旦草类植物生产了这种高起火频率的干扰后，树木和灌木苗就不再形成。Boreal 针叶树也产生一种有利于其本身生存的起火干扰。他们比落叶树更易起火，因为他们的叶片和枝表面积大，湿度低，且含较多的树脂。树脂本身是一种食草生物和病原菌的防护物质。因此，随着演替的进行，起火的可能性增大。由于这些森林类型有较高的起火频率，许多针叶树，如 lodgepole 松，形成齿状树顶。在早全新世时代，铁杉林侵入北部的硬质木本森林后，增

加了起火频率，同时改变了植物和动物群落，清楚地显示出植物特性在决定起火形式上的作用。

2. 2. 4 光合作用和光的吸收

一种分级方法是根据光合作用和光吸收的关系，直接从叶片的碳交换推论至生态系统水平。这一方法在农业上早已应用，已经扩大用于估计自然生态系统下的碳交换模式。植物吸收的光合有效辐射（APAR）或转换为新的生物量（NPP），或散失。APAR 与总叶面积及其垂直分布和光合能力有关。正如在光合作用一章所讨论的，冠层中光和氮以一定的形式下降，氮优先分配至冠层顶部，以使光捕获达到最大。因此，为简便起见，植物冠层可看成一个单叶，其光合能力决定于冠层的全氮。在未受胁迫的植物中，干物质积累大致与生长期间截获的总光量成正比，转换效率约为 1.4MJ^{-1} 。自然生态系统的生产力差异达 10-100 倍之多（表 11-1）。大多数变异是 APAR 的变异，而不是转换效率的变异引起的，转换效率的变异大约在 2 倍范围内。在现有报道的转换效率数值中，未出现特别的生态模式，研究中许多变异可能系方法学上的差异所致，而不是生态系统本身的差异造成的。APAR 的大部分变异是由于 LAI 变异之故，虽然叶片的氮含量在不同的生态系统之间也会有 5 倍的差异。可见，在不良环境中，由于可支持的叶面积生物量较小和可达到的叶片氮含量较低，碳的增量和 NPP 下降。

不同生态系统 APAR 转换为植物生产相对一致，为估计 NPP 的全球模式提供了一种工具。利用标准化差异植被指数（NDVI），APAR 可通过卫星传感器测定：

$$\text{NDVI} = (\text{NIR} - \text{VIS}) / (\text{NIR} + \text{VIS})$$

式中：NIR（ Wm^{-2} ）为近红外反射；VIS（ Wm^{-2} ）是可见光反射。NDVI 利用叶绿素的独特吸收光谱，这与云层、水和裸地的吸收光谱不同，以估计吸收的光量。光合速率较高的植被 NDVI 高，因为它们的反射 VIS 低和 NIR 高。在短期田间研究中，NDVI 可以很好地预测 APAR 和日净光合量。借助于卫星，它也能很好地估计 NPP（图 11-7）。这种关系的一致性支持了以下的观点：吸收光转换为植物生物量的效率是相对稳定的。APAR 和 NPP 之间转换效率变异不大的原因之一是，不同植物组和种之间与生长有关的呼吸作用很相近。从实用的观点上看，NDVI 和 NPP 之间的紧密相关是很重要的，因为这样我们可以通过卫星直接估算 NPP（图 11-8）。这方面，我们能估计地区性和全球的 NPP 模式，并能减少由收获数据推论全球规模相关联的错误与偏差。

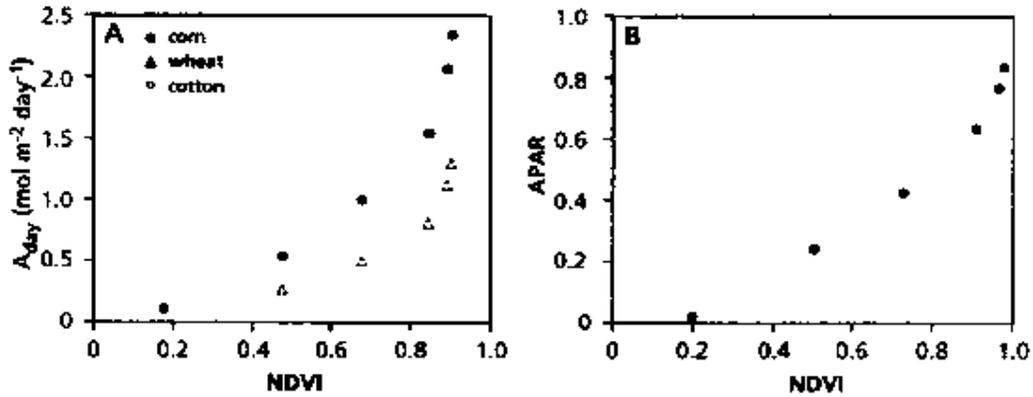


图 11-7 标准化差异植被指数 (NDVI) 和二氧化碳日净同化速率 (A) 及吸收光合有效辐射 (B) 之间的关系

改变生态系统中的叶面积或水及氮有效性的任何因素，通过将植被推向一般化的 APAR—NPP 关系，而改变生态系统碳增量的能力。气候对 LAI 和叶片氮有明显的影响。本书始终在讨论的植物种间的生理差异，对各种环境下可支持的叶面积和叶片氮也有深刻的影响，这种影响是通过竞争互作、食草生物和病原菌等调节的。一般，竞争在长时期内对不同环境下种的筛分，可能有利于 APAR 和 NPP 达到最大，而病原菌和食草生物会减少 APAR 和 NPP。干扰形式也影响特定地区的 APAR 和 NPP，如自然生态系统人为地转变为草原和农业就有这种影响。

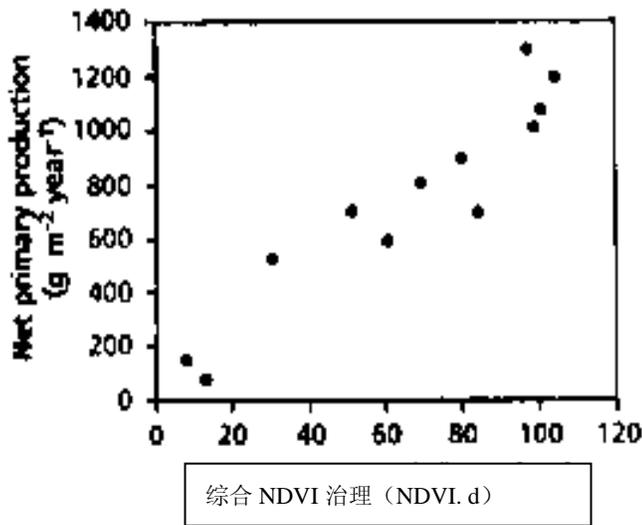


图 11-8 几种生物群落的平均净初次生产量(NPP)和季节性综合 NDVI 之间的关系

基于卫星的 NDVI 测定为 NPP 存在着大规模变化提供了证据。在热带，由于森林的减少和向农业转换，NDVI 一直在下降。在次撒哈拉非洲，由于过度放牧，NDVI 也在下降。但在高纬度地区，NDVI 似乎在增加。这种增加特别引人注目，因为这是远离大规模人类土地利用变化

的地区，或许可以反映出对气候变化的生物圈反应。在加拿大、阿拉斯加和西伯利亚的北部陆地，过去 30 年间，早春的温度提高了。这种温度提高通过增加生长期、温度对生长的直接效应增加了 NPP，但也许是增加了干扰。也存在着不少与年度间卫星传感器无校正有关的潜在现象，从而使解释变得复杂。但是，NDVI 变化上的奇特趋势强烈地启示出，在全球很广的范围内，确实可以改变 NPP。

2. 2. 5 生态系统的碳净平衡

一个生态系统碳的生态系统净生产 (NEP, $\text{gCm}^{-2}\text{yr}^{-1}$) 决定于初期净生产 (NPP, $\text{gCm}^{-2}\text{yr}^{-1}$) 和异养呼吸 (R_h , $\text{gCm}^{-2}\text{yr}^{-1}$) 之间的平衡，或总光合作用 (P_g , $\text{gCm}^{-2}\text{yr}^{-1}$) 和总生态系统呼吸 (R_e , $\text{gCm}^{-2}\text{yr}^{-1}$)，它是 R_h 和植物呼吸 (R_p , $\text{gCm}^{-2}\text{yr}^{-1}$) 的总和。

$$\text{NEP}=\text{NPP}-R_h=P_g-R_e$$

NEP 是一个重要的参数，因为它是生态系统中贮藏的碳增量的短期测定值。我们已经讨论过植物生理和环境条件对 NPP 的限制作用。分解者 (微生物) 占异养呼吸的主要部分，它们的呼吸受湿度和温度的控制，也受植物生产的有机质的数量、质量和分配的影响。一般，有利于高 NPP 的条件也有利于高 R_h 。例如，NPP 和分解，热带要高于北极，雨林要高于沙漠，这是由于 NPP 和 R_h 对环境的敏感性相似。生产力高的种与生产力低的种相比，生产较多和较高质量的枯枝落叶。因此，高生产力占主导的环境，具有高分解速率的特点。NPP 和 R_h 之间存在着必然的功能联系。NPP 提供支持 R_h 的有机材料，而 R_h 释放支持 NPP 的矿质养分。由于以上各种原因，NPP 和 R_h 在处于稳态的生态系统中是紧密配合的。所谓稳态，根据定义，NEP 和碳贮藏的变化很小，与 NPP 或 R_h 无相关。事实上，泥碳沼泽地--生产力最小的生态系统，是碳长期贮藏最大的生态系统。

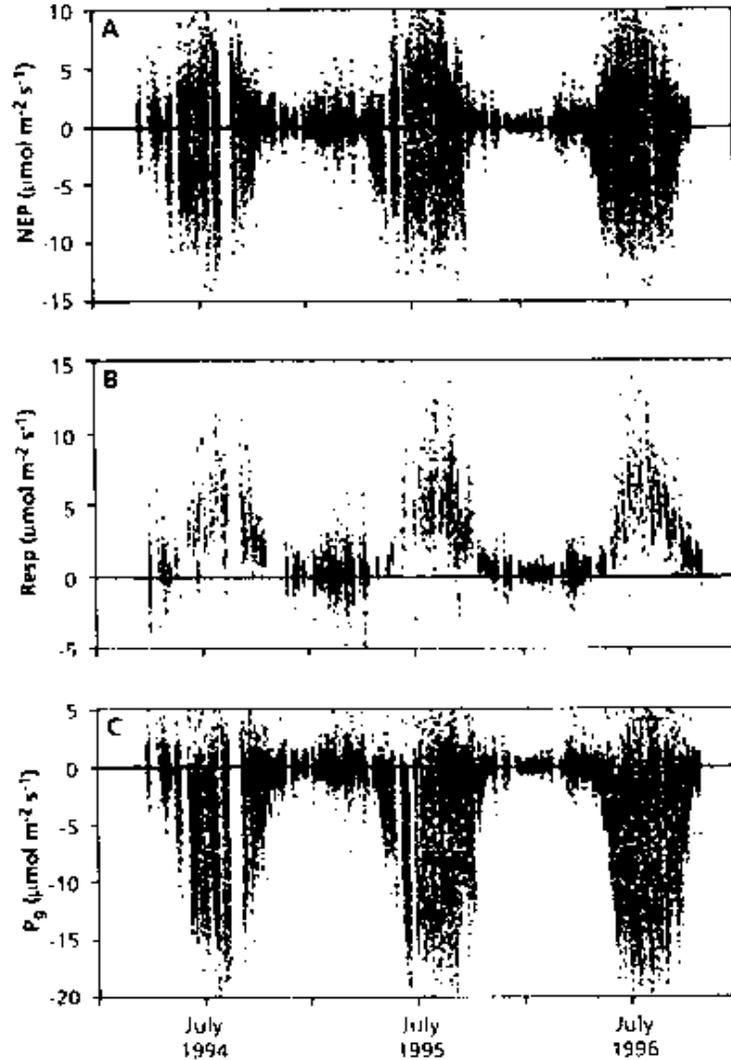


图 11-9 加拿大北部黑云杉林生态系统净生产量 (NEP, A)、呼吸量 (Resp, B) 和二氧化碳部同化量 (Pg, C) 的每年变化情况

NEP, 这是生态系统的碳交换量, 是总光合作用和生态系统呼吸这两个大流量的微小差值 (图 11-9)。虽然 NEP 在稳态的生态系统中平均接近零, 但它的季节性变异很大, 足以造成北半球全球规模上的大气 CO_2 浓度的季节性变异, 大气 CO_2 在夏季减少, 冬季增加。生态系统之间 NEP 差异的最明确原因是干扰和恢复的演替周期性发生。大多数干扰最初造成负的 NEP。起火由于燃烧直接释放 CO_2 , 并通过促进有利于 R_h 的条件而造成更大的碳损失。例如, 去除植被往往减少蒸腾, 这样引进水分增加, 同时由于辐射吸收增多, 土温提高。暖和湿润的土壤促进 R_h , 而植物生物量减少则降低 NPP, 从而使起火后的几年里 NEP 为负值。农业耕作打破土壤团聚体, 增加土壤微生物进入土壤有机质, 这样自然生态系统转化为农业后同样引起 R_h 增加

和负的 NEP。草原土壤往往在转为农业后在几十年内失去一半左右的碳。干扰后的演替期间，由于 NPP 的增加要快于 R_h ，通常表现为植物生物量和土壤有机质增加。

由于光合作用与呼吸作用有不同的环境反应，年度间 NEP 有很大的变异。例如，北部生态系统在暖和的年份表现为有净的碳源，而在寒冷的年份则为碳库，因为在冷的气候中异养呼吸对温度的反应要比光合作用更强。

2. 2. 6 全球碳循环

最近大规模的全球环境变化会改变 NEP，假如它们对光合作用和呼吸作用有不同的影响的话。例如，光合作用对大气 CO_2 浓度的反应要比异养呼吸强，这样，陆地生物圈对化石燃料燃烧和土地利用变化有关的生物量焚烧而引起的 CO_2 提高的反应，或许增加 CO_2 净吸收。如果 CO_2 浓度抑制呼吸作用的话，这种 CO_2 浓度对碳平衡的效应会进一步扩大。但是，在大多数陆地生态系统中，NPP 是受营养限制的，从而强烈地抑制了植被对 CO_2 升高反应的能力。因此，对 CO_2 升高反应的 NPP 增加，最明显的证据来自氮沉积区，那里树的生长表现为大量增加。但是，NPP 仅为这一事件的一半，即如 NEP 增加时 NPP 的变化应大于 R_h 。

每年人类活动排放的碳只有一半留在大气，其它部分被海洋或陆地生物圈所去除。大气 CO_2 的这种丢失库的位置，难以通过直接测定确定，因为其总量仅为全球 NPP 的 5%，远小于测定误差和一般年内变异。光合作用的同位素分辨为确定这种丢失库的数量与位置提供了重要的解决办法。以逆向模式运行大气运输模型，可以估计与大气 CO_2 和 $^{13}CO_2$ 浓度地理和季节模式相匹配的 CO_2 源和库的全球分布。可以将陆地生物圈吸收的 CO_2 与溶解在海洋的 CO_2 区分开来，因为光合作用期间同位素有很强的分辨性。 CO_2 和 O_2 之间的大气计量化学同样可以将改变大气 CO_2 浓度的生物学原因和物理原因分开。虽然仍存在着许多不明之处，但这些模型启示出，陆地生态系统要占丢失库的一半，且这些陆地库集中在北部的中、高纬度区。目前的估计是，丢失库的陆地组分中有一半，是对大气 CO_2 升高光合作用反应的结果，有 25% 是由于氮沉积植物生长加快的结果，另有 25% 是 19 世纪和 20 世纪初森林破坏后中纬度地区森林重新生长的结果。

2. 3 养分循环

2. 3. 1 植被对养分吸收和损失的控制

植被对养分吸收和损失的控制，基本上与个体植株上发生的相似。植物通过根系生物量和离子吸收动力学直接控制养分吸收，也通过影响养分供应速率间接地发生影响。根系生物量是

制约植被养分吸收的主要因素，因为扩大根系生物量是植物的主要机制，藉此，植物将养分运送到根表面的扩散限制减少到最小。在资源丰富的环境中，植物总的生物量很大，根系的绝对生物量可能也很大。但是，根系生物量在不同生态系统中的变异要比植物总生物量的变异小，因为在资源贫乏的环境中，根的分配比例相对较高。离子吸收的 I_{max} 一般在生长快的植物中较大，因此在资源丰富的环境中，它对高的养分吸收发挥了作用。在养分贫乏的环境中，植被通过高的根系生物量、共生联合体和溶解非可溶液性无机磷或有机氮及磷等途径，达到最大的养分获得量。总体上，NPP 和植被吸收之间存在着紧密相关(图 11-10)。

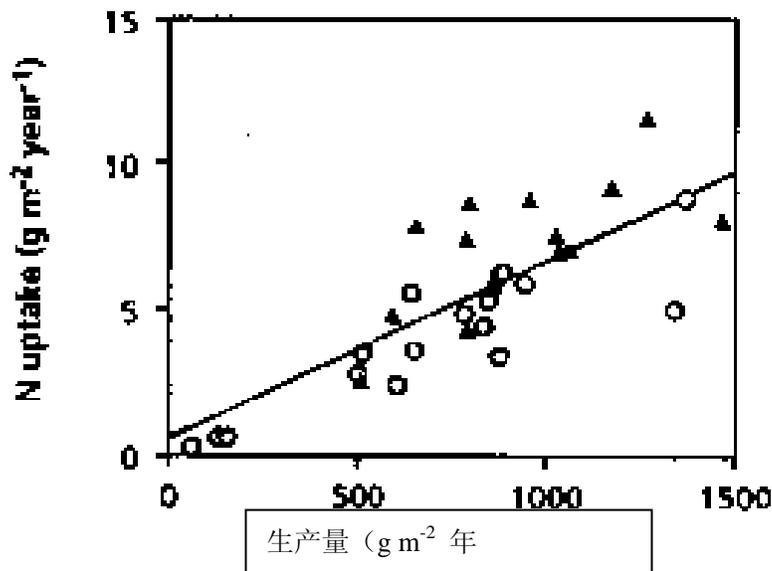


图 11-10 净初次生产量与温带、寒温带针叶林（圆点）和落叶林（三角）氮吸收之间的关系

植被每年的养分损失量，在养分丰富的环境中较大，这些环境下 NPP 和生物量高，养分在植物中平均滞留的时间短，枯枝落叶的养分浓度高。这样，对于植物的养分吸收和损失，不同生态系统上观察到的差异与各种植物的驯化和适应模式所预测的相似，但是数值上要更大一些，因为在适宜的环境下植物个体要长的较大。

2. 3. 2 植被对矿化的控制

气候和资源有效性对养分供应的影响与它们对分解的影响相似，表现为良好的环境条件养分供应速率较高。但是，在受环境因子限制的条件下，植物特性通过它们对根分泌物、微环境和枯枝落叶质量的影响而强烈影响养分供应。枯枝落叶质量不同生态系统间差异很大，强烈影响矿化速度。根系分泌物提供了一定的糖、有机酸和氨基酸的碳源，它们可能促进或抑制矿化

作用。可以预料，碳丰富的分泌物会促进贫乏土壤中的氮固定，而在肥沃土壤上可能会促进其它碳源的分解。在较长的时间范围内，植被的演替变化修饰土壤温度（遮荫）、土壤湿度（蒸腾作用）及有机质的数量与质量（枯枝落叶和根分泌物）。

长时间内（几十年至几百年），养分的投入和损失模式对养分供应起有一定的影响。对于这些长期控制，目前仅有初步了解，虽然我们已经知道，固氮植物的多少强烈影响氮的投入。例如，固氮树 *Myrica faya* 引到夏威夷后，大大增加了氮的投入、供应量和年循环速率。生理活性较短的一年生禾本科植物取得多年生草种，可能是加利福尼亚草地秋季氮损失增加的原因。目前，人类通过应用工业固氮和栽培豆科植物投入的氮已经超过全球的自然固氮，这表明，在自然生态系统中氮投入和输出的调节可能会有很大的变化。

2. 4. 生态系统能量交换和水分循环

2. 4. 1 植被对能量交换的影响

2. 4. 1. 1 表面反射

生态系统中能量交换不仅反映在叶片和茎的个体特性，而且也反映为植物性质与其相邻表面的特性的不同。大气对太阳的短波辐射几乎是透明的，因此某地或全球的大气温度主要取决于吸收的和地球表面散失的能量数量。这样，植被对表面反射的影响对气候可能有实质性的影响。例如，雪与沙的表面反射要大于植被，因此它们减少表面的辐射吸收。在草地，植株高度对于雪层深度的增加和高大灌木或树密度的提高，将掩盖雪减少反射，这样提高周围大气的温度。模型模拟表明，如果北部森林转换成雪覆盖的草地，则北部区的年平均大气温度将下降 6℃，这种温度效应大的足以扩展至热带。同样，当 6000 年前温度升高到最大时，树种向北推进，这样减少表面反射，增加了能量吸收。同期发生的气候增温，据估计近一半是由于树种向北推移引起的，另一半则是由于太阳辐射增加(图 11-11)。比较温和的气候，反过来有利于树木的生殖和成林，这样对地区的增温产生了正向反馈作用。可见，相对于雪层的植被高度上的变化，可能对地区的气候有很大的影响。

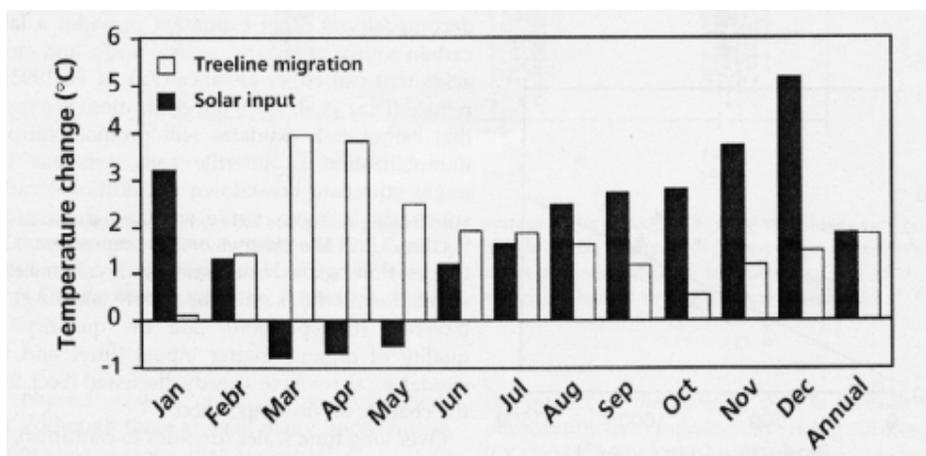


图 11-11 太阳光投入和森林线迁移对北极温度变化的影响

对表面反射的植被效应也反映干旱地区的区域气候。中东地区的过度放牧减少了植物密度，增加了裸地面积，这样使辐射吸收减少。其结果是减少受热和上层大气的对流，从而使来自地中海的水分移流减少，雨量降低。这样的干旱加重正反馈作用进一步减少植物生产和生物量，导致区域气候的永久性干旱。

不同植被表面之间，表面反射上的差异要比植被与雪或沙的差异要小。植被表面反射主要取决于生物气候学。落叶生态系统中，出叶后如果土壤呈深色则增加反射，如是浅色则减少反射。常绿群落的表面反射变异较小。植物种间表面反射的细小差异对气候而言可能是很重要的。例如，草地的表面反射一般要大于森林，因为前者叶片转换较快，有较多的死叶滞留。

2. 4. 1. 2 能量分配

潜在热和感受热之间能量分配的种间差异可能有极大的影响。叶面积指数 (LAI) 是决定蒸发蒸腾的最重要因子，因为它决定着：(1) 冠层截获和雨后很快蒸发的雨量；(2) 蒸腾面的大小 (图 8)。未受干扰的群落，LAI 主要决定于植株的大小，其次则为生物气候学，因为常绿植物的蒸腾面在年内可持续大部分时间。虽然常绿植物的叶片生物量比例要比相同大小的落叶植物大，但这一特性被其较低的气孔传导所抵消，因此，特定大小的常绿树和落叶树在相同的环 境条件下，水分损失速度相近。植物生物量间接地影响蒸发蒸腾，因为它与土壤表面的枯枝落叶量相关，而枯枝落叶的多少强烈地影响水分从土表流失和渗入土内的比例。在森林和其它枯枝落叶层高度发达的群落，土表流失可忽略不计。

在干旱环境下，气孔传导和扎根深度对蒸发蒸腾有一定的影响。耐旱种在较低的有效水分下气孔仍开放，因此它们在早期的蒸发蒸腾要大于那些生长在湿润环境下的植物种。高大的植

物，如树一般蒸腾的水分要多于草本植物，因为前者的根系深广，叶面积大。这样，森林砍伐减少蒸发蒸腾，但增加流失，特别是在植物快速生长期。总之，植物大小，它是环境中资源有效性的综合反映，是冠层水分损失的主要决定因子，虽然气孔传导对植物水分状况的影响在干旱时非常显著。

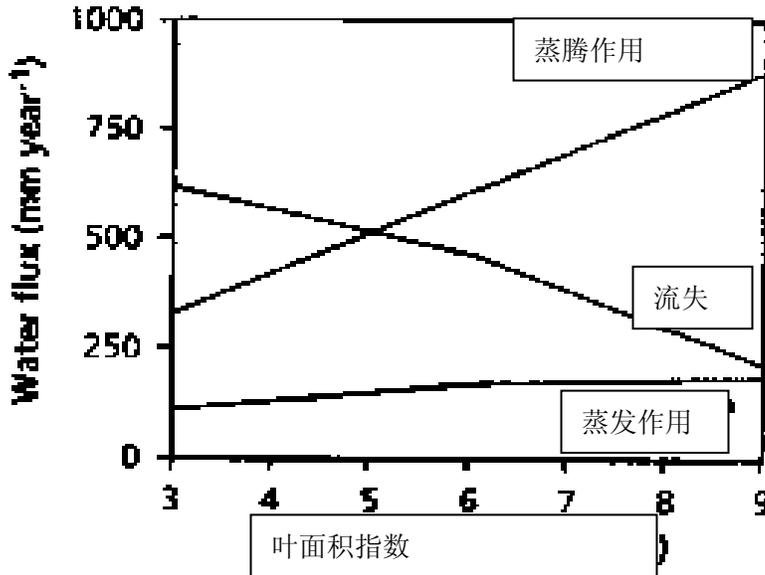


图 11-12 佛罗里达某森林中叶面积指数对蒸腾,蒸发和水分流失的影响

蒸发蒸腾的种间差异会对气候产生影响。模拟研究表明，Amazon 盆地从森林转化为草地将会造成南美永久性的炎热与干旱，这是因为草地较浅的根系将减少蒸发蒸腾，使更多能量以传导热的形式散失。这种干燥的条件对草地的生存且是有利的。在墨西哥，由于过度放牧造成的蒸腾减少，增加了传导热流动，引起地区温度升高。从大西洋向加拿大北级运动的夏季气流量，所载的水分仅为该地雨量的 25%。也就是说，其它 75% 的雨量来自当地的蒸发蒸腾量。换言之，陆地表面与大气之间的水分循环占该地雨量的绝大部分。

环境条件可能影响植被对雨量的反馈。例如，预计大气 CO₂ 浓度加倍造成的全球变暖将使雨量增加 8%。但是，这种由 CO₂ 浓度上升引起的气孔传导减少，使预期的雨量增加量减小到仅为 5%。另一方面，氮沉积增加引起的植物生长和气孔传导增加也许将增加蒸发蒸腾，并由此增加雨量。可见，影响植物生长和生理特性的环境因子之间的互作调节着许多陆地因子对气候的反馈。

在大多数生态系统，蒸发蒸腾与总合光速率呈紧密相关，因为高的叶面积和气孔传导对以

上两个过程均有促进作用。但在资源贫乏的群落中，冠层稀疏，土壤或者是表面的苔藓是蒸发蒸腾的主要组分。LAI 小于 4，蒸发蒸腾随表面蒸发呈比例增加，而与光合作用解偶。

2. 4. 1. 3 表面粗糙度

冠层表面的粗糙度决定植物和大气的偶合程度，并在某种程度上气孔传导影响潜热与传导热的分配。粗糙度主要受地貌和植被结构，而不是受各种植物的特性决定的。地貌平整，如草原，植株大小对表面粗糙度也有很大的影响，矮小的草类与高大的树木相比，粗糙度较低，边界层较厚。矮小植被较低的粗糙度，减少了各叶片气孔调节对冠层整体传导失水的影响，这种情况在湿润的条件下更为明显。

2. 4. 2 植被对水分循环的影响

如果植被影响蒸发蒸腾，它必定也影响水分流失，因为这种流失是雨量和蒸发蒸腾的差值。最明显的植被效应是森林砍伐后流失增加，但是，影响蒸发蒸腾的植物特性也影响土壤水分和流失。这样，高的蒸发蒸腾使土壤干燥，减少进入流失流的量。在相同的气候区，草地的流失要大于森林(表 11-3)。在北部地区，草原植被的一些种的特性，要比苔藓或草甸有高的蒸发蒸腾速率。草原植物高的蒸腾速率使土壤水分保持较低，这有利于这些种的生长，而草甸植物较低的蒸腾速度使土壤水分较高，同样，这对草甸植物生长是有利的。Zimov 等认为，人类在新石器时代末期铲除大型食草动物后，使竞争平衡从耐放牧的草原种转向草甸。此后蒸发蒸腾的减少或许增加水分，对新石器时代末期发生的从草原种向草甸的转变产生了作用。

表 11-3 西伯利亚东北部草甸和草原植物田间条件下 7 月份的平均蒸发蒸腾速率

植被类型	蒸发蒸腾速率 (mm day^{-1})	
	田间容量	自然降水
冻原植物		
地衣	1.6	0.9
苔藓	2.8	1.0
草原植物		
冰草	6.7	2.5
羊胡子草	5.3	3.0
木贼群丛	4.0	1.6
蒿	6.1	2.3
草甸-草原差值的概率	0.03	0.02

2. 5. 从生理学到全球的分级

种之间的生理学差异对生态系统和全球过程有重要且可预测的影响。气候有利和资源丰富的支持那些具有高生产力的植物的生长，这些植物抑或株型高大，抑或 RGR 大，依受干扰后时间而异。相反，不适宜的环境则支持缓慢生长的植物，它们具有大量化学防卫物质，大大减少食草生物和减小分解。速长植物的光合速率、蒸腾速度、组织转换速率、食生生物和分解均较大。植株大小是碳、养分、能量和水交换的主要决定因子。植株大小和生长速率的差异反过来又加大自然环境的差异，这主要是因为高大植物减少土壤水分，速生植物产生促进养分有效性提高的枯枝落叶较多。

在地区规模上，较大的植株和高的气孔传导促进蒸发蒸腾，进而增加雨量，而矮小的植株和稀疏的植被散发较多的传导热，这样使大气温度提高。在高纬度，高大植株由于遮挡阳光而减少表面反射，因此在冬春季节提高温度。更好地认识到植物特性在影响生态系统过程和气候上的重要性，是生理生态学在生态系统和全球过程研究中核心。