



生态学杂志

Chinese Journal of Ecology

ISSN 1000-4890, CN 21-1148/Q

《生态学杂志》网络首发论文

题目： 昼夜不对称变暖对陆地生态系统的影响
作者： 朱军涛，郑家禾
DOI： 10.13292/j.1000-4890.202203.001
收稿日期： 2021-05-14
网络首发日期： 2021-11-01
引用格式： 朱军涛，郑家禾. 昼夜不对称变暖对陆地生态系统的影响[J/OL]. 生态学杂志.
<https://doi.org/10.13292/j.1000-4890.202203.001>



网络首发：在编辑部工作流程中，稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定，且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式（包括网络呈现版式）排版后的稿件，可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定；学术研究成果具有创新性、科学性和先进性，符合编辑部对刊文的录用要求，不存在学术不端行为及其他侵权行为；稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准，正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性，录用定稿一经发布，不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容，只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认：纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊（光盘版）》电子杂志社有限公司签约，在《中国学术期刊（网络版）》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版，以单篇或整期出版形式，在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊（网络版）》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物（ISSN 2096-4188，CN 11-6037/Z），所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

DOI: 10.13292/j.1000-4890.202203.001

昼夜不对称变暖对陆地生态系统的影响

朱军涛* 郑家禾

(拉萨高原生态试验站, 生态系统网络观测与模拟重点实验室, 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101)

摘要 昼夜不对称变暖指的是白天和夜间的增温幅度不同, 夜间温度升高的比白天快, 全球大部分地区存在昼夜不对称变暖的现象。以往关于气候变暖对生态系统影响的研究大多建立在全天对等增温的基础上, 缺乏对白天和夜间增温不对称性影响的深入研究。一些研究表明, 白天增温和夜间增温对生态系统的作用机制不同, 进而产生不同的影响。本文梳理了近期的研究进展, 综述了昼夜不对称变暖对植物物候、生态系统碳循环、生物群落以及植被生产力等方面的特异性影响及其机理机制, 并引述了不对称变暖对高寒生态系统碳循环可能产生的影响。在总结研究基础上, 提出未来关于不对称变暖的影响研究应重视一些生态学规律的普适性验证, 例如夜间增温下“光合补偿作用”, 关注高寒冻土区土壤的碳积累和释放过程, 深入剖析生物多样性与生态系统生产力稳定性间的关系等, 提升我们对全球气候变暖影响的理解和认知。

关键词 昼夜不对称变暖; 植物物候; 生态系统碳循环; 生物群落; 植被生产力

Effects of diurnal asymmetric warming on terrestrial ecosystems.

ZHU Jun-tao*, ZHENG Jia-he

(Lhasa Plateau Ecosystem Research Station, Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China).

Abstract: A symmetric climate warming that nighttime temperatures increasing faster and higher than daytime temperatures has long been discovered all around the world. However, most of the studies are based on the equivalent warming throughout the day, which do not consider the different effects of daytime and nighttime warming. Some studies have showed that daytime and nighttime warming have various mechanisms on ecosystem and thus lead to various effects. This study reviewed the effects of asymmetric warming on plant phenology, ecosystem carbon cycle, biological community, and vegetation productivity as well as the mechanisms. We also reported the possible effects of asymmetric warming on carbon cycle for alpine ecosystems. Based on the current researches, this paper proposes that the future research on asymmetric warming should attach more importance to some ecological mechanisms which are suitable for most cases, such as “photosynthetic compensation” under nighttime warming. Furthermore, we should also pay more attention to soil carbon accumulation and release in alpine permafrost regions, and reveal the relationships between biodiversity and ecosystem productivity stability. Therefore, we will acquire more understanding and cognition of the impacts of global warming.

Key words: diurnal asymmetric warming; plant phenology; ecosystem carbon cycle; biological

国家自然科学基金项目(41725003、U20A2009、41991234、42077422)资助。

收稿日期: 2021-05-14 接受日期: 2021-10-29

*通讯作者 E-mail: zhujt@igsnr.ac.cn

community; vegetation productivity.

越来越多的证据表明,在世界大部分地区,气候变暖的幅度在白天和夜间并不相同,夜间温度升高的比白天要快,进而导致温度日较差减小(Easterling, 1997; Peng *et al.*, 2013; Ma *et al.*, 2019),这种现象称为昼夜不对称变暖。近 50 年的数据表明,陆地表面日最低气温的上升速率是日最高气温的 1.4 倍(IPCC, 2007)。全球变暖的昼夜增温不对称性在全球范围内普遍存在(Easterling, 1997; Lobell *et al.*, 2006; Xia *et al.*, 2014)。在我国昼夜增温的不对称性现象显著,并且在不同地区昼夜增温的差异不同(马利群等, 2018; 曾红霞等, 2020)。对于昼夜不对称变暖产生的原因目前没有准确的说法,有研究表明,云量、降水、太阳辐射、土壤湿度和大气环流等的变化都可能产生这种现象,其中云量的增加可能是最为关键的因素(Du *et al.*, 2019),云可以减少白天入射短波辐射到地球表面来降低日最低温度(T_{\min}),并且通过在夜间拦截输出的长波辐射来增加日最高温度(T_{\max})。更明确的原因仍需进一步研究,也尚不清楚白天增温和夜间增温是否会相互影响。

以往关于气候变暖对生态系统影响的研究大多建立在全天对等增温的基础上(Luo *et al.*, 2007; Shen *et al.*, 2015; Xia *et al.*, 2020),缺乏对于白天和夜间增温不对称性影响的深入研究。已有的长期观测实验(Alward *et al.*, 1999; Peng *et al.*, 2013)、控制实验(Turbull *et al.*, 2002; Wan *et al.*, 2009; Xia *et al.*, 2009)和模型模拟(Rosenzweig *et al.*, 1996; Dhakhwa *et al.*, 1998)均表明,白天增温和夜间增温会对生态系统产生特异性的影响。例如,植物物候期(Zhang *et al.*, 2019)、植被生长(Peng *et al.*, 2004)、生态系统碳循环(Peng *et al.*, 2013; Wang *et al.*, 2020)、植物群落结构和稳定性(Yang *et al.*, 2017)等对白天和夜间增温的响应存在差异。昼夜不对称增温对生态系统的影响是全球变化生态研究的热点,一系列生态系统响应和适应不对称增温的机理机制被提出,例如夜间增温下“光合的超补偿作用”等,但目前尚缺乏系统的梳理和总结。为了全面理解气候变暖对生态系统的影响,本文综述了昼夜不对称变暖对植物物候、生态系统碳循环、生物群落和稳定性以及植被生产力的特异性影响及其机理机制,并提出未来研究重点和展望。

1 昼夜不对称变暖对植物物候的影响

植物物候作为气候变暖的“指纹”,对于温度的变化极为敏感(夏建阳等, 2020)。昼夜不对称变暖,尤其是不同季节的昼夜不对称变暖对植被返青期、生长季长短等产生一定的影响,从而影响植被的生长发育(Rehmani *et al.*, 2014)。研究表明,花前生育期的长短与积温和最低温的关系更密切,而花后生育期的长短主要与最高温有关(Porter *et al.*, 1999)。例如,夜间增温下,大多水稻品种的花前营养生长期有明显缩短的趋势,而花后生殖发育期缩短的只占少数(张鑫等, 2014)。夜间增温下,植物通过叶片光合作用的碳吸收过补偿温度升高引起的呼吸碳释放,促使植物积累更多的碳(Wan *et al.*, 2009),可能提前达到开花所需的生物量积累临界值,因此夜间增温或日最低气温升高可能使花期提前。在森林上的研究还表明,早花植物对低温升高敏感,而晚花植物对高温升高敏感,导致了不同种类的生育期缩短或延长(陆佩玲等, 2006)。

大尺度的模拟研究表明,最低气温的升高能够延长生长季,提前植被返青的日期(Shen *et al.*, 2016)。例如,Shen 等(2016)研究表明,夜间增温下,青藏高原地区植被变绿日期主要由夏季 T_{\min} 控制,而不是 T_{\max} ,并且更高的 T_{\min} 对植物产生的积极作用较强。在内蒙古温带草原地区,植被的物候期也对夜间增温较为敏感(刘斌, 2015),夜间增温可以提前部分物种的开花和结果时间,而白天增温则会推迟生长季结束时间,从而延长生长季。由于低温冻害风险以及根系对水分吸收的限制都会使植物物候推迟或者减缓发育,夜间增温则能够消除低温的限制,可以满足

春季返青对于热量的要求(Piao *et al.*, 2015), 从而使植被返青期提前。白天增温会导致较高的蒸发作用, 降低根区的含水量(Peng *et al.*, 2013)从而抑制植被生长, 该机理能够对上述结果进行解释。然而, 对于非生长季来说, 白天和夜间增温可能会对物候期产生不同的影响。例如, Meng等(2019)研究表明, 冬季的夜间增温会减少冷激积累作用, 从而推迟群落物种早期物候, 白天增温会增加热量积累作用而导致早期物候期提前。Piao等(2015)研究了北半球地区植被展叶期与昼夜温度变化的关系, 发现植被春季展叶期通常由 T_{\max} 而不是 T_{\min} 触发, 可能是由于白天所发生的光合作用以及白天增温对物候的调节作用大于夜间温度变化所带来的影响。目前关于昼夜不对称增温对物候影响的实证研究相对较少, 高寒高海拔地区的植物长期适应低温环境, 可能对白天和夜间增温响应更加敏感。因此, 未来应关注不同种类、不同功能型的植物如何响应不对称增温, 为平原区和其他地区提供指示作用。

2 昼夜不对称变暖对生态系统碳循环过程的影响

温度是生物地球化学过程重要的影响要素, 因此陆地碳循环与气候变化之间的反馈对生态系统功能和服务, 例如生产力、碳固存和气候调节等产生重要影响(Xia *et al.*, 2014)。白天和夜间的不对称变暖对于碳循环过程的影响也日益受到关注。这种昼夜增温的不对称性会对生态系统碳固存和碳消耗过程产生影响, 通过影响植物的光合作用(Xia *et al.*, 2009)、叶片呼吸(Armstrong *et al.*, 2006)等生理过程, 直接影响植被的初级生产力, 也可通过改变群落结构和稳定性(Yang *et al.*, 2017)、土壤呼吸(Xia *et al.*, 2009), 间接影响陆地生态系统生产力。

在气候变暖下, 植被碳的净交换量和土壤等所释放的碳量将决定陆地碳循环更趋向于成为碳“源”或是碳“汇”, 但是目前尚没有明确的结论。温度升高对生态系统碳循环的影响取决于光合与呼吸作用对温度变化共同响应的差异(夏建阳等, 2020), 并且这种响应在空间上存在异质性(Xia *et al.*, 2014)。在热带地区, 碳的净吸收量主要取决于呼吸作用的大小, 由于呼吸作用对夜间温度增加的敏感性较强, 增加了生态系统碳的损失, 因此加剧了热带地区碳汇向碳源转变的趋势(Anderregg *et al.*, 2015)。而在我国北方温带草原区, Wan等(2009)发现, 夜间升温刺激了植物的呼吸作用, 植物通过增强光合作用超补偿由于夜间增温导致的碳损失, 使草原生态系统在生长季中从一个弱碳源 ($1.87 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-2}$) 转变为碳汇 ($21.72 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-2}$)。Wang等(2020)指出, 全天变暖对碳循环的影响主要是由夜间而不是白天增温驱动的。夜间增温引起的土壤温度增加幅度大于白天增温, 夜间温度增加所导致的土壤水分下降更为明显, 从而导致生态系统呼吸强度降低, 因此夜间温度的增加更有利于碳的固存。

调节生态系统碳循环的生物和生态过程在白天和晚上占有不同的比重。白天植物通过光合作用吸收大气中的 CO_2 , 在夜间通过呼吸作用将其中 30%~80%的碳释放回大气中(Turbull *et al.*, 2002)。植物对于昼夜变暖的差异性响应可大致总结为两个原因: 其一, 光合作用主要发生在白天, 白天增温会刺激光合作用, 而呼吸作用在全天都会发生, 夜间增温更容易刺激呼吸作用。所以昼夜不对称变暖会对植物生长产生不同的影响(Alward *et al.*, 1999; Peng *et al.*, 2013)。虽然白天温度升高也能使植物更加接近光合最适温度, 从而提高光合能力, 但是这样的温度变化只对于略低于光合最适温度环境下的植物有较强的刺激作用(Qiao *et al.*, 2014; Xia *et al.*, 2014)。其二, 光合作用、呼吸作用和植物生长过程是紧密联系在一起的, 白天增温会影响为植物夜间呼吸提供底物的净光合作用。夜间温度的增加促进了叶片呼吸和根系呼吸, 能够刺激底物在夜间的消耗, 有助于植物在白天产生光合补偿作用, 在增加光合能力的同时, 也增强草地固碳能力(Turnbull *et al.*, 2002; Wan *et al.*, 2009)。除了对于叶片本身的影响之外, 夜间增温也能刺激根系和微生物的活动(Wan *et al.*, 2002; Xia *et al.*, 2009)。这是由于光合糖在白天通过蒸腾作用向根系流动, 在夜间从根系流出, 使土壤中的根源性底物可利用性升高(Xia *et al.*, 2014)。可见, 夜间

温度对于调节植物的生理过程来说是非常重要的因素,但很容易被忽视(Turnbull *et al.*, 2002)。大量研究表明,陆地生态系统对夜间增温高度敏感(Peng *et al.*, 2004; Lobell *et al.*, 2006; Volder *et al.*, 2007),但是还不能证明植物光合的超补偿作用是否存在于所有生态系统中(Xia *et al.*, 2014),因为夜间呼吸不仅受白天光合作用所提供的基质影响,还有土壤微生物活性以及异养呼吸产生的影响等(Zhang *et al.*, 2011)。因此,昼夜不对称变暖如何影响生态系统碳吸收和排放过程,一些研究得出的研究结果和结论是否具有普适性,例如,其他地区是否存在夜间增温下光合作用的超补偿现象,补偿的程度多大?这些问题的回答有助于深刻理解全球变暖,尤其是昼夜不对称变暖下生态系统碳循环与气候变化的相互作用及其反馈。

3 昼夜不对称变暖对生物群落的影响

植物物候和生态系统碳循环过程代表了生态系统的短期响应过程,而植物群落结构变化代表了生态系统的长期适应。近年来群落物种多样性和生态系统稳定性在生态学研究占有突出的地位。生态位理论认为,群落中不同物种特征的权衡和组合决定了其不同的生活史对策,由此决定了各物种在群落中占据不同的生态位,进而决定了多物种的稳定共存(Silvertown,2004)。群落的稳定性是描述群落动态的重要指标之一。群落生产力的时间稳定性是指群落的自我维持能力,包括受到干扰后的抵抗力稳定性和恢复力稳定性。抵抗力稳定性是指植被群落抵御外界的干扰并使自身的结构维持原状的能力,可用于干扰前和干扰后生物量的变化来进行定量的计算(Ruijven *et al.*, 2010);而恢复力稳定性则是植被群落受到外界干扰被破坏后恢复到原状的能力,可以用恢复所用的时间来判断。研究表明,生物多样性与群落时间稳定性之间存在着正相关关系,更多样化的群落可能存在能够抵抗环境波动的物种,使群落具有更大的抵抗力稳定性,从而提高生态系统生产力的稳定性(Ma *et al.*, 2017)。

气候变暖不仅能直接影响群落中物种的生长发育和相互作用关系,还可以通过改变土壤温度和水分等环境条件来调控群落结构(夏建阳等, 2020)。在气候变暖下,优势物种对于群落动态以及生态系统功能有着重要的作用(Yang *et al.*, 2017)。研究表明,白天增温主要通过减少优势物种的丰度来降低群落生产力的时间稳定性(Yang *et al.*, 2017),同时抑制优势物种间的竞争来增加生物多样性(Barton *et al.*, 2018)。夜间增温虽然对土壤温度的影响更大(Wang *et al.*, 2020),但是夜间温度增加对于群落优势种的稳定性无显著影响,可能是由于夜间增温通过提高最低温度所带来的积极影响被呼吸作用的增加所抵消(Yang *et al.*, 2017)。例如, Yang 等(2016)发现,夜间增温会通过刺激碳的积累,从而增强群落的抗旱能力,白天增温对于群落抗旱性的影响不明显,可能是由于白天增温通过延长生长季的长度所带来的积极影响与通过限制水分所带来的负面影响相抵消。因此,研究气候变暖,尤其是昼夜不对称变暖的情景下群落生物多样性与生态系统生产力稳定性之间的关系,对提升生态系统服务和稳定性具有极其重要的作用。

4 昼夜不对称变暖对植被生产力的影响

植被作为陆地生态系统的核心组成部分,是全球变化与陆地生态系统变化的“指示器”,也在连接大气圈、水圈、土壤圈的物质循环和能量流动方面扮演着重要角色(Gong *et al.*, 2017)。归一化差异植被指数(NDVI)能够客观反映植被在较大空间尺度上的生长状况和动态变化(Gong *et al.*, 2017)。植被的生理活动与生长季节温度变化有密切的相关性(He *et al.*, 2020),因此植被 NDVI 会对昼夜不对称变暖有不同的响应。例如,在干旱半干旱温带地区,最低温度的升高通过降低霜冻风险以及对光合作用的补偿作用使得 NDVI 在生长季与 T_{\max} 呈显著正相关(Peng *et al.*, 2013),而最高温度的升高引起较大的土壤水分消耗造成了其与 NDVI 呈负相关的结果(Xia *et al.*, 2018);在寒冷和潮湿的生态系统中,由于最低温度的升高导致自养呼吸强度的增加产生的负面影响占更大的优势, T_{\min} 的升高会对 NDVI 产生负面影响(Xia *et al.*, 2018),而最高温度的升高使

得光合酶活性更大,对 NDVI 产生积极的影响(Peng *et al.*, 2013)。在中国很多地区的研究也表明(马利群等, 2018; 曾红霞等, 2020), 夜间增温对于植被 NDVI 有更加明显的积极作用。然而, 在极端干旱的条件下, 植被的生长可能不受光合作用的控制, “光合补偿作用”强度也相对减弱, 因此昼夜变暖都会对树木生长产生一定的负面影响(Zhu *et al.*, 2020)。

除此之外, 还有研究指出, 植被对于气温变暖的响应会有一些的滞后性。Wu 等(2015)指出, 植被在低纬度干旱地区 T_{\max} 的升高会对植被活动表现出较大的滞后性, 可能是由于植物生长营养元素可用性之间的权衡过程, 或者是土壤水分对地表作用的长期周转。由此可以看出, 不同植被生态系统和不同区域内的植被对于白天和夜间增温的响应存在很大的差异。综合昼夜不对称变暖对生态系统结构和功能的研究表明(Wan *et al.*, 2009; Peng *et al.*, 2013), 忽略白天和夜间增温对陆地生产系统产生的特异性影响, 无法很好地预测未来气候变暖下植被的动态变化。

5 昼夜不对称变暖对高寒生态系统碳循环的影响

青藏高原气候变暖中同样存在显著的昼夜不对称性。以那曲为例, 根据 1955 年以来的气象数据表明, 那曲地区年平均气温升高约 2°C , 最低温升高比最高温升高明显(气象数据来源于中国气象科学数据共享服务网)。高寒草地长期适应低温、强辐射、干旱的环境, 植物群落结构相对简单, 各种生态环境因子常处于临界阈值状态, 对环境尤其是温度变化极其敏感(Zhu *et al.*, 2017)。因此, 高寒草地作为气候变化研究的先锋系统可能对昼夜不对称变暖响应更加剧烈, 目前缺乏相关的研究和证据。土壤生态系统碳过程是陆地生态系统碳循环的重要环节, 青藏高原等高寒地区的土壤由大量多年冻土和季节性冻土组成(程国栋等, 2019)。冻土区碳库极为脆弱, 也是高寒生态系统稳定的基础, 因此该地区土壤碳循环更容易受到气候变暖的影响。已有的模拟增温实验发现, 变暖会增加冻土区的碳同化, 青藏高原整体上可能是一个较弱的碳汇(程国栋等, 2019)。这可能与土壤水热条件有关, 变暖使得永久冻土区含水量降低, 从而降低了生态系统呼吸速率, 促进了碳积累(Mu *et al.*, 2017)。土壤有机碳(SOC)是陆地生态系统碳库的重要组成部分, 也是预测陆地生态系统对未来气候变暖反馈最主要的不确定来源, 而冻土地区碳库的变化很大程度上取决于土壤有机碳的总量和分布。张永强等(2006)利用 CENTURY 模型探讨了青藏高原草地生态系统 SOC 年际动态变化特征及其区域分异特征, 发现气候变暖增加了青藏高原土壤有机碳的积累和排放速度, 整体来说是一个碳积累过程。董星丰等(2019)总结归纳了冻土区温室气体排放途径, 发现温度升高通过改变土壤理化性质间接促进了 CO_2 排放。已有的研究未发现不对称变暖对土壤有机碳储量产生显著影响, 这可能是由于野外增温控制试验的持续时间较短, 土壤有机碳储量微小的变化不易被检测。另一方面, 虽然土壤碳库未发生改变, 但是有机碳库的组成可能存在变化。例如, 相较于对称增温, 昼夜不对称变暖增加土壤中大团聚体的比例, 减少矿质结合态碳的比例(Phillips *et al.*, 2016), 一定程度会降低土壤稳定性。

总体而言, 昼夜不对称变暖对土壤有机碳的影响主要通过改变光合产物分配和土壤微生物群落特征两个途径来实现。从光合产物分配来看, 通常情况下高寒生态系统在气候变暖背景下会促进光合产物向地上部分分配。但是, 有研究发现, 白天和夜间不对称变暖对根系的非结构性碳水化合物含量的影响不同, 夜间增温对分配未产生影响, 而白天增温则会促进地上光合产物向根系运输(Bai *et al.*, 2012), 这可能会增加根系及其分泌物对土壤有机碳的贡献, 使得土壤有机碳中植物源碳的比例增加。不对称变暖对土壤微生物活性的影响较为复杂。这种差异化响应很可能与增温引起的土壤水分状况变化有关(Liu *et al.*, 2010), 即当夜间增温下土壤水分在特定范围或较小范围内变化时, 土壤微生物活性可能不受到土壤水分影响, 会随温度升高而升高; 当白天增温导致土壤水分大幅下降时, 土壤微生物活性会受到抑制。另外, 不对称变暖对微生物的影响还可能受到生态系统氮限制和碳限制。一方面, 夜间温度升高降低土壤微生物生物量

碳氮含量和微生物呼吸。例如,在干旱半干旱草地的研究表明,夜间增温会显著降低细菌、丛枝菌根真菌的数量以及微生物利用土壤碳的能力(Zhang *et al.*, 2011)。这种现象可能与夜间增温产生的生态系统氮限制密切相关:夜间增温促进植物产生补偿生长,提高光合固碳能力(Wan *et al.*, 2009),但同时增加植物对土壤有效氮的需求,这会降低土壤中氨基化合物的含量。作为细菌优先利用的土壤基质,氨基化合物含量降低会导致细菌碳利用能力下降。不对称变暖情景下,土壤微生物量和丛枝菌根真菌丰度的下降,最终可能导致土壤有机碳中微生物来源碳的比例不断降低(Liang *et al.*, 2012)。另一方面,夜间增温会提高土壤微生物活性,并通过促进夜间土壤呼吸,使土壤易分解有机碳逐渐被消耗,降低土壤中可利用碳含量,导致碳限制成为影响微生物生长的主要因素(Andresen *et al.*, 2010)。而在气候变暖的大背景下多年冻土和季节性冻土区碳循环过程如何响应昼夜不对称变暖,我们了解的很少。白天和夜间增温会对土壤和植被产生不同的影响,因此今后的研究应加强探究昼夜不对称变暖下高寒生态系统碳循环过程对气候变化的响应及反馈机制。

6 研究展望

昼夜不对称变暖的现象全球普遍存在。通过实验和观测研究,生态学家发现白天和夜间增温对生态系统产生不同的影响,例如,在内蒙古温带草地发现夜间增温下光合作用的“超补偿作用”,而大尺度的遥感监测发现,不同植被生态系统对白天和夜间增温的响应存在很大的差异,那么这种“光合超补偿作用”是否具有普适性,受到哪些条件限制?群落中优势种和伴生种叶片尺度的光合、呼吸及水分利用效率等生态过程如何响应?这些机理机制和问题的探讨,有助于理解全球变暖下生态系统碳循环与气候变化的相互作用及其反馈。

青藏高原多年冻土和季节性冻土中储存着大量有机碳,是陆地生态系统中重要的碳库。全球气候变暖很可能导致冻土中封存的大量有机碳被激活并被微生物分解释放,引起陆地生态系统碳循环与气候变暖之间的正反馈。青藏高原作为国家“碳达峰”的率先示范区,高寒区土壤和冻土的碳积累和释放过程如何响应气候变暖?土壤呼吸的 Q_{10} 如何响应昼夜变暖?白天和夜间增温如何通过改变光合产物分配、土壤微生物群落特征和活性?从而影响高寒区土壤碳循环,值得我们深入研究。

生态系统生产力是生态系统服务的基础,生物群落多样性和群落结构对生态系统生产力稳定起到重要作用。昼夜不对称变暖可能通过影响环境过滤和生物间相互作用,改变群落生物多样性和物种组成,从而影响生态系统生产力稳定性。未来通过长期定位研究,深入剖析生物多样性与生态系统生产力稳定性的关系,包括生产力的时间稳定性、抵抗力稳定性和恢复力稳定性等,有助于理解生态系统对环境变化的长期适应。

致谢 特别感谢中国科学院地理科学与资源研究所赵广博士后、沈若楠博士研究生等在文献收集和整理中给予的大力帮助。

参考文献

- 程国栋, 赵林, 李韧, 等. 2019. 青藏高原多年冻土特征、变化及影响. 科学通报, **64**(27): 2783-2795. [Cheng GD, Zhao L, Li R, *et al.* 2019. Characteristic, changes and impacts of permafrost on Qinghai-Tibet Plateau. *Chinese Science Bulletin*, **64**(27): 2783-2795.]
- 董星丰, 陈强, 李浩, 等. 2019. 全球气候变化对我国高寒地区冻土温室气体通量的影响. 土壤与作物, **8**(2): 178-185. [Dong XF, Chen Q, Li H, *et al.* 2019. Effects of climate change on permafrost greenhouse gas flux in alpine region of China. *Soils and Crops*, **8**(2): 178-185.]

- 刘 斌. 2015. 中国北方典型草原植物生殖物候对白天和夜间增温的响应(硕士学位论文). 河南开封: 河南大学.
[Liu B. 2015. Effects of Day and Night Warming on Plant Reproductive Phenology in a Temperate Steppe of Northern China (Master's Thesis). Kaifeng, Henan: Henan University.]
- 陆佩玲, 于 强, 贺庆棠. 2006. 植物物候对气候变化的响应. 生态学报, **26**(3): 923-929. [Lu PL, Yu Q, He QT. 2006. Responses of plant phenology to climate change. *Acta Ecologica Sinica*, **26**(3): 923-929.]
- 马利群, 秦 奋, 孙九林, 等. 2018. 黄土高原昼夜不对称性增温及其对植被 NDVI 的影响. 资源科学, **40**(8): 1684-1692. [Ma LQ, Qin F, Sun JL, *et al.* 2018. Diurnal asymmetry of temperature and its effect on NDVI in Loess Plateau. *Resources Science*, **40**(8): 1684-1692.]
- 夏建阳, 鲁芮伶, 朱 辰, 等. 2020. 陆地生态系统过程对气候变暖的响应与适应. 植物生态学报, **44**(5): 494-514. [Xia JY, Lu RL, Zhu C, *et al.* 2020. Response and adaptation of terrestrial ecosystem processes to climate warming. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **44**(5): 494-514.]
- 曾红霞, 刘 强, 赵 强. 2020. 西北地区昼夜增温的不对称性对植被动态的影响. 生态环境报, **28**(2): 260-265. [Zeng HX, Liu Q, Zhao Q. 2019. Asymmetry of day and nighttime warming and their effects on vegetation dynamics in the inland areas of Northwest China. *Ecology and Environmental Sciences*, **28**(2): 260-265.]
- 张 鑫, 陈 金, 江 瑜, 等. 2014. 夜间增温对江苏不同年代水稻主栽品种生育期和产量的影响. 应用生态学报, **25**(5): 1349-1356. [Zhang X, Chen J, Yu J, *et al.* 2014. Impacts of nighttime warming on rice growth stage and grain yield of leading varieties released in different periods in Jiangsu Province, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, **25**(5): 1349-1356.]
- 张永强, 唐艳鸿, 姜 杰. 2006. 青藏高原草地生态系统土壤有机碳动态特征. 中国科学 D 辑:地球科学, **36**(12): 1140-1147. [Zhang YQ, Tang YH, Jiang J. 2006. Soil organic carbon dynamic characteristics in grassland ecosystem on the Qinghai-Tibet Plateau. *Science in China (Series D)*, **36**(12): 1140-1147.]
- Alward RD, Detling JK, Milchunas DG. 1999. Grassland vegetation changes and nocturnal global warming. *Science*, **283**: 229-231.
- Anderegg WR, Ballantyne AP, Smith WK, *et al.* 2015. Tropical nighttime warming as a dominant driver of variability in the terrestrial carbon sink. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **112**: 15591-15596.
- Andresen LC, Michelsen A, Ambus P, *et al.* 2010. Belowground heathland responses after 2 years of combined warming, elevated CO₂ and summer drought. *Biogeochemistry*, **101**: 27-42.
- Armstrong AF, Logan D, Atkin OK. 2006. On the developmental dependence of leaf respiration: Responses to short- and long-term changes in growth temperature. *American Journal of Botany*, **93**: 1633-1639
- Bai WM, Xia JY, Wan SQ, *et al.* 2012. Day and night warming have different effect on root lifespan. *Biogeosciences*, **9**: 375-384.
- Barton BT, Schmitz OJ. 2018. Opposite effects of daytime and nighttime warming on top-down control of plant diversity. *Ecology*, **99**: 13-20.
- Dhakhwa GB, Campbell CL. 1998. Potential effects of differential day-night warming in global climate change on crop production. *Climatic Change*, **40**: 647-667.
- Du Z, Zhao J, Liu X, *et al.* 2019. Recent asymmetric warming trends of daytime versus nighttime and their linkages with vegetation greenness in temperate China. *Environmental Science and Pollution Research*, **26**: 35717-35727.
- Easterling DR. 1997. Maximum and minimum temperature trends for the globe. *Science*, **277**: 364-367.
- Gong Z, Zhao S, Gu J. 2017. Correlation analysis between vegetation coverage and climate drought conditions in North

- China during 2001–2013. *Journal of Geographical Sciences*, **27**: 143-160.
- He GX, Li ZL. 2020. Asymmetry of daytime and nighttime warming in typical climatic zones along the eastern coast of China and its influence on vegetation activities. *Remote Sensing*, **12**: 3604.
- IPCC. 2007. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Cambridge: Cambridge University Press.
- Liang C, Balser TC. 2012. Warming and nitrogen deposition lessen microbial residue contribution to soil carbon pool. *Nature Communications*, **3**: 1222.
- Liu WX, Zhang Z, Wan SQ. 2010. Predominant role of water in regulating soil and microbial respiration and their responses to climate change in a semiarid grassland. *Global Change Biology*, **15**: 184-195.
- Lobell DB, Ortiz-Monasterio JI. 2006. Regional importance of crop yield constraints: Linking simulation models and geostatistics to interpret spatial patterns. *Ecological Modelling*, **196**:173-182.
- Luo YQ. 2007. Terrestrial carbon–cycle feedback to climate warming. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*, **38**: 683-712.
- Ma LQ, Xia HM, Meng QM. 2019. Spatiotemporal variability of asymmetric daytime and night-time warming and its effects on vegetation in the Yellow River Basin from 1982 to 2015. *Sensors*, **19**: 1832.
- Ma ZY, Liu HY, Mi ZR, *et al.* 2017. Climate warming reduces the temporal stability of plant community biomass production. *Nature Communications*, **8**: 15378.
- Meng FD, Zhang LR, Zhang ZH, *et al.* 2019. Opposite effects of winter day and night temperature changes on early phenophases. *Ecology*, **100**: e02775.
- Mu CC, Zhang TJ, Zhao Q, *et al.* 2017. Permafrost affects carbon exchange and its response to experimental warming on the northern Qinghai-Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, **247**: 252-259.
- Peng SB, Huang JL, Sheehy JE, *et al.* 2004. Rice yields decline with higher night temperature from global warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**: 9971-9975.
- Peng SS, Piao SL, Ciais P, *et al.* 2013. Asymmetric effects of daytime and night-time warming on Northern Hemisphere vegetation. *Nature*, **501**: 88-92.
- Phillips CL, Murphey V, Lajtha K, *et al.* 2016. Asymmetric and symmetric warming increases turnover of litter and unprotected soil C in grassland mesocosms. *Biogeochemistry*, **128**: 217-231.
- Piao SL, Tan JG, Chen A, *et al.* 2015. Leaf onset in the northern hemisphere triggered by daytime temperature. *Nature Communications*, **6**: 6911.
- Porter JR, Gawith M. 1999. Temperatures and the growth and development of wheat: A review. *European Journal of Agronomy*, **10**: 23-26.
- Qiao YZ, Liu HL, Kellomaki S, *et al.* 2014. Comparison of the effects of symmetric and asymmetric temperature elevation and CO₂ enrichment on yield and evapotranspiration of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Evolutionary Ecology*, **4**: 1994-2003.
- Rehmani MIA, Wei G, Hussain N, *et al.* 2014. Yield and quality responses of two indica rice hybrids to post-anthesis asymmetric day and night open-field warming in lower reaches of Yangtze River delta. *Field Crops Research*, **156**: 231-241.
- Rosenzweig C, Tubiello FN, Meteorology F. 1996. Effects of changes in minimum and maximum temperature on wheat yields in the central US: A simulation study. *Agricultural and Forest Meteorology*, **80**: 215-230.
- Ruijven JV, Berendse F. 2010. Diversity enhances community recovery, but not resistance, after drought. *Journal of Ecology*, **98**: 81-86.
- Shen MG, Piao SL, Chen XQ, *et al.* 2016. Strong impacts of daily minimum temperature on the green-up date and

- summer greenness of the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, **22**: 3057-3066.
- Shen X, Liu B, Li G, *et al.* 2015. Impact of climate change on temperate and alpine grasslands in China during 1982–2006. *Advances in Meteorology*, **2015**: 1-10.
- Silvertown J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**: 605-611.
- Turnbull MH, Murthy R, Griffin KL. 2002. The relative impacts of daytime and night-time warming on photosynthetic capacity in *Populus deltoides*. *Plant, Cell & Environment*, **25**: 1729-1737.
- Volder A, Gifford RM, Evans JR. 2007. Effects of elevated atmospheric CO₂, cutting frequency, and differential day/night atmospheric warming on root growth and turnover of *Phalaris swards*. *Global Change Biology*, **13**: 1040-1052.
- Wan SQ, Luo YQ, Wallace LL. 2002. Changes in microclimate induced by experimental warming and clipping in tallgrass prairie. *Global Change Biology*, **8**: 754-768.
- Wan SQ, Xia JY, Liu WX, *et al.* 2009. Photosynthetic overcompensation under nocturnal warming enhances grassland carbon sequestration. *Ecology*, **90**: 2700-2710.
- Wang J, Zhang Q, Song J, *et al.* 2020. Nighttime warming enhances ecosystem carbon: Use efficiency in a temperate steppe. *Functional Ecology*, **34**: 1721-1730.
- Wu DH, Zhao X, Liang SL, *et al.* 2015. Time-lag effects of global vegetation responses to climate change. *Global Change Biology*, **21**: 3520-3531.
- Xia HM, Li AN, Feng G, *et al.* 2018. The effects of asymmetric diurnal warming on vegetation growth of the Tibetan Plateau over the past three decades. *Sustainability*, **10**: 1103.
- Xia JY, Chen JQ, Piao SL, *et al.* 2014. Terrestrial carbon cycle affected by non-uniform climate warming. *Nature Geoscience*, **7**: 173-180.
- Xia JY, Han Y, Zhang Z, *et al.* 2009. Effects of diurnal warming on soil respiration are not equal to the summed effects of day and night warming in a temperate steppe. *Biogeosciences*, **6**: 1361-1370.
- Xia JY, Lu RL, Zhu C, *et al.* 2020. Response and adaptation of terrestrial ecosystem processes to climate warming. *Chinese Journal of Plant Ecology*, **44**: 494-514.
- Yang Z, Zhang Q, Su F, *et al.* 2017. Daytime warming lowers community temporal stability by reducing the abundance of dominant, stable species. *Global Change Biology*, **23**: 154-163.
- Yang ZL, Jiang L, Su FL, *et al.* 2016. Nighttime warming enhances drought resistance of plant communities in a temperate steppe. *Scientific Reports*, **6**: 23267.
- Zhang NL, Xia JY, Yu XJ, *et al.* 2011. Soil microbial community changes and their linkages with ecosystem carbon exchange under asymmetrically diurnal warming. *Soil Biology and Biochemistry*, **43**: 2053-2059.
- Zhang S, Isabel N, Huang JG, *et al.* 2019. Responses of bud-break phenology to daily-asymmetric warming: Daytime warming intensifies the advancement of bud break. *International Journal of Biometeorology*, **63**: 1631-1640.
- Zhu C, Cui EQ, Xia JY. 2020. Both day and night warming reduce tree growth in extremely dry soils. *Environmental Research Letters*, **15**: 094074. DOI:10.1088/1748-9326/aba65e.
- Zhu JT, Zhang YJ, Jiang L. 2017. Experimental warming drives a seasonal shift of ecosystem carbon exchange in Tibetan alpine meadow. *Agricultural and Forest Meteorology*, **233**: 242-249.

作者简介 朱军涛, 男, 1981年生, 博士, 副研究员, 主要从事全球变化生态学研究。E-mail: zhujt@igsnr.ac.cn

责任编辑 魏中青