

专栏:全球变化与陆地生态系统

【特约主持人】韩士杰:中国科学院“百人计划(A)”、
国家“百千万人才工程”拔尖人才

【主持人按语】全球变化与陆地生态系统关系已成为生态学领域研究热点和前沿.近 30 年来,我国在全球变化与陆地生态系统领域已开展大量相关研究,大多数聚焦在全球变化对生产者的影响方面,而关于对消费者和分解者的影响相对较少,特别是对生产者、消费者和分解者之间相互作用的影响更是匮乏.这将严重限制人们对全球变化影响陆地生态系统的全面认识和理解.本期专栏以“全球变化与陆地生态系统”为主题,展示了我国生态学者在全球变化对生产者、分解者及其交互作用影响方面的研究进展,以及全球变化对植物生长和分布,土壤微生物组成和结构,植物-微生物交互作用等相关研究.

全球林线动态和灌木扩张对气候变化响应的研究进展

王晓春¹,杨婧雯^{1,2},张秋良²

(1.东北林业大学 林学院,哈尔滨 150040;2.内蒙古农业大学 林学院,呼和浩特 010018)

摘 要:高纬度、高海拔地区是受全球升温影响最明显的地区之一.林线作为重要的生态界限,其过渡带上的灌丛和草甸以及苔原地区受温度、降水和强风的影响十分显著.近年来,林线移动和灌木生长的动态变化已经作为一个衡量全球气候变化的重要指标.大量研究利用重复摄影、长期监测和树木年轮学等方法,证明环北极和高山地区林线上移和灌木覆盖增加.本文综述了:1)林线动态和灌木覆盖的现状;2)影响因素,包括气候因素和非气候因素;3)植被变化对气候的反馈以及对生态系统的影响.在全球,特别是环北极地区植物生产力都有不同程度的增加以及“绿化”的趋势,植被覆盖增加是这些现象最主要的原因之一.全球变暖导致积雪分布机制改变,永冻层土壤融化释放 CO₂,苔原火灾以及人类活动和草食动物的数量等都会影响林线移动和灌木覆盖.同时,林线移动和灌木扩张也会对能量流动、区域气候、土壤养分以及生态系统功能和结构产生重要反馈.为了更准确地预测气候变化对林线的影响,可以进一步开展不同形式林线(过渡型、突变型,岛型,高山矮曲林等)对全球变暖的响应及反馈.

关键词:林线;灌木;气候变化;反馈

中图分类号:S718

文献标志码:A

气候变化是当今政府、民众和广大科学家最为关注的环境问题之一^[1].IPCC 第 5 次评估报告指出,1880-2012 年全球地表平均温度升高了 0.85 °C 左右.模型预测显示,全球气候变暖总趋势将持续下去,21 世纪全球平均气温增幅可能超过 1.5~2 °C^[2].气候变化影响着全球的植被,尤其是受温度限制的北极和环北极生态

收稿日期:2021-07-17;修回日期:2021-08-30.

基金项目:国家自然科学基金(41877426);中央高校基本科研业务费(2572017DG02).

作者简介:王晓春,(1975—),男,吉林伊通人,东北林业大学教授,博士,博士生导师,教育部新世纪优秀人才计划入选者,研究方向为灌木生长对气候变化的响应与适应,E-mail:wangx@nefu.edu.cn.

通信作者:杨婧雯,E-mail:yjw92@outlook.com.

系统,生长季长度的变化对升温响应更加显著^[3].一般认为,相对中低纬度低海拔地区而言,高纬度和高海拔地区气候变化更为突出.气候变化影响植被的空间分布,高山林线作为生物地理过渡区是受气候变暖影响最为显著的区域之一^[4].在本文中,“林线”适用于下述所有过渡区域,即从封闭森林的海拔或北极界限延伸到形成森林树种的上限(树木生长的生理极限)再到发育不良个体(高山矮曲林,矮树)的上限^[5].过去半个世纪,位于林线之上的高寒灌草地和高山草甸受气温上升的驱动,分布呈向高海拔扩张的趋势.气候变暖会使山地各植被带逐渐上移,最终可能导致原有的高山带缩小或消失.大部分高山林线树木个体在近2个世纪以来呈现生长加快趋势.这可能是林线树木对全球升温、大气CO₂浓度升高共同作用的结果^[6].林线内一些关键因子和生态过程发生变化,例如:风、积雪、反射率、土壤温度、植物生产力、生物多样性、土壤养分和碳氮循环等.林线变化可能会对生态系统及其功能产生巨大的影响^[3].

气候变化改变了高山生态系统物种组成和群落结构,对生物多样性既有正面影响也有负面影响^[7].灌木一般是指矮小木本植物,比乔木分布更广泛,在许多生态系统中十分重要,与草本植物和乔木相比在生态学研究常常被忽视^[8].灌木多生长在中高海拔和中高纬度地区,通常林线上移的过程中伴随着森林边界扩大以及灌木向高山苔原地带扩张,这两种植被生长和分布对气候变化的响应是紧密联系的.灌木扩张会改变种群分布^[9]、群落组成^[7]、植物物候^[10]、初级生产力和生物多样性^[11]、土壤养分循环^[12]、水分和能量交换、冻土融化^[13]等一系列的生态系统变化.然而,持续升温可能并不会导致全部林线上升,不同的林线物种组成和人类活动等都可能对气候变化的响应不同^[13].随着全球变暖,热带林线转向更高海拔地区,可能会造成一些区域树木生长衰退和死亡率上升^[14].GAMM^[15]发现干旱导致的气孔关闭减少了柳树净光合速率,使其生长减少.显然,林线位置的变化对于全球变暖的响应并不一致,一些研究认为过去数十年林线的位置维持不变或者变化缓慢^[16-17].但可能以其他形式应对气候变化,比如乔木向苔原地带扩张,森林边界向更冷的地方移动,林分密度增加^[18],径向生长和高生长增加等^[9,19],但大多数报道认为林线已明显沿海拔梯度上移^[3,11,20].总的来说,气候变化对于植被覆盖主要是增加趋势(全球绿化).

生态系统对气候变暖的响应会反过来会对气候产生反馈,分为正反馈(增强变暖趋势)和负反馈(减缓变暖趋势),反馈作用可能随着生态系统的响应而影响气候变化^[21].正反馈可能出现的过程包括减少表面反照率^[22],改变生态系统CO₂通量^[23].相反,环北极和北极生态系生产力提高可能增加现有高纬度森林碳汇^[12],因此对气候变暖表现为负反馈.最近几十年的研究利用遥感植被归一化指数(Normalized Difference Vegetation Index, NDVI)^[24]、重复航空摄影^[25]、仿真建模^[26]、长期生态监测^[20]、控制实验^[3,27]和树木年代学(Dendrometer, 微树芯法)^[22,28-29]等方法研究灌木在北极、高纬度和高山苔原生态系统的空间动态和生长变化.全球变暖日益加剧,趋势愈加强烈,更好地研究气候变化对“全球绿化”的驱动机制,对于了解林线对气候变暖的敏感性以及预测未来气候变化和植被对气候的反馈至关重要.本文围绕过去几十年来的研究,评述气候变化对当前林线植被影响的研究进展,加深林线动态和灌木覆盖变化对全球气候反馈作用的理解.

1 林线上升和灌木扩张现状

最近20多年,有大量研究评估高山和高纬度地区林线、苔原植被动态变化^[3,19,30-31].运用多种方法发现,不同地区的植被覆盖均有不同程度的增加^[32].在过去30a北极地区地上部分生物量平均增加19.8%^[33].加拿大魁北克北部地区高山林线和砂质阶地的灌木覆盖都有增加,但是阶地灌木覆盖(21.6%)增加比山顶(11.6%)更明显^[34].全球不同地区的林线向上移动速度范围在0.12 m·a⁻¹至5.7 m·a⁻¹之间^[35].从1850年开始,长白山的岳桦(*Betula ermanii*)林线上升了大约80 m,并且在1985年以后,以每增加1℃林线上升33 m的速度快速移动^[36].持续的气候变化导致北西伯利亚普陀罗那山的森林向上扩张,并且改变了森林-苔原生态系统的组成结构和生产力^[37].JACKSON等^[38]发现温哥华岛木本植物的比例从75%(±3%)增加到81%(±3%).不同阶段的航拍照片(1936-2005年)显示,中欧苏台德山脉东部和西部山脉林线上升速率分别是0.30 m·a⁻¹和0.43 m·a⁻¹^[39].瑞典北部桦树(*Betula pubescens*)林线在过去100a最大上升了230 m^[40].

也有部分研究发现林线位置对气候变化的响应并不明显,或者全球变暖导致林线位置下移.VAN等^[25]

从1912年开始对瑞典靠近亚北极地区观测发现,8个地点的林线中有4个上升:平均上升24 m($0.2 \text{ m} \cdot \text{a}^{-1}$),最大林线上升145 m($1.5 \text{ m} \cdot \text{a}^{-1}$),然而林线最大后退距离达到120 m,说明干扰不仅能影响林线变化的速率,还能影响林线是否上移。CHHETRI等^[31]发现尼泊尔喜马拉雅东部冷杉(*Abies spectabilis*)林线位置在过去的130 a仅上升了22 m(平均 $0.14 \text{ m} \cdot \text{a}^{-1}$),认为林线对温度变化的响应不敏感。青藏高原东南部冷杉更新与冬季、夏季温度都显著正相关,然而,冷杉林线并没有显示明显的上移。过去200 a的变暖对冷杉的种群密度有明显的影响,但是对冷杉林线位置的影响不明显^[17]。灌木生长和分布对气候变暖的响应不仅局限在覆盖增加或边界变化,还通过径向和高生长增加响应全球变化。1972—2004年之间,加拿大西北部麦肯齐三角洲地区常绿桤木(*Alnus viridis* subsp. *fruticosa*),茎干密度增加68%($\pm 24.1\%$),平均苔原灌木覆盖面积增加15%($\pm 3.6\%$)。近年来,苔原灌木火灾比例增加,因此火灾大小和频率的升高可能驱动较低纬度北极地区苔原灌木的快速扩张^[18]。PEARSON等^[41]针对植被和气候的关系,建立了一个模型,预计到2050年至少有一半的北极区域将转变成不同的地貌类型,乔木覆盖将会增加52%。

2 影响林线上升和灌木扩张的因素及驱动机制

北极和高山苔原植被生长不但受温度限制,还受太阳辐射、降水、土壤水分、养分有效性、 CO_2 浓度、干扰、积雪覆盖和融化、土壤活动层深度、土壤温度、生长季长度等因素影响林线动态和灌木扩张。除了气候因素,一些非气候因素也可以影响灌木的生长与动态,比如种间关系、地形和食草动物啃食等。由于诸多因素参杂在一起,使驱动机制变得复杂(图1)。

2.1 气候因素

林线的位置代表一个生态边界,是一个衡量过去和现在气候变化的灵敏指标。高山林线树木随着时间的推移不断更新,形成了林线位置的动态变化^[42]。通常认为生长季温度被认为是影响林线位置的主要因素,然而有研究证明冬季温度和降水也是重要的影响因素^[43]。气候模型预测北极夏季温度和冬季降水增加, HOLLESEN等^[44]发现除了生长季增温对格林兰北极矮桦(*Betula nana*)径向生长有促进作用,冬季变暖同样有促进作用。近年来通过对NDVI观测研究结果表明,北极绿化现象是灌木生长增加对夏季温度升高的响应产生的结果^[24]。西伯利亚北部矮桦灌木幼苗的更新和夏季降水呈正相关,降雨促进了温暖夏季年份的灌木生长,因此矮桦生长受夏季水分和温度的共同驱动^[45]。但是,尼泊尔巴伦谷的冷杉幼苗更新与冬季和夏季高温存在正相关关系,与降水没有显著关系^[31]。冬季变暖幅度比夏季大时,林线上升更加明显,可能是冬季温度升高有效地改善了恶劣的冬季气候条件^[26]。魁北克东部云杉(*Abies balsamea*)林线的幼苗生长对冬季气候比夏季温度更为敏感,特别是积雪覆盖的时间较长可以保护幼苗防止受霜冻和干旱的伤害^[46]。FRANKLIN等^[47]认为如果未来没有限制生长的干旱事件发生,冬季温度增加可促进灌木生长和灌木丰富度的增加。但是,也有相反的研究认为冬季升温会减少树木生长,例如,采用短期($< 10 \text{ d}$)极端冬季变暖事件,发现与对照组相比短期的冬季增温实验导致茎干生长减少47%^[27]。冬季变暖事件会对环北极区域植被造成相当大的伤害。冬季变暖可能会导致亚北极生态系统生产力和植物多样性减少。因此,未来预测林线动态变化时,应需同时考虑夏季和冬季的气候变化趋势。

林线上升和灌木扩张过程中,积雪覆盖起到了关键作用,较深的积雪覆盖对其生长有显著的积极影响^[48]。冬季降雪决定中高纬度地区植被生长季开始的时间^[10],对于春季植被生长季开始的热量有决定性的作用。积雪对灌木生长有利并且可以部分解释北极地区近几十年来的灌木扩张。这反过来可能会引起生物物理反馈包括区域变暖和土壤解冻。较厚的积雪保护灌木免于冻融伤害,补偿了较短的生长季和物候推迟导致的生长减少^[24]。融雪时间对于高山林线的幼苗更新是不可忽视的,融雪时间变化的间接影响可能比苗木生理的直接影响对林线幼苗的更新更重要^[49]。随着全球气候变暖,高纬度地区土壤积雪和冻融环境等都可能发生改变^[49],融雪较早对阿尔卑斯山脉中部越橘(*Vaccinium myrtillus*)生长的好处可能会抵消较冷夏季的负面影响^[50]。也有相反的研究结果显示,积雪覆盖减少导致生长季开始较早,却没有提高苔原生产力,因为春季升温较快会引起冻融事件频发,对树木生长产生不利影响。RENARD等^[51]提出将冬季气候和生物因素包括在模型内,可以提高对未来林线位置预测的准确性,与之前普遍认为北极植被覆盖增加归因于夏季升温形成对照。

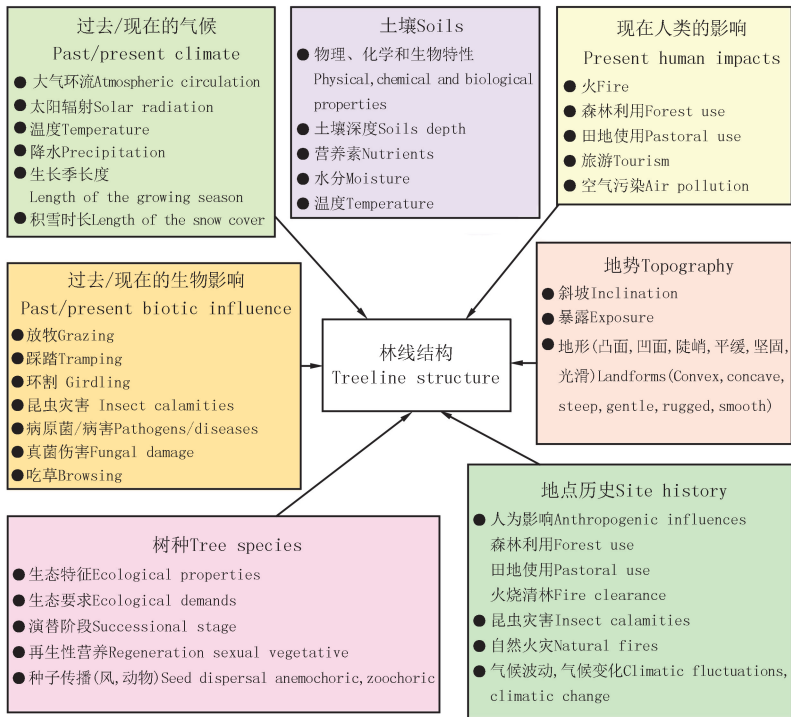


图1 影响林线结构以及植被生长的主要因素, 改自文献[51]

Fig. 1 Factors influencing spatial pattern and physiognomy of treeline and ecological conditions in the treeline ecotone, modified from Reference[51]

从两极到赤道, 林线海拔通常会增加, 在热带地区, 林线通常在山谷或沟壑上高于山脊, 但在温带地区, 情况往往相反^[52]. 一般认为, 树木生长在森林的上限主要受夏季温度的控制. 这一观点大多基于热带和亚热带以外地区的研究, 这些地区通常以干燥气候为特征. KÖRNER 和 PAULSEN^[53] 对全球 46 个不同地区的林线进行分析发现在环北极地区, 林线温度为 6~7 °C, 温带地区为 7~8 °C, 热带地区林线温度较低为 5~6 °C^[53]. PIPER 等^[54] 的研究表明, 与温带林线相比, 亚热带林线树木生长和碳平衡不只受低温的控制. 在阿根廷西北部的亚热带山区, 年降水量随海拔高度的增加而减少, 树木的径向生长在很大程度上受降水的控制. 前一年和当年的生长季降水有利于林线树木生长, 而温度与径向生长呈负相关. 这些结果表明, 应进一步评估林线树木生长受夏季温度促进的结论是否适用于严重缺水的亚热带地区^[55]. 在热带安第斯山脉南部进行的一项研究发现, 尽管全球平均气温不断上升, 整个热带地区的林线仍然保持不变^[56]. 不同树种对平均温度变化的响应存在差异, 多种因素结合可以决定目前形成热带林线的物种分布上限^[56]. 对非洲的林线研究发现, 除了温度之外, CO₂ 浓度也是影响林线位置的另一重要因素^[56]. 热带林线土壤表面的小气候可能是限制林线树木扩张的原因之一^[57], 对未来热带和亚热带林线动态的预测可能需要考虑除温度变化之外的因素^[56]. 我们可以发现, 在高纬度地区, 林线动态变化主要是受到温度的影响, 而在低纬度地区, 温度的重要性明显降低.

目前发现部分林线对于气候变化十分稳定, 有研究表明林线移动也可能滞后于气候的变化, 这与不同地点和树种特定的适应机制有关. KÖRNER^[5] 认为林线位置对变暖的反应会滞后至少 50 a, 也可能超过 100 a. 植被覆盖和斑块大小建立随着经度明显增加, 但是随着纬度显示驼峰型模式; 灌木斑块密度和草本丰富度随着经纬度负相关, 然而植物高度显示相反的趋势^[58]. 这样的地理模式可能受气候和当地植被共同决定. 降水主要控制灌木覆盖和斑块大小, 温度是影响灌木高度和斑块密度的最主要因素. 因此, 灌木覆盖和斑块大小在干旱和温暖的生境比潮湿和寒冷地点更大.

2.2 非气候因素

除了气候因素, 一些非气候因素也对灌木扩张和林线位置产生不可忽视的影响. 由于一些环境变化因素, 如空气污染, 土地管理或物种迁移滞后, 树木分布范围可能无法完全追踪气候^[5]. 灌木大小、树种、地形和

土壤扰动等都会影响林线移动以及灌木的扩张模式^[59].高山土壤的物理和化学特征可能会限制未来林线的扩张,以前的研究结果可能低估了气候变化下物种分布和土壤性质的重要性^[60].

灌木高度也会影响气候变化下的林线动态,较高的灌木比低矮的灌木对于气候变暖的响应更显著^[61].缺少更新所需的适宜条件,可能是会成为影响林线移动和灌木扩张因子之一.新西兰山毛榉(*Nothofagus*)林线,因幼苗更新缺乏适合的微环境,虽然种群密度增加但是林线上升并不明显^[26].树种间相互作用也会影响林线移动,种间作用可能会部分抵消林线树木生长对变暖的响应,减缓林线移动的速度^[43].青藏高原长苞冷杉(*Abies georgei*)林线种群密度增加不仅加强了种内竞争,而且弱化了气候变暖对林线树木生长的促进作用^[62].林线上升速率也受到种间相关作用控制.这种物种相互作用的机制可以解释为什么在气候变暖影响下一些林线没有上移.这可能是因为种间关系能减缓气候变化的影响^[43].

地形和灌木覆盖密度同样对林线上升和林线更新起到重要作用.在树木生长受风影响较大的林线地区,坡向可能是影响林线变化的另一个重要因素^[38].较高的春-夏季温度有利于祁连山北坡的林线树木扩张,较高的夏季温度对南坡林线树木生长有利^[63].中欧苏台德山脉西部山脉林线上升速率明显大于东部^[39].高山林线树种组成不同,树木更新分布受树种自身潜力的影响,不同树种构成的林线动态变化对气候的敏感性也不同^[20,42].加拿大育空西南的克鲁瓦地区,过去 27 a 北方灌木的地上生物量增加了 1.5~2 倍,但不同灌木种对气候因子和养分的响应存在较大差异^[64].一些常绿灌木不能有效利用除雪和土壤增温造成的生长季延长,相对于落叶灌木处于竞争劣势.灌木向北极和高山地区的扩张通常被认为与气候变暖有关,但草食动物也可以在气候之外发挥作用,或与气候相互作用.部分研究认为,减少草食动物有利于林线动态和森林的扩张^[65].在挪威南部的高山地区,山羊啃食可能会减缓高山柳属灌木的扩张^[66].高强度放牧减少了林线幼龄山桦(*Betula pubescens tortuosa*)的枝生长和高生长,但是较大的山桦对啃食具有一定的抵抗性.高强度的放牧会使植被保持在易于啃食的高度,因此减少放牧强度可以促进森林的垂直扩张^[67].在瑞典斯堪的纳维亚山脉研究结果也表明,山兔可以对亚北极地区的高灌木造成广泛的破坏,对灌木群落的影响可能比以前认识的更大^[65].此外,草食动物种群的减少可以促进森林的建立和增加地上碳储量,在长期没有放牧的情况下,地上部碳储量比在持续放牧的情况下高^[68].放牧对树木的建立和生长的影响是复杂的.一方面,放牧会减少树木的生长以及阻碍树木的扩张;另一方面,放牧可能会由于减少地面植被覆盖而影响幼苗的更新,从而促进林线树木的扩张^[69].放牧还会影响竞争性植物物种间的相互作用,从而导致植被群落组成发生变化,高山矮曲林和矮灌丛的竞争能力以及放牧强度将决定一些地区未来的林线动态^[69].

林线形式也是影响其对气候变化响应的重要因素之一,对全球 166 个林线进行荟萃分析发现,其中 52% 的林线有上移趋势,1% 的林线有下降趋势,剩下 47% 的林线位置保持稳定^[26].经历冬季强烈变暖的地区更有可能发生林线上移,分散形式的林线比突变或高山矮曲林形式的林线可能上升的更多.这可能是它们的生长主要受气候因素限制,而其他林线形式受到其他因素的影响^[26].HARSCH 等^[70]的研究证实了这一结果,认为除了分散林线对气候变暖的响应和之前预计的一样,其他 3 种林线(突变林线,岛状林线和高山矮曲林林线)会因为顶梢枯死或幼苗死亡的影响而对气候变化的响应相对迟缓.此外,人类活动、昆虫爆发和地貌过程都可能导致林线位置长期相对稳定或下移^[25].综上,林线动态和灌木扩张对全球气候变化的响应是紧密联系的,影响它们的主要气候因素和非气候因素基本一致,都受到生长季和冬季温度、降水的协同作用.此外,也会被种间关系、地形、食草动物的啃食等非气候因素影响.由于高纬度和高海拔地形的复杂性,植物在这些区域生长可能更多受到微环境的影响.林线位置变化通常会滞后于气候变化,相比较来说,灌木覆盖度的变化可能比林线位置更能及时地对升温做出响应.但是林线植被可能以林线密度增加、径向生长和高生长增加等方式应对气候变化.不同的物种组成可能会造成林线动态变化和灌木扩张对气候变化的响应产生显著的差异.

3 林线变化和灌木增加的反馈

高纬度森林为全球气候提供了重要反馈.一方面,它们占森林生态系统碳储存的 49%^[71].由于气候变暖引起的生长增加以及森林扩张可能会增加二氧化碳的吸收,对变暖产生负反馈.然而,另一方面,常绿针叶林

和灌木替代苔原反照率减少,导致正反馈增强.林线移动和灌木覆盖的持续增加可能影响区域温度、水文、冻土温度和地形稳定^[18].微气候、凋落物输入、碳储存、养分循环、有机物分解、光反射、地面温度和冻土融化深度等对未来气候变化产生正反馈和负反馈.苔原灌木可以显著地影响大气与植被、土壤和冻土之间的能量交换.随着林线上升和灌木扩张,冠层面积增大,对光辐射吸收增多,反射率减少,加深冬季积雪覆盖,提高近地面温度,增加蒸散^[24].变暖还会导致永冻层融化释放大量碳促进微生物呼吸,增加植被生产力.这些结果大部分显示林线上升和苔原的灌木扩张对正在进行的气候变暖产生正反馈^[22].

3.1 地表能量交换和土壤温度

植被覆盖增加将减少夏季反射率,特别是在原来没有植被覆盖的地方,从而对气候变暖产生正反馈^[24].植物高度显著影响积雪深度,冠层和积雪覆盖的相互作用影响土壤和冻土温度.植被可以储存雪,局部积雪增加会减少导热,保护植物的芽和组织、减轻极端寒冷的伤害^[72].并且,滞留的积雪可以隔绝土壤(通过滞留热量),增加分解和养分释放.控制实验的结果显示灌木林冠下方越深的积雪和更温暖的冬季土壤可以增加凋落物的分解和养分循环^[73],对促进北极灌木扩张起到正反馈作用.在春季,树枝积雪融化导致植物周围的反射率降低,冠层的树荫可以促进形成长期积雪斑块;在夏季,冠层下的树荫可以减少土壤温度和活动层土壤深度.另外一个重要的发现是灌木高度和活动层土壤深度呈正相关,更高、更大的灌木有更大的林冠和更多的叶生物量,会提供更多的树荫.BLOK等^[24]发现树冠阴影减少地面热量流动,夏季冻土层融化减少进而导致活动层土壤深度减少.但是,区域变暖与反射率减少和蒸散增加会抵消植被覆盖增加引起的夏季温度降低^[61].植被覆盖增加20%时和植被覆盖区积雪较少时,隔绝效应不足以抵消反射率的减少,植被覆盖增加的平均影响对活动层土壤深度是可以忽略的.永冻层是夏季热量汇聚有效减少表面温度,因此减少热量流动到大气中,永冻层的减少可能会促进气候变暖^[62].林线上升和灌木扩张可以调节土壤表面能量流动,导致夜晚气温升高;由此产生的冬季气温改变是十分重要的,因为高海拔和高纬度地区限制树木生长的主要气候因素是温度,温度过低时可能导致树木死亡.MYERS-SMITH等^[23]发现在植被覆盖下,1月土壤温度升高4~5℃,7月温度降低2℃;1月积雪灌木样地比苔原样地高14~33cm,灌木冠层覆盖是影响土壤热量情况的主要因素.

3.2 养分循环

一般认为,林线上升和灌木增加冠层覆盖和高度可以促进凋落物对土壤的输入^[73]、氮矿化率^[74]和增加碳汇^[75].然而,PARKER等^[71]发现植被覆盖增加可能导致土壤碳的流失,从而对气候变化产生显著的正反馈.在干旱或人为干扰的草地生态系统中,灌木下土壤资源的局部聚集,促进植被扩张,植被的过度扩张又加速了养分的聚集.这种反馈作用能够改变该系统中的植被组成、结构和土壤养分分布格局,从而改变该生态系统的结构与功能.生物和非生物之间的相互作用对灌木冠层的影响可以改变苔原养分循环.施肥试验显示苔原生态系统的维管植物生产力受到养分限制,证明了施加氮磷之后灌木生物量的增加^[76].相反,人工灌冠层处理和未处理的开放苔原相比,并未发现土壤分解、二氧化碳通量或者硝酸盐和氨吸附增加^[23].土壤水分蒸发,并且灌木苔原扩张导致可燃物增加,可能导致苔原火灾的频率和强度都会随着灌木的增加而增加.DE-MARCO等^[77]认为禾本科植物发展成落叶灌木的过程反过来会改变生物和非生物控制的碳、氮循环.在春季,灌木扩张改变反射率加速当地积雪融化;冬季土壤增温对提高营养循环和减少土壤碳储存起到促进作用.短时间尺度上,土壤环境受积雪的影响,不能促进凋落物营养周转而产生积雪-灌木正反馈.尽管复杂,灌木、积雪和土壤养分之间的关系表现为对灌木扩张起到正反馈的作用^[78-79].

4 展望

本文综述了近20多年北极、环北极、高纬度和高山苔原地区的林线动态以及灌木扩张的相关研究结果.在全球变暖的背景下,这些研究将日益受到关注.未来气候变化引起的林线树木和灌木生长是否会以目前的速度增加还是一个未知的问题,并且要考虑到水分利用、草食动物、养分限制和林火等因素都会影响植被生长.以后的研究将聚焦在个体生理活动上对于气候变化的响应,有助于理解全球变暖对高山林线动态影响的机理,以及不同地区林线移动和灌木扩张现象的驱动机制异同.在未来气候持续变化下,将针对物种间相互

作用、大气 CO₂ 浓度和不同林线形式对林线树木和灌木生长的影响进行研究.考虑到以上因素,可以利用模型更准确地预测未来林线植被生长的变化过程.除此之外,高山植被动态变化过程中对全球变化的反馈等都是十分值得深入研究的问题.

参 考 文 献

- [1] ACIA.Arctic Climate Impact Assessment-Scientific Report[M].Cambridge:Cambridge University Press,2005.
- [2] IPCC.Summary for Policymakers of Climate Change 2013:The Physical Science Basis.Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change[M].Cambridge:Cambridge University Press,2014.
- [3] HAGEDORN F,SHIYATOV S G,MAZEPA V S,et al.Treeline advances along the Urals mountain range-driven by improved winter conditions[J].Glob Chan Biol,2014,20(11):3530-3543.
- [4] JANE S F,ROSE K C.Predicting arctic-alpine lake dissolved oxygen responses to future tree line advance at the Swedish forest-tundra transition zone.Global Change Biol[EB/OL].[2021-06-10].https://doi.org/10.1111/gcb.15660.
- [5] KÖRNER C.Alpine Treeline[M].Basel:Springer,2012.
- [6] 侯颖,杨红超,王开运.亚高山林线优势种形态结构和竞争力对 CO₂ 浓度和温度升高的响应[J].生态学杂志,2011(11):2413-2420.
HOU Y,YANG H C,WANG K Y.Responses of morphological structure and competition capability of dominant plant species in subalpine timberline to elevated atmospheric CO₂ concentration and air temperature[J].Chinese Journal of Ecology,2011(11):2413-2420.
- [7] BALLANTYNE M,PICKERING C M.Shrub facilitation is an important driver of alpine plant community diversity and functional composition[J].Biodiversity and Conservation,2015,24(8):1859-1875.
- [8] FRANK G,ELIN G,JENSEN A M.Why be a shrub?A basic model and hypotheses for the adaptive values of a common growth form[J].Fron Plan Sci,2016,7(7):1095.
- [9] SUAREZ F,BINKLEY D,KAYE M W,et al.Expansion of forest stands into tundra in the Noatak national preserve,northwest,Alaska [J].Ecoscience,1999(6):465-470.
- [10] BJORKMAN A D,ELMENDORF S C,BEAMISH A L,et al.Contrasting effects of warming and increased snowfall on arctic tundra plant phenology over the past two decades[J].Glob Chan Biol,2015,21(12):4651-4661.
- [11] BÜNTGEN U,HELLMANN L,TEGEL W,et al.Temperature-induced recruitment pulses of Arctic dwarf shrub communities[J].J Ecol,2015,103:489-501.
- [12] ELDRIDGE D J,BOWKER M A,MAESTRE F T,et al.Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning:towards a global synthesis[J].Ecology Letters,2011,14(7):709-722.
- [13] COMPOSTELLA C,CACCIANIGA M.A comparison between different treeline types shows contrasting responses to climate fluctuations [J].Plant Biosystems,2017,151(3):436-449.
- [14] LIANG E Y,LEUSCHNER C,DULAMSUREN C,et al.Global warming-related tree growth decline and mortality on the north-eastern Tibetan plateau[J].Climatic Change,2016,134:163-176.
- [15] GAMM C M.Declining growth of arctic shrubs in a warming climate:species specific effects of drought and herbivory in west Greenland [D].Anchorage:University of Alaska Anchorage,2015.
- [16] LU X,LIANG E,WANG Y,et al.Mountain treelines climb slowly despite rapid climate warming[J].Glob Ecol Biog,2021,30(1):305-315.
- [17] LIANG E,LUO T.Little change in the fir tree-line position on the southeastern Tibetan Plateau after 200 years of warming[J].New Phytol,2011,190:760-769.
- [18] LANTZ T C,MARSH P,KOKELJ S V.Recent shrub proliferation in the Mackenzie delta uplands and microclimatic implications[J].Ecosystems,2013,16(1):47-59.
- [19] TAPE K D,CHRISTIE K,CARROLL G,et al.Novel wildlife in the Arctic:the influence of changing riparian ecosystems and shrub habitat expansion on snowshoe hares[J].Glob Chan Biol,2016,22:208-219.
- [20] RUNDQVIST S,HEDENÅS H,SANDSTRÖM A,et al.Tree and shrub expansion over the past 34 years at the tree-line near abisko,Sweden[J].AMBIO,2011,40(6):683-692.
- [21] LLOYD A H,FASTIE C L.Spatial and temporal variability in the growth and climate response of treeline trees in Alaska[J].Climatic Change,2002,52(4):481-509.
- [22] LORANTY M M,GOETZ S J.Shrub expansion and climate feedbacks in Arctic tundra[J].Env Res Lett,2012(7):011005.
- [23] MYERS-SMITH I H,HIK D S.Shrub canopies influence soil temperatures but not nutrient dynamics:an experimental test of tundra snow-shrub interactions[J].Ecology and Evolution,2013,3(11):3683-3700.
- [24] BLOK D,HEIJMANS M M P D,SCHAEPMAN-STRUB G,et al.Shrub expansion may reduce summer permafrost thaw in Siberian tundra[J].Glob Chan Biol,2010,16:1296-1305.

- [25] VAN B R, HANCA K, HOOGESTEGE J, et al. A century of tree line changes in sub-arctic Sweden shows local and regional variability and only a minor influence of 20th century climate warming[J]. *J Biog*, 2011, 38: 907-921.
- [26] HARSCH M A, HULME P E, MCGLOONE M S, et al. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming[J]. *Ecol Lett*, 2009, 12(10): 1040-1049.
- [27] STEFF B, JARLEW B, HANS T, et al. Winter warming events damage sub-arctic vegetation: consistent evidence from an experimental manipulation and a natural event[J]. *J Ecol*, 2009, 97: 1408-1415.
- [28] LANGE J, CARRER M, PISARIC M F J, et al. Moisture-driven shift in the climate sensitivity of white spruce xylem anatomical traits is coupled to large-scale oscillation patterns across northern treeline in northwest North America[J]. *Glob Chan Biol*, 2020, 26(3): 1842-1856.
- [29] 朱良军, 李宗善, 王晓春. 树轮木质部解剖特征及其与环境变化的关系[J]. *植物生态学报*, 2017, 41(2): 238-251.
ZHU L J, LI Z S, WANG X C. Anatomical characteristics of xylem in tree rings and its relationship with environments[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, 41(2): 238-251.
- [30] LU X, LIANG E, CAMARERO J J, et al. An unusually high shrubline on the Tibetan Plateau[J]. *Ecology*, 2021, 102(6): e03310.
- [31] CHHETRI P K, CAIRNS D M. Contemporary and historic population structure of *Abies spectabilis* at treeline in Barun Valley, eastern Nepal Himalaya[J]. *Journal of Mountain Science*, 2015, 12(3): 558-570.
- [32] CHEN J G, YANG Y, WANG S W, et al. Shrub facilitation promotes selective tree establishment beyond the climatic treeline[J]. *The Science of the Total Environment*, 2020, 708: 134618.
- [33] EPSTEIN H E, RAYNOLDS M K, WALKER D A, et al. Dynamics of aboveground phytomass of the circumpolar arctic tundra during the past three decades[J]. *Env Res Lett*, 2012, 7(1): 015506.
- [34] ROPARS P, BOUDREAU S. Shrub expansion at the forest-tundra ecotone: spatial heterogeneity linked to local topography[J]. *Env Res Lett*, 2012, 7(1): 015501.
- [35] BHUJU D R. Nepal tree ring study updates[J]. *Dendrochronologia*, 2016, 38: 117.
- [36] KIRDYANOV A V, HAGEDORN F, KNORRE A A, et al. 20th century tree-line advance and vegetation changes along an altitudinal transect in the Putorana Mountains, Northern Siberia[J]. *Boreas*, 2012, 41: 56-67.
- [37] JACKSON M M, TOPP E, GERGEL S E, et al. Expansion of subalpine woody vegetation over 40 years on Vancouver Island, British Columbia, Canada[J]. *Can J For Res*, 2016, 46(3): 437-443.
- [38] DU H, LIU J, LI M H, et al. Warming-induced upward migration of the alpine treeline in the Changbai Mountains, Northeast China[J]. *Glob Chan Biol*, 2017, 24(3): 1256-1266.
- [39] TREM V, CHUMAN T. Ecotonal dynamics of the altitudinal forest limit are affected by terrain and vegetation structure variables: an example from the Sudetes Mountains in Central Europe[J]. *Arct Antarct Alp Res*, 2015, 47: 133-146.
- [40] KULLMAN L. Recent and past trees and climates at the Arctic/Alpine margin in Swedish Lapland: an Abisko case study review[J]. *J Biodivers Manage Forestry*, 2015(4): 4.
- [41] PEARSON R G, PHILLIPS S J, LORANTY M M, et al. Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change[J]. *Nat Clim Change*, 2013, 3: 673-677.
- [42] 王晓春, 周晓峰, 孙志虎. 高山林线与气候变化关系研究进展[J]. *生态学杂志*, 2005, 24(3): 301-305.
WANG X C, ZHOU X F, SUN Z H. Research advances in the relationship between alpine timberline and climate change[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2005, 24(3): 301-305.
- [43] LIANG E, WANG Y, PIAO S, et al. Species interactions slow warming-induced upward shifts of treelines on the Tibetan Plateau[J]. *PNAS*, 2016, 113(16): 4380-4385.
- [44] HOLLESEN J, BUCHWAL A, RACHLEWICZ G, et al. Winter warming as an important co-driver for *Betula nana* growth in Western Greenland during the past century[J]. *Glob Chan Biol*, 2015, 21: 2410-2423.
- [45] LI B X, HEIJMANS M M P D, BERENDSE F, et al. The role of summer precipitation and summer temperature in establishment and growth of dwarf shrub *Betula nana* in Northeast Siberian tundra[J]. *Polar Biology*, 2016, 39(7): 1245-1255.
- [46] DESLAURIERS A, MORIN H, BEGIN Y. Cellular phenology of annual ring formation of *Abies balsamea* in the Quebec boreal forest (Canada)[J]. *Can J For Res*, 2003, 33: 190-200.
- [47] FRANKLIN R S. Growth response of the alpine shrub, *Linanthus pungens*, to snowpack and temperature at a rock glacier site in the eastern Sierra Nevada of California, USA[J]. *Quatern Int*, 2013, 310: 20-33.
- [48] HOLTMEIER F K. Mountain timberlines: ecology, patchiness, and dynamics. *Advances in global change research*[M]. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2003.
- [49] 王娇月, 宋长春, 王宪伟, 等. 冻融作用对土壤有机碳库及微生物的影响研究进展[J]. *冰川冻土*, 2011, 33: 442-452.
WANG J Y, SONG C C, WANG X W, et al. Progress in the study of effect of freeze-thaw processes on the organic carbon pool and microorganisms in soils[J]. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2011, 33: 442-452.
- [50] RIXEN C, SCHWOERER C, WIPF S. Winter climate change at different temporal scales in *Vaccinium myrtillus*, an Arctic and alpine

- dwarf shrub[J].*Pol Res*,2010,29:85-94.
- [51] RENARD S M, MCINTIRE E J B, FAJARDO A. Winter conditions-not summer temperature-influence establishment of seedlings at white spruce alpine treeline in Eastern Quebec[J].*J Veg Sci*,2016,27:29-39.
- [52] RICHARDSON A D, FRIEDLAND A J. A review of the theories to explain arctic and alpine treelines around the world[J].*J Sustain For-est*,2009,28(1/2):218-242.
- [53] KÖRNER C, PAULSEN J A. A world-wide study of high altitude treeline temperatures[J].*J Biog*,2004,31(5):713-732.
- [54] PIPER F I, VINEGLA B, LINARES J C, et al. Mediterranean and temperate treelines are controlled by different environmental drivers[J].*J Ecol*,2016,104(3):691-702.
- [55] MORALES M S, VILLALBA R, GRAU H R, et al. Rainfall-controlled tree growth in high-elevation subtropical treelines[J].*Ecology*,2004,85(11):3080-3089.
- [56] REHM E M, FEELEY K J. Seedling transplants reveal species-specific responses of high-elevation tropical treeline trees to climate change[J].*Oecologia*,2016,181(4):1233-1242.
- [57] WESCHE K, CIERJACKS A, ASSEFA Y, et al. Recruitment of trees at tropical alpine treelines: Erica in Africa versus Polylepis in South America[J].*Plan Ecol Div*,2008,1(1):35-46.
- [58] 陈建国,杨扬,孙航.高山植物对全球气候变暖的响应研究进展[J].*应用与环境生物学报*,2011,17(3):435-446.
CHEN J G, YANG Y, SUN H. Advances in the studies of responses of alpine plants to global warming[J].*Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*,2011,17(3):435-446.
- [59] YOUNG A B, WATTS D A, TAYLOR A H, et al. Species and site differences influence climate-shrub growth responses in West Greenland[J].*Dendrochronologia*,2016,37:69-78.
- [60] DAVIS E L, HAGER H A, GEDALOF Z. Soil properties as constraints to seedling regeneration beyond alpine treelines in the Canadian Rocky Mountains[J].*Arct Anta Alp Res*,2018,50(1):e1415625.
- [61] BONFILS C J W, PHILLIPS T J, LAWRENCE D M, et al. On the influence of shrub height and expansion on northern high latitude climate[J].*Env Res Lett*,2012,7(1):015503.
- [62] WANG Y F, PEDERSON N, ELLISON A M, et al. Increased stem density and competition may diminish the positive effects of warming at alpine treeline[J].*Ecology*,2016,97(7):1668-1679.
- [63] DANG H S, ZHANG Y L, ZHANG Y J, et al. Variability and rapid response of subalpine fir (*Abies fargesii*) to climate warming at upper altitudinal limits in north-central China[J].*Trees*,2015,29(3):785-795.
- [64] GRABOWSKI M M. Interspecific boreal shrub growth response to climate, fertilization and herbivory[M]. Columbia: University of British Columbia,2015.
- [65] VOWLES T, MOLAU U, LINDSTEIN L, et al. The impact of shrub browsing by mountain hare and reindeer in subarctic Sweden[J].*Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*,2016,9(4):421-428.
- [66] SPEED J D M, AUSTRHEIM G, HESTER A J, et al. The response of alpine Salix shrubs to long-term browsing varies with elevation and herbivore density[J].*Arct Anta Alp Res*,2013,45(4):584-593.
- [67] SPEED J D M, AUSTRHEIM G, HESTER A J, et al. Growth limitation of mountain birch caused by sheep browsing at the altitudinal treeline[J].*Fore Ecol Manag*,2011,261(7):1344-1352.
- [68] SPEED J D M, MARTINSEN V, MYSTERUD A, et al. Long-term increase in aboveground carbon stocks following exclusion of grazers and forest establishment in an alpine ecosystem[J].*Ecosystems*,2014,17(7):1138-1150.
- [69] POTTHOFF K. Grazing history affects the tree-line ecotone: a case study from Hardanger, Western Norway[J].*Fennia-International Journal of Geography*,2009,187(2):81-98.
- [70] HARSCH M A, BADER M Y. Treeline form-a potential key to understanding treeline dynamics[J].*Glob Ecol Biog*,2011,20:582-596.
- [71] DIXON R K, BROWN S, HOUGHTON R A, et al. Carbon pools and flux of global forest ecosystems[J].*Science*,1994,263:185-190.
- [72] BOKHORST S F, BJERKE J W, TØMMERVIK H, et al. Winter warming events damage sub-Arctic vegetation: consistent evidence from an experimental manipulation and a natural event[J].*J Ecol*,2009,97:1408-1415.
- [73] CORNELISSEN J H, VAN BODEGOM P M, AERTS R, et al. Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes[J].*Ecol Lett*,2007,10(7):619-627.
- [74] BUCKERIDGE K M, ZUFELT E, CHU H Y, et al. Soil nitrogen cycling rates in low arctic shrub tundra are enhanced by litter feedbacks[J].*Plant and Soil*,2010,330(1/2):407-421.
- [75] PARKER T C, SUBKE J A, WOOKEY P A. Rapid carbon turnover beneath shrub and tree vegetation is associated with low soil carbon stocks at a subarctic treeline[J].*Glob Chan Biology*,2015,21(5):2070-2081.
- [76] MACK M C, SCHUUR E A G, BRET-HARTE M S, et al. Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization[J].*Nature*,2004,431(7007):440-443.
- [77] DEMARCO J, MACK M C, BRET-HARTE M S. Effects of arctic shrub expansion on biophysical vs. biogeochemical drivers of litter de-

composition[J].*Ecology*,2014,95(7):1861-1875.

- [78] MYERS-SMITH I H, FORBES B C, WILMKING M, et al. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities[J]. *Env Res Lett*, 2011(6):045509.
- [79] QUADRI P, SILVA L C R, ZAVALETA E S. Climate-induced reversal of tree growth patterns at a tropical treeline[J]. *Sci Adv*, 2021, 7(22):7572.

Response of global alpine treeline dynamics and shrub expansion to climate change

Wang Xiaochun¹, Yang Jingwen^{1,2}, Zhang Qiuliang²

(1. School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China;

2. College of Forestry, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China)

Abstract: High latitude and high altitude regions are the regions most affected by global warming. Treeline is a critical ecological boundary, the shrublands and meadows along the transition zone, and tundra areas are significantly affected by temperature, precipitation, and strong winds. In recent years, dynamic changes in treeline shift and shrub growth have become an important indicator of global climate change. Many studies have demonstrated that forest line upshifts and shrub cover increases in subarctic and alpine areas using repeated photography, long-term monitoring, and dendrology. This paper reviews: 1) the current of treeline dynamics and shrub cover; 2) the influencing factors, including climatic factors and non-climatic factors; 3) the feedback of vegetation change to climate and its impact on the ecosystem. The increase in vegetation cover is one of the major reasons for increased plant productivity and the "greening" trend globally, especially in the subarctic. Global warming resulting in changes in snow distribution, increased CO₂ release due to permafrost soil melting, tundra fires, human activities and the number of herbivores affect treeline shift and shrub cover. At the same time, treeline shift and shrub expansion also have important feedbacks on energy flow, regional climate, soil nutrients, and ecosystem function and structure. In order to predict the impact of climate change on treelines more accurately, the response and feedback of different types of treelines(diffuse, abrupt, island, krummholz) to global warming could be further developed.

Keywords: treeline; shrub; climate change; feedback

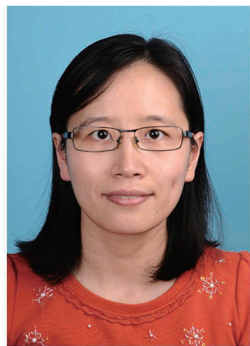
[责任编辑 杨浦 刘洋]

本期专家介绍



韩士杰,河南大学特聘教授,博士,博士生导师.中国科学院二级研究员,中科院大学特聘教授,中国生态学会长期生态研究专业委员、China Flux Net 委员会委员.中科院“百人计划(A)”入选者,国家首批“百千万人才工程”入选者.长期从事界面生态学、全球变化及其与森林生态学交叉科学研究工作,建立“森林界面生态学”学科,在国内率先开展森林生态系统碳通量定位研究.主持“十三五”国家重点研发计划(全球变化应对专项)项目、国家重大基础研究计划(973 计划)项目、国家科技基础性工作专项重点项目和 4 项国家自然科学基金重点项目.发表 SCI 论文 200 余篇,荣获国家科技进步二等奖、国际气象组织 MUMM 奖、中科院优秀百人计划团队、国务院政府特殊津贴、科技部全国野外科技工作突出贡献者、首批中国生态系统研究网络科技贡献奖、朱李月华奖等.担任 *Journal of Forest Research*,《生态学报》和《植物生态学报》等多个学术期刊编委.

王晓春,东北林业大学教授,博士,博士生导师.教育部新世纪优秀人才计划入选者,森林生态系统可持续经营教育部重点实验室(东北林业大学)副主任,教育部长江学者创新团队骨干,黑龙江省“头雁行动计划”森林生态与保护创新研究团队骨干.担任《应用生态学报》编委.长期从事树木生长对全球气候变化的响应与适应研究,主持国家自然科学基金面上项目 5 项,国家重点研发计划子课题等其他项目 10 余项,发表论文 120 余篇,其中 SCI 收录论文 50 余篇,获黑龙江省科技进步二等奖 1 项.



弭元元,重庆大学医学院神经智能研究中心教授,物理学博士,博士生导师.获得国家自然科学基金优秀青年科学基金和北京市科技新星项目的支持.目前担任 *Frontiers in Computational Neuroscience* 的 Reviewer Editor、中国自动化学会《生物控制论与生物医学工程专业委员会》委员、中国神经科学学会《计算神经科学及神经工程委员会》委员.2012 年毕业于北京师范大学,获得理论物理专业的博士学位,并先后在以色列 Weizmann Institute of Science 和美国 Columbia University 做博士后研究.研究方向为计算神经科学,主要专注于脑在网络层面上处理动态信息的一般性原理,并发展相关的类脑智能计算模型.近年来,以第一或通讯(含共同)作者在 *Neuron*, *Progress in Neurobiology*, *PNAS* 等神经科学刊物, *NeurIPS*, *Neural Networks* 等人工智能刊物, *Phys Rev E*, *Europhys Lett* 等物理领域刊物上发表论文 20 余篇.合作指导的课题获得首届全国大学生类脑计算创新应用大赛暨国际邀请赛总决赛一等奖.