

三江源地区人工草地的生态系统CO₂净交换、总初级生产力及其影响因子

吴力博^{1,2} 古松^{3,1*} 赵亮¹ 徐世晓¹ 周华坤¹ 冯超^{1,2} 徐维新^{1,2}
李英年¹ 赵新全¹ 唐艳鸿⁴

¹中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008; ²中国科学院研究生院, 北京 100049; ³南开大学生命科学学院, 天津 300071; ⁴日本国立环境研究所, 日本筑波 305-8506

摘要 为了揭示三江源区垂穗披碱草(*Elymus nutans*)人工草地生态系统(100°26′–100°41′ E, 34°17′–34°25′ N, 海拔3 980 m)的净生态系统CO₂交换(NEE), 该研究利用2006年涡度相关系统观测的数据分析了该人工草地的NEE, 总初级生产力(GPP)、生态系统呼吸(R_{eco})以及R_{eco}/GPP的变化特征及其影响因子。CO₂日最大吸收值为6.56 g CO₂·m⁻²·d⁻¹, 最大排放值为4.87 g CO₂·m⁻²·d⁻¹。GPP年总量为1 761 g CO₂·m⁻², 其中约90%以上被生态系统呼吸所消耗, CO₂的年吸收量为111 g CO₂·m⁻²。5月的R_{eco}/GPP略高于生长季的其他月份, 为90%; 6月R_{eco}/GPP比值最低, 为79%。生态系统的呼吸商(Q₁₀)为4.81, 显著高于其他生态系统。该研究表明: 生长季的NEE主要受光子通量密度(PPFD)、温度和饱和水汽压差(VPD)的影响, 生态系统呼吸则主要受土壤温度的控制。

关键词 涡度相关, 总初级生产力, 净生态系统CO₂交换, 人工草地, 青藏高原

Variation in net CO₂ exchange, gross primary production and its affecting factors in the planted pasture ecosystem in Sanjiangyuan Region of the Qinghai-Tibetan Plateau of China

WU Li-Bo^{1,2}, GU Song^{3,1*}, ZHAO Liang¹, XU Shi-Xiao¹, ZHOU Hua-Kun¹, FENG Chao^{1,2}, Xu Wei-Xin^{1,2}, LI Ying-Nian¹, ZHAO Xin-Quan¹, and TANG Yan-Hong⁴

¹Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071, China; and ⁴National Institute for Environmental Studies, Tsukuba, Ibaraki, 305-8506, Japan

Abstract

Aims Our objective was to understand seasonal and diurnal variations in CO₂ exchange of a grassland ecosystem by clarifying the carbon cycle and its affecting factors for a planted pasture ecosystem in the Sanjiangyuan Region of the Qinghai-Tibetan Plateau.

Methods We used the eddy covariance method to measure net ecosystem CO₂ exchange (NEE) and environmental factors in the planted pasture (*Elymus nutans*) ecosystem in 2006.

Important findings Daily maximum uptake and release of CO₂ were 6.56 and -4.87 g CO₂·m⁻²·d⁻¹, respectively. Maximum rates of NEE uptake and release were -0.35 and 0.22 mg CO₂·m⁻²·s⁻¹, respectively. Annual gross primary production (GPP) was 1 761 g CO₂·m⁻²·a⁻¹, of which more than 90% was consumed by ecosystem respiration (R_{eco}). Annual NEE was -111 g CO₂·m⁻². In the growing season, maximum and minimum R_{eco}/GPP values were 90% in May and 79% in June, respectively. The Q₁₀ was 4.81, which is higher than in other ecosystems. The NEE was mostly influenced by photosynthetic photon flux density (PPFD), temperature and vapor pressure deficit (VPD). The R_{eco} was mainly affected by soil temperature at 5 cm depth (T_s).

Key words eddy covariance, gross primary production (GPP), net ecosystem CO₂ exchange (NEE), planting pasture, Qinghai-Tibetan Plateau

全球草地面积为24 × 10⁸ hm², 约占陆地面积的1/5 (Whittaker & Niering, 1975; Scurlock & Hall, 1998), 是陆地生态系统的主要类型之一。作为全球碳循环的重要组成部分, 草地生态系统对全球气候

变化有重大影响(Scurlock & Hall, 1998)。我国草地主要分布于北纬28°至50°之间, 总面积达39 200万hm² (周广胜和王玉辉, 2003), 占我国陆地面积的41.7% (姚润丰, 2003; 徐丽华等, 2004)。其中85%以

上的有机碳分布于高寒和温带地区。高寒地区草地拥有丰富的碳储量,占全国草地的40.1% (周兴民, 2001)。在高寒草地中,95%的碳储存在土壤中,约占全国土壤碳储量的55.2% (周兴民, 2001)。研究表明,中国18个草地类型中,山地草甸、高寒草甸和高寒草甸草原的土壤碳密度最大,约为18.2 kg C·m⁻² (Ni, 2001)。然而,近几十年来,由于气候温暖化、过度放牧以及部分地区的开荒种粮等自然和人为因素的影响,草地退化面积不断扩大,草原生态系统遭到了严重破坏(卢琦和周士威, 1997)。我国草地的90%以上处于不同程度的退化之中(刘国华等, 2000; 姚润丰, 2003)。其中“中度退化”以上的草地面积已占半数。并且每年还以200万hm²的速度增加,草地生态环境形势十分严峻(刘国华等, 2000; 姚润丰, 2003; 于贵瑞, 2003)。天然草地要想得到真正意义上的恢复,适度放牧及减轻人为干扰是必须的保证。而退化草场的恢复与畜牧业的发展是一对尖锐的矛盾,矛盾的焦点是饲料问题,正是基于这种考虑,人工草地才得以迅速发展。我国人工草地面积近6.67 × 10⁶ hm²,仅为天然草地面积的2% (牛书丽和蒋高明, 2004)。然而,畜牧业发达的国家人工草地面积通常占草地总面积的10%–15%以上,西欧、北欧和新西兰已达40%–70%。若将我国人工草地的比重从2%提高到3.5%,天然草场过度利用现象将得到明显改观(牛书丽和蒋高明, 2004),饲草紧张及饲草的季节不平衡状况就可得到缓解。

青藏高原被称为地球“第三极”,自然条件严酷,生态系统极为脆弱,对环境条件的变化极为敏感。青藏高原草地面积占高原陆地面积的48%以上(孙鸿烈, 1996)。高寒草甸是青藏高原最主要的植被类型之一,在高原生态系统和畜牧业发展中占据重要的位置。然而,近年来,草地退化面积不断扩大(陈国明, 2005)。三江源区位于青藏高原腹地,是我国重要的畜牧业地区,也是“黑土滩”草地退化的主要集中地区(尚占环等, 2006),退化面积估计为7.0 × 10⁶ hm² (马玉寿等, 2002),其中中度以上退化面积占可利用草地面积的55.4%,重度退化总面积占退化草地面积的32.1% (陈国明, 2005),严重制约了畜牧业的发展,同时,草地退化亦将引起生态系统功能和碳收支格局的变化,进而对局部乃至全球气候变化造成影响。

前人分别对青藏高原嵩草草甸、灌丛草甸和沼泽化草甸的碳收支及其影响因子进行了探讨(Kato *et al.*, 2004a, 2004b; Gu *et al.*, 2005; 赵亮等, 2005; 石培礼等, 2006; 李英年等, 2007),结果表明,高寒草甸生态系统为微弱碳汇(Kato *et al.*, 2004a; Gu *et al.*, 2005; 石培礼等, 2006)。但是,人工草地的实施将会对生态系统的碳收支产生怎样的影响?环境因子又如何改变人工草地的碳收支?关于这方面的研究报道甚少。为此,本研究通过对三江源区人工草地碳通量及其环境要素的观测,以期达到以下目的:1) 揭示人工草地生态系统碳收支的日、年变化规律及特征;2) 分析环境因子影响生态系统碳收支的机制,为全面揭示陆地生态系统碳收支状况及其对环境因子的响应提供理论依据。

1 试验地概况和研究方法

1.1 试验地概况

试验地位于青藏高原腹地三江源区的青海省果洛州大武镇东南部25 km处的格多牧委会草场(100°26′–100°41′ E, 34°17′–34°25′ N, 海拔为3 980 m)。该区域属典型高原大陆性气候,年平均日照2 576 h,辐射强烈,无绝对无霜期,年平均气温为–0.5 °C,1月的平均气温为–12.7 °C,7月的平均气温为9.8 °C。年平均降水量约500 mm,其中85%的降水量集中在5–9月。人工草地于2002年5月建成,面积为2 000 hm²,是以垂穗披碱草(*Elymus nutans*)单播。5–9月为植物生长季,最大生物量为232 g·m⁻²,冬季放牧,为中度放牧强度。土壤类型以高山草甸土和高山灌丛草甸土为主。

1.2 研究方法

1.2.1 试验观测项目及仪器

涡度相关和常规气象观测系统置于地势平坦、视野开阔并具有足够大“风浪区”的人工草地中心。采用三维超声风速仪(CSAT3, CSI, USA)和开路红外气体分析仪(LI-7500, LI-COR, USA)监测生态系统净生态系统CO₂交换(net ecosystem CO₂ exchange, NEE)的变化,观测高度为300 cm,采样频率为10 Hz,每15 min输出一次平均值,数据储存于数据采集仪(CR5000, CSI, USA)中。同时,太阳辐射、净辐射(CNR-1, Kipp & Zonen, Netherlands)、土壤热通量(HFT-3, CSI, USA)、不同高度的空气温度和湿度(HUMP45C, CSI, USA)、5 cm深度的土壤温

度(thermocouple)、地表温度(107, CSI, USA)、降水(TE525MM, CSI, USA)、光量子通量密度(*PPFD*) (LI-190SB, LI-COR, USA)以及不同深度的土壤含水量(TDR, CS615, CSI, USA)等相关数据亦分别储存于数据采集仪(CR23和CR5000, CSI, USA)中。

1.2.2 数据处理方法

由于LI-7500测定的CO₂通量数据受环境要素的影响较大,对数据作如下处理: A) 由于降水对LI-7500传感器有较大干扰,降水发生时的观测数据视为无效; B) 生长季(5–9月)夜间的碳通量为负值时(生态系统碳吸收)的数据予以剔除; C) 夜间摩擦风速($u^* \leq 0.2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$)时的数据视为无效数据,因为此时的湍流强度不足以使仪器正确记录CO₂通量数据(Gu *et al.*, 2003; 朱治林等, 2006)。

对于夜间缺失的*NEE*数据,利用5 cm深度的土壤温度(T_s)和生态系统呼吸(R_{eco})的关系式进行补值(Lloyd & Taylor, 1994):

$$R_{\text{eco}} = a \exp(bT_s) \quad (1)$$

公式(1)中 a 、 b 为拟合系数, T_s 为5 cm深度的土壤温度。

由(2)式得到生态系统的温度敏感性参数 Q_{10} ,代表温度每升高10 °C时生态系统呼吸的相对增长量(Lloyd & Taylor, 1994):

$$Q_{10} = \exp(10b) \quad (2)$$

对于生长季白天缺失的*NEE*数据,通过光量子通量密度(*PPFD*)与*NEE*的关系,利用下式进行补值(Gu *et al.*, 2003):

$$NEE = a_0 + \frac{a_1 \times PPFD}{a_2 + PPFD} \quad (3)$$

公式(3)中, a_0 为生态系统的暗呼吸; a_1 为光合响应曲线的初始斜率; a_2 为与生态系统光合作用有关的系数。由于植物在不同的生长阶段,*PPFD*与*NEE*的关系不同,因此,在5–10月,利用观测数据分别求得公式中各月的系数,对白天缺失的数据进行补值。

总初级生产力(*GPP*)采用公式(4)计算(Kato *et al.*, 2004b), R_{eco} 为生态系统呼吸,

$$GPP = NEE + R_{\text{eco}} \quad (4)$$

2 结果

2.1 环境因子的季节变化

图1给出了2006年全年观测的*PPFD*, 气温(T_a), 5 cm土壤温度(T_s)、日降水量(*PPT*)、5 cm土壤含水量

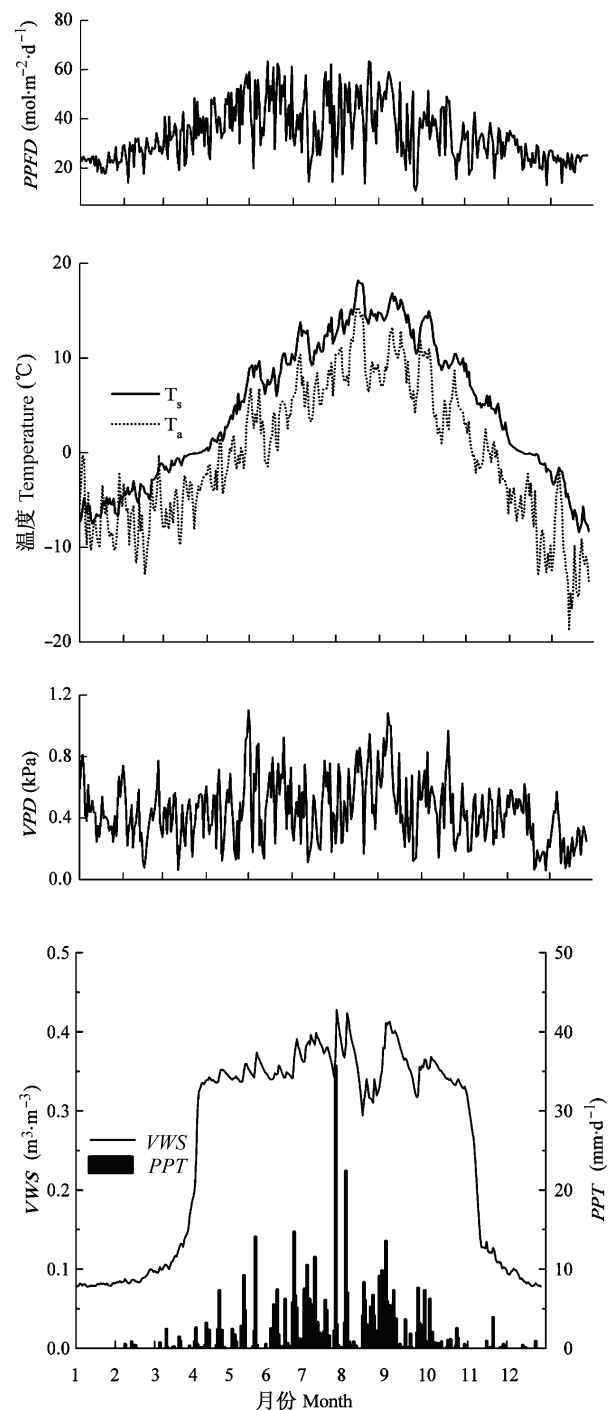


图1 光量子通量密度(*PPFD*)、空气温度(T_a)、5 cm的土壤温度(T_s)、饱和水汽压差(*VPD*)、5 cm的土壤体积含水量(*VWS*)和日降水量(*PPT*)的季节变化。

Fig. 1 Seasonal variation in photosynthetic photon flux density (*PPFD*), air temperature (T_a), soil temperature at 5 cm depth (T_s), soil water content at 5 cm depth (*VWS*), precipitation (*PPT*), and vapor pressure deficit (*VPD*).

量(*VWS*)和饱和水汽压差(*VPD*)的季节变化。*PPFD*随太阳高度角和天气状况的变化而变化,通常,

PPFD的高值出现在5-7月太阳高度角较高的季节。本研究由于6月和7月降水较多(图1), 6-7月的PPFD值略有降低。由于海拔较高, 高原上的PPFD值较大, 其日最大值可达60 mol·m⁻²·d⁻¹以上。8月以后PPFD随太阳高度角的降低而逐渐下降, 在12月末或1月初出现最低值。气温与5 cm土壤温度具有相同的季节变化趋势, 其最高和最低值分别出现在7月和1月, 但5 cm土壤温度明显高于气温。气温和5 cm土壤温度的日平均值变幅分别为-18.8-15.3 °C和-8.4-18.2 °C, 最高值均出现在7月, 年平均气温为-2.0 °C, 5 cm土壤的年平均温度为4.4 °C。年降水量为461 mm, 与多年平均降水量(约500 mm)接近, 其中生长季5-9月的降水量占年降水量的87%左右, 10月后降水明显减少。土壤含水量变化主要受降水的影响(图1), 在4月中旬至10月土壤保持较高的体积含水量, 基本维持在0.3 m³·m⁻³以上。VPD亦有明显的季节变化, 最高值出现在7月, 可达1.2 kPa, 在冬季, 最低值降至0.2 kPa以下。

2.2 NEE的日变化及季节变化

为便于比较各月之间NEE的日变化, 本研究选取5-9月晴天NEE的数据进行分析(图2)。由图2可见, 除6月的NEE呈弱的双峰型变化外, 其他月份的日变化基本呈现单峰曲线, 昼间的NEE为负值(碳汇), 夜间为正值(碳源), 但各月之间存在显著差异(图中的横坐标为北京时间, 比当地地方时间提前约75 min)。生长季初期的5月, 昼间生态系统碳吸收与夜间生态系统的呼吸都较弱。在生长旺季的7、8月, 昼间生态系统碳吸收与夜间的呼吸都达到最强。另外, 生态系统碳吸收的最强值均出现在10:00-12:00, 随后下降, 18:00以后, NEE逐渐变为正值, 由碳吸收转变为碳排放。生态系统碳吸收的日最强值为-0.35 mg CO₂·m⁻²·s⁻¹, 出现在10:00, 夜间NEE的最大值为0.22 mg CO₂·m⁻²·s⁻¹。

逐日NEE的年变化如图3所示, 从1月至4月均表现为碳排放, 5月上旬生态系统的碳排放量达到一年中的最大值, 为4.88 g CO₂·m⁻²·d⁻¹。从5月开始生态系统的NEE开始下降, 并逐渐由碳源转变为碳汇, 8月达到碳吸收的最高值, 达到-6.48 g CO₂·m⁻²·d⁻¹。10月又逐渐由碳汇转为碳源, 10月下旬出现第二个碳排放高峰值, 之后, 随着温度的降低碳排放亦逐渐降低。

逐月NEE的变化如图4所示, 1-4月生态系统均

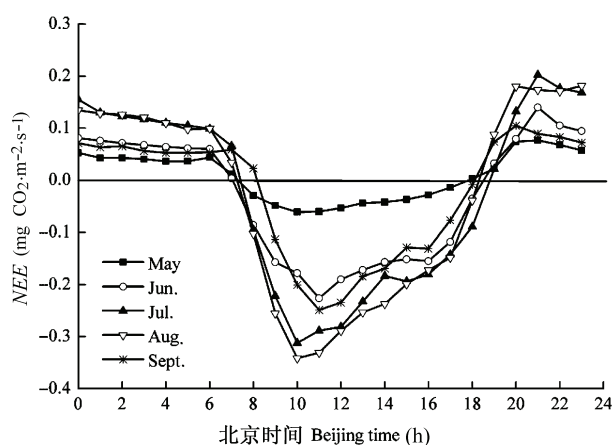


图2 生长季不同时期晴天的净生态系统CO₂交换(NEE)的日变化。

Fig. 2 Diurnal variation of net ecosystem CO₂ exchange (NEE) on the clear skies for each month in growing season.

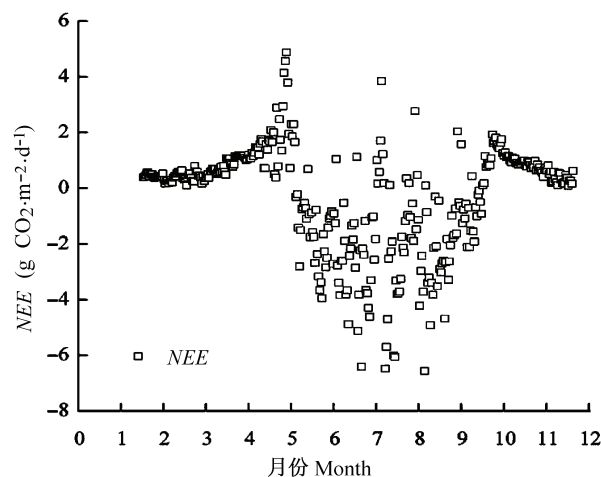


图3 2006年人工草地生态系统净生态系统CO₂交换(NEE)的季节变化。

Fig. 3 Seasonal variation of net ecosystem CO₂ exchange (NEE) in planting pasture ecosystem in 2006.

表现为净碳排放, 4月的碳排放量最大, 为53 g CO₂·m⁻²。从5月开始转为微弱的碳汇, 一直持续到9月, 7月最多, 为-74 g CO₂·m⁻², 10月又转为碳排放, 2月排放量最低, 为12.2 g CO₂·m⁻²。从全年的NEE来看, 该生态系统为微弱的碳汇, CO₂的年吸收量为111.2 g CO₂·m⁻²。

2.3 NEE和GPP对PPFD的响应

5-9月逐月晴天上、下午生态系统的NEE与PPFD的关系(图5A, 以当地时间划分, 约为北京时间13:00)表明, 生态系统的NEE与PPFD之间有很好的直角双曲线关系。

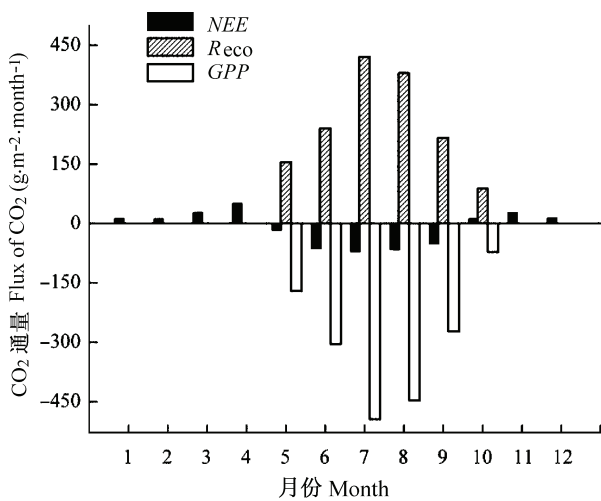


图4 2006年人工草地生态系统各月净生态系统CO₂交换(NEE)、总初级生产力(GPP)和生态系统呼吸(R_{eco})的季节变化。
Fig. 4 Seasonal variation of monthly net ecosystem CO₂ exchange (NEE), gross primary production (GPP) and ecosystem respiration (R_{eco}) in planting pasture ecosystem in 2006.

从上、下午的光合曲线变化可知, 生长季各月上、下午NEE随PPFD的变化速率存在明显差异, 各月都是上午的NEE对PPFD的响应强于下午。在植物生长初期的5月, 生态系统NEE随PPFD的变化较缓慢, 上、下午生态系统净光合速率的差异较小。6月的净光合速率明显高于5月, 上、下午的净光合速率差值与5月相当, 但当PPFD超过1 250 μmol·m⁻²·s⁻¹时, 上、下午的差值略有增大。然而, 在生长旺盛季节的7、8月, 生态系统的净光合速率达到最大, 且当PPFD超过1 500 μmol·m⁻²·s⁻¹时, NEE随PPFD的增大反而呈现下降趋势。9月上、下午生态系统的净光合速率与6月相似。

5-9月逐月晴天上、下午生态系统的GPP与PPFD的关系(图5B)表明, GPP与PPFD亦存在良好的关系。然而, 与图5A不同的是, 下午的GPP均高于上午。

2.4 生态系统的呼吸对土壤温度的响应

利用夜间u* > 0.20 m·s⁻¹的NEE建立夜间R_{eco}与5 cm土壤温度的关系(图6)。在非生长季的全天和生长季的夜间, 植物没有光合作用, 生态系统表现为碳排放, 其排放量的大小和5 cm土壤温度成指数关系, 温度越高, 排放量越大。土壤温度在0 °C以下时, 由于土壤微生物的活性很低, 碳排放量随5 cm

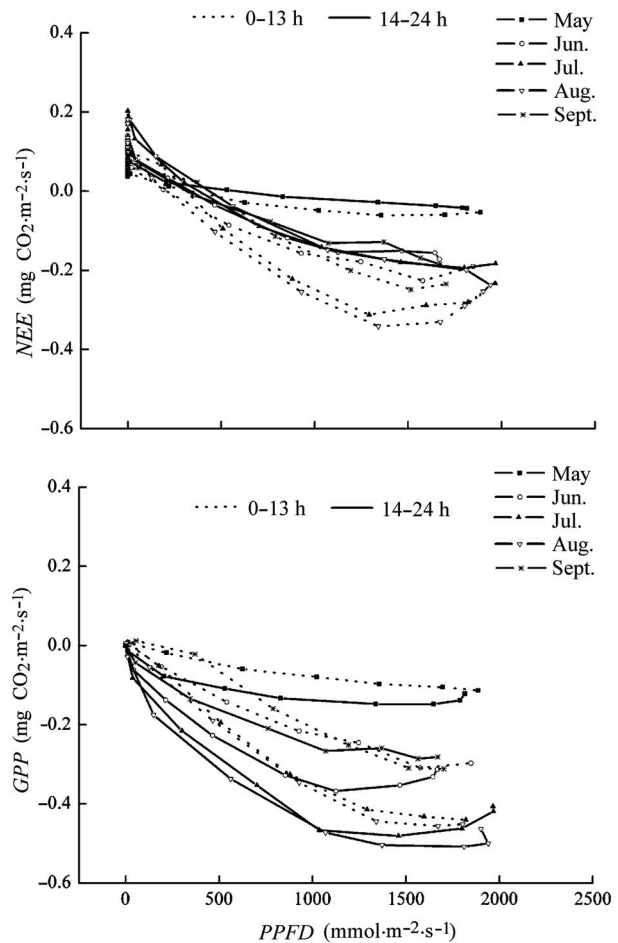


图5 生长季人工草地生态系统净生态系统CO₂交换(NEE)和总初级生产力(GPP)对光量子通量密度(PPFD)的响应。
Fig. 5 Relationship between net ecosystem CO₂ exchange (NEE), gross primary production (GPP) and photosynthetic photon flux density (PPFD) during the growing season in planting pasture ecosystem.

土壤温度的变化不大。土壤温度在0-10 °C时, 碳排放随温度升高而增大, 当温度高于10 °C时, 碳排放随温度升高而急剧增大(图6)。根据公式(2)计算得到该人工草地生态系统的Q₁₀为4.81。

2.5 GPP与R_{eco}

一年中各月生态系统GPP的变化趋势和R_{eco}的趋势相似(图4)。从生长季初期的5月开始生态系统从碳排放转为碳吸收(图3), 即生态系统的GPP大于R_{eco}, 7月GPP的绝对值达到一年中最高, 约为-493.9 g CO₂·m⁻²·m⁻¹。从9月开始GPP明显减小, 10月的GPP比R_{eco}低, 生态系统呈现微弱的碳源。由于11月至次年4月生态系统没有光合作用, 因此, 该阶段生态系统的NEE可视为生态系统的呼吸。R_{eco}

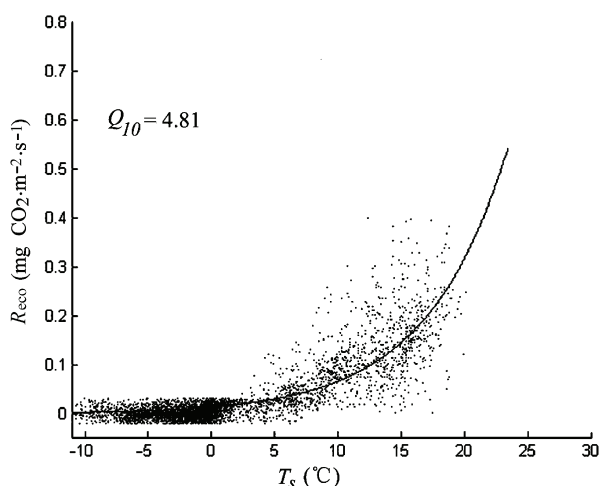


图6 2006年人工草地生态系统呼吸(R_{eco})与5 cm土壤温度(T_s)的关系。

Fig. 6 Relationship between ecosystem respiration (R_{eco}) and soil temperature at 5 cm depth (T_s) in planting pasture ecosystem in 2006.

的最小值出现在冬季, 最高值出现在生长旺季的7、8月。

从 R_{eco} 占GPP的比例(图7)来看, 5–9月 R_{eco}/GPP 的平均比值为84%。以5月的比值为最大, 为90%, 8月为85%。6、7和9月3个月的 R_{eco}/GPP 的比值相差不大, 变化在79%–85%之间。图7B是5–9月昼间上、下午 R_{eco}/GPP 比值的变化, 结果表明: 5–9月 R_{eco}/GPP 的变化基本与图7A的趋势相似, 但上、下午存在较大差异, 各月下午的 R_{eco}/GPP 均高于上午, 5–9月下午的比值平均为67%, 上午平均为41%。

3 讨论

3.1 植被对生态系统碳收支的影响

植被是影响生态系统碳收支的重要因子(李英年等, 2003; 朴世龙等, 2004)。本研究地为垂穗披碱草单播人工草地, 地上生物量的最大值出现在8月下旬, 约为232 g·m⁻²(周华坤等, 2007), 最大叶面积指数(LAI)约为2.5, 出现在7–8月(周华坤等, 2007)。从本研究结果可知, 生态系统的碳收支状况存在明显的季节变化, 这与植被状况密切相关。在植物生长旺盛的7–8月为相对较强的碳汇(图4), 这与青藏高原海北站矮嵩草草甸的研究结果相似(Kato *et al.*, 2004a)。然而, 海北站生物量与叶面积指数的最大值分别为348.3 g·m⁻²和3.8左右(Kato *et al.*, 2004a; 李英年等, 2004b), 而该人工草地的生物量与叶面

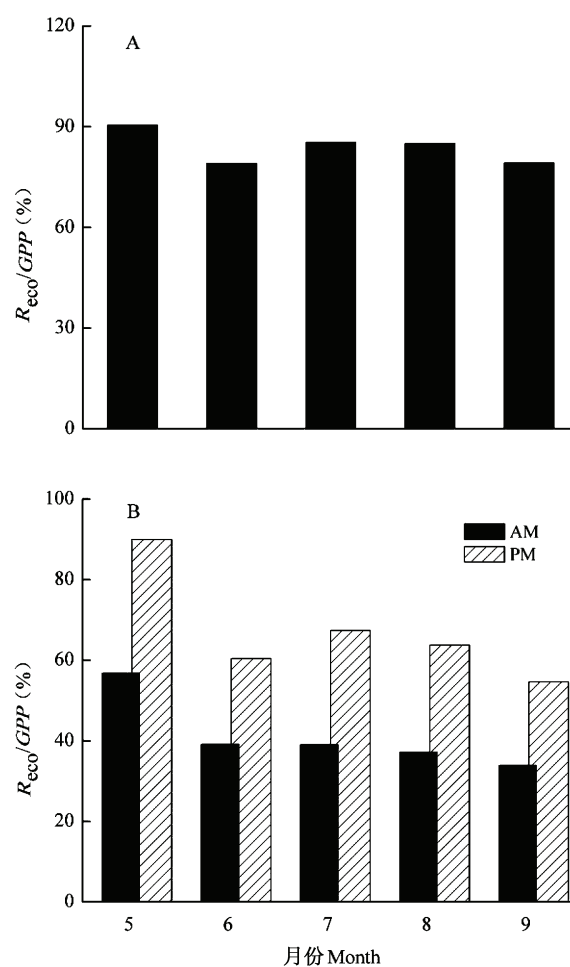


图7 2006年5–9月各月生态系统呼吸与总初级生产力比值的变化。A, 全月。B, 上午和下午。

Fig. 7 Variation of ecosystem respiration (R_{eco})/gross primary production (GPP) for each month from May to September in 2006. A, Monthly value. B, AM and PM.

积指数均比海北站低。从生态系统的碳收支来看, 人工草地生长季(5–9月)各月生态系统的碳吸收能力均低于海北站矮嵩草草甸; 人工草地5–9月碳吸收量为268 g CO₂·m⁻², 也远低于海北矮嵩草草甸的生长季碳吸收量829 g CO₂·m⁻²(Kato *et al.*, 2004a)。人工草地的年碳吸收量为111 g CO₂·m⁻²·a⁻¹, 比海北站矮嵩草草甸的碳年吸收量(282 g CO₂·m⁻²·a⁻¹, 赵亮等, 2005)低得多; 石培礼等(2006)报道了青藏高原退化草地的碳收支状况, 该退化生态系统的生物量(150.9 g·m⁻²)与叶面积指数(1.86)均比本研究地的人工草地低, 年碳吸收量亦比本研究地要低。与Suyker和Verma (2001)在美国俄克拉荷马州高草原的结果比较, 叶面积指数低于高草原的2.8, 远

低于高草草原的碳年吸收量 $-268 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 。

3.2 环境对生态系统碳收支的影响

3.2.1 辐射对生态系统NEE的影响

辐射是生态系统进行光合作用的能源。结果表明,总体上生长季生态系统的NEE和GPP随PPFD的增加而增强(图5)。在生长初期的5月,由于植物较小,NEE随PPFD的变化较缓慢。在6–9月的上午,净光合速率随PPFD的升高而增加(图5),但是在午后,当PPFD超过 $1\,500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,生态系统的NEE随PPFD的增加呈升高趋势,特别是7、8月尤为明显。导致这种现象发生的原因是温度和辐射共同变化的结果,在相同的PPFD条件下,生态系统的光合速率通常随温度的升高而增强(林栋等, 2008),因此,温度既影响呼吸也影响光合作用。该生态系统生长季中7、8月的温度最高,并且午后的温度明显高于午前(图8)。午后的温度升高,一方面增加了生态系统的呼吸,另一方面亦增加了生态系统的光合能力。从图5可知,午前NEE随PPFD的变化速率与GPP随PPFD的变化速率差异相对较小,但是,午后前者的变化速率明显低于后者。由图5还可得知,在相同的PPFD情况下,上午的NEE值小于下午(图5),而上午的GPP值明显大于下午(图5),表明午后气温的升高导致了下午的GPP随PPFD的变化速率比上午的高。该结果一方面说明下午温度的升高对生态系统的呼吸影响很大,另一方面也说明温度的升高提高了生态系统的光合作用。在7、8月,当PPFD超过 $1\,500 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 时,生态系统的GPP随PPFD的增加亦呈现缓慢升高的趋势,说明该生态系统在午后温度较高时发生了一定的光抑制现象。高原上的强辐射会使植物的光合器官受损,为了避免这种状况发生,植物的对策是被动关闭气孔,导致光合速率下降,造成植物的“午休”现象(师生波等, 1997)。此外,师生波等(2001)和杜占池等(1989)也都曾报道过青藏高原和内蒙古草原植物的“午休”现象。由于温度同时影响生态系统的呼吸和光合作用,关于温度变化对呼吸和光合作用各自贡献的定量分析尚有待于进一步深入研究。

3.2.2 温度对生态系统呼吸的影响

温度是影响生态系统光合作用和呼吸作用的重要因子之一。很多研究报道了温度与生态系统呼吸的关系(Kato *et al.*, 2004b; 徐世晓等, 2007b)。本试验地海拔高,生态系统常年处于低温环境中,即

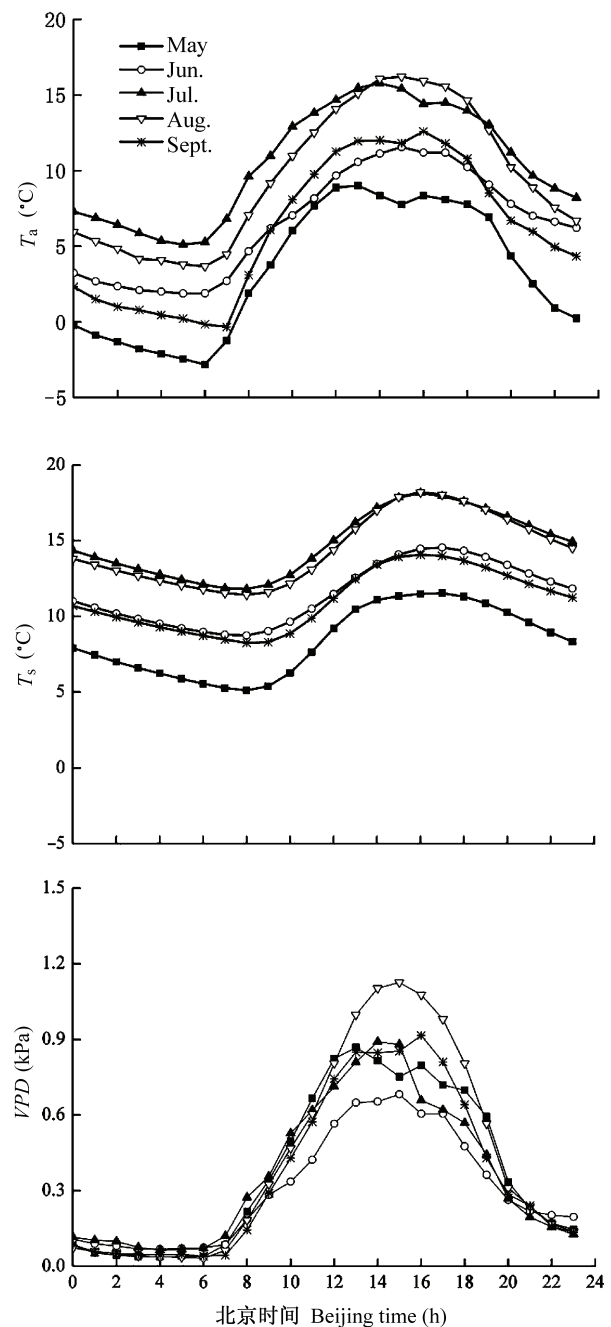


图8 2006年生长季各月土壤温度(T_s), 空气温度(T_a)和饱和水汽压差(VPD)的日变化。

Fig. 8 Diurnal variations of soil temperature at 5 cm depth (T_s), air temperature (T_a) and vapor pressure deficit (VPD) in growing season in 2006.

使在植物生长旺季的7月,其月平均气温也只有 $10\text{ }^\circ\text{C}$ 左右,日最低温度可降到 $0\text{ }^\circ\text{C}$ 以下。低温环境导致植物的分解速率减慢,土壤中有机碳含量通常较高(Ni, 2001; Kato *et al.*, 2004a)。此外,昼夜温差大是青藏高原的另一个重要特征之一(Gu *et al.*, 2003;

石培礼等, 2006), 而昼夜温差大有利于生态系统的碳积累(Gu *et al.*, 2003; 赵亮等, 2008;)。本研究的 Q_{10} 为 4.81 (图 6), 高于西藏草原化嵩草草甸的 3.3 (石培礼等, 2006), 也略高于海北站矮嵩草草甸的 4.65 (Zhao *et al.*, 2006), 说明该生态系统的呼吸对温度变化的响应更为敏感(图 6)。从上、下午 R_{eco} 与 GPP 的比例(图 7)可知, 下午的 R_{eco}/GPP 值明显高于上午, 这是由于 5 cm 处土壤温度的最高值通常出现在午后, 而最低温度出现在午前(图 8)。特别是在生长初期的 5 月, 上、下午的比值明显高于其他月份, 下午的比值高达 90%。因为该阶段虽然辐射较强(图 1), 但由于植被矮小, 生态系统吸收 CO₂ 的能力较弱, 同时, 该阶段温度相对较高(图 1), 增加了生态系统的土壤呼吸量(图 6), 导致 5 月上、下午的 R_{eco}/GPP 出现一年中的最大值。

午后温度的升高虽然可以增加生态系统的光合速率, 但是, 随着温度的升高, 生态系统的呼吸量同时增加(图 6), 消耗了光合作用固定的碳, 从而使生态系统的碳吸收总量降低。从结果(图 7)可知, 午后升温对生态系统呼吸的影响比对光合速率的影响要大一些, 所以造成午后生态系统 NEE 降低的主要原因应该是生态系统呼吸的迅速增加。

通过与海北高寒草甸生态系统 R_{eco}/GPP (Gu *et al.*, 2005) 的比较可知, 该人工草地生态系统的 R_{eco}/GPP 值比海北天然高寒草甸生态系统比值高 30%–40%。

Falge 等(2002)研究了陆地生态系统的 GPP 和 R_{eco} 的关系, 发现 GPP 由植被状况决定, 而 R_{eco} 主要受温度的影响, 并报道了北美俄克拉荷马州两种草场全年 R_{eco}/GPP 的比值, 放牧草场 R_{eco}/GPP 最低值为 80%, 出现在 4 月, 生态系统也于该月由碳排放转为碳吸收, 之后逐月递减, 6 月又进入碳排放状态, R_{eco}/GPP 最高值出现在 9 月, 约为 200%; 高草草原于 3 月下旬进入碳吸收状态, R_{eco}/GPP 最低值出现在 5 月, 约为 60%, 于 10 月进入碳排放状态, R_{eco}/GPP 最高值出现在 3 月, 约为 160%。

另外, 从图 4 可以看出, 该生态系统生长旺季 7 月的 GPP 达 493 g CO₂·m⁻², R_{eco} 为 421 g CO₂·m⁻², 呼吸占的比例显著大于其他生态系统(Falge *et al.*, 2002; Kato *et al.*, 2004b)。

3.2.3 水分对生态系统碳收支的影响

水分是影响生态系统碳收支的另一个重要因

子, 很多文献都有阐述(Gu *et al.*, 2003; 石培礼等, 2006; 徐世晓等, 2007a; 张法伟等, 2008)。本研究中的年降水量为 461 mm, 主要集中在生长季的 5–9 月, 该期间 VWS 保持在较高水平(图 1), 因此, 在生长季水分不会对生态系统构成胁迫。海北站的气候条件与本研究地相似, 该站也曾报道土壤水分对生态系统不会造成水分胁迫(李英年等, 2004a)。 VPD 是描述空气中水汽含量的物理量, 是影响生态系统光合作用的重要因子之一(Gu *et al.*, 2003; Suyker & Verma., 2003; Kato *et al.*, 2004a)。有很多研究指出, 生态系统的光合能力随 VPD 的增加而增加(Gu *et al.*, 2003)。由于本研究地海拔高, 温度低, 水分相对较充分, 生长季生态系统的 VPD 通常较低海拔地区低, 在一定程度上限制了生态系统的光合能力。从生长季各月 VPD 的日变化来看, VPD 的高值通常出现在午后, 可达到 1.2 kPa, 而午前的 VPD 相对较低(图 8), 这也是导致午后光合作用比午前强(图 5)的原因之一。

由于高原上辐射较强, 而温度和 VPD 相对较低。一年中辐射的高值在 5–9 月, 而 7、8 月是温度最高、 VPD 相对较大, 以及生物量最大的季节, 所以生态系统的 GPP 较高, 同时, 由于温度较高, 也是生态系统碳排放最多的时期(图 4), 导致 6 月的 NEE 与 7、8 月的差异并不大。辐射的日最高值通常出现在太阳高度角最大时的正午, 而温度和 VPD 的最高值均出现在午后(图 8)。由于该生态系统处于低温和低 VPD 环境中, 午后较高的温度和 VPD 有利于生态系统的光合作用, 午后的 GPP 较高, 但午后温度的升高增加了生态系统的呼吸。由于环境因子之间有一定的内在联系, 共同影响生态系统的碳收支, 各环境因子对该生态系统碳收支的贡献有待于深入研究。

4 结论

初步研究结果表明, 垂穗披碱草人工草地一年可以固定 111 g CO₂, 是一个较弱的碳汇。该生态系统的碳吸收能力低于世界上其他的草地生态系统。从年变化来看, 由于该人工草地的 Q_{10} 较高, 生态系统所固定的碳 90% 被用于生态系统的呼吸作用。而非生长季由于温度低, 生态系统呼吸十分微弱。从日变化来看, 虽然下午以后光合作用较强, 但下午的净 CO₂ 交换量低于上午, 原因为下午的温度较高,

生态系统呼吸较强, R_{eco}/GPP 高于上午。随着PPFD和VWS的降低, 人工草地生态系统的CO₂吸收和 R_{eco} 也随之降低; 生态系统的光合能力虽然由PPFD控制, 但也受LAI、VPD与温度的影响; R_{eco} 与土壤温度呈指数相关, 而VWS和LAI的变化对 R_{eco} 具有调节作用, 从而影响了 R_{eco} 的季节变化。在本试验中, 因为雨热同期(图1), 人工草地生态系统在生长季几乎不存在水分胁迫, 温度的变化是生态系统碳收支的主要控制因子。

致谢 国家自然科学基金(30770419)、国家重点基础研究发展计划项目(2005CB422005-01)、国家科技支撑计划项目(2006BAC01A02)、中国科学院“百人计划”项目(0429091211)、日本环境厅全球环境研究基金(S-1)

参考文献

- Chen GM (陈国明) (2005). The status of the degraded pasture and its strategies of management in black beach of the headwater region of the three river. *Sichuan Caoyuan* (四川草原), (10), 37–44. (in Chinese with English abstract)
- Du ZC (杜占池), Yang ZG (杨宗贵) (1989). The reason of midday photosynthetic depression in *Aneurolepidium chinense* and *Stipa grandis* under sufficient moisture in soil. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), 13, 106–113. (in Chinese with English abstract)
- Falge E, Baldocchi D, Tenhunen J, Aubinet M, Bakwin P, Berbigier P, Bernhofer C, Burba G, Clement R, Davis KJ, Elbers JA, Goldstein AH, Grelle A, Granier A, Gudmundsson J, Hollinger D, Kowalski AS, Katul G, Law BE, Malhi Y, Meyers T, Monson RK, Munger JW, Oechel W, Pawu KT, Pilegaard K, Rannik U, Rebmann C, Suyker A, Valentini R, Wilson K, Wofsy S (2002). Seasonality ecosystem respiration and gross primary production as derived from FLUXNET measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113, 53–74.
- Gu S, Tang YH, Du MY, Kato T, Li YN, Cui XY, Zhao XQ (2003). Short-term variation of CO₂ flux in relation to environmental controls in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Geophysical Research*, 108(D21), 4670. doi:10.1029/2003JD003584.
- Gu S, Tang Y, Du M, Cui X, Kato T, Li Y, Zhao X (2005). Effects of temperature on CO₂ exchange between the atmosphere and an alpine meadow. *Phyton*, 45, 361–370.
- Kato T, Tang YH, Gu S, Cui XY, Hirota M, Du MY, Li YN, Zhao XQ, Oikawa T (2004a). Carbon dioxide exchange between the atmosphere and an alpine meadow ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 124, 121–134.
- Kato T, Tang Y, Gu S, Cui X, Hirota M, Li Y, Zhao X, Oikawa T (2004b). Seasonal patterns of gross primary production and ecosystem respiration in an alpine meadow ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Geophysical Research*, 109, D12109, doi:10.1209/2003JD003591.
- Li YN (李英年), Zhao XQ (赵新全), Wang QX (王勤学), Gu S (古松), Du MY (杜明远), Kato T (加藤知道), Wang QL (王启兰), Zhao L (赵亮) (2003). The comparison of community biomass and environmental condition of five vegetational types in alpine meadow of Haibei, Qinghai Province. *Journal of Mountain Science* (山地学报), 21, 257–264. (in Chinese with English abstract)
- Li YN (李英年), Zhao XQ (赵新全), Cao GM (曹广民), Zhao L (赵亮), Wang QX (王勤学) (2004a). Analyses on climates and vegetation productivity background at Haibei alpine meadow ecosystem research station. *Plateau Meteorology* (高原气象), 23, 558–567. (in Chinese with English abstract)
- Li YN (李英年), Wang QX (王勤学), Gu S (古松), Fu YL (伏玉玲), Du MY (杜明远), Zhao L (赵亮), Zhao XQ (赵新全), Yu GR (于贵瑞) (2004b). Integrated monitoring of alpine vegetation types and its primary production. *Acta Geographica Sinica* (地理学报), 59, 40–48. (in Chinese with English abstract)
- Li YN (李英年), Zhao XQ (赵新全), Zhou HK (周华坤), Wang SP (汪诗平) (2007). The dynamic features of ecosystem environment and plant productivity in the source regions of the Changjiang River and Yellow River. *Journal of Mountain Science* (山地学报), 26, 678–683. (in Chinese with English abstract)
- Lin D (林栋), Lü SH (吕世海), Feng CY (冯朝阳), Ma HL (马晖玲), Liu LC (刘立成), Zhao XQ (赵小强) (2008). Grass-shrub vegetation response to change of CO₂ concentration and temperature in the mountains of north China. *Pratacultural Science* (草业科学), 25, 135–140. (in Chinese with English abstract)
- Liu GH (刘国华), Fu BJ (傅伯杰), Chen LD (陈利顶), Guo XD (郭旭东) (2000). Characteristics and distributions of degraded ecological types in China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 20, 13–19. (in Chinese with English abstract)
- Lloyd J, Taylor JA (1994). On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 8, 315–323.
- Lu Q (卢琦), Zhou SW (周士威) (1997). Global progress of

- combating desertification and its future development. *World Forestry Research* (世界林业研究), 3, 35–44. (in Chinese with English abstract)
- Ma YS (马玉寿), Lang BN (郎百宁), Li QY (李青云), Shi JJ (施建军), Dong QM (董全民) (2002). Study on rehabilitating and rebuilding technologies for degenerated alpine meadow in the Changjiang and Yellow River source region. *Pratacultural Science* (草业科学), 19, 1–4. (in Chinese with English abstract)
- Ni J (2001). Carbon storage in terrestrial ecosystem of China: estimates at different spatial resolutions and their responses to climate change. *Climatic Change*, 49, 339–358.
- Niu SL (牛书丽), Jiang GM (蒋高明) (2004). Function of artificial grassland in restoration of degraded natural grassland and its research advance. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 15, 1662–1666. (in Chinese with English abstract)
- Piao SL (朴世龙), Fang JY (方精云), He JS (贺金生), Xiao Y (肖玉) (2004). Spatial distribution of grassland biomass in China. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 28, 491–498. (in Chinese with English abstract)
- Scurlock JMO, Hall DO (1998). The globe carbon sink: a grassland perspective. *Globe Change Biology*, 4, 229–233.
- Shang ZH (尚占环), Long RJ (龙瑞军), Ma YS (马玉寿) (2006). Discussion on restoration and rebuilding of “Blackion Soil Patch” degraded meadow in the headwater area of Yangtze and Yellow rivers. *Chinese Journal of Grassland* (中国草地学报), 28, 69–74. (in Chinese with English abstract)
- Shi PL (石培礼), Sun XM (孙晓敏), Xu LL (徐玲玲), Zhang XZ (张宪洲), He YT (何永涛), Zhang DQ (张东秋), Yu GR (于贵瑞) (2006). Experimental study on net ecosystem CO₂ exchange in the alpine grassland ecosystem on Tibetan Plateau. *Science in China (Series D)* (中国科学(D 辑)), 36 (Suppl.I), 194–203. (in Chinese)
- Shi SB (师生波), Han F (韩发), Ben GY (贲桂英) (1997). Midday depression in net photosynthesis of plant community in alpine *Kobresia humilis* meadow. *Acta Phytophysiological Sinica* (植物生理学报), 23, 405–409. (in Chinese with English abstract)
- Shi SB (师生波), Han F (韩发), Li HY (李红彦) (2001). Midday depression of photosynthesis of *Gentiana straminea* and *Saus-surea superba* in Alpine *Kobresia humilis* Meadow. *Acta Phytophysiological Sinica* (植物生理学报), 27, 123–128. (in Chinese with English abstract)
- Sun HL (孙鸿烈) (1996). Recent advance in studies on Qinghai-Xizang Plateau. *Advance in Earth Sciences* (地球科学进展), 11, 536–542. (in Chinese with English abstract)
- Suyker AE, Verma SB (2001). Year-round observations of the net ecosystem exchange of carbon dioxide in a native tall-grass prairie. *Global Change Biology*, 7, 279–289.
- Whittaker RH, Niering WA (1975). Vegetation of the Santa Catalina mountains, Arizona. V. biomass, production, and diversity along the elevation gradient. *Ecology*, 56, 771–790.
- Xu LH (徐丽华), Chen HL (陈怀录), Xu JH (徐建华) (2004). Spatio-temporal feature of grassland degradation in Min Xian based on RS & GIS method. *Ecologic Science* (生态科学), 28, 128–133. (in Chinese with English abstract)
- Xu SX (徐世晓), Zhao L (赵亮), Li YN (李英年), Gu S (古松), Zhao XQ (赵新全) (2007a). Effect of precipitation on cold season CO₂ flux of alpine shrub on Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Soil and Water Conservation* (水土保持学报), 21, 93–195. (in Chinese with English abstract)
- Xu SX (徐世晓), Zhao L (赵亮), Li YN (李英年), Zhao XQ (赵新全), Gu S (古松) (2007b). The correlation between CO₂ flux and temperature of the alpine shrub meadow on the Tibetan Plateau. *Journal of Glaciology and Geocryology* (冰川冻土), 29, 717–721. (in Chinese with English abstract)
- Yao RF (姚润丰) (2003). 90% Grassland in China are deteriorating in different level. *Pratacultural Science* (草业科学), 20(12), 83. (in Chinese)
- Yu GR (于贵瑞) (2003). *Global Change, Carbon Cycle and Storage in Terrestrial Ecosystem* (全球变化与陆地生态系统碳循环和碳蓄积). Meteorological Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhang FW (张法伟), Li YN (李英年), Zhao XQ (赵新全), Gu S (古松), Wang QX (王勤学), Du MY (杜明远), Tang YH (唐艳鸿) (2008). Effects of one precipitation process on CO₂ flux and thermal transportation in alpine meadow of Qinghai-Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 27, 1685–1691. (in Chinese with English abstract)
- Zhao L (赵亮), Li YN (李英年), Zhao XQ (赵新全), Xu SX (徐世晓), Tang YH (唐艳鸿), Yu GR (于贵瑞), Gu S (古松), Du MY (杜明远), Wang QX (王勤学) (2005). Comparative study of the net exchange of CO₂ in 3 types of vegetation ecosystems on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), 50, 926–932. (in Chinese)

- Zhao L, Li YN, Xu SX, Zhou HK, Gu S, Yu GR, Zhao XQ (2006). Diurnal, seasonal and annual variation in net ecosystem CO₂ exchange of an alpine shrubland on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 12, 1940–1953.
- Zhao L (赵亮), Gu S (古松), Zhou HK (周华坤), Xu SX (徐世晓), Zhao XQ (赵新全), Li YN (李英年) (2008). CO₂ fluxes of artificial grassland in the source region of the three rivers on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 32, 544–554. (in Chinese with English abstract)
- Zhou HK (周华坤), Zhao XQ (赵新全), Zhao L (赵亮), Han F (韩发), Gu S (古松) (2007). The community characteristics and stability of the *Elymus nutans* artificial grassland in alpine meadow. *Chinese Journal of Grassland* (中国草地学报), 29(2), 13–29. (in Chinese with English abstract)
- Zhou GS (周广胜), Wang YH (王玉辉) (2003). *Global Ecology* (全球生态学). Meteorological Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhou XM (周兴民) (2001). *The Kobresia Meadow of China* (中国嵩草草甸). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhu ZL (朱治林), Sun XM (孙晓敏), Wen XF (温学发), Zhou YL (周艳莲), Tian J (田静), Yuan GF (袁国富) (2006). Research on the method of dealing eddy covariance data in night in China FLUX. *Science in China (Series D)* (中国科学(D辑)), 36 (Suppl.I), 33–44. (in Chinese)

责任编辑: 于贵瑞 实习编辑: 黄祥忠