

青海湖北岸高寒草甸草原生态系统CO₂通量特征及其驱动因子

张法伟^{1,5} 李英年^{1,5*} 曹广民^{1,5} 李凤霞² 叶广继³ 刘吉宏⁴ 魏永林⁴ 赵新全^{1,5}

¹中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001; ²青海省气象科学研究所, 西宁 810001; ³青海省农林科学院生物技术研究所, 西宁 810016; ⁴青海省海北畜牧业气象试验站, 青海海北 810200; ⁵中国科学院高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001

摘要 草甸草原是青藏高原的重要植被类型, 与其他植被类型相比, 其碳交换过程和驱动机理的研究仍较薄弱。利用青海湖东北岸草甸草原的涡度相关系统观测的连续数据(2010年7月1日–2011年6月30日), 分析了草甸草原CO₂通量特征及其驱动因子。结果表明: 草甸草原净生态系统CO₂交换量(*NEE*)在植物生长季的5–9月, 其日变化主要受控于光合光子通量密度(*PPFD*); 而非生长季(10月21日–4月19日)和生长季初(4月下旬)、末期(10月中上旬) *NEE*的日变化主要受气温(*T_a*)的影响。CO₂日最大吸收值和释放值分别出现在7月1日(11.37 g CO₂·m⁻²·d⁻¹)和10月21日(4.04 g CO₂·m⁻²·d⁻¹)。逐日*NEE*主要受控于*T_a*, 两者关系可用指数线性(explinear)方程表示($R^2 = 0.54, p < 0.01$)。叶面积指数(*LAI*)和增强型植被指数(*EVI*)对逐日*NEE*的影响表现为渐近饱和型, *LAI*和*T_a*交互作用明显($p < 0.05$), *EVI*的主效应强烈($p < 0.001$)。生态系统的呼吸熵(*Q₁₀*)为2.42, 总呼吸(*R_{eco}*)约占总初级生产力(*GPP*)的74%。生长季适度的昼夜温差(<14.8 °C)有利于系统的碳蓄积。研究时段该草甸草原作为碳汇从大气吸收271.31 g CO₂·m⁻²。

关键词 昼夜温差, 涡度相关, 净生态系统CO₂交换量, 植被指数, 呼吸熵

CO₂ fluxes and their driving factors over alpine meadow grassland ecosystems in the northern shore of Qinghai Lake, China

ZHANG Fa-Wei^{1,5}, LI Ying-Nian^{1,5*}, CAO Guang-Min^{1,5}, LI Feng-Xia², YE Guang-Ji³, LIU Ji-Hong⁴, WEI Yong-Lin⁴, and ZHAO Xin-Quan^{1,5}

¹Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; ²Institute of Qinghai Meteorological Science Research, Xining 810001, China; ³Institute of Biotechnology of Qinghai Academy of Agriculture and Forestry, Xining 810016, China; ⁴Haibei Animal Husbandry Meteorological Experimental Station of Qinghai Province, Haibei, Qinghai 810200, China; and ⁵Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China

Abstract

Aims Meadow grassland is a dominant vegetation type on the Qinghai-Tibetan Plateau, but its mechanisms controlling the exchange of CO₂ across a spectrum of time scales and carbon budget remain unclear. Our objective was to investigate the main drivers of ecosystem carbon dynamics and understand the potential response to future climate warming.

Methods We used the eddy covariance method for continuously measuring net ecosystem CO₂ exchange (*NEE*) and environmental factors over meadow grassland on the northern shore of Qinghai Lake from July 1, 2010 to June 30, 2011.

Important findings Diurnal changes of *NEE* were controlled by photosynthetic photon flux density (*PPFD*) during the middle growing season (May to September), and air temperature (*T_a*) was the determining factor on diurnal *NEE* during other periods. The maximum daily CO₂ uptake and release rate were 11.37 g CO₂·m⁻²·d⁻¹ on July 1 and 4.04 g CO₂·m⁻²·d⁻¹ on October 21, respectively. *T_a* was the primary environmental factor related to daily *NEE*, and the correlation was described by an exponential-linear equation ($R^2 = 0.54, p < 0.01$). A significant asymptotical response of daily *NEE* with increasing leaf area index (*LAI*) and enhanced vegetation index (*EVI*) was observed. The interaction effect of *LAI* and *T_a* was significant ($p < 0.05$), while main effect of *EVI* versus *T_a* was more important ($p < 0.001$). Respiration quotient (*Q₁₀*) was 2.42 and ecosystem total respiration (*R_{eco}*)

consumed 74% of gross primary production (*GPP*). The proper magnitude of diurnal temperature range (<14.8 °C) could be propitious to ecosystem carbon sequestration. The meadow grassland acted as carbon sink and absorbed 271.31 g CO₂·m⁻² from the atmosphere during the study period.

Key words diurnal temperature range, eddy covariance technique, net ecosystem CO₂ exchange, vegetation indexes, respiration quotient

草地生态系统约占全球陆地面积的1/3, 是地球碳循环的重要组成部分(Adams *et al.*, 1990)。过去的几十年, 生态学家通过涡度相关技术研究了辐射、温度、水分、土壤养分等环境因子(Novick *et al.*, 2004; Zhang *et al.*, 2006; Saito *et al.*, 2009)和生物因子以及管理措施(Mcfadden *et al.*, 2003; Kato *et al.*, 2006)对草地生态系统碳交换过程的影响强度和机理, 并明确了人类活动的显著作用(Wohlfahrt *et al.*, 2008)。我国草地约占国土面积的40%, 且多处于生态脆弱带(齐玉春等, 2003), 在区域碳循环中具有重要的地位(Fu *et al.*, 2009)。但由于我国草地碳通量研究起步较晚, 碳过程研究多集中于低海拔地区(Hao *et al.*, 2006; 于贵瑞和孙晓敏, 2006)。

青藏高原作为我国气候变化的“启动区”和“敏感区”而备受关注(冯松等, 1998)。近几年来, 虽然对高原主要植被类型——高寒草甸、高寒灌丛的碳交换过程和驱动机理进行了报道(Li *et al.*, 2006; Shi *et al.*, 2006), 但较少涉及草甸草原碳交换过程、源/汇功能, 及其与环境、生物因子驱动机制的研究。草甸草原生长于青藏高原海拔相对较低、热量条件较好的地区, 亦是高原重要植被类型之一, 主要分布于青海湖环湖区域、青海同德、兴海等地区, 在区域经济和社会的可持续发展中地位重要(周兴民等, 1987), 其碳收支也是青藏高原不可忽视的一部分(Ni, 2002)。草甸草原生境独特, 和青藏高原其他高寒草地生态系统已知的碳过程(Kato *et al.*, 2006; Zhao *et al.*, 2006; 吴力博等, 2010)存在怎样的内在差异? 其碳源/汇功能如何? 目前尚不清楚。为全面了解青藏高原不同生态系统碳循环过程, 有必要对草甸草原生态系统碳循环过程作深入的研究。本研究以涡度相关系统2010年7月1日–2011年6月30日的连续观测数据为基础, 通过定量分析青海湖东北岸草甸草原CO₂通量变化规律及控制因子, 以期达到掌握草甸草原生态系统碳收支在小时、日和季节等时间尺度的变化规律; 并解析草甸草原碳源/汇功能和主要控制因子及其与其他高寒草地生态系

统的差异, 为评估未来气候下生态系统的碳收支提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究地点概况

研究地点位于青海省海北牧业气象试验站试验基地(100°51' E, 36°57' N, 海拔3 140 m), 隶属于青海湖东北的海晏县, 为冬季牧场。研究区地处欧亚大陆腹地, 属典型的高原大陆性气候。年平均气温和年降水量分别为0.8 °C和398.2 mm, 年日照时间为2 912.7 h, 平均无霜期为48天。土壤为砂壤土。草地植被以西北针茅(*Stipa sareptana* var. *krylovii*)为优势种, 主要植物种类为紫花针茅(*S. purpurea*)、落草(*Koeleria cristata*)、冷地早熟禾(*Poa crymophila*)、矮生嵩草(*Kobresia humilis*), 伴生种多为猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、紫菀(*Aster tataricus*)和花苜蓿(*Medicago ruthenica*)等。观测场地地形平坦, 植被分布均匀(冠层高度为20–30 cm), 可基本代表环青海湖地区草甸草原的特征(朱宝文等, 2007; 魏永林等, 2008)。

1.2 观测方法与资料处理

涡度相关观测系统设置于地势平坦、地形开阔, 且具有足够大“风浪区”的试验场内, 用于观测净生态系统CO₂交换量(*NEE*)和微气象因子。该系统主要由开路CO₂/H₂O快速红外分析仪(LI-7500, LI-Cor Inc., Nebraska, USA)和三维超声风速仪(CSAT-3, Campbell Scientific, Utah, USA)组成。观测高度为2.5 m, 采样频率为10 Hz, 每30 min输出平均值。同时, 测定了距地面1.5 m的太阳辐射、净辐射通量(CNR-1, Kipp & Zonen, The Netherlands)和光合光子通量密度(LI-190SB, Li-Cor Inc., Nebraska, USA), 以及5、10、30 cm土壤温度(107-L, Campbell Scientific, Utah, USA)和5 cm土壤热通量(HFT-3, Campbell Scientific, Utah, USA)等环境因子, 数据输出为30 min的平均值。以上数据存储和数据采集器中(CR5000, Campbell Scientific, Utah, USA)。降水

和其他微气候因子的数据来源于相距5 m处的常规自动气象观测塔。每年4月底用高纯氮和CO₂标准气体对LI-7500开路CO₂/H₂O快速红外分析仪进行标定。本研究选取2010年7月1日–2011年6月30日的数据集。生长季根据植物生长状况和物候资料设定为4月20日–10月20日(魏永林等, 2008)。

叶面积指数(LAI)和增强型植被指数(EVI)的数据分别来自MODIS陆地产品MOD15A2和MOD13Q1, 其空间和时间分辨率分别为1.0 km × 1.0 km和8天、0.25 km × 0.25 km和16天。在后期的数据分析中则统一为16天。至于非生长季LAI、EVI非0数据, 为保持数据统一性未作处理。以上植被数据来自于美国橡树岭国家实验室的分布式主动存档中心(Distributed Active Archive Center (DAAC), Oak Ridge National Laboratory, USA. <http://daac.ornl.gov/MODIS/modis.html>)。

由于供电间断、探头结露或仪器异常等情况, 涡度相关和常规微气象数据缺失或异常现象十分普遍(Falge *et al.*, 2001)。微气候因子根据多年自动观测的结果, 采用上下限法进行异常值的剔除, 而缺失的数据一般采用线性内插法进行数据插补; 辐射通量则采用以地理位置、系统时间、大气压力和大气透明度为参数, 进行插补。

通量数据的处理则按照ChinaFLUX推荐的通量数据处理标准流程进行(李春等, 2008), 在经过WPL校正后(Webb *et al.*, 1980), 以 $|NEE| < 1.0 \text{ mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 为阈值标准, 再以10天数据为窗口, 3 δ (标准差)为标准进行数据的异常剔除。针对夜间($PPFD < 10 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)湍流发展不充分, 舍去摩擦速度 $U_* < 0.15 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 所对应的通量数据。在植物非生长季滤除由于LI-7500开路CO₂/H₂O快速红外分析仪自加热引起的系统光合吸收假象而出现的CO₂通量为负的数据。缺失的通量数据, 一般通过建立环境因子与有效通量数据的非线性经验方程进行插补。本研究夜间通量数据($R_{\text{eco},n}$)采用其与5 cm深处土壤温度(T_s)的Van't Hoff函数(方程(1))进行插补, 生长季(4月20日–10月20日)白天的碳通量数据(NEE)则利用与PPFD的Michaelis-Menten函数(方程(2))进行插补, 而非生长季白天的碳通量以夜间Van't Hoff方程外延插补(于贵瑞和孙晓敏, 2006)。

$$R_{\text{eco},n} = R_{\text{eco},\text{ref}} e^{\ln(Q_{10})(T_s - 10)/10} \quad (1)$$

$$NEE = R_{\text{eco},d} \frac{a \times P_{\text{max}} \times PPFD}{P_{\text{max}} + a \times PPFD} \quad (2)$$

(1)式中, $R_{\text{eco},\text{ref}}$ 为生态系统在10 °C时的参考呼吸速率, Q_{10} 是生态系统呼吸熵(呼吸随温度升高10 °C所增加的倍数), 反映了生态系统呼吸对温度的敏感性。(2)式中, $R_{\text{eco},d}$ 是生态系统白天的呼吸速率, a 和 P_{max} 分别为生态系统表观光量子效率和潜在最大CO₂同化速率(即PPFD趋向极大时生态系统净光合速率)。以上参数均为方程拟合值。在分析NEE日变化的时候, 为了消除特殊天气造成的影响, 将每月所有数据按照相同时刻进行平均。

涡度相关系统观测的CO₂通量为NEE, 将夜间呼吸函数外延至白天($R_{\text{eco},d}$), 即可得生态系统的总呼吸量(R_{eco}), 进而可得生态系统总交换量(GEE, 方程(3))。而在生态系统的尺度上, 生态系统总初级生产力(GPP)与GEE数值等同, 但方向相反。文中正、负NEE分别表示生态系统释放和吸收CO₂。

$$GPP = -GEE = R_{\text{eco}} - NEE = R_{\text{eco},d} + R_{\text{eco},n} - NEE \quad (3)$$

2 结果和分析

2.1 环境、生物因子及能量闭合率(EBR)

研究时段内, 环境、生物因子均表现出明显的季节变化趋势(图1)。研究区平均气温(T_a)为1.0 °C, 略高于1976–2010年的多年平均值(0.8 °C)。其月平均最高、最低气温分别为7月的13.4 °C和1月的–14.2 °C。5 cm深处的土壤温度(T_s)变化规律与 T_a 相似, 平均为2.9 °C, 最高、最低月平均土壤温度分别出现在7月(15.7 °C)和1月(–11.9 °C)。平均昼夜气温差($T_d = T_{\text{max}} - T_{\text{min}}$)为16.7 °C, 其中生长季较小(13.7 °C), 非生长季较大(19.6 °C)。研究期间降水量为354.2 mm, 几乎全部集中在生长季, 稍低于该区1976–2010年的多年平均值(398.2 mm)。饱和水汽压差(VPD)的年平均值为3.1 hPa, 最高、最低值出现在6月和1月, 生长季和非生长季波动范围分别为3.3–4.9 hPa和1.2–2.5 hPa, 和高原上其他研究结果相似(Kato *et al.*, 2006; 赵亮等, 2008)。光合光量子通量密度(PPFD)的最高值出现在云量较少、太阳高度角较大的5月(529.07 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 随着降水(云量)的增多, PPFD表现出更大的离散型(图1)。叶面积指数(LAI)和增强型植被指数(EVI)的最大值均出现在7月30日–8月14日期间, 分别为2.3和0.42, 两者的相关

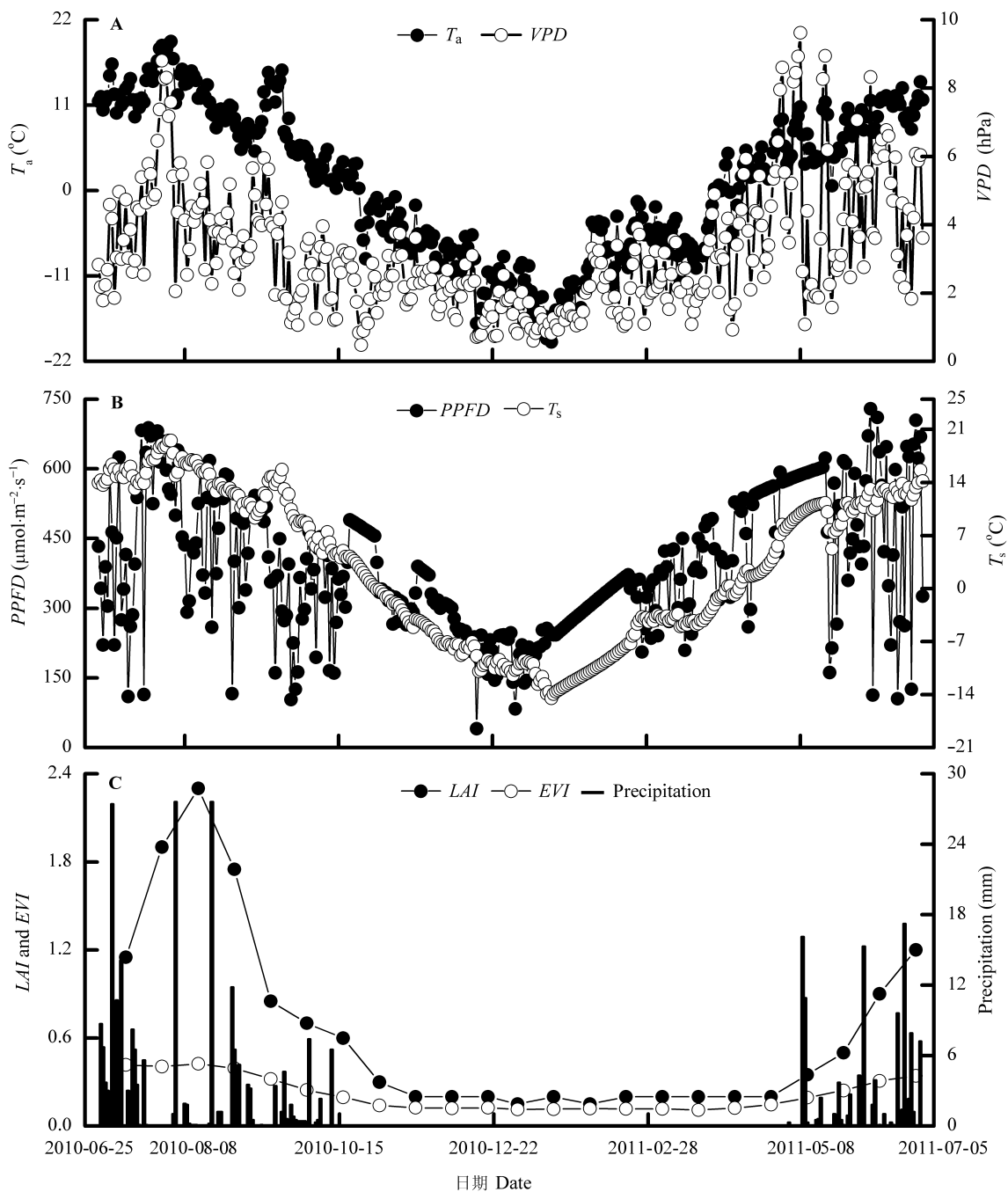


图1 空气温度(T_a)、饱和水汽压差(VPD) (A)、光合光子通量密度(PPFD)、5 cm深处的土壤温度(T_s) (B)、降水量和叶面积指数(LAI)、增强型植被指数(EVI) (C)的季节变化。

Fig. 1 Seasonal variations of air temperature (T_a), vapor pressure deficit (VPD) (A), photosynthetic photon flux density (PPFD), soil temperature at 5 cm depth (T_s) (B), precipitation, leaf area index (LAI) and enhanced vegetation index (EVI) (C).

性可用对数关系描述($EVI = 0.13 \ln(LAI) + 0.32$, $R^2 = 0.88$)。能量闭合率(EBR)的平均值为0.72, 表明通量塔观测的数据可信(Wilson *et al.*, 2002)。分析表明, EBR生长季较大(0.76), 非生长季较小(0.69), 和Li等(2005)对青藏高原藏北高寒草甸的研究结果

相符。

2.2 CO₂通量日变化特征及其环境控制因子

草甸草原在冬春转换的4月下旬出现较微弱的吸收现象, 日平均最大瞬时吸收速率出现在11:30 (图2A)。生态系统的吸收强度(NEE_t)受控于日平均

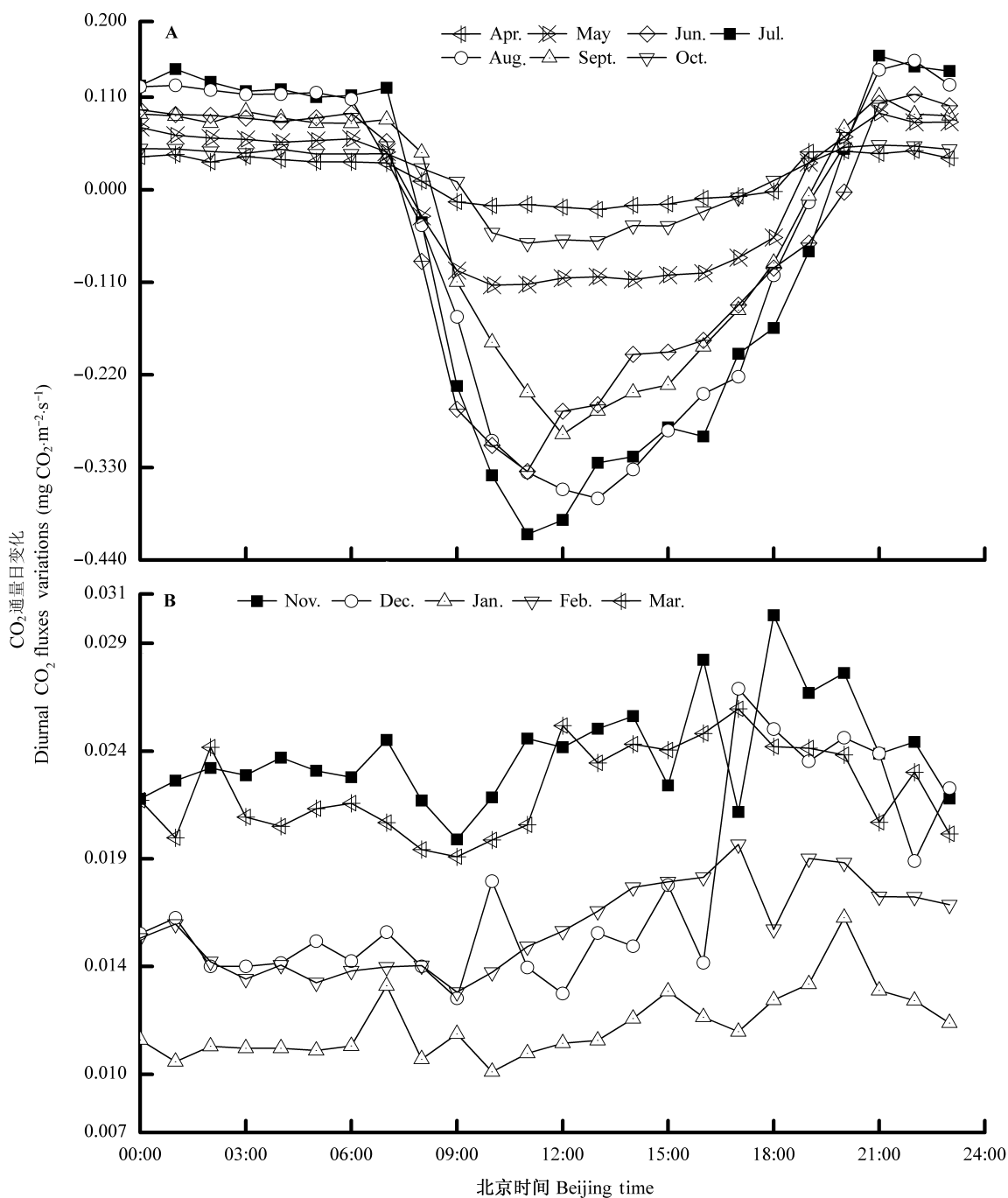


图2 草甸草原生态系统CO₂通量植被生长季(A)和非生长季(B)日变化。
Fig. 2 Diurnal changes of CO₂ fluxes during vegetation growing season (A) and no-growing season (B) over the meadow grassland ecosystem.

气温 T_a ($NEE_l = 0.00054T_a^2 - 0.0059T_a - 0.0060$, $R^2 = 0.44$, $p = 0.009$), 开口向上的二次函数关系暗示4月份的呼吸释放比光合吸收具有更强的温度敏感性。夜间CO₂释放速率比较稳定; 但系统在4月为碳源。生长季的5-9月, 8:00-18:00期间NEE表现为吸收, 最大吸收速率均出现在11:30左右, 其中7月>8月>6

月>9月>5月。相关分析表明, 5-9月吸收强度均由PPFD控制($0.52 < R^2 < 0.85$), 两者表现为直角双曲线关系。而生态系统的夜间释放较为稳定。在8月份的11:30-13:00出现明显的群落“午休”现象, 这和相距80 km高寒草甸植被光合午休的出现时间一致(师生波等, 2001), 但明显晚于内蒙古羊草(*Leymus*

doi: 10.3724/SP.J.1258.2012.00187

chinensis)草原(8:00–10:00, Hao *et al.*, 2006), 这不仅由于两者的经度相差大约 16° (即北京时间相差约1 h), 也和群落结构、水热状况密切相关。草甸草原10月的 CO_2 吸收最大值也出现在11:30, 和4月类似, 其白天吸收强度与 T_a 呈现抛物线关系($R^2 = 0.61$, $p < 0.01$), 而夜间释放较为稳定, 草甸草原生态系统10月份也表现为强的碳源。

草甸草原非生长季 NEE 日均变化较为简单, 其变化趋势以单峰现象为主(图2B)。其排放强度11月>3月>12月>2月>1月, 释放高峰一般出现在16:00–20:00。非生长季释放强度与 T_s 呈现指数关系($0.18 < R^2 < 0.52$)。若采用Van't Hoff函数来表述, 则各月 Q_{10} 顺序为12月(4.2) > 1月(3.0) > 2月(2.6) > 11月(2.1) > 3月(1.8), 和相应的 T_s 无显著关系($p = 0.19$)。综合生长季和非生长季, 青海湖东北岸草甸草原 NEE 的日变化在4月到翌年10月主要由 T_a 控制, 而在5–9月主要由 $PPFD$ 控制。

2.3 CO_2 通量季节变化特征及其环境控制因子

草甸草原的日最大 CO_2 吸收强度出现在7月1日, 7月吸收量最大; 最大日 CO_2 释放速率出现在10月21日, 但11月释放量最多。生长季 CO_2 吸收量为 $511.79 \text{ g CO}_2\cdot\text{m}^{-2}$, 其中6、7和8月分别贡献了27.4%、33.9%和30.1%。生长季逐日 NEE 主要由 T_a ($R^2 = 0.18$, $p < 0.001$)和 $PPFD$ ($R^2 = 0.13$, $p < 0.001$)控制, 分别呈现出线性($NEE = -0.0028T_a - 0.0037$)和直角双曲线($NEE = -0.0056 \times 0.65PPFD / (0.0056PPFD + 0.65) - 0.70$)关系, 但 T_a 和 $PPFD$ 两者无交互作用($p = 0.19$)。非生长季 CO_2 释放量为 $240.48 \text{ g CO}_2\cdot\text{m}^{-2}$, 主要受控于 T_s ($R^2 = 0.59$, $p < 0.001$), 两者表现为指数关系($R_{\text{eco}} = 0.031e^{\ln(1.06)(T_s-1.57)}$)。因此该生态系统在2010年6月30日–2011年7月1日表现为碳汇, 年吸收强度为 $271.31 \text{ g CO}_2\cdot\text{m}^{-2}$ (图3A)。逐日 NEE 主要受控于 T_a , 两者关系可用指数线性(explinear)方程表述(图3B)。生态系统的 GPP 为 $2241.92 \text{ g CO}_2\cdot\text{m}^{-2}$, R_{eco} 为 $1970.61 \text{ g CO}_2\cdot\text{m}^{-2}$, 明显高于三江源人工草地(赵亮等, 2008), 但略低于海北高寒草甸的研究结果(Kato *et al.*, 2006)。 R_{eco}/GPP 在5–9月平均为0.74, 比三江源人工草地的0.84低, 但和北美草原持平(Law *et al.*, 2002)。 GPP 、 R_{eco} 分别和 T_a 线性($R^2 = 0.52$, $p < 0.01$)、指数($R^2 = 0.92$, $p < 0.01$)显著相关, 但 R_{eco} 显然具有更高的温度敏感性。

2.4 生物因子及其与主要环境因子的交互作用

LAI 、 EVI 和草甸草原逐日 NEE 之间均表现为对数关系, 尤其后者可解释 NEE 变异的80% (图4A、4B)。而相对应的 T_a 的解释度为51%, 和 LAI 的相近(图4C)。 T_a 作为影响草甸草原 NEE 的主要环境因子(图3B), 因此本研究主要区分 T_a 与 LAI 、 EVI 的交互作用。 T_a 与 LAI 、 EVI 的线性相关程度分别高达0.78和0.88。采用简单归一化方法以区分 T_a 和生物因子的交互作用(Zhang *et al.*, 2006)。结果表明(图4C), NEE 与 T_a 的拟合曲线和 NEE/EVI 与 T_a 的拟合曲线的交点所对应的 T_a 值为 3.1°C , 即 $T_a < 3.1^\circ\text{C}$ 时, T_a 对 NEE 贡献较大; 反之随温度升高, EVI 贡献则远大于 T_a , 而 3.1°C 既与4月中旬(植物生长尚未开始)平均气温 3.2°C 接近, 也和10月上旬(植物生长基本结束)的 3.1°C 相同, 表明在整个植被生长季内 EVI 和 NEE 的相关性较好。 NEE 与 T_a 的拟合曲线和 NEE/LAI 与 T_a 的拟合曲线的交点所对应的 T_a 值为 6.0°C , 当 $T_a < 6.0^\circ\text{C}$ 时, LAI 对 NEE 的驱动强度较大, 反之则 T_a 略大。而 NEE 和 T_a 、 LAI 以及 NEE 和 EVI 、 T_a 的一般线性模型结果也表明 LAI 和 T_a 之间存在显著的交互作用($p = 0.03$), 而 EVI 和 T_a 无交互作用($p = 0.12$), 但 EVI 的主效应极显著($p < 0.001$)。

3 讨论

3.1 草甸草原与其他草地生态系统 CO_2 通量特征比较

青海湖东北岸草甸草原的最大吸收速度为 $11.37 \text{ g CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, 略高于西藏当雄草原化嵩草草甸(Shi *et al.*, 2006), 与内蒙古羊草草原(Hao *et al.*, 2006)、加拿大西部的湿草草地(Novick *et al.*, 2004)接近, 但略低于附近的高寒草甸(Kato *et al.*, 2004; Zhao *et al.*, 2006)和北美混合高草草原(Law *et al.*, 2002)。全年的 Q_{10} 为2.42, 和海北高寒草甸的2.3接近(Kato *et al.*, 2004), 明显低于西藏草甸草原的3.3(Shi *et al.*, 2006)和三江源人工草地的4.8(吴力博等, 2010), 但处于生态系统 Q_{10} 平均变幅1.3–3.3之内(Raich & Schlesinger, 1992)。生长季内, 生态系统最大 CO_2 同化速率 P_{max} 和表观光量子效率 a 平均为 $0.54 \text{ mg CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和 $0.00087 \text{ mg CO}_2\cdot\mu\text{mol}^{-1}$, 略高于意大利的Monte Bondone高寒草甸(Wohlfahrt *et al.*, 2008)。由于研究地点海拔较高、气温较低, 生态系

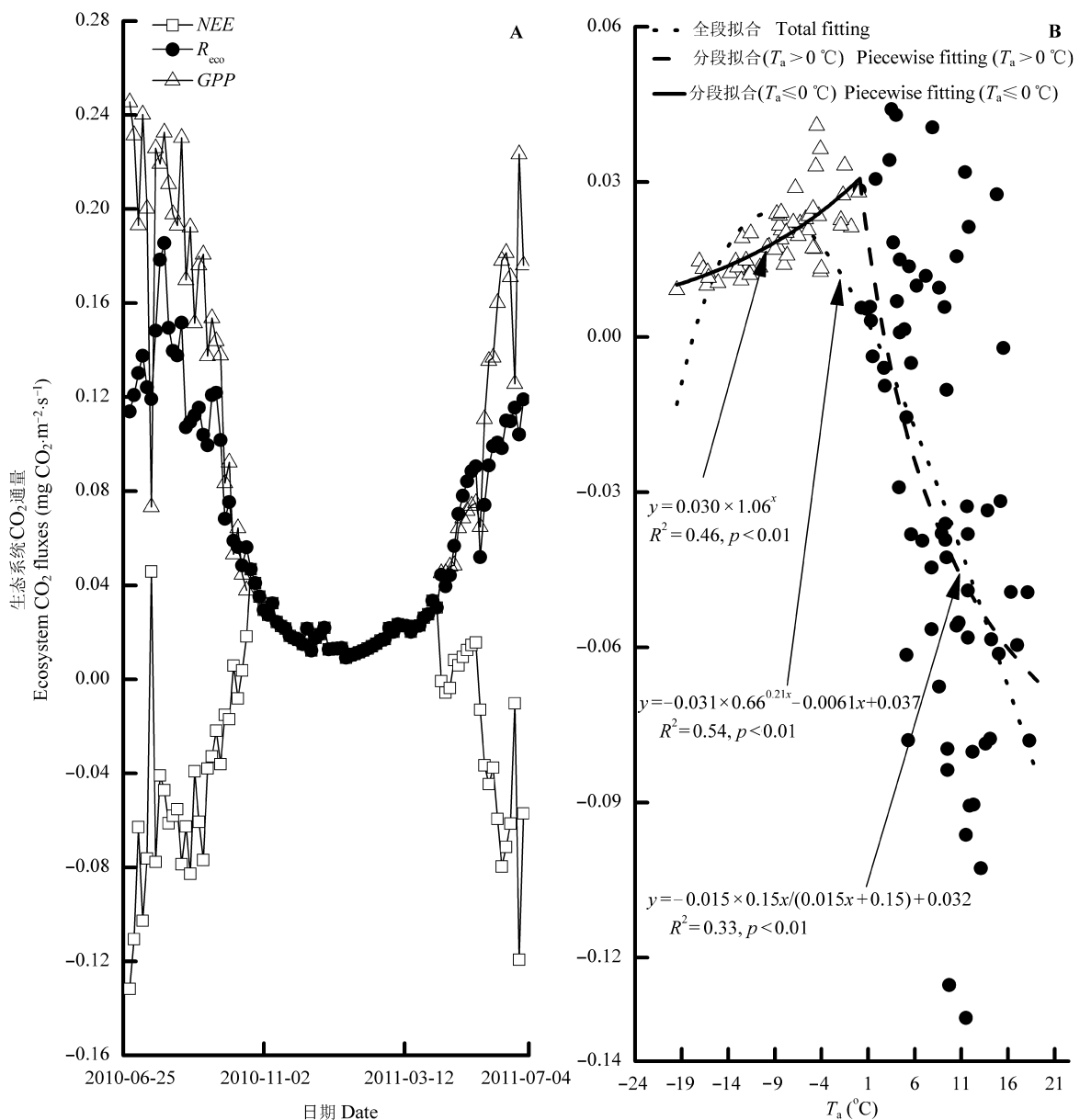


图3 草甸草原净生态系统CO₂交换量(NEE)、生态系统总呼吸(R_{eco})和生态系统总初级生产力(GPP)的季节变化特征(A)及其与气温(T_a)的关系(B)。

Fig. 3 Seasonal variations of net ecosystem CO₂ exchange (NEE), ecosystem total respiration (R_{eco}), ecosystem gross primary production (GPP) (A) and their correlation with air temperature (T_a) (B) over the meadow grassland.

统的呼吸速度明显低于内蒙古羊草草原, 仅和西藏草甸草原接近, 同时, 作为生态系统光合潜力的主要生物因子LAI也高达2.3, 表明生态系统的碳吸收能力较强。其全年吸收271.31 g CO₂·m⁻², 与藏北高寒灌丛的244.75 g CO₂·m⁻² (Zhao *et al.*, 2006)和高寒草甸的311.11 g CO₂·m⁻² (Kato *et al.*, 2006)相差不多, 明显高于内蒙古羊草草原和西藏草甸草原(Hao *et al.*, 2006; Shi *et al.*, 2006), 但明显低于北美混合

高草草原的1 327 g CO₂·m⁻² (Law *et al.*, 2002)。

3.2 温度因子对草甸草原CO₂通量的影响

温度是高寒地区森林(Zhang *et al.*, 2006)、草地(Mcfadden *et al.*, 2003; Kato *et al.*, 2006)等生态系统NEE的主要环境控制因子, 本研究也印证了这一点, 这和青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站(相距80 km)的高寒草甸(Zhang *et al.*, 2007)和高寒灌丛(Li *et al.*, 2006)的研究结果相似。

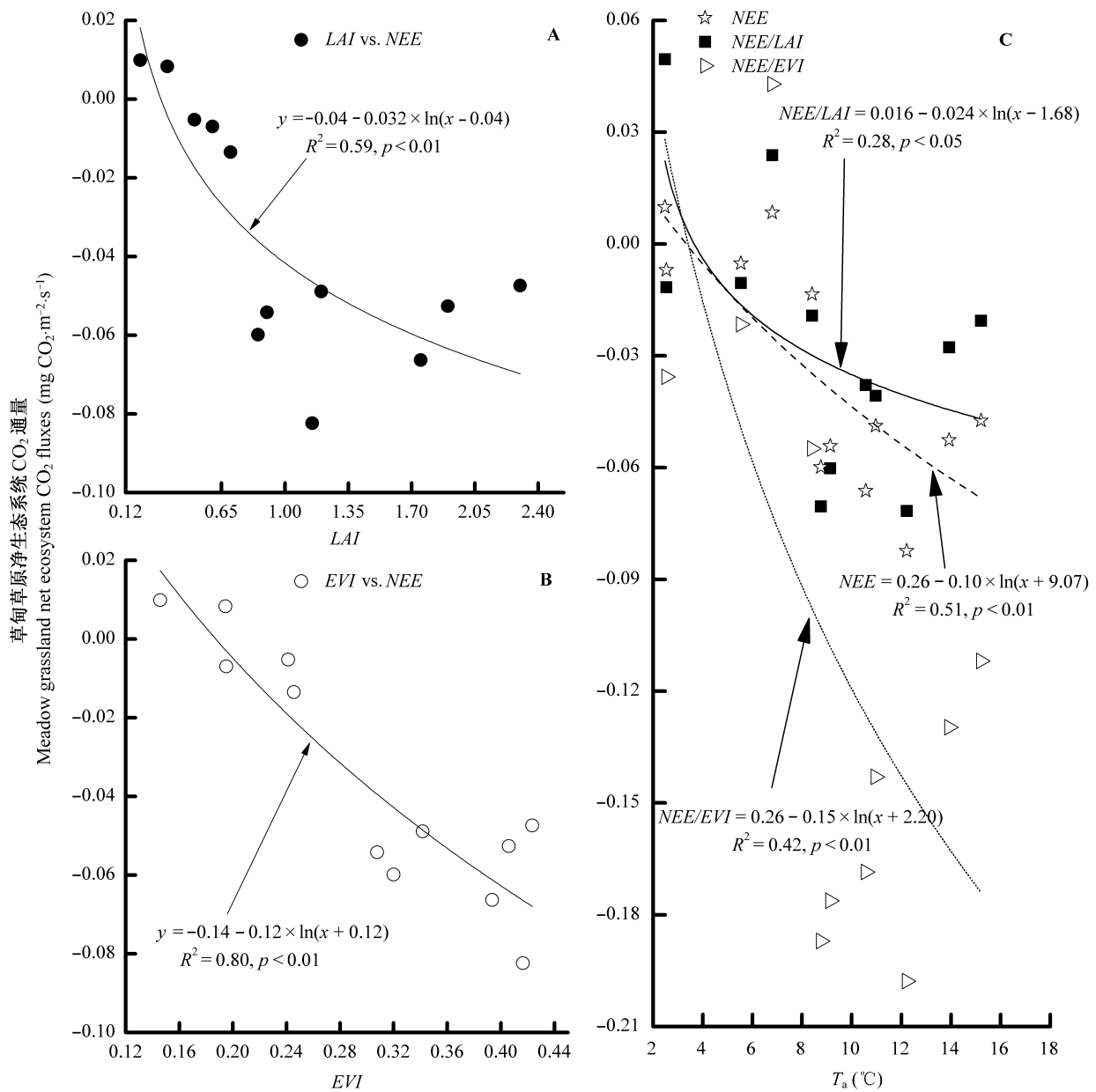


图4 草甸草原净生态系统CO₂交换量(NEE)与叶面积指数(LAI, **A**)和增强型植被指数(EVI, **B**)的关系以及气温(T_a, **C**)对NEE的相对贡献。NEE/LAI和NEE/EVI分别代表LAI和EVI归一化的NEE。
Fig. 4 Relationships between net ecosystem CO₂ exchange (NEE) and Leaf area index (LAI, **A**), enhanced vegetation index (EVI, **B**) and the relative contribution of air temperature (T_a, **C**) to NEE. NEE/LAI and NEE/EVI represented NEE normalized with LAI and EVI, respectively.

NEE和T_a关系如果采用分段函数表示(图3B), 当T_a < 0 °C时, 两者为指数关系; 反之则为直角双曲关系。当T_a为0.1 °C时, 两条分段拟合曲线相交, 表明该生态系统的呼吸释放在此时强度最大, 呼吸的增长速度开始弱于吸收的增长, 即处于“转折温度”(Zhang *et al.*, 2007)。非生长季T_a和NEE指数正相关(即正相关于生态系统呼吸释放), 而与生长季

NEE则存在饱和关系(图3B), 加之R_{eco}相对GPP具有更高的温度敏感性, 表明在未来气候暖化的背景下, 青海湖北岸草甸草原生态系统的碳汇功能将会受到抑制, 尤其该地区非生长季的增温幅度更大(魏永林等, 2008)。

Gu等(2003)研究认为高寒地区较大的昼夜温差(T_d)有利于生态系统碳积累; 而有些研究结果反之

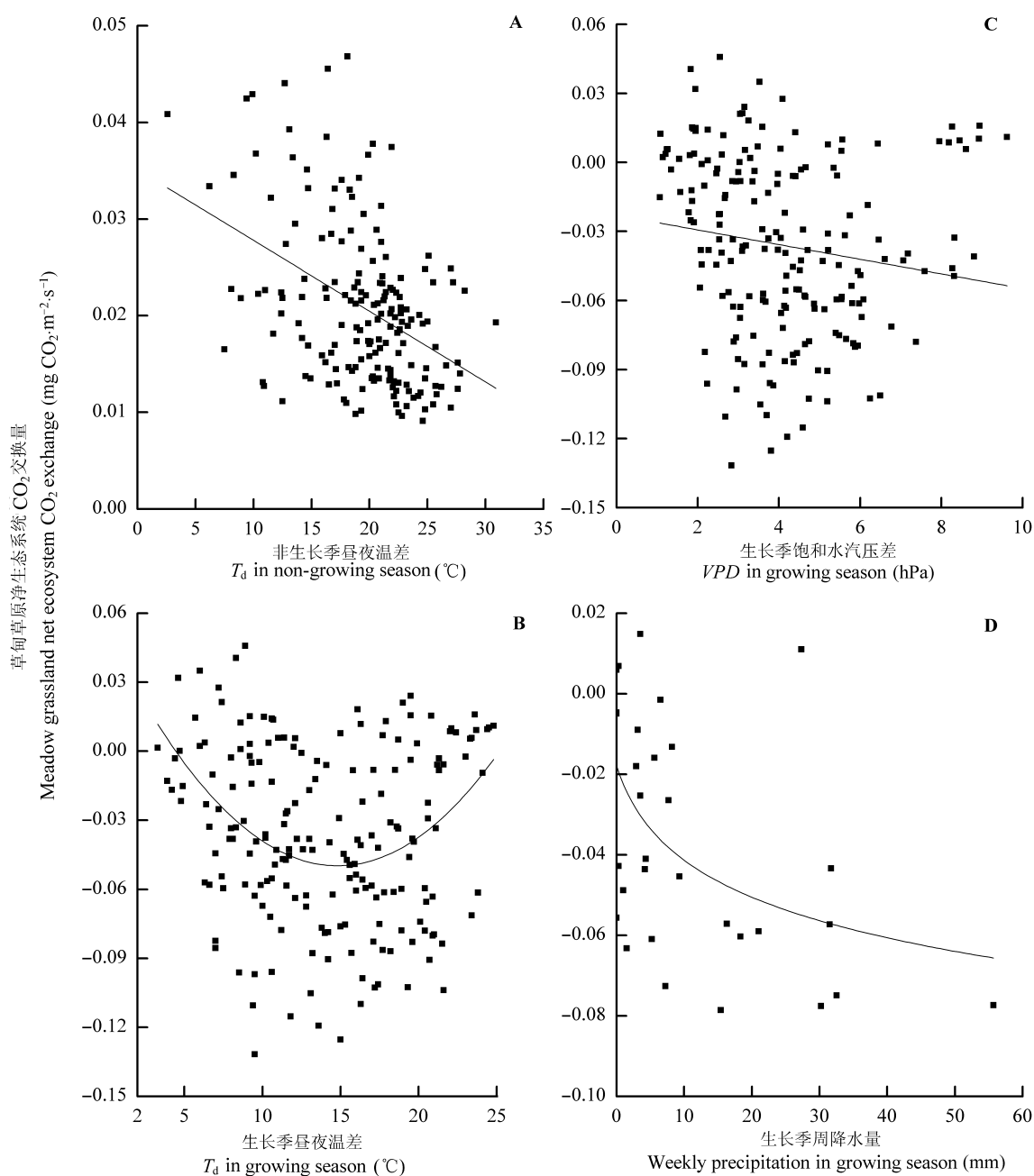


图5 草甸草原非生长季(A)与生长季(B)昼夜温差(T_d)、生长季饱和水汽压差(VPD, C)和生长季周降水量(D)与净生态系统CO₂交换量的关系。

Fig. 5 Correlation between net ecosystem CO₂ exchange (NEE) and diurnal temperature range (T_d) of non-growing season (A) and growing season (B), growing season vapor pressure deficit (VPD , C) and growing season weekly precipitation (D).

(Shi *et al.*, 2006; 赵亮等, 2008)。在非生长季, 本试验区的 T_d 与 NEE 呈极显著的线性负相关 ($NEE = -0.00073 T_d + 0.035$, $R^2 = 0.18$, $p < 0.001$, 图5A); 在生长季, T_d 与 NEE 呈现抛物线关系 ($NEE = 0.00046 T_d^2 - 0.014 T_d + 0.052$, $R^2 = 0.11$, $p < 0.001$; 图5B), 表明当 $T_d < 14.8$ °C 时, NEE 随着 T_d 增大而减小, 即有利于生态系统碳积累, 反之则不利于生态系统碳积

累。适度的 T_d 既不影响植被白天的光合作用又降低系统夜间呼吸; 但当 T_d 过大时, 则夜间容易发生霜降、冻害等灾害天气, 显著降低了白天的光合生理强度, 进而影响系统对碳素的固定。

3.3 水分因子对草甸草原CO₂通量的影响

在高寒生态系统中, 降水一般作为系统地上生产力振荡的辅助源(Kato *et al.*, 2006; Saito *et al.*,

doi: 10.3724/SP.J.1258.2012.00187

2009; 张法伟等, 2009)。若以周为时间分辨率, 则 NEE 和降水量呈现对数关系 ($NEE = -0.016 \ln(x + 3.03)$, $R^2 = 0.22$, $p < 0.001$; 图5C), 两者存在饱和现象, 印证了草甸草原系统 NEE 对降水量不是十分敏感, 这和 Fu 等 (2009) 对我国自东向西草地区系 CO_2 通量的研究结果一致。该地区生长季的 VPD 是 3.9 hPa, 远远小于高寒生态系统限制植被光合 VPD 阈值 (15.0 hPa) (Körner, 1999), 即生态系统较少出现水分胁迫。而有关研究发现, 高寒生态系统的植被光合能力随 VPD 升高而增强 (Gu *et al.*, 2003)。因此, 植被生长季内生态系统的 VPD 和 NEE 呈现出一定的负线性相关 ($NEE = -0.0032VPD - 0.022$, $R^2 = 0.02$, $p = 0.036$; 图5D)。根据魏永林等 (2008) 的研究数据, 土壤质量含水量在生长季约为 20%, 即容积含水量 (土壤容重为 $1.13 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$) 约为 22.6%, 和当雄地区的高寒草地接近 (Shi *et al.*, 2006), 但小于海北高寒草甸区 30% (Kato *et al.*, 2006), 当雄 CO_2 通量与土壤含水量相关, 而海北则基本无关 (Fu *et al.*, 2009), 因此青海湖北岸草甸草原短时间尺度 (\leq 年) 碳过程可能也与土壤含水量相关, 但与降水和 VPD 关系较小。年际尺度的关系则有待后续研究。

4 结论

青海湖北岸草甸草原 NEE 日变化在植物生长季中期 (5–9 月) 主要受控于 $PPFD$, 而非生长季和生长季初、末期则主要受 T_a 的影响。草甸草原在 2010 年 7 月 1 日–2011 年 6 月 30 日的研究期内表现为碳汇, 生长季吸收 $511.79 \text{ g CO}_2\cdot\text{m}^{-2}$, 非生长季释放 $240.48 \text{ g CO}_2\cdot\text{m}^{-2}$, 合计吸收 $271.31 \text{ g CO}_2\cdot\text{m}^{-2}$ 。7 月和 11 月分别是吸收高峰 ($173.52 \text{ g CO}_2\cdot\text{m}^{-2}$) 和释放高峰 ($61.20 \text{ g CO}_2\cdot\text{m}^{-2}$)。其逐日 NEE 主要受控于 T_a , 两者表现为指数线性关系 ($NEE = -0.031 \times 0.66^{0.21T_a} - 0.0061T_a + 0.037$, $R^2 = 0.54$, $p < 0.01$)。生长季适度的 T_d ($< 14.8 \text{ }^\circ\text{C}$) 和非生长季较大的 T_d 均有利于系统的碳蓄积。水分因子对青海湖草甸草原 NEE 短时间尺度 (\leq 年) 变化的限制较小, VPD 仅可解释 NEE 变化的 2% ($p < 0.05$)。 LAI 和 EVI 对草甸草原生态系统逐日 NEE 的变化影响较大, 前者 and T_a 的交互作用明显 ($p = 0.03$), 后者的主效应强烈 ($p < 0.001$)。生态系统碳汇功能在未来气候变暖的趋势下可能会受到抑制。

致谢 国家重点基础研究发展计划 (973 计划) 项目 (2010CB833501-01-13)、中国科学院战略性先导科

技专项 (XDA05050404) 和中国科学院知识创新工程重要方向项目 (KZCX2-YW-Q1-06) 资助。

参考文献

- Adams JM, Faure H, Faure-Denard L, Mcglade JM, Woodward FI (1990). Increases in terrestrial carbon storage from the Last Glacial Maximum to the present. *Nature*, 348, 711–714.
- Falge E, Baldocchi D, Olson R, Anthoni P, Aubinet M, Bernhofer C, Burba G, Ceulemans R, Clement R, Dolman H, Granier A, Gross P, Grüwald T, Hollinger D, Jensen NO, Katul G, Keronen P, Kowalski A, Lai CT, Law BE, Meyers T, Moncrieff J, Moors E, Munger JW, Pilegaard K, Rannik Ü, Rebmann C, Suyker A, Tenhunen J, Tu K, Verma S, Vesala T, Wilson K, Wofsy S (2001). Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*, 107, 43–69.
- Feng S (冯松), Tang MC (汤懋苍), Wang DM (王冬梅) (1998). New evidence for the Qinghai-Tibetan Plateau as promoter region of climate change in our country. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), 43, 633–636. (in Chinese)
- Fu YL, Zheng ZM, Yu GR, Hu ZM, Sun XM, Shi PL, Wang YS, Zhao XQ (2009). Environmental influences on carbon dioxide fluxes over three grassland ecosystems in China. *Biogeosciences*, 6, 2879–2893.
- Gu S, Tang YH, Du MY, Kato T, Li YN, Cui XY, Zhao XQ (2003). Short-term variation of CO_2 flux in relation to environmental controls in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Geophysical Research*, 108, 4670–4679.
- Hao YB, Wang YF, Sun XM, Huang XZ, Cui XY, Niu HS, Zhang YH, Yu GR (2006). Seasonal variation in carbon exchange and its ecological analysis over *Leymus chinensis* steppe in Inner Mongolia. *Science in China Series D-Earth Sciences*, 49, 186–195.
- Kato T, Tang YH, Gu S, Cui XY, Hirota M, Du MY, Li YN, Zhao XQ, Oikawa T (2004). 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 YH, Gu S, Hirota M, Du MY, Li YN, Zhao XQ (2006). Temperature and biomass influences on interannual changes in CO_2 exchange in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 12, 1285–1298.
- Körner C (1999). *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin.
- Law BE, Falge E, Gu L, Baldocchi DD, Bakwin P, Berbigier P,

- Davis K, Dolman AJ, Falk M, Fuentes JD, Goldstein A, Granier A, Grelle A, Hollinger D, Janssens IA, Jarvis P, Jensen NO, Katul G, Mahli Y, Matteucci G, Meyers T, Monson R, Munger W, Oechel W, Olson R, Pilegaard K, Paw UKT, Thorgeirsson H, Valentini R, Verma S, Vesala T, Wilson K, Wofsy S (2002). Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113, 97–120.
- Li C (李春), He HL (何洪林), Liu M (刘敏), Su W (苏文), Fu YL (伏玉玲), Zhang LM (张雷明), Wen XF (温学发), Yu GR (于贵瑞) (2008). The design and application of CO₂ flux data processing system at ChinaFluX. *Geo-Information Science* (地球信息科学), 10, 557–565. (in Chinese with English abstract)
- Li YN, Sun XM, Zhao XQ, Zhao L, Xu SX, Gu S, Zhang FW, Yu GR (2006). Seasonal variations and mechanism for environmental control of *NEE* of CO₂ concerning the *Potentilla fruticosa* in alpine shrub meadow of Qinghai-Tibet Plateau. *Science in China Series D-Earth Sciences*, 49, 174–185.
- Li ZQ, Yu GR, Wen XF, Zhang LM, Ren CY, Fu YL (2005). Energy balance closure at ChinaFLUX sites. *Science in China Series D-Earth Sciences*, 48, 51–62.
- Mcfadden JP, Eugster W, Chapin FS (2003). A regional study of the controls on water vapor and CO₂ exchange in arctic tundra. *Ecology*, 84, 2762–2776.
- Ni J (2002). Carbon storage in grasslands of China. *Journal of Arid Environments*, 50, 205–218.
- Novick KA, Stoy PC, Katul GG, Ellsworth DS, Siqueira MBS, Juang J, Oren R (2004). Carbon dioxide and water vapor exchange in a warm temperate grassland. *Oecologia*, 138, 259–274.
- Raich JW, Schlesinger WH (1992). The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus B*, 44, 81–99.
- Qi YC (齐玉春), Dong YS (董云社), Geng YB (耿元波), Yang XH (杨小红), Geng HL (耿会立) (2003). The progress in the carbon cycle researches in grassland ecosystem in China. *Progress in Geography* (地理科学进展), 22, 342–352. (in Chinese with English abstract)
- Saito M, Kato T, Tang YH (2009). Temperature controls ecosystem CO₂ exchange of an alpine meadow on the north-eastern Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 15, 221–228.
- Shi PL, Sun XM, Xu LL, Zhang XZ, He YT, Zhang DQ, Yu GR (2006). Net ecosystem CO₂ exchange and controlling factors in a steppe—*Kobresia* meadow on the Tibetan Plateau. *Science in China Series D-Earth Sciences*, 49, 207–218.
- Shi SB (师生波), Han F (韩发), Li HY (李红彦) (2001). Mid-day depression of photosynthesis of *Gentiana straminea* and *Saussurea superba* in alpine *Kobresia humilis* meadow. *Acta Phytophysiological Sinica* (植物生理学报), 27, 123–128. (in Chinese with English abstract)
- Webb EK, Pearman GL, Leuning R (1980). Correction of flux measurements for density effects due to heat and water vapour transfer. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 106, 85–100.
- Wei YL (魏永林), Xu CP (许存平), Zhang SK (张胜魁), Song ML (宋明理) (2008). Effects of climatic changes on biomass and eco-environments of natural grassland in Haibei region of Qinghai Province. *Pratacultural Science* (草业科学), 25(3), 12–17. (in Chinese with English abstract)
- Wilson K, Goldstein A, Falge E, Aubinet M, Baldocchi D, Berbigier P, Bernhofer C, Ceulemans R, Dolman H, Field C, Grelle A, Ibrom A, Law BE, Kowalski A, Meyers T, Moncrieff J, Monson R, Oechel W, Tenhunen J, Valentini R, Verma S (2002). Energy balance closure at FLUXNET sites. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113, 223–243.
- Wohlfahrt G, Anderson-Dunn M, Bahn M, Balzarolo M, Berninger F, Campbell C, Carrara A, Cescatti A, Christensen T, Dore S, Eugster W, Friborg T, Furger M, Gianelle D, Gimeno C, Hargreaves K, Hari P, Haslwanter A, Johansson T, Marcolla B, Milford C, Nagy Z, Nemitz E, Rogiers N, Sanz M, Siegwolf R, Susiluoto S, Sutton M, Tuba Z, Ugolini F, Valentini R, Zorer R, Cernusca A (2008). Biotic, abiotic, and management controls on the net ecosystem CO₂ exchange of european mountain grassland ecosystems. *Ecosystems*, 11, 1338–1351.
- Wu LB (吴力博), Gu S (古松), Zhao L (赵亮), Xu SX (徐世晓), Zhou HK (周华坤), Feng C (冯超), Xu WX (徐维新), Li YN (李英年), Zhao XQ (赵新全), Tang YH (唐艳鸿) (2010). 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. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 770–780. (in Chinese with English abstract)
- Yu GR (于贵瑞), Sun XM (孙晓敏) (2006). *Principles of Flux Measurement in Terrestrial Ecosystems* (陆地生态系统通量观测的原理与方法). Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Zhang FW (张法伟), Li HQ (李红琴), Li YN (李英年), Li YK (李以康), Lin L (林丽) (2009). Periodic fluctuation

- features of air temperature, precipitation, and aboveground net primary production of alpine meadow ecosystem on Qinghai-Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 20, 525–530. (in Chinese with English abstract)
- Zhang FW, Li HQ, Li YN, Zhao L (2007). “Turning point air temperature” for alpine meadow ecosystem CO₂ exchange on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Pratacultural Science* (草业科学), 24(9), 20–28.
- Zhang LM, Yu GR, Sun XM, Wen XF, Ren CY, Fu YL, Li QK, Li ZQ, Liu YF, Guan DX, Yan JH (2006). Seasonal variations of ecosystem apparent quantum yield (a) and maximum photosynthesis rate (P_{max}) of different forest ecosystems in China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 137, 176–187.
- 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)
- 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 Qinghai-Tibetan plateau. *Global Change Biology*, 12, 1940–1953.
- Zhou XM (周兴民), Wang ZB (王质彬), Du Q (杜庆) (1987). *Qinghai Vegetation* (青海植被). Qinghai People Press, Xining. (in Chinese)
- Zhu BW (朱宝文), Song ML (宋明理), Xu CP (许存平), Jiang CY (姜朝阳), Ma ZT (马宗泰), Zhou HK (周华坤), Xu YX (徐有绪) (2007). Characteristics of changes of micro-meteorology in surface layer of grassland in regions around Qinghai Lake. *Chinese Journal of Agrometeorology* (中国农业气象), 28, 389–392. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 于贵瑞 责任编辑: 王 葳