

青藏高原草原化嵩草草甸生态系统 CO₂净交换及其影响因子*

石培礼^{①**} 孙晓敏^① 徐玲玲^{①②} 张宪洲^① 何永涛^① 张东秋^{①②} 于贵瑞^①

(① 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; ② 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要 了解生态系统CO₂净交换(NEE)的季节变化规律和主要生物因子及环境因子对这些过程的影响将有助于生态系统碳循环过程机理的理解以及大尺度过程的模拟. 本研究利用涡度相关技术对位于青藏高原腹地的、世界海拔最高的草地碳通量观测站的NEE及生物和环境因子进行近3年观测, 阐明NEE及其组分的动态变化特征和影响因子. 草原化嵩草草甸生态系统碳吸收的最大值出现在8月, 最大碳排放出现在11月, 在生长季初的6月, 受降水和植物返青快慢的影响, 会出现生态系统碳吸收或排放的年际差异, 7~9月表现为碳吸收, 其余月份均为碳排放. 在生长季, 白天的NEE主要受光合有效辐射变化的控制, 同时又与叶面积指数交互作用, 共同调节光合速率和光合效率的强度. 生态系统呼吸主要受温度的控制, 同时也受到土壤含水量的显著影响, 呼吸商(Q_{10})与温度呈负相关, 而与土壤含水量呈正相关关系. 生长季昼夜温差大并不利于生态系统的碳获取. 10℃时标准呼吸速率(R_{10})与土壤水分、温度、叶面积指数和地上生物量呈正相关关系. 降水格局影响了土壤水分动态, 土壤含水量会显著影响生态系统呼吸的季节变化. 生长季初和末期的脉冲性降水会导致生态系统呼吸的迅速上升, 从而导致生态系统碳的流失. 青藏高原草原化嵩草草甸生长季短, 温度低, 致使生态系统的叶面积指数偏低, 生态系统碳吸收较少, 降水格局引起的土壤湿度动态和脉冲性降水将对生态系统呼吸产生了重要影响, 从而会影响到生态系统的碳收支水平.

关键词 ChinaFLUX 青藏高原 高寒草甸 净生态系统CO₂交换 生态系统呼吸 光合有效辐射 土壤含水量 温度响应 LAI 涡度相关

在全球陆地生态系统中, 草地大约占陆地面积 的 30%, 贮存着全球 1/4 的有机碳^[1]. 草地生态系统,

收稿日期: 2005-10-27; 接受日期: 2006-04-14

* 国家重点基础研究发展规划项目(编号: G2002CB412501)、国家自然科学基金项目(批准号: 30470280)和中国科学院知识创新工程重大项目(编号: KZX1-SW-01-01A)共同资助

** E-mail: shipl@igsnr.ac.cn

特别是在高海拔和高纬度地区, 气温低、植被层具有高的根/茎比, 凋落物和地下死根由于温度低而不易分解, 生态系统同化的有机碳可以较长时间地储存于地下根系和土壤中. 因此, 高纬度或高海拔的天然草地生态系统可能是全球重要的碳汇^[2]. 草地生态系统 CO₂ 净交换 (NEE) 受到光合作用形成的碳吸收和呼吸作用导致的碳排放两个过程的共同调节, 这两个过程是受诸多生物因子和环境因子控制的^[3]. 采用涡度相关技术通过观测生态系统 NEE 及其生物和非生物因子的季节变化和年际变化, 分析生态系统碳循环的过程及其控制因子不仅对了解生态系统碳收支动态具有重要意义, 而且对理解环境因子和植被结构动态对碳循环过程的影响及大尺度的模拟建模也具有重要的科学价值.

现有的草地生态系统碳通量研究表明, 生态系统的光合和呼吸过程非常复杂, 受到多种生物和非生物因子的影响. 其中, 光合有效辐射 (PAR)、温度、降水的季节分配、土壤湿度动态和叶面积指数 (LAI) 是最为重要的影响因子, 而且这些因子间的交互作用会对生态系统碳循环的生理生态过程产生影响^[3]. 光合作用主要受入射 PAR 的影响^[4,5]. 呼吸过程受影响的因素较多, 温度是最为主要的限制因子^[4,6], 生态系统呼吸 (包括土壤呼吸) 一般与温度呈指数函数关系^[7,8]. 但是, 有许多研究表明, 温度升高会降低土壤呼吸, 即在高温下呼吸的敏感性降低^[4,7,9], 随温度升高, 生态系统呼吸商 (Q_{10}) 下降. 土壤湿度对生态系统呼吸具有重要的调节作用, Q_{10} 与土壤有效水分含量呈正相关关系^[3,4], 在水分亏缺时, Q_{10} 降低^[3]. 此外, 生态系统呼吸与生产力和 LAI 紧密相关^[3,4,10,11], 这表明生物因子和植物生长节律对呼吸也有重要影响. 相比之下, 干冷的年份有利于 NEE 的积累和形成碳汇^[12,13]. 目前关于草地生态系统碳收支的研究主要集中在海拔 1500 m 以下的区域, 尽管高海拔生态系统可能具有碳汇功能, 并且对未来气候变化可能具有敏感的反应, 但对高海拔的草地生态系统研究还极其少见^[2].

青藏高原草地面积约 1.2×10^6 km², 占高原陆地面积 48% 以上^[14,15]. 青藏高原拥有世界海拔最高的草地生态系统, 分布在海拔 4000 m 以上. 高原气候具有

辐射强、年均温低、昼夜温差大、雨热同期、降雨主要集中在短暂的生长季、降雨变幅大、土壤湿度受降雨时间格局的影响等显著特征^[16], 这些独特的环境因子的组合为研究生态系统碳通量的碳吸收和呼吸过程提供了良好的实验条件. 本研究的目的是运用涡度相关技术定量分析青藏高原腹地当雄县草原化高寒嵩草草甸 NEE 的变化规律. 主要阐述: (i) PAR 在不同物候期对 NEE 的影响; (ii) 温度对生态系统呼吸 (R_{eco}) 的影响; (iii) 生长季昼夜温差是否有利于生态系统的碳获取 (carbon gain); (iv) 土壤湿度对土壤呼吸的影响, 降水时间格局是怎样通过改变土壤水分的变化而对 R_{eco} 产生影响的?

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

研究区位于西藏自治区拉萨市北当雄县草原站内 (91°05' E, 30°25' N, 海拔 4333 m), 目前是全球海拔最高的草地碳通量观测站点. 站区地势平坦, 方圆 1 km 以内坡度小于 2%. 该区气候属于高原性季风气候, 多年平均气温 1.3°C, 最冷月 (1 月) 均温 -10.4°C, 最热月 (7 月) 均温 10.7°C, 气温年较差 21.0°C, 地面多年平均温度 6.5°C, 冰冻期 3 个月 (11 月至翌年 1 月), 生长季 5 月~9 月. 多年年均降水量 476.8 mm, 其中 80% 以上集中在 6~8 月. 年蒸发量 1725.7 mm, 年平均湿润系数 0.28, 介于半湿润半干旱气候之间. 年日照总时数 2880.9 h, 年太阳总辐射 7527.6 MJ·m⁻², 光合有效辐射 3213.3 MJ·m⁻²^[5]. 土壤属于高寒草甸土, 结构偏沙, 土壤厚度 0.3~0.5m 之间, 土壤砾石含量达 30%, 有机质 0.9%~2.9%. 植被为草原化高寒嵩草草甸, 优势种主要有丝颖针茅 (*Stipa capillacea* Keng), 窄叶苔草 (*Carex montis-everestii* Kuk) 和小嵩草 (*Kobresia pygmaea*)^[17], 植被盖度 0.5~0.8 左右, 生长季最大 LAI 为 1.88.

1.2 涡度相关和微气象观测

涡度相关开路系统被用于测定 NEE 和水、热通量, 仪器高度为 2.1 m. 开路系统包括 CSAT3 的三维超声风速仪 (Campbell Scientific Inc.) 和 LI-7500 开路红外气体分析仪 (Li-Cor. Inc.), 数据采集频率为 10

Hz, 每 30 min 计算一次平均值, 储存于采集器 CR5000 中. 常规微气象系统用于测定气温、相对湿度、降雨量、光合有效辐射、净辐射、分层土壤温度和土壤湿度、土壤热通量等, 数据由 CR23XTD 采集. 数据获取时间段为 2003 年 7 月至 2005 年 12 月.

图 1 列出了 PAR, 气温(T_a)、日最高气温(T_{max})和最低气温(T_{min})、5 cm 地温(T_s)、日降水量(PPT)和 5 cm 土壤含水量(S_w)的动态变化曲线. 观测近 4 年来, PAR 最大值为 $66.44 \text{ mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$, 出现在 2005 年 6 月 25

日. PAR 最大值一般都出现在 6 月下旬, 随后随降雨量的增加或太阳高度角的降低而逐渐下降, 在 12 月底或者 1 月初下降到最低值(图 1(a)). 青藏高原的 PAR 是比较高的, 与高原东部的高寒草甸区相似^[21], 高于全球其它地方的草地生态系统. T_a 和 T_s 的平均值变幅分别为 $-17.1 \sim 14.8^\circ\text{C}$ 和 $-10.0 \sim 19.1^\circ\text{C}$, 最高和最低值分别出现在 8 月初和 1 月下旬(图 1(b)和 1(d)). T_{max} 只有 22.8°C , 出现在 8 月初, T_{min} 可达到 -27°C , 表明研究区温度较低(图 1(c)). 日较差最大值出现在 1

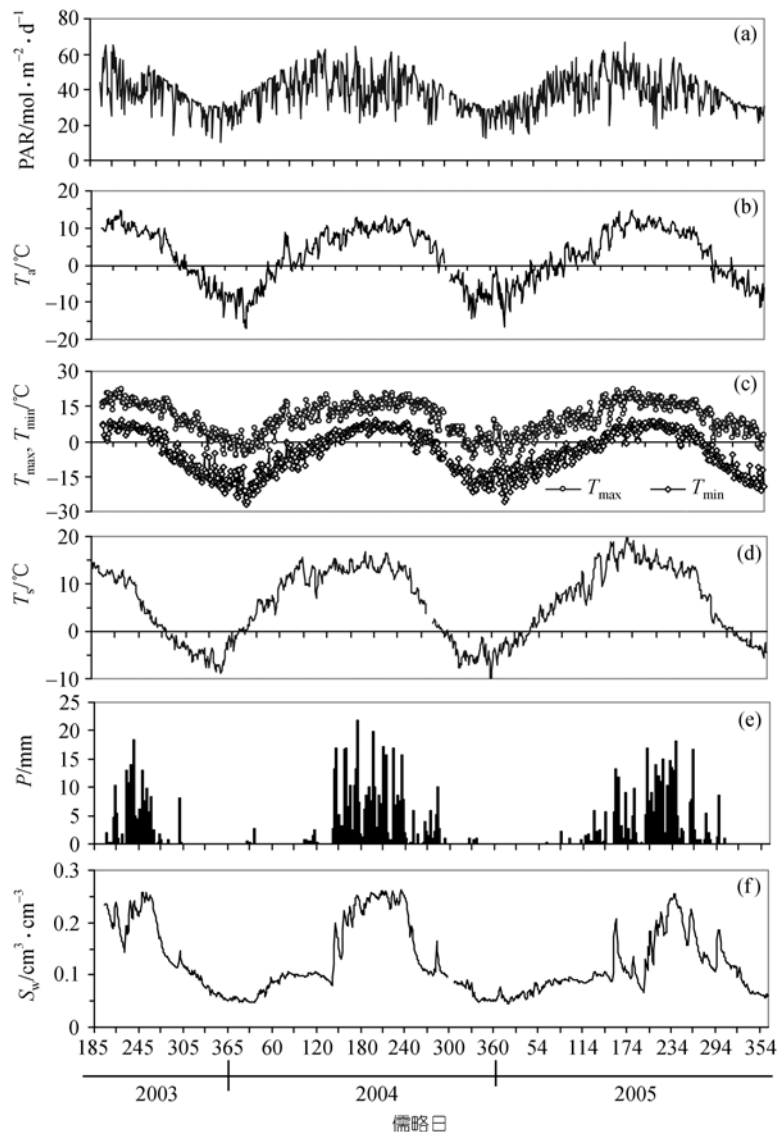


图 1 西藏当雄草原站日平均气候因子状况

(a) 光合有效辐射 PAR; (b) 气温; (c) 日最高气温和日最低气温; (d) 5 cm 土壤温度; (e) 日降雨量; (f) 5 cm 土壤湿度

月, 可以达到 20℃ 以上, 而日较差的低谷则出现在生长季初期的 6 月或者 7 月初, 一般在 10℃ 左右. 即使是夏季, 日较差 >10℃ 的天气也是非常普遍. 研究区雨热同季, 降水集中在 6~8 月, 2004 年和 2005 年夏季 6~8 月的降水量分别占年降水量 550.4 mm 和 489.9 mm 的 78% 和 79%. 在 9 月以后至 10 月初有零星降雨, 有时 PPT 可以达到 10 mm·d⁻¹ 左右(图 1(e)). 一般 S_w 在 6 月中旬至 8 月底的生长季(雨季)基本上可以达到 0.2 左右, 8 月下旬以后随着降水量减少, 由于植被盖度低, 强辐射导致的剧烈蒸散导致了 S_w 的迅速降低, 非生长季 S_w 均在 0.1 以下, 到 1 月下降到 0.05 左右. 相比之下, 2004 年降水较多, 而且集中, 6~8 月 S_w 一般达到 0.2 以上, 持续时间较长; 但在 2005 年的 6 月中旬至 7 月中旬期间降水少且间断, S_w 偏低, 形成了近一个月的 S_w 低值期. 此外, 2005 年的 1~5 月 S_w 一直较低, 低于 2004 年的同期水平(图 1(f)). 由于降雨量格局导致的 S_w 变化将对生态系统生物生产力和 R_{eco} 产生重要影响, 这将在随后进行讨论.

1.3 生物量和叶面积指数测定

地上植物生物量(B_a)和 LAI 采用收获法测定^[18], 在 2004 年和 2005 年生长季平均每半月测定一次, 样方面积为 50 cm×50 cm, 5 次随机重复. 叶面积用 AM200-001 (ACD BioScientific Ltd. UK) 测定, 植物样品在 80℃ 烘 24 h, 烘干后称重. 利用样方测定干重的平均值换算 B_a 和 LAI.

生长季生物量和 LAI 随时间变化呈 S 型曲线, 与降水节律同步. 2004 年降水量高于 2005 年, 土壤水分状况较好, 生态系统 B_a 和 LAI 都较 2005 年高(图 2). B_a 和 LAI 一般在 5 月中下旬开始增长, 7~8 月增长最快, 在 8 月下旬或 9 月初达到最大值, 9 月中下旬生长结束时由于草丛枯萎而出现急剧下降. B_a 和 LAI 最大值在 2004 年分别为 150.9 g·m⁻² (出现在 9 月 7 日, DOY231) 和 1.86 (出现在 8 月 18 日, DOY251), 在 2005 年分别为 106.2 g·m⁻² 和 1.01 (出现在 9 月 19 日, DOY262). 2005 年的 B_a 和 LAI 出现最大值的时间有所推迟.

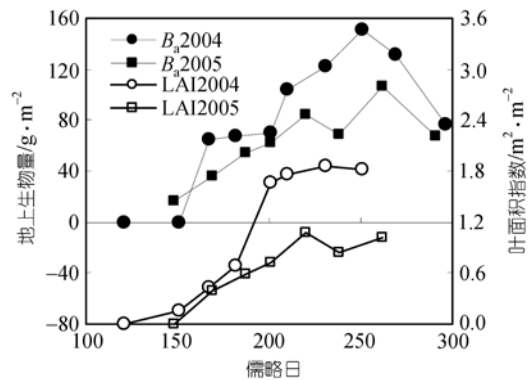


图 2 草原化高寒嵩草草甸 2004 年和 2005 年地上生物量和叶面积指数动态

1.4 碳通量数据处理方法

NEE 原始数据在进行分析之前, 先进行预处理, 主要包括野点去除($\pm 3\sigma$)、坐标旋转(三维风旋转)和 Webb-Pearman-Leuning 校正等^[19]. 在数据选取时候, 去掉了降雨过程中的凝水有关的数据^[20], 并剔除了夜间摩擦风速($u^* < 0.15$)和夜间($PAR < 1 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)的数据. 对于数据中缺失部分一般是通过建立起的碳通量值与环境因子之间的非线性经验关系式进行插补^[5,20].

非生长季(11 月至翌年 4 月)全日和生长季(5~10 月)夜间($PAR < 1 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)的通量(F_c)与 5cm 地温(T_s)的具有指数关系^[21]:

$$F_c = R_{10} Q_{10}^{((T_s - T_{ref})/10)}, \quad (1)$$

式中, 夜间数据选择 $u^* > 0.15 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 的 F_c , T_{ref} 为参照温度(10℃); R_{10} 为标准化呼吸系数($\text{mg CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 即为参照温度 10℃ 时的呼吸速率; Q_{10} 为呼吸商, 也称温度敏感系数, 即温度每上升 10℃ 时呼吸速率增加的倍数^[3,6]. 利用(1)式可以并插补夜间缺失的 NEE 以及白天的 R_{eco} .

利用白天 NEE 值与 PAR 之间的直角双曲线关系^[21]来插补白天的缺失值或异常值:

$$F_c = \frac{F_{max} \cdot \alpha \cdot PAR}{\alpha \cdot PAR + F_{max}} + R_{eco}, \quad (2)$$

式中, F_{max} ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) 为生态系统表观最大光合速率, α 为表观初始光能利用效率, R_{eco} 为白天的生态系统呼吸.

2 结果

2.1 NEE 的日变化和季节变化

NEE的日变化呈现单峰曲线(图 3),一般在当地时间的 6:00 前后,NEE变为负值(碳吸收),随着PAR的上升而增大,到中午 10:00~12:00 出现碳吸收的最大值,随后开始下降,到 18:00 左右NEE开始变为正值,由碳吸收转变为碳排放.以 2004 年为例,生长季的 8 月 NEE 最大碳吸收值达到 $-8.3 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,最大值出现在当地时间的 11:00,最大碳排放值在 20:00 出现,达到 $2.4 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.生长季 NEE 所示的碳吸收和碳排放分别是 8 月 > 7 月 > 6 月 > 9 月 > 10 月 > 5 月(图 3(a)).在非生长季节,NEE基本上表现为碳排放,1~4 月排放量很低,基本呈一条直线,而 11 和 12 月排放有明显的峰值,11 月排放峰值可以达到 $1.1 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,到 12 月中旬,排放峰值就只有 $0.7 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 了(图 3(b)).当雄草原化嵩草草甸 NEE 的日变化和季节变化规律与青藏高原东部的高寒嵩草草甸相似 [2,22,23].

图 4 为当雄草原化嵩草草甸 2004 年和 2005 年两个整年逐日的 NEE 动态和月总量的变化情况.从逐日 NEE 来看,从 1 月至 5 月均表现为碳排放,从 6 月开始整个生态系统转变为碳吸收,一直持续到 9 月底或 10 月初,10 月初以后开始又转变为碳排放(图 4(a), 4(c)).从月总量来看,2004~2005 年两年的 7~9 月都表现为净吸收,而生长季初的 6 月表现为碳吸收还是排放要看降水量和降水的季节分配,其它月份均表现为碳排放.2005 年降水较少且来得迟,6 月表现为碳

排放.就整年而言,碳排放量的高峰月份出现在 5 月和 11 月,碳吸收的最大月出现在 7 月或 8 月,生态系统表现为碳吸收或排放与年降水量和降水分配有较大关系.2005 年降水量少,降水延迟致使当年生长季碳吸收较 2004 年低,而且高峰期延迟到 8 月(图 4(b), 4(d)).2004 年和 2005 年 NEE 总量分别为 $-34.9 \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2}$ 和 $54.4 \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2}$,2004 年表现为弱小的碳汇,而 2005 年则表现为小碳源.

2.2 白天 NEE 与 PAR 和 LAI 的关系

NEE 与草地植物生长发育期紧密相关,白天的 NEE 与 PAR 之间很好地符合直角双曲线关系.以 2004 年为例,将优势植物的生长季划分为 4 个物候期,利用直角双曲线方程拟合了白天 NEE 与 PAR 之间的关系,拟合的各种参数见表 1. PAR 的变化能够解释白天 NEE 变化 70% 以上的变异性,这说明 PAR 是白天光合作用的主要限制因子.从表 1 还可以看出,在植物发育的不同物候期,由于 LAI 的不同,生态系统的 α 和 F_{max} 有显著的差异.从分蘖期、拔节期到抽穗初期, LAI 由 0.7, 1.6 增加到 1.9, α 由 0.012, 0.015 增加到 0.016, F_{max} 由 -4.6 , -6.4 上升到 $-8.7 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,生态系统暗呼吸也相应地呈现增加的趋势.到了成熟期,由于温度降低,绿叶枯死, LAI 出现显著降低,生态系统光合显著下降, α 和 F_{max} 分别降至 0.013 和 $-4.9 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.由此可见, PAR 虽然是生态系统光合作用的限制因子,但植物的生长发育期还会通过 LAI 对生态系统光合效率和速率进行调节. R_{eco} 与 LAI 和 F_{max} 也呈现相似的变化规律,与后二者呈正相关关系,这说明 R_{eco} 可能与光合速率呈正相关

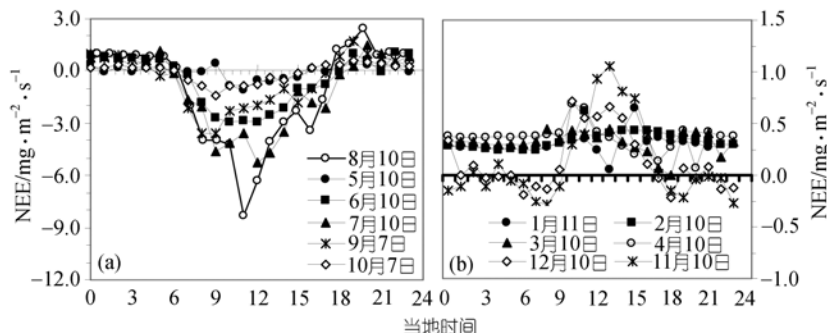


图 3 2004 年生长季和非生长季各月中旬逐时平均 CO_2 交换通量

(a) 生长季; (b) 非生长季

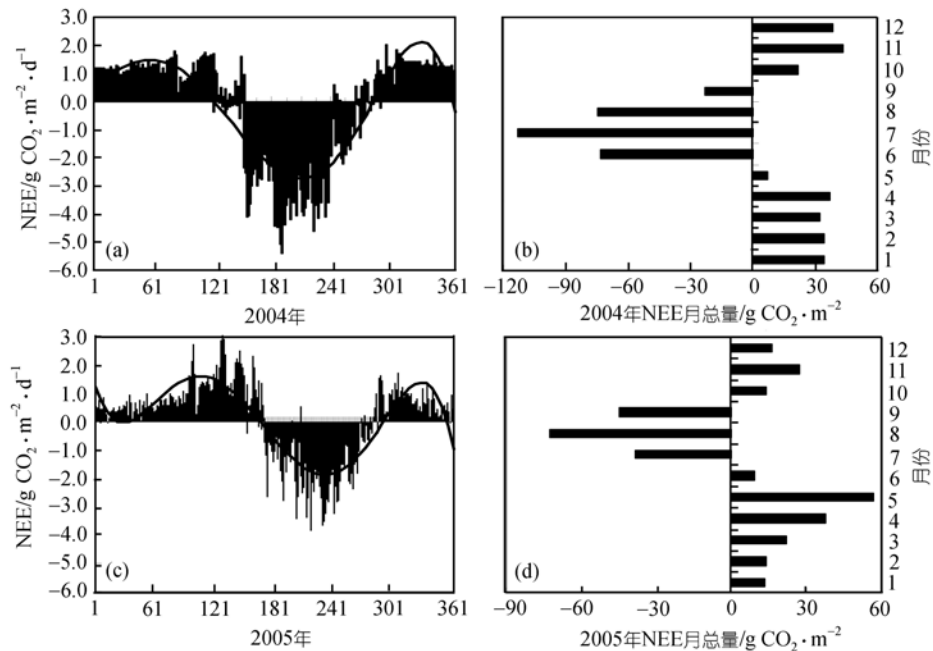


图4 2004年和2005年NEE的季节变化

(a) 2004年逐日NEE变化; (b) 2004年NEE月总量的季节变化; (c) 2005年逐日NEE变化; (d) 2005年NEE月总量的季节变化

表1 2004年生长季的NEE光响应曲线参数

月份	物候期	时间段	LAI/m ² · m ⁻²	α	$F_{\max}/\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	$R_{\text{eco}}/\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$	r^2
6	分蘖	DOY177~187	0.7	-0.0119	-4.635	0.914	0.71
7	拔节	DOY197~204	1.6	-0.0147	-6.389	1.017	0.79
8	抽穗	DOY228~234	1.9	-0.0159	-8.675	1.235	0.85
9	成熟	DOY264~274	0.6	-0.0133	-4.918	0.732	0.74

关系.

2.3 夜间 R_{eco} 与 T_s 和 S_w 的关系

利用夜间 $u^* > 0.15 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 的NEE建立夜间 R_{eco} 与 T_s 的关系. 考虑到不同物候期和 S_w 不同对 R_{eco} 的影响^[4], 即在不太长的一定时间范围内, 在 S_w 基本一致的情况下建立 R_{eco} 与 T_s 的关系, 尽量避免LAI和 S_w 发生较大的波动对 R_{eco} 产生影响. 通过式(1)获取 R_{10} 和 Q_{10} .

表2列出了2003~2004年生长季生态系统呼吸的 R_{10} 和 Q_{10} 随 T_s 和 S_w 的变化, 在2004年还同步测定了地上生物量和LAI. 在生长季, R_{10} 与土壤温度($r^2 = 0.34$, $p = 0.007$)、土壤湿度($r^2 = 0.42$, $p = 0.002$)、LAI ($r^2 = 0.77$, $p = 0.004$)和地上生物量($r^2 = 0.55$, $p = 0.04$)均呈现显著正相关关系. 即在生长季, 随着时间进程 R_{10} 增加, 到8月中旬达到最高值, 8月下旬则随 T_s 降低而

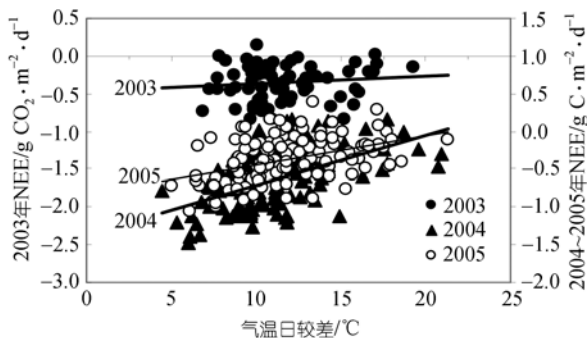
降低. Q_{10} 随 T_s 升高而降低($r^2 = 0.01$, $p = 0.71$, 相关不显著), 但与 S_w 有显著的正相关关系($r^2 = 0.28$, $p = 0.02$). 2003年和2004年 Q_{10} 平均值分别为 3.2 ± 0.6 和 3.4 ± 0.8 , 两年平均 3.3 ± 0.7 .

2.4 昼夜温差对NEE的影响

昼夜温差($T_{\max} - T_{\min}$)是影响NEE的重要因子, 图5是3个生长季(2003年7~9月、2004年6~9月、2005年6~9月)昼夜温差对NEE形成的影响. 可见, 在生长季, 随着昼夜温差增大, NEE减少, 即昼夜温差大并不利于生态系统碳吸收和累积, 这种现象除2003年不显著外($r^2 = 0.02$, $p > 0.35$), 2004年($r^2 = 0.29$, $p < 0.001$)和2005年($r^2 = 0.17$, $p < 0.001$)均表现非常显著. 这一结果与位于青藏高原东北部的海北高寒草甸

表 2 2003~2004 年生长季生态系统呼吸的 R_{10} 和 Q_{10} 与生物和非生物因子的关系

年份	时间段	LAI/m ² ·m ⁻²	B _a /g·m ⁻²	T _s /°C	S _w /cm ³ ·cm ⁻³	R ₁₀ /mg·m ⁻² ·s ⁻¹	Q ₁₀	r ²
2003	7月19~31日	—	—	13.5	0.20	0.046	3.02	0.34
	8月1~4日	—	—	12.1	0.23	0.034	3.85	0.63
	8月5~16日	—	—	14.0	0.17	0.033	2.52	0.66
	8月16~20日	—	—	12.2	0.19	0.041	2.61	0.37
	8月21~23日	—	—	11.1	0.24	0.032	3.46	0.82
	8月23~25日	—	—	11.9	0.21	0.034	2.96	0.49
	8月26~30日	—	—	12.3	0.23	0.035	3.72	0.69
	8月30~31日	—	—	12.2	0.21	0.037	3.04	0.84
	9月1~4日	—	—	11.2	0.22	0.043	2.48	0.35
2004	9月5~21日	—	—	13.5	0.25	0.037	4.32	0.41
	5月1~20日	0	0	11.6	0.09	0.008	2.82	0.28
	5月21~31日	0.15	0	9.2	0.15	0.015	3.08	0.41
	6月1~10日	0.44	65.3	10.8	0.13	0.012	3.49	0.35
	6月11~30日	0.69	70.6	11.2	0.21	0.021	4.92	0.69
	7月1~5日	1.66	80.2	12.5	0.23	0.022	3.04	0.31
	7月6~31日	1.77	104.1	11.9	0.25	0.035	3.69	0.34
	8月1~28日	1.86	121.6	12.1	0.25	0.038	4.81	0.25
	8月29~31日	—	—	13.3	0.22	0.045	3.06	0.38
	8月1~12日	1.82	150.9	12.7	0.17	0.041	2.55	0.36
	8月13~30日	0.652	131.5	11.9	0.11	0.021	2.28	0.27

图 5 2003~2005 年生长季昼夜温差对生态系统 CO₂ 净交换日总量的影响

观测结果恰好相反,海北站的观测结果表明,昼夜温差越大,越有利于形成生态系统碳汇^[22,23]。

2.5 生长季初、末期脉冲性降水对生态系统呼吸的影响

在生长季末期,即每年的 10~11 月初,经过较长的无雨时间段后,常有 1~10 mm 的降雨,这种脉冲性降水能够在一定程度上显著增加土壤湿度,并使 R_{eco} 急剧增加。图 6 是 2003 年和 2004 年 10 月脉冲性降

水对 R_{eco} 影响的两个观测实例。在 2003 年 10 月 10 日降水 17d 后的 10 月 27 日出现一次 8.1 mm 的较大日降水,土壤湿度由 0.10 迅速上升到 0.15(图 6(c))。在降雨前后由于 S_w 的改变,使得生态系统呼吸商 Q_{10} 发生改变,降雨及随后的两天 Q_{10} 由降雨前的 2.1 上升到 7.1,随后逐渐下降到 3.8(图 6(a))。 R_{eco} 也由降雨前一天的 0.36 mg CO₂·m⁻²·d⁻¹上升到降雨当天的 0.80 mg CO₂·m⁻²·d⁻¹,在降雨后的第二天则达到最大值 0.89 mg CO₂·m⁻²·d⁻¹(图 6(e))。2004 年 10 月降水较 2003 年多,在 10 月 9 日出现一次 10.0 mm 的降水之前有过数日<5 mm 的降水, S_w 由这次强降水前的 0.12 上升到降水第二天的 0.16(图 6(d)),与 2003 年 10 月相比,由于这次强降水前有降水的历程, R_{eco} 上升的相对较缓慢,但绝对量较大,由 1.27 上升到 1.51 mg CO₂·m⁻²·d⁻¹,在两天后上升到最大值 1.74 mg CO₂·m⁻²·d⁻¹,但随后随着土壤湿度的迅速下降而急速下降(图 6(f))。 Q_{10} 则变动得比较平缓,由强降雨前的 2.0 上升到强降雨过程中的 2.8,随后下降到 1.6(图 6(b))。在 2005 年 5~6 月中旬和 10 月中旬以后的脉冲性降水后也出现了 S_w 和 R_{eco} 显著增加的多次案例,

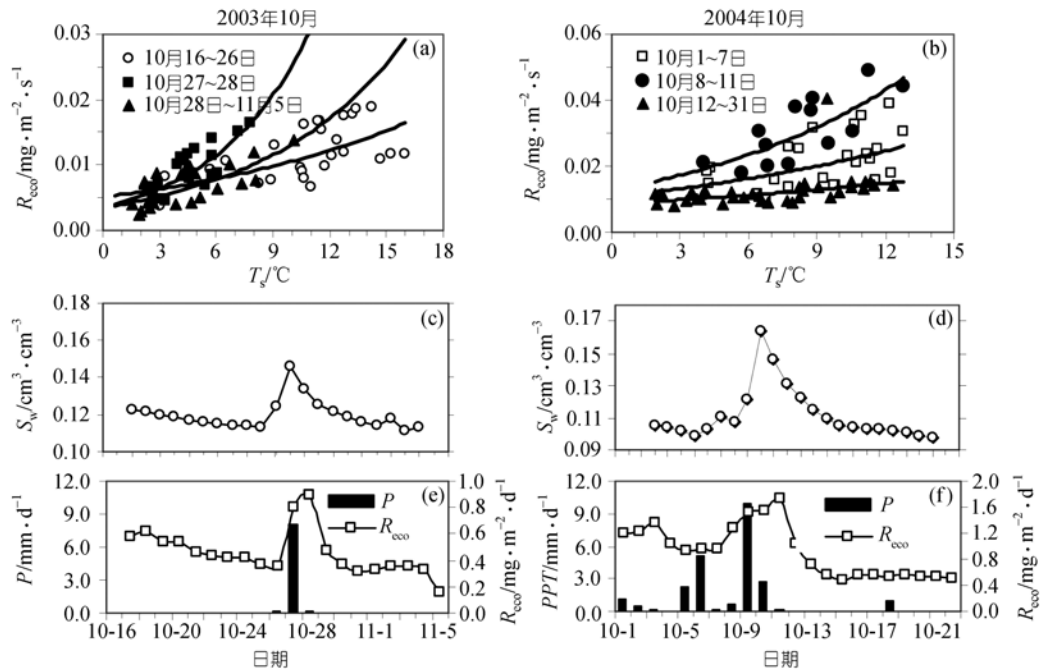


图 6 2003 年和 2004 年生长季末期(10 月)脉冲性降水对土壤含水量和生态系统呼吸的影响
(a)和(b)生态系统呼吸; (c)和(d) 5cm 土壤含水量; (e)和(f)日降雨量和生态系统呼吸动态

这充分说明了不论生长季末期还是生长季初期脉冲性降水将增加 R_{eco} , 会很大程度地影响到生态系统的碳平衡.

3 讨论

西藏高原当雄草原化嵩草草甸生态系统CO₂日吸收最大速率 $-8.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, R_{eco} 最大值 $2.4 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 与世界上其它的草地生态系统相比, 明显偏小. 例如, 在北美大草原生长季生态系统最大CO₂吸收速率普遍较高, 都在 $20 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 以上. 如最高可以分别达到 -23 ^[24], $-27 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[25], $-30 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[26], $-34 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[27], 不过这些温带草原植被的LAI都很高, 可达 $4 \sim 5 \text{m}^2 \cdot \text{m}^{-2}$, 且含有C₄植物成分. 当雄草原化草甸与加利福尼亚的贫养草原的 $-8.0 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[28]和青藏高原东北部的高寒草甸 $-10.8 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[2]相近. 高于新西兰的丛生草地 $-5 \mu\text{mol} \cdot \text{CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ^[29]. CO₂最大吸收和排放出现的时间是在地上生物量和LAI达到最大的季节, 即 8 月中旬达到最大. 随后, 随着PAR和 S_w 的降低, 以及地上生物

量和LAI降低, 生态系统CO₂的日吸收量和 R_{eco} 也随之降低. 这表明生态系统光合能力与PAR和LAI呈现显著的正相关, 这在美国的温带草地^[3]和地中海气候下的一年生草地^[4]也有同样的规律. 生态系统的光合能力受PAR的控制, 普遍呈非线性的直角双曲线关系, 但光合潜力的大小, 即生态系统的 F_{max} 和 α 是受到LAI所调节的, LAI的大小决定了光合潜力的大小(表 1). LAI高的生态系统, 如前面提到的北美大草原温带草地生态系统的LAI很大, 其日CO₂吸收速率就高. 青藏高原东部的高寒草甸LAI和光合速率也高于本研究结果^[2]. 可见, 生态系统的日最大光合速率的季节变化是受到PAR和LAI的综合控制, 并在生长季呈现显著的季节变化.

R_{eco} 受多种环境因子和生物因子的影响, 温度和土壤湿度被认为是控制 R_{eco} 的主要因子^[29]. R_{eco} 和土壤呼吸通常随温度升高呈指数曲线关系^[7,8,30], 但是, 从整个生长季或者较长时间段的 R_{eco} 与 T_s 的分布图可以看出: 数据点通常随温度升高而呈现更为分散现象^[4]. 因此, 对 R_{eco} 数据通常与温度关系的模拟要分土壤水分状况而对不同水分含量段进行分段分析, 通常由

于降水而改变土壤湿度会影响到 R_{eco} 的季节性变化格局^[3,4]. 此外, R_{eco} 还与 B_a 和LAI呈正相关关系, 表现在 R_{10} 与上述两个生物因子呈正相关关系(表 2), 这表明生态系统的光合生产力越高, R_{eco} 就越高. 相比之下, 光合生产力常常会削弱温度对 R_{eco} 的影响^[11]. 可见, R_{eco} 虽然受主要受温度的控制, 但在生长季的不同物候期, 土壤湿度和LAI的变化对 R_{eco} 有很强的调节作用, 从而形成了 R_{eco} 的季节变化格局.

本研究的 2003 年和 2004 年生长季 R_{eco} 的 Q_{10} 在分别为 3.2 和 3.4, 两年平均为 3.3. 接近生态系统 Q_{10} 的平均幅度范围 1.3~3.3 的上限^[30,31], 比全球现有的低海拔草地生态系统的 Q_{10} 高. 本研究的 Q_{10} 值与青藏高原东部高寒草甸的平均 Q_{10} 平均值 3.7 接近, 高于加拿大北方温带草原的 1.83, 低于加利福尼亚serpentine草原的 4.6^[28]. 已有研究表明, R_{eco} 的 Q_{10} 值随温度升高而降低^[4,9], 随土壤湿度升高而升高^[3]. 青藏高原较高的 Q_{10} 值可能是由高原上的低温引起的, 在温度比较低的环境中, R_{eco} 对温度上升的反应更敏感, 致使 Q_{10} 值增大. 2004 年较高的 Q_{10} 值可能是生长季降水量较高所导致的土壤湿度增大而引起的. 本研究得出的 R_{10} 与 S_w , T_s , B_a 和LAI呈正相关关系, 表明温度和湿度升高不仅促进生态系统呼吸 R_{eco} , 而且光合生产力的提高也要促进呼吸作用的加强, 这说明生产力和LAI是生态系统自养呼吸很好的代表参量. Q_{10} , R_{10} 与环境因子和生物因子综合分析表明, R_{eco} 出现在植物生理活动的高峰期, 且由于青藏高原的水热同步, Q_{10} , R_{10} 最大值也出现在温度最高和土壤水分含量最高的 8 月.

昼夜温差通常被认为是影响植物生长和有机物积累的重要因素, 不少研究表明, 生长季昼夜温差大有利于植物光合和光合产物的积累^[15], 也有助于生态系统形成碳汇^[22]. 但在本研究中却发现昼夜温差大并不有利于生态系统的碳获取(carbon gain). 这主要是因为: (i) 生态系统呼吸与温度呈现指数关系, 生长季的 T_{max} 和 T_{min} (一般均在 5°C 以上)都在 R_{eco} 的适宜温度范围内, 较高的日较差意味着更高的呼吸日总量; (ii) 生长季从 8 月旺盛生长期以后, 尽管昼夜温差在增大, 由于LAI降低, 生态系统的 F_{max} 已经下降, 但夜晚呼吸速率(参见 R_{10})并未显著降低(表 2),

致使碳获取随温差增大而降低情形的发生; (iii) 昼夜温差还会受到降雨的影响, 在 6~8 月降雨集中的季节, 青藏高原通常多夜雨, 夜间温度固然较低, R_{eco} 较小, 但白天降雨减少, 由于辐射增温使温度上升较快, R_{eco} 会剧烈增大, 导致了昼夜温差增大, R_{eco} 日总量增强的结果; 此外, (iv) 生长季节由于降水集中, 雨热同季, 土壤水分通常处于较高状态, 常达到 0.15 以上, R_{eco} 由于土壤湿度增加而增强. 因此, 出现了昼夜温差大而 R_{eco} 较大, 而生态系统碳获取少的情景.

本研究得出的 R_{eco} 与土壤湿度呈正相关, 生长季末脉冲性降水会显著促进生态系统呼吸的结果与在地中海气候条件下的加利福尼亚一年生草地^[4]和有季节性干旱的新西兰丛生草地^[29]的结果相似. 在生长季初和生长季末较长时间不降水后, 由于青藏高原上的辐射升温产生的蒸散而使土壤湿度迅速降低到 0.10 以下, 干旱限制了植物生长的自养呼吸和土壤的异养呼吸. 脉冲性降水发生后, 土壤湿度增加, 植物和土壤微生物活动加强, R_{eco} 会迅速升高. 因此, 脉冲性降水可能会促进生态系统的碳排放, 降低生态系统的碳吸收. 在青藏高原半干旱或干旱的高寒草地生态系统中, 干冷的气候有可能降低生态系统呼吸, 从而使得干冷的年份有利于生态系统的碳固定.

4 结论

青藏高原当雄的草原化嵩草草甸地处高原高寒草甸和高寒草原地过渡带, 气候属于半干旱性大陆季风气候, 雨热同季. 但是由于温度低, 降水集中在 6~8 月, 生长季短, 再加上季节性干旱, 植物群落低矮, LAI 较低. 尽管高原辐射强烈, 但由于 LAI 的综合调节作用, 生态系统植物的光合能力和光合效率都较低, 致使生态系统的碳吸收能力低于大多数世界草地生态系统. 生长季内昼夜温差大并不利于生态系统的碳获取和碳汇的形成. 降水的季节分配格局对土壤的湿度和生产力的形成具有重要的限制作用, 土壤湿度的变化格局控制着生态系统呼吸变化的强度和总量. 在生长季初期和末期的脉冲性降水会促进生态系统的碳排放, 消耗了生态系统的碳吸收, 很大程度上成为生态系统碳收支的决定因素. 生

态系统的源汇功能很大程度受到年降水量、强度和季节分配的影响。

致谢 西藏自治区当雄县草原站给本项目实施提供了观测场用地和相关人员的支持, 郭万军、索朗次仁、黄庆义和杨军平等先生在数据采集方面给予了大力帮助, 在此谨表谢忱。

参 考 文 献

- Adams J M, Faure H, Faure-Denard L, et al. Increases in terrestrial carbon storage from the Last Glacial Maximum to the present. *Nature*, 1990, 348: 711—714[DOI]
- Kato T, Tang Y H, Gu S, et al. Carbon dioxide exchange between the atmosphere and an alpine meadow ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 124: 121—134[DOI]
- Flanagan L B, Johnson B G. Interacting effects of temperature, soil moisture and plant biomass production on ecosystem respiration in a northern temperate grassland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 130: 237—253[DOI]
- Xu L K, Baldocchi D D. Seasonal variation in carbon dioxide exchange over a Mediterranean annual grassland in California. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 123: 79—96[DOI]
- 徐玲玲, 张宪洲, 石培礼, 等. 青藏高原高寒草甸生态系统表观量子产额和表观最大光合速率的确定. *中国科学, D辑*, 2004, 34(增刊 II): 125—130
- Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 1994, 8: 315—323[DOI]
- Fang C, Moncrieff J B. The dependence of soil CO₂ efflux on temperature. *Soil Biology and Biochemistry*, 2001, 33: 155—165[DOI]
- 张宪洲, 石培礼, 刘允芬, 等. 青藏高原高寒草原生态系统土壤CO₂排放及其碳平衡. *中国科学, D辑*, 2004, 34(增刊 II): 193—199
- Xu M, Qi Y. Spatial and seasonal variations of Q_{10} determined by soil respiration measurements at a Sierra Nevada forest. *Global Biogeochemistry Cycles*, 2001, 15: 687—696[DOI]
- Craine J W, Wedin D A, Chapin F S, et al. Predominance of ecophysiological controls on soil CO₂ flux in a Minnesota grassland. *Plant Soil*, 1999, 207: 77—86[DOI]
- Janssens I A, Lankreijer H, Matteucci G, et al. Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biology*, 2001, 7: 269—278[DOI]
- Griffis T J, Black T A, Gaumont-Guaya D, et al. Seasonal variation and partitioning of ecosystem respiration in a southern boreal aspen forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 125: 207—223[DOI]
- Desai A R, Bolstad P V, Cook B D. Comparing net ecosystem exchange of carbon dioxide between an old-growth and mature forest in the upper Midwest, USA. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 128: 33—55[DOI]
- 西藏自治区土地管理局、西藏自治区畜牧局. 西藏自治区草地资源. 北京: 科学出版社, 1994
- 李文华, 周兴民, 主编. 青藏高原的生态系统和可持续经营方式. 广州: 广东科技出版社, 1998
- 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 西藏气候. 北京: 科学出版社, 1984
- 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 西藏植被. 北京: 科学出版社, 1988
- 董 鸣, 主编. 陆地生物群落调查观测与分析. 北京: 中国标准出版社, 1996
- Webb E K, Pearman G I, Leuning R. Correction of flux measurements for density effects due to heat and water vapor transfer. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 1980, 106: 85—100 [DOI]
- 于贵瑞, 温学发, 李庆康, 等. 中国亚热带和温带典型森林生态系统呼吸的季节模式及环境响应特征. *中国科学, D辑*, 2004, 34(增刊 II): 84—94
- Falge E, Baldocchi D D, Olson R J, et al. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystems exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 107: 43—69[DOI]
- Gu S, Tang Y H, Du M Y, et al. Short-term variation of CO₂ flux in relation to environmental controls in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Geophysical Research*, 2004, 108: 4670—4679[DOI]
- 徐世晓, 赵新全, 李英年, 等. 青藏高原高寒灌丛生长季和非生长季CO₂通量分析. *中国科学, D辑*, 2004, 34(增刊 II): 118—124
- Ham J M, Knapp A K. Fluxes of CO₂, water vapor, and energy from a prairie ecosystem during the seasonal transition from carbon sink to carbon source. *Agriculture and Forest Meteorology*, 1998, 89: 1—14[DOI]
- Dugas W A, Heuer M L, Mayeux H S. Carbon dioxide fluxes over bermudagrass, native prairie, and sorghum. *Agriculture and Forest Meteorology*, 1999, 93: 121—139[DOI]
- Kim J, Verma S B. Carbon dioxide exchange in a temperate grassland ecosystem. *Boundary-Layer Meteorology*, 1990, 52: 135—149[DOI]
- Verma S B, Kim J, Clement R J. Momentum, water vapor, and carbon dioxide exchange at a centrally located prairie site during FIFE. *Journal of Geophysics Research*, 1992, 97: 18629—18639
- Valentini R, Gamon J A, Field C B. Ecosystem gas exchange in a California grassland: seasonal patterns and implications for scaling. *Ecology*, 1995, 76: 1940—1952[DOI]
- Hunt J E, Kelliher F M, McSeveny T M, et al. Evaporation and carbon dioxide exchange between the atmosphere and a tussock grassland during a summer drought. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 111: 65—82[DOI]
- Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate. *Tellus*, 1992, 44B: 81—99
- Tjoelker M G, Oleksyn J, Reich P B. Modelling respiration of vegetation: evidence for a general temperature-dependent Q_{10} . *Global Change Biology*, 2001, 7: 223—230[DOI]