

水分胁迫对内蒙古羊草草原生态系统光合和呼吸作用的影响*

伏玉玲^{①②} 于贵瑞^{①**} 王艳芬^② 李正泉^{①②} 郝彦宾^{②③}

(①中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101;

②中国科学院研究生院, 北京 100049; ③中国科学院植物研究所, 北京 100093)

摘要 在全球气候变化条件下, 全球陆地区域的降水量及其空间/时间分布模式将发生明显改变, 这种变化将对中国的陆地生态系统, 尤其是干旱地区的温带草地生态系统碳收支产生重要影响. 作为中国陆地生态系统通量观测研究网络(ChinaFLUX)的一部分, 本研究利用 2003 至 2004 年在内蒙古羊草草原的涡度相关通量观测数据, 初步探讨了水分胁迫对羊草草原生态系统光合和呼吸作用的影响. 研究发现温度和水分是影响该生态系统在生长季(5~9 月)的光合和呼吸作用的主要因子. 在土壤水分适宜条件下, 生态系统呼吸对温度变化的敏感性较大($Q_{10}=2.0$), 而当土壤含水量降低时生态系统呼吸对温度的敏感性明显降低($Q_{10}=1.6$). 高温和干旱会显著降低生态系统的光合生产力. 生长季的降水量及其季节分配模式的不同对草地生态系统的生物物候有明显的影响, 在 2003 年 6 月初生态系统就开始净吸收 CO_2 、在 7 月初出现最大净生态系统 CO_2 吸收量, 而因随后发生的干旱和高温胁迫使其在 8 月就提早进入休眠期; 2004 年春季的严重干旱导致生态系在 7 月初才开始净吸收 CO_2 , 并在降水丰沛气温适宜的 8 月出现最大 CO_2 吸收量, 水分胁迫导致该草地植物生长发育比 2003 年推迟 1 个多月. 观测结果显示该草地生态系统在 2004 年 5~9 月比 2003 年同期多吸收 $30 \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2}$. 我国温带草原植被类型复杂多样, 要准确估算我国草地生态系统碳收支还需要开展更多的长期联合观带研究.

关键词 China TLUX 羊草草原 水分胁迫 生态系统呼吸 光合生产力 净生态系统交换量

陆地生态系统对环境变化的响应是全球变化研究的关键议题之一, 科学家们正在利用各种实验观测或模型的手段在不同时空尺度上开展这方面的研究^[1]. 温带草地占地球自然植被面积的 32%, 对全球

收稿日期: 2005-10-27; 接受日期: 2006-04-14

* 中国科学院知识创新工程重大项目(编号: KZCX1-SW-01-01A)和国家重点基础研究发展规划项目(编号: G2002CB412501)共同资助

** E-mail: yugr@igsnr.ac.cn或yuguirui@cern.ac.cn

陆地生态系统碳收支和碳循环有重要贡献^[2]。我国北方温带草地面积达 $3.13 \times 10^8 \text{ hm}^2$ ，是我国干旱和半干旱区分布面积最广的生态系统类型之一，对调解我国北方生态环境有重要意义。影响草地生态系统碳收支的主要因素有温度、水分、土壤养分状况和管理措施(如放牧、火烧和牧草收割)等，全球变化导致的全球变暖、大气 CO_2 浓度增加、极端降水事件和降水时间不确定性的增加等气候变化将对草地生态系统生产力及其碳收支产生重要影响^[3,4]。草地生态系统对年降水量的变化往往表现出明显的不对称响应，湿润年份生产力的增加量明显比干旱年份生产力的减少量要多^[5]。在北美和欧亚大陆的草地生态系统中，年降水量(尤其在生长季期间)及其变异性是决定草地初级生产力的主要因子^[6,7]。

许多有关全球变化的研究都预言全球范围内周期性的干旱将普遍增加，而极端的降雨事件将更加频繁^[8]。统计发现自 1960 年以来中国北方半干旱区的降雨量呈减小的趋势，降雨强度表现出增加的趋势，持续时间较长的干旱周期出现的频率增加^[9]。降雨的不可预测性增加将导致土壤水分亏缺的周期延长和土壤含水量更大的变异性^[10]，直接影响对水分变化较敏感的草地生态系统的碳吸收潜力。我国北方温带半干旱草地因降水稀少而经常遭受水分胁迫，在这些地区水分胁迫通常伴随着高温胁迫同时出现^[11]。水分亏缺和高温胁迫对植物的生理过程有强烈的影响，高温通常会对叶片光合机能造成伤害而使光合作用减弱，水分胁迫会引起植物叶片气孔关闭、蒸腾作用和光合作用降低而使植物生长减缓^[12,13]。早先有关环境胁迫对生态系统光合和呼吸等碳收支过程的影响的研究结果并不一致^[14,15]，但因受观测方法和技术的限制、环境条件本身的复杂性以及各环境因子间的相互影响与制约，使得这方面的研究和分析工作遇到很大困难；此外，以前在群落尺度进行草地生态系统 CO_2 通量对环境胁迫的响应和敏感性研究也很少。

近些年来涡度相关技术在观测生态系统 CO_2 交换中得到广泛应用^[16,17]，而草地生态系统的植被多样性及其较大的气候变异性为研究草地生态系统的各种生理生态过程对环境变化的响应提供了良好的

机会^[5,18]。本研究利用涡度相关技术在内蒙古羊草草原生态系统测定的 CO_2 通量数据，对比分析了 2003 和 2004 年生长季(5~9 月)生态系统光合生产力(F_{GEP})、生态系统呼吸(R_{eco})和净生态系统 CO_2 交换量(F_{NEE})对温度和水分的响应，揭示了降水变化导致的干旱胁迫和生物物候变化对羊草草原生态系统碳收支的影响。

1 材料与方法

1.1 实验地概况

本研究在 ChinaFLUX 的内蒙古羊草草原通量观测站进行($43^\circ 53' \text{N}$, $117^\circ 27' \text{E}$, 海拔 1189 m)，该地区具有典型的温带大陆性半干旱气候特征，年平均气温在 $-1.1 \sim 0.2 \text{ }^\circ \text{C}$ 之间，年降水量在 182~645.6 mm 之间，多年平均为 313 mm，多发生在夏季，年蒸发量为 1665.2 mm。研究区地势开阔，地形有微起伏(坡度 2%~10%)。土壤为暗栗钙土，土层深度在 1 m 左右，腐殖层厚 20~30 cm。土壤粘粒平均为 21%，砂粒为 60%。样地植物群落以羊草(*Lutmus chinensis*)、大针茅(*Stipa grandis*)、洽草(*Koeleria cristata*) 和冰草(*Agropyron cristatum*) 等旱生禾草为主，草层高度可达 40~50 cm，盖度达 80% 以上。牧草在 4 月中旬返青，10 月初枯黄，生长期在 150~160 d 左右。样地内的羊草群落自 1979 年围封以来一直未加任何利用，因此地表有较厚的枯落物层^[19,20]。

1.2 实验观测

本研究采用开路涡度相关技术连续测定草地植被与大气间的净 CO_2 、 H_2O 和能量通量，用三维超声风速仪 (Model CSAT-3, Campbell Scientific, Logan, Utah, USA) 测定三维风速和空气温度，用红外气体分析仪 (Model LI-7500, Licor Inc., Nebraska, USA) 测定大气 CO_2 和 H_2O 密度。数据采集频率为 10 Hz，由数据采集器 (Model CR5000, Campbell Scientific) 记录并储存，系统同步计算和储存 30 min 的 CO_2 和水热通量。同步测定的常规气象要素包括两层空气温度 (T_a)、湿度和风速(地面以上 2.2 m 和 1.2 m)、光合有效辐射 (Q_{PPFD})、净辐射 (R_n)，5 层土壤温度 (T_s , 5, 10, 20, 40 和 80 cm)，3 层土壤含水量 (S_w , 5, 20 和 50 cm) 及土

壤热通量. 这些要素由数据采集器(Model CR23X, Campbell Scientific)按 30 min 的步长计算平均值并存储. 降水量用一个雨量筒每小时自动记录一次. 观测从 2003 年 4 月 23 日开始连续进行, 本文选取 2003 和 2004 年生长期(5~9 月)的观测数据进行有关的分析.

1.3 数据处理

由于观测样地下表面有一定的坡度, 分析前采用传统的三次坐标轴旋转对测定的 30 min CO_2 通量数据进行了校正, 以消除地形倾斜对通量计算的影响^[21,22], 同时也校正了由于空气水热传输引起的 CO_2 和水汽密度波动造成的通量计算误差^[23]. 分析时剔除了因天气异常、电力不稳定、虫禽干扰等造成的错误数据. 在夜间大气较稳定时, 涡度相关技术可能会低估净生态系统 CO_2 交换量(F_{NEE})^[24], 经验方法是剔除摩擦风速临界值 u_* (通常 $0.15\sim 0.3 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) 以下的夜间观测数据, 以保证涡度相关测定处于强湍流的条件下, 本研究根据夜间通量与摩擦风速间的关系选定 u_* 为 $0.15 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$. 两个生长季的常规气象数据无明显丢失, 通量数据经筛选后剩余的有效数约占总数据量的 80%.

短时段(小于 2 h)的缺失数据采用线性内插法进行插补, 较长时段的白天缺失数据可用反应生态系统净 CO_2 交换量(F_{NEE})与光合有效辐射(Q_{PPFD})关系的 Michaelis-Menten 方程进行插补^[25],

$$F_{\text{NEE}} = \left(\frac{\alpha Q_{\text{PPFD}} F_{\text{NEE,max}}}{\alpha Q_{\text{PPFD}} + F_{\text{NEE,max}}} \right) + R_{\text{eco,day}}, \quad (1)$$

式中, α 为生态系统的初始量子效率($\text{mgCO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{ photon}$), $F_{\text{NEE,max}}$ 为生态系统潜在最大光合生产力($\text{mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), $R_{\text{eco,day}}$ 为白天生态系统呼吸强度($\text{mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). 对于夜间缺失的数据, 本研究采用已被广泛应用的 Van't Hoff 呼吸方程进行插补^[26]:

$$R_{\text{eco}} = R_{\text{eco},T_{\text{ref}}} e^{BT_s}, \quad (2)$$

式中, $R_{\text{eco},T_{\text{ref}}}$ 是参考温度(T_{ref})下的生态系统呼吸($\text{mgCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 本研究中 T_{ref} 设为 0°C ; T_s 为 5 cm 深土壤温度($^\circ\text{C}$); $B = \ln(Q_{10})/10$ 为回归参数, 其中 Q_{10} 为生态系统呼吸的温度敏感性参数, 代表温度每升高

10°C 生态系统呼吸的相对增长量. 因此方程(2)可改写为:

$$R_{\text{eco}} = R_{\text{eco},T_{\text{ref}}} e^{\ln(Q_{10})(T_s)/10}, \quad (3)$$

考虑到在干旱和半干旱生态系统中水分对生态系统呼吸的影响, 本研究采用了方程(4)来描述土壤水分对生态系统呼吸的温度敏感性的影响^[27]:

$$Q_{10} = a - bT_s + cS_w, \quad (4)$$

式中, S_w 为 0~5 cm 土层的土壤含水量($\text{m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$), a , b 和 c 为试验常数, 可通过回归拟合得到. b 和 c 为正值时意味着在一定土壤水分条件下, 生态系统呼吸的温度敏感性(Q_{10})分别随温度升高和土壤水分降低而减小^[27~29].

涡度相关技术测得的 CO_2 通量是净生态系统 CO_2 交换量, 即生态系统光合作用所固定的 CO_2 (F_{GEP}) 与生态系统呼吸排放的 CO_2 (R_{eco}) 间的收支差额^[1]. 利用夜间的有效观测数据和方程(2)~(4)可获得生态系统呼吸与温度及水分间的关系函数, 再利用此关系式可估算白天的生态系统呼吸($R_{\text{eco,day}}$). 用日间的净生态系统 CO_2 交换量减去日间生态系统呼吸, 则可估算出生态系统的光合生产力(F_{GEP}), 即生态系统的光合固碳量^[25]:

$$F_{\text{GEP}} = F_{\text{NEE}} - R_{\text{eco}}, \quad (5)$$

生态系统日总呼吸量是生态系统昼夜呼吸量的总和.

以上所有计算都利用 MATLAB 软件及程序完成(Math Works Inc., Natick, MA).

2 结果与讨论

2.1 气象环境条件

图 1 比较了实验区两个生长季的气温、辐射及空气干燥度的季节变化. 2003 和 2004 年生长季的平均气温相当, 分别为 6.4 和 6.0°C , 但两年内的气象因子的季节模式差异较大. 从图 1 可以看出, 2004 年生长季内太阳辐射的波动较大, 其 5 月到 6 月中旬太阳辐射比 2003 年同期要高, 同时伴随着高温和低湿, 而在生长旺季的 7 月中旬到 8 月上旬太阳辐射比 2003 年同期低, 空气相对比较湿润. 2003 年 5, 6, 7 月各有一次明显的降温事件, 而 2004 年 6 月和 7 月发生了两次明显的干旱胁迫.

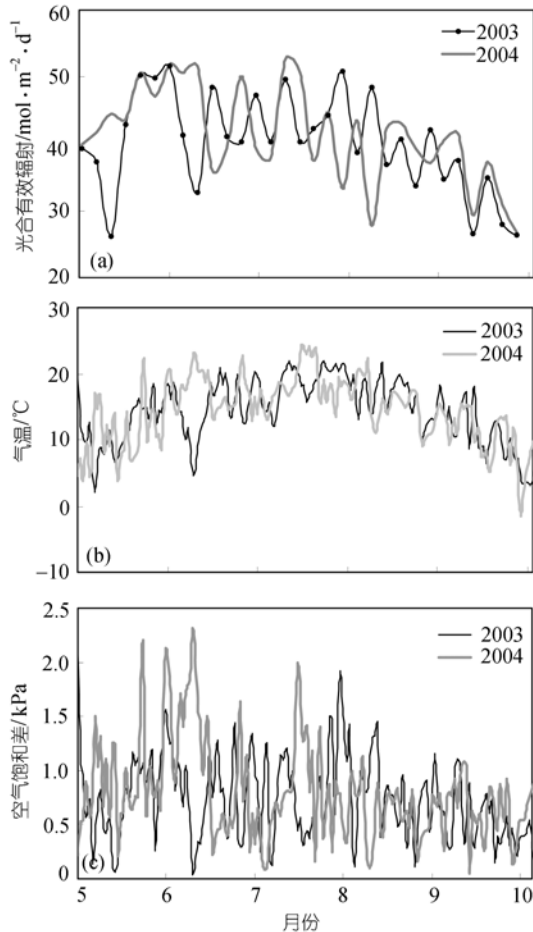


图 1 2003 年和 2004 年生长季内蒙古羊草草原生态系统气象条件比较

(a) 日总光合有效辐射(Q_{PPFD} , 图中数据点为 5d 平均值); (b) 日平均气温(T_a); (c) 日平均大气饱和差(VPD)

图 2 比较了两个生长季的日降水量和土壤体积含水量的季节变化。2003 年 5~9 月的降雨量(211.5 mm)明显比 2004 年同期降水量(344.4 mm)少。2003 年降水主要发生在生长季早期和晚期, 7、8 月因降水稀少而出现严重干旱, 导致深层土壤(20 cm)含水量从 6 月开始持续下降(图 2(a)), 而表层土壤(5 cm)水分季节波动较大, 与降水事件高度相关。2004 年的降水多集中在 7~8 月, 而该年度生长季早期(5 月至 6 月中旬)降水稀少、土壤水分极度亏缺, 致使草原植物生长受到严重的干旱胁迫; 2004 年 7 月中旬也遭受一次干旱胁迫。相比较而言, 2004 年生长季早期暖而干、晚期冷而湿, 而 2003 年春季暖湿夏季干燥; 2004 年的降

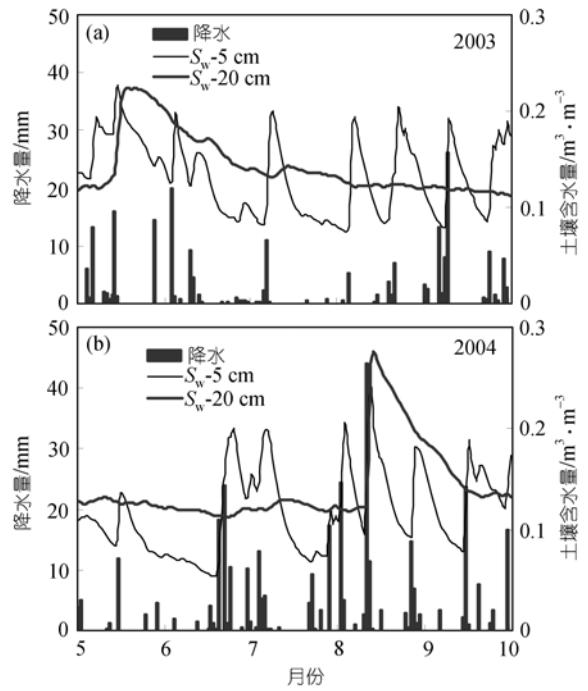


图 2 2003 年和 2004 年 5~9 月内蒙古羊草草原的逐日降水量及 5 cm 和 20 cm 深的土壤含水量(S_w)
(a) 2003 年; (b) 2004 年

水量及土壤水分变化都比 2003 大。两个生长季主要环境差异是降水量及其时间分配模式的不同, 造成羊草草原的净 CO_2 交换量的季节模式明显不同。

2.2 净生态系统 CO_2 交换量(F_{NEE})对温度和水分响应的响应

图 3 显示了羊草草原生态系统净 CO_2 交换量(F_{NEE})对温度和表层土壤水分(5 cm 深)变化的响应, 图 3(b)同时显示了小时尺度和日尺度 F_{NEE} 随土壤水分的变化。为了减少观测数据的误差, 在分析之前分别按照温度和土壤水分含量对 F_{NEE} 进行了分组平均。分析 F_{NEE} 对温度的响应时选取了日平均土壤含水量(S_w , 5 cm)在 $0.08 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ 以上的数据, 以减少极度水分胁迫的混淆影响。从图 3 可看出, F_{NEE} 随温度和土壤水分的增加都呈二次曲线变化, 即 F_{NEE} 随温度和水分的升高而增加, 并在土壤含水量达 $0.12 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ 及日平均气温在 $15 \sim 17^\circ\text{C}$ 时 F_{NEE} 最大; 之后随着温度和水分继续增加 F_{NEE} 又开始减小, 尤其在日平均温度大于 18°C 及土壤含水量低于 $0.1 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ 时 F_{NEE} 急

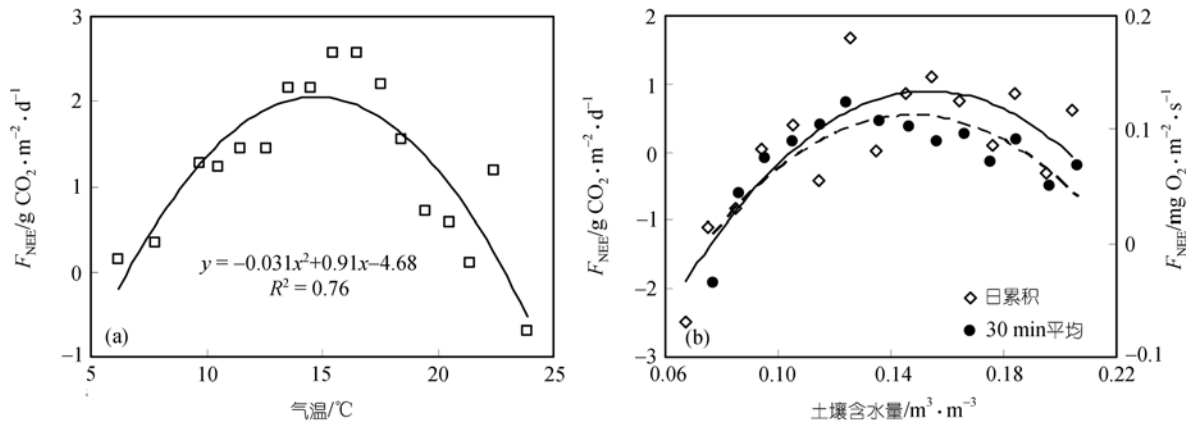


图3 内蒙古半干旱羊草草原日净生态系统CO₂交换量(F_{NEE})对(a)温度和(b)水分变化的响应特征
(a) 中将 F_{NEE} 按1℃土壤温度进行分组平均; (b) 中将 F_{NEE} 按0.01 m³·m⁻³的土壤水分进行分组平均, 其中实心点为半小时观测值平均, 空心点是日累积值平均. 图中连线为所显示的数据点拟合曲线

剧减小. 这说明在温度和水分适中的条件下生态系统具有较大的碳吸收能力. 温度偏低时 F_{NEE} 减小可能是因为在生长季早期和后期植物生长潜力减弱, 而在温度较高时通常都伴随着不同程度的水分胁迫, 造成 F_{NEE} 的下降.

水分亏缺是限制半干旱草地生态系统生产力的最普遍的因子, 但关于水分充足对生态系统碳交换的影响的研究结果并不一致. 本研究发现土壤水分含量较高时 F_{NEE} 有一定程度的降低, 但降低幅度并不显著. 事实上该研究区的年降水量较小, 土壤水分很少会达到过饱和状态而抑制植物的生长. 净生态系统CO₂交换量(F_{NEE})是生态系统光合作用碳吸收与呼吸作用碳排放间的收支差额, 环境因子通过直接影

响生态系统的光合和呼吸作用而间接地决定生态系统的净CO₂交换量. F_{NEE} 的变化是光合与呼吸作用对环境变化响应特征的综合作用的结果, 因此有必要分别讨论环境因子对生态系统光合和呼吸作用的影响, 才能阐明温度和水分对羊草草原生态系统净CO₂交换量的调控机理.

2.3 水分和温度对生态系统呼吸(R_{eco})的影响

图4 对比了两个生长季羊草草原生态系统的日累积呼吸量(R_{eco})与土壤温度和土壤水分的关系. 从图中可以看出在两个生长季, R_{eco} 都随温度升高表现出明显的指数增长趋势, 但2003年与2004年的生态系统呼吸对温度的响应存在差异: 2003年生长季 R_{eco}

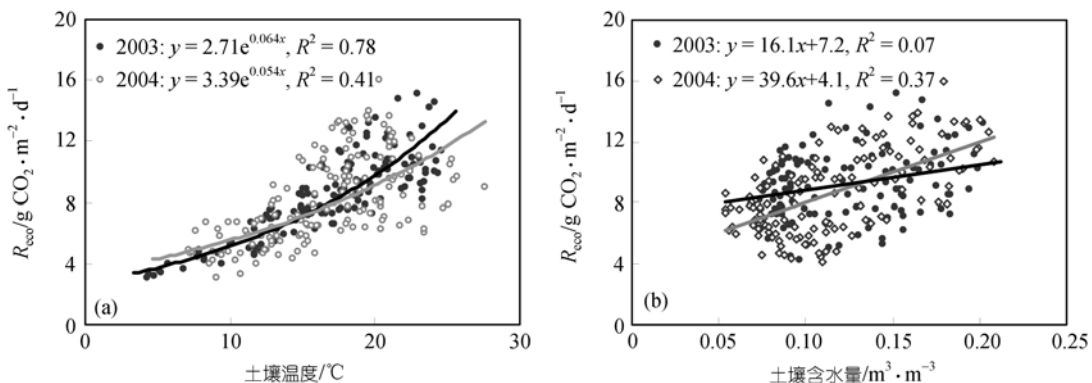


图4 2003年和2004年生长季内蒙古羊草草原生态系统呼吸(R_{eco})与5cm深土壤温度(a)及土壤水分(b)间的关系
图中的数据为日累计生态系统呼吸, 曲线是图中数据的拟合曲线

随温度升高的增加速率比 2004 年更快,且 2003 年 R_{eco} 与温度间的相关性也比 2004 年显著. 而图 4(b)说明两个生长季的生态系统呼吸与土壤水分间的线性相关程度存在显著差异,2003 年生态系统呼吸随土壤水分增多只有微弱的增高($R^2 < 0.1$),而 2004 年水分对羊草草原生态系统呼吸的影响较显著($R^2 = 0.37$). 综合图 4(a)和 4(b)可以推断,在 2003 年生长季土壤温度是控制生态系统呼吸强度的主要因素,水分对 R_{eco} 的影响较弱;而在 2004 年较大的土壤水分变异性减弱了温度对生态系统呼吸的影响,使得呼吸同时受土壤温度和土壤水分的控制.

为进一步探讨土壤水分对内蒙古羊草草原生态系统呼吸的影响,本研究利用 2004 年 5~9 月夜间大气湍流混合度较高时($u^* > 0.15 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$)时的观测数据,分析了土壤水分条件影响生态系统呼吸的温度敏感性的效应(图 5). 分析时根据土壤水分状况将呼吸数据分为两组,一组是在土壤水分比较充足时的观测数据($S_w > 0.1 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$),另一组是在土壤水分亏缺时的观测数据($S_w < 0.1 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$). 为了减少观测数据中的采样误差,按 1°C 的土壤温度间隔对数据进行了分组平均. 结果显示,在两种土壤水分条件下,生态系统呼吸都随温度升高而增加,但呼吸强度及其随温度升高的增加速率有显著差异. 在土壤水分亏缺时,生态系统呼吸强度受到强烈的抑制,其温度敏感

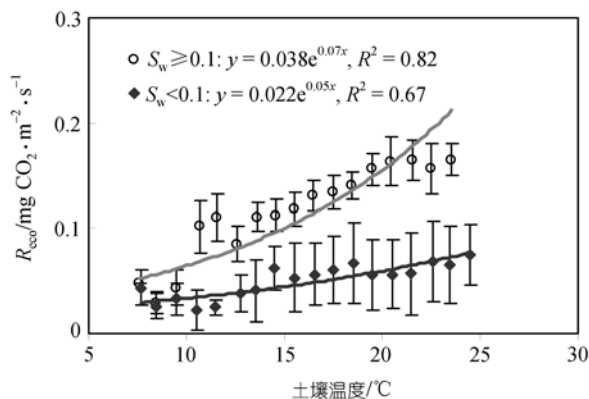


图 5 2004 年生长季内蒙古羊草草原生态系统土壤水分(S_w)大于 $0.1 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ (○)和小于 $0.1 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$ (◆)时生态系统呼吸对土壤温度的响应

图中数据是按 1°C 土壤温度为间隔进行平均运算后的平均值 ± 标准差 (95% 的置信区间); 两条曲线是用方程(2)拟合的生态系统呼吸对温度响应曲线

性系数(Q_{10})也随土壤水分降低从 2.0 减小到 1.6,说明土壤水分胁迫对羊草草原生态系统呼吸有强烈的抑制作用. 结合图 4(b)的结果还可发现,土壤水分对生态系统呼吸的直接影响并不十分显著,但土壤水分可通过调控呼吸作用对温度的敏感性而间接地影响生态系统呼吸.

由此可见,在利用生态系统呼吸与温度间的关系进行夜间缺失数据插补、估算日间生态系统呼吸等相关分析时,需要考虑土壤水分对生态系统呼吸的温度敏感性的影响,尤其在干旱和半干旱生态系统中,土壤水分的季节变化很大,若仅用一个长期的温度敏感性参数从夜间呼吸来外推日间呼吸,将会造成生态系统呼吸的偏高估算,因此建议应采用短时期的生态系统温度敏感性参数时段来估算 R_{eco} . 以减小水分和生物活性等因子的季节变化趋势对估算 R_{eco} 的影响.

2.4 温度和水分对生态系统光合生产力(F_{GEP})的影响

这里用 1.3 节所描述的方法估算了生态系统光合生产力(F_{GEP}),并分析了日平均温度和土壤水分对 F_{GEP} 的影响(图 6). 分析时剔除了极端阴雨天的数据,图中数据包括 2003 和 2004 年两个生长季的日累积生态系统光合生产力(F_{GEP}). 结果显示,在两个生长季 F_{GEP} 与温度和水分之间都有一定的线性关系,其中温度对 F_{GEP} 的影响比水分要强,而温度和水分对 F_{GEP} 的作用在两个生长季又存在明显差异. 2003 年 F_{GEP} 与温度的相关性较高,而与水分的相关性较低(图 6(a)); 相比较而言 2004 年对 F_{GEP} 的影响较显著(图 6(b)). 由此可看出,在 2003 年温度是决定羊草草原生态系统光合生产力的关键因子,而在 2004 年生态系统光合生产力不仅受温度的影响,同时也受到水分变异的强烈限制. 图 6(b)显示了当土壤水分亏缺时($S_w < 0.1 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$) F_{GEP} 明显减小,而当土壤水分较充足时($S_w > 0.1 \text{ m}^3 \cdot \text{m}^{-3}$)数据较分散,即水分与 F_{GEP} 间的相关性变弱,说明当土壤较干旱时水分会明显地限制生态系统的光合生产力,而当水分适宜时生态系统光合生产力(F_{GEP})还受到其他因素的影响.

为了讨论单个因子变化对 F_{GEP} 影响,分析时将

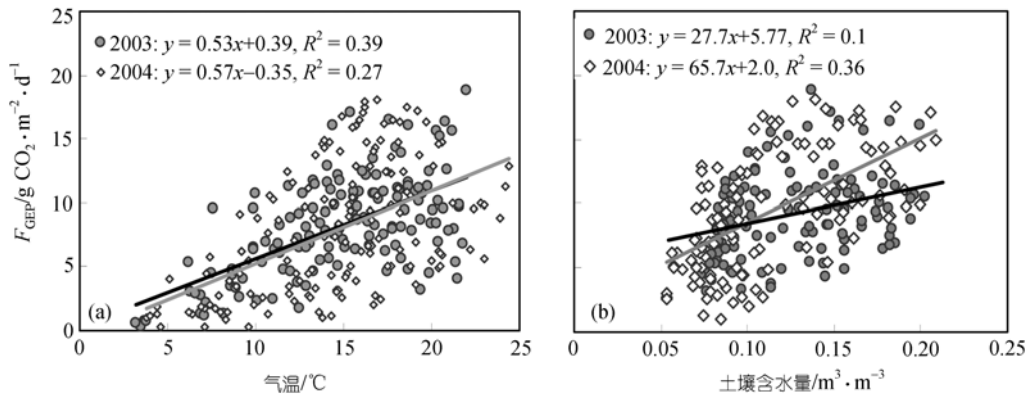


图6 内蒙古羊草草原生态系统光合生产力(F_{GEP})对温度(a)和土壤水分(b)的响应

图中数据为2003和2004两年生长季的生态系统日累积光合生产力(F_{GEP})

其它因子限定在一定范围内,以减小环境条件的复杂性及各环境因子间相互影响和制约.本研究首先将光合有效辐射(Q_{PPFD})限定在 $1100\sim 1400\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的范围内,利用此辐射条件下的观测数据进一步探讨了小时尺度上 F_{GEP} 与温度和水分的关系,此辐射强度能够充分满足植物进行光合作用的需求,但又不至于造成高光强对 F_{NEE} 的抑制^[30].图7(a)为无明显土壤水分胁迫时($S_w > 0.1\ \text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$) F_{GEP} 与温度的关系,可以看出羊草草原光合作用最适宜温度约为 $18\sim 21\ ^\circ\text{C}$,当温度从 $20\ ^\circ\text{C}$ 升高至 $30\ ^\circ\text{C}$ 时生态系统光合生产力(F_{GEP})会迅速减小.图7(b)显示了水分胁迫对 F_{GEP} 的抑制作用,可以看出当光照充足,且土壤水分适宜时($S_w > 0.1\ \text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$) F_{GEP} 保持在 $0.4\sim 0.5\ \text{mg}\ \text{CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的范围内;而当土壤逐渐变干时,尤其是当 $S_w < 0.08\ \text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$ 时,

F_{GEP} 迅速减小.图7说明在适宜的土壤水分和温度条件下该羊草草原生态系统有较高的光合生产力,而温度过高或水分亏缺都会使其光合生产力显著降低.

当土壤水分发生亏缺时植物叶片的蒸腾降温功能会减弱,从而导致植物叶片温度过高而引发高温胁迫,因此对于干旱和半干旱生态系统而言,高温胁迫通常伴随着干旱胁迫同时发生^[11].水分和高温胁迫对植物的生理过程都有强烈的影响,水分胁迫会引起植物叶片的气孔关闭、蒸腾作用和光合作用降低,进而使植物生长减缓,高温通常会对叶片光合机能造成伤害而使光合作用减弱^[12,13].草地生态系统在生长季的光合生产力往往取决于水分状况与温度的综合作用,适当的水分胁迫可能会促进生态系统光

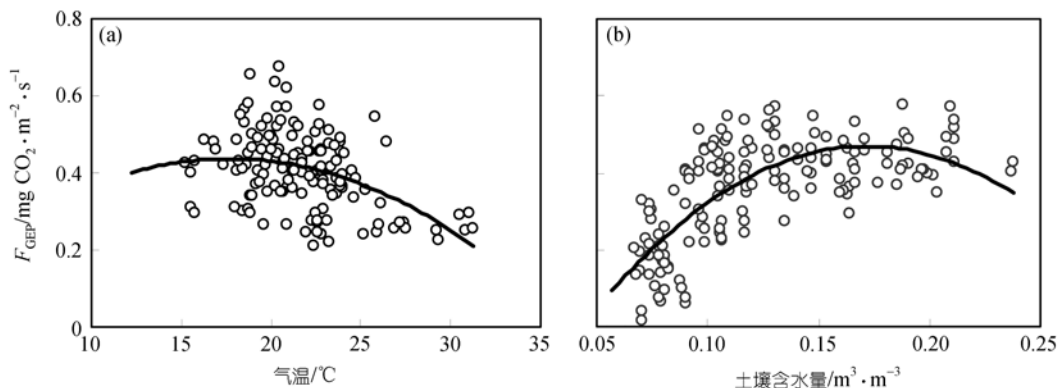


图7 小时尺度上温度和土壤水分对内蒙古羊草草原生态系统光合生产力(F_{GEP})的影响

(a) F_{GEP} 与温度的关系; (b) F_{GEP} 与土壤水分的关系. 图中数据为2004年7~8月日间光照强度为 $1100\sim 1400\ \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的观测值

合作用碳吸收,然而内蒙古半干旱羊草草原在生长季太阳辐射强、气温相对偏高,降水稀少导致土壤频繁处于水分亏缺状态,从而降低了羊草草原生态系统的光合生产力(F_{GEP}).

2.5 生态系统CO₂收支的季节和年际变化

生态系统对于干旱胁迫的另一种响应表现在生态系统CO₂收支的季节和年际变化上. 2003和2004年研究区域的降水量及其时间分配模式不同,造成了羊草草原生态系统的光合生产力(F_{GEP})、生态系统呼吸(R_{eco})及净生态系统CO₂交换量(F_{NEE})的季节模式存在着明显差异. 2003年总降雨量比2004年少38%,且集中在春秋两季,7~8月因降水稀少而气候炎热干燥(图2(a)),因此2003年羊草草原植物从5月中旬已具有较强的光合生产力(图8(a)),但在春季温暖湿润的环境下生态系统呼吸作用也较强,导致净生态系统CO₂吸收量较低,直到生态系统光合生产力进一步增强后,在6月上旬生态系统才由CO₂净排放转变为净吸收;7~8月的干旱和高温使得羊草草原生态系统光合生产力受到强烈抑制,而生态系统呼吸作用仍较强,使得净生态系统CO₂交换量明显减小,生态系统在8月就提早进入衰老和休眠期.

2004年生长季总降水量虽然较多,但丰沛的降水推迟至6月底才出现,并集中在8月(图2(b)),从5月至6月末植物发育极需水的时期降水却极少,高温

与干旱引起的严重水分胁迫使得生态系统光合作用和呼吸作用比2003年同期显著偏小,水分胁迫也使2004年草原植物的生长发育延迟至6月底才开始,生态系统的CO₂收支直到7月上旬才由源转变为汇(图8(b)). 2004年8月丰沛的降水和较低的气温致使生态系统出现了两年内的最大光合生产力,并使净生态系统碳CO₂吸收持续到9月中旬,之后随着气温降低生态系统逐渐进入衰老休眠期. 从图8还可以看出,除了温度和水分影响内蒙古羊草草原生态系统呼吸以外,生态系统呼吸与光合生产力间的相关性也很高, F_{GEP} 较强高时生态系统呼吸也随之增强,在生长季羊草草原生态系统呼吸释放的CO₂可达生态系统光合吸收CO₂的80%,说明生态系统的初级生产力决定了其为生态系统呼吸所能提供的物质基础. 值得注意的是在2004年8月充足的水分使得生态系统光合生产力迅速提高,但此时的气温较低,生态系统呼吸减弱,从而导致生态系统具有较大的净CO₂吸收量. 总的来说,该羊草草原生态系统在2003年5月16日至9月底整个生长季向大气释放了35.6 g CO₂·m⁻²,而2004年同期该生态系统净CO₂收支基本为零.

3 讨论

光照、温度和水分是影响草地生态系统碳收支的主要环境因子,但光照和温度主要由纬度和海拔高度来决定,其季节模式在年际间的变化不大,而降水

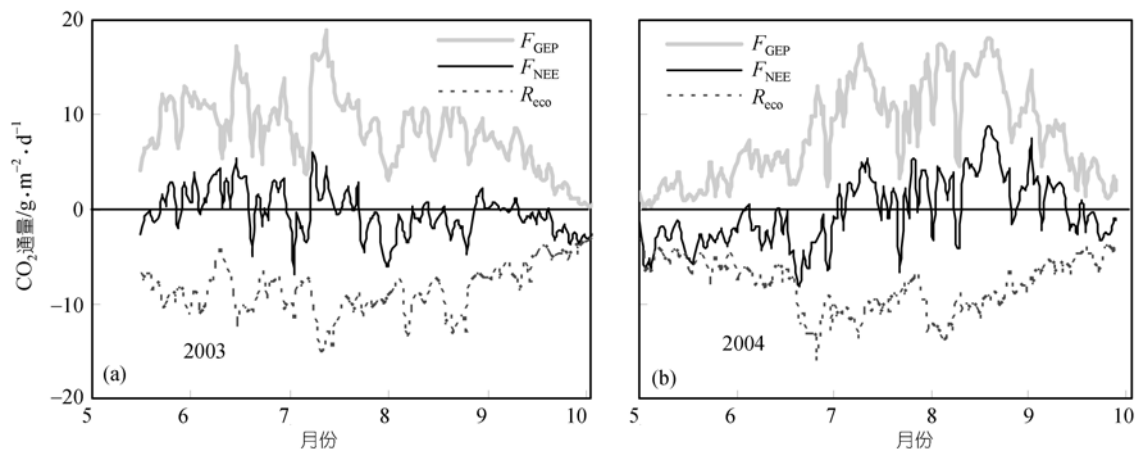


图8 内蒙古羊草草原在2003年(a)和2004年(b)生长季的日累积生态系统光合生产力(F_{GEP})、生态系统呼吸(R_{eco})及净生态系统CO₂交换量(F_{NEE})的季节变化特征

却是年内和年际间变化最剧烈的环境因子，成为限制和影响生态系统各种生理生态过程的最普遍因素^[1]，草地生态系统生产力的年际变化多是由水分收支的年际变化所导致的结果^[5-7]。研究区域因年降水量稀少而使得羊草草原在生长季频繁遭受干旱和高温胁迫，强烈限制了羊草草原的CO₂吸收和碳蓄积能力。温度和水分通过直接影响生态系统光合作用和呼吸作用而影响生态系统净CO₂交换量。图 4 和图 6 的结果表明温度对羊草草原的生态系统光合生产力和呼吸都有较强的影响，但土壤水分条件却能显著影响生态系统呼吸和光合生产力对温度的响应，比如在土壤水分变异较大的 2004 年生长季， F_{GEP} 和 R_{cco} 与土壤水分的相关性都较高，而与温度的相关性却比 2003 年都低。进一步分析发现在高温和低湿环境下生态系统的光合作用显著降低(图 7)，而生态系统呼吸作用及其对温度的敏感性在水分亏缺时也受到强烈抑制(图 5)。根据以上的结果可以推断在 2003 和 2004 年两个生长季，干旱胁迫导致的内蒙古羊草草原生态系统光合生产力降低是净生态系统CO₂交换量减小的主要原因，而在水分相对充足时，生态系统光合生产力的降低幅度不大，此时生态系统呼吸随温度增加是造成净生态系统CO₂吸收量减小的主要原因。

生态系统呼吸与温度间的指数响应关系已被人们广泛接受，但温度只是影响呼吸的众多因素之一^[31]，土壤水分、土壤有机质、微生物活性等其它因素也对生态系统呼吸有着显著影响^[32]，尤其是在干旱和半干旱生态系统中，土壤水分亏缺能通过限制土壤中微生物活动、影响植物活性而影响生态系统自养和异养呼吸，从而减弱生态系统呼吸对温度升高的响应^[33,34]。此外生态系统光合生产力大小也初步决定了生态系统呼吸强度。在加拿大某温带草原生态系统中，当温度较稳定时，生态系统呼吸强度主要由地上生产力和土壤水分决定^[35]。本研究结果证明在内蒙古半干旱羊草草原生态系统中，水分通过影响生态系统光合生产力和呼吸强度而成为决定生态系统净CO₂收支的关键因子。有研究表明，1980~2000 这 20 年间全球气候变化和CO₂浓度升高已经引起全球陆地生态系统净初级生产力(F_{NEP} , 等效于 F_{NEE})的增

加^[36]，而同期中国北部干旱和半干旱地区的增温比世界平均值要高，导致生态系统呼吸比生态系统初级生产力增加的幅度更大，因此在 1980~1990 年间中国北部干旱地区生态系统 F_{NEP} 呈减小的趋势^[37]。气象观测数据显示，自 20 世纪 60 年代以来中国北部地区降水持续减少，虽然在 20 世纪 90 年代后期有所增加，但仍然比 20 世纪 50 年代时的降水量小，伴随着极端降水事件的增加和干旱期的延长^[9,38]。在未来如果降水持续增加可能会扭转过去 20 年中国北部地区生态系统 F_{NEP} 减小的趋势；但如果全球气候继续增温而降水无实质性的增加，那么中国北部干旱和半干旱地区生态系统的净生产力可能将继续减小，这将对我国陆地生态系统碳收支产生重要影响。

4 结论

本研究利用涡度相关技术观测了内蒙古羊草草原在 2003~2004 年生长季(5~9 月)的净生态系统CO₂通量。分析表明，在 2003 年生长季，温度是影响羊草草原生态系统呼吸和光合生产力的主要因子；2004 年生长季的土壤水分变异性较大，导致生态系统光合和呼吸受土壤水分的影响明显增大。干旱和高温胁迫都会降低生态系统光合生产力；在水分适宜时生态系统呼吸随温度升高呈指数增加，但在土壤水分亏缺时，生态系统呼吸强度及其对温度敏感性都显著降低。温度和水分对生态系统光合和呼吸的影响导致生态系统净CO₂交换量在温度和水分过低或者过高时都受到不同程度的抑制，当土壤水分严重亏缺时，生态系统的光合、呼吸及净CO₂交换量都显著降低。

生态系统CO₂交换的变化受到降水量及其时间分配模式的强烈影响。2003 年降水较少且集中在春秋两季，导致生态系统主要在 6、7 月吸收CO₂，在 8 月份受干旱和高温胁迫的影响，使生态系统提早进入休眠期。2004 年总降水量较多，但降水多发生在生长季晚期，造成 2004 年植被生长发育比 2003 年推迟一个多月，8 月的集中降水使得羊草草原生态系统CO₂吸收持续到 9 月中旬，最终导致 2004 年生长季的CO₂吸收量比 2003 年同期多 30 g CO₂·m⁻²。

中国北部分布着大面积的温带草原，但因各地

区间降水差异较大, 导致内蒙古境内温带草地的植被类型复杂多样, 且多数草地仍是放牧草场, 放牧活动对草地植被结构、生态系统生产力、生态系统呼吸等过程的影响也很复杂. 本研究的实验样地是一块封育了 20 年的羊草草原, 因此本研究结果在空间上的代表性很有限. 研究温带草地生态系统碳交换过程对温度和水分的响应, 对于准确估算中国北方半干旱草区草地生态系统碳收支、预测其对未来气候变化的响应, 以及评价其在全球碳平衡中的作用具有重要意义, 而要解答这些问题还需要加强在不同植被类型上的多站点长期联合观测研究.

参 考 文 献

- 1 Law B E, Falge E, Gu L, et al. Environmental controls over carbon Dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 113: 97—120[DOI]
- 2 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]
- 3 Parton W J, Ojima J M, Schimel D S. Environmental change in grasslands. *Climatic Change*, 1994, 28: 111—141[DOI]
- 4 Knapp A K, Fay P A, Blair J M, et al. Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland. *Science*, 2002, 298: 2202—2205[DOI]
- 5 Wever L A, Flanagan L B, Carlson P J. Seasonal and interannual variation in evapotranspiration, energy balance and surface conductance in a northern temperate grassland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 112: 31—49[DOI]
- 6 Flanagan L B, Wever L A, Carlson P J. Seasonal and interannual variation in carbon dioxide exchange and carbon balance in a northern temperate grassland. *Global Change Biology*, 2002, 8: 599—615[DOI]
- 7 陈佐忠, 汪诗平. 中国典型草地生态系统. 北京: 科学出版社, 2000. 51
- 8 Easterling D R, Meehl G A, Permesan C, et al. Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science*, 2000, 289: 2068—2074[DOI]
- 9 Gong D Y, Shi P J, Wang J A. Daily precipitation changes in the semi-arid region over northern China. *Journal of Arid Environments*, 2004, 59: 771—784[DOI]
- 10 Jackson R B, Carpenter S R, Dahm C N, et al. Water in a changing world. *Ecological Applications*, 2001, 11: 1027—1045[DOI]
- 11 Salvucci M E, Steven J C B. Inhibition of photosynthesis by heat stress: the activation state of Rubisco as a limiting factor in photosynthesis. *Physiologia Plantarum*, 2004, 120: 179—186[DOI]
- 12 Leakey A D B, Press M C, Scholes J D. High-temperature inhibition of photosynthesis is greater under sunflecks than uniform irradiance in a tropical rain forest tree seedling. *Plant, Cell and Environment*, 2003, 26: 1681—1690[DOI]
- 13 Baldocchi D D. Measuring and modeling carbon dioxide and water vapor exchange over a temperate broad-leafed forest during the 1995 summer drought. *Plant, Cell and Environment*, 1997, 20: 1108—1122[DOI]
- 14 Lu C, Zhang J. Effects of water stress on photosystem II photochemistry and its thermostability in wheat plants. *Journal of Experimental Botany*, 1999, 50: 1199—1206[DOI]
- 15 Manuel N, Cornic G, Aubert S, et al. Protection against photoinhibition in the alpine plant *Geum montanum*. *Oecologia*, 1999, 119: 149—158[DOI]
- 16 Baldocchi D D, Hicks B B, Meyers T P. Measuring biosphere-atmosphere exchange of biologically related gases with micrometeorological methods. *Ecology*, 1988, 69(5): 1331—1340[DOI]
- 17 Baldocchi D D. Assessing the eddy covariance technique for evaluating carbon dioxide exchange rates of ecosystems: past, present and future. *Global Change Biology*, 2003, 9: 479—492[DOI]
- 18 Frank A B, Dugas W A. Carbon dioxide over a northern, semiarid, mixed-grass prairie. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2001, 108: 317—326[DOI]
- 19 李凌浩, 刘先华, 陈佐忠. 内蒙古锡林河流域羊草草原生态系统碳素循环研究. *植物学报*, 1998, 40(10): 955—961
- 20 李凌浩, 王其兵, 白永飞, 等. 锡林河流域羊草草原群落土壤呼吸及其影响因子的研究. *植物生态学报*, 2000, 24 (6): 680—686
- 21 Wilczak J M, Oncley S P, Stage S A. Sonic anemometer tilt correction algorithms. *Boundary-Layer Meteorology*, 2001, 99: 127—150[DOI]
- 22 朱治林, 孙晓敏, 袁国富, 等. 非平坦下垫面湍度相关通量的校正方法及其在 ChinaFLUX 中的应用. *中国科学, D 辑*, 2004, 34(增刊 II): 37—45
- 23 Webb E K, Pearman G I, Leuning R. Correction of flux measurement for density effects due to heat and water vapour transfer. *Q J Roy Meteor Soc*, 1980, 106: 85—100[DOI]
- 24 Massman W J, Lee X. Eddy covariance flux corrections and uncertainties in long term studies of carbon and energy exchanges. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 113: 121—144[DOI]
- 25 Falge E, Baldocchi D D, Olson R, et al. Gap filling strategies for defensible annual sums of net ecosystem exchange. *Agricultural Forest and Meteorology*, 2001, 107: 43—69[DOI]
- 26 Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respi-

- ration. *Functional Ecology*, 1994, 8: 315—323[DOI]
- 27 Xu M, Qi Y. Spatial and seasonal variations of Q_{10} determined by soil respiration measurement at a Sierra Nevadan forest. *Global Biogeochemistry*, 2001, 15: 687—696[DOI]
- 28 Reichstein M, Tenhunen J D, Rouspard O, et al. Severe drought effects on ecosystem CO_2 and H_2O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biology*, 2002, 8: 999—1017[DOI]
- 29 Qi Y, Xu M, Wu J. Temperature sensitivity of soil respiration and its effects on ecosystem carbon budget: nonlinearity begets surprise. *Ecological Modeling*, 2002, 153: 131—142[DOI]
- 30 Fu Y L, Yu G R, Sun X M, et al. Depression of net ecosystem CO_2 exchange in semi-arid *Leymus chinensis* steppe and alpine shrub. *Agricultural Forest and Meteorology*, 2006, Accepted
- 31 Davidson E A, Trumbore S E, Amundson R. Soil warming and organic carbon content. *Nature*, 2000, 408: 789—790[DOI]
- 32 Davidson E A, Belk E, Boone R D. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 1998, 4: 217—227 [DOI]
- 33 Conant R T, Dalla-Betta P, Klopatek C C, et al. Controls on soil respiration in semiarid soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 2004, 36: 945—951[DOI]
- 34 Rustad L E, Campbell J L, Marion G M, et al. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 2001, 126: 543—562[DOI]
- 35 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]
- 36 Schimel D S, House J I, Hibbard K A, et al. Recent pattern and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature*, 2001, 414: 169—172[DOI]
- 37 Cao M K, Prince S D, Shugart H H. Increasing terrestrial carbon uptake from the 1980 to the 1990s with changes in climate and atmospheric CO_2 . *Global Biogeochemical Cycles*, 2002, 16: 1069(doi: 10.1029/2001 GB001553)
- 38 Li K, Zhang P. *Climate change and its impacts in China*. Beijing: China Ocean Press, 1992. 257—288