

不同生态系统呼吸模型在半干旱草原生长季 碳循环研究中的比较及应用

姜海梅^{1,2,†} 张德广^{1,2} 王若静³ 何旭升³ 曹乐^{1,2} 王成刚^{1,2}

1. 中国气象局气溶胶与云降水重点开放实验室, 南京 210044; 2. 南京信息工程大学大气物理学院, 南京 210044;
3. 锡林浩特国家气候观测台, 锡林浩特 026000; † E-mail: hmjiang@nuist.edu.cn

摘要 利用锡林浩特国家气候观测台涡度协方差通量观测系统记录的湍流数据和土壤温度、湿度数据, 分析2010—2012年锡林郭勒半干旱区针茅草原生态系统的呼吸过程及主要气候影响因子, 探讨以土壤温度和土壤体积比含水量(VWC)为计算参数的3种连乘形式的呼吸模型和 Q_{10} 呼吸模型在该生态系统的适用性, 在此基础上讨论该生态系统生长季净碳交换速率(NEE)、呼吸速率(R_{eco})以及总初级生产力(GPP)的年际变化特征。该草原生态系统的呼吸作用受土壤温度和土壤含水量的共同影响, 其中土壤含水量是重要的限制因子。2010和2011年, 生长季降水量偏少, 该生态系统受到一定程度的干旱胁迫, 当土壤含水量处于12%~20%区间时, 呼吸速率随其升高而显著增加, 而当土壤含水量<12%或>20%时, 呼吸速率对其变化不敏感; 2012年降水充沛, 呼吸速率与土壤温度的变化趋势相关性更显著。4种呼吸模型的拟合结果表明, Q_{10} 模型的表现($R^2=0.64$)优于其他3种连乘模型。使用 Q_{10} 模型模拟的2010, 2011和2012年生长季呼吸作用的累积碳交换量分别为157.32, 138.75和246.32 gC/m²。该草原生态系统在这3年生长季中均表现出较显著的碳汇功能, 净碳交换累积总量分别为-110.28, -68.79和-310.05 gC/m², 总初级生产力累积总量分别为267.52, 207.57和555.85 gC/m²。干旱胁迫对光合作用的影响大于呼吸作用, 与总初级生产力和呼吸作用相比, 净碳交换量的年际差异更明显。

关键词 半干旱草原; 碳交换; 生态系统呼吸模型; 涡度相关法

中图分类号 Q148

Comparison of Different Ecosystem Respiration Models and Its Application in Carbon Cycle Research over Semi-arid Grassland during Growing Season

JIANG Haimei^{1,2,†}, ZHANG Deguang^{1,2}, WANG Ruoqing³, HE Xusheng³, CAO Le^{1,2}, WANG Chenggang^{1,2}

1. Key Laboratory for Aerosol-Cloud-Precipitation of China Meteorological Administration, Nanjing 210044; 2. School of Atmospheric Physics, Nanjing University of Information Science and Technology, Nanjing 210044; 3. Xilinhot National Climate Observatory, Xilinhot 026000; † E-mail: hmjiang@nuist.edu.cn

Abstract The turbulence data observed by eddy covariance system combined with soil temperature and soil volumetric water content (VWC) data from Xilinhot National Climate Observatory were used to analyze respiration process and its key climatic influencing factors of the semi-arid stipa grassland ecosystem in Xilin Gol during the growing season from 2010 to 2012. The applicability of four different ecosystem respiration models over this ecosystem was compared, including three multiplication models and a Q_{10} model. Based on this research, the inter-annual variability of net ecosystem exchange (NEE), ecosystem respiration (R_{eco}) and gross primary productivity (GPP) were discussed. The respiration was affected by soil temperature and soil water content, in which soil water

content was an important limiting factor. The precipitation in 2010 and 2011 was less than normal, so this ecosystem suffered from different degrees of drought stress. The respiration rate increased significantly with soil water content in the range of 12%–20%, while it was not sensitive to the change of soil water content in the range of <12% and >20%. In 2012, when the precipitation was abundant, respiration rate was more correlated with the trend of soil temperature. The fitting results indicated that Q_{10} model had better performance ($R^2 = 0.64$) than other three models, and the cumulative total ecosystem respiration during growing season in these three years simulated by the Q_{10} model was 157.32, 138.75 and 246.32 gC/m^2 . The total amount of NEE was -110.28, -68.79 and -310.05 gC/m^2 , while the total amount of GPP was 267.52, 207.57 and 555.85 gC/m^2 . The effect of drought stress on photosynthesis was greater than that of respiration. Therefore, the inter-annual difference of net carbon exchange due to drought stress was more obvious than that of total primary productivity and respiration.

Key words semi-arid grassland; carbon exchange; ecosystem respiration model; eddy covariance

草原是分布最广泛的陆地生态系统之一, 总面积为 5250 万 km^2 , 大约占地球陆地(格陵兰岛和南极洲除外)表面积的 40.5%, 是碳储量最大的生态系统(大约 580 GtC)^[1]。研究表明, 不同的草原在碳循环中的角色也不同, 既可以成为碳源, 也可以成为碳汇^[2]。因此, 研究草地生态系统碳循环机制, 估算草地生态系统碳储量, 对系统地分析草地植被在全球气候变化中的贡献和生态价值以及全球碳收支平衡有重要意义, 也是目前国际地圈-生物圈研究计划中碳循环研究的重要组成部分^[3]。内蒙古草原是全球中纬度温带草原中最具代表性的草地类型之一, 是国际地圈-生物圈计划陆地样带的重要组成部分, 也是对全球变化响应较敏感的地区^[4]。其中, 锡林郭勒草原是我国半干旱草原的典型代表, 面积约 20.3 万 km^2 , 约占我国国土面积的 2%。该地区的生态系统对气候变化敏感^[5]。因此, 深入研究该地区生态系统的碳交换特征及其与气候因子之间的反馈机制有重要的科学意义。

生态系统的碳交换量主要取决于生态系统净碳交换速率(net ecosystem exchange, NEE), 即生态系统总初级生产力(gross primary productivity, GPP)与生态系统呼吸速率(ecosystem respiration, R_{eco})的差值。呼吸作用是生态系统向大气释放碳的主要途径, 同时也是影响生态系统固碳能力的主要决定因素^[6]。Law 等^[7]发现, 每年由光合作用固定的碳, 其中 80%通过呼吸作用回到大气中。因此, 研究生态系统的呼吸作用对了解碳循环过程及估计生态系统碳固定量尤为重要^[8]。生态系统呼吸速率的时空变化受复杂的物理-生物因子交互影响, 已有许多研究证明土壤温度和土壤含水量是影响生态系统呼吸作用的主要环境因子, 并提出很多模型来描述这些环境因子对生态系统呼吸作用的影响^[8-14]。但是,

由于不同陆地生态系统的呼吸过程对环境因子的响应模式不同, 导致不同的呼吸模型在模拟同一陆地生态系统呼吸作用时模拟能力存在差异。由于模拟效果的不确定性, 导致基于土壤温度和土壤体积比含水量(volumetric water content, VWC)等环境因子的各种呼吸模型在呼吸过程及碳循环评估的升尺度应用中受到很大限制。目前, 国内对于各种陆地生态系统呼吸模型在内蒙半干旱区草原生态系统的适应性的研究尚不充分, 影响该生态系统 R_{eco} , NEE 和 GPP 的主要控制因子及其与气候因子之间的反馈机制仍有待深入研究。因此, 对各种呼吸模型的表现进行比较分析, 并选择合适的呼吸模型, 对于呼吸过程研究至关重要。

本研究利用锡林浩特国家气候气象台 2010—2012 年生长季的近地层湍流观测数据、土壤温度和湿度数据以及常规气象观测资料, 探讨半干旱区针茅草原生态系统呼吸作用的特征以及主要影响因素, 比较各种生态系统呼吸模型对呼吸作用的模拟效果及差异。在此基础上, 选择最优的呼吸模型, 对呼吸过程进行模拟, 继而分析该生态系统的生长季碳循环特征及其年际变化。本文的研究结果可以为全球气候变化背景下半干旱区草原生态系统碳平衡模型的建立与验证提供有效的数据支持。

1 实验数据及研究方法

1.1 观测实验

锡林浩特国家气候气象台野外试验研究基地位于内蒙古锡林浩特市东北约 25 km 处(44°08'31"N, 116°18'45"E), 海拔约为 1030 m。年均气温为 2.6℃, 年均风速为 3.4 m/s, 年均降水量为 286.6 mm。该地区下垫面开阔平坦, 以典型草原为主, 主要土壤类型为栗钙土, 土壤结构良好, 有机质含量高。

生长季天然牧草生长高度为 20~60 cm, 平均覆盖度为 40%~60%。枯草季下垫面被植物的立枯物和残落物覆盖, 主要植物种类有克氏针茅(*Stipa kryloyii*)、羊草(*Aneurolepidium chinese*)、冷蒿(*Artemisia frigida* Willd.)、细叶葱(*Allium tenuissimum*)、糙隐子草(*Cleistogenes serotina*)和知母(*Anemarrhena asphodeloides* Bunge)等^[15-16]。该草原牧草一般 4 月底至 5 月开始返青, 10 月初开始枯黄, 5—9 月为牧草生长期^[17]。整个生长季光照充足, 降水集中在 6—8 月, 月平均气温最高值出现在 7 月。

实验场内有近地层涡度协方差通量观测系统和梯度观测系统等观测设备。近地层涡度协方差通量观测系统主要由超声风温仪(Campbell Scientific, CSAT3)和 H₂O/CO₂ 开路分析仪(LI-COR, LI-7500)组成, 采样频率为 10 Hz, 观测高度为 4 m。梯度观测系统主要包括 5 层(2, 4, 10, 20 和 30 m)风速-温度-湿度、地表温度、土壤温度(地下 5, 10, 15, 20 和 40 cm)、土壤含水量(地下 10, 20, 50, 100 和 180 cm)、土壤热通量(地下 5 cm)和气压观测, 采样频率均为每分钟 6 次。

本研究采用 2010—2012 年生长季(5—9 月)的近地层涡度协方差通量观测系统记录的湍流数据和土壤温度、湿度数据。由于仪器故障等原因, 缺失 2010 年第 121~127 日、2011 年第 219~226 日和 2012 年第 154 日的湍流数据。

1.2 资料处理

湍流数据采用本课题组编写的计算程序进行处理, 主要步骤如下: 1) 剔除天气影响(降水)以及仪器报警时的数据, 并用方差检验法剔除野点; 2) 进行二维坐标旋转并去平均, 得到湍流脉动量; 3) 计算湍流统计量; 4) 对潜热和 CO₂ 通量进行密度脉动订正(WPL), 对感热通量进行超声虚温修正^[18-19]。

1.3 生态系统呼吸模型

生态系统呼吸作用主要受土壤温度和土壤含水量的共同影响^[8-14], 在以土壤温度和土壤含水量作为生态系统呼吸速率的影响因子时, 不同学者的研究得出不同的适用模型。本研究选用 4 种常用的呼吸模型来分析生态系统呼吸作用, 并比较它们在实验中的表现。模型 1~3 为连乘模型, 在连乘形式的生态系统呼吸模型中, R_{eco} 用温度(T)的响应函数与土壤体积比含水量(VWC)的响应函数的乘积形式来表达:

$$R_{\text{eco}} = R_{\text{ref}} \cdot f(T) \cdot g(\text{VWC}), \quad (1)$$

R_{ref} 为处于参考温度 T_{ref} 时的生态系统呼吸速率, T 为土壤温度(K), VWC 为土壤体积比含水量(%)。

模型 1 中, $f(T)$ 与 $g(\text{VWC})$ 分别采用 e 指数函数和幂函数^[10], 因此模型 1 的方程为

$$R_{\text{eco}} = R_{\text{ref}} \cdot e^{aT} \cdot \text{VWC}^b, \quad (2)$$

a 和 b 为拟合参数。模型 2 与模型 3 中, $f(T)$ 采用 Lloyd-Taylor 方程函数^[9]形式:

$$f(T) = e^{\left[\frac{E_0}{T_{\text{ref}} - T_0} - \frac{1}{T - T_0} \right]}, \quad (3)$$

E_0 为与活化能相关参数(K), T_0 表示 R_{eco} 为 0 时对应的温度(K)。本研究中, T_{ref} 取 283.15 K (10.00 °C), T_0 取 227.13 K (-46.02 °C)^[9]。

模型 2 中, $g(\text{VWC})$ 采用二次方指数方程^[12]:

$$g(\text{VWC}) = e^{(a\text{VWC} + b\text{VWC}^2)}. \quad (4)$$

模型 3 中, $g(\text{VWC})$ 采用指数与对数混合的函数形式^[11]:

$$g(\text{VWC}) = e^{\left[-0.5 \left[\ln \left(\frac{\text{VWC}}{a} \right) \right]^2 \right]}. \quad (5)$$

因此, 模型 2 的方程为

$$R_{\text{eco}} = R_{\text{ref}} \cdot e^{\left[\frac{E_0}{T_{\text{ref}} - T_0} - \frac{1}{T - T_0} \right]} \cdot e^{(a\text{VWC} + b\text{VWC}^2)}, \quad (6)$$

模型 3 的方程为

$$R_{\text{eco}} = R_{\text{ref}} \cdot e^{\left[\frac{E_0}{T_{\text{ref}} - T_0} - \frac{1}{T - T_0} \right]} \cdot e^{\left[-0.5 \left[\ln \left(\frac{\text{VWC}}{a} \right) \right]^2 \right]}. \quad (7)$$

以上连乘形式的模型假设温度敏感系数 Q_{10} (表示温度升高 10 °C 时生态系统呼吸速率的相对增长量) 与土壤含水量无关。在模型 4 中, Van't Hoff 方程(即 Q_{10} 模型)中的温度敏感系数 Q_{10} 与土壤温度和土壤含水量都有关。 Q_{10} 与土壤温度和土壤含水量的关系可以用以下函数描述^[8,12]:

$$Q_{10}(T, \text{VWC}) = a - bT + c\text{VWC} + d\text{VWC}^2, \quad (8)$$

a, b, c 和 d 为拟合参数。因此, 模型 4 写成

$$R_{\text{eco}} = R_{\text{ref}} \cdot e^{\ln Q_{10}(T, \text{VWC}) \cdot (T - T_{\text{ref}}) / 10}, \quad (9)$$

通过计算, 发现夜间的 R_{eco} 与 10~50 cm 土壤

含水量的相关系数在 0.45~0.67 之间, 10 cm 处相关系数最大, 故采用 10 cm 处土壤温度和土壤体积比含水量对各个方程进行拟合。

由于夜间植被与大气间的生态系统净碳交换仅源于生态系统呼吸作用, 故本文将夜间观测到的生态系统 NEE 视为夜间的 R_{eco} , 与土壤温度和土壤体积比含水量进行拟合, 并将拟合得到的呼吸模型方程外延到白天来模拟白天的 R_{eco} 。夜间 R_{eco} 与白天 R_{eco} 的和即为全天的 R_{eco} 。GPP, NEE 和 R_{eco} 三者的关系可用下式表述:

$$GPP=R_{eco}-NEE, \quad (10)$$

因此, 可由 R_{eco} 和 NEE 计算得到 GPP。

1.4 统计分析

为了评估不同生态系统呼吸模型的效果, 选取决定系数(R^2)、相对均方根误差(RMSE)和偏差(BE) 3 种统计指标对观测值与模拟值进行统计分析。

$$R^2 = \frac{\left\{ \sum (P_i - \bar{P})(O_i - \bar{O}) \right\}^2}{\sum (P_i - \bar{P})^2 \sum (O_i - \bar{O})^2}, \quad (11)$$

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum (P_i - O_i)^2}{N}}, \quad (12)$$

$$BE = \frac{1}{N} \sum (P_i - O_i), \quad (13)$$

式中, P_i 为模拟值, O_i 为观测值, \bar{P} 和 \bar{O} 为模拟值和观测值的平均值, N 为样本个数。

2 研究结果

2.1 生态系统呼吸作用与环境因子

2010—2012 年生长季, 土壤温度随时间呈先增长、后降低的趋势(图 1), 分别在 206, 170 和 199 日(6—7 月)达到最大值。2010 年土壤温度的峰值最高且变化幅度最大(最高温度为 31.13℃, 变化范围为 3.44~31.13℃), 其次为 2011 年(最高温度为 28.23℃, 变化范围为 2.96~28.23℃), 2012 年最低(最高温度为 26.57℃, 变化范围为 4.67~26.57℃)。这 3 年生长季 10 cm 土壤平均温度分别为 19.87℃, 18.58℃和 17.31℃。

土壤体积比含水量的变化与降水的时间分布基本上一致(图 2), 土壤体积比含水量的增加一般出现在降水之后。在这 3 年中, 2012 年降水最丰富, 土壤体积比含水量为 3 年中最高值(平均 21.40%), 2010 年(平均 16.7%)和 2011 年(平均 14.19%)该值相对较低。2011 年为 3 年中最干旱的一年, 整个生长季只有一次较强降水。

2010—2012 年生长季夜间 R_{eco} 、10 cm 土壤温度以及 10 cm 土壤体积比含水量的日平均变化趋势如图 3 所示。

2010 年该生态系统生长季的夜间呼吸速率呈三峰式变化(图 3(a))。生长季初期, 土壤体积比含水量较大(>20%), R_{eco} 随着土壤温度的升高而逐渐升高, 夜间平均值峰值达到 0.11 mgCO₂/(m²·s)。随着土壤含水量的急剧下降(谷值为 13%)(尽管在该时段土壤温度仍然保持上升趋势), R_{eco} 出现一定程度的下降。随着 7 月中旬一次降水过程的来临,

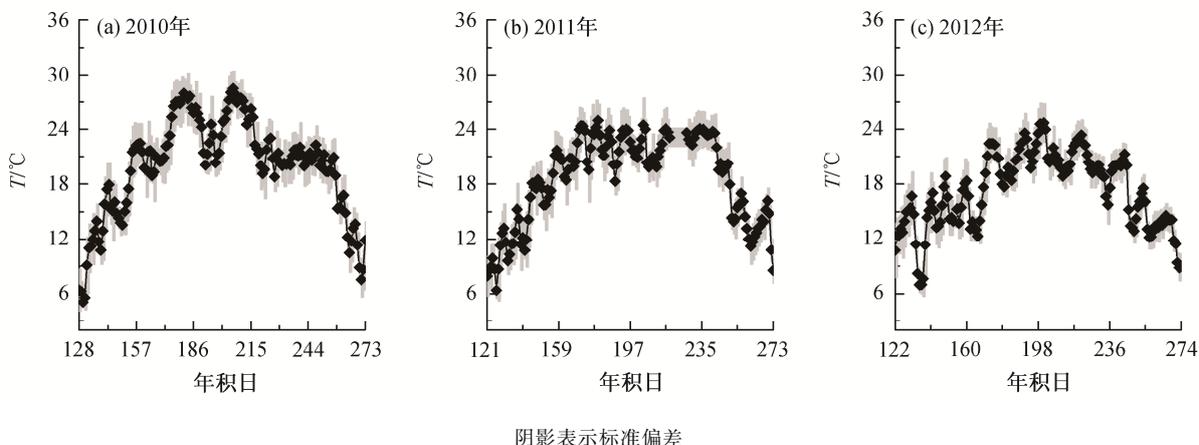


图 1 2010—2012 年生长季 10 cm 土壤温度日平均值变化

Fig. 1 Variation of daily averaged soil temperature at 10 cm depth during the growing season in 2010–2012

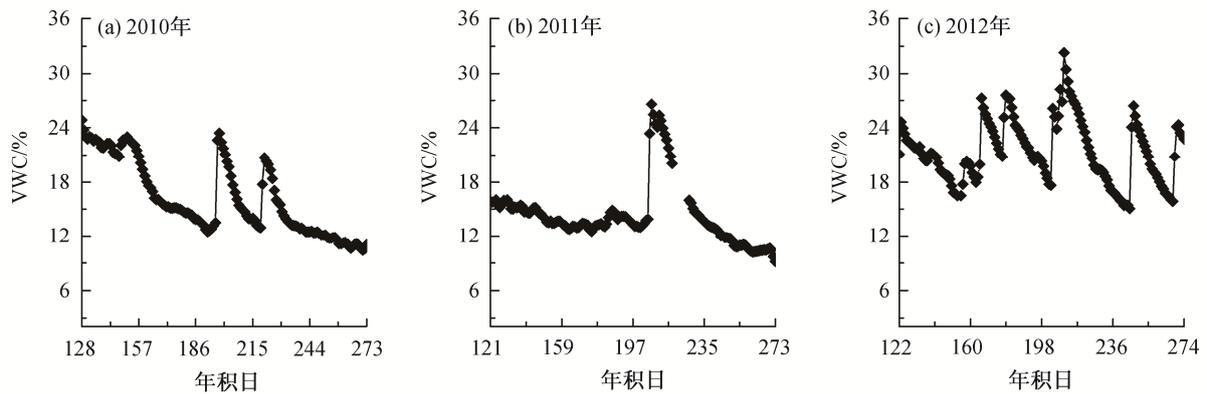
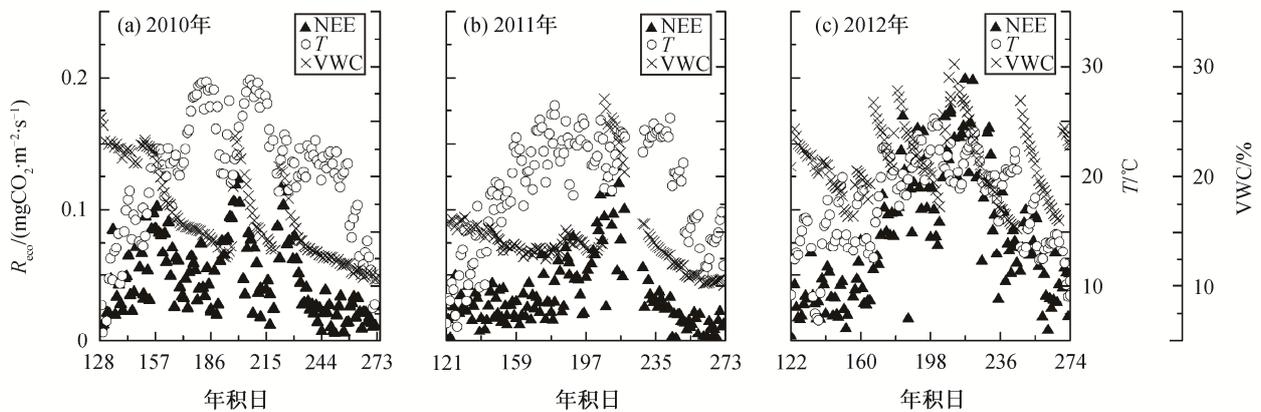


图2 2010—2012年生长季10 cm土壤VWC日平均变化

Fig. 2 Variation of daily averaged soil VWC at 10 cm depth during the growing season in 2010–2012

图3 2010—2012生长季夜间 R_{eco} 、10 cm土壤温度和10 cm土壤VWC日平均变化Fig. 3 Variations of daily averaged R_{eco} , soil temperature and soil VWC at 10 cm depth at night time during the growing season in 2010–2012

土壤含水量迅速增加, R_{eco} 也快速升高, 出现生长季第二个峰值, 夜间平均值峰值为 $0.13 \text{ mgCO}_2/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。此后, 随着土壤含水量的下降(谷值为 13%), R_{eco} 随之下降, 出现生长季的第二个谷值。 R_{eco} 的第三个峰值出现在 8 月上旬的降水过程之后, 夜间平均值峰值达到 $0.12 \text{ mgCO}_2/(\text{m}^2\cdot\text{s})$, 变化趋势与第二次峰值类似。生长季末期, 随着土壤温度和土壤含水量的同时下降, R_{eco} 迅速下降。

如图 3(b)所示, 2011 年较为干旱, 整个生长季只出现一次降水过程, 夜间 R_{eco} 呈现单峰变化, 土壤体积比含水量与生态系统呼吸速率都处于 3 年中最低水平。生长季初期, 土壤含水量有一定程度的降低, 而土壤温度逐渐升高, 在此期间 R_{eco} 基本上不变, 且维持在较低的水平。随着 7 月末一次降水过程的来临, 土壤含水量迅速增加, R_{eco} 也快速升

高, 达到生长季的峰值, 夜间平均值峰值达到 $0.13 \text{ mgCO}_2/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。之后, 随着土壤含水量的迅速下降以及土壤温度的逐渐降低, R_{eco} 急剧下降, 直至生长季末期。2011 年整个生长季 R_{eco} 的整体变化趋势与当年土壤体积比含水量的变化趋势相近。

如图 3(c)所示, 2012 年降水充沛, 土壤体积比含水量为 3 年中最高值, 且在整个生长季都处于较高水平($>15\%$)。2012 年 R_{eco} 整体变化趋势与土壤温度相近, 与土壤含水量的变化趋势相关性较弱, 仅在部分时段表现出随土壤含水量变化出现小幅波动的特征。随着土壤温度的逐渐升高, R_{eco} 也逐渐升高, 8 月上旬达到生长季的峰值, 并维持到 8 月中旬, 夜间平均值峰值达到 $0.20 \text{ mgCO}_2/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 。此后, 随着土壤含水量的迅速下降以及土壤温度的逐渐降低, R_{eco} 急剧下降, 直至生长季结束。

为了进一步探讨该生态系统 R_{eco} 与土壤温度和土壤体积比含水量的关系,图 4 给出 2010—2012 年生长季夜间生态系统 R_{eco} 对土壤体积比含水量和土壤温度的综合响应(图 4(g)~(i)中等值线图由观测数据薄板样条函数插值(thin-plate spline, TPS)平滑得到)。

2010 年,该草地生态系统 R_{eco} 随土壤温度升高的幅度逐渐增加,且增长速度随着土壤温度升高而加快,直至土壤温度达到 25℃左右;当土壤温度超过 25℃时, R_{eco} 随温度的增速有微弱减缓的趋势(图 4(a))。从图 4(d)可以看出,2010 年生态系统 R_{eco} 随土壤含水量的变化呈现锯齿状的变化趋势。土壤含水量在 10%~12%之间时,呼吸速率几乎不随土壤含水量的变化而变化;土壤含水量在 12%~20%之间时, R_{eco} 随着土壤含水量的增加而近似线性地增加;土壤含水量在 20%~25%之间时, R_{eco} 的分布非常离散,甚至出现很多非常低的值。这是由于 2010 年生长季初期土壤水分出现长达 31 天(年积日为 128~158)超过 20%的高值(图 3(a)),而该时段草地刚开始返青,土壤温度仍较低,呼吸作用较弱。也就是说,该锯齿状变化趋势是由 2010 年该生态系统水、热不同期导致的。由于呼吸作用受土壤含水量和土壤温度的共同影响,因此给出图 4(g)来进一步探讨土壤温度和土壤体积比含水量对夜间生态系统呼吸作用的综合影响。从图 4(g)可以看出,当土壤含水量小于 12%,且温度低于 20℃(土壤干冷,对应图 3(a)中生长季末期)时,呼吸速率的变化非常小;当土壤含水量介于 12%~20%之间时,呼吸速率随土壤温度和土壤含水量的增加而增大,且土壤含水量越大,呼吸速率达到高值所需的温度越低;土壤含水量大于 20%后,呼吸速率随土壤含水量的变化不显著,但随着土壤温度的增加而增加。

2011 年生态系统呼吸速率对土壤温度和土壤含水量的综合响应如图 4(b)、(e)和(h)所示。该年 R_{eco} 随土壤温度的变化趋势非常不明显,仅在土壤温度高于 17℃后,随着土壤温度升高, R_{eco} 有微弱的增大趋势。从图 4(e)可以看出,由于 2011 年生长季长期干旱,仅有一次显著的降水过程, R_{eco} 随土壤含水量变化呈现分段式不连续变化。土壤含水量在 10%~17%以及 20%~28%之间时, R_{eco} 随土壤含水量变化的分布比较分散,但土壤含水量在 20%~28%区间的呼吸速率整体上高于土壤含水量 10%~

17%区间段。土壤含水量 13%~15%区段出现的少数呼吸速率在 0.10 mgCO₂/(m²·s)附近的点,对应图 3(b)中 7 月上旬到中旬时段。该时段内尽管土壤含水量较低,但由于土壤温度上升较快,且生长季旺盛期即将来临,生态系统呼吸速率有所增加。从图 4(h)可以看出,土壤含水量小于 17%,且土壤温度低于 17℃时, R_{eco} 几乎不变;土壤含水量小于 17%,但土壤温度高于 17℃时,呼吸速率随土壤温度升高有微弱的增加;土壤含水量大于 20%时,呼吸速率比土壤含水量小于 17%的干旱时段有较显著的升高,但随土壤含水量和土壤温度的变化不显著(图 4(h)中土壤体积比含水量介于 17%~20%的点均由 TPS 插值所得,非源于实际观测,故这部分不予讨论)。由于 2011 年生长季初期和末期未出现降水,因此图 4(h)未出现图 4(g)中低温度、高土壤含水量条件下的低呼吸速率。

2012 年生态系统呼吸速率对土壤温度和土壤含水量的综合响应如图 4(c)、(f)和(i)所示。该年份降水充沛,整个生长季土壤含水量都大于 15%,草地长势为 3 年中最佳。 R_{eco} 随着土壤温度和土壤含水量的升高而增长的趋势在这 3 年中最显著,增速也最快。 R_{eco} 随土壤温度的变化基本上满足指数函数规律,随土壤含水量的变化近似为线性关系(图 4(c)和(f))。从图 4(i)可以看出,随着土壤含水量的增大,呼吸速率达到同等大小所对应的温度逐渐降低。

生态系统呼吸作用由复杂的生物和非生物因子控制,因为生态系统呼吸是地上植物的呼吸、根系的呼吸以及微生物活动等过程的综合。通常认为,温度和土壤水分是控制生态系统呼吸作用的主要因子,影响植物的生理活动和微生物的分解等^[9,20-25]。根据该生态系统 2010—2012 年呼吸速率随土壤温度和土壤含水量的变化规律,可以做如下总结。

1) 该生态系统的呼吸作用与生长季的气候特征有密切的关系,受到土壤温度和土壤含水量的共同影响,雨水充沛年份的呼吸速率总体上高于干旱年份。

2) 水分为该生态系统呼吸作用的重要限制因子,在较干旱的年份(2010 和 2011 年),呼吸速率的整体变化趋势与水分的变化趋势密切相关;在雨水充沛的年份,呼吸速率的变化趋势与土壤温度的变化趋势更相近。

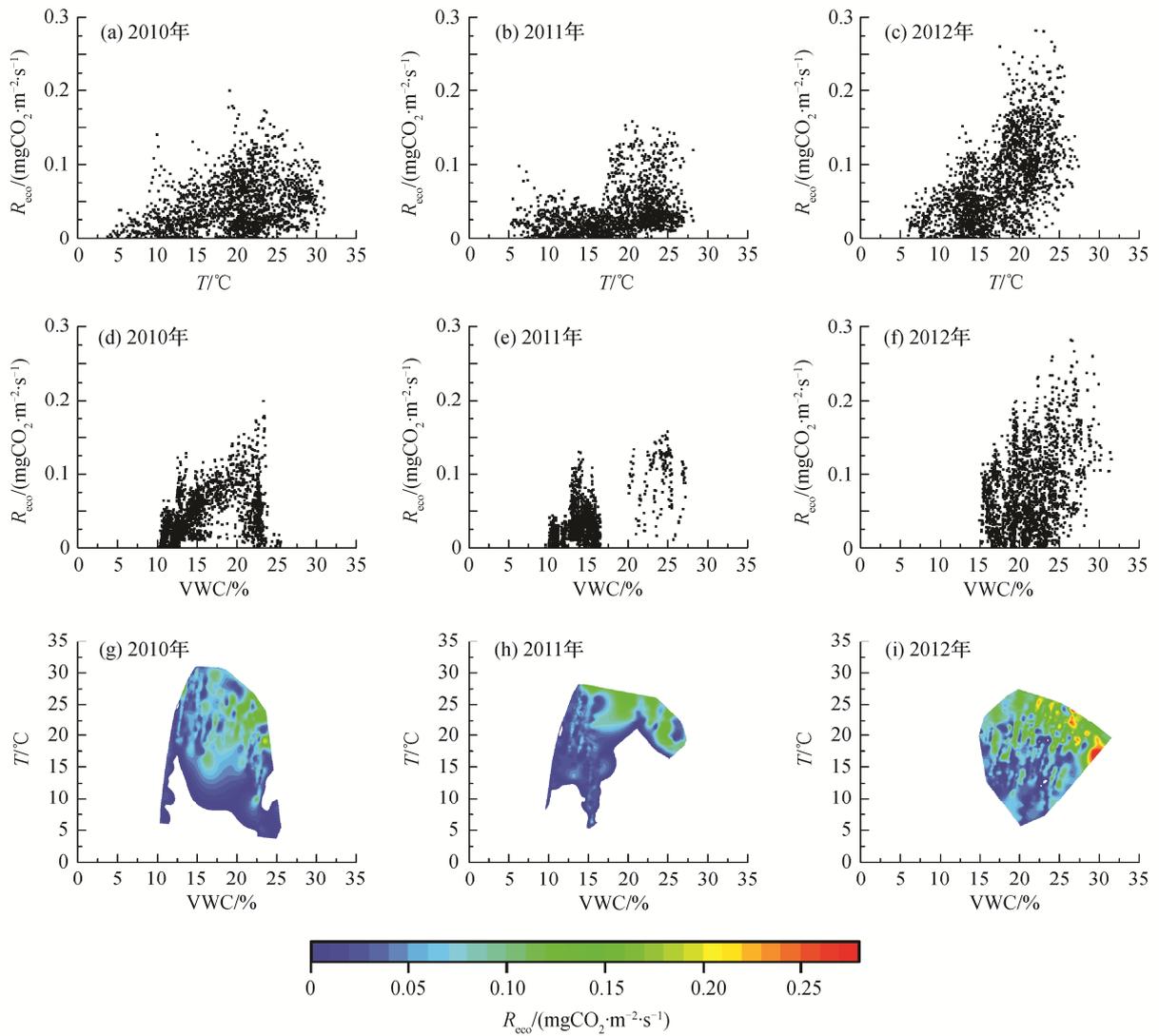


图 4 2010—2012 年生长季夜间 R_{eco} 对 10 cm 土壤温度和 10 cm 土壤 VWC 的综合响应

Fig. 4 Responses of R_{eco} at night to changes in soil temperature and VWC at 10 cm depth during the growing season in 2010–2012

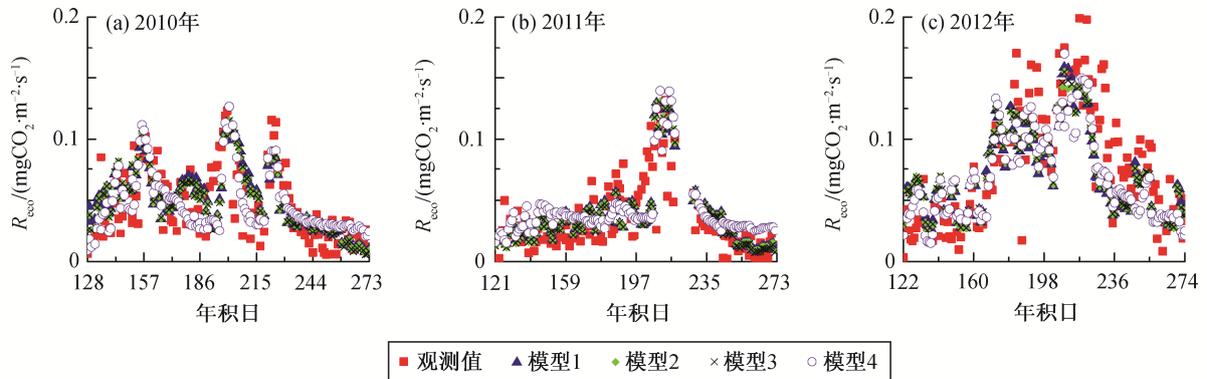


图 5 2010—2012 年生长季生态系统夜间 R_{eco} 的日平均变化特征(观测值与模拟值)

Fig. 5 Variations of daily averaged R_{eco} (observed vs. modeled) at night during the growing season in 2010–2012

3) 在雨水充沛的年份,呼吸速率随土壤温度和土壤含水量增加而增加的趋势比干旱年份更显著。

4) 根据生态系统呼吸对土壤含水量的响应的不同,可将 2010 和 2011 年土壤含水量分为 3 个区间(<12%, 12%~20%, >20%)进行讨论。土壤含水量 <12% 时,土壤含水量和土壤温度的变化对呼吸速率的影响都很小;土壤含水量介于 12%~20% 之间时,呼吸速率随着土壤含水量的增加而显著增加;土壤含水量 >20% 时,呼吸速率对土壤含水量变化不敏感,对温度变化敏感。在较湿润的 2012 年,未发现呼吸速率随土壤含水量的变化存在类似的分段现象。

5) 在非常干旱的 2011 年,土壤温度存在一个阈值(17℃左右)。低于该阈值时,呼吸速率几乎不随土壤温度的变化而变化。

6) 在这 3 年的生长季,均表现出随土壤含水量的增大,呼吸速率达到同等大小所对应的温度逐渐降低的趋势。

Reichstein 等^[20]在总结前人研究成果后指出,土壤含水量升高的过程对生态系统呼吸作用的影响主要分为 3 个阶段: 1) 在干旱条件下,土壤含水量的增长会强烈地刺激生物代谢活动,使呼吸速率增加; 2) 当土壤含水量处于理想值附近的区间时,含水量的变化对呼吸速率的影响较小; 3) 当土壤含水量接近田间持水量(饱和)时,呼吸作用将受到抑制。有研究报道,上述第一个阶段的土壤体积比含水量阈值在 11%~19% 之间^[21-24]。在本研究中,草原在不同土壤含水量区间的表现与 Reichstein 等^[20]的结论有 3 点不同: 1) 土壤含水量对呼吸速率的影响在干旱年份和湿润年份表现出不同的特征; 2) 当土壤非常干旱(如 2010 和 2011 年土壤含水量低于 12% 的时段)时,呼吸速率基本上不随土壤温度和土壤含水量的变化而变化; 3) 由于本研究中土壤体积比含水量高于 27% 的数据较少,因此有关土壤含水量达到饱和后呼吸作用是否受到抑制还不明确。产生这种差异的原因可能在于,Reichstein 等^[20]总结的研究工作侧重于土壤中微生物呼吸对土壤含水量的响应,而不同生态系统中呼吸作用中各个组分的比重是不同的,且微生物与植被种类不同,对含水量的响应也不相同。该草原生态系统的呼吸作用各组分对土壤含水量的响应还有待更多的其他观测实验数据(如对呼吸作用的不同组分分别进行研究)来

验证。

2.2 生态系统呼吸模型的模拟结果

图 5 为 2010—2012 年该生态系统生长季夜间 NEE 观测结果以及 4 种呼吸模型的模拟结果。结合图 4 中土壤体积比含水量的变化可以发现,模拟值受土壤体积比含水量的影响较明显,与土壤体积比含水量的变化趋势相近。

生长季初期(5 月),草原植物处于返青阶段,土壤温度较低。相对于观测值,4 种呼吸模型的模拟结果都出现不同程度的低估。

生长季中期(6—8 月)为草原生态系统碳交换的关键时期。由于该生态系统 2010 和 2011 年经历了干旱过程,土壤含水量成为这两年限制植物生长和土壤微生物活动的因子。通过图 3(a)和(b)与图 5(a)和(b)的对比可以发现,各模型可以良好地表现干旱条件下土壤含水量对草原呼吸作用的限制,模拟结果与实际观测结果变化趋势接近,但在 2011 年 7 月一次强降水发生后,模拟结果随着土壤体积比含水量的骤升而骤升,与观测到的呼吸速率逐渐升高的情况不一致。这是因为呼吸模型的模拟结果取决于土壤温度和土壤含水量,当土壤含水量迅速上升时,模拟结果也迅速上升,但实际的生态系统呼吸过程对土壤含水量变化的响应需要一定的时间,其变化过程是渐进的。2012 年降水较多,在整个生长季土壤含水量均较高,对比图 3(c)与图 5(c)可以发现,该年模拟结果的趋势更接近土壤体积比含水量的变化趋势,在温度较高的 7—8 月,模拟结果比观测值低。在土壤水分充足的情况下,模型没能充分地揭示温度对生态系统呼吸作用的影响。

生长季末期(9 月),草原植被开始枯黄。在 2010 和 2011 年该时段,土壤较为干旱,模型模拟结果比观测值高; 2012 年土壤水分充足,该时段模拟结果比观测值低,与生长季中期情况一致。

结合图 5 中各模型的表现与表 1 中各模型的统计参数可以发现,模型 4 的模拟效果比其他 3 个模型更接近实际观测结果,这与模型中 Q_{10} 项综合了土壤温度和土壤体积比含水量的函数结构有关。因此,本研究选择模型 4 对白天的呼吸速率进行模拟,并以此为基础,进一步计算生态系统的 GPP。

锡林郭勒草原处于半干旱地区,全年降水量较低,土壤含水量会限制生态系统的呼吸作用。在这种情况下,Lloyd-Taylor 温度驱动模型^[9]明显不适

表 1 各模型拟合结果及统计参数
Table 1 Fitting results and statistical parameters of four models

模型	模型参数						统计参数		
	R_{ref}	E_0	a	b	c	d	R^2	RMSE	BE
模型 1	9.71×10^{-1}		0.07	2.10			0.62	2.50×10^{-2}	-2.53×10^{-4}
模型 2	8.11×10^{-4}	3.21×10^2	25.40	-36.58			0.61	2.84×10^{-2}	1.15×10^{-4}
模型 3	2.39×10^{-1}	3.19×10^2	151.76				0.63	2.45×10^{-2}	-6.40×10^{-3}
模型 4	2.32×10^{-2}		27.69	0.10	27.41	-9.27	0.64	2.44×10^{-2}	1.14×10^{-4}

用。 Q_{10} 模型由于其独特的结构在本研究中表现最好,但是却只能解释锡林郭勒针茅草原生态系统呼吸作用的64%,低于该模型在亚热带和温带树林生态系统的表现(78%~87%)^[12]。可能的原因是不同的生态系统对于干旱胁迫的承受能力有所不同,具体的原因将在后续工作中探究。

2.3 生态系统碳交换特征

2.3.1 生态系统 NEE

从图6可以看到,2010—2012年生长季NEE均有明显的日变化特征,日变化整体趋势相似,上午06:00和下午18:00左右为碳平衡状态,上午09:00左右NEE达到最大值,夜间变化平缓,几乎没有起伏。白天NEE最大值出现在上午09:00左右的可能原因是,正午太阳辐射过强时,植物气孔关闭,光合作用受到一定程度的抑制,因此光合作用的最大值出现在上午,导致NEE最大值也出现在上午。在内蒙草原碳通量的其他研究中,也发现类似特征^[26]。2011年,由于干旱胁迫的影响,白天和夜间的NEE绝对值均最小,白天最大值为-0.09

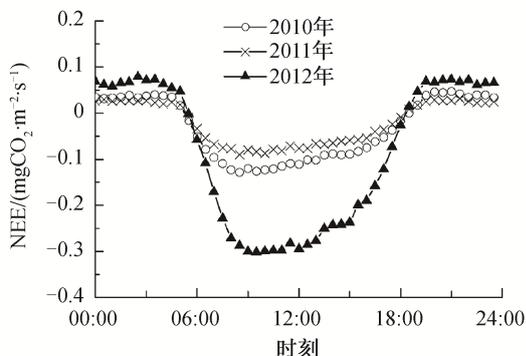


图 6 2010—2012 年生长季 NEE 平均日变化
Fig. 6 Diurnal variation of averaged NEE during the growing season in 2010-2012

$\text{mgCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。2012年白天和夜间NEE绝对值均明显高于2010和2011年,白天最大值达到-0.30 $\text{mgCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,约为2011年的3.5倍。2010年的NEE介于2011年与2012年之间,白天的最大值为-0.13 $\text{mgCO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 。

2.3.2 生长季碳交换量的年际变化

根据夜间的呼吸速率,拟合得到表1中模型4的各个参数。运用模型4对2010—2012年整个生长季白天的呼吸作用进行模拟,得到 R_{eco} 的日累积值。再结合NEE的观测值计算出GPP,并将 R_{eco} ,NEE和GPP交换的 CO_2 日累积量转换为净碳质量,即得到2010—2012年生长季碳交换3个组成部分(GPP, R_{eco} 和NEE)日累积量的时间变化特征(图7)。这3年的生长季,该草原生态系统均处于碳吸收状态,但植物的光合作用和呼吸作用都与土壤温度和土壤含水量有关,因此碳吸收能力强弱存在显著的年际差异。

如图7(a)所示,2010年生长季早期(5月),土壤水分充足,草原返青早,随着温度升高,光合作用逐渐增强,达到碳吸收峰值。生长季中期,降水偏少,同时土壤温度较高,直到生长季结束, R_{eco} 和GPP只随着土壤含水量略有起伏,NEE则逐渐降低,个别天数出现 R_{eco} 超过GPP的现象。整个生长季中NEE日累积量最大值为-2.57 $\text{gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$,平均值为-0.76 $\text{gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$ 。

如图7(b)所示,2011年生长季,由于受到干旱胁迫,土壤水分成为碳交换的最大限制因子,大部分时段 R_{eco} 和GPP随着土壤含水量有微弱的起伏,碳吸收强度为3年中最低(NEE日累积量平均值为-0.47 $\text{gC}/(\text{m}^2 \cdot \text{d})$)。只在7月的一次强降水过程之后,随着土壤含水量的上升, R_{eco} 和GPP日累积量才略有升高,此时NEE日累积量达到最大值-2.13

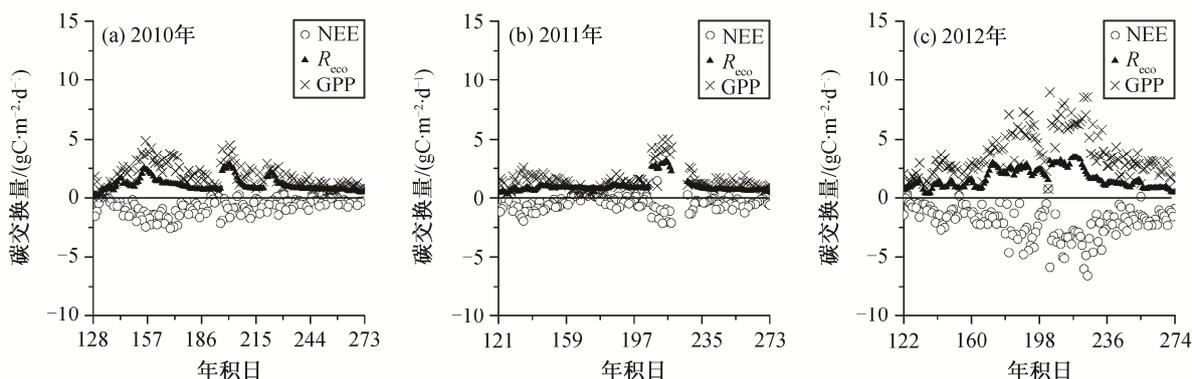


图 7 2010—2012 年生长季 GPP, R_{eco} 和 NEE 日累积量的变化特征

Fig. 7 Time-courses of daily sum of NEE, R_{eco} and GPP during the growing season in 2010–2012

$gC/(m^2 \cdot d)$, 小于 2010 和 2012 年。

如图 7(c)所示, 2012 年生长季降水充沛, 草原碳交换受土壤水分的限制作用不明显, 草原整体上呈现强的碳吸收状态, 整个生长季只在 6 月的一次土壤水分亏缺过程中碳吸收受到明显的抑制, R_{eco} , NEE 和 GPP 的日累积量变化趋势呈现与温度变化相似的单峰型分布, NEE 日累积量平均值为 $-2.03 gC/(m^2 \cdot d)$ 。随着 7 月温度到达最高值, GPP, R_{eco} 和 NEE 日累积量都达到最大值, 其中 NEE 日累积量最大值为 $-6.55 gC/(m^2 \cdot d)$ 。

根据 2010—2012 年生长季 NEE, R_{eco} 和 GPP 逐月累积量及总累积量(表 2), 结合前面的分析, 可知由降水引起的土壤含水量变化是影响该生态系统净碳交换量的重要环境因子。不同年份生长季的 NEE, GPP 和 R_{eco} 总量的比值如下: $NEE_{2012}/NEE_{2010}=2.81$, $GPP_{2012}/GPP_{2010}=2.08$, $R_{eco2012}/R_{eco2010}=1.57$, $NEE_{2012}/NEE_{2011}=4.51$, $GPP_{2012}/GPP_{2011}=2.68$, $R_{eco2012}/R_{eco2011}=1.78$ 。据此发现, 干旱胁迫对光合作用(GPP)的影

响大于呼吸作用(R_{eco}), 导致 NEE 的年际变化比 GPP 和 R_{eco} 更大, Nagy 等^[2]和伏玉玲等^[27]的研究也发现相似的结果。不同年份生长季 R_{eco} 与 GPP 总量的比值如下: $(R_{eco}/GPP)_{2010}=0.59$, $(R_{eco}/GPP)_{2011}=0.67$, $(R_{eco}/GPP)_{2012}=0.44$, 说明越干旱的年份, 呼吸作用消耗的碳占光合作用固定的碳的比例越大。

杜群等^[28]研究了 3 个中纬度半干旱草原生态系统 2007—2008 年生长季的碳交换过程, 整个生长季 NEE 累积量分别为 $-68 \sim -50$, $-109 \sim -55$, $-73 \sim 0.32 gC/m^2$, Nagy 等^[2]则发现中纬度欧洲人工管理的沙土草地 2003—2004 年总 NEE 在 $-188 \sim 80 gC/m^2$ 之间。本研究中, 锡林郭勒半干旱区针茅草原 2010 至 2012 年生长季的 NEE 累积量在 $-310.05 \sim -68.75 gC/m^2$ 之间, 其碳吸收能力略高于其他几种中纬度草原。

草原生态系统一般表现为碳汇, 在经历干旱胁迫的时候, 碳吸收强度会减小^[23,27-28], 甚至由碳汇向碳源转变^[2,27]。本研究中, 该生态系统 2011 年经

表 2 2010—2012 年生长季 NEE, R_{eco} 和 GPP 月累积量(gC/m^2)
Table 2 Monthly sum of NEE, R_{eco} and GPP during growing season in 2010–2012 (gC/m^2)

月份	2010 年			2011 年			2012 年		
	NEE	R_{eco}	GPP	NEE	R_{eco}	GPP	NEE	R_{eco}	GPP
5	-14.15	21.65	35.73	-25.43	22.38	47.83	-32.96	30.02	62.41
6	-45.09	42.68	87.78	-1.43	24.70	26.13	-49.53	52.49	102.02
7	-26.14	40.29	66.43	-10.65	39.84	50.50	-89.03	76.97	166.00
8	-16.93	32.60	49.53	-17.36	32.13	49.49	-87.86	58.94	146.80
9	-7.96	20.10	28.05	-13.93	19.70	33.63	-50.67	27.90	78.61
总和	-110.28	157.32	267.52	-68.79	138.75	207.57	-310.05	246.32	555.85

历了较强的干旱过程,在6月末由碳汇转变为微弱的碳源,并持续数天,该月的NEE累积量也为3年中的最小值(-1.43 gC/m²)。

3 结论

本文利用锡林浩特国家气候气象台涡度协方差通量观测系统记录的湍流数据和土壤温度、湿度数据,分析典型半干旱区针茅草原生态系统2010—2012年的呼吸速率(R_{eco}),净碳交换速率(NEE)和总初级生产力(GPP),并讨论了该生态系统呼吸过程的主要影响因子以及不同呼吸模型的适用性,主要结论如下。

1) 该生态系统呼吸作用与生长季的气候特征有密切关系,呼吸速率受土壤温度和土壤含水量的共同影响。在较干旱的年份(2010和2011年),呼吸速率的整体变化趋势与土壤体积比含水量的变化密切相关。根据生态系统呼吸对不同土壤体积比含水量的响应不同,可将土壤体积比含水量分为3个区间(<12%, 12%~20%, >20%)进行讨论。在雨水充沛的年份(2012年),呼吸速率的变化趋势与土壤温度的变化趋势更相近。

2) 由于综合了土壤温度和土壤体积比含水量的独特函数结构, Q_{10} 呼吸模型在本研究中的表现优于其他3种连乘模型,能够解释锡林郭勒针茅草原生态系统呼吸作用的64%,比其他3个模型更接近实际观测结果。但是, Q_{10} 呼吸模型在以下方面仍有待改进:在土壤水分充足的条件下,模型没能充分地揭示温度对生态系统呼吸作用的影响;在生长季初期土壤温度较低以及生长季末期土壤含水量较小的情况下,模型模拟值偏大。

3) 2010—2012年生长季,锡林浩特草原整体上呈碳吸收状态,3年生长季的NEE分别为-110.28, -68.79和-310.05 gC/m²。降水的时空分布不均引起的土壤含水量年际变化是影响该生态系统净碳交换速率的重要环境因子,干旱胁迫对光合作用的影响大于呼吸作用,导致NEE的年际变化比GPP和 R_{eco} 更明显,且干旱的年份呼吸作用释放的碳占植被光合作用固定的碳的比例更大。

本研究发现,生态系统的生物因子对呼吸作用的影响不可忽视。后续工作中将引入基于遥感反演的植被GPP来发展呼吸模型,以期改善模型的模拟效果。此外,半干旱地区生态系统的碳交换与水热交换密切相关,分析它们之间的交互影响也是下

一步工作的重点。

致谢 研究工作得到锡林浩特国家气候气象台王英舜高级工程师和辽宁省气象科学研究所李荣平博士的支持和帮助,在此表示衷心感谢。

参考文献

- [1] White R, Murray S, Rohweder M. Pilot analysis of global ecosystems: grassland ecosystems. Washington DC: World Resources Institute, 2000
- [2] Nagy Z, Pinter K, Czobel S, et al. The carbon budget of semi-arid grassland in a wet and a dry year in Hungary. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2007, 121(1/2): 21–29
- [3] 钟华平, 樊江文, 于贵瑞, 等. 草地生态系统碳循环研究进展. *草地学报*, 2005, 13(增刊 1): 67–73
- [4] 郝彦宾, 王艳芬, 孙晓敏, 等. 内蒙古羊草草原碳交换季节变异及其生态学解析. *中国科学: 地球科学*, 2006, 36(增刊 1): 174–182
- [5] 叶笃正, 陈泮勤. 中国的全球变化预研究. 北京: 地震出版社, 1992
- [6] Byrne K A, Kiely G. Partitioning of respiration in an intensively managed grassland. *Plant and Soil*, 2006, 282(1): 281–289
- [7] 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
- [8] Reichstein M, Tenhunen J D, Rouspard O, et al. Ecosystem respiration in two Mediterranean evergreen Holm Oak forests: drought effects and decomposition dynamics. *Functional Ecology*, 2002, 16(16): 29–39
- [9] Lloyd J, Taylor J A. On the temperature dependence of soil respiration. *Functional Ecology*, 1994, 8(3): 315–323
- [10] Zhao Z M, Zhao C Y, Yan Y Y, et al. Interpreting the dependence of soil respiration on soil temperature and moisture in an oasis cotton field, central Asia. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2013, 168(11): 46–52
- [11] Balogh J, Pinter K, Fóti S, et al. Dependence of soil respiration on soil moisture, clay content, soil organic matter, and CO₂ uptake in dry grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(5): 1006–1013
- [12] 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: 地球科学, 2004, 34(增刊 2): 84-94
- [13] Suyker A E, Verma S B. Gross primary production and ecosystem respiration of irrigated and rainfed maize-soybean cropping systems over 8 years. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2012, 165(6): 12-24
- [14] Richardson A D, Hollinger D Y. Statistical modeling of ecosystem respiration using eddy covariance data: maximum likelihood parameter estimation, and Monte Carlo simulation of model and parameter uncertainty, applied to three simple models. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 131: 191-208
- [15] 王英舜, 史激光. 典型草原区生长季大气 CO₂ 浓度特征分析. *中国农学通报*, 2010, 26(13): 363-365
- [16] 贺俊杰. 典型草原 CO₂ 通量变化特征对环境因子的响应. *中国农学通报*, 2014, 30(34): 107-111
- [17] 李金花, 潘浩文, 王刚. 内蒙古典型草原退化原因的初探. *草业科学*, 2004, 21(5): 49-51
- [18] 姜海梅, 刘树华, 张磊, 等. EBEX-2000 湍流热通量订正和地表能量平衡闭合问题研究. *北京大学学报(自然科学版)*, 2013, 39(3): 443-451
- [19] 姜海梅, 刘树华, 刘和平. 非均匀灌溉棉田能量平衡特征研究. *地球物理学报*, 2012, 55(2): 428-440
- [20] Reichstein M, Rey A, Freibauer A, et al. Modeling temporal and large-scale spatial variability of soil respiration from soil water availability, temperature and vegetation productivity indices. *Global Biogeochemical Cycles*, 2003, 17(4): 1104-1119
- [21] Pavidson E A, Belk E, Boone R. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 1998, 4(2): 217-227
- [22] Xu M, Qi Y. Soil-surface CO₂ efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California. *Global Change Biology*, 2001, 7(6): 667-677
- [23] Wen X F, Yu G R, Sun X M, et al. Soil moisture effect on the temperature dependence of ecosystem respiration in a subtropical Pinus plantation of south-eastern China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2006, 137(3/4): 166-175
- [24] Jassal R S, Black T A, Novak M D, et al. Effect of soil water stress on soil respiration and its temperature sensitivity in an 18-year-old temperate Douglas-fir stand. *Global Change Biology*, 2008, 14(6): 1-14
- [25] Suyker A E, Verma S B, Burba G G. Interannual variability in net CO₂ exchange of a native tallgrass prairie. *Global Change Biology*, 2003, 9(2): 255-265
- [26] 李婧, 刘树华, 茅宇豪, 等. 不同生态系统 CO₂ 通量和浓度特征分析研究. *地球物理学报*, 2006, 49(5): 1298-1307
- [27] 伏玉玲, 于贵瑞, 王艳芬, 等. 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. *中国科学: 地球科学*, 2006, 36(增刊 1): 183-193
- [28] 杜群, 刘辉志, 冯健武, 等. 半干旱区草原生态系统的碳交换特征. *中国科学: 地球科学*, 2012, 42(5): 711-722