

DOI: 10.5846/stxb202107292057

马文婧, 李英年, 张法伟, 韩琳. 青海湖北岸草甸草原 CO₂ 通量年际动态及其驱动机制. 生态学报, 2023, 43(3): 1102–1112.

Ma W J, Li Y N, Zhang F W, Han L. Interannual dynamics and driving mechanism of CO₂ flux in meadow grassland on the north shore of Qinghai Lake. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(3): 1102–1112.

青海湖北岸草甸草原 CO₂ 通量年际动态及其驱动机制

马文婧^{1,2}, 李英年³, 张法伟^{3,*}, 韩琳²

¹ 海北藏族自治州气象台, 西海 810200

² 成都信息工程大学大气科学学院, 成都 610200

³ 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001

摘要: 青藏高原草甸草原是生态系统中重要的植被类型, 准确评估高寒草甸草原生态系统碳源汇状况及碳储量变化尤为重要。基于涡度相关系统观测, 分析了 2009 年至 2016 年 8 年期间青海湖北岸草甸草原环境因子以及碳通量的变化特征, 运用结构方程模型 (SEM) 分析环境因子对总初级生产力 (GPP)、净生态系统 CO₂ 交换量 (NEE)、生态系统呼吸 (*Re*) 的调控机制。结果表明: 2009—2016 年 8 年 NEE 日均值在 -2.02—0.88 gC m⁻² d⁻¹ 之间, 5—9 月 NEE 为负值, 表现为碳吸收, 雨热同期的 6、7、8 月是 CO₂ 净吸收最强的时期, 平均每月吸收 CO₂ 39.85 gC m⁻² month⁻¹, NEE 负值日数约占全年的 48%, 10 月—翌年 4 月为正值, 表现为碳释放, 初春 3 月和秋末 11 月是 CO₂ 净释放最强的时期; *Re* 日均值为 1.69 gC m⁻² d⁻¹, 受季节温度的影响, 呈夏季强, 冬季弱的态势, 夏季的生态系统呼吸强度大约是冬季的 8 倍, 秋季较春季呼吸强度更大; GPP 日均值为 3.15 gC m⁻² d⁻¹, 随着光照辐射强度不断增大, 生长季的光合生产能力显著强于非生长季, 夏季最强, 秋季较春季更强。从年际尺度分析可得研究区为一碳汇区, 8 年平均碳吸收强度为 63.51 gC m⁻² a⁻¹, 2015 年碳吸收最强 NEE 为 -95.80 gC m⁻² a⁻¹, 2016 年碳吸收最弱 NEE 为 -30.60 gC m⁻² a⁻¹。通过 SEM 分析可得: 气温 (*Ta*) 对 *Re* 和 GPP 有显著提高的作用, GPP 对 NEE 有极显著负响应, 而 *Re* 对 NEE 有极显著提高作用。暗示在气候变暖的背景下, 未来气温升高, 青海湖北岸草甸草原生态系统碳汇功能可能会加强。

关键词: CO₂ 通量; 草甸草原; 结构方程; 驱动机制; 碳汇功能

Interannual dynamics and driving mechanism of CO₂ flux in meadow grassland on the north shore of Qinghai Lake

MA Wenjing^{1,2}, LI Yingnian³, ZHANG Fawei^{3,*}, HAN Lin²

¹ Haibei Tibetan Autonomous Prefecture Meteorological Bureau, Xihai 810200, China

² College of Atmospheric Sciences, Chengdu University of Information Technology, Chengdu 610200, China

³ Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China

Abstract: The Qinghai-Tibet Plateau meadow steppe is an important vegetation type in the ecosystem. It is particularly important to accurately assess the carbon source-sink status and carbon storage changes of the alpine meadow-steppe ecosystem. Based on the observation of eddy correlation system, the change characteristics of environmental factors and carbon flux in the meadow steppe on the north bank of Qinghai Lake from 2009 to 2016 were analyzed. The structural equation model (SEM) was used to analyze the regulatory mechanism of environmental factors on total primary productivity (GPP), net CO₂ exchange capacity (NEE) and respiration (*Re*). The results showed that the daily mean value of NEE from 2009 to 2016 ranged from -2.02 to 0.88 gC m⁻² d⁻¹, and NEE was negative from May to September, representing

基金项目: 国家自然科学基金项目 (41877547); 国家林业和草原局经济发展研究中心业务委托项目 (JYFL-2021-0020); 科技部基础资源调查专项 (2019FY101300)

收稿日期: 2021-07-29; **网络出版日期:** 2022-10-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: fwzhang@nwipb.cas.cn

carbon absorption. The net absorption of CO₂ in June, July and August of rain-hot period was the strongest, with the average absorption of CO₂ of 39.85 gC m⁻² month⁻¹ per month, the number of NEE negative days accounted for about 48% of the whole year. It was positive from October to April of the next year, showing carbon release. The net CO₂ release was the strongest in early spring, March and late autumn, November. The daily mean value of *Re* was 1.69 gC m⁻² d⁻¹, which was strong in summer and weak in winter due to the influence of seasonal temperature. The ecosystem respiration intensity in summer was about 8 times that in winter, and the intensity in autumn was higher than that in spring. The daily average of GPP was 3.15 gC m⁻² d⁻¹. With the increasing of light radiation intensity, the photosynthetic productivity in growing season was significantly stronger than that in non-growing season, while it was strongest in summer and stronger in autumn than in spring. According to the interannual scale analysis, the study area was a carbon sink area, and the average carbon absorption intensity in 8 years was 63.51 gC m⁻² a⁻¹, the highest NEE of carbon absorption in 2015 was -95.80 gC m⁻² a⁻¹, and the lowest NEE of carbon absorption in 2016 was -30.60 gC m⁻² a⁻¹. SEM analysis showed that air temperature (*Ta*) significantly improved *Re* and GPP, GPP had a very significantly negative response to NEE, and *Re* had a very significant improvement to NEE. It is suggested that under the background of climate warming and future temperature rise, the carbon sink function of meadow grassland ecosystem in the north bank of Qinghai Lake may be strengthened.

Key Words: CO₂ flux; meadow steppe; structural equation; driving mechanism; carbon sink function

20 世纪 70 年代以来,全球气温以逐 10 年 0.17 °C 的速度上升,扭转了过去 8000 年的降温趋势,并影响了生态系统的健康^[1-2]。在过去 260 年里,从 1750 年到 2018 年大气 CO₂ 浓度约增加了 47%^[3]。因此,碳通量作为生态系统不可或缺的一部分,已经成为全球气候变化研究领域最广泛的课题之一。青藏高原是重要的气候调节器和生态关键区,有“中华水塔”和“世界第三级”之称,在当今全球气候变化情形下,草原作为高原主体生态系统之一,在全球生态系统碳源汇和碳循环过程中扮演着重要角色,因此得到国内外学者的广泛关注,成为全球变化研究领域的热点问题。草地以其高敏感性和分布面积广泛在生态系统中扮演着极其重要的作用,高寒草地因处于强辐射、低气温地区,常被预期为“碳汇”区,但实质上高寒草地碳源汇状况有较大的年际变化。研究表明克氏针茅草原生态系统生长季表现为明显的碳汇^[4];Barcza 等测定了 2 年匈牙利西部半天然草地的碳通量,均为碳汇^[5];而温带草地生态系统大多数为碳平衡状态^[6];高寒草地随水热等环境因子的季节分配和年际变异而发生“源-汇”和“汇-源”的转变^[7],这将对气候变化情形下碳通量的预测带来诸多的不确定性。草甸草原主要分布于青藏高原海拔相对较低,温度相对较高的地区,是高原重要的植被类型之一,就维持生态系统健康和资源可持续利用的地位不容忽视^[8]。因此,研究青藏高原草甸草原生态系统的 CO₂ 通量特征及其影响因子对评价青藏高原生物地球化学循环以及全球变化的响应和反馈具有重要的科学意义^[9]。通过分析 2009 年到 2016 年 8 年的碳通量变化规律以及环境因子的调控机制,探讨不同时间尺度的碳通量动态变化状况,以期高纬度高海拔地区草地碳循环研究提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概述

研究地点位于青海省海北牧业气象试验站观测基地,观测场地理位置位于 100°51'E,36°57'N,海拔高度为 3140.0 m,年均降水量为 391.9 mm,年均气温为 0.5 °C,年日照时数为 2912.7 h。该地区位于青藏高原腹地,青海湖北岸,为典型高原大陆性半干旱气候。其观测场地地势平坦,植被分布均匀,下垫面为高寒草甸草原植被。观测场植被以西北针茅(*Stipa sareptana* var. *krylovii*)为优势种,伴生种有猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、矮嵩草(*Kobresia humilis*)、冷地早熟禾(*Poa crymophila*)、斜茎黄芪(*Astragalus adsurgens*)等,植物生长末期平均高度在 20—30 cm,盖度 90%以上。土质为沙壤土,土壤发育年轻,粗骨性强^[10]。

1.2 数据观测和处理

研究区 CO₂ 通量以涡度相关系统方法观测, 通量塔设置于观测场地势平坦开阔且“风浪区”足够大的中心区域。该涡度相关系统包括开路 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)。观测高度设置为离地面 2.5 m 高, 采样频率为 10 Hz, 每隔半小时输出一次观测平均值, 每年 4 月底用 CO₂ 标准气体和高纯氮对 LI-7500 开路 CO₂/H₂O 快速红外分析仪进行标定。所用气象要素数据为附近 5 m 处的同步气象观测值。由于供电间断、仪器故障、探头结露等非可控因素, 通量塔采集到的原始数据缺失或异常现象是不可避免的^[11]。本文中所有通量初始数据均经过质量控制, 处理标准按照 ChinaFLUX 推荐的流程进行^[12], 即, 先经过 WPL 校正^[13], 再以 $|NEE| < 1.0 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 作为阈值, 设 10 天数据为窗口, 3σ (标准差) 为标准进行异常数据的剔除。对于夜间观测 ($PPFD < 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 湍流发生不理想的情况, 筛除摩擦速度 $u^* < 0.15 \text{ m/s}$ 所对应的通量数据。对于较短时间缺失 (小于 2 小时) 的通量数据, 用线性内插法进行插补处理。对于长时间缺失的通量数据, 先用有效通量数据和环境因子构建非线性回归方程, 然后利用缺失通量数据对应的环境因子和此方程完成数据插补。

本研究夜间通量数据 ($R_{\text{eco},n}$) 采用 5 cm 土壤温度 (T_s) 的 Van't Hoff 函数 (公式 (1)) 进行插补, 生长季白天的通量数据利用与 PPFD 的 Michaelis-Menten 函数 (公式 (2)) 进行插补^[14-15]。

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

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

式中, $R_{\text{eco},\text{ref}}$ 为 10 °C 时生态系统的参考呼吸速率, Q_{10} 为生态系统呼吸熵 (呼吸随温度升高 10 °C 所增加的倍数), $R_{\text{eco},d}$ 为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。

涡度相关系统无法直接测得生态系统总初级生产力 (GPP) 和生态系统呼吸 (Re), 需要公式外推得到。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 ($R_{\text{eco},d}$), 就可得到生态系统的总呼吸量 (Re), 进而日 GPP 由 Re 减去 NEE 可得生态系统总初级生产力 (GPP), 如式 (3) 所示, 日 Re 为白天呼吸 ($R_{\text{eco},d}$) 和夜间呼吸 ($R_{\text{eco},n}$) 之和。NEE 正负值分别代表生态系统对 CO₂ 的释放和吸收^[16]。

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

1.3 统计分析

数据运用 SPSS 21.0 和 Excel 2010 软件对数据进行统计分析, 用 Origin 2016 软件绘图。结构方程模型 (SEM) 是基于变量的协方差矩阵来分析变量之间关系的一种统计方法。SEM 将多个变量结合在一个因果关系网络中, 从而允许同时测试多个假设。由于变量既可以是预测变量, 也可以是响应变量, 并且 SEM 以图形展示和数学分析相结合, 因此是一种量化直接和间接效应的有用工具。采用 SEM 来分析逐 8 日的环境因子 (气温 T_a 、5cm 土壤温度 T_s 、光合有效辐射 PPFD、水汽饱和亏 VPD、降水量 Rain、增强型植被指数 EVI、风速 Ws 、水汽压 e) 对 CO₂ 通量的调控机制, 用 PiecewiseSEM 软件包在 RStudio 软件中分析绘图。

2 结果与分析

2.1 主要环境因子的月际变化特征

从 2009 年到 2016 年 8 年的环境因子的月均图 (图 1) 分析可得: 月均气温 (T_a) 在 -11.9—13.1 °C 之间变化, 1 月平均气温最低, 从 1 月开始平均气温呈上升趋势, 到 7 月盛夏时节平均气温最高, 8 月至 12 月平均气温逐渐降低。月均净辐射 (R_n) 的变化趋势与月均气温 (T_a) 类似, 由于太阳辐射的原因, 呈现季节性变化规律, 从 1 月到 7 月 R_n 呈上升趋势, 从 8 月至 12 月呈下降趋势, 1 月 R_n 最低为 17.1 W/m^2 , 7 月最高为 164.4 W/m^2 。月均增强型植被指数 (EVI) 与月均气温 (T_a) 和月均净辐射 (R_n) 的变化趋势基本一致, 变化幅度从 1 月开始增长到 7 月最高值 0.5, 从 8 月至 12 月开始下降, 最小值为 0.1。7 月份月均降水量 (Rain) 最大, 为

105.4 mm,降水主要集中在生长季(5—9月),生长季月均降水量均超过 48 mm,生长季总降水量为 387.5 mm,占全年降水量的 90%,非生长季降水量相对偏少。月均水汽饱和亏(VPD)春夏季较秋冬季高且变化幅度大,月均水汽饱和亏(VPD)在 0.18—0.59 kPa 之间浮动。受降水和土壤蒸散影响,秋冬季月均 5 cm 土壤含水量(SWC)稳定偏低,春夏季月均 SWC 随着降水量的增大而增大且变幅较大,秋冬季土壤较干燥,土壤含水量在 0.1 cm³/cm³ 以下,春夏季 SWC 在 0.2 cm³/cm³ 以上,9 月份 SWC 最大为 0.27 cm³/cm³。

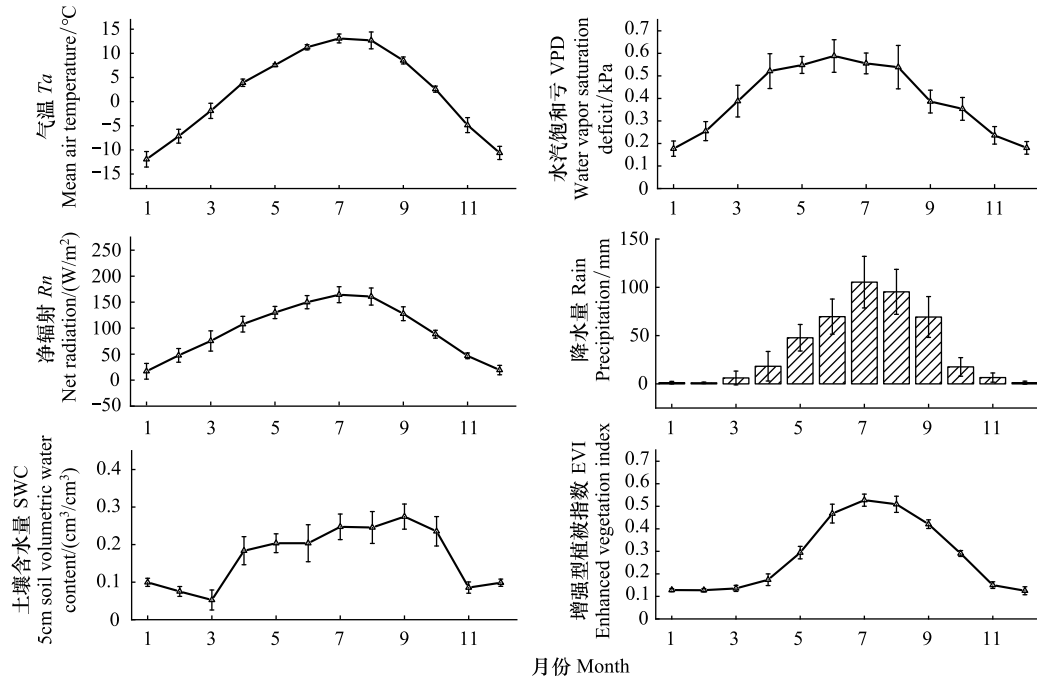


图1 青海湖北岸草甸草原 2009—2016 年月均气温 (T_a)、水汽饱和亏 (VPD)、净辐射 (R_n)、降水量 (Rain)、5cm 土壤体积含水量 (SWC)、增强型植被指数 (EVI) 月际变化特征

Fig.1 Intermonthly variation characteristics of mean air temperature (T_a), water vapor saturation deficit (VPD), net radiation (R_n), precipitation (Rain), 5cm soil volumetric water content (SWC), and enhanced vegetation index (EVI) in the meadow steppe on the north shore of Qinghai Lake from 2009 to 2016

2.2 主要环境因子的年际特征

分析 2009—2016 年 8 年的年均温 (T_a) 得出 (图 2), 8 年平均温度为 2 °C, 2011 年、2012 年在这 8 年期间年均气温偏低, 分别为 1.44 °C 和 1.39 °C, 2016 年均温最高为 2.58 °C, 其余几年变幅不大。8 年平均降水量 (Rain) 为 439.5 mm, 2010 年、2015 年、2016 年降水量偏低, 2010 年降水量最少为 371.6 mm, 2009 年降水量最多为 499.2 mm, 2011 年、2012 年、2013 年、2014 年降水量均超过 440 mm。年均水汽饱和亏 (VPD) 8 年平均值为 0.39 kPa, 2014 年 VPD 最低为 0.36 kPa, 2013 年 VPD 最高为 0.44 kPa, 2010—2012 年有持续降低趋势, 2014—2016 年为持续升高趋势。8 年年均净辐射 (R_n) 为 94.6 W/m², 2014 年 R_n 最大为 106.9 W/m², 2009—2013 年 R_n 稳定在 90 W/m² 左右, 2014—2016 年 R_n 上升至 100 W/m² 以上。8 年 5 cm 土壤含水量 (SWC) 平均值为 0.17 cm³/cm³, 在 0.15—0.19 cm³/cm³ 之间浮动, 2012 年 SWC 最高, 2010 年 SWC 最低, 除 2010 年、2014 年 SWC 均高于平均水平, 其余年份较平均值都偏低。8 年增强型植被指数 (EVI) 平均值为 0.28, 2011 年 EVI 最低为 0.26, 2012 年 EVI 最高为 0.29, 2013—2016 年 EVI 均在 0.28 以上。

2.3 CO₂ 通量不同时间尺度变化特征

2.3.1 CO₂ 通量的逐日变化特征

从图 3 分析得出: 研究期逐 8 日 NEE 均值在 -2.02—0.88 gC m⁻² d⁻¹ 之间, 平均值为 -1.73 gC m⁻² d⁻¹, 日均 NEE 最小值出现在 6 月 26 日 (-2.02 gC m⁻² d⁻¹), 最大值出现在 11 月 2 日 (0.88 gC m⁻² d⁻¹), 在观测期内 5—

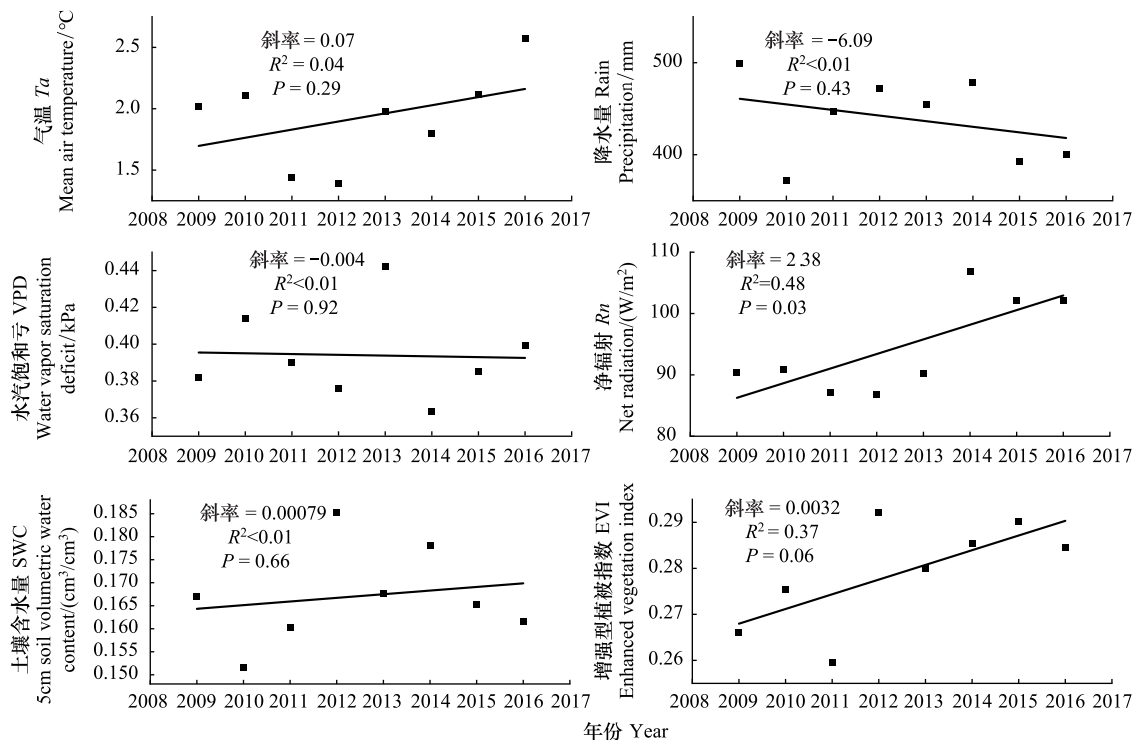


图2 青海湖北岸草甸草原 2009—2016 年气温 (T_a)、降水量 (Rain)、水汽饱和和亏 (VPD)、净辐射 (R_n)、5 cm 土壤含水量 (SWC)、增强型植被指数 (EVI) 年际变化特征

Fig.2 Interannual variation characteristics of air temperature (T_a), Precipitation (Rain), water vapor saturation deficit (VPD), net radiation (R_n), 5 cm soil moisture content (SWC) and enhanced vegetation index (EVI) in the meadow steppe on the north shore of Qinghai Lake from 2009 to 2016

9 月 NEE 为负值,表现为碳吸收,NEE 负值日数约占全年的 48%,10 月—翌年 4 月为正值,表现为碳释放;生态系统呼吸 R_e 日均值为 $1.69 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$,受季节温度的影响,呈现夏季强,冬季弱的态势,日均 R_e 在 $0.29—4.91 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 之间, R_e 从 1 月一直加强至 7 月,随着气温的降低,从 8 月起又呈下降趋势,夏季(6—8 月) R_e 均在 $4 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 以上,夏季的生态系统呼吸强度大约是冬季的 8 倍左右,秋季较春季呼吸强度更大;总初级生产力 GPP 日均值为 $3.15 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$,最高值为 $7.30 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$,最低值为 $0.01 \text{ gC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$,随着光照辐射强度不断增大,GPP 从冬季到夏季持续增大至峰值,随后进入秋季非生长期,植物光合作用减小,GPP 又呈不断减小的态势,整体上生长季的光合生产能力显著强于非生长期,夏季最强,秋季较春季更强。

2.3.2 CO_2 通量的月际变化特征

多年平均 NEE 月变化呈现明显的季节变化规律(图 4),从春末 5 月起为 CO_2 为吸收状态,至盛夏 7 月达到吸收峰值,8 月起吸收强度又呈缓慢下降态势,从秋季 10 月到次年 4 月后转变为 CO_2 释放状态。8 年平均来看 5—9 月 NEE 为负值,表现为碳吸收,平均 CO_2 吸收强度为 $29.78 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1}$,雨热同期的 6、7、8 月是 CO_2 净吸收最强的时期,平均每月吸收 CO_2 $39.85 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1}$,7 月生态系统向大气吸收 CO_2 能力最强,NEE 值为 $-43.03 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1}$ 。10 月—翌年 4 月为正值,表现为碳释放,平均每月 CO_2 释放强度为 $12.21 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1}$,初春 3 月和秋末 11 月是 CO_2 净释放最强的时期,分别释放 CO_2 $19.17 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1}$ 和 $18.07 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1}$ 。多年平均 R_e 月变化呈现明显的季节变化规律,冬季生态系统呼吸强度最弱,从春季开始生态系统呼吸逐渐加强,盛夏生长季 R_e 表现为最强,然后到秋季又呈现逐渐减弱的态势。8 年 R_e 月平均在 $14.24—120.03 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1}$ 之间,生长盛期的 6、7、8、9 月是生态系统呼吸最强的时期,月平均 R_e 为 $105.05 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1}$,7 月生态系统呼吸能力最强, R_e 值为 $120.03 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1}$ 。冬季(12 月—翌年 2 月)是生态系统呼

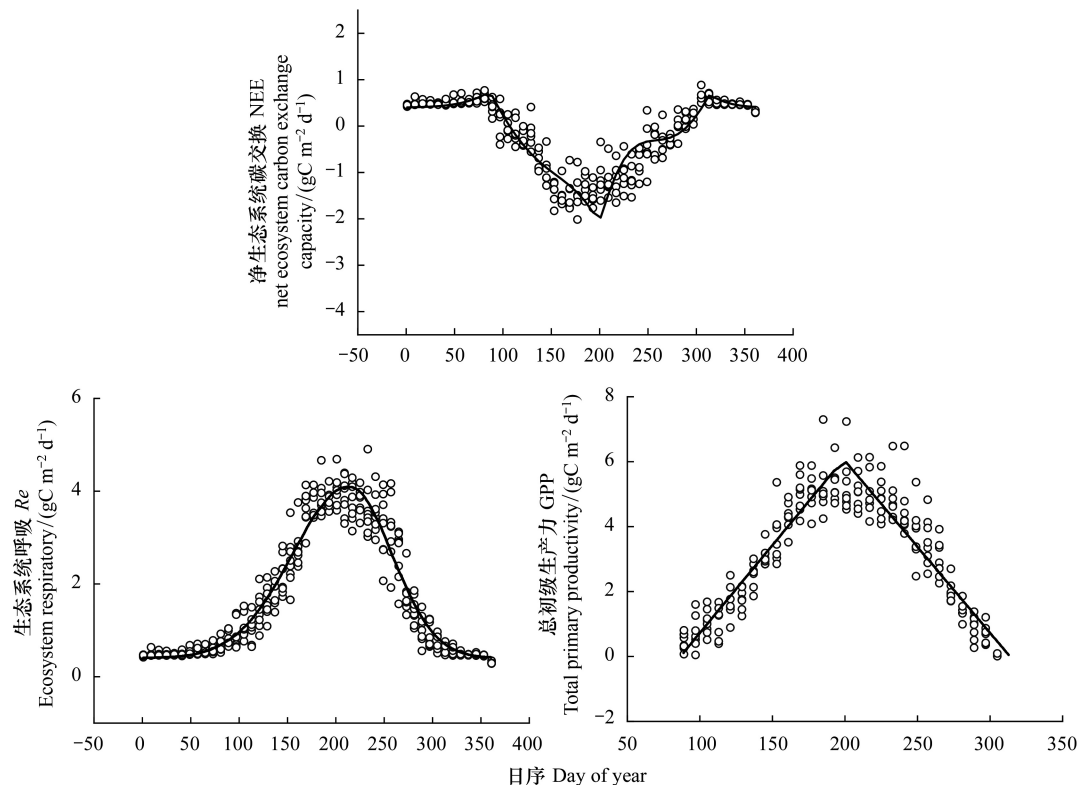


图3 青海湖北岸草甸草原 2009—2016 年净生态系统碳交换(NEE)、生态系统呼吸(Re)、总初级生产力(GPP)日均值变化特征

Fig.3 Variation characteristics of daily mean values of net ecosystem carbon exchange capacity (NEE), ecosystem respiratory (Re) and total primary productivity (GPP) in the meadow steppe on the north shore of Qinghai Lake from 2009 to 2016

吸最弱的时期,月平均 Re 为 $15.83 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1}$,2 月生态系统呼吸最弱, Re 为 $14.24 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1}$ 。多年平均 GPP 月变化呈现明显的季节变化规律,冬季 1、2 月和初春 3 月 GPP 为 0,到 4 月逐渐增大至 7 月达到峰值,从 8 月又呈下降态势到秋季,直至秋末初冬 GPP 为 0。4—10 月平均月 GPP 为 26.85、69.68、133.71、163.06、151.41、105.62、36.09 $\text{gC m}^{-2} \text{ month}^{-1}$,其中 7 月 GPP 最大($163.06 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1}$),4 月 GPP 最小($26.85 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1}$),4—9 月平均每月 GPP 为 $98.06 \text{ gC m}^{-2} \text{ month}^{-1}$ 。

2.3.3 CO₂通量年际变化特征

从 NEE 年累积值分析可得,2009—2016 年 8 年 NEE 均为负值,研究区碳收支表现为较强的碳汇功能。其中 2015 年碳吸收最强 NEE 为 $-95.80 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$,2016 年碳吸收最弱 NEE 为 $-30.60 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$,8 年平均碳吸收强度为 $63.51 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 。年总生态系统呼吸 Re 在 2010—2013 年较弱,2009 年和 2014—2016 年较强,平均呼吸强度为 $623.60 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$,8 年呼吸强度范围在 579.91 — $686.16 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 之间,2016 年呼吸强度最大为 $686.16 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$,2013 年呼吸强度最小为 $579.91 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$,2010—2013 年 Re 均低于 $600 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 。8 年的年总初级生产力 GPP 变异性较高,但没有明显的变化趋势,变化范围在 645.32 — $756.97 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$,8 年平均值为 $687.10 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$,2015 年 GPP 最大($756.97 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$),2011 年最小($645.32 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$)。

2.4 CO₂通量的环境调控机制

运用 SEM 分析逐 8 日环境因子对 NEE、GPP 和 Re 的贡献率和调控机制,通过 2009—2016 年 8 年的数据分析可得: Ta 对 Re 的有显著提高的作用,相对贡献量为 1.10($R^2=0.95$),而 VPD 通过 Re 对 NEE 有极显著间接负反馈,相对贡献量为 -0.39 。EVI、Rain 和 e 有提高 Re 的作用,但不显著且贡献量较小,路径系数分别为 0.16、0.05、0.03。 Ta 显著提高 GPP,相对贡献量为 0.74,Rain 和 Ts 与 GPP 正相关,但不显著,相对贡献量都为 0.06。EVI 与 GPP 有极显著正相关,EVI 通过 GPP 对 NEE 有间接极显著负反馈作用,EVI 与 Re 正相关,但没

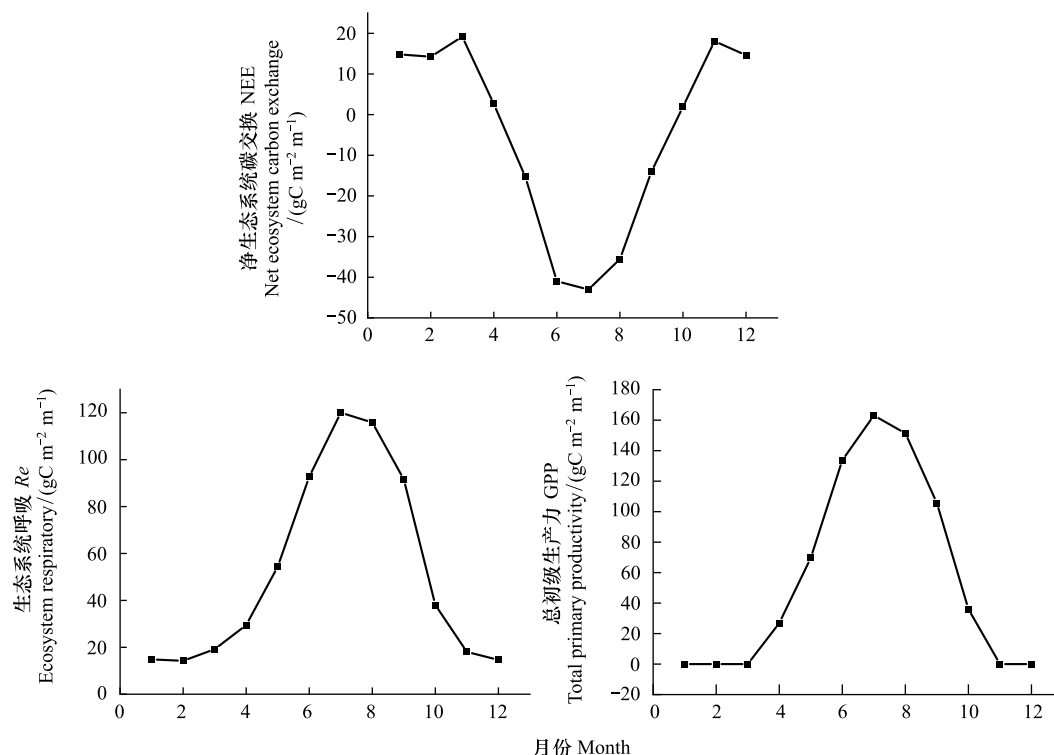


图4 青海湖北岸草甸草原 2009—2016 年净生态系统碳交换 (NEE)、生态系统呼吸 (R_e)、总初级生产力 (GPP) 月均值变化特征

Fig.4 Monthly mean values of net ecosystem carbon exchange (NEE), ecosystem respiration (R_e) and total primary productivity (GPP) in the meadow grassland on the north shore of Qinghai Lake from 2009 to 2016

有像 GPP 和 NEE 那么显著。GPP 和 R_e 对 NEE 有极显著影响, GPP 对 NEE 有负响应, 相对贡献量为 -2.65, R_e 对 NEE 有显著提高作用, 相对贡献量为 1.76, GPP 和 R_e 相互有极显著正相关。

3 讨论

3.1 CO₂源汇收支与其他草地类型比较

青海湖北岸草甸草原生态系统在 2009—2016 年 8 年均表现为碳汇, 高海拔、高纬度地区由于气温低, 较高的植被层根茎比, 并且地下死根和凋零物由于环境温度低而不容易分解, 生态系统积累的有机碳可以较长时间地储存于地下根系和土壤中。因此, 有大量研究表明高纬度和高海拔的天然草地生态系统可能是全球重要的碳汇^[17]。研究区 8 年平均 NEE 为 $-63.51 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, 比 2009、2010 年贝加尔针茅草原年 NEE 为 $-181.67 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 、 $-66.38 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 碳净吸收能力稍弱^[18], 但年均碳净吸收能力比 NEE 为 $-39.59 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 长白山高山冻原强, 美洲北方大草原在无放牧条件下年 NEE 为 -34.13 — $-57.06 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 之间, 在放牧状态下, 表现为碳释放, NEE 为 $51.6 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ^[19], 其播种草原也表现为碳释放, NEE 为 $34.94 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, 而在半干旱草地生态系统中, 碳释放更强, 科尔沁沙质草地为 $109.79 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ (2015 年)、 $72.99 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ (2016 年)^[20], 温带半干旱草原为 $131.59 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ^[21], 综上所述研究区高寒草甸草原生态系统具有较强的碳汇功能。研究区昼夜温差大, 有利于植被碳同化作用, 再加之海拔较高气温偏低, 尤其在夜间和非生长季的低温有效抑制了土壤微生物和植物的呼吸作用^[22]; 生长季期间水热条件较好, 促进生态系统高的碳吸收量, 上述原因共同导致了青海湖北岸高寒草甸是一个较大的碳汇区。2015 年碳吸收最强 NEE 为 $-95.80 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, 2016 年碳吸收最弱 NEE 为 $-30.60 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, 相邻年份 NEE 差值达 $65 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, 说明生态系统碳通量受生物及非生物等诸多因子的影响, 即使是同一个生态系统不同年际间碳收支也存在很大的波动。如三江源退化高寒草甸在相邻年际间分别表现为弱碳源和弱碳汇^[23]; 吉林通榆退化草原也出现类似的现象, 原因是该生态系统

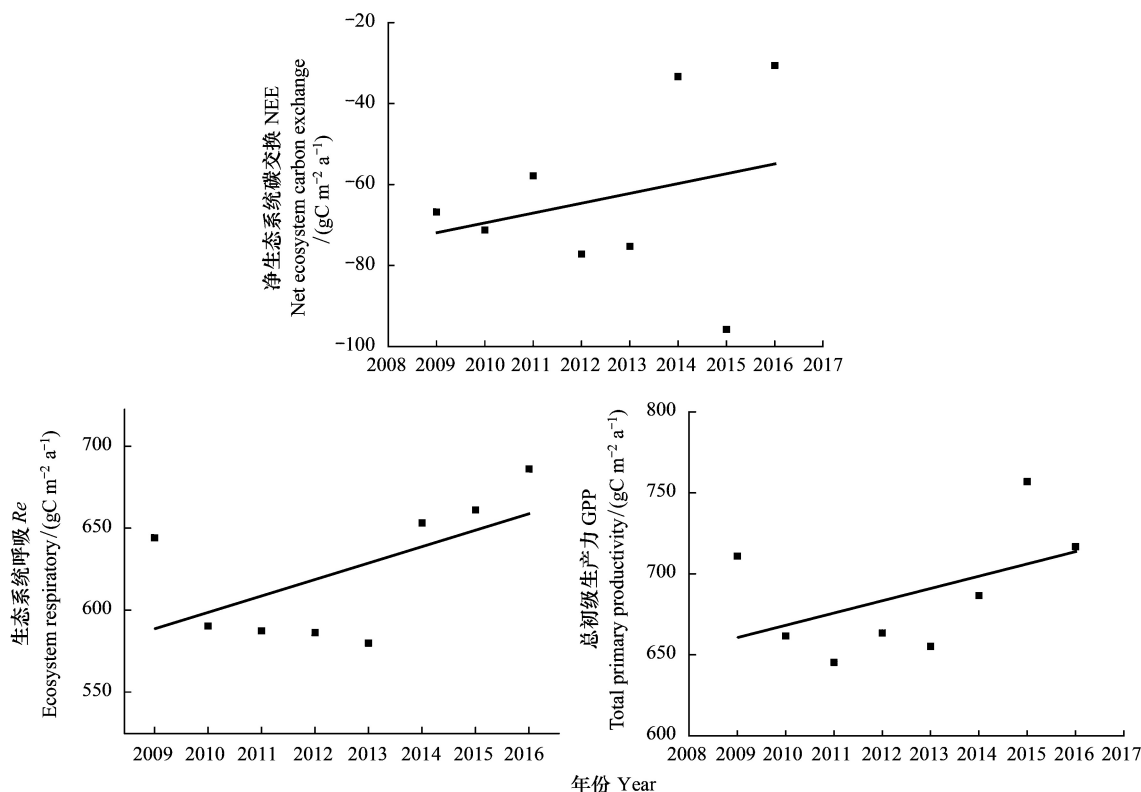


图5 青海湖北岸草甸草原 2009—2016 年净生态系统碳交换 (NEE)、生态系统呼吸 (R_e)、总初级生产力 (GPP) 年际变化特征

Fig.5 Interannual variation characteristics of net ecosystem carbon exchange capacity (NEE), ecosystem respiratory (R_e) and total primary productivity (GPP) in the meadow steppe on the north shore of Qinghai Lake from 2009 to 2016

出现碳释放的年份降水异常偏少,日均净碳交换速率较低,导致生长季净碳吸收较弱^[24];还有内蒙古典型草原在湿润年呈弱碳汇,而在干旱年则转变为碳源^[25]。因为年降水格局变异大,植被较稀疏^[26],草原上土壤的持水性相对较差,湿度较小和风速较大等多方面因素导致蒸发较强,土壤水分有效性较低,因此半干旱高寒草甸以及内蒙古^[27]、欧洲等地^[28]年际 NEE 在“碳源”和“碳汇”之间转换。

3.2 CO₂ 源汇收支的调控原因

研究区 R_n 最大值一般出现在 6 月下旬至 7 月,随降水量增加或太阳高度角降低而逐渐下降,在 12 月底或 1 月初下降至最小值,这与青藏高原草原生态系统的 R_n 变化趋势一致^[29]。太阳辐射差异受到地形和下垫面的影响,白天在边界层造成显著的大气湍流,有学者分析 2014 年科科斯卡冰川的气候变化中分析得出白天大气处于不稳定分层状态,湍流强烈,而夜间近地面大气湍流相对较弱^[30]。土壤温度升高直接影响植物和土壤的呼吸作用^[31],本研究区中 T_a 与 R_e 为正相关关系,与王海波等人研究得出青藏高原高寒草甸生态系统呼吸与温度具有较好的指数相关关系,土壤呼吸随温度升高而增加结果一致^[32]。水分因子对于提高草地生产力有重要作用^[33]。研究区在 8 年期间 2012 年 SWC 值最大,净碳吸收也最强,说明土壤含水量较大对碳吸收有显著影响作用,这与黄河小浪底的人工林碳通量的年际变异与 SWC 和碳吸收显著相关结论一致^[34],当旱季时期生态系统有水分胁迫时,其呼吸就土壤含水量的变化显得更为敏感^[35],由于土壤水分含量低、温度高会导致植物气孔关闭以及气孔导度和比叶面积下降^[36],进而抑制生态系统对水分的有效利用^[37],最终引起生态系统 CO₂ 净交换降低。NEE 除了与高 SWC 相关性较高之外,与低 VPD 也显著相关,唐详等^[38]在北京八达岭林场的人工林观测也证实了这一点,这与本研究结果一致。这可能是由于这一阶段植物的叶面积较大,对空气中的湿度更为敏感^[39],而土壤含水量较低时,根系可以从较深的土壤中吸水而不影响碳吸收^[40]。本研究中 VPD 对 R_e 有显著影响,VPD 越高 R_e 越小,可能是由于 VPD 越高,植物叶片气孔导度越大,植物的

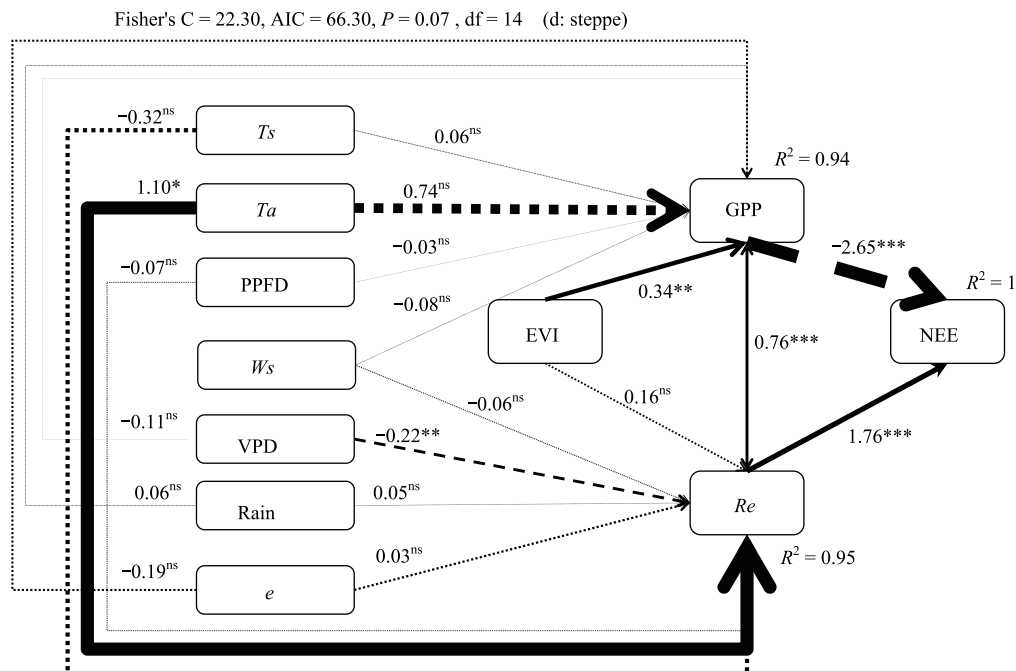


图6 青海湖北岸草甸草原生态系统 2009—2016 年环境因子和 CO_2 通量 (NEE、GPP、 Re) 的结构方程模型图

Fig.6 The structural equation model of CO_2 flux (NEE, GPP, Re) induced by environmental factors in the meadow grassland ecosystem of the north shore of Qinghai Lake from 2009 to 2016

T_a : 气温; T_s : 5cm 土壤温度; PPFD: 光合有效辐射; VPD: 水汽饱和亏; Rain: 降水量; EVI: 增强型植被指数; W_s : 风速; e : 水汽压; GPP: 总初级生产力; NEE: 净生态系统 CO_2 交换量; Re : 生态系统呼吸 黑色实线箭头是正相关, 黑色虚线箭头是负相关, 箭头上的系数代表路径系数, 箭头粗细代表路径系数的大小, **、* 代表极显著, * 代表显著, ns 代表不显著

CO_2 交换越活跃^[41], 植物呼吸作用相对较弱有关。从结构方程模型中可分析出 GPP 与 Re 相互影响较显著, 对于 GPP 和 Re 季节动态的相关性在诸多研究中都有发现^[42—43], GPP 是进行呼吸作用的主要供应基质, 必然会影响 Re 的季节和年际变化。已有研究表明气候变暖, 会延长植被的生长季, 而“温室效应”也会造成高寒植被提前进入生长季^[44], 均暗示气候变暖有利于增强高寒草甸草原的碳汇能力。本文分析得出 T_a 对 Re 和 GPP 有显著提高的作用, GPP 和 Re 对 NEE 有极显著影响, GPP 对 NEE 有负响应, GPP 越大, NEE 值越小, 碳吸收能力越强, 并且 Re 对 NEE 有显著提高作用。因此在气候变暖的背景下, 未来气温升高, 青海湖北岸草甸草原生态系统碳汇功能可能会加强, 与大量相关研究结论一致。

4 结论

(1) 研究区 5—9 月 NEE 为负值, 表现为碳吸收, 6、7、8 月是 CO_2 净吸收最强的时期, NEE 负值日数约占全年的 48%, 10 月—翌年 4 月为正值, 表现为碳释放, 初春 3 月和秋末 11 月是 CO_2 净释放最强的时期; Re 呈夏季强, 冬季弱的态势, 夏季的生态系统呼吸强度大约是冬季的 8 倍, 秋季较春季呼吸强度更大; GPP 从冬季到夏季持续增大至峰值, 随后进入秋季非生长期, 植物光合作用减小, GPP 又呈不断减小的态势。8 年监测可得研究区为一碳汇区, 8 年平均 NEE 为 $-63.51 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, 2015 年碳吸收最强 NEE 为 $-95.80 \text{ gC m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 。

(2) T_a 对 Re 和 GPP 均有显著提高的作用, GPP 和 Re 对 NEE 有极显著影响, GPP 对 NEE 有负响应, 而 Re 对 NEE 有显著提高作用。暗示在气候变暖的背景下, 未来气温升高, 青海湖北岸草甸草原生态系统碳汇功能可能会加强。

参考文献 (References):

- [1] Marcott S A, Shakun J D, Clark P U, Mix A C. A reconstruction of regional and global temperature for the past 11, 300 years. *Science*, 2013, 339 (6124): 1198-1201.
- [2] Zou F L, Li H D, Hu Q W. Responses of vegetation greening and land surface temperature variations to global warming on the Qinghai-Tibetan Plateau, 2001-2016. *Ecological Indicators*, 2020, 119:106867.
- [3] Friedlingstein P, Jones M W, O'Sullivan M, Andrew R M, Zaehle S. Global Carbon Budget 2019. *Earth System Science Data*, 2019, 11(4): 1783-1838.
- [4] 杨娟, 周广胜, 王云龙, 王玉辉. 内蒙古克氏针茅草原生态系统-大气通量交换特征. *应用生态学报*, 2008, 19(3): 533-538.
- [5] Barcza Z, Haszpra L, Kondo H, Saigusa N, Yamamoto S, Bartholy J. Carbon exchange of grass in Hungary. *Tellus B*, 2003, 55(2): 187-196.
- [6] Hurr G C, Thomas R Q, Fisk J P, Dubayah R O, Sheldon S L. The impact of fine-scale disturbances on the predictability of vegetation dynamics and carbon flux. *PLoS One*, 2016, 11(4): e0152883.
- [7] Chai X, Shi P L, Zong N, Niu B, He Y T, Zhang X Z. Biophysical regulation of carbon flux in different rainfall regime in a northern Tibetan alpine meadow. *Journal of Resources and Ecology*, 2017, 8(1): 30-41.
- [8] 周兴民, 王质彬, 杜庆. 青海植被. 西宁: 青海人民出版社, 1986.
- [9] 李东, 曹广民, 胡启武, 吴琴, 李月梅, 王迎红. 高寒灌丛草甸生态系统 CO₂ 释放的初步研究. *草地学报*, 2005, 13(2): 144-148.
- [10] 师生波, 贾桂英, 韩发, 李英年, 沈振西. 青藏高原地区矮嵩草草甸植物群落生长分析. *生态学报*, 2001, 21(6): 871-876.
- [11] Cao S K, Cao G C, Chen K L, Han G Z, Liu Y, Yang Y F, Li X D. Characteristics of CO₂, water vapor, and energy exchanges at a headwater wetland ecosystem of the Qinghai Lake. *Canadian Journal of Soil Science*, 2019, 99(3): 227-243.
- [12] 李春, 何洪林, 刘敏, 苏文, 伏玉玲, 张雷明, 温学发, 于贵瑞. ChinaFLUX CO₂ 通量数据处理系统与应用. *地球信息科学*, 2008, 10(5): 557-565.
- [13] Webb E K, Pearman G I, Leuning R. Correction of flux measurements for density effects due to heat and water vapour transfer. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 1980, 106(447): 85-100.
- [14] Kato T, Tang Y H, Gu S, Hirota M, Du M Y, Li Y N, Zhao X Q. Temperature and biomass influences on interannual changes in CO₂ exchange in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2006, 12(7): 1285-1298.
- [15] Yu G R, Ren W, Chen Z, Zhang L M, Wang Q F, Wen X F, He N P, Zhang L, Fang H J, Zhu X J, Gao Y, Sun X M. Construction and progress of Chinese terrestrial ecosystem carbon, nitrogen and water fluxes coordinated observation. *Journal of Geographical Sciences*, 2016, 26 (7): 803-826.
- [16] 于贵瑞, 孙晓敏. 陆地生态系统通量观测的原理与方法. 北京: 高等教育出版社, 2006.
- [17] Kato T, Tang Y H, Gu S, Cui X Y, Hirota M, Du M Y, Li Y N, Zhao X Q, Oikawa T. Carbon dioxide exchange between the atmosphere and an alpine meadow ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 124(1/2): 121-134.
- [18] 张盼弟. 温带草甸草原碳循环组分分析研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2014.
- [19] 牛亚毅, 李玉强, 王旭洋, 龚相文, 罗永清, 田德宇. 干旱年份沙质草地生态系统净 CO₂ 通量年变化特征. *草业学报*, 2018, 27(1): 215-221.
- [20] Frank A B. Carbon dioxide fluxes over a grazed prairie and seeded pasture in the Northern Great Plains. *Environmental Pollution*, 2002, 116(3): 397-403.
- [21] Balogh J, S Czóbel, A Juhász, S Fóti, Tuba Z. Seasonal carbon-balance of a semi-desert temperate grassland ecosystem over a year period. *Acta Biologica Szegediensis*, 2002, 46(3): 221-222.
- [22] Chang S C, Tseng K H, Hsia Y J, Wang C P, Wu J T. Soil respiration in a subtropical montane cloud forest in Taiwan. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, 148(5): 788-798.
- [23] 王斌. 三江源区退化和人工草地生态系统 CO₂ 通量及其影响机制的研究[D]. 天津: 南开大学, 2014.
- [24] 杜群, 刘辉志, 冯健武, 王雷, 黄建平, 张武, Christian BERNHOFER. 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.
- [25] Hao Y B, Wang Y F, Sun X M, Huang X Z, Cui X Y, Niu H S, Zhang Y H, Yu G R. Seasonal variation in carbon exchange and its ecological analysis over *Leymus chinensis* steppe in Inner Mongolia. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 2006, 49(2): 186-195.
- [26] Ma W L, Shi P L, Li W H, He Y T, Zhang X Z, Shen Z X, Chai S Y. Changes in individual plant traits and biomass allocation in alpine meadow with elevation variation on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Science China Life Sciences*, 2010, 53(9): 1142-1151.
- [27] Liu R, Pan L P, Jenerette G D, Wang Q X, Cieraad E, Li Y. High efficiency in water use and carbon gain in a wet year for a desert halophyte

- community. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2012, 162/163: 127-135.
- [28] Gilmanov T G, Soussana J F, Aires L, Allard V, Ammann C, Balzarolo M, Barcza Z, Bernhofer C, Campbell C L, Cernusca A, Cescatti A, Clifton-Brown J, Dirks B O M, Dore S, Eugster W, Fuhrer J, Gimeno C, Gruenwald T, Wohlfahrt G. Partitioning European grassland net ecosystem CO₂ exchange into gross primary productivity and ecosystem respiration using light response function analysis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2007, 121(1/2): 93-120.
- [29] 石培礼, 孙晓敏, 徐玲玲, 张宪洲, 何永涛, 张东秋, 于贵瑞. 西藏高原草甸化嵩草草甸生态系统 CO₂净交换及其影响因子. *中国科学: D 辑*, 2006(S1): 194-203.
- [30] Wang M, Chen H, Wu N, Peng C H, Zhu Q A, Zhu D, Yang G, Wu J H, He Y X, Gao Y H, Tian J Q, Zhao X Q. Carbon dynamics of peatlands in China during the Holocene. *Quaternary Science Reviews*, 2014, 99: 34-41.
- [31] Kang X M, Hao Y B, Cui X Y, Chen H, Huang S X, Du Y G, Li W, Kardol P, Xiao X M, Cui L J. Variability and changes in climate, phenology, and gross primary production of an alpine wetland ecosystem. *Remote Sensing*, 2016, 8(5): 391.
- [32] 王海波, 马明国, 王旭峰, 谭俊磊, 耿丽英, 于文凭, 家淑珍. 青藏高原东缘高寒草甸生态系统碳通量变化特征及其影响因素. *干旱区资源与环境*, 2014, 28(6): 50-56.
- [33] 潘颜霞, 王新平, 苏延桂, 李小军, 高艳红. 荒漠人工固沙植被区浅层土壤水分动态的时间稳定性特征. *中国沙漠*, 2009, 29(1): 81-86.
- [34] Tong X J, Meng P, Zhang J S, Li J, Zheng N, Huang H. Ecosystem carbon exchange over a warm-temperate mixed plantation in the lithoid hilly area of the North China. *Atmospheric Environment*, 2012, 49: 257-267.
- [35] Niu S L, Wu M Y, Han Y, Xia J Y, Li L H, Wan S Q. Water-mediated responses of ecosystem carbon fluxes to climatic change in a temperate steppe. *New Phytologist*, 2008, 177(1): 209-219.
- [36] 李子涵, 罗维均, 杜虎, 宋同清, 彭海军, 王彦伟, 王世杰. 喀斯特常绿落叶阔叶混交林旱季 CO₂通量特征及其影响因子. *地球与环境*, 2020, 48(5): 525-536.
- [37] 孙思思, 吴战平, 肖启涛, 于飞, 古书鸿, 方荻, 李浪, 赵兴炳. 云贵高原草地生态系统 CO₂通量变化特征. *草业学报*, 2020, 29(4): 184-191.
- [38] 唐祥, 陈文婧, 李春义, 查天山, 吴斌, 王小平, 贾昕. 北京八达岭林场人工林净碳交换及其环境影响因子. *应用生态学报*, 2013, 24(11): 3057-3064.
- [39] Yang J, Zhou G S, Wang Y L, Wang Y H. Characteristics of net ecosystem flux exchanges over *Stipa krylovii* steppe in Inner Mongolia. *Chinese Journal of Applied Ecology (in Chinese)*, 2008, 19(3): 533-538.
- [40] 牛晓栋, 孙鹏森, 刘晓静, 栾军伟, 刘世荣. 中国亚热带-暖温带过渡区锐齿栎林净生态系统碳交换特征. *生态学报*, 2020, 40(17): 5980-5991.
- [41] 姜海梅, 张德广, 王若静, 何旭升, 曹乐, 王成刚. 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. *北京大学学报: 自然科学版*, 2018, 54(3): 593-604.
- [42] Lasslop G, Reichstein M, Papale D, Richardson A D, Arneth A, Barr A, Stoy P, Wohlfahrt G. Separation of net ecosystem exchange into assimilation and respiration using a light response curve approach: critical issues and global evaluation. *Global Change Biology*, 2010, 16(1): 187-208.
- [43] Wang Y Y, Yao J M, Han H D, Liu S Y. Analysis of aerodynamic roughness of the debris-covered Keqicar Glacier. *Plateau Meteorology*, 2014, 33(3): 762-768.
- [44] Ganjurjav H, Gao Q Z, Zhang W N, Liang Y, Li Y W, Cao X J, Wan Y F, Li Y, Danjiu L B. Effects of warming on CO₂ fluxes in an alpine meadow ecosystem on the central Qinghai-Tibetan Plateau. *PLoS One*, 2015, 10(7): e0132044.