

温度和水分对科尔沁草甸湿地净生态系统碳交换量的影响

陈小平¹ 刘廷玺^{1,2*} 王冠丽^{1,2} 段利民^{1,2} 雷慧闽³ 王丹¹

(¹内蒙古农业大学水利与土木建筑工程学院, 呼和浩特 010018; ²内蒙古自治区水资源保护与利用重点实验室, 呼和浩特 010018; ³清华大学水利水电工程系, 北京 100084)

摘要 基于涡度相关和 Bowen 比气象土壤监测系统, 研究了 2016 年科尔沁草甸湿地生态系统生长季 5—9 月 CO₂ 通量的动态变化特征, 分析了温度、水分等环境因子与碳交换量的响应关系。结果表明: 生长季累计净生态系统碳交换量 (NEE) 为 -766.18 g CO₂ · m⁻², 总初级生产力 (GPP) 和生态系统呼吸量 (R_e) 分别为 3379.89 和 2613.71 g CO₂ · m⁻², R_e/GPP 为 77.3%, 表现为明显的碳汇。NEE 各月平均日变化呈单峰“U”型曲线, 其中 5—7 月和 8 月中旬表现为吸收 CO₂, 8 月后半月和 9 月表现为释放 CO₂。日间 NEE 与光合有效辐射 (PAR) 呈显著的直角双曲线关系, 同时受饱和水汽压差 (VPD)、土壤含水量 (SWC) 和气温 (T_a) 等环境要素调控。回归关系表明, 日间 NEE 达到最大时, VPD 和 SWC 值分别为 1.75 kPa 和 35.5%, 而 NEE 随 T_a 增加逐渐增大, 当 T_a 达到最大时, 并未对 NEE 产生抑制作用; 夜间 NEE 随土壤温度 (T_s) 呈指数趋势上升。在整个生长季, 生态系统呼吸的温度敏感性指数 (Q₁₀) 为 2.4, 且 SWC 越高, Q₁₀ 越小, 夜间 NEE 受 T_s 和 SWC 共同调控。

关键词 净生态系统碳交换量; 草甸湿地; 温度; 水分; 科尔沁

Effects of temperature and moisture on net ecosystem CO₂ exchange over a meadow wetland in the Horqin, China. CHEN Xiao-ping¹, LIU Ting-xi^{1,2*}, WANG Guan-li^{1,2}, DUAN Li-min^{1,2}, LEI Hui-min³, WANG Dan¹ (¹Water Conservancy and Civil Engineering College, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China; ²Inner Mongolia Key Laboratory of Water Resource Protection and Utilization, Hohhot 010018, China; ³Department of Hydraulic Engineering, Tsinghua University, Beijing 100084, China).

Abstract: Using the eddy covariance technique, the Bowen-ratio meteorological and soil monitoring system, we analyzed the CO₂ flux dynamics and its responses to temperature and moisture over a meadow wetland in the Horqin during the growing season (from May to September) in 2016. The results showed that the accumulated net ecosystem CO₂ exchange (NEE) was -766.18 g CO₂ · m⁻² during the growing season. The gross primary productivity (GPP) and ecosystem respiration (R_e) were 3379.89 and 2613.71 g CO₂ · m⁻², respectively. The ratio of R_e to GPP was 77.3%, indicating that this ecosystem was an obvious carbon sink. The average diurnal variation of NEE exhibited a single peak U-shaped curve with an absorption of CO₂ from May to mid August and a release of CO₂ from late August to September. Daytime NEE well fitted with the photosynthetically active radiation (PAR) by a rectangular hyperbolic function. Meanwhile, the relationship was affected by the environmental factors, including vapor pressure deficit (VPD), soil water content (SWC) and air temperature (T_a). Regression analysis showed that the VPD and SWC for the maximum daytime

本文由国家自然科学基金重点国际合作研究项目 (51620105003) 和重点项目 (51139002)、教育部科技创新团队发展计划项目 (IRT_17R60)、科技部重点领域科技创新团队项目 (2015RA4013)、内蒙古自治区草原英才产业创新创业人才团队和内蒙古农业大学寒旱区水资源利用创新团队项目 (NDTD2010-6) 资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation for the Key Program of International Cooperation Project (51620105003) and the Key Program (51139002) of China, the Ministry of Education Innovative Research Team (IRT_17R60), the Innovation Team in Priority Areas Accredited by the Ministry of Science and Technology (2015RA4013), the Inner Mongolia Industrial Innovative Research Team and the Inner Mongolia Agricultural University Innovative Research Team (NDTD2010-6).

2017-10-24 Received, 2018-02-06 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: txliu1966@163.com

NEE were 1.75 kPa and 35.5%, respectively. Daytime NEE increased with T_a , and with no inhibitory effect on the daytime NEE when it reached the maximum. Nighttime NEE had an exponential relationship with soil temperature (T_s). During the entire growing season, the temperature sensitivity of the ecosystem respiration (Q_{10}) was 2.4, which was negatively related to SWC. The nighttime NEE was controlled by both T_s and SWC.

Key words: net ecosystem CO₂ exchange; meadow wetland; temperature; moisture; Horqin.

陆地生态系统碳水循环过程的研究是理解全球碳平衡的关键要点^[1]. 温室气体浓度增加, 特别是CO₂浓度上升是导致全球气候变化的主要原因, 因此在气候变化条件下监测碳循环过程及估测碳通量是当前重要的研究课题之一, 同时也可量化碳收支和预测碳源汇的变动情况提供直接的依据^[2-3]. 干旱半干旱地区占全球陆地面积的三分之一^[4], 气候变化使得干旱半干旱地区的面积呈增加趋势, 由于该区域复杂多变的陆地类型和气候条件, 不同土地利用方式对气候变化的响应存在较大差异^[5]. 湿地是处于陆地和水生生态系统之间的交错地带, 是陆地生态系统碳库的重要组分, 在全球碳循环中起重要作用, 具有独特的物质能量循环方式^[6]. 受人类活动和气候变化的影响, 湿地的生态类型和碳循环过程也在发生转变^[7]. 明确变化环境下不同类型湿地生态系统碳平衡及其调控机制可为准确评价全球碳平衡和科学管理生态系统提供理论和技术支持.

国外学者关于湿地碳通量的研究开展较广泛^[8-10], 主要包括碳的源汇特征、分布及其影响因素等方面, 我国湿地碳循环的研究集中在沼泽湿地^[11]、湖泊湿地^[12]、滨海湿地^[13-17]和高寒湿地^[18-20]等. 牟长城等^[11]研究认为, 气温(T_a)和0~20 cm的土壤温度(T_s)与CO₂变化有显著相关性; Hao等^[12]研究指出, 光合有效辐射(PAR)、 T_a 和降水显著影响若盖尔湿地生态系统的碳吸收; Zhou等^[13]研究了盘锦芦苇湿地净生态系统碳交换量(NEE)的动态变化, 发现PAR与CO₂的大小密切相关; 杨利琼等^[14]指出, 黄河三角洲芦苇湿地的CO₂交换受PAR、 T_s 和土壤含水量(SWC)共同影响; 张法伟等^[18]指出, 青藏高寒湿地的NEE与 T_a 、饱和水汽压差(VPD)和地表反射率呈正相关; 初小静等^[21]研究发现, 降水和温度是影响中国湿地生态系统碳通量变化的重要因子. 近几十年来, 高温、干旱和暴雨等极端气候事件频繁发生, 导致环境因子也随之变化, 这会影响到植被的光合和呼吸能力. 有研究指出, 水分对植被光合能力的影响明显大于呼吸能力^[22], 而高温对呼吸作用的影响大于对光合作用的

影响^[23], 从而导致整个生态系统的碳循环过程发生改变. 科尔沁沙地隶属我国北方典型的干旱半干旱荒漠化地区, 是受气候变化和人类活动影响严重的敏感性区域, 过度放牧造成土地荒漠化严重, 下垫面又存在较大的异质性, 使得陆-气之间的碳水过程极为复杂. 草甸湿地不仅是该区域特殊的地理景观, 同时对维持干旱地区的生态水文平衡具有举足轻重的作用. 草甸湿地作为草地生态系统向湿地生态系统过渡的湿地类型^[24], 受环境要素和人为作用影响的缘故, 抵御外界的能力较弱, 其植被种类和覆盖度也明显低于湿地生态系统, 而生态类型的转变不仅会影响到CO₂源汇格局, 而且与各个环境要素的响应也会随之发生改变^[17]. 目前, 该地区集中对不同下垫面的土壤呼吸^[25-26]、草甸^[27]和沙质草地^[28]NEE的变化特征进行了研究, 但对草甸湿地生态系统碳通量变化的机制缺少系统的认识, 因此增强对该生态系统NEE的动态变化及其与环境要素响应关系的理解, 对明确区域碳源汇特征和评估湿地生态效应有重要意义.

本文结合涡度相关法, 利用2016年科尔沁草甸湿地生长季5—9月连续观测的CO₂通量和气象土壤环境监测数据, 分析草甸湿地生态系统生长季碳交换日和季节的变化特征, 研究半小时尺度下温度和水分对CO₂通量的影响, 剖析温度和水分等关键因子对碳平衡的影响, 为科尔沁沙地CO₂收支的准确估算和理解草甸湿地碳汇形成机制提供科学依据.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于科尔沁沙地东南缘, 隶属内蒙古自治区通辽市科尔沁左翼后旗阿古拉镇(43°18'48"—43°21'24" N, 122°33'—122°41' E), 面积55 km², 海拔185~231 m. 地形总趋势为西高东低, 南北高翘, 中间低平. 受气候、水文、土壤、植被和人为等因素的影响, 地貌形态在南北方向存在明显的差异, 呈现出明显的沙丘、农田、草甸、湖泊相间分布的特征. 该区

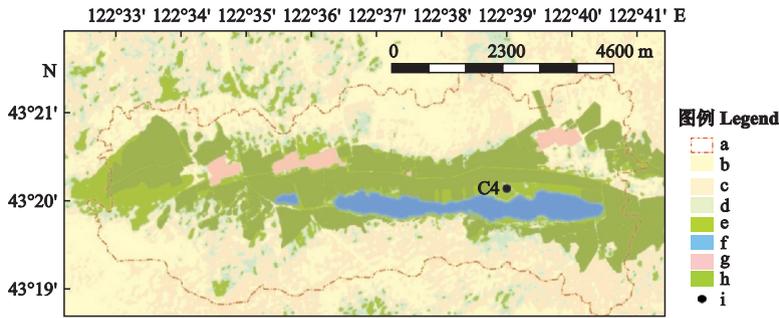


图 1 研究区地理位置、地貌类型和试验点状况

Fig.1 Geographic position, geomorphic type of the study area and general status of sampling site.

a) 分水岭 Watershed; b) 流动沙丘 Mobile dune; c) 半流动沙丘 Semifixed dune; d) 固定沙丘 Fixed dune; e) 草甸湿地 Meadow wetland; f) 湖泊 Lake; g) 村庄 Village; h) 农田 Farmland; i) 草甸湿地试验点 Meadow wetland test site.

属温带大陆性季风气候, 多年平均降水量 389 mm, 且主要集中在 6—9 月; 多年平均水面蒸发量 ($\Phi=20$ cm 蒸发皿) 1412 mm, 且主要集中在 4—9 月, 5 月蒸发量最大; 年平均相对湿度 55.8%; 年平均气温 6.6 °C, 7 月平均气温最高, 为 23.8 °C, 年极端最低和最高气温分别为 -33.9 和 36.2 °C; 年平均风速 3~4 m·s⁻¹. 主要植被有差巴嘎蒿 (*Artemisia halodendron*)、芦苇 (*Phragmites australis*)、小叶锦鸡儿 (*Caragana microphylla*)、叉分蓼 (*Polygonum divaricatum*)、羊草 (*Leymus chinensis*)、大籽蒿 (*Artemisia sieversiana*)、黄柳 (*Salix gordejvii*) 和杨树 (*Populus*) 等, 土壤类型主要为砂性土, 土质较疏松, 颗粒偏粗, 透水性较强. 研究区地理位置见图 1. 本文选择草甸湿地试验点 (C₄) 为研究对象, 该站点地势平坦, 天然植被主要为芦苇, 分布少量羊草. 根据植被生育期进行生态调查, 研究区春季寒冷干燥, 2016 年 5 月初植被进入返青阶段, 6 月 6 日至 8 月 8 日为植被生长旺盛期, 8 月 16 日人工刈割牧草, 植被覆盖度急剧下降, 9 月中旬以后温度明显降低, 人为干扰和自然环境变化加速了植被的枯萎程度, 致使其生长季周期与其他多年生植被相比较短. 研究期间植被的高度变化见图 2.

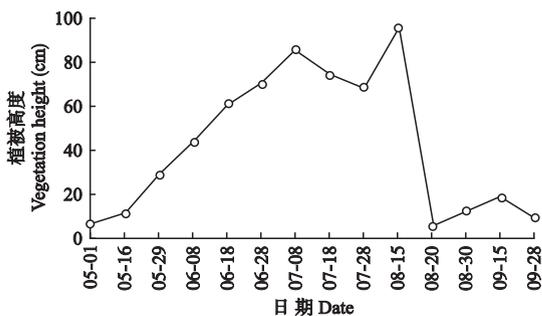


图 2 草甸湿地生态系统生长季植被高度变化

Fig.2 Variation of vegetation height during the growing season in meadow wetland.

1.2 观测方法

草甸湿地试验点布设的观测设备主要包括开路涡度相关系统和波文比气象土壤环境监测系统, 涡度相关系统距地面 2.7 m, 由开路红外气体分析仪 (LI-7500, Li-COR, Inc., Nebraska, USA) 和三维超声风速仪 (CSAT-3, Campbell Scientific, Inc., USA) 构成, 测定潜热、感热和 CO₂ 通量等要素, 仪器采样频率为 10 Hz, 每 30 min 自动记录并储存在数据采集器中 (CR3000, Campbell Scientific, Inc., USA). 常规气象环境要素观测设备包括安装在涡度观测塔上的四分量净辐射仪 (NR-LITE, Campbell Scientific, Inc., USA) 和光合有效辐射仪 (LI190SB, Campbell Scientific, Inc., USA), 用于测定净辐射和光合有效辐射, 同时由 1.5 和 2.4 m 处的温湿度测量仪器 (HMP45C, Campbell Scientific, Inc., USA) 和 10 m 处的风速测定仪监测温湿度和风速, 降雨量由翻斗式雨量筒 (TE525MM, Campbell Scientific, Inc., USA) 自动监测; 土壤环境要素测定包括土壤热通量 (5 cm)、土壤温度、土壤含水量和土壤电导率 (地面以下 5、10、20、40、80、160 cm), 以 10 min 为输出周期储存于数据采集器中 (CR1000, Campbell Scientific, Inc., USA).

1.3 数据处理

选取 2016 年生长季 5—9 月监测的气象土壤数据和通量数据, 进行数据质量控制. 本次采用较为成熟的 EddyPro 软件进行通量数据预处理, 包括异常值及野值点剔除、坐标旋转修正、频率损失修正、超声虚温修正和 WPL 修正等, 并在分析时进行以下处理: 1) 由于夜间没有光合作用, 剔除夜间 NEE 为负值以及摩擦风速 $u^* < 0.1$ m·s⁻¹ 对应的数据; 2) 去除生长季 $|NEE| > 1$ mg CO₂·m⁻²·s⁻¹ 的数据^[18]; 3) 剔除降雨同期的 NEE 数据, 最终获取有效的 30 min

通量数据,总计生长季的数据有效性为74.4%。

对缺失的数据进行插补,小于2 h的数据采用线性内插法进行插补;对于大于2 h白天缺失的NEE数据,通过Michaelis-Menten方程插补得到:

$$NEE = \frac{\alpha \times PAR \times P_{\max}}{\alpha \times PAR + P_{\max}} + R_{e,d} \quad (1)$$

式中: α 为初始光能利用率($\text{mg CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1} \text{photo}$);PAR为光合有效辐射($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); P_{\max} 为生态系统最大光合速率($\text{mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$); $R_{e,d}$ 为白天生态系统呼吸量($\text{mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

对于大于2 h夜间缺失的 $R_{e,n}$ 数据,采用Van't Hoff拟合方程加以插补:

$$R_{e,n} = a \times e^{bT_s} \quad (2)$$

式中: a 、 b 为拟合系数; T_s 为5 cm处土壤温度($^{\circ}\text{C}$); $R_{e,n}$ 为夜间生态系统呼吸量($\text{mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)。

夜间呼吸量($R_{e,n}$)由观测的夜间NEE得到,将夜间生态系统呼吸量与5 cm处土壤温度建立的呼吸函数关系外延至白天,估算白天的呼吸量($R_{e,d}$),因此,生态系统的总呼吸量(R_e)为:

$$R_e = R_{e,d} + R_{e,n} \quad (3)$$

用 Q_{10} 值表示生态系统呼吸速率对温度变化的敏感程度,计算公式为:

$$Q_{10} = e^{10b} \quad (4)$$

温度相关系统观测的 CO_2 通量代表净生态系统碳交换量,正值表示生态系统净 CO_2 排放,负值表示生态系统净 CO_2 吸收,是生态系统呼吸(R_e)与总初级生产力(GPP)的总和,即:

$$GPP = NEE - R_e \quad (5)$$

将VPD、SWC和 T_a 按每0.1 kPa、1%和1 $^{\circ}\text{C}$ 划分,求取平均值与对应的NEE进行回归分析。分析草甸湿地生长季温度和水分对日间NEE光响应曲线的影响,将VPD($\text{VPD} \leq 0.5 \text{ kPa}$ 、 $0.5 \text{ kPa} < \text{VPD} \leq 1.75 \text{ kPa}$ 、 $1.75 \text{ kPa} < \text{VPD} \leq 3 \text{ kPa}$ 、 $\text{VPD} > 3 \text{ kPa}$)、SWC($\text{SWC} \leq 36\%$ 、 $36\% < \text{SWC} \leq 47\%$ 、 $\text{SWC} > 47\%$)、 T_a ($10^{\circ}\text{C} < T_a \leq 20^{\circ}\text{C}$ 、 $20^{\circ}\text{C} < T_a \leq 30^{\circ}\text{C}$ 、 $T_a > 30^{\circ}\text{C}$)分为不同的等级,再将组内数据以50为步长,计算每一小组内NEE与PAR的滑动平均值。同理,将夜间SWC按上述划分方法分析夜间NEE与 T_s 的响应关系,采用Excel 2010和Origin 9.0软件进行统计分析,采用Origin 9.0软件作图。

2 结果与分析

2.1 草甸湿地生长季环境因素的动态变化

草甸湿地生长季环境因子呈现出明显的季节变

化,生长季平均气温为20.4 $^{\circ}\text{C}$,最高气温出现在8月11日,为28.2 $^{\circ}\text{C}$,最低气温出现在9月28日,为7.5 $^{\circ}\text{C}$ 。5 cm处土壤温度与空气温度具有相似的变化趋势,生长季的日均值为19.5 $^{\circ}\text{C}$,最高值与最低值分别出现在8月11日(25.7 $^{\circ}\text{C}$)和5月3日(7.8 $^{\circ}\text{C}$)。在天然芦苇刈割(8月16日)前,土壤温度大都低于空气温度,之后则大都高于空气温度。饱和水汽压差受水热条件的影响,呈现出明显的差异,日均值最大值出现在5月27日。降水出现较大的波动,全年降水量为488.6 mm,高于该地区多年平均降水量(389 mm),且主要集中在生长季,生长季总降水量为409.6 mm,占全年总降水的83.8%,整个生长季最大降雨量出现在7月,月降雨量为114.5 mm,占生长季总降雨量的27.9%,8月降雨量仅次于7月,为102.8 mm,而9月降雨量最少,仅为35.8 mm。5 cm处土壤含水量(SWC)受降雨和地下水位埋深的影响剧烈,整个生长季的日均变化为33.0%~49.7%,随着降雨量的减少或者地下水位埋深的加大,SWC逐渐降低,由于试验点地下水位埋深浅,受地下水毛管上升带的影响,表土含水量与地下水位埋深关系密切,大体上呈负相关关系(图3)。草甸湿地生长季地下水位埋深变化为0.05~1.33 m,对不同降雨事件响应存在差异,表现为降雨量越大,地下水位抬升越明显。较小的降雨也会引起地下水位的迅速上升,之后立即转入下降,持续干旱导致地下水对降雨的响应存在一定的滞后性,从6月15日至7月20日,历次降雨量很少,超过5 mm的降雨只有一次,期间地下水位埋深主体上持续下降,7月11日地下水位埋深达到1.33 m。

2.2 草甸湿地生态系统不同时间尺度 CO_2 通量的变化特征

2.2.1 草甸湿地生长季NEE的日变化特征 由图4可以看出,NEE的月均日变化呈单峰“U”型,各月变幅较大。自5月植被生长初期,草甸湿地生态系统就表现为 CO_2 的汇,随着植被的生长,生态系统碳吸收能力增强,7月平均日吸收通量峰值为-0.752 $\text{mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,8月中旬平均日吸收通量为-0.725 $\text{mg CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,出现在午后的13:30,仅次于7月。由于8月16日开始对草甸湿地芦苇等天然牧草进行刈割,日吸收通量减弱,到8月后半月已转化为净 CO_2 的源,日吸收峰值整体上表现为:7月>8月中旬>6月>5月>9月>8月后半月。不同月份的NEE日变化正负值转化时间各不相同,日出后,生态系统开始固定 CO_2 ,此时光合作用大于呼吸作

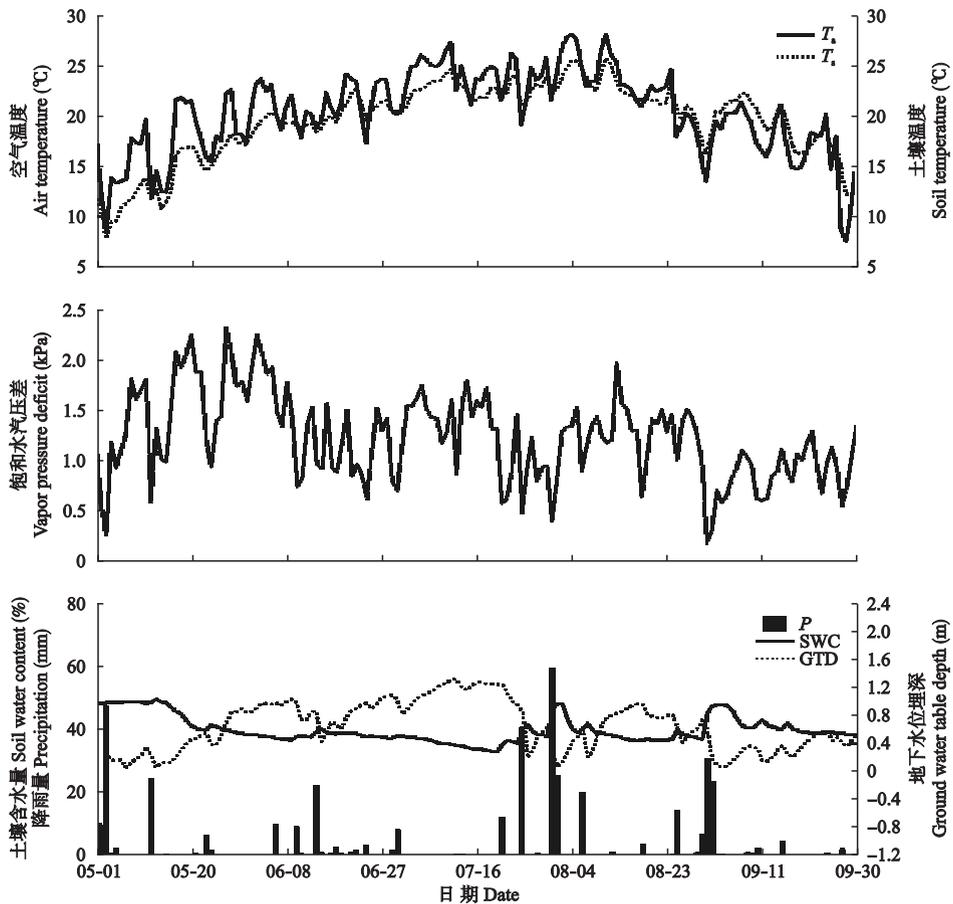


图3 草甸湿地生长季空气温度(T_a)、土壤温度(T_s)、饱和水汽压差(VPD)、5 cm处土壤含水量(SWC)、降雨量(P)和地下水位埋深(GTD)的季节变化

Fig.3 Seasonal variations of air temperature (T_a), soil temperature (T_s), vapor pressure deficit (VPD), soil water content at 5 cm (SWC), precipitation (P) and ground water table depth (GTD) during the growing season in meadow wetland.

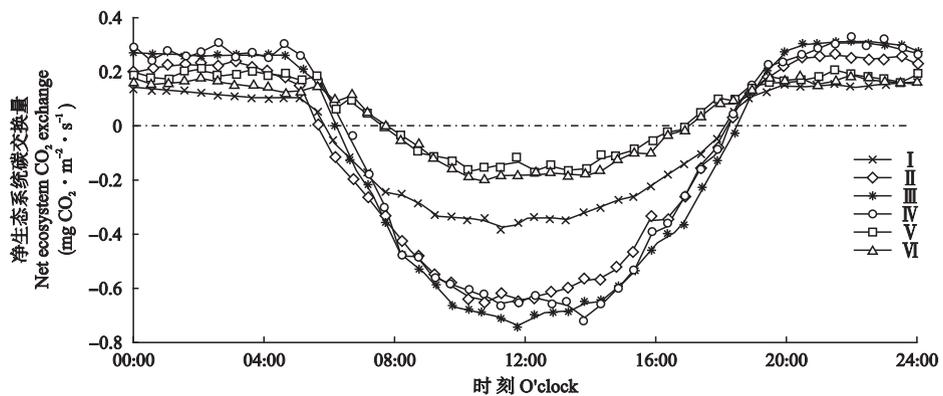


图4 草甸湿地生长季净生态系统碳交换量的日变化

Fig.4 Diurnal variation of net ecosystem CO_2 exchange (NEE) during the growing season in meadow wetland.

I: 5月 May; II: 6月 June; III: 7月 July; IV: 8月中旬 Mid August; V: 8月后半月 Late August; VI: 9月 September.

用,随着太阳高度角和太阳辐射的增加,植物光合作用增强,随之 CO_2 的吸收速率也逐渐增大,每日在 10:00—14:00 达到吸收峰值,此后太阳高度角逐渐减小, CO_2 的吸收速率开始下降,NEE 由负值转变为正值出现最早的月份为 8 月后半月牧草刈割之后

(17:00 以前),最晚出现在 7 月(18:00 以后),其余月份介于二者之间,此时呼吸作用大于光合作用,夜间生态系统由碳汇转变为碳源。

2.2.2 草甸湿地生长季 NEE、 R_e 和 GPP 的季节变化特征 草甸湿地 NEE、 R_e 和 GPP 的季节变化整体上

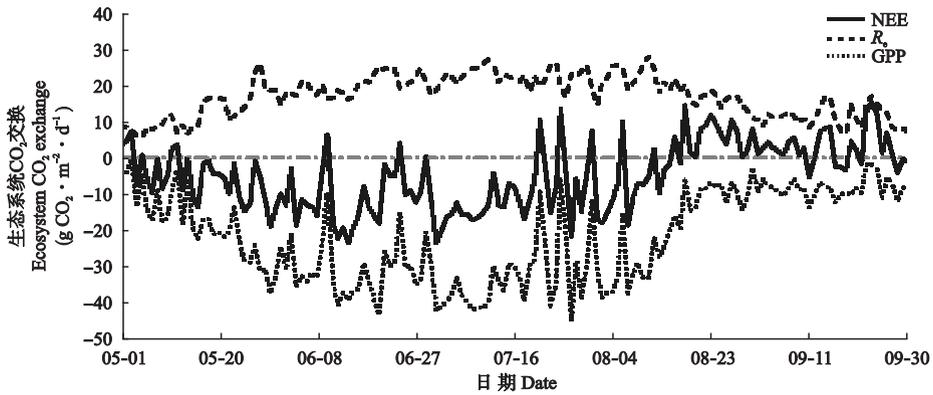


图5 草甸湿地生长季净生态系统碳交换量(NEE)、生态系统呼吸(R_e)和总初级生产力(GPP)的季节动态变化

Fig.5 Seasonal variations of net ecosystem CO_2 exchange (NEE), ecosystem respiration (R_e) and gross primary productivity (GPP) during the growing season in meadow wetland.

呈现生长季初期和生长季末期较低、生长中期较高的分布特点,但波动幅度不同.由图5可知,进入生长季,随着环境要素的改变,温湿度条件适宜,植被快速生长, R_e 由生长初期的 $5.49 \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ 逐渐增加到最大值 $28.17 \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$,GPP 的最大值出现在7月27日,为 $-45.04 \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$.在温度较高的6月,NEE月累计量达到最大,为 $-333.41 \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2}$,而7月略低于6月.生长季末期,GPP和 R_e 均呈下降趋势,加之8月16日开始对天然牧草进行刈割,GPP下降速率大于 R_e 下降速率,使得其后的NEE大多为正值,因此8月16日以后生态系统多表现为二氧化碳的净排放.生长季NEE的日平均值为 $-5.00 \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$,日最大净吸收和净排放量分别为 23.66 和 $15.27 \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$.草甸湿地生长季 CO_2 的累计净吸收量为 $766.18 \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2}$,累计 R_e 为 $2613.71 \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2}$,累计GPP为 $3379.89 \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2}$.利用 R_e 和GPP可评价各 CO_2 交换过程对总 CO_2 交换量的相对贡献,当比值绝对值大于1时,生态系统表现为碳源,相反则表现为碳汇.2016年草甸湿地生长季 R_e 约占GPP的77.3%,生态系统表现为明显的碳汇.

2.3 饱和水汽压差对草甸湿地生长季净生态系统碳交换量的影响

饱和水汽压差通过改变植被和叶片的水力特性影响植被的光合能力,回归分析有助于甄别VPD对日间NEE响应的最适变化范围.图6表明,当VPD $< 1.75 \text{ kPa}$ 时,NEE随VPD的增大而增强,其变化趋势可用三次函数来解释($NEE = 0.251VPD^3 - 0.687VPD^2 + 0.137VPD + 0.084, R^2 = 0.99, P < 0.05$);当VPD = 1.75 kPa 时出现拐点,净生态系统碳交换量达到最大值;此后随着VPD的增加, CO_2 的吸收速率

受到明显的抑制,其变化趋势的二次函数表达式为: $NEE = 0.032VPD^2 - 0.075VPD - 0.40, R^2 = 0.98, P < 0.05$.NEE与PAR之间符合明显的直角双曲线关系.当VPD $\leq 0.5 \text{ kPa}$ 时,光合有效辐射相对较小,NEE变化较平缓.当VPD为 $0.5 \sim 3 \text{ kPa}$ 时,NEE随PAR呈快速上升趋势,光响应拟合结果表明,随PAR增强, $1.75 \sim 3 \text{ kPa}$ 梯度下NEE增加幅度逐渐低于 $0.5 \sim 1.75 \text{ kPa}$,即相应的最大光合速率(P_{max})和白天生态系统呼吸量($R_{e,d}$)的绝对值在 $0.5 \sim 1.75 \text{ kPa}$ 时也较大(表1).当VPD $> 3 \text{ kPa}$ 时,NEE对PAR的响应程度降低,NEE不随PAR增加一直增

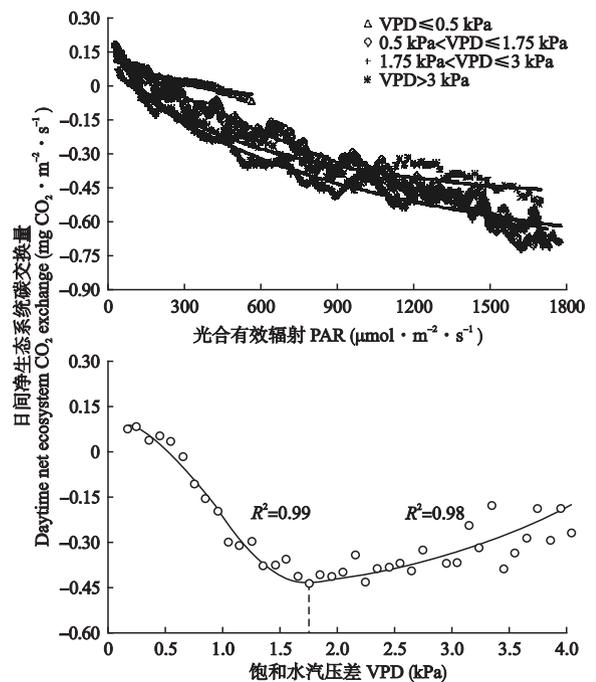


图6 生长季日间净生态系统碳交换量对饱和水汽压差(VPD)的响应

Fig.6 Response of daytime net ecosystem CO_2 exchange to vapor pressure deficit (VPD) during the growing season.

表 1 生长季不同饱和水汽压差 (VPD) 条件下净生态系统碳交换量与光合有效辐射拟合参数的比较

Table 1 Comparison of the fitting parameters between daytime net ecosystem CO₂ exchange and photosynthetically active radiation at different vapor pressure deficits (VPD) during the growing season

VPD (kPa)	初始光能利用率 α (mg CO ₂ · μmol ⁻¹ photo)	最大光合速率 P_{max} (mg CO ₂ · m ⁻² · s ⁻¹)	白天生态系统呼吸量 $R_{e,d}$ (mg CO ₂ · m ⁻² · s ⁻¹)	R^2
VPD ≤ 0.5	-0.00127	-0.306	0.181	0.97
0.5 < VPD ≤ 1.75	-0.00064	-2.447	0.136	0.98
1.75 < VPD ≤ 3	-0.00108	-1.122	0.096	0.96
VPD > 3	-0.00153	-0.790	0.151	0.93

加,这主要是由于高 VPD 导致叶片部分气孔关闭,水汽和 CO₂ 交换受阻,迫使 CO₂ 净吸收量降低。

2.4 土壤含水量对草甸湿地生长季净生态系统碳交换量的影响

在整个生长季,NEE 随 5 cm 处土壤含水量的变化关系复杂,由图 7 和图 8 可以看出:日间尺度 NEE 与 SWC 可用三次函数曲线解释 ($NEE = -0.0005SWC^3 + 0.056SWC^2 - 2.264SWC + 29.72$), R^2 为 0.95。夜间尺度 NEE 与 SWC 的关系可利用分段函数来描述,低含水率增加段利用线性函数来表达 ($NEE = 0.044SWC - 1.23$),达到最大值 0.33 mg CO₂ · m⁻² · s⁻¹ 后,随着 SWC 的增加 NEE 呈减小趋势,

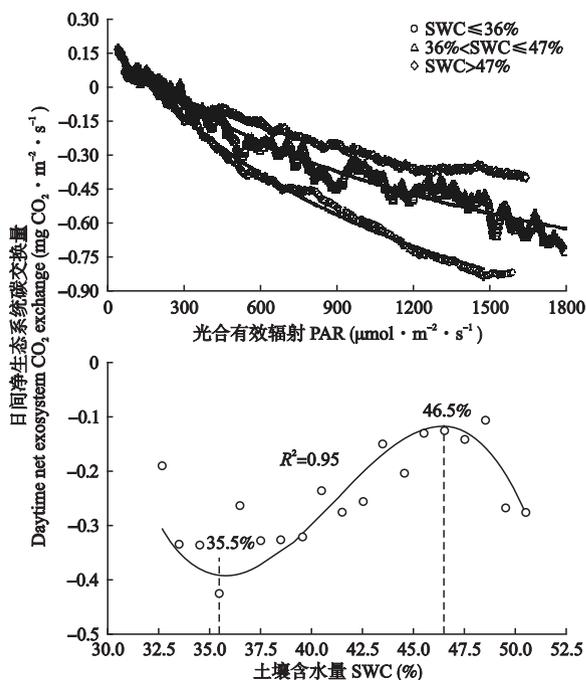


图 7 生长季日间净生态系统碳交换量对土壤含水量 (SWC) 的响应

Fig.7 Response of daytime net ecosystem CO₂ exchange to soil water content (SWC) during the growing season.

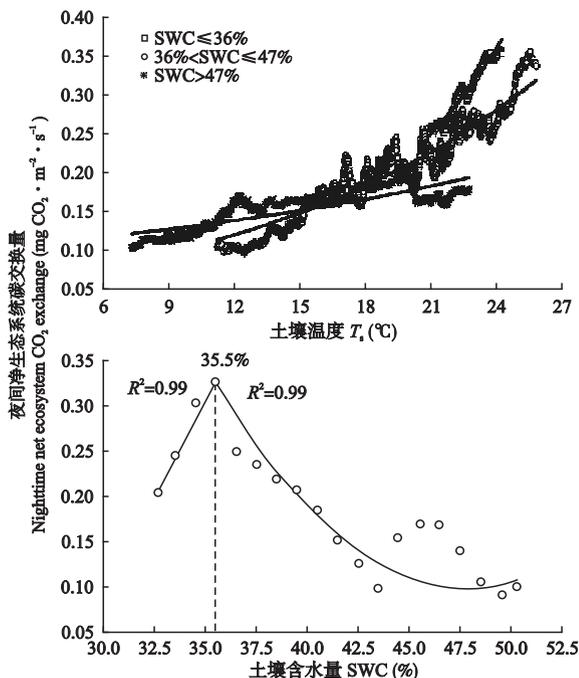


图 8 生长季夜间净生态系统碳交换量对土壤含水量 (SWC) 的响应

Fig.8 Response of nighttime net ecosystem CO₂ exchange to soil water content (SWC) during the growing season.

此时二者的关系可用二次函数来表达 ($NEE = 0.0015SWC^2 - 0.143SWC + 3.52$), R^2 为 0.99。

为进一步阐述日间 NEE 与 SWC 的响应关系,将 SWC 以 36% 和 47% 为间隔分段,分析不同水分条件下 NEE-PAR 的响应关系。当 $SWC \leq 36\%$ 时,NEE 与 PAR 具有较高的相关性, $R^2 = 0.99$,开始时 NEE 随着 PAR 增加呈明显的上升趋势,最大 CO₂ 净吸收速率为 0.83 mg CO₂ · m⁻² · s⁻¹,此时 PAR 为 1475 μmol · m⁻² · s⁻¹,此后,随 PAR 增加 NEE 近乎不变,表明系统对 PAR 的响应基本达到饱和状态。当 $SWC > 47\%$ 时,PAR 在 1200 ~ 1470 μmol · m⁻² · s⁻¹ 时处于突变段,NEE 与 PAR 的关系转变为线性负相关,当 PAR 高于 1470 μmol · m⁻² · s⁻¹ 时,NEE 表现为增加状态。在 PAR 超过 400 μmol · m⁻² · s⁻¹ 后的相同 PAR 条件下 SWC 增加会降低生态系统的净 CO₂ 交换速率,从光响应拟合结果同样可以看出,当 $SWC > 47\%$ 时,初始光能利用率 (α)、最大光合速率 (P_{max}) 和白天生态系统呼吸量 ($R_{e,d}$) 的绝对值均最低 (表 2)。

夜间 NEE 与 5 cm 处土壤温度在上述 3 个水分条件下也具有相似的规律。夜间 NEE 随 T_s 变化呈指数趋势上升,利用公式 (2) 可解释 70.0% ~ 93.8% 的变化。利用公式 (4) 计算整个生长季 Q_{10} 值为 2.4。当

表2 生长季不同土壤含水量(SWC)条件下净生态系统碳交换量对光合有效辐射和土壤温度拟合参数的比较

Table 2 Comparison of fitting parameters for net ecosystem CO₂ exchange to photosynthetically active radiation and soil temperature at different soil water contents (SWC) during the growing season

SWC (%)	日间 Daytime				夜间 Nighttime		
	初始光能利用率 α (mg CO ₂ · μmol^{-1} photo)	最大光合速率 P_{max} (mg CO ₂ · m ⁻² · s ⁻¹)	白天生态系统呼吸量 $R_{e,d}$ (mg CO ₂ · m ⁻² · s ⁻¹)	R^2	a	b	R^2
SWC ≤ 36	-0.00150	-1.939	0.231	0.99	0.0193	0.1221	0.94
36 < SWC ≤ 47	-0.00094	-1.481	0.165	0.96	0.0512	0.0709	0.86
SWC > 47	-0.00058	-1.181	0.091	0.98	0.0589	0.0452	0.70

SWC ≤ 36%时,对应的 T_s 集中分布于 20~24 °C, CO₂ 的释放随着 T_s 的增加呈快速上升趋势,且相关性最高, R^2 为 0.94, 土壤含水量由低到高 3 个梯度相应的 Q_{10} 值分别为 3.38、2.03 和 1.57, 低土壤含水量对应最大的 Q_{10} 值, 确定在 SWC ≤ 36%时, T_s 是影响 NEE 的关键性因子, 当 SWC > 47%时, 随着 T_s 的增加 NEE 的增速骤减, 此时土壤温度对生态系统夜间碳交换的影响程度也随之减弱。

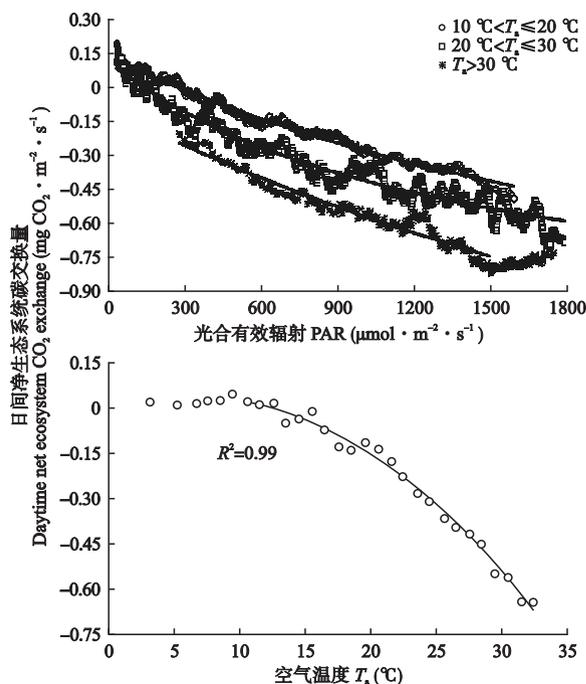
2.5 温度对草甸湿地生长季净生态系统碳交换量的影响

由图 9 可知, 当 $T_a < 10$ °C, NEE 随 T_a 无显著变化, 大多集中在 0 值附近, 此时光合略低于呼吸能力; 当 $T_a > 10$ °C 时, 回归分析表明 NEE 随 T_a 呈二次函数增加 ($NEE = -0.001T_a^2 + 0.014T_a - 0.003$, $R^2 = 0.99$, $P < 0.05$), 即温度越高, NEE 值越小, 生态系统

吸收 CO₂ 的能力越强。由图 9 和表 3 可以看出, NEE 与 PAR 的响应具有明显的相关关系。当 $T_a \leq 20$ °C 时, NEE 随 PAR 升高显著, 植被的光合作用与 CO₂ 吸收速率明显提高; 当 20 °C < $T_a \leq 30$ °C 时, NEE 随 PAR 增加整体上呈现出大幅增加趋势; 当 $T_a > 30$ °C, PAR < 1500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}$ 时, NEE 与 PAR 的响应程度降低, PAR 约为 1500 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}$ 时, NEE 达到最大值, 然后随着 PAR 增加 CO₂ 的吸收速率出现明显的回落。由光响应拟合结果可以看出, 白天生态系统呼吸量 ($R_{e,d}$) 的绝对值随着温度增加呈下降趋势, 而最大光合速率 (P_{max}) 的绝对值在 $T_a > 30$ °C 时达到最大。

表3 生长季不同气温(T_a)条件下净生态系统碳交换量和光合有效辐射拟合参数的比较Table 3 Comparison of the fitting parameters between daytime net ecosystem CO₂ exchange and photosynthetically active radiation at different air temperatures (T_a) during the growing season

T_a (°C)	初始光能利用率 α (mg CO ₂ · μmol^{-1} photo)	最大光合速率 P_{max} (mg CO ₂ · m ⁻² · s ⁻¹)	白天生态系统呼吸量 $R_{e,d}$ (mg CO ₂ · m ⁻² · s ⁻¹)	R^2
$10 < T_a \leq 20$	-0.00058	-1.568	0.148	0.98
$20 < T_a \leq 30$	-0.00091	-1.242	0.116	0.96
$T_a > 30$	-0.00057	-2.710	-0.093	0.94

图9 生长季日间净生态系统碳交换量对空气温度(T_a)的响应Fig.9 Response of daytime net ecosystem CO₂ exchange to air temperature (T_a) during the growing season.

3 讨论

湿地生态系统在全球碳平衡中发挥着巨大的作用, 不同湿地生态系统可能由于所处地理位置、生境差异及人类影响程度具有不同的源汇特征。科尔沁草甸湿地 2016 年生长季 NEE 的月平均日变化呈单峰“U”型曲线, 这与之前的研究结果一致^[27], 其中生长季的 5—8 月中旬表现为碳汇, 8 月后半月与 9 月表现为碳源, 这主要是受植被生长特性和环境要素的影响。NEE 的季节变化有较大波动, 自生长年初期, 随着植被生长和水热条件的改变, 伴随着一定光合作用和呼吸作用的增强, 且整体上光合吸收能力

高于呼吸释放能力,表现为明显的碳汇.牧草刈割使得植被地上生物量急剧下降,光合能力明显减弱,致使 8 月前、后段 NEE 平均日变化表现出截然不同的变化趋势,且 8 月后半月的平均日变化变幅低于 9 月,此后多转化为碳源.2016 年草甸湿地生长季累计 NEE 为 $-766.18 \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2}$,固碳能力明显高于青藏高原高寒湿地 ($-230.16 \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2}$)^[18],低于崇明东滩滨河围垦湿地 ($-1033.26 \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2}$)^[17] 和盘锦芦苇湿地 ($-1437.33 \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2}$)^[13],而与黄河三角洲芦苇湿地相当 ($780.95 \text{ g CO}_2 \cdot \text{m}^{-2}$)^[14].说明该生态系统是一个固碳能力较高的地区,且与植被生长特性关系密切.

太阳辐射是地表能量的主要来源,也是物质与能量交换的基础动力^[29].本研究利用 Michaelis-Menten 方程能够很好地解释日间 NEE 的变化,且 NEE-*PAR* 关系同时受到温度和水分的影响.水分主要通过大气水分和土壤水分两种形式影响碳交换,本文选取饱和和水汽压差和土壤含水量分别表征大气水分和土壤水分.VPD 通过调节植被气孔导度和大气土壤界面的水分条件,影响植被的光合和呼吸速率^[30].VPD < 1.75 kPa 时,温度随 VPD 增加而升高,有助于提升相关酶的活性,增加碳同化速率,且 *PAR* 达到最大时,NEE 的光响应并未达到饱和状态,VPD > 1.75 kPa 时,NEE 与 *PAR* 的响应程度降低,是由于气孔闭合会阻碍植被的光合作用,且在一定程度上促进土壤呼吸作用,导致生态系统净碳吸收减弱.半小时尺度上 VPD 为 1.75 kPa 时 NEE 达到最大,该值远高于青藏高原高寒草原和内蒙古其他草地的临界值^[31-33],而低于新疆灌溉棉花农田的临界值^[34],这可能与研究区土壤含水量有关,充足的水分减少了土壤压力.SWC 对 NEE 的影响也不容忽视,本研究中,高土壤水分条件下 NEE 对 *PAR* 的响应程度最低,相应的初始光能利用率(α)、最大光合速率(P_{\max})和白天生态系统呼吸量($R_{e,d}$)的绝对值均最小,尽管土壤水分条件最好,其最大光合速率和呼吸速率却最低^[35],这可能是由于高水分条件下土壤通透性变差,氧气在土壤中传输受阻,且阻碍矿物质的扩散,同时影响到土壤中根系及微生物活性,从而削弱碳吸收能力^[36].当 SWC 低于 36% 以及高于 47% 时,*PAR* 超过适宜的范围会影响生态系统碳交换速率,产生光抑制,NEE 与 *PAR* 的光饱和和响应点分别为 1475 和 1200 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$,可以看出,水分越高,对强光的利用能力越差,光抑制越明显.低水分条件下 (SWC \leq 36%) 光饱和现象产生可能是

由于存在一定的水分亏缺,光合有效辐射、气温和饱和水汽压差均升高导致气孔闭合^[37].高水分条件下 (SWC > 47%),*PAR* 处于 1200 ~ 1470 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 产生突变段,这是由于光照达到一定强度时,光合作用增加变缓,且逐渐趋于平稳,高水分抑制土壤呼吸,进而削弱生态系统碳交换速率,此后,光照持续增强,破坏植被内的能量平衡,同时较高的湿度导致土壤颗粒粘结性增强,通透性下降,阻碍了 CO_2 的释放^[38], CO_2 作为呼吸最终产物在植被内积聚,其反馈会抑制呼吸作用^[39],呼吸能力低于光合能力是致使 NEE 增加的原因,这也说明植被光合与呼吸能力对水热条件响应方式和程度存在明显差异.

有研究表明,温度升高对土壤呼吸有促进作用^[18],对植被光合作用的影响主要包括以下两方面:一是通过影响光合作用酶的活性^[40],二是通过影响空气干湿度控制气孔导度^[41].低温条件下 ($T_a < 10 \text{ }^\circ\text{C}$),NEE 较小,此时生态系统呼吸作用占主导地位,这与生长季早晚期植被生长速度缓慢、气孔导度及相关酶的活性有关^[33];当 $T_a > 10 \text{ }^\circ\text{C}$,生态系统植被光合作用增加的幅度较土壤呼吸快,NEE 随 T_a 增加表现为吸收大气中的 CO_2 ,同时 NEE 随 *PAR* 增加幅度也随 T_a 增加显著提升,其响应规律表明, $T_a > 30 \text{ }^\circ\text{C}$ 时,NEE 随着 *PAR* 的增加先稳定上升后缓慢下降,此时水分亏缺是造成植被固碳能力下降的主要原因^[42].Reichstein 等^[43]报道,NEE 降低多是由于干燥状况引起的,这可解释为高温、强光环境下叶片蒸腾强烈,造成短暂的水分亏缺,叶片温度升高,刺激气孔收缩, CO_2 和水汽的进出受到抑制,另一方面,土壤温度在强光辐射时期升高过快,增加了生态系统异养呼吸,抵消部分同化吸收的 CO_2 量,致使生态系统净碳交换量降低.有研究发现,白天 NEE 随 T_a 呈抛物线变化^[33],当其达到适宜温度,NEE 最大,之后随 T_a 增加有所下降,表明当生态系统 T_a 达到阈值后,持续增加会对 NEE 产生一定的抑制作用.然而,本研究中, T_a 对 NEE 的响应不存在最适温度,当 T_a 达到最大时,并未对 NEE 产生抑制,其向高温转变的趋势,可能是植被对温度产生的热效应现象^[44].

一般认为,温度是影响生态系统呼吸的主要环境要素,但是无论将空气还是土壤温度作为判定因子尚无明确的定论^[36,42,45],土壤温度和空气温度具有显著的相关性,二者均可以解释生态系统呼吸变化的趋势且响应机理相似^[46].有研究指出,该地区草甸湿地生长季植被旺盛,根系发达, T_a 是 R_e 的主

要影响要素,二者呈显著的正相关^[26].因此,本研究选用土壤温度来阐释夜间 NEE 的变化更为合理. SWC 可通过影响氧气可利用率、气体扩散速率和生物呼吸,间接影响土壤 pH、氧化还原电位等因素,进而影响 CO₂ 的交换^[47].在 SWC ≤ 36% 时,土壤水分处于适宜状态,空气填充土壤大空隙,有利于氧气扩散,水分占据土壤小空隙,便于可溶性物质的传输^[48],根系和微生物保持较高的活性,有利于碳固定.夜间 NEE 在不同的水分条件下对温度的敏感性存在差异, Q₁₀ 值随着 SWC 的增加呈下降趋势^[49],最大 Q₁₀ 值出现在较低的土壤水分条件 (SWC ≤ 36%) 下,此时 T_s 为影响 NEE 的关键因子;反之,过高的土壤含水量迫使 NEE 对 T_s 的依赖性降低,可见,夜间 NEE 由 T_s 和 SWC 共同影响,这与之前研究结果一致^[50-51].有研究指出,湿地生态系统的 Q₁₀ 值为 1~7.7^[10],而中国湿地生态系统的 Q₁₀ 值处于 0.43~4.9^[21],该草甸湿地整个生长季 Q₁₀ 值为 2.4,与中国盘锦芦苇湿地^[13] (Q₁₀ = 2.4) 和黄河三角洲湿地^[14] (Q₁₀ = 2.3) 的研究结果相近.不同于其他陆地生态系统,湿地一般不会由于 SWC 过低影响呼吸作用,反而会由于 SWC 过高,导致呼吸产物 CO₂ 的排放受到限制^[52],本研究中草甸湿地生态系统也具有相似的结论.相关研究发现,当土壤含水率超过田间持水率时,土壤碳释放量会减少^[53].本研究利用回归分析对 NEE 与 SWC 的模拟显示,CO₂ 交换量存在土壤含水率阈值,低于该阈值时,土壤含水率增加表现为促进碳交换的进行;高于该阈值,土壤含水率增加导致土壤通透性变差,抑制碳交换,且该阈值出现时,土壤含水率与田间持水率 (36.4%) 相接近.

4 结 论

2016 年,科尔沁草甸湿地生长季累计 NEE 为 -766.18 g CO₂ · m⁻², GPP 与 R_e 分别为 3379.89 和 2613.71 g CO₂ · m⁻²,生态系统表现为明显的 CO₂ 的汇;NEE 各月月平均日变化呈单峰“U”型曲线,白天吸收 CO₂,夜间则释放 CO₂,其中 5—8 月中旬表现为碳汇,8 月后半月及 9 月表现为碳源.日间 NEE 与 PAR 之间符合直角双曲线关系,且受 VPD、SWC 和 T_s 的影响.NEE 与 PAR 的响应趋势在不同的 VPD 条件下存在明显差异,回归分析表明,NEE 随 VPD 的增强呈先增加后减少的趋势,NEE 达到最大时相应的 VPD 为 1.75 kPa.NEE 与 PAR 的增加趋势随温度的增加显著提升,但 T_a > 30 °C 且 PAR > 1500

μmol · m⁻² · s⁻¹ 时,辐射增强会抑制 CO₂ 的吸收速率.SWC 是 NEE 的重要影响因子,SWC 上升对 NEE 和 PAR 的响应产生抑制作用,光响应参数随 SWC 增加而减小,其中 SWC 过高或者过低时,PAR 超过适合的范围,生态系统的碳吸收能力降低,其光饱和点分别为 1200 和 1475 μmol · m⁻² · s⁻¹,但处于过高水分条件下,PAR > 1470 μmol · m⁻² · s⁻¹ 时 NEE 再次表现为增加;NEE 最大时,SWC 为 35.5%.夜间 NEE 随 T_s 呈指数趋势增加,且在 SWC ≤ 36% 的情况下能够很好的耦合,之后随着 SWC 的增加呈退耦趋势,在整个生长季 Q₁₀ 值达到 2.4,SWC 升高使得 NEE 对 T_s 的敏感性降低,夜间 NEE 变化是 SWC 和 T_s 协同作用的结果.

参考文献

- [1] Wang H-B (王海波), Ma M-G (马明国), Wang X-F (王旭峰), et al. Carbon flux variation characteristics and its influencing factors in an alpine meadow ecosystem on eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Arid Land Resources and Environment* (干旱区资源与环境), 2014, **28**(6): 50-56 (in Chinese)
- [2] Lipford JW, Yandle B. Environmental Kuznets curves, carbon emissions, and public choice. *Environment and Development Economics*, 2010, **15**: 417-438
- [3] Schwartz MD, Hanes JM, Liang L. Comparing carbon flux and high-resolution spring phenological measurements in a northern mixed forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2013, **169**: 136-147
- [4] Verhoef A, Allen SJ, Lloyd CR. Seasonal variation of surface energy balance over two Sahelian surfaces. *International Journal of Climatology*, 1999, **19**: 1267-1277
- [5] Du Q, Liu HZ. Seven years of carbon dioxide exchange over a degraded grassland and a cropland with maize ecosystems in a semiarid area of China. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2013, **173**: 1-12
- [6] Inubushi K, Furukawa Y, Hadi A, et al. Seasonal changes of CO₂, CH₄ and N₂O fluxes in relation to land-use change in tropical peatlands located in coastal area of South Kalimantan. *Chemosphere*, 2003, **52**: 603-608
- [7] Song C-C (宋长春). Advance in research on carbon cycling in wetlands. *Scientia Geographica Sinica* (地理科学), 2003, **23**(5): 622-628 (in Chinese)
- [8] Syed KH, Flanagan LB, Carlson PJ, et al. Environmental control of net ecosystem CO₂ exchange in a treed, moderately rich fen in northern Alberta. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2006, **140**: 97-114
- [9] Lloyd CR. Annual carbon balance of a managed wetland meadow in the Somerset Levels, UK. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2006, **138**: 168-179
- [10] Bonneville MC, Strachan IB, Humphreys ER, et al. Net ecosystem CO₂ exchange in a temperate cattail marsh in relation to biophysical properties. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, **148**: 69-81
- [11] Mu C-C (牟长城), Shi L-Y (石兰英), Sun X-X (孙

- 晓新). Fluxes and controls of CO₂, CH₄ and N₂O in a marsh wetland of Xiaoxing'an Mountains, Northeastern China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2009, **33**(3): 617–623 (in Chinese)
- [12] Hao YB, Cui XY, Wang YF, *et al.* Predominance of precipitation and temperature controls on ecosystem CO₂ exchange in Zoige alpine wetlands of Southwest China. *Wetlands*, 2011, **31**: 413–422
- [13] Zhou L, Zhou GS, Jia QY. Annual cycle of CO₂ exchange over a reed (*Phragmites australis*) wetland in Northeast China. *Aquatic Botany*, 2009, **91**: 91–98
- [14] Yang L-Q (杨利琼), Han G-X (韩广轩), Yu J-B (于君宝), *et al.* Net ecosystem CO₂ exchange and its environmental regulation mechanisms in a reed wetland in the Yellow River Delta of China during the growth season. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24**(9): 2415–2422 (in Chinese)
- [15] Han GX, Xing QH, Yu JB, *et al.* Agricultural reclamation effects on ecosystem CO₂ exchange of a coastal wetland in the Yellow River Delta. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2014, **196**: 187–198
- [16] Xing Q-H (邢庆会), Han G-X (韩广轩), Yu J-B (于君宝), *et al.* Net ecosystem CO₂ exchange and its controlling factors during the growing season in an intertidal salt marsh in the Yellow River Estuary, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2014, **34**(17): 4966–4979 (in Chinese)
- [17] Wang J-T (王江涛), Zhong Q-C (仲启铖), Ou Q (欧强), *et al.* Characteristic of CO₂ flux in the coastal reclaimed wetland of Chongming Dongtan during the growing season. *Resources and Environment in the Yangtze Basin* (长江流域资源与环境), 2015, **24**(3): 416–425 (in Chinese)
- [18] Zhang F-W (张法伟), Liu A-H (刘安花), Li Y-N (李英年), *et al.* CO₂ flux in alpine wetland ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(2): 453–462 (in Chinese)
- [19] Zhao L, Li J, Xu S, *et al.* Seasonal variations in carbon dioxide exchange in an alpine wetland meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Biogeosciences*, 2010, **7**: 1207–1221
- [20] Cao S-K (曹生奎), Cao G-C (曹广超), Chen K-L (陈克龙), *et al.* Coupling relationships between alpine wetland ecosystem CO₂ and vapor fluxes around the Qinghai Lake. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 2016, **36**(5): 1286–1295 (in Chinese)
- [21] Chu X-J (初小静), Han G-X (韩广轩). Effect of air temperature and rainfall on wetland ecosystem CO₂ exchange in China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2015, **26**(10): 2978–2990 (in Chinese)
- [22] Bowling DR, Bethers-Marchetti S, Lunch CK, *et al.* Carbon, water, and energy fluxes in a semiarid cold desert grassland during and following multiyear drought. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2010, **115**; doi:10.1029/2010JG001322
- [23] Qu LP, Chen JQ, Dong G, *et al.* Heat waves reduce ecosystem carbon sink strength in a Eurasian meadow steppe. *Environmental Research*, 2015, **144**: 39–48
- [24] Schrautzer J, Asshoff M, Müller F. Restoration strategies for wet grasslands in Northern Germany. *Ecological Engineering*, 1996, **7**: 255–278
- [25] Sun D-C (孙殿超), Li Y-L (李玉霖), Zhao X-Y (赵学勇), *et al.* Effects of grazing enclosure on soil respiration rate in the Horqin Sandy Grassland. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 2015, **35**(6): 1620–1627 (in Chinese)
- [26] Han CX, Liu TX, Duan LM, *et al.* Spatio-temporal distribution of soil respiration in dune-meadow cascade ecosystems in the Horqin Sandy Land, China. *Catena*, 2017, **157**: 397–406
- [27] Wang J (王婧), Liu T-X (刘廷玺), Lei H-M (雷慧闽), *et al.* Net ecosystem carbon exchange and its main driving factors in meadow grassland ecosystems in the Horqin Sand Lands. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2015, **24**(11): 10–19 (in Chinese)
- [28] Niu Y-Y (牛亚毅), Li Y-Q (李玉强), Gong X-W (龚相文), *et al.* The characteristics of net ecosystem carbon exchange and the contribution of soil respiration during the growing season in sandy grassland. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 2017, **36**(9): 2423–2430 (in Chinese)
- [29] Law BE, Falge E, Gu LH, *et al.* Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, **113**: 97–120
- [30] Cao SK, Cao GC, Feng Q, *et al.* Alpine wetland ecosystem carbon sink and its controls at the Qinghai Lake. *Environmental Earth Sciences*, 2017, **76**: 210
- [31] Wang SY, Zhang Y, Lyu SH, *et al.* Biophysical regulation of carbon fluxes over an alpine meadow ecosystem in the eastern Tibetan Plateau. *International Journal of Biometeorology*, 2016, **60**: 801–812
- [32] Li SG, Asanuma J, Eugster W, *et al.* Net ecosystem carbon dioxide exchange over grazed steppe in central Mongolia. *Global Change Biology*, 2005, **11**: 1941–1955
- [33] Yang FL, Zhou GS, Hunt JE, *et al.* Biophysical regulation of net ecosystem carbon dioxide exchange over a temperate desert steppe in Inner Mongolia, China. *Agricultural, Ecosystems and Environment*, 2011, **142**: 318–328
- [34] Bai J, Wang J, Chen X, *et al.* Seasonal and inter-annual variations in carbon fluxes and evapotranspiration over cotton field under drip irrigation with plastic mulch in an arid region of Northwest China. *Journal of Arid Land*, 2015, **7**: 272–284
- [35] Zhong Q-C (仲启铖), Wang J-T (王江涛), Zhou J-H (周剑虹), *et al.* Effects of water table manipulation on leaf photosynthesis, morphology and growth of *Phragmites australis* and *Imperata cylindrica* in the reclaimed tidal wetland at Dongtan of Chongming Island, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2014, **25**(2): 408–418 (in Chinese)
- [36] Davidson EA, Belk E, Boone RD. 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
- [37] Jarvis PG, Morison JIL. The control of transpiration and photosynthesis by the stomata// Jarvis PG, Mansfield

- TA, eds. Stomatal Physiology, Society for Experimental Biology: Seminar Series 8. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1981: 247-279
- [38] He W-J (贺文君), Han G-X (韩广轩), Xu Y-N (许延宁), *et al.* Effects of drying and wetting cycles induced by tides on net ecosystem exchange of CO₂ over a salt marsh in the Yellow River Delta, China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2018, **29** (1): 269-277 (in Chinese)
- [39] Jia B-R (贾丙瑞), Zhou G-S (周广胜), Wang F-Y (王凤玉), *et al.* Soil respiration and its influencing factors at grazing and fenced typical *Leymus chinensis* steppe, Nei Monggol. *Environmental Science* (环境科学), 2005, **26**(6): 1-7 (in Chinese)
- [40] Li Y-J (李佑稷), Li J (李菁), Chen J (陈军), *et al.* Response of *Dolichomitriopsis diversiformis* photosynthesis rate to light, air temperature and plant water content. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2004, **15**(3): 391-395 (in Chinese)
- [41] Tong X-J (同小娟), Li J (李俊), Liu D (刘渡). Characteristics and controlling factors of photosynthesis in a maize ecosystem on the North China Plain. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2011, **31**(17): 4889-4899 (in Chinese)
- [42] Wang Y-J (王亚军), Yu S-S (郁珊珊). Dynamics of CO₂ exchange and its environmental controls in an urban green-land ecosystem in Fuzhou City. *Pratacultural Science* (草业科学), 2017, **34**(5): 966-974 (in Chinese)
- [43] Reichstein M, Falge E, Baldocchi D, *et al.* On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: Review and improved algorithm. *Global Change Biology*, 2005, **11**: 1424-1439
- [44] Wagle P, Kakani VG. Environmental control of daytime net ecosystem exchange of carbon dioxide in switchgrass. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2014, **186**: 170-177
- [45] Tang X (唐祥), Chen W-J (陈文婧), Li C-Y (李春义), *et al.* Net carbon exchange and its environmental affecting factors in a forest plantation in Badaling, Beijing of China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2013, **24**(11): 3057-3064 (in Chinese)
- [46] Zhong QC, Wang KY, Lai QF, *et al.* Carbon dioxide fluxes and their environmental control in a reclaimed coastal wetland in the Yangtze Estuary. *Estuaries and Coasts*, 2016, **39**: 344-362
- [47] Wang X-G (王小国), Zhu B (朱波), Wang Y-Q (王艳强), *et al.* Soil respiration and its sensitivity to temperature under different land use conditions. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2007, **27**(5): 1960-1968 (in Chinese)
- [48] Kramer PJ. Water Relations of Plants. New York: Academic Press, 1983
- [49] Chu X-J (初小静), Han G-X (韩广轩), Zhu S-Y (朱书玉), *et al.* Effect of environmental and biotic factors on net ecosystem CO₂ exchange over a coastal wetland in the Yellow River Delta. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2016, **27**(7): 2091-2100 (in Chinese)
- [50] Yang L-Q (杨利琼), Han G-X (韩广轩), Yu J-B (于君宝), *et al.* Effects of reclamation on net ecosystem CO₂ exchange in wetland in the Yellow River Delta, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2013, **37**(6): 503-516 (in Chinese)
- [51] Hao Y-B (郝彦宾), Wang Y-F (王艳芬), Sun X-M (孙晓敏), *et al.* Seasonal variation in carbon exchange and its ecological analysis over *Leymus chinensis* steppe in Inner Mongolia. *Science in China Series D Earth Sciences* (中国科学 D 辑: 地球科学), 2006, **36** (S1): 174-182 (in Chinese)
- [52] Xie Y-B (谢艳兵), Jia Q-Y (贾庆宇), Zhou L (周莉), *et al.* Soil respiration and its controlling factors at *Phragmites communis* wetland in Panjin. *Journal of Meteorology and Environment* (气象与环境学报), 2006, **22**(4): 53-58 (in Chinese)
- [53] Kucera CL, Kirkham DR. Soil respiration studies in tallgrass prairie in Missouri. *Ecology*, 1971, **52**: 912-915

作者简介 陈小平, 女, 1992年生, 硕士研究生. 主要从事干旱区生态水文研究. E-mail: 2415840574@qq.com

责任编辑 孙菊
