

# 松嫩草地碳和水通量对全球变化的响应

蒋丽, 祝廷成, 马略耕, 石连旋, 侯文娟, 郭继勋

东北师范大学草地科学研究所; 植被生态教育部重点实验室, 长春 130024

**摘要** 全球变暖和氮格局的改变对生态系统碳通量的变化具有深远的影响, 长期的模拟增温和氮沉降实验对预测 21 世纪全球气候变化下草地生态系统生产力和碳匮乏的响应有着至关重要的意义。在中国东北松嫩草地开展 4 年的增温和施氮实验, 通过测定羊草草地光合特性, 试图揭示全球变化对羊草草地的碳、水通量产生的影响。试验采用一个封闭的光合测定系统 (LI-6400) 测定草地的碳、水通量变化, 通过计算  $\text{CO}_2$  的变化量确定净生态系统  $\text{CO}_2$  交换量。结果表明, 增温降低了净生态系统  $\text{CO}_2$  交换量 (NEE), 净生态系统生产力 (GEP) 和生态系统蒸腾作用 (ET), 升高了生态系统呼吸 (ER) 和水分利用效率 (WUE); 施氮处理刺激了 NEE、ER、GEP 和 WUE; 增温加施氮处理, 氮素的添加缓解了因增温对生态系统产生的负效应。碳、水通量对全球变化的响应是通过改变生物群落中优势物种羊草的数量实现的, 全球变化能在短期内迅速改变松嫩草地的碳通量。这些结果都有助于理解未来生态系统碳循环对全球气候变化的反馈。

**关键词** 羊草; 碳通量; 增温; 施氮; 蒸腾

**中图分类号** Q89

**文献标识码** A

**doi** 10.3981/j.issn.1000-7857.2011.06.004

## Responses of Ecosystem's Carbon and Water Fluxes to Global Change on the Songnen Steppe

JIANG Li, ZHU Tingcheng, MA Luegeng, SHI Lianxuan, HOU Wenjuan, GUO Jixun

Key Laboratory for Vegetation Ecology, Ministry of Education; Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China

**Abstract** The global warming and a changing nitrogen regime could have a profound impact on ecosystem's carbon flux, therefore, a good understanding of carbon flux responses to changing environmental conditions is critical for predicting the productivity and carbon sequestration potential of grass ecosystems during the 21st century. Measurements of photosynthetic characteristics were made in Yangcao (*Leymus chinensis*) grassland under a warming and nitrogen deposition soil during the period from 2006 to 2009. *In situ* diurnal Net Ecosystem  $\text{CO}_2$  Exchange (NEE) was measured by determining the rise in  $\text{CO}_2$  in IRGA. Analysis of  $\text{CO}_2$  fluxes during 4 years shows that the climate warming reduces NEE, Gross Ecosystem Productivity (GEP) and Evapotranspiration (ET), while increases Ecosystem Respiration (ER) and ecosystem Water-Use Efficiency (WUE). The increased N stimulates the NEE, ER, GEP and WUE. Under conditions of warming plus nitrogen, the nitrogen ameliorates the negative impacts of climatic warming on ecosystem carbon fluxes. Carbon flux responses to global change were driven overwhelmingly by gains and losses by *Leymus chinensis*, as the native plants in the Songnen grassland. Climate change could rapidly alter carbon fluxes in the Songnen grassland. These results provide an understanding of the future impact of the terrestrial carbon-cycle feedback on the global climate change.

**Keywords** *Leymus chinensis*; carbon fluxes; warming; nitrogen; evapotranspiration

### 0 引言

由于大气  $\text{CO}_2$  浓度升高和其他温室气体排放导致的全

球变暖已经使全球平均温度升高了  $0.76^\circ\text{C}$ , 到 21 世纪末将持续增加  $1.8\sim 4.0^\circ\text{C}^{[1-2]}$ 。这种空前的温度变化必将影响生态系统

收稿日期: 2010-11-22; 修回日期: 2011-01-22

基金项目: 国家自然科学基金重大项目 (30590382); 国家重点基础研究发展计划 (973 计划) 项目 (2007CB106801); 国家自然科学基金项目 (30570273)

作者简介: 蒋丽, 博士研究生, 研究方向为全球变化生态学, 电子信箱: jiangl579@nenu.edu.cn; 郭继勋 (通信作者), 教授, 研究方向为草地生态学, 电子信箱: gjixun@nenu.edu.cn

过程和全球碳循环<sup>[3]</sup>。化石燃料燃烧和农业生产中氮肥使用等向大气中排放的含氮化合物激增并引起大气氮沉降成比例增加。据估计,到2050年氮沉降将增加到每年200亿t。温度和氮素是植物生长和净初级生产力的限制因子,地球表面温度和氮格局的改变必将对陆地生态系统碳循环和碳收支产生深远影响,同时对全球气候变化产生反馈。近些年全球很多地区已经开展模拟大气温度升高的研究<sup>[4-8]</sup>,并且产生一系列不确定的假设<sup>[1]</sup>。草地约占陆地表面的三分之一,储藏了世界上10%~30%的土壤碳。因此,温度的微小变化所导致的草地生态系统碳库和碳通量的变化必将影响全球碳循环。

目前,多数研究集中在对草地生态系统大尺度的研究上,即草地生态系统CO<sub>2</sub>通量的研究<sup>[9]</sup>或者仅限对单一的固定区域的研究<sup>[10-11]</sup>。在全球变暖的情况下,对中国东北松嫩草地碳库的研究并不明确,由于温度升高可能不同程度地影响净生态系统生产力(GEP)和生态系统呼吸(ER)。碳汇不成比例的增加将反馈到大气中使CO<sub>2</sub>浓度缓慢增加,同时不成比例的碳释放增加会加速大气CO<sub>2</sub>浓度的增加。研究表明,全球变暖影响了各个陆地生物群系的碳收支<sup>[8,12-16]</sup>。本文假定,陆地生态系统在全球变暖的情况下扮演净碳源的角色,高温对生态系统的碳释放(自养和异养呼吸)的影响高于对碳吸收(植物的光合作用)。然而,对这些假设的争议颇多,这是因为生态系统特殊的响应机制和生态系统对年季变化的响应的不确定性<sup>[17]</sup>。

中国北方半干旱半湿润草甸草原占全国草地面积的78%,占世界温带草地面积27%<sup>[18]</sup>。草地生态系统净碳平衡的变化必将显著地影响区域和全球的碳平衡<sup>[9]</sup>。碳氮循环是一个耦合机制,植物碳积累的变化同样影响氮的循环过程<sup>[20-21]</sup>。多种生态因子共同影响决定了全球变化对敏感的陆地生态系统的影响。气候变暖和氮沉降共同影响了松嫩草地生态系统。

针对这一问题,本研究试图在中国东北半干旱半湿润的松嫩草地开展温度升高和氮沉降实验,以期解决在温度升高和氮素增加的情况下,松嫩草地碳通量是如何响应的,土壤温度、土壤含水量和植物生长是如何调控生态系统碳通量对增温和施氮的响应。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究地点

研究地区位于东北松嫩平原南部、吉林省长岭县种马场境内,东北师范大学草原定位实验站(44°30'~44°45'N,123°31'~123°56'E;海拔142.8m)。这一区域是典型温带半干旱季风气候,具有典型的大陆性气候特点:春季干旱少雨,夏季炎热多雨,冬季寒冷风大。年平均温度为4.6~6.4℃,降雨量为400~500mm,年平均积温为2545~3374℃,无霜期为136~146d,年均日照时数为2882.4h。降水主要集中在6~8月,占全年降雨量的60%以上。年蒸发量是降雨量的2~3倍,雨热同季。植被类型为以羊草群落为主的羊草草甸,土壤类型为盐化草甸淡黑钙土。土壤有机碳含量为2%,腐殖质含量为

1.39%,全氮含量为0.15%,根深可达1m,草地浅层地下水水量贫乏。主要植被有羊草、芦苇、全叶马兰、寸草、猪毛蒿、碱蒿。其中,建群种羊草的盖度达95%,松嫩草地的初级生产力相对较高( $\approx 300\sim 400\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ),生长季的叶面积指数从早春的0到晚秋接近1。

### 1.2 试验设计

试验于2006—2009年进行。利用一对嵌套设计,施氮处理作为一级处理因子,增温作为二级处理因子。2006年5月设置实验样地,设12个4m×3m的小区,一半增温一半不增温,每个小区内一对处理分别设置为施氮和不施氮。利用红外线辐射器(165cm×15cm MSR-2420,美国Kalglo Electronics公司)为草地加温1.7℃,终年增温。加热和不加热小区随机分布,灯管为南北方向,灯管离地面高度为2.25m。氮肥采用分析纯硝酸铵(10g·N·m<sup>-2</sup>)。在不增温控制小区,在离地2.25m处安装同样形状和大小的假的辐射器,用来模拟辐射器阴影的影响。红外线辐射器对增温小区的土壤温度的影响存在空间一致性。实验共设4种处理(对照、增温、施氮,增温加施氮),每个处理有6次重复。

### 1.3 测定方法

#### 1.3.1 土壤温度和土壤湿度

从2006年6月开始利用EM50/R数据采集器(EM50/R,美国Decagon公司)记录土壤地下10cm温度和土壤含水量。土壤温度每小时记录1次,土壤含水量每月测定1~2次。

#### 1.3.2 土壤和植物样本采样

在生长季(5—10月)对土壤和植物样本每月进行采样。采集0~10cm表层土为样本,本着对长期实验的不破坏性,羊草的地上生物量采用回归法测量,通过对样地附近的植被的生物量、高度、密度和盖度指标进行测量后建立回归方程计算。羊草种群的叶面积指数(LAI)利用叶面积仪(LI-COR, LAI-2000)进行测量,土壤全氮含量利用凯氏定氮法测量,土壤和植物有机碳含量利用重铬酸钾法测定<sup>[2]</sup>。

#### 1.3.3 生态系统气体交换的测定方法

在2006年5月,在每个小区的两个相反方向接近地表3cm的土壤水平埋入2个方形的铁框(0.5m×0.5m),铁框距离小区边缘0.3m。在安装的时候尽可能减少对土壤的扰动,方法同Niu等<sup>[23]</sup>。

#### 1.3.4 生态系统气体交换

利用透明的气室(0.5m×0.5m×0.9m)连接红外线气体分析仪(LI-6400,LI-COR, Lincoln, NE, USA)在每一个样地内的任意一个铝框上测定。在测量时,保持箱体与地面的密闭性。测量时4个小的风扇不停转动来混合气室内的空气。从放上透明的气室开始记录,每间隔10s记录1次CO<sub>2</sub>和水分含量,连续记录9个数据,记录时间为90s。CO<sub>2</sub>和水分通量速率采用Steduto等<sup>[24]</sup>方法,通过时间线性计算得出净生态系统气体交换量(NEE)和土壤水分蒸发蒸腾损失量(ET)。在测定(NEE)之后,将气室抬起通风,60s后重新放在框上,并用不透明的布将气室覆盖,当气室内CO<sub>2</sub>浓度稳步增长的时候(气室盖

上约 1min 后), 重复测定 CO<sub>2</sub> 交换。后者测定方法排除光(光合作用)的干扰, 以获得描述生态系统呼吸数据 ER。总生态系统生产力由 NEE 和 ER 的差计算得出。生态系统水分利用效率 WUE 由 NEE/ET 计算得出。NEE 的正值和负值分别代表生态系统净碳吸收和释放。每月测定 1~2 次。

### 1.3.5 叶片气体交换的测定

利用 LI-6400 测定优势种羊草(*Leymus chinensis*)的气体交换。在每一个样地, 选择一个完全展开的独立叶片测定光合速率, 在 2006 年 6 月开始测定, 每月测定 1 次。叶片气体交换选择在 09:00—11:00 时间段内利用透明叶室、自然光源测定。测定指标包括净光合速率 P<sub>n</sub>、蒸腾速率 E、气孔导度 G<sub>s</sub> 和水气压差(VPD)。

### 1.4 统计分析

利用多重比较 ANOVA 检验增温和施氮对土壤小气候的影响及其对生态系统碳、水通量的影响; One-way ANOVA 检验 4 种处理的平均值的标准差。所有数据分析都采用 SPSS 11.0 分析软件。

## 2 结果与分析

### 2.1 由温度升高和氮素施加导致的小气候变化

与长期(1980—2009)的年平均温度(6.4℃)相比, 2006 年(7.65℃), 2007 年(9.04℃), 2008 年(6.97℃) 和 2009 年(7.05℃) 的均高于 30 年平均温度; 长期的年平均降水量(470.6mm), 2006 年(347.5mm)和 2008 年(373.8mm) 的降水量均低于 30 年的平均降水量, 2007 年(219.1mm)和 2009 年(230.4mm) 的降水量更低(图 1)。尤其 2007 年是一个极度干旱年, 降水量仅为年平均降水量的 44.7%。这一区域的春旱特点在 2007 年表现的尤为突出(图 1)。

在整个实验阶段, 增温样地的地下 10cm 的平均土壤温

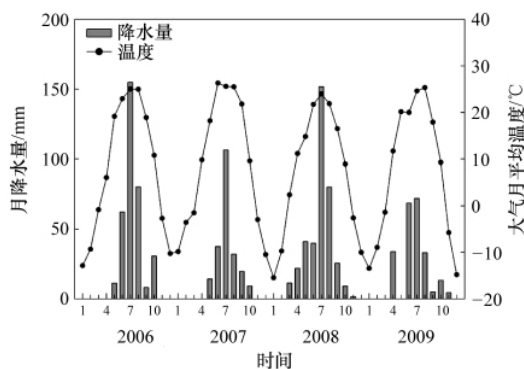


图 1 实验样地的月降水量和大气月平均温度  
Fig. 1 Monthly precipitation and monthly mean air temperature during 2006—2009

注: 2006 年数据来自吉林省长岭县种马场观测站, 距离试验样地 3km, 2007—2009 年数据来自通量塔。

Notes: Data of 2006 are from Chang Ling Horse Breeding Farm in Jilin Province, 3 km from the study site. Data of 2007—2009 are from the eddy tower adjacent (about 200m) to the experimental plots.

度比对照组(自然条件下的)和施氮组高 2.34 和 1.31℃。地下 0~10cm 的土壤含水量有显著的季节性波动(图 2), 在不施氮样地, 增温降低了土壤含水量(V/V), 2006—2009 年分别降低 12.9%、7.4%、11.4%和 25.0%( $P < 0.05$ ); 在不增温样地, 施氮处理明显提高了土壤含水量( $P < 0.05$ ; 图 2), 2006—2009 年分别提高 10.7%、10.2%、8.1%和 4.7%, 4 年中, 氮素施加显著提高了增温样地的土壤含水量, 分别为 10.3%、8.0%、5.0%和 10.4%。

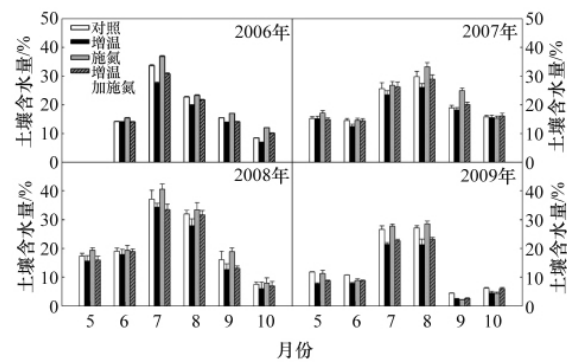


图 2 2006—2009 年地下 0~10cm 土壤含水量季节动态  
Fig. 2 Effects of experimental warming and increased nitrogen on volumetric soil water content at depth of 0~10 cm during 2006—2009

2006—2009 年, 与对照相比, 增温大幅度降低了土壤有机碳和土壤全氮含量, 但是对土壤电导率(EC)的影响不大。施氮样地的土壤全氮显著的高于增温样地和对照样地。增温、施氮和增温加施氮处理显著降低了土壤的酸碱度(pH) ( $P < 0.05$ )(表 1)。

### 2.2 由降水引起的碳、水通量的年际间差异

2006—2009 年, NEE、ER、GEP 和 ET 的变化趋势随着大气温度的季节变化而变化, 在夏季高而在春秋两季低(图 3)。从每年 11 月开始到次年的 4 月初, 地表都覆盖积雪, 土壤呼吸接近于 0, 因此试验只测得生长季的数据(图 3)。另外, 碳、水通量表现出显著的年际间的变化( $P < 0.001$ )。在对照样地, 2006 年生长季的平均 NEE、ER 和 GEP 分别比 2007 年高 1.5%、15.0%和 7.7%。2008 年的 NEE、ER、GEP 和 ET 分别比 2009 年高 6.4%、7.6%、6.9%和 8.0%。相反地, 2007 年的 ET 比 2006、2008 和 2009 年分别高 21.4%、14.9%和 24.0%。

4 年间, 生长季 NEE 的变化相当大(图 3), 在所有处理中, 4 年的 NEE 变化与月平均体积含水量的变化相一致(图 4), 因此可以认为, 土壤水分含量的变化导致年际间的 NEE 的变化。

### 2.3 增温对碳、水通量的影响

增温主要降低了 NEE 和 GEP。在 4 年中, 增温的主要影响表现在植物群落物种数量的改变, 增温导致了芦苇的增加而使羊草减少, 芦苇的密度从 2006 年的 8% 提高到 2009 年的 16%。增温样地的 NEE 和 GEP 比对照样地降低了 14.2% 和 3.4%(图 3), 而 ER 升高了 9.5% ( $P < 0.05$ )。在施氮样地, 增

表 1 试验样地土壤理化性质 ( $\bar{x} \pm s, n=24$ )

Table 1 Soil properties in the experiment sites ( $\bar{x} \pm s, n=24$ )

指标	土壤样品			
	对照 (C)	增温 (W)	施氮 (N)	增温加施氮 (WN)
pH 值	8.64±0.2	8.36±0.09	8.20±0.04*	8.19±0.05*
土壤电导率/( $\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$ )	218±22	222±14	208±19	224±16
土壤有机碳/( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	29.39±2.96	26.98±1.80*	33.75±2.42*	34.42±3.42
土壤全氮/( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )	19.6±1.32	20.42±1.54	22.44±1.17*	21.92±1.24*

注:\*,与对照组相比有显著性差异,  $P < 0.05$ .

Note: \* means  $P < 0.05$  as compared with the control group.

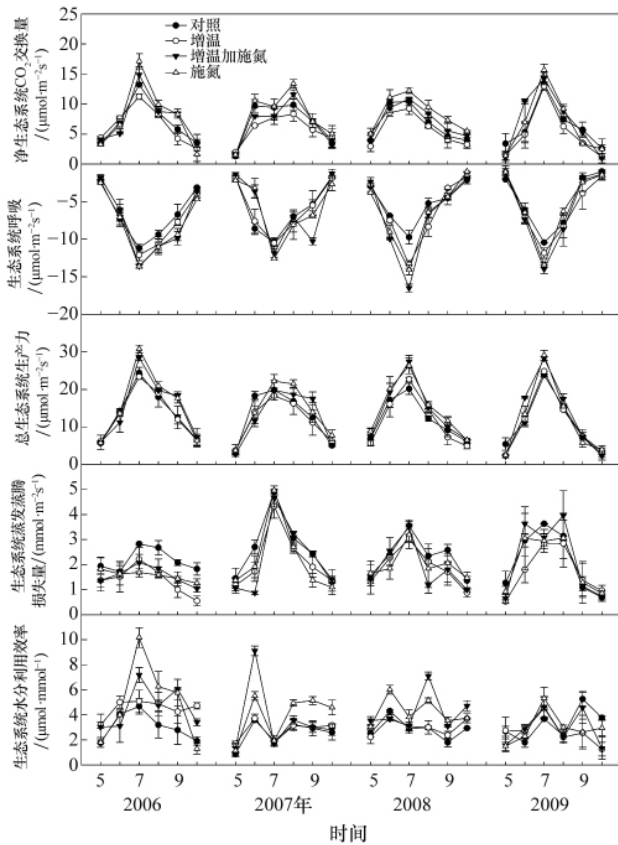


图 3 2006—2009 年的碳、水通量季节动态 ( $\bar{x} \pm s$ )

Fig. 3 Seasonal dynamics and means ( $\bar{x} \pm s$ ) of ecosystem carbon and water fluxes during 2006—2009

温处理的 4 年的平均 NEE 比不增温样地高 14.5% (图 3)。

在 4 年中,与对照样地相比,增温降低了 NEE。特别在干旱的 2007 和 2009 年 (图 5(a))。在施氮样地,增温使 2006、2007 和 2008 年的 NEE 下降而使 2009 年的 NEE 增加。

#### 2.4 施氮对碳、水通量和水分利用效率的影响

4 年中,施氮显著地提高了 NEE、ER 和 GEP,且提高了 2007 年和 2009 年的 ET,而降低了这两年的 WUE ( $P < 0.05$ ) (表 2)。在施氮样地,碳、水通量表现出显著的年季变化。2008 年施

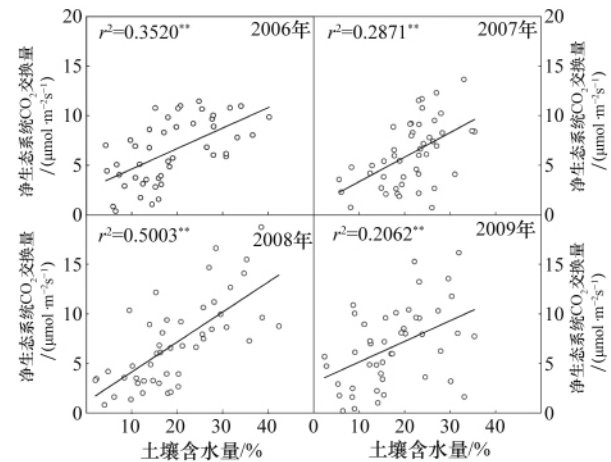


图 4 土壤含水量与 NEE 的关系

Fig. 4 Relationship between soil moisture and NEE

注:  $r^2$  为土壤含水量和净生态系统  $\text{CO}_2$  交换量间的线性相关程度。

Notes:  $r^2$  is related to the extent of the linearity between soil water content and NEE.

氮对 NEE (25.7%), ER (23.0%) 和 GEP (24.5%) 的影响分别高于 2006 年 (12.8%, 20.7% 和 16.7%), 2007 年 (15.7%, 2.3% 和 9.5%) 和 2009 年 (3.3%, 6.4% 和 4.6%) (图 3)。4 年中,增温加施氮对 NEE、ER 和 GEP 的影响不显著。与对照相比,增温加施氮显著降低了 2006 年和 2007 年的 ET (5.3% 和 11.8%) (表 2)。4 年中,施氮对 NEE 的影响在生长季中期 (7—8 月) 高于生长季初期 (5—6 月) 和生长季末期 (9—10 月) (图 5(b)), 并且在 4 年中氮素对 NEE 的影响在 2007 年最大 (图 5(a))。

#### 2.5 增温和施氮对叶片气体交换和叶片营养的影响

增温和施氮对叶片水平的气体交换存在边际效应 ( $P < 0.01$ )。增温分别提高了施氮样地和不施氮样地的 VPD (25.5% 和 48.4%) (图 6)。增温使羊草的最大叶片光合速率  $P_{\text{max}}$ 、蒸腾速率  $E$  和气孔导度  $G_s$  分别比对照低 12.1%, 11.0% 和 2.5% (图 6)。相反,施氮使羊草的  $P_{\text{max}}$  和  $G_s$  分别增加了 9.0% 和 7.0% (图 6)。增温使羊草叶片有机碳含量降低了 10.2%, 叶片全氮含量降低了 9.6%。

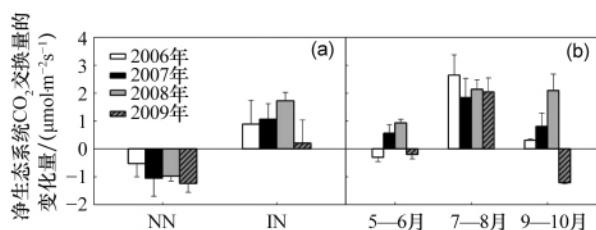
表 2 增温、施氮、增温加施氮处理的碳、水通量的多重比较  $F$  值 ( $n=144$ )

Table 2 Results ( $F$ -values) of repeated-measurements ANOVA with respect to the effects of warming, increased nitrogen and their interactions on carbon and water fluxes ( $n=144$ )

年份	处理	净生态系统 CO <sub>2</sub> 系统	生态系统呼吸	总生态系统生产力	蒸发蒸腾损失量	水分利用效率
2006	增温 (W)	0.07	1.76	0.56	8.98*	1.69
	施氮 (N)	7.58^	7.90*	14.00*	15.00*	7.79*
	增温加施氮 (WN)	0.31	0.00	0.03	16.38*	1.21
2007	增温 (W)	2.00	1.95	3.14	9.56*	0.63
	施氮 (N)	0.07	2.83	1.07	6.24^	1.24
	增温加施氮 (WN)	2.86	0.80	1.20	13.00*	5.35^
2008	增温 (W)	8.68*	8.50*	0.72	0.38	0.41
	施氮 (N)	1.18	18.00*	7.17	7.18^	6.39^
	增温加施氮 (WN)	0.29	0.65	0.57	0.34	0.54
2009	增温 (W)	0.07	0.98	3.79	0.12	0.78
	施氮 (N)	1.40	0.30	8.61*	0.29	1.52
	增温加施氮 (WN)	0.00	1.00*	0.03	0.77	5.99^

注: ^,  $P < 0.10$ ; \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ; \*\*\*,  $P < 0.001$ 。

Notes: ^,  $P < 0.10$ ; \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ ; \*\*\*,  $P < 0.001$ .



(a) 增温诱导下 4 年的生长季平均 NEE 的变化量。NN, 在不施氮样地 ( $\Delta NEE = NEE_{\text{增温}} - NEE_{\text{对照}}$ ), IN, 施氮样地 ( $\Delta NEE = NEE_{\text{增温加施氮}} - NEE_{\text{施氮}}$ )  
 (a) Warming-induced changes in seasonal mean net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange (NEE) in natural and increased nitrogen plots during 2006—2009. NN, non-increased nitrogen plot ( $\Delta NEE = NEE_W - NEE_C$ ); and IN, increased nitrogen plot ( $\Delta NEE = NEE_{WN} - NEE_N$ )  
 (b) 氮素诱导下 ( $\Delta NEE = NEE_{\text{施氮}} - NEE_{\text{对照}}$ ) 4 年的生长季初期、中期和末期 NEE 增长量  
 (b) Nitrogen-induced changes in NEE ( $\Delta NEE = NEE_N - NEE_C$ ) in early, mid and late growing seasons during 2006—2009

图 5 净生态系统 CO<sub>2</sub> 交换量的变化量

Fig. 5 Changes of net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange (NEE)

### 3 讨论

#### 3.1 碳和水通量的年季间变化

碳通量的季节动态变化可以描述为植物生长对温度变化的响应。生态系统碳汇能力随着大气温度的升高而开始, 随着地上净初级生产力 (ANPP) 和 LAI 的增强而增强 (图 7)。在仲夏, 植物的生长速率达到最大, NEE、GEP 和 ER 速率也都达到最大, 这是因为植物的快速增长导致 ANPP 和 LAI 的增加。在生长季末期, GEP 和 ER 随着植物的衰老和大气温度下降而降低 (图 1、图 3 和图 7)。与碳通量的变化近似, 在夏季和早春植物的蒸腾速率和土壤的蒸发速率随着大气和土壤温度的升高而升高, 最终导致 ET 的增加 (图 3)。在晚秋, ET

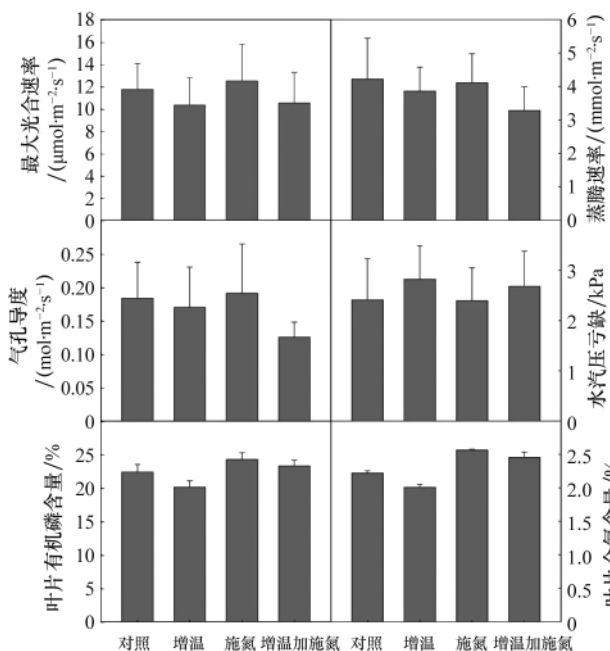


图 6 不同处理间建群种羊草的光合参数和叶片碳、氮含量 ( $n=24$ )

Fig. 6 Effects of warming and increased nitrogen on photosynthetic parameters (measured on 22 August 2008), leaf organic carbon content and leaf total nitrogen content ( $n=24$ )

的降低是因为植物组织衰老和土壤温度的下降。本研究发现在中国北方温和草地的碳、水通量季节动态与其他已报道的温和草地的变化相类似<sup>[21,23]</sup>。而且, 在松嫩草地测得的 NEE 的数值在已报道的其他草地生态系统测得值的范围之内<sup>[21,25]</sup>。

2006—2009 年, 生长季中期 (7—8 月) 是植物生长的旺季, 土壤蒸发蒸腾损失量分别占该年生长季 (5—10 月) 总的蒸发蒸腾损失量的 42.1%、50.2%、42.8% 和 53.0%。与湿润的 2006 和 2008 年相比, 干旱的 2007 和 2009 年的 ET 更大。结

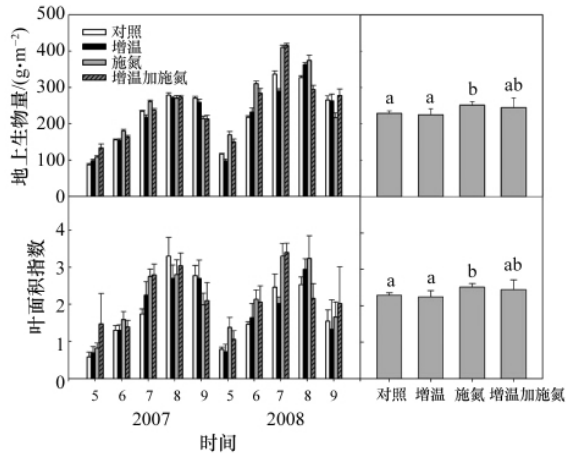


图7 2007年和2008年地上生物量和叶面积指数的季节动态  
Fig. 7 Seasonal dynamics and means (mean  $\pm$  SE) of above net primary productivity and leaf-area index in 2007 and 2008  
注:右边柱形图为不同处理的两年月平均值( $n=36$ )。

Notes: Vertical bars represent the standard error of the mean ANPP and LAI ( $n=36$ ).

果表明,松嫩草地,植物的蒸腾作用占生态系统土壤水分蒸发蒸腾损失量的大部分,在中国北方温带草原和北美半干旱草原也有类似的结果报道<sup>[23,26]</sup>。

在松嫩草地,通过4年的观测,生态系统碳的吸收大于碳的释放最终导致碳汇(NEE)。另外,对年季间的3个碳通量参数进行分析都表现出显著的变化(图3),这都归因于年降水量的差异(图1)。生态系统碳交换的季节性变化和年季间的较大变化在其他生态系统也有报道,例如高草草原<sup>[10]</sup>,混合型草原<sup>[27]</sup>和加利福尼亚草原<sup>[28-29]</sup>。而且,4年中的月平均NEE的变化与月平均土壤含水量的变化趋势相一致,但是与土壤温度的月平均变化相反(图4)。2006年和2008年的生长季土壤含水量高于2007年和2009年,这是因为在2007和2009年的降水量少(图1)。这些月份显著低的含水量限制了植物的生长和生态系统生产力,主要表现在NEE(2007年的6月比2008年低5.8%~25.1%),LAI(2007年6月比2008年低10%~32%)和ANPP(2007年6月比2008年低28%~42%)的降低。与此相反,2007年7月的土壤温度比2008年高,而土壤含水量比2008年的低,导致2007年7月的NEE比2008年的低9.4%。这些观测结果表明,中国北方松嫩草地水分的可利用性在调节植物年季间碳、水交换上起到决定作用。

### 3.2 增温对碳、水通量的影响

温度升高能增加陆地生态系统的碳吸收和释放,直接刺激植物的生长和物候<sup>[12]</sup>,改变地上生物量和种群结构<sup>[4-5]</sup>;间接地提高了土壤氮的矿化<sup>[13,30]</sup>。生态系统的碳过程受温度限制,这主要是因为温度胁迫使大气和土壤水分赤字抑制了根和微生物的呼吸,导致植物生理活动受到限制<sup>[16,23]</sup>(图1)。

在松嫩草地,与ER相比,增温试验降低了更多的GEP(表2),最终导致了NEE的下降(图3)。增温对NEE的负面

影响大部分是因为低的土壤含水量(图2),和低的叶片气孔导度和光合作用(图6)。增温对NEE的负面影响因为低的土壤水分利用率而加剧。例如,增温情况下的NEE在较干旱的2007年和2009年的下降幅度比在较湿润的2006年和2008年的大,在增温样地比在对照样地的NEE下降的快(图5(a))。与GEP和NEE不同,研究还发现在松嫩草地的ER只有轻微的减少( $P<0.05$ )(表2)。尽管提高温度能够直接刺激根和微生物的呼吸。然而,温度控制导致的土壤水分有效性的降低抑制了根和微生物的活动和呼吸,这将抵消增温的有利影响,导致对生态系统呼吸变化的影响不大。增温增加了VPD且加剧了气孔阻力(图6),因此进一步限制了碳的积累(表现为叶片低的氮含量和有积碳含量)并最终导致NEE的下降(图6)。这一结论与中国北方温和草原的结论相一致<sup>[23]</sup>,本研究结果表明,水分可利用性决定了调节生态系统的碳过程对根和微生物呼吸同温度的关系的响应,这将改变气候变暖对松嫩草地的影响。

增温延长了生态系统的无霜期(表3),由于热效应降低了生态系统的NEE<sup>[31]</sup>。增温使植物的生长速率提高,加速了植物成熟过程,但是缩短了优势物种羊草的生长季。无霜期的延长同样改变了物种的组成而导致生态系统NEE的下降,这是因为在短期内,具有较高光合能力的芦苇数量的增加不能抵消羊草的损失量。由于受试验年数限制,这一点还需要通过长期的观测试验验证。

表3 不同处理条件下土壤无霜期时间

Table 3 Days of soil frost-free under different treatments

年份	土壤无霜期/d			
	对照(C)	增温(W)	施氮(N)	增温+施氮(WN)
2006	170	175	172	173
2007	169	177	171	174
2008	165	174	167	169
2009	170	177	172	175

### 3.3 施加氮素对生态系统碳、水通量和水分利用效率的影响

本试验集中研究生长季施加氮素对生态系统碳通量的影响。施氮显著提高了生态系统的NEE,这主要是因为氮素诱导下,GEP的增加大于ER的增加(图3)。施加氮素提高了冠层碳的积累,主要原因是施氮刺激了建群种叶片的光合作用(图6)和叶面积指数(图7)。在施氮素之前(2006年5月,图3和5(b)),发现对照样地和施氮样地的NEE没有差异。与我们预期的结果相同,从2006年6月开始,施加氮素就能够刺激样地内碳、水通量的变化。而且,在2007年的生长季早期(5—6月)和在这4年的生长季末期(9月),施氮样地的NEE仍然高于自然样地(图5(b)),这说明增加氮素可以通过改变生物和非生物因素对NEE产生影响,例如土壤有机碳和土壤全氮含量的增加。与我们的观察结果相一致,增加氮素刺激了生态系统碳、水通量的结论在其他草地生态系统中已

有报道<sup>[32-34]</sup>。

在大气温度条件下,生态系统碳通量对氮的响应随着时空的变化而变化。本试验为此提供了有力的证据(图4)。氮素施加所导致的 NEE 的增加在生长季中期大于生长季前期和生长季末期(图5(b))。同时,在湿润的 2008 年,NEE 显著高于干旱的 2007 年和 2009 年(图5(a))。随着时间的推移,许多过程可能引起施加氮素的促进作用的下降。在试验阶段,施加氮素显著降低了土壤的 pH 值(表1),对生态系统造成不利影响,例如,造成土壤酸化<sup>[35]</sup>,使生态系受到水可利用性的限制<sup>[36]</sup>。

在松嫩草地,氮素的施加使生态系统的 GEP 和 ET 升高(图3),这是因为施氮提高了光合速率而使蒸腾速率降低(图6)。提高植物光合作用和地表活性刺激了地下碳的储存,同时也刺激了根和微生物的活性,以及呼吸作用,最终导致整个生态系统的呼吸作用增强。然而,施加氮素对 GEP 提高的幅度大于 ER,最终导致了温带草原的碳汇的增加(图3)。

生态系统 C 与 N 的关系表现在通过调控光合过程,调整组织碳氮比率(C/N),凋落物分解和净氮矿化。C/N 比的增加导致了光合作用调节能力的降低进而导致碳流入生态系统<sup>[37]</sup>(表1),在其他条件不变的情况下,生物库 C/N 比一定,此时 NEE 完全受 N 的限制。生态系统碳、水通量总是耦合发生的,这是因为在植物和大气间 CO<sub>2</sub> 和水的交换是由气孔控制的。然而,在施加氮素的 4 年实验中,施氮样地的生态系统 WUE 比对照和增温样地分别增加 56.4% 和 26.1%(图3),这暗示生态系统碳和水的交换对氮素施加的不同响应。在松嫩草地,与施氮对土壤水分蒸发蒸腾损失量的作用相比,施氮能更多地刺激碳的交换,因此施氮提高了生态系统水平的水分利用效率。本结果与以往在干燥条件下的高等植物 WUE 的研究结果不一致。本观察资料明显说明了在中国北方的温和草原水分有效性在调解生态系统碳过程中起到了支配性作用。

尽管增温加施氮处理对整个试验阶段生态系统碳交换的影响不显著(表2),但增温加施氮处理的 NEE、ER 和 GEP 值高于增温处理的,这表明增温加施氮对生态系统碳的交换有积极作用。在开始的两年中,增温加施氮处理的 ET 和 WUE 显著升高(表1),表明在这两年中氮素对水通量的变化起作用。由此推测,长期的增温加施氮处理将对松嫩草地产生显著的影响。然而,在长期阶段,由于凋落物的分解和土壤有机碳的改变,增温加施氮可能潜在影响生态系统碳通量。

#### 4 结论

增温降低了中国北方半湿润半干旱草原的碳通量,温度升高间接地导致了水分胁迫的加剧,同时由于无霜期的延长改变了建群种的生长季长度,最终导致生态系统碳通量的下降。这些结果表明中国北方的半干旱温和草原对温度和氮素沉降变化的独特响应。降水量和氮素是决定松嫩草地生态系统碳通量变化的决定因素。与增温相比,降水量年季的变化对生态系统碳通量占支配地位。氮素增加不仅能够增加生态

系统碳通量,同时也能改善由于气候变暖对生态系统碳通量所造成的消极影响。

#### 参考文献 (References)

- [1] IPCC. Climatic change 2007: The Physical Science Basis [R]/IPCC WGI Fourth Assessment Report, Geneva: Intergovernmental Panel on Climate Change, 2007.
- [2] Hansen J, Sato M, Ruedy R, *et al.* Global temperature change [J]. *PNAS*, 2006, 103(39): 14288-14293.
- [3] Cox P M, Betts R A, Jones C D, *et al.* Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model [J]. *Nature*, 2000, 408(6809): 184-87.
- [4] Shaver G R, Canadell J, Chapin F S, *et al.* Global warming and terrestrial ecosystems: A conceptual framework for analysis[J]. *Bioscience*, 2000, 50 (10): 871-882.
- [5] Welker J M, Fahnestock J T, Jones M H. Annual CO<sub>2</sub> flux in dry and moist arctic tundra: Field responses to increases in summer temperatures and winter snow depth[J]. *Climatic Change*, 2000, 44(1-2): 139-150.
- [6] Shaw M R, Zavaleta E S, Chiariello N R, *et al.* Grassland responses to global environmental changes suppressed by elevated CO<sub>2</sub> [J]. *Science*, 2002, 298(5600): 1987-1990.
- [7] Zavaleta E S, Shaw M R, Chiariello N R, *et al.* Grassland responses to three years of elevated temperature, CO<sub>2</sub>, precipitation, and n deposition [J]. *Ecological Monographs*, 2003, 73(4): 585-604.
- [8] Niu S, Wu M, Han Y, *et al.* Water-mediated responses of ecosystem carbon fluxes to climatic change in a temperate steppe [J]. *New Phytologist*, 2008, 177(1): 209-219.
- [9] Lieth H, Wagener K. Present research problems in environmental biophysics: Introduction to a letter symposium [J]. *Radiation and Environmental Biophysics*, 1978, 15(2): 97-100.
- [10] Suyker A E, Verma S B, Burba G G. Interannual variability in net CO<sub>2</sub> exchange of a native tall grass prairie [J]. *Global Change Biology*, 2003, 9(2): 255-265.
- [11] Huxman T E, Cable J M, Ignace D D, *et al.* Response of net ecosystem gas exchange to a simulated precipitation pulse in a semiarid grassland: The role of native versus non-native grasses and soil texture [J]. *Oecologia*, 2004, 141(2): 295-305.
- [12] Arft A M, Walker M D, Gurevitch J, *et al.* Responses of tundra plants to experimental warming: Meta-analysis of the international tundra experiment[J]. *Ecological Monographs*, 1999, 69(4): 491-511.
- [13] Melillo J M, Stuedler P A, Aber J D, *et al.* Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system [J]. *Science*, 2002, 298(5601): 2173-2175.
- [14] Peñuelas J, Gordon C, Llorens L, *et al.* Non-intrusive field experiments show different plant responses to warming and drought among sites, seasons and species in a North-South European gradient[J]. *Ecosystems*, 2004, 7(6): 598-612.
- [15] 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 [J]. *Oecologia*, 2001, 126(4): 543-562.
- [16] Dormann C F, Woodin J J. Climate change in the arctic using plant functional types in a meta-analysis of field experiments [J]. *Functional Ecology*, 2002, 16(1): 4-17.
- [17] Kirschbaum M U F. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic storage

- [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1995, 27(6): 753-760.
- [18] Zhu T. Grasslands of China [C]//Coup-land R T. National grassland-eastern hemisphere, ecosystems of the world [M]. Amsterdam: Elsevier Science Press, 1992: 8, 61-82.
- [19] Xu W, Wan S. Water- and plant-mediated responses of soil respiration to topography, fire, and nitrogen fertilization in a semiarid grassland in northern China [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2008, 40 (3): 679-687.
- [20] Ineson P, Benham D G, Poskitt J, et al. Effects of climate change on nitrogen dynamics in upland soils. 2. A soil warming study [J]. *Global Change Biology*, 1998, 4(2): 153-161.
- [21] Li S G, Asanuma J, Eugster W, et al. Net ecosystem carbon dioxide exchange over grazed steppe in central mongolia [J]. *Global Change Biology*, 2005, 11(11): 1941-1955.
- [22] Fu X, Shao M, Wei X, et al. Soil organic carbon and total nitrogen as affected by vegetation types in northern loess plateau of China [J]. *Geoderma*, 2010, 155(1-2): 31-35.
- [23] Niu S, Sherry R A, Zhou X, et al. Nitrogen regulation of the climate-carbon feedback: Evidence from a long-term global change experiment [J]. *Ecology*, 2010, 91(11): 3261-3273
- [24] Steduto P, Çetinkökü Ö, Albrizio R, et al. Automated closed-system canopy-chamber for continuous field-crop monitoring of CO<sub>2</sub> and H<sub>2</sub>O fluxes[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 111(3): 171-186.
- [25] Hunt J E, Kelliher F M, McSeveny T M, et al. Evaporation and carbon dioxide exchange between the atmosphere and a tussock grassland during a summer drought[J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 111(1): 65-82.
- [26] Yepez E A, Huxman T E, Ignace D D, et al. Dynamics of transpiration and evaporation following a moisture pulse in semiarid grassland: A chamber-based isotope method for partitioning flux components [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, 132(3-4): 359-376.
- [27] Polley H W, Frank A B, Sanabria J, et al. Interannual variability in carbon dioxide fluxes and flux-climate relationships on grazed and ungrazed northern mixed-grass prairie[J]. *Global Change Biology*, 2008, 14(7): 1620-1632.
- [28] Xu L, Baldocchi D. Seasonal variation in CO<sub>2</sub> exchange over a Mediterranean open grassland in California [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 123(1-2): 79-96.
- [29] Ma S, Baldocchi D D, Xu L, et al. Inter-annual variability in carbon dioxide exchange of an oak/grass savanna and open grassland in California [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2007, 147 (3-4): 157-171.
- [30] Weintraub M N, Schimel J P. Interactions between carbon and nitrogen mineralization and soil organic matter chemistry in Arctic tundra soils [J]. *Ecosystems*, 2003, 6(2): 129-143.
- [31] He J S, Wolfe-Bellin K S, Bazzaz F A. Leaf-level physiology, biomass, and reproduction of *Phytolacca americana* under conditions of elevated CO<sub>2</sub> and altered temperature regimes [J]. *International Journal of Plant Sciences*, 2005, 166(4): 615-622.
- [32] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems [J]. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1135-1142.
- [33] Harpole W S, Potts D L, Suding K N. Ecosystem responses to water and nitrogen amendment in a california grassland[J]. *Global Change Biology*, 2007, 13(11): 2341-2348.
- [34] LeBauer D S, Treseder K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed [J]. *Ecology*, 2008, 89(2): 371-379.
- [35] Höglberg P, Fan H, Quist M, et al. Tree growth and soil acidification in response to 30 years of experimental nitrogen loading on boreal forest [J]. *Global Change Biology*, 2006, 12(3): 489-499.
- [36] Aber J D, Nadelhoffer K J, Steudler P. Nitrogen saturation in northern forest ecosystems[J]. *BioScience*, 1989, 39(13): 378-386.
- [37] Yiqi L, Reynolds J F. Validity of extrapolating field CO<sub>2</sub> experiments to predict carbon sequestration in natural ecosystems[J]. *Ecology*, 1999, 80 (5): 1568-1583.

(责任编辑 吴晓丽)

## ·学术动态·

## “第四届国际光电子探测与成像技术学术交流会”征稿

中国宇航学会将于 2011 年 5 月 24—26 日在北京召开“第四届国际光电子探测与成像技术学术交流会”。

会议征文内容:

专题一:传感器与微机械光器件技术(Sensor and micromachined optical device technologies);专题二:激光探测和成像技术(Laser sensing and imaging);专题三:红外成像技术及应用(Advances in infrared imaging and applications);专题四:成像探测器技术与应用(Advances in imaging detectors and applications);专题五:太赫兹技术与应用(Terahertz wave technologies and applications);专题六:空间探测技术与应用(Space exploration technologies and applications);专题七:生物激光及其医学应用(Biological and medical applications of photonics sensing and imaging)。

全文截止时间:2011 年 4 月 30 日。

联系人:李瑾,吴迪,刘艳,邓伟,周志远;电子信箱:conf@cnoenet.com;电话:022-23669275,022-23613813。

