应用生态学报 2016年7月 第27卷 第7期 http://www.cjae.net
Chinese Journal of Applied Ecology, Jul. 2016, 27(7): 2091-2100 DOI: 10.13287/j.1001-9332.201607.010

环境和生物因子对黄河三角洲滨海湿地净生态系统 CO_2 交换的影响

初小静[1,2] 韩广轩[1*] 朱书玉[3] 吕卷章[3] 于君宝[4]

([1]中国科学院烟台海岸带研究所/中国科学院海岸带环境过程与生态修复重点实验室,山东烟台 264003; [2]中国科学院大学,北京 100049; [3]黄河三角洲国家级自然保护区管理局,山东东营 257091; [4]鲁东大学地理与规划学院,山东烟台 264025)

摘 要 通过涡度相关和微气象观测技术,对黄河三角洲滨海湿地净生态系统 CO_2 交换(NEE)以及环境、生物因子进行了观测,探究湿地 NEE 变化规律及环境和生物因子对 NEE 的影响. 结果表明: 在日尺度上,生长季 NEE 呈明显"U"型曲线,非生长季变幅较小; 在季节尺度上,NEE 生长季波动较大,表现为碳汇,非生长季波动较小,表现为碳源; 在年尺度上,滨海湿地生态系统表现为碳汇,总净固碳量为 $-247\ g\ C \cdot m^{-2}$. 白天 NEE 主要受控于光合有效辐射(PAR),且生态系统表观量子产量(α)与白天生态系统呼吸($R_{eco,d}$)均于 8 月达到最大值,最大光合速率(A_{max})于 7 月达到最大值; 夜间 NEE 随气温(T_a)呈指数增加趋势,生态系统的温度敏感系数(Q_{10})为 2.5,且土壤含水量(SWC)越高,Q_{10} 值越大. 非生长季 NEE 只与净辐射(R_n)呈显著的线性负相关,与其他环境因子无显著相关关系. 生长季 NEE 与 R_n、T_a、土壤 10 cm 温度($T_{s\ 10}$)等环境因子以及叶面积指数(LAI)呈显著的线性负相关,但与地上生物量(AGB)无显著相关关系. 多元回归分析表明,R_n 和 LAI 对生长季 NEE 的协同影响达到 52%.

关键词 净生态系统 CO_2 交换; 温度敏感系数; 光响应; 温度响应; 生物因子; 环境因子

Effect of environmental and biotic factors on net ecosystem CO_2 exchange over a coastal wetland in the Yellow River Delta. CHU Xiao-jing[1,2], HAN Guang-xuan[1*], ZHU Shu-yu[3], LYU Juan-zhang[3], YU Jun-bao[4] ([1]*Key Laboratory of Coastal Environmental Processes and Ecological Remediation, Chinese Academy of Sciences, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai* 264003, *Shandong, China*; [2]*University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*; [3]*Administration Bureau of the Yellow River Delta National Nature Reserve, Dongying* 257091, *Shandong, China*; [4]*College of Geography and Planning, Ludong University, Yantai* 264025, *Shandong, China*).

Abstract: Using the eddy covariance technique, we measured the net ecosystem CO_2 exchange (NEE) and its environmental and biotic factors over a coastal wetland in the Yellow River Delta to investigate the diurnal and seasonal variation in NEE and quantify the effect of environmental and biotic factors on NEE. The results showed that the diurnal change of NEE showed a distinct U-shaped curve during the growing season, but not with substantial variation in its amplitude during the non-growing season. During the growing season, the wetland acted as a significant net sink for CO_2, while it became carbon source during the non-growing season. On the scale of a whole year, the wetland functioned as a strong carbon sink of $-247\ g\ C \cdot m^{-2}$. Daytime NEE was mainly dominated by photosynthetically active radiation (PAR). Apparent quantum yield (α) and daytime respiration of ecosystem ($R_{eco,d}$) reached maximum in August, while maximum photosynthesis rate (A_{max}) reached its maximum in July. Nighttime NEE had an exponential relationship with air tem-

本文由国家自然科学基金项目(41301083)和中国科学院科技服务网络计划项目(KFJ-EW-STS-127) This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (41301083) and Science and Technology Service Network Initiative of the Chinese Academy of Sciences (KFJ-EW-STS-127).
2015-11-04 Received, 2016-03-27 Accepted.
* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: gxhan@yic.ac.cn

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

perature (T_a) . The mean value of temperature sensibility coefficient (Q_{10}) was 2.5, and it was positively related to soil water content (SWC) . During the non-growing season, NEE was negatively correlated with net radiation (R_n) , but not with other environmental factors significantly. However, during the growing season NEE was significantly correlated with R_n, T_a, soil temperature at 10 cm depth ($T_{s\,10}$) and leaf area index (LAI) , but not with aboveground biomass (AGB) . Stepwise multiple regression analysis indicated that R_n and LAI explained 52% of the variation in NEE during the growing season.

Key words: net CO_2 ecosystem exchange (NEE) ; temperature sensibility coefficient (Q_{10}) ; light response; temperature response; biotic factors; environmental factors.

滨海湿地是介于陆地和海洋生态系统之间复杂的自然综合体,由于较高的碳封存速率和较低的碳释放速率,使得单位面积的滨海湿地在气候变暖情况下可能是更有价值的碳汇,近年来引起学术界的热切关注.我国滨海湿地面积为 5.94×10^4 km^2,约占全球沿海湿地面积 2/7,在过去 5000~10000 年内一直被认为是大气 CO_2的重要碳汇[1],在全球碳循环中发挥重要作用.然而,全球变暖造成的海平面上升、海岸侵蚀加速以及土地利用方式的转变都会使得滨海湿地面积萎缩减少,从而影响滨海湿地碳汇功能.

净生态系统 CO_2交换(NEE) 是植被光合固定碳(生态系统总生产力,GPP) 与生态系统呼吸释放碳(生态系统呼吸,R_{eco}) 之间相互平衡的结果,是评价气候变化对生态系统碳源/汇功能影响的关键[2].研究发现,湿地碳源汇功能随时空变化,且很大程度上受光合有效辐射(PAR) [3]、温度[4]、降雨[5-6]、潮汐[7-8]、水位、植被种类[9]、生物量[10-11]、叶面积指数(LAI) [12]等环境或生物因子的影响,这些因子主要通过对 GPP 和 R_{eco}的影响决定净生态系统碳收支[13].例如,研究发现 PAR 是影响白天 NEE 的最主要因子,很多研究表明,湿地生态系统白天 NEE 与 PAR 符合直角双曲线关系[14-15];对渥太华泥炭沼泽湿地[16]以及青藏高原泥炭湿地[17]的研究均发现,土壤温度是影响夜晚 R_{eco}的主控因子;对若尔盖高原湿地的研究发现,单次降雨过后的几天内生态系统碳源汇功能会发生变化[18];生长季 LAI 是影响湿地生态系统 GPP 的重要因子[10];此外,有无植被覆盖以及覆盖植被类型的差异对湿地 NEE 有很大影响[19],对加拿大艾伯塔省北部泥炭地的研究表明,泥炭藓泥炭地在生长季固定的 CO_2量是苔草泥炭地的 3 倍[20].

黄河三角洲地处渤海与陆地的交汇地带,受淡咸水交互影响,加之地貌以及人为活动等多重影响,黄河三角洲滨海湿地生态系统 CO_2交换存在着极大的时空变异性[21].因此,本研究采用涡度相关技术,通过监测黄河三角洲滨海湿地 NEE 及环境和生物因子动态,探究湿地 NEE 变化规律及环境和生物因子的作用,为湿地在全球变化中的地位与作用提供进一步的数据支持,这对于预测未来湿地生态系统对气候变化的响应预警机制具有十分重要的意义.

1 研究区域与研究方法

1.1 研究地概况

黄河三角洲地处渤海西岸,位于山东省东营市东北部,是我国天然湿地分布最集中的区域之一.研究区设在中国科学院黄河三角洲滨海湿地生态试验站(37.75° N,118.98° E) .该区域属于温带半湿润大陆性季风气候.年均气温 12.9 ℃,年降水量530~630 mm,其中 70%以上降水量集中在 5—9 月,具有季节性淹水特征,且降雨的季节与年际变化量较大.研究区优势种为芦苇(*Phragmites australis*) 、盐地碱蓬(*Suaeda salsa*) 、柽柳(*Tamarix chinensis*) 和白茅(*Imperata cylindrica*) .涡度相关系统设在地势平坦、植物生长茂盛的芦苇湿地中央部(37.77° N,118.98° E) .芦苇通常在 4 月中旬萌动,在 5 月中旬处于展叶盛期,8 月中旬开始抽穗,9 月中旬开花,10 月开始进入枯黄期,10 月底芦苇大多枯萎,植被高度在 1.0~1.8 m[21].

1.2 涡度和气象环境要素观测

运用开路式涡度相关设备与常规气象观测仪器对通量数据进行长期定位观测.涡度相关系统包括三维超声风速仪(CSAT-3,Campbell Scientific,Logan,USA) 和开路红外 CO_2/H_2O 分析仪(IRGA,Li-7500,Li-Cor,Lincoln,USA) ,架设于距地表 3 m 处,原始数据采样频率为 10 Hz.微气象观测系统包括 2 m 高度的风向和风速(034B,Campbell Scientific,Logan,USA) 、空气温度(HMP45C,Vaisala,Helsinki,

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Finland)、净辐射(CNR4, Kipp and Zonen, Delft, Netherlands)和降水量(TE525MM, Texas Electronics, Dallas, USA). 土壤因子监测主要包括: 5、10、20、30、50 cm 深处的土壤温度(109SS, Campbell Scientific, Logan, USA)和 10、20、40、60、80、100 cm 深处的土壤含水量(EnviroSMART SDI-12, EnviroScan, Lancaster, USA). 所有数据通过数据采集器(CR1000, Campbell Scientific, Logan, USA)在线采集, 并按 30 min 计算平均值进行存储. NEE 数据为负值表示生态系统吸收 CO_2, 即碳汇; NEE 数据为正值表示生态系统释放 CO_2, 即碳源.

1.3　通量数据处理

在野外通量观测中, 不可避免地会出现由于仪器响应、降雨、天气状况、大气稳定度及电力中断等因素而导致的数据丢失及异常数据. 在对原始通量数据进行分析之前, 需对数据进行以下处理: 1) 去除所有降水时段对应的数据; 2) 去除生长季 $|NEE|>1$ mg $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 的数据.

对于白天缺失的 NEE 数据(净辐射 > 10 $W \cdot m^{-2}$), 采用 Michaelis-Menten 模型[23] 与光合有效辐射(PAR)进行拟合.

$$NEE = R_{eco,d} - \frac{A_{max} \times \alpha \times PAR}{A_{max} + \alpha \times PAR} \quad (1)$$

式中: $R_{eco,d}$ 为白天生态系统呼吸(μmol $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$); α 为表观量子产量(μmol $CO_2 \cdot \mu mol^{-1}$ PAR); A_{max} 为最大光合速率(μmol $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$); NEE 为直接从涡度相关仪器测定的 CO_2 通量数据.

夜间(净辐射 < 10 $W \cdot m^{-2}$)缺失的数据采用(2)式, 利用夜间土壤温度(T_s)与夜间通量值($R_{eco,n}$, μmol $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$)的指数关系插补.

$$R_{eco,n} = a\exp(bT) \quad (2)$$

式中: $R_{eco,n}$ 为夜晚生态系统呼吸(μmol $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$); T 为空气温度或土壤温度(℃); a 为参考温度下湿地生态系统呼吸速率(μmol $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$); b 为温度反应系数.

生态系统呼吸的温度敏感性系数(Q_{10})基于以下公式进行计算:

$$Q_{10} = \exp(10b) \quad (3)$$

运用非线性拟合方法分析白天 NEE 与光合有效辐射(PAR)的直角双曲线关系[方程(1)]; 运用指数模型分别拟合 $R_{eco,d}$ 与 T 的关系[方程(2)]以及生态系统白天 Q_{10}[方程(3)]. 所有数据分析均基于统计分析软件 SPSS 16.0 完成, 相关的图形均基于 SigmaPlot 10.0 完成.

2　结果与分析

2.1　环境因子与生物因子的季节动态

图 1 为 2013 年滨海湿地环境与生物因子的季节动态, 均表现为生长季较高、非生长季较低的分布规律. PAR 月平均最高值出现在 6 月(500.8 μmol · $m^{-2} \cdot s^{-1}$), 之后由于降水增加, PAR 离散明显而且呈下降趋势. 全年日平均气温为 12.1 ℃, 生长季日平均气温为 21.9 ℃, 其中 8 月月平均气温最

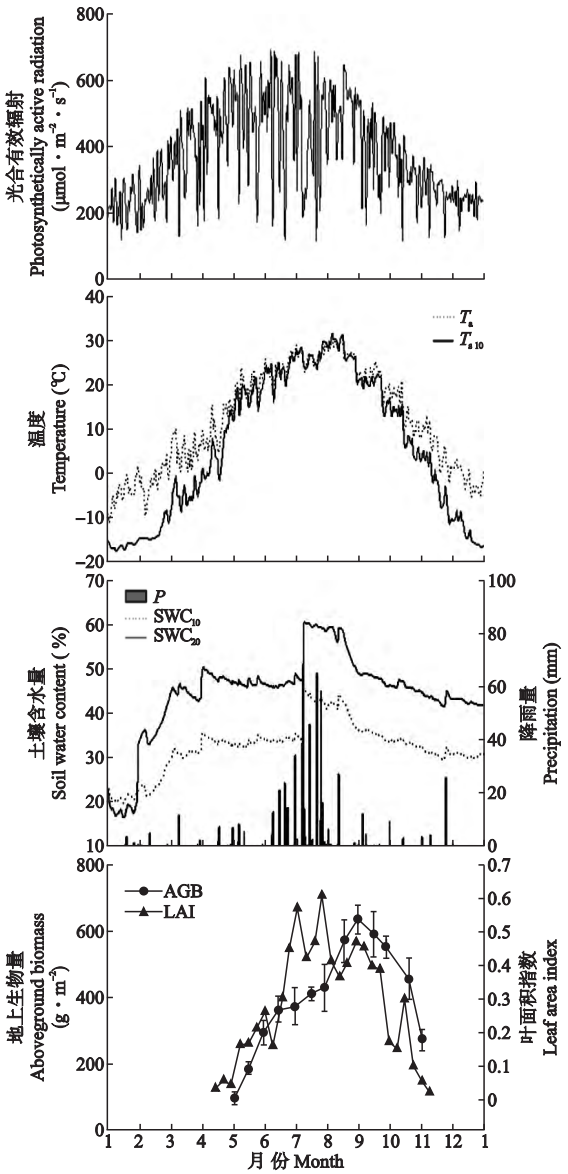

图 1　2013 年湿地生态系统环境与生物因子的季节动态

Fig.1　Seasonal variations of environmental and biotic factors over the wetland ecosystem in 2013.

T_a: 气温 Air temperature; T_{s10}: 10 cm 土壤温度 Soil temperature at 10 cm depth; SWC_{10}: 10 cm 土壤含水量 SWC at 10 cm depth; SWC_{20}: 20 cm 土壤含水量 SWC at 20 cm depth.

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

高(27.7 ℃),12 月最低(-1.3 ℃).全年 10 cm 土壤温度(T_{s10})日均值为 12.6 ℃,生长季日均值为 22.0 ℃,与气温相比,波动较小.2013 年生长季总降水量为 434 mm,占全年降水的近 68%,其中 8 月降水占到全年的 60%.10、20 cm 土壤含水量(SWC_{10}和 SWC_{20})变化趋势一致,相关系数达到 0.95.地上生物量(AGB)与叶面积指数(LAI)在植被生长初期开始增长,分别在 8 月底(635.53 g·m^{-2})和 7 月底(0.6)达到最大值,之后由于植被枯萎,生物量与 LAI 开始下降.

2.2 NEE 日动态与季节动态

生长季各月 NEE 日平均变化均为单峰变化,NEE 表现为白天负值(吸收 CO_2)、夜间正值(排放 CO_2),但生长季与非生长季 NEE 日振幅具有明显差异.在 1—4 和 11—12 月的非生长季,NEE 日动态波动性比较小,规律不明显;在 5—10 月的生长季,NEE 日变化规律明显,整体呈现明显的"U"形(图 2).

NEE 具有明显的季节变化特征,生长季表现为碳汇,波动比较大;非生长季表现为碳源,波动比较小.5 月初开始,生态系统碳吸收能力逐渐增强,由碳源转为碳汇,NEE 在 7 月 30 日达到日平均最大值(-7.0 μmol CO_2·m^{-2}·s^{-1}).生长季节的适宜温度以及大的植被盖度使得生态系统碳吸收能力持续到 10 月底生长季末期,NEE 季节动态呈"U"型曲线,之后转为碳释放状态(图 3).

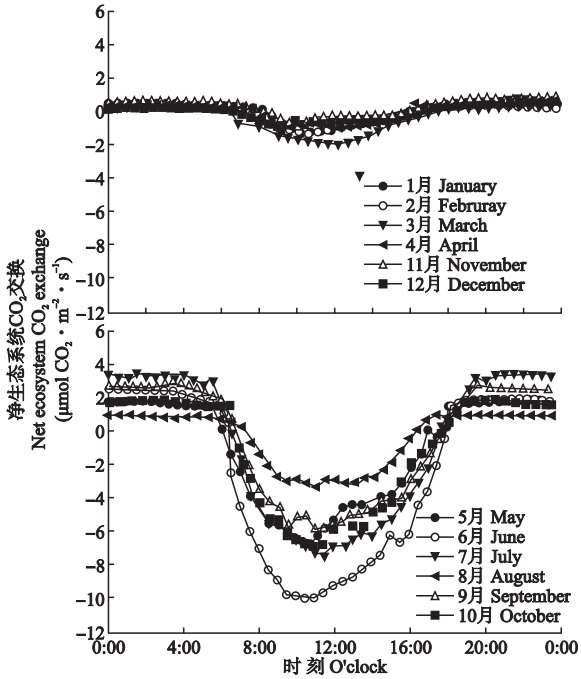

图 2 2013 年湿地生态系统 NEE 日动态

Fig.2 Diurnal variations of NEE in the wetland ecosystem in 2013.

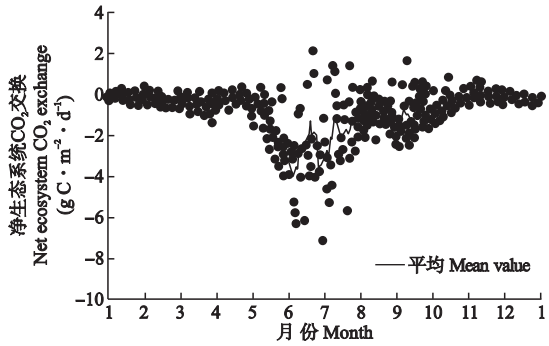

图 3 2013 年湿地生态系统 NEE 季节动态

Fig.3 Seasonal variations of NEE in the wetland ecosystem in 2013.

2.3 PAR 对生长季白天 NEE 的影响

采用 Michaelis-Menten 模型对生长季白天 NEE 与 PAR 进行拟合,各月 NEE 与 PAR 间均呈直角双曲线关系(图 4).NEE 随 PAR 增强呈增大趋势,同时随着光照增强,光饱和点升高.PAR 能够解释白天 NEE 变异的 35%~68%,说明 PAR 是影响白天 NEE 光响应参数的重要因子.

通过 Michaelis-Menten 模型对生长季各月的光合拟合参数进行估计,其中 α 与 $R_{eco,d}$ 均于 8 月达到最大值,分别为 0.08 μmol CO_2·μmol^{-1}PAR 和 10.8 μmol CO_2·m^{-2}·s^{-1},A_{max} 于 7 月达到最大值,为25.4 μmol CO_2·m^{-2}·s^{-1}(表 1).

2.4 温度和 SWC 对生长季夜间 NEE 的影响

对湿地生态系统 $R_{eco,n}$ 与 T_a、T_{s10} 以及 SWC_{10}、SWC_{20} 进行了相关分析.结果表明:$R_{eco,n}$ 与 T_a、T_{s10}、SWC_{10} 及 SWC_{20} 均呈显著正相关,说明随着气温、土壤温度以及土壤含水量的升高,夜间生态系统呼吸是增强的(表 2).其中,与 SWC_{10}、T_a 相比,$R_{eco,n}$ 与 SWC_{20}、T_{s10} 的相关性更强.

为探讨湿地夜间生态系统呼吸敏感性 Q_{10},对湿地10 cm处土壤含水量按3个区间进行划分

表 1 2013 年湿地生态系统生长季各月光合模拟参数

Table 1 Simulated parameters in the wetland ecosystem during the growing season in 2013

月份 Month	表观量子产量 α (μmol CO_2·μmol^{-1}PAR)	最大光合速率 A_{max} (μmol CO_2·m^{-2}·s^{-1})	白天生态系统呼吸速率 $R_{eco,d}$ (μmol CO_2·m^{-2}·s^{-1})	n	R^2
5	0.050±0.03	15.87±1.97	6.26±2.50	627	0.35
6	0.050±0.01	25.08±0.84	6.20±1.42	599	0.63
7	0.054±0.01	25.40±0.80	6.36±1.30	539	0.67
8	0.079±0.20	24.67±1.40	10.77±1.86	635	0.68
9	0.054±0.19	17.11±1.28	6.68±1.75	577	0.57
10	0.058±0.00	11.22±2.26	1.07±0.48	474	0.45

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

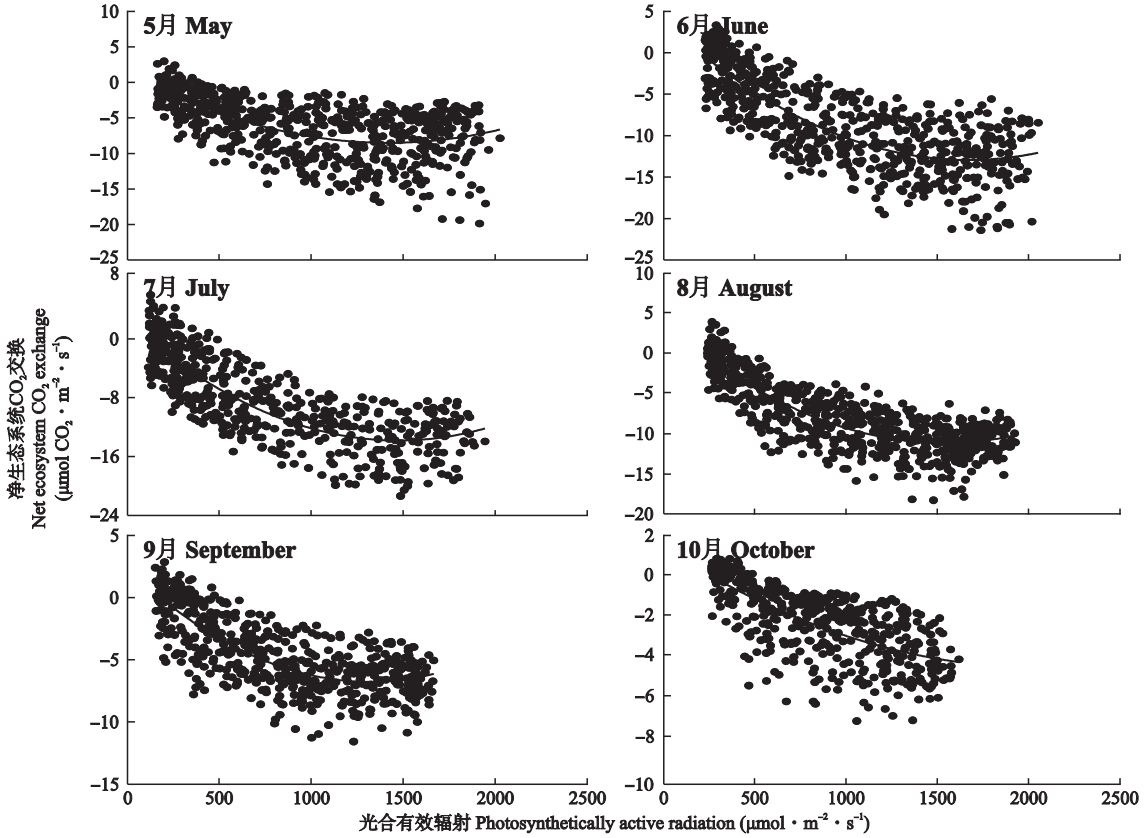

图 4　2013 年湿地生态系统生长季白天 NEE 与 PAR 的关系

Fig.4　Relationship between daytime NEE and PAR over the wetland ecosystem during the growing season in 2013.

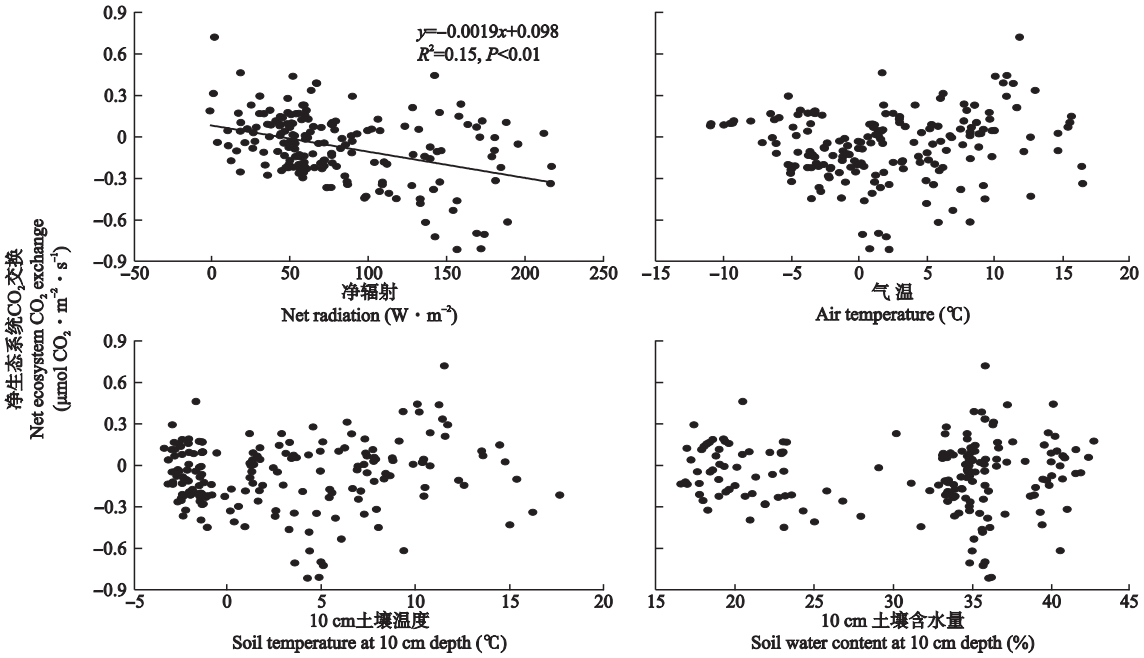

图 5　2013 年湿地非生长季 NEE 与主要环境因子的关系

Fig.5　Relationship between NEE and main environmental factors during the non-growing season in the wetland of 2013.

（<40%，40% ≤ SWC_{10} < 50%，≥ 50%），然后分别拟合 T_a 与 $R_{eco,n}$ 的关系，并计算 Q_{10}. 结果表明，随着 SWC_{10} 增加，Q_{10} 逐渐减小，当 SWC_{10} 小于 40% 时，Q_{10} 最大. 说明随着 SWC_{10} 增加，$R_{eco,n}$ 对于气温的响应程

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

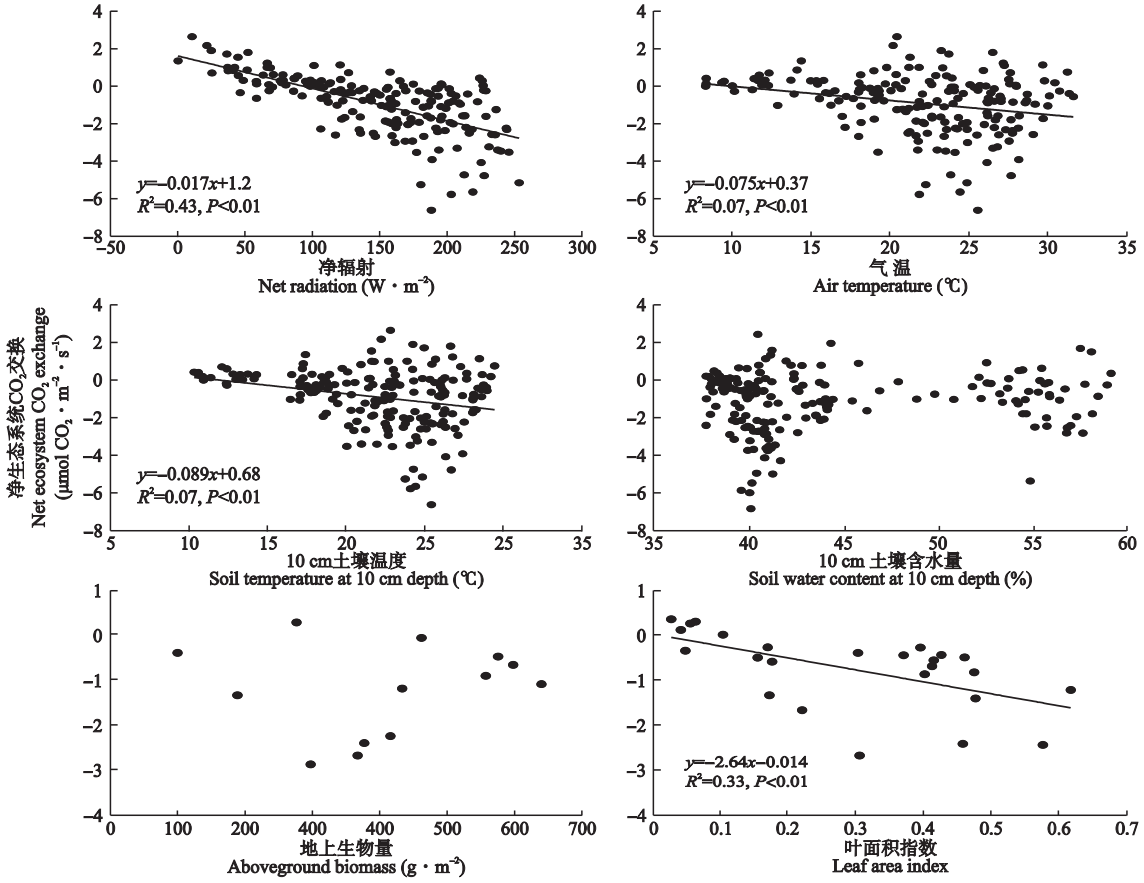

图 6 2013 年湿地生长季 NEE 与环境及生物因子(R_n、T_a、T_{s10}、SWC_{10}、AGB、LAI) 的相关关系

Fig.6 Correlations of NEE with environmental and biotic factors (R_n, T_a, T_{s10}, SWC_{10}, AGB, LAI) in the wetland ecosystem during the growing season of 2013.

度减弱(表 3) .在整个生长季中,湿地 Q_{10}为 2.5.

2.5 环境和生物因子对 NEE 的协同影响

在非生长季尺度上,NEE 日均值与 R_n呈显著的线性负相关,而与其他环境因子无显著相关($P>0.05$) ,R_n是控制非生长季 NEE 变化的关键因子(图 5) .

相关分析发现,NEE 与 R_n、T_a、T_{s10}及 LAI 在生长季尺度上均呈显著的线性负相关,但与 SWC_{10}及 AGB 无显著相关($P>0.05$) .说明生长季 NEE 随 R_n、T_a、T_{s10}及 LAI 的升高而增大,即生态系统碳吸收能力在增强(图 6) .

表 2 湿地生态系统夜间 NEE ($R_{eco,n}$) 与 T_a、T_{s10}、SWC_{10}以及 SWC_{20}的相关系数

Table 2 Correlation coefficients of nighttime NEE ($R_{eco,n}$) to T_a, T_{s10}, SWC_{10} and SWC_{20} in the wetland ecosystem ($n=1990$)

	$R_{eco,n}$	SWC_{10}	SWC_{20}
$R_{eco,n}$	1	0.401**	0.367**
T_a	0.708**	0.073**	0.070**
T_{s10}	0.685**	0.055**	0.051**

** $P<0.01$.

多元回归分析发现,R_n和 LAI 对生长季 NEE 的协同影响达到52%(表4) ,相对于环境及生物单因

表 3 2013 年湿地生长季夜间生态系统 NEE ($R_{eco,n}$) 与 T_a 和 SWC_{10}的相关关系

Table 3 Correlations of nighttime NEE ($R_{eco,n}$) with T_a and SWC_{10} in the wetland during the growing season in 2013

	$R_{eco,n}-T_a$	Q_{10}	R^2	P
$SWC_{10}<40\%$	$y=0.014e^{0.104x}$	2.83	0.49	<0.001
$40\%\leqslant SWC_{10}<50\%$	$y=0.023e^{0.082x}$	2.27	0.40	<0.001
$SWC_{10}\geqslant 50\%$	$y=0.025e^{0.072x}$	2.05	0.28	<0.001

y: $R_{eco,n}$(μmol CO_2 · m^{-2} · s^{-1}) ; x: T_a (℃) .

表 4 黄河三角洲湿地生长季 R_n以及 LAI 对 NEE 影响的多元回归分析

Table 4 Multiple linear regression analysis on the effect of R_n and LAI on NEE during the growing season in the Yellow River Delta

参数 Parameter	系数 Coefficient	标准误 SE	t	P	偏相关系数 Partial R^2
R_n	−0.018[a]	0.001	−12.234	<0.001	0.43
LAI	−0.36[b]	0.555	−0.652	0.17	0.33
c	1.32	0.269	4.914	<0.001	
模型 Model	$R^2=0.52$			<0.01	

方程 Equation: $NEE=aR_n+bLAI+c$.

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

子的影响,协同作用的影响更显著.由于环境因子间的自相关性,T_a 和 T_{s10} 在逐步回归中被剔除,说明 R_n 和 LAI 的协同作用是影响黄河三角洲滨海湿地生长季 NEE 季节变化的关键.

3 讨　论

3.1 NEE 变化规律

2013 年芦苇湿地 NEE 日动态具有明显的昼夜变化规律,表现为白天吸收 CO_2、夜间释放 CO_2,呈明显的"U"型,与辽河三角洲芦苇湿地[14]和丹麦格陵兰国家公园沼泽湿地[23] NEE 日动态具有一致性.但 NEE 日变化受各种非生物和生物条件限制,不同类型湿地 NEE 到达峰值时间、强度和持续时间等各不相同,即使是同一生态系统在不同生长期内日动态特征也有差异.陈永根等[24]通过对中国不同地区 8 个湖泊冬季水体的 CO_2 通量的 24 h 连续观测发现,各湖泊昼夜变化及源汇大小差异明显.对青藏高原的研究发现,在植物生长的 6—9 月,CO_2 通量日变化幅度较大,7 和 8 月可分别达 0.6 和 0.7 mg $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,夜间 CO_2 基本保持净排放状态,但排放高峰期则不尽相同[25].

由于气候环境及覆盖植被的差异,湿地 NEE 具有明显的季节动态规律,表现为生长季为碳汇,非生长季为碳源,与崇西湿地[26]和芬兰北方沼泽[27] NEE 季节动态相似.湿地高的碳储量是生长季碳汇与非生长季碳源相互作用的结果,受生物与非生物因子条件制约,不同类型湿地以及同一湿地不同年份间的季节波动差异明显,这也使得湿地的碳源汇地位具有很大的年际变化特征.Lafluer 等[28]利用涡度相关技术对加拿大安大略省 Mer Bleue 湿地进行观测,发现在为期两年的时间里,尽管湿地在非生长季表现为碳源,但由于生长季碳的大量累积,湿地全年表现为碳汇.对三江平原湿地研究发现,由于气候条件差异,2004、2005、2006 年的 NEE 分别为 −198、−96 和 −47 g $C \cdot m^{-2}$[29],而辽河三角洲芦苇湿地 2005—2007 年 NEE 分别为 −65、−230、−53 g $C \cdot m^{-2}$[14],年际变化差异十分明显.

3.2 环境因子对 NEE 的影响

2013 年湿地生态系统生长季白天各月 NEE 与 PAR 的关系通过 Michaelis-Menten 模型得到了很好的拟合,其中各月拟合参数均表现出明显的单峰式季节变化,这与 Glenn 等[20]、Syed 等[30]以及 Zhou 等[14]对其他湿地的研究结果一致.A_{max} 在 7 月达到最大值,各月份 A_{max} 值不同,主要与不同生长阶段的植被生长状况以及环境条件有关[14].Saito 等[31]通过对日本稻田的研究发现,A_{max} 与 LAI 呈线性正相关,随着 LAI 增加,A_{max} 在 7 月达到最大值.Zhou 等[14]认为,温度能够解释芦苇湿地 A_{max} 季节变异的 60%~80%.表观量子产量 α 的变化范围为 0.05~0.08 μmol $CO_2 \cdot \mu mol^{-1}$ PAR,接近上海河口湿地(0.08~0.09 μmol $CO_2 \cdot \mu mol^{-1}$ PAR)[15],但低于其他的芦苇湿地[14].生长初期由于植被刚刚萌发以及较低的气温环境,α 值较低[32],随着植被生长以及气温的升高,α 逐渐增大.通过 Michaelis-Menten 模型拟合的 $R_{eco,d}$ 变化范围为 1.1~10.8 μmol $CO_2 \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$,其随着植被生长以及气温环境的变化而变化.

T_a 和 SWC 是影响 $R_{eco,n}$ 的重要因子,在以往的研究中已经被多次证实[10,33-34].研究发现,T_a 与 $R_{eco,n}$ 的关系主要由植被与微生物呼吸对于温度的响应程度决定[35],本研究中 $R_{eco,n}$ 随 T_a 升高而呈指数增长,能够解释 $R_{eco,n}$ 71%的变异.对加拿大安大略省 Mer Bleue 湿地以及长江中游河流湿地的研究均发现,$R_{eco,n}$ 与气温呈指数相关[16,36].此外,由于水分影响土壤理化环境、代谢能力、微生物种类及活性、根系呼吸与生长,$R_{eco,n}$ 还受到 SWC 的显著影响,能够解释 $R_{eco,n}$ 变异的 40%,与以往很多研究结果相似[10,33-34].相对于其他生态系统,湿地一般不会由于 SWC 过低影响呼吸作用,相反会在土壤含水量较高的情况下,由于氧气供应不足而使生态系统呼吸减弱.不同 SWC 条件下,Q_{10} 不同,表现为随着 SWC 升高,Q_{10} 值降低.从年尺度上看,$R_{eco,n}$ 受 T 和 SWC_{10} 的协同影响,这与前人的很多研究结果一致[10,37].

3.3 生物因子对 NEE 的影响

黄河三角洲具有四季分明、光照充足、雨热同期的温带大陆性季风气候的显著特点,由于 NEE 是 GPP 与 R_{eco} 之间相互平衡的结果[38],这一气候特点显著影响生态系统碳累积(GPP)与碳排放(R_{eco})过程,最终影响到 NEE 的变化.生长季到来后,R_n 逐渐增强,同时引起气温升高,适宜的环境条件促进植被萌发,植被光合作用逐渐增强[39],生物因子随之发生变化[40],GPP 逐渐增加;另一方面,气温升高引起土壤温度的升高,加速有机质的分解,加快植物根系、土壤微生物及地上植物的呼吸速率[41],促进 R_{eco} 增加.而环境与生物因子的协同作用对 GPP 和 R_{eco} 促进的相对程度,决定了湿地生态系统碳循环过程.经过比对 NEE 对环境和生物因子的响应不难发

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved.　http://www.cnki.net

现，R_n是控制 NEE 的主要因素，R_n和 LAI 的协同作用控制 NEE 的季节动态.

生物因子通过影响生态系统光合与呼吸作用进程，从而对 NEE 产生影响. Kim[42] 和 Dugas 等[43] 研究得出，最大的 CO_2吸收通量与最大的地上生物量出现时间相吻合，认为地上生物量明显控制生态系统碳通量过程. 然而本研究中，芦苇地上生物量和 NEE 并不存在显著的相关关系. 也就是说，在芦苇生长季中生物量增加并不一定会导致生态系统 CO_2净吸收速率的增大. 例如，在 9—10 月芦苇枯萎期的生物量大于生长中期，但植被光合性能却明显低于生长中期. LAI 是衡量植被覆盖度的一个指标，不仅与植被类型有关，而且反映了植被的生物生产力状况. LAI 一方面通过影响植物光合在季节尺度上的光合生产力，控制生态系统的固碳能力; 另一方面通过影响光合作用产物的供应量，对生态系统呼吸产生影响，因此，LAI 的变化会影响 NEE 对光热因子的响应强度. NEE 时间变异的 52%可以通过 R_n和 LAI 来解释(表 4)，说明 R_n和 LAI 共同驱动芦苇生长季中 NEE 的季节变化.

3.4 黄河三角洲滨海湿地生态系统碳收支

与其他生态系统类型相比，湿地生态系统碳通量的时空差异因其成因和类型的多样而更明显. 曹娜[44] 研究发现，由于降水差异以及生长季开始与持续时间的不同，金川泥炭沼泽湿地生态系统在 2011 年表现为较强的碳汇作用($-101.60\ g\ C \cdot m^{-2}$)，在 2012 年是弱碳汇($-1.63\ g\ C \cdot m^{-2}$)，而在 2013 年生态系统则由碳汇彻底转为碳源($24.15\ g\ C \cdot m^{-2}$). 国外关于湿地生态系统碳源汇的问题至今也没有统一结论，如 Frolking 等[1] 认为大部分湿地生态系统表现为碳汇. 西西伯利亚 Bakchar 沼泽湿地也表现为碳汇($-108\ g\ C \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$)[45]，但荷兰北部受干扰的泥炭湿地则表现为碳源($26.45\ g\ C \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$)[46]. Heinsch 等[47] 发现，Texas 的湿地生态系统受水分影响表现为碳源. Suzuki 等[48] 的研究结果表明，芦苇湿地全年均表现为碳汇，但 Brix 等[49] 则认为，如果考虑 CH_4气体温室效应的影响，芦苇湿地的源汇功能将由碳汇转为碳源.

湿地生态系统 CO_2交换的年际变化可以反映特定生态系统的源汇角色. 2013 年黄河三角洲滨海湿地生态系统总净固碳量为$-247\ g\ C \cdot m^{-2}$，高于该湿地 2011 年($-223\ g\ C \cdot m^{-2}$)和 2012 年($-164\ g\ C \cdot m^{-2}$)生态系统净固碳量[3]，与加拿大温带香蒲湿地($-264\ g\ C \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$)[50] 和美国淡水湿地($-251\ g\ C \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$)[51] 的年总净固碳量相当; 远大于盘锦芦苇湿地($-64.9\ g\ C \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$)[14] 和爱尔兰覆被沼泽($-49\ g\ C \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$)[52].

参考文献

[1] Frolking S, Roulet NT, Moore TR, *et al*. Modeling northern peatland decomposition and peat accumulation. *Ecosystems*, 2001, **4**: 479-498

[2] Teklemariam TA, Lafleur PM, Moore TR, *et al*. The direct and indirect effects of inter-annual meteorological variability on ecosystem carbon dioxide exchange at a temperate ombrotrophic bog. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2010, **150**: 1402-1411

[3] Han GX, Chu XJ, Xing QH, *et al*. Effect of episodic flooding on the net ecosystem CO_2 exchange of a supratidal wetland in the Yellow River Delta. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2015, **120**: doi: 10.1002/2015JG002923

[4] Wang Q (汪 青), Liu M (刘 敏), Hou L-J (侯立军), *et al*. Characteristics and influencing factors of CO_2, CH_4 and N_2O emissions from Chongming eastern tidal flat wetland. *Geographical Research* (地理研究), 2010, **29**(5): 935-946 (in Chinese)

[5] Zhuang Q, He J, Lu Y, *et al*. Carbon dynamics of terrestrial ecosystems on the Tibetan Plateau during the 20th century: An analysis with a process-based biogeochemical model. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, **19**: 649-662

[6] Aires LMI, Pio CAO, Pereira JOS, *et al*. Carbon dioxide exchange above a Mediterranean C_3/C_4 grassland during two climatologically contrasting years. *Global Change Biology*, 2008, **14**: 539-555

[7] Tong C (仝 川), E Y (鄂 焱), Liao J (廖 稷), *et al*. Carbon dioxide emission from tidal marshes in the Min River Estuary. *Acta Scientiae Circumstantiae* (环境科学学报), 2011, **31**(12): 2830-2840 (in Chinese)

[8] Xing Q-H (邢庆会), Han G-X (韩广轩), Yu J-B (于君宝), *et al*. Net ecosystem CO_2 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)

[9] Hu H (胡 泓), Wang D-Q (王东启), Li Y-J (李杨杰), *et al*. Greenhouse gases fluxes at Chongming dongtan phragmites australis wetland and the influencing factors. *Research of Environmental Sciences* (环境科学研究), 2014, **27**(1): 43-50 (in Chinese)

[10] Han G, Xing Q, Yu J, *et al*. Agricultural reclamation effects on ecosystem CO_2 exchange of a coastal wetland in the Yellow River Delta. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2013, **196**: 187-198

[11] Hasbagan G, Qingzhu G, Weina Z, *et al*. Effects of warming on CO_2 fluxes in an alpine meadow ecosystem on the central Qinghai-Tibetan Plateau. *PLoS One*, 2015, **10**(7): e0132044

[12] Zhao L, Li J, Xu S, *et al*. Seasonal variations in carbon

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

dioxide exchange in an alpine wetland meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Biogeosciences*, 2010, **7**: 1207-1221

[13] Chu X-J (初小静), Han G-X (韩广轩). Effect of air temperature and rainfall on wetland ecosystem CO_2 exchange in China. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2015, **26**(10): 2978-2990 (in Chinese)

[14] Zhou L, Zhou G, Jia Q, *et al*. Annual cycle of CO_2 exchange over a reed (*Phragmites australis*) wetland in Northeast China. *Aquatic Botany*, 2009, **91**: 91-98

[15] Guo H, Noormets A, Zhao B, *et al*. Tidal effects on net ecosystem exchange of carbon in an estuarine wetland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2009, **149**: 1820-1828

[16] Lafleur PM, Moore TR, Roulet NT, *et al*. Ecosystem respiration in a cool temperate bog depends on peat temperature but not water table. *Ecosystems*, 2005, **8**: 619-629

[17] Peng H, Hong B, Hong Y, *et al*. Annual ecosystem respiration variability of alpine peatland on the eastern Qinghai-Tibet Plateau and its controlling factors. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2015, **187**: 550, doi: 10.1007/s10661-015-4733-x

[18] Hao YB, Cui XY, Wang YF, *et al*. Predominance of precipitation and temperature controls on ecosystem CO_2 exchange in Zoige alpine wetlands of Southwest China. *Wetlands*, 2011, **31**: 413-422

[19] Strilesky SL, Humphreys ER. A comparison of the net ecosystem exchange of carbon dioxide and evapotranspiration for treed and open portions of a temperate peatland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2012, **153**: 45-53

[20] Glenn AJ, Flanagan LB, Syed KH, *et al*. Comparison of net ecosystem CO_2 exchange in two peatlands in western Canada with contrasting dominant vegetation, *Sphagnum* and *Carex*. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2006, **140**: 115-135

[21] Chu X-J (初小静), Han G-X (韩广轩), Xing Q-H (邢庆会), *et al*. Net ecosystem exchange of CO_2 on sunny and cloudy days over a reed wetland in the Yellow River Delta, China. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2015, **39**(7): 661-673 (in Chinese)

[22] Ruimy A, Jarvis PG, Baldocchi DD, *et al*. CO_2 fluxes over plant canopies and solar radiation: A review. *Advances in Ecological Research*, 1995, **26**: 1-68

[23] Nordstroem C, Soegaard H, Christensen TR, *et al*. Seasonal carbon dioxide balance and respiration of a high-arctic fen ecosystem in NE-Greenland. *Theoretical and Applied Climatology*, 2001, **70**: 149-166

[24] Chen Y-G (陈永根), Li X-H (李香华), Hu Z-X (胡志新), *et al*. Carbon dioxide flux on the water-air interface of the eight lakes in China in winter. *Ecology and Environment* (生态环境), 2006, **15**(4): 665-669 (in Chinese)

[25] Zhang F-W (张法伟), Liu A-H (刘安花), Li Y-N (李英年), *et al*. CO_2 flux in alpine wetland ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2008, **28**(2): 453-462 (in Chinese)

[26] Ma A-N (马安娜), Lu J-J (陆健健). Net ecosystem exchange of carbon and tidal effects in Chongxi Wetland, Yangtze Estuary. *Research of Environmental Science* (环境科学研究), 2011, **24**: 716-721 (in Chinese)

[27] Aurela M, Lohila A, Riutta T, *et al*. Carbon dioxide exchange on a northern boreal fen. *Boreal Environment Research*, 2009, **14**: 699-710

[28] Lafleur PM, Roulet NT, Admiral SW, *et al*. Annual cycle of CO_2 exchange at a bog peatland. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 2001, **106**: 3071, Doi: 10.1029/2000JD900588

[29] Song T (宋 涛). Long-Term Carbon Dioxide Flux Measurements in Sanjiang Plain of Northeastern China. PhD Thesis. Nanjing: Nanjing University of Information Science and Technology, 2007 (in Chinese)

[30] Syed KH, Flanagan LB, Carlson PJ, *et al*. Environmental control of net ecosystem CO_2 exchange in a treed, moderately rich fen in northern Alberta. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2006, **140**: 97-114

[31] Saito M, Miyata A, Nagai H, *et al*. Seasonal variation of carbon dioxide exchange in rice paddy field in Japan. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2005, **135**: 93-109

[32] Xu L, Baldocchi DD. Seasonal variation in carbon dioxide exchange over a Mediterranean annual grassland in California. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, **123**: 79-96

[33] Wang J-F (王俊峰), Wang G-X (王根绪), Wang Y-B (王一博), *et al*. The impact of grassland degradation on CO_2 emission during growing season in Qinghai-Tibet Plateau alpine meadow and swamp. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), 2007, **52**(13): 1554-1560 (in Chinese)

[34] 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 CO_2 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)

[35] Wickland KP, Striegl RG, Mast MA, *et al*. Carbon gas exchange at a southern Rocky Mountain wetland, 1996-1998. *Global Biogeochemical Cycles*, 2001, **15**: 321-335

[36] Han S (韩 帅), Huang L-L (黄玲玲), Wang Z-Y (王昭艳), *et al*. Ecosystem respiration and its controlling factors in the riparian wetland of Yangtze River. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2009, **29**(7): 3621-3628 (in Chinese)

[37] Han G, Yang L, Yu J, *et al*. Environmental controls on net ecosystem CO_2 exchange over a reed (*Phragmites australis*) wetland in the Yellow River Delta, China. *Estuaries and Coasts*, 2013, **36**: 401-413

[38] Niu S, Luo Y, Fei S, *et al*. Seasonal hysteresis of net ecosystem exchange in response to temperature change:

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net

Patterns and causes. *Global Change Biology*, 2011, **17**: 3102-3114

[39] Han G, Zhou G, Xu Z, *et al*. Soil temperature and biotic factors drive the seasonal variation of soil respiration in a maize (*Zea mays* L.) agricultural ecosystem. *Plant and Soil*, 2007, **291**: 15-26

[40] Qi W-W (亓伟伟), Niu H-S (牛海山), Wang S-P (汪诗平), *et al*. Simulation of effects of warming on carbon budge in alpine meadow ecosystem on the Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2012, **32**(6): 1713-1722 (in Chinese)

[41] Wang D-X (王德宣), Song C-C (宋长春), Wang Y-Y (王毅勇), *et al*. CO_2 fluxes in mire and grassland on Ruoergai plateau. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2008, **19**(2): 285-289 (in Chinese)

[42] Kim J. Carbon dioxide and energy exchanges in a temperate grassland ecosystem. *Dissertation Abstracts International*, 1990, **51**: 2941

[43] Dugas WA, Heuer ML, Mayeux HS. Carbon dioxide fluxes over bermudagrass, native prairie, and sorghum. *Agricultural and Forest Meteorology*, 1999, **93**: 121-139

[44] Cao N (曹 娜). Study on the Carbon Dioxide Flux in Peatland of Volcanic Cluster in the Longgang Region at Changbai Mountain: Take the Jinchuan Peatland as an Example. PhD Thesis. Changchun: Northeast Nornal University, 2015 (in Chinese)

[45] Pang R (庞 瑞). Temporal-spatial Variations of Carbon Cycle and Water Use Efficiency of Terrestrial Ecosystems in Alpine Area of Southwestern China. PhD Thesis. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2013 (in Chinese)

[46] Roehm CL, Roulet NT. Seasonal contribution of CO_2 fluxes in the annual C budget of a northern bog. *Global Biogeochemical Cycles*, 2003, **17**: 321-354

[47] Heinsch F, Heilman JL, Mcinnes KJ, *et al*. Carbon dioxide exchange in a high marsh on the Texas Gulf Coast: Effects of fresh water availability. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, **125**: 159-172

[48] Suzuki S, Yokozawa M, Inubushi K, *et al*. Evaluation of CO_2 exchange rates in a wetland ecosystem using the closed geosphere experiment facility. *Journal of Hydrometeorology*, 2012, **13**: 966-980

[49] Brix HK, Lorenzen B. Are Phragmites-dominated wetlands a net source or net sink of green gases. *Aqatic Botany*, 2001, **69**: 313-324

[50] Bonneville MC, Strachan IB, Humphreys ER, *et al*. Net ecosystem CO_2 exchange in a temperate cattail marsh in relation to biophysical properties. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2008, **148**: 69-81

[51] Rocha AV, Goulden ML. Large interannual CO_2 and energy exchange variability in a freshwater marsh under consistent environmental conditions. *Journal of Geophysical Research Biogeosciences*, 2008, **113**: 636-639

[52] Sottocornola M, Kiely G. An Atlantic blanket bog is a modest CO_2 sink. *Geophysical Research Letters*, 2005, **32**: 338-360

作者简介 初小静，女，1988 年生，博士研究生. 主要从事湿地碳收支研究. E-mail: xjchu@yic.ac.cn

责任编辑 肖 红

初小静，韩广轩，朱书玉，等. 环境和生物因子对黄河三角洲滨海湿地净生态系统 CO_2 交换的影响. 应用生态学报，2016，27(7): 2091-2100

Chu X-J, Han G-X, Zhu S-Y, *et al*. Effect of environmental and biotic factors on net ecosystem CO_2 exchange over a coastal wetland in the Yellow River Delta. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, **27**(7): 2091-2100 (in Chinese)

?1994-2016 China Academic Journal Electronic Publishing House. All rights reserved. http://www.cnki.net