

稻田 CO₂ 通量对光强和温度变化的响应特征

朱咏莉^{1,2}, 吴金水¹, 童成立^{1*}, 王克林¹, 王勤学³

(1. 中国科学院亚热带农业生态研究所, 长沙 410125; 2. 江苏大学现代农业装备与技术省部共建教育部重点实验室, 镇江 212013; 3. 日本国立环境研究所, 筑波 305-8506)

摘要:采用涡度相关法对我国亚热带稻田生态系统 CO₂ 通量进行了连续监测, 并对 CO₂ 通量随光强和温度变化的响应特征进行了分析. 结果表明, 白天稻田生态系统 CO₂ 通量对光强的响应过程可以用直角双曲线方程进行描述. 随光强的增加, CO₂ 通量(绝对值)呈增加趋势, 当光强大于 1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 时, CO₂ 通量变化比较稳定. 早、晚稻间以及不同生育期水稻的光量子利用效率和最大光合速率存在一定的差异. 晚稻的光量子利用效率(0.046 5 ~ 0.099 9 $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$)高于早稻(0.017 6 ~ 0.054 1 $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$), 并以水稻生长旺盛期的光量子利用效率和最大光合速率最高. 夜间稻田生态系统呼吸速率随土壤温度的升高呈指数增加, 5 cm 土层温度可以作为反映稻田呼吸速率变化的温度指标. 早稻生长季生态系统呼吸对温度的变化明显较晚稻生长季更为敏感.

关键词: CO₂ 通量; 光强; 温度; 稻田生态系统

中图分类号: X151 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301(2008)04-1040-05

Responses of CO₂ Fluxes to Light Intensity and Temperature in Rice Paddy Field

ZHU Yong-li^{1,2}, WU Jin-shui¹, TONG Cheng-li¹, WANG Ke-lin¹, WANG Qin-xue³

(1. Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China; 2. Key Laboratory for Modern Agricultural Equipment and Technology, Ministry of Education & Jiangsu Province, Jiangsu University, Zhenjiang 212013, China; 3. National Institute for Environmental Studies, Tsukuba 305-8506, Japan)

Abstract: CO₂ fluxes in rice paddy ecosystem in subtropical hilly region were measured continuously using eddy covariance technique. The objectives were to investigate the responses of CO₂ fluxes to light intensity and temperature in the paddy ecosystem. Results showed a rectangular hyperbolic light-response function could be used to describe the relationship of CO₂ flux and photosynthetic photon flux density (PPFD). The absolute values of CO₂ fluxes increased with the increment of PPFD. When PPFD was higher than 1 000 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, the maximum was observed. CO₂ fluxes responded differently to light between early and late rice. Values of quantum yield of late rice (0.046 5~0.099 9 $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$) were general higher than that of early rice (0.017 6~0.054 1 $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$). Moreover, the quantum yield and the maximum rate of photosynthesis assimilation in the blooming stage were higher than that in tillering and ripening stages. In nighttime, respiration from soil and plants (ecosystem respiration, R_{eco}) changed exponentially with the increase of soil temperature at the depth of 5 cm (T_5), 10 cm (T_{10}), and 20 cm (T_{20}), respectively. Whereas, T_5 was more feasible than others to be considered as the temperature parameter for R_{eco} calculation. During early rice growing season, R_{eco} was more sensitive to temperature change than that during late rice growing season.

Key words: CO₂ flux; light intensity; temperature; paddy ecosystem

农业生态系统是陆地生态系统的重要组成部分, 对该系统 CO₂ 的源/汇评价已经成为目前国际上研究的热点问题^[1]. 稻田是农业土地利用类型的主要方式之一, 在我国甚至世界的农业生产中起着举足轻重的作用^[2]. 研究稻田生态系统 CO₂ 通量及其对环境因素的响应特征可以为深入了解该系统碳交换过程和机制, 以及准确估算其对大气 CO₂ 的源/汇贡献提供理论依据. 但目前国内对稻田生态系统 CO₂ 吸收/排放规律及其影响因素的研究还较为匮乏, 并且观测方法大多集中于传统的箱式法, 难以实现对水稻群体与大气间 CO₂ 净交换通量的长期田间定位观测. 近几年, 涡度相关技术的进步使得长期

和连续的通量观测成为可能, 为研究生态系统尺度 CO₂ 通量的变化规律及其对环境变化的响应提供了可靠的途径^[3~5]. 本实验以我国亚热带典型稻田生态系统为研究对象, 在采用涡度相关法对稻田 CO₂ 交换通量进行连续观测的基础上, 分析了水稻不同生育期 CO₂ 通量对光强和温度变化的响应特征, 并

收稿日期: 2007-05-12; 修订日期: 2007-07-09

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向项目 (KZCX2-YW-432-1, KZCX2-YW-423); 亚洲太平洋地区环境创新战略项目环境综合监测子课题项目 (APEIS); 江苏大学高层次人才专项基金项目 (06JDC065)

作者简介: 朱咏莉 (1976 ~), 女, 博士, 主要研究方向为农业环境调控和农业工程, E-mail: zhuyongli76@126.com

* 通讯联系人, E-mail: tong@isa.ac.cn

比较了早稻和晚稻生长季间对其响应的差异.

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验地点选择在中国科学院亚热带农业生态研究所桃源农业生态试验站(28°55'N, 111°27'E), 代表区域为红壤丘陵区, 属中亚热带向北亚热带过渡的季风湿润气候区. 多年平均气温 16.5℃, 年降雨量 1 447.9 mm, 年蒸发量 1 157 mm, 日照时数 1 531.4 h, 年总辐射 4 226 MJ/m². 土壤为第四纪红土发育而成的水稻土, 采用当地典型的稻-稻-休闲种植制度. 早、晚稻品种, 播种、移栽和收获时间以及田间管理等见文献[6].

1.2 观测方法与数据处理

采用全自动涡度相关系统进行了连续的水、热与 CO₂ 通量的定位观测, 具体观测方法及其参数, 以及数据处理方法等见文献[6].

2 结果与讨论

2.1 白天 CO₂ 通量对光强变化的响应

采用涡度相关系统观测的 CO₂ 通量表示观测面以下, 土壤-植被系统与大气间 CO₂ 的交换状况, 是光合过程与呼吸过程(自养呼吸和异养呼吸)综合

作用的结果. CO₂ 通量的大小可以直接反映这种综合作用的方向和强度. 当植被光合过程强度大于土壤与植物的呼吸强度, 表现为植被从大气中净吸收 CO₂, 通量方向指向植被(通量为负), 反之, 土壤与植被系统向大气净排放 CO₂, 通量方向指向大气(通量为正).

作物白天一般以光合过程为主, 光强是影响光合作用的重要因子, 因此与 CO₂ 净交换具有密切关系. 图 1 和图 2 分别为早稻和晚稻不同生育期白天 CO₂ 瞬时通量与相应光量子通量密度(PPFD)的变化关系. 可以看出, CO₂ 净吸收通量随稻田上方光量子通量密度的增加而逐渐增大. 尤其是低光强阶段 [PPFD < 500 μmol/(m²·s)], CO₂ 净吸收通量呈线性增加, 随后增加速率逐渐降低. 当光量子通量密度超过 1 000 μmol/(m²·s) 时, CO₂ 通量随 PPFD 的增加则变得较为稳定. 因此, 可以认为稻田 PPFD 为 1 000 μmol/(m²·s) 左右时是水稻群体光合作用由光控制阶段向非光控制阶段转换的转折点, 即当 PPFD 低于约 1 000 μmol/(m²·s) 时, 水稻群体光合作用主要受光照强度的制约, 当达到 1 000 μmol/(m²·s) 时, 水稻群体的光合作用接近其光饱和点, 光合作用强度转变为主要受其它环境因子制约, 如气温、空气湿度以及矿质营养等.

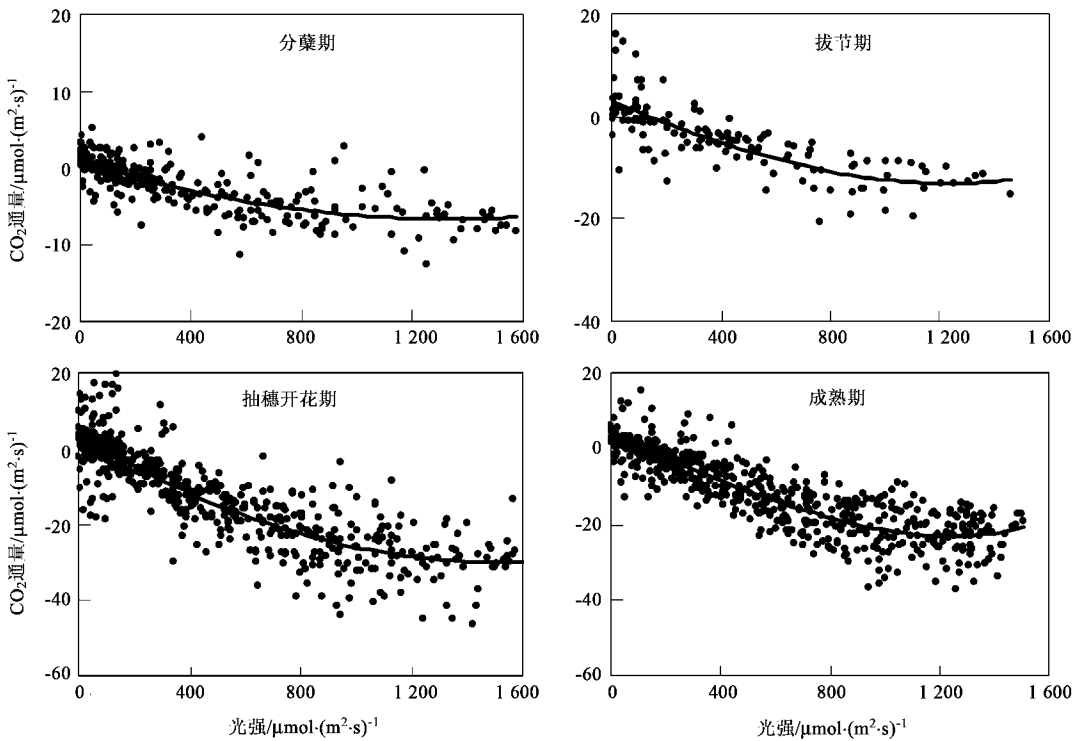


图 1 早稻不同生育期 CO₂ 通量对光强的响应

Fig.1 Light response curves of CO₂ flux in different stages during early rice growing season

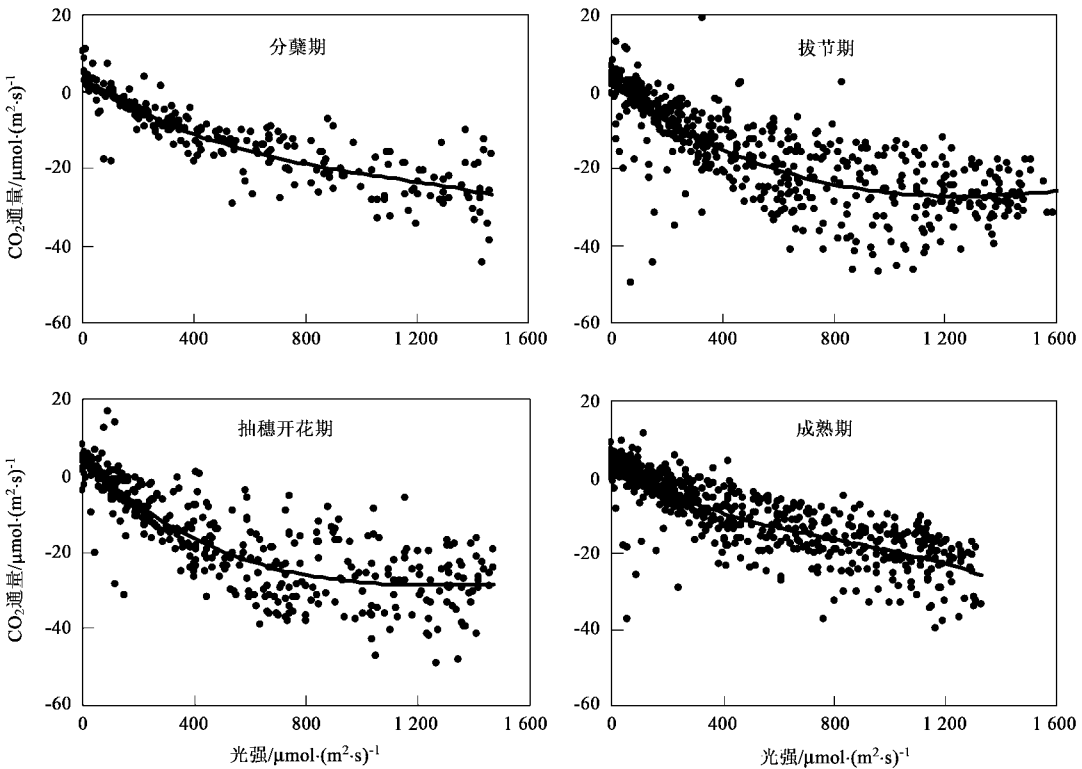


图 2 晚稻不同生育期 CO₂ 通量对光强的响应

Fig.2 Light response curves of CO₂ flux in different stages during late rice growing season

目前,直角双曲线方程已经被用于森林、草原、农田(冬小麦,玉米)等植被系统与大气间白天 CO₂ 净交换通量对 PPFD 响应过程的模拟^[7~10],但这一方程是否能适用于稻田,目前还鲜见报道.拟合的结果显示,稻田 CO₂ 通量与 PPFD 间存在极显著的双曲线关系(表 1),这表明直角双曲线方程同样适宜于稻田冠层 CO₂ 净交换通量对光强响应过程的模拟.同时表明,光强是白天稻田生态系统 CO₂ 通量变化的最主要影响因素,能解释其变异的 58%~82%.但光强对早稻和晚稻生长期 CO₂ 通量的影响程度存在较大差异,对于早稻,光强对 CO₂ 通量的平均影响程度为 69%,而晚稻为 78%,较早稻高 9 个百分点.

水稻不同生育期 CO₂ 通量对光强响应的拟合参数有很大差别(表 1).最大光合速率($P_{\max}$)一般随生育进程逐渐增加,到成熟期则有所降低.早稻各生育期最大光合速率波动较大,以抽穗开花期最高 [64.3 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$],分蘖期最低 [12.3 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$].晚稻各生育期最大光合速率的变化却不明显,最高为 48.8 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (抽穗开花期),最低为 45.1 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ (成熟期).光量子效率(α)反映作物对光能的利用效率,即 1 μmol 光量子所对

应同化的 CO₂ 数量.它随水稻生长的变化规律与最大光合速率一致,但早晚稻间也存在差别.早稻生长季光量子效率的变化范围为 0.017 6~0.054 1 $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$,平均值为 0.036 0 $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$;晚稻生长季则为 0.046 5~0.099 9 $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$,平均为 0.074 5 $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$.可见,晚稻对光能的利用效率明显高于早稻.这一方面是由于早、晚稻品种本身的光合生理特性的差异造成的^[11],另一方面也受早、晚稻生长期环境条件(光强,温度等)差异的影响.研究证实, α 与温度密切相关^[8],同时还在很大程度上受其它诸多环境因子,如大气压、水分亏缺等的影响.可见,由于环境因素影响的复杂性,还应对各种条件下水稻群体 α 参数的变化进行更为全面的研究.

α 是反映植物光能利用、CO₂ 吸收和光合物质生产效率的基本参数,不同植被类型间差异较大. Pilegaard 等^[9]对林地 CO₂ 交换的研究表明,山毛榉的光量子利用效率变化在 0.02~0.06 $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$.草原则相对较低,仅为 0.01~0.02 $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$.据报道,旱地作物(小麦,玉米,大豆)的光量子利用效率一般为 0.02~0.05 $\mu\text{mol}/\mu\text{mol}$ ^[10,12].相比而言,早稻的光量子利用效率与旱地作物的基本相当,而晚稻则略有偏高.

表 1 白天稻田 CO₂ 通量对光强响应的曲线拟合参数¹⁾

Table 1 Light response parameters of CO₂ flux in different growing stages

品种	生育期	$F = (\text{PPFD} \cdot P_{\max} / K_m + \text{PPFD}) - R_d$				r^2	p
		$P_{\max} / \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$	$K_m / \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$	$R_d / \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$	$\alpha / \mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$		
早稻	分蘖期	12.3	695.9	1.37	0.017 6	0.58	<0.01
	拔节期	31.3	1 044.7	3.46	0.029 9	0.63	<0.01
	抽穗开花期	64.3	1 188.9	4.09	0.054 1	0.77	<0.01
	成熟期	56.3	1 323.7	3.99	0.042 6	0.76	<0.01
晚稻	分蘖期	45.4	775.8	4.74	0.058 6	0.82	<0.01
	拔节期	46.4	497.8	5.96	0.093 1	0.73	<0.01
	抽穗开花期	48.8	489.0	5.93	0.099 9	0.76	<0.01
	成熟期	45.1	969.3	4.21	0.046 5	0.80	<0.01

1) F 为白天 CO₂ 通量 [$\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$]; α 为初始表观光量子效率, $\alpha = -P_{\max} / K_m$; $P_{\max}$ 为光饱和时的光合速率, 也称最大光合速率; K_m 为拟合常数; PPFD 为光子通量密度 [$\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$]; R_d 为呼吸速率 [$\mu\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1}$]

2.2 夜间稻田生态系统呼吸对温度变化的响应

土壤-作物呼吸是土壤微生物、根、叶和茎秆呼吸的总和,大量的研究认为温度和水分是影响生态系统呼吸特征的重要环境因素^[13,14].由于在水稻生长期间田间常常处于淹水状态,土壤水分比较充足,因此主要考虑温度对稻田生态系统呼吸的影响.随着温度的升高稻田呼吸通量总体上呈现逐渐增加的趋势,但离散度较大,这主要是由于夜间大气湍流随机性运动的高斯特性引起的^[15].因此,本研究试采用将夜间通量的平均值与温度平均值进行拟合的方法来分析二者间的相互关系.

通常认为生态系统呼吸对温度的响应呈指数增加趋势,目前可以用 Van't Hoff 方程、Arrhenius 方程和 Lloyd & Taylor 方程等描述生态系统呼吸对温度的响应特征^[6,16].其中,以较为简单的 Van't Hoff 方程最为常用.以 25℃ 为参考温度,采用 Van't Hoff 方程对早稻、晚稻生长期稻田呼吸通量与气温 (T_a)、5 cm (T_5)、10 cm (T_{10}) 和 20 cm (T_{20}) 土层温度分别进行拟合(表 2).各温度指标与呼吸通量间均存在极显著的指数相关关系,拟合的决定系数大部分均高于 0.5,这表明了温度在控制稻田生态系统呼吸的过程中起着主导作用.不同的温度指标对呼吸通量的影响程度略有差异.在早稻生长期稻田呼吸通量与 T_5 、 T_{10} 、 T_{20} 的决定系数略高于 T_a ,且 T_5 、 T_{10} 和 T_{20} 间无明显差别.在晚稻生长期,则以 T_a 和 T_5 与呼吸通量的决定系数略高.这可能与早晚稻生长时期温度的差异有关.总体来看, T_5 能解释水稻种植期稻田呼吸通量变异的 51% ~ 55%,与 T_{10} 、 T_{20} 基本相当,略高于 T_a .同时考虑到 T_5 对气温的变化相对较 T_{10} 和 T_{20} 更为敏感,故认为 T_5 作为反映稻田呼吸通量变化的温度指标更为适宜.

呼吸通量与不同温度进行拟合的参数有较大差异. $R_{(25)}$ 表示参考温度 (25℃) 下的稻田呼吸通量 [$\mu\text{mol} / (\text{m}^2 \cdot \text{s})$], B 为稻田生态系统呼吸对温度的反应系数, Q_{10} 为温度系数.早稻生长季,不同温度拟合的 $R_{(25)}$ 变化在 2.97 ~ 3.86 $\mu\text{mol} / (\text{m}^2 \cdot \text{s})$ 之间,晚稻生长季则为 3.84 ~ 4.84 $\mu\text{mol} / (\text{m}^2 \cdot \text{s})$.以 T_a 为温度指标得到的 $R_{(25)}$ 值明显高于其它温度指标, B 值和 Q_{10} 值则相反.从 Q_{10} 的计算结果可以看出,早稻生长季稻田生态系统呼吸通量对温度变化的敏感程度明显高于晚稻生长季.

目前,尽管普遍认为土壤呼吸或生态系统呼吸随温度升高呈指数增加趋势,但在具体温度指标的选取上并没有较为明确的结论.在实践中,土壤温度、空气温度、土壤温度和空气温度的加权平均等^[13,17] 指标均有应用.观测地区的气候状况、植被类型和生长状况等许多因素均可能会对温度指标的选取产生影响. Anthoni 等^[18] 对农田(冬小麦)系统呼吸通量与气温和 2 cm、4 cm、8 cm、16 cm 土层温度的关系进行分析后认为,从统计上很难确定究竟哪个温度指标最好;对于草原生态系统, Xu 等^[19,20] 以各温度与系统呼吸通量的相关程度来作为判断标准,认为土壤表层(如 5 cm 土层)温度最为适合.于贵瑞等^[13] 对我国亚热带和温带典型森林生态系统的研究表明,生态系统呼吸与不同高度空气和土壤温度都具有很好的相关性,其中,千烟洲人工针叶林生态系统与近地面空气温度的相关性最强,而长白山温带阔叶林生态系统则与土壤表层温度相关性最强.

可见,评价生态系统呼吸对温度响应的温度指标的选取十分复杂,这可能是由于二者间的关系受各种环境因素以及植被生理状况等综合影响的结果.在选取温度指标的判断标准上,目前一般主要以

表 2 稻田生态系统夜间 CO₂ 通量(R_{eco})与温度(T)的拟合参数¹⁾

Table 2 Regression parameters of ecosystem respiration to temperature		$R_{eco} = R_{(25)} e^{B(T-25)}$					
品种	温度	$R_{(25)}/(\text{mol} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{s})^{-1})$	B	Q_{10}	r^2	p	温度范围/℃
早稻	T_a	3.86	0.116	3.18	0.51	< 0.01	15.8 ~ 27.3
	T_5	2.97	0.148	4.42	0.55	< 0.01	19.6 ~ 27.8
	T_{10}	3.02	0.154	4.67	0.56	< 0.01	19.7 ~ 27.6
	T_{20}	3.33	0.161	5.00	0.56	< 0.01	19.7 ~ 27.6
晚稻	T_a	4.84	0.054	1.72	0.52	< 0.01	13.0 ~ 29.3
	T_5	3.91	0.061	1.84	0.51	< 0.01	18.8 ~ 33.3
	T_{10}	3.85	0.068	1.97	0.50	< 0.01	19.4 ~ 33.3
	T_{20}	3.84	0.074	2.10	0.49	< 0.01	20.1 ~ 32.0

1) T_a 、 T_5 、 T_{10} 和 T_{20} 分别表示气温、5 cm、10 cm 和 20 cm 土层温度; Q_{10} 为温度系数

温度与呼吸的相关系数或决定系数来进行评价,但其结果并未在模型模拟中得到证实.另外,不同温度指标的选取可能会对生态系统年碳净收支估算结果产生影响,这一点也应该作为温度指标选取的依据之一,但目前有关这方面的研究还鲜见报道.

3 结论

(1)白天稻田生态系统 CO₂ 通量对光强的响应过程可以用直角双曲线方程进行描述.随 PPFD 的增加,CO₂ 通量(绝对值)呈增加趋势,但当 PPFD > 1 000 μmol/(m²·s)时,CO₂ 通量变化比较稳定.

(2)在水稻不同生育期,CO₂ 通量对光强的响应存在一定的差异,以水稻生长旺盛期的光量子利用效率和最大光合速率为最高.晚稻的光量子利用效率(0.046 5 ~ 0.099 9 μmol/μmol)明显高于早稻(0.017 6 ~ 0.054 1 μmol/μmol).

(3)稻田生态系统呼吸速率随温度的升高呈指数增加,早稻生长季 R_{eco} 对温度变化的响应明显较晚稻生长季敏感.稻田 5 cm 土层温度可以作为反映稻田生态系统呼吸速率变化的温度指标.

参考文献:

[1] Hutchinson J J, Campbell C A, Desjardins R L. Some perspectives on carbon sequestration in agriculture [J]. *Agric For Meteorol*, 2007, **142**: 288-302.

[2] 李克让. 土地利用变化和温室气体排放与陆地生态系统碳循环[M]. 北京: 气象出版社, 2002. 20-30.

[3] Saito M, Miyata A, Nagai H, *et al.* Seasonal variation of carbon dioxide exchange in rice paddy field in Japan [J]. *Agric For Meteorol*, 2005, **135**: 93-109.

[4] Moureaux C, Debacq A, Bodson B, *et al.* Annual net ecosystem carbon exchange by a sugar beet crop [J]. *Agric For Meteorol*, 2006, **139**: 25-39.

[5] Verma S B, Dobermann A, Cassman K G, *et al.* Annual carbon dioxide exchange in irrigated and rainfed maize-based agroecosystems [J]. *Agric For Meteorol*, 2005, **131**: 77-96.

[6] 朱咏莉,童成立,吴金水,等. 亚热带稻田生态系统 CO₂ 通量的季节变化特征[J]. *环境科学*, 2007, **28**(2): 283-288.

[7] 刘允芬,宋霞,孙晓敏,等. 千烟洲人工针叶林 CO₂ 通量季节变化及其环境因子的影响[J]. *中国科学(D 辑)*, 2004, **34** (增刊 II): 109-117.

[8] 石培礼,张宪洲,钟志明. 西藏高原低大气压下冬小麦表观光合量子产额及其对温度和胞间 CO₂ 浓度变化的响应[J]. *中国科学(D 辑)*, 2004, **34**(增刊 II): 161-166.

[9] Pilegaard K, Hummelshøj P, Jensen N O, *et al.* Two years of continuous CO₂ eddy-flux measurements over a Danish beech forest [J]. *Agric For Meteorol*, 2001, **107**: 29-41.

[10] Rochette P, Desjardins R D, Pattey E, *et al.* Crop net carbon dioxide exchange rate and radiation use efficiency in soybean [J]. *Agron J*, 1995, **87**: 22-28.

[11] 曹树青,翟虎渠,张红生,等. 不同类型水稻品种叶源量及有关光合生理指标的研究[J]. *中国水稻科学*, 1999, **13**(2): 91-94.

[12] 张永强,沈彦俊,刘昌明,等. 华北平原典型农田水、热与 CO₂ 通量的测定[J]. *地理学报*, 2002, **57**(3): 333-342.

[13] 于贵瑞,温学发,李庆康,等. 中国亚热带和温带典型森林生态系统呼吸的季节模式及环境响应特征[J]. *中国科学(D 辑)*, 2004, **34**(增刊 II): 84-94.

[14] Law B E, Falge E, Gu L, *et al.* Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation [J]. *Agric For Meteorol*, 2002, **113**: 97-120.

[15] Griffis T J, Black T A, Morgenstern K, *et al.* Ecophysiological controls on the carbon balance of three southern boreal forests [J]. *Agric For Meteorol*, 2003, **117**: 53-71.

[16] Fang C, Moncrieff J B. The dependence of soil CO₂ efflux on temperature [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, **33**: 155-165.

[17] Barford C C, Wofsy S C, Goulden M L, *et al.* Factors controlling long-and short-term sequestration atmospheric CO₂ in a mid-latitude forest [J]. *Science*, 2001, **294**: 1688-1691.

[18] Anthoni P M, Freibauer A, Olaf K, *et al.* Winter wheat carbon exchange in Thuringia, Germany [J]. *Agric For Meteorol*, 2004, **121**: 55-67.

[19] Xu L, Baldocchi D D. Seasonal variation in carbon dioxide exchange over Mediterranean annual grassland in California [J]. *Agric For Meteorol*, 2004, **123**: 79-96.

[20] Kato T, Tang Y, Gu S, *et al.* Carbon dioxide exchange between the atmosphere and an alpine meadow ecosystem on the Qinghai Tibetan Plateau, China [J]. *Agric For Meteorol*, 2004, **124**: 121-134.