



中国科学院大学
University of Chinese Academy of Sciences



中国科学院地理科学与资源研究所
Institute of Geographic Sciences and
Natural Resources Research, CAS

第二届植被遥感与碳循环学术研讨会

陆地生态系统过程模型中呼吸作用温度依赖性 的特征与模拟

刘侦海，陈吉泉，陈斌，王绍强

江苏 · 苏州

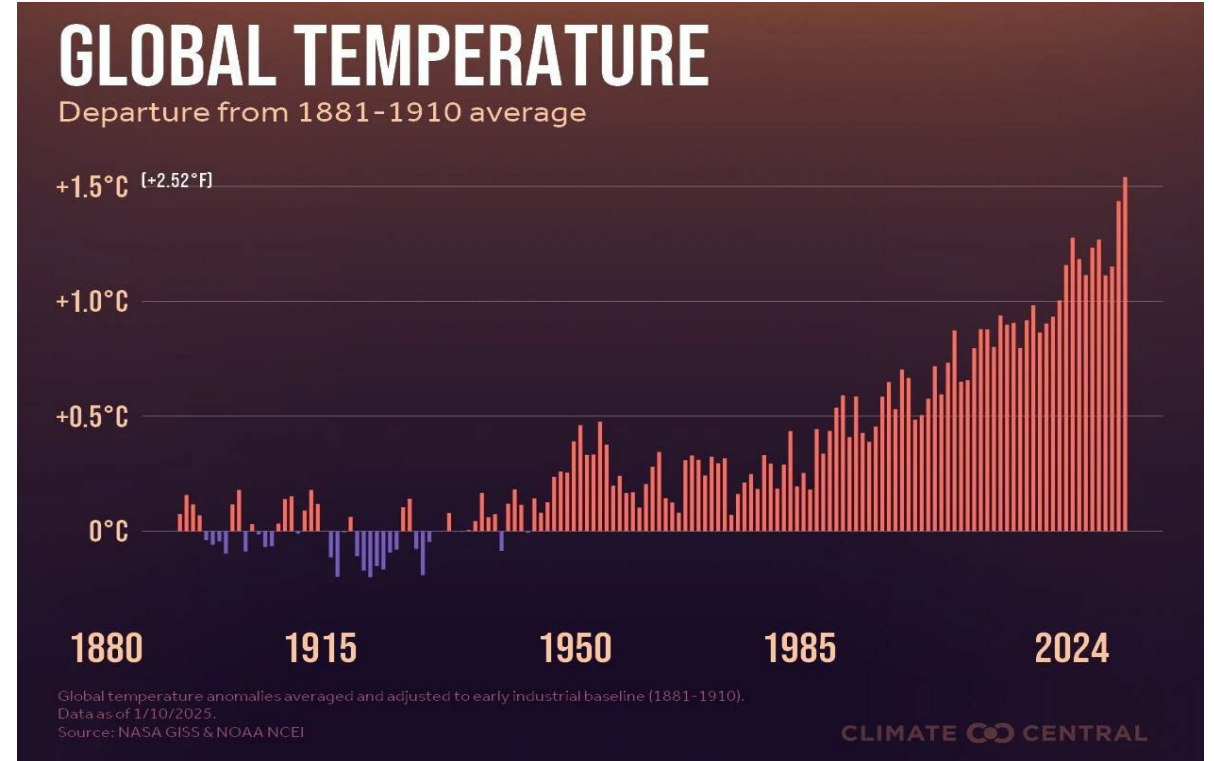
2026年6月27—28日

全球气候变暖



Temperature is prominent among the major ecological variables that determine the natural distribution of plants.

(Berry, J. A., & Björkman, O. 2003, Annual Review of Plant Physiology)



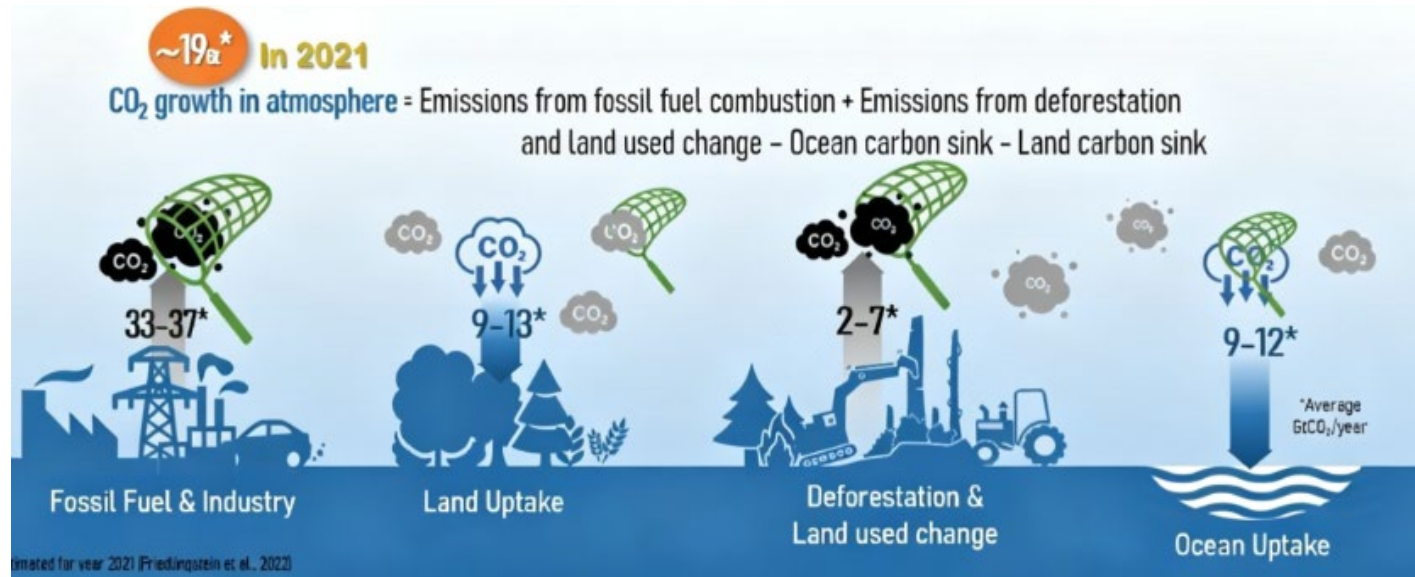
Average global temperatures in 2024 ranked highest in the 145-year record, 1.54°C above the early industrial (1881-1910) baseline average.

<https://www.climatecentral.org/climate-matters/2024-global-and-us-review>

气候变化增加全球碳循环的不确定性

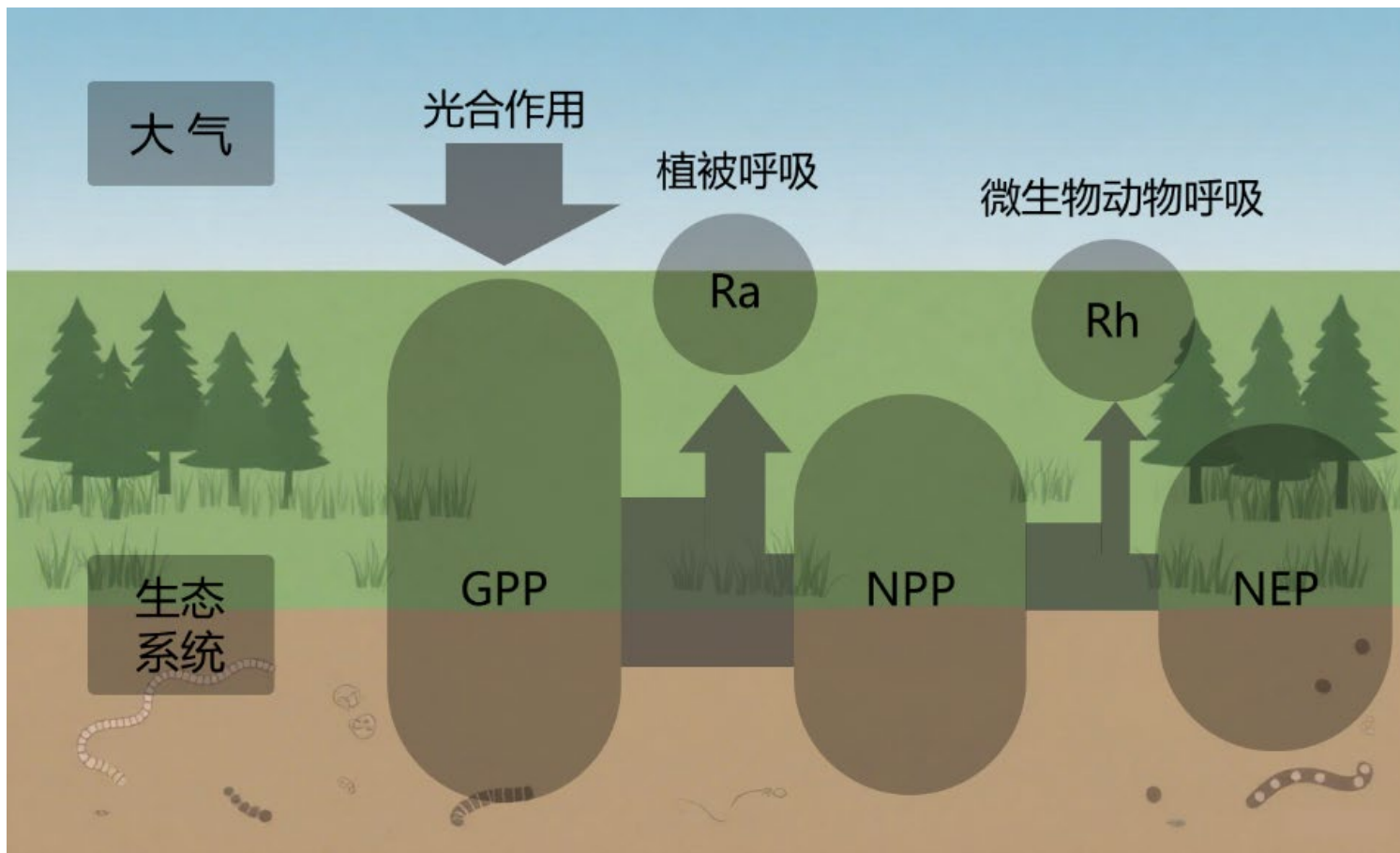


- 全球变暖正加剧陆地生态系统的
的不稳定性。



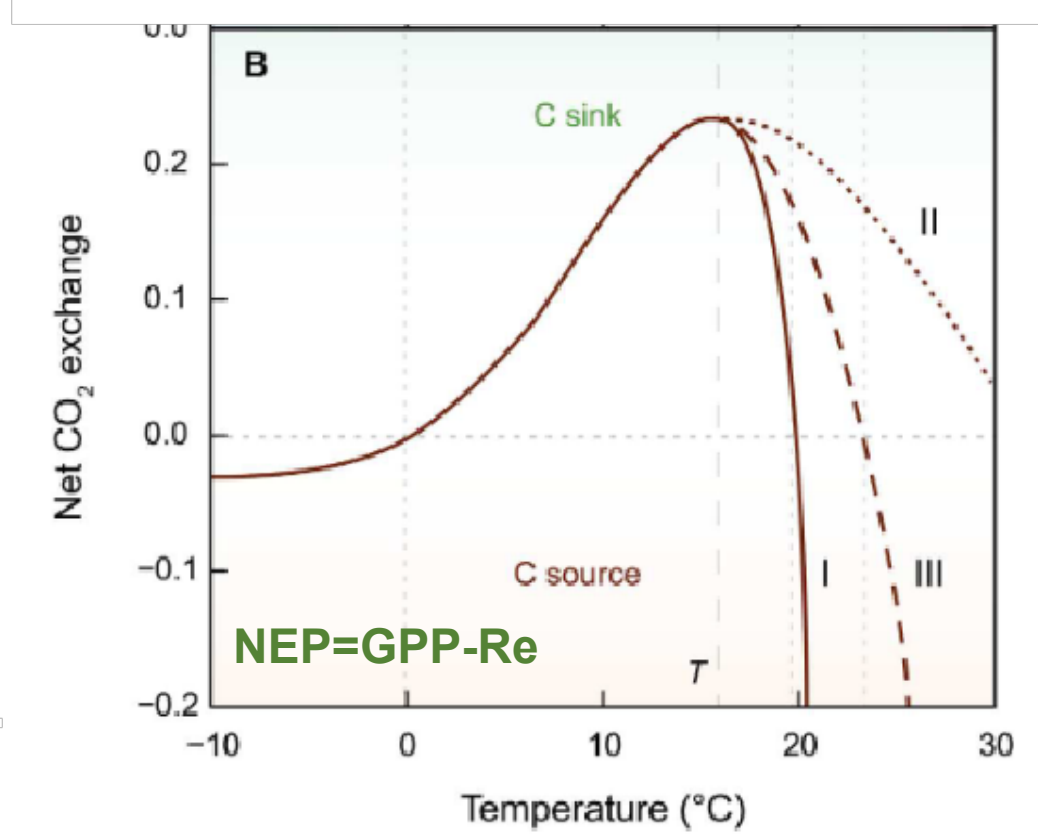
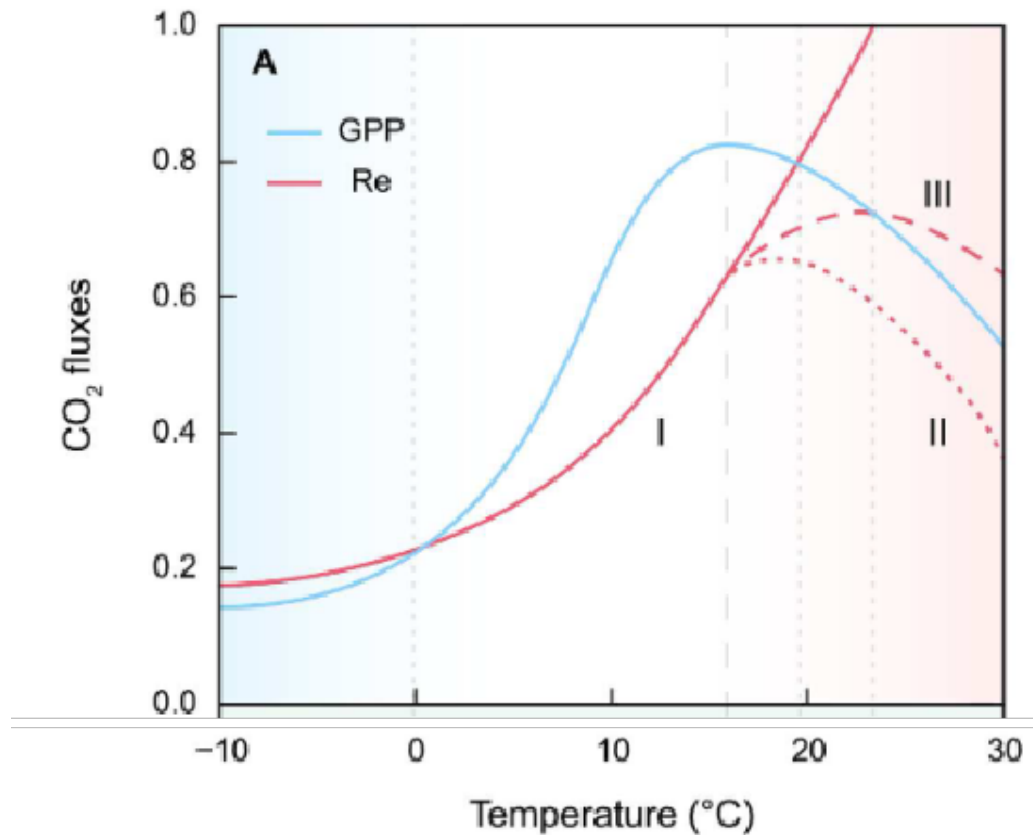
- 变暖导致的水热格局改变与下垫
面变化等深刻扰动碳循环过程。

生态系统碳通量



- **GPP(总初级生产力)**: 生态系统通过光合作用固定的总碳量。
- **Re(生态系统呼吸)**: 生态系统通过呼吸作用向大气释放的总碳量。包括植被自养呼吸(R_a)和微生物/动物异养呼吸(R_h)。
- **NEP(净生态系统生产力)**: $NEP = GPP - Re$ ，代表生态系统整体的净碳累计。正值表示碳汇，负值表示碳源。

碳通量的温度响应关系



(Ping et al., 2023, Science Advances)

- 植被光合作用(GPP)对温度的响应可以被描述为随温度升高而上升，达到某一阈值后速率开始下降；

(Berry, J. A., & Björkman, O. 2003)

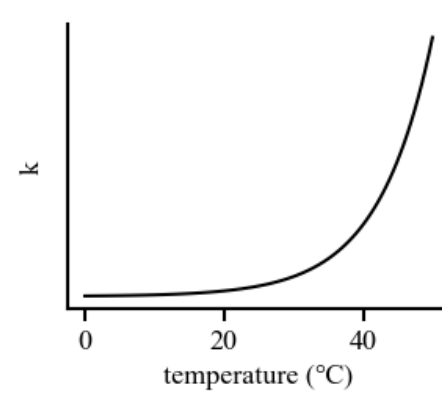
- 但Re如何响应温度的变化一直没有定论。

模型中呼吸作用的温度依赖性

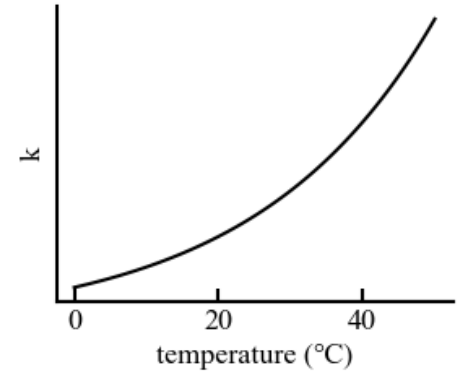
模型中土壤呼吸模块的温度响应函数

Model	Litter	Soil	Temperature
BCC-CSM1.1	2	6	Hill
CanESM2	1	1	Q _{10_T}
CCSM4	3	3	Arrhenius
GFDL-ESM2G	-	2	Hill
GISS-E2	-	9	Increasing
HadGEM2	-	4	Q ₁₀
INM-CM4	-	1	Q _{10_T}
IPSL-CM	3	4	Q ₁₀
MIROC-ESM	-	2	Arrhenius
MPI-ESM-LR	1	1	Q ₁₀
NorESM1	3	3	Arrhenius

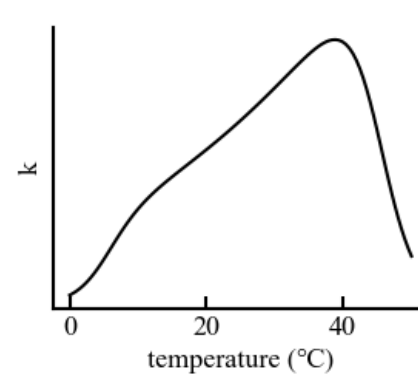
(Todd-Brown et al., 2013, Biogeosciences)



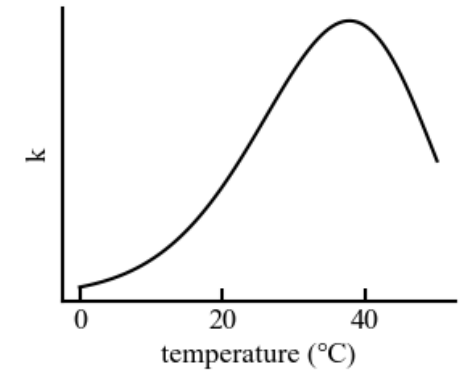
Arrhenius



Q₁₀



Hill



Q_{10_T}

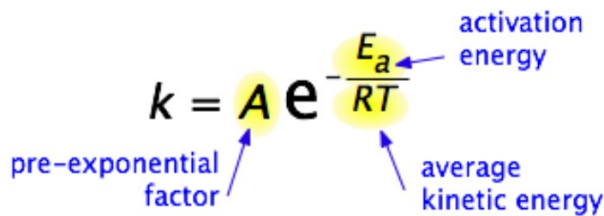
经典单调递增函数

Q₁₀函数

$$Q_{10} = \left(\frac{R_2}{R_1}\right)^{\frac{10}{T_2 - T_1}}$$

即温度每升高10 °C时呼吸速率增加的倍数，被广泛用于量化呼吸对温度变化的响应强度；

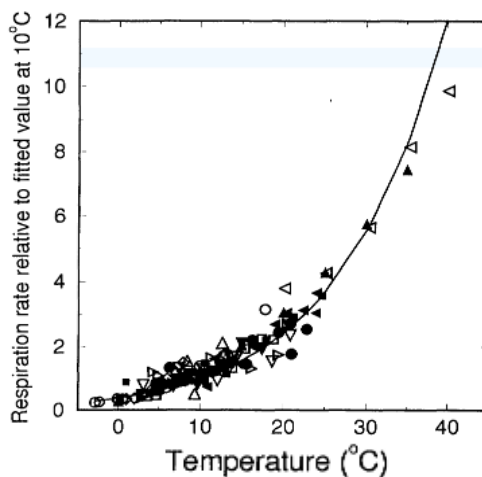
Arrhenius函数



《Physical and Theoretical Chemistry》

基于动力学原理，反应物分子必须跨越一定的能量势垒才能触发反应，即活化能 (E_a)；

E_a 越大，反应速率温度依赖性越强。



Lloyd-Taylor模型

$$R_s = R_{s_{ref}} e^{E_0 \left(\frac{1}{T_{ref} - T_0} - \frac{1}{T - T_0} \right)}$$

EC法观测的NEE拆分为GPP和Re，Daytime和Nighttime方法均基于该模型拟合Re的温度响应；

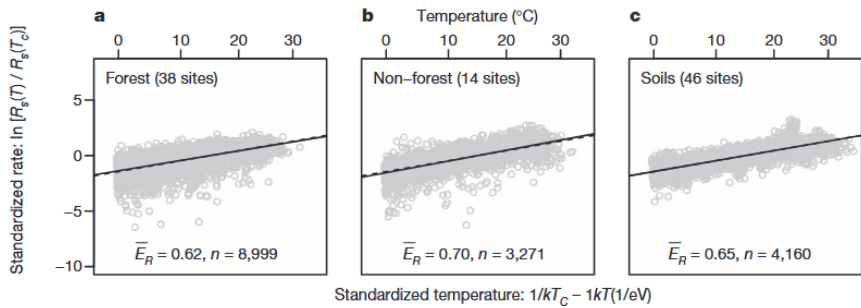
Boltzmann-Arrhenius函数

$$R_s = R_{s_0} e^{-\frac{E_a}{kT}}$$

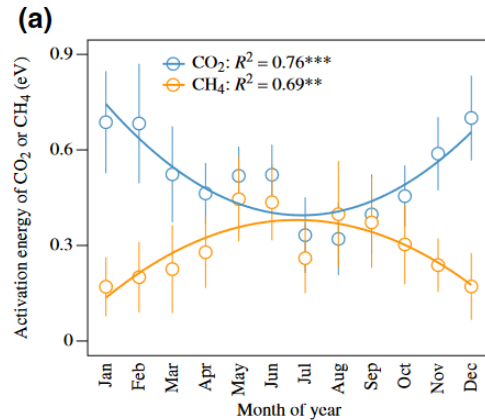
- Arrhenius函数基于宏观摩尔尺度，采用理想气体常数R表示；
- 而B-A函数基于代谢生态学理论，采用单分子尺度的玻尔兹曼常数(k)与电子伏特(eV)表示，假设温度主要通过改变分子的动能来影响宏观代谢速率；

温度依赖性

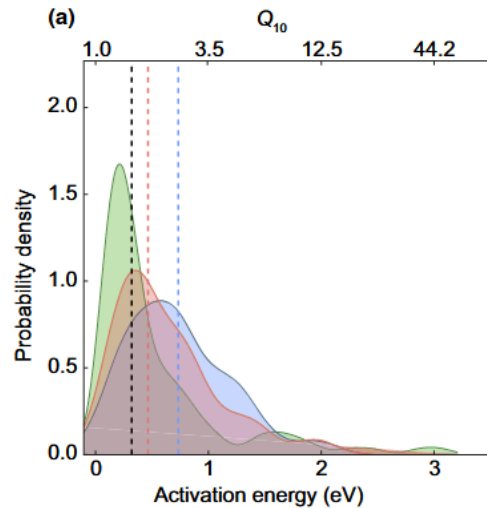
- B-A函数被广泛用于描述不同营养层级和生物群系的代谢特征。



Re的温度依赖性在水体、森林和非森林陆地生态系统中与呼吸复合物均相似，其平均活化能为0.65eV；
(Yvon-Durocher, Nature, 2012)

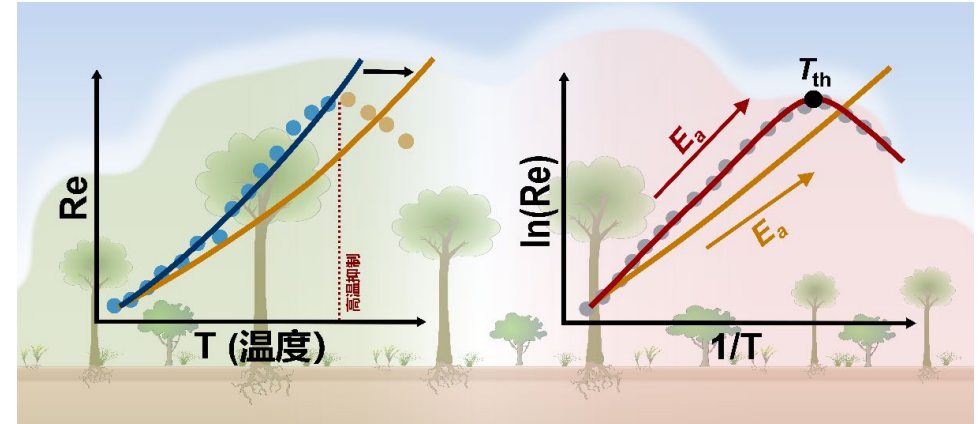


全球生长季CO₂和CH₄排放温度依赖性的季节特征
(Li et al., 2023, GCB)



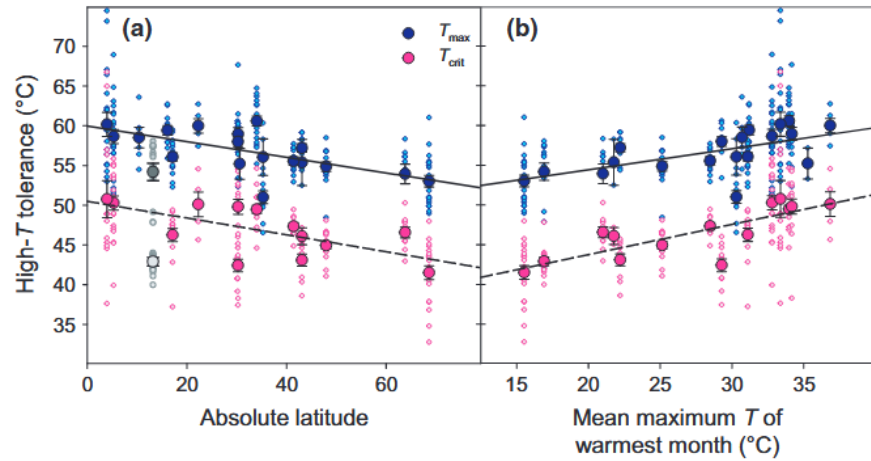
光合作用活化能介于0.35–0.65 eV，小于呼吸作用活化能。

(Bernacchi et al., 2001, Plant, Cell & Environment)
(Michaletz, 2018, New Phytol.)



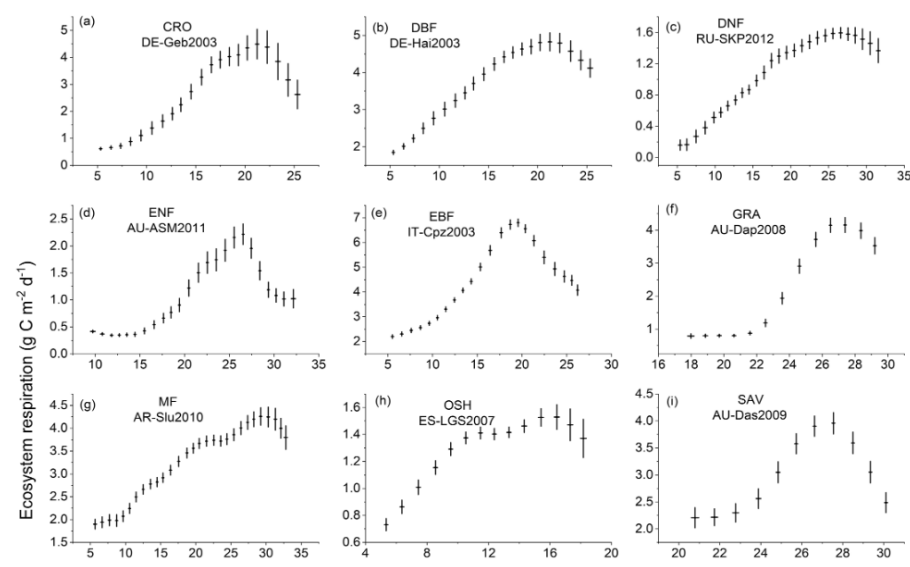
- 经典单调递增函数假设底物有效性不受限制，但真实环境中呼吸作用的强度会受到水分和底物有效性等因素影响；
- 温度超过最适温度时，违反Arrhenius单调假设，产生比预期更小的活化能；
- Michaletz (2018, New Phytol.) 发现B-A函数低估了光合作用实际的活化能。

呼吸作用的温度响应



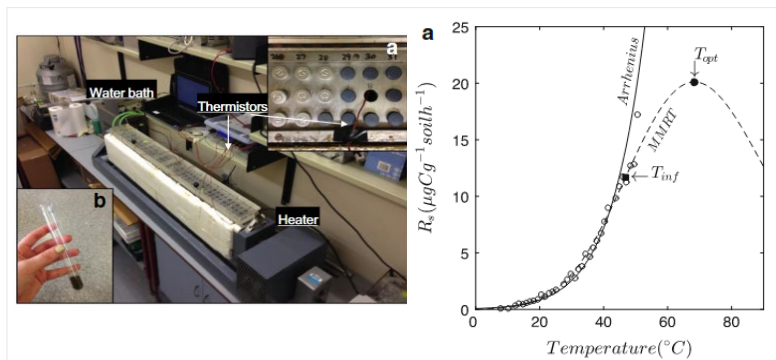
全球218种植物上冠层叶片：
 光合作用温度阈值：41.5~50.8 °C，
 呼吸作用温度阈值：51.0~60.6 °C。

(O'Sullivan et al., 2017, Global Change Biology)



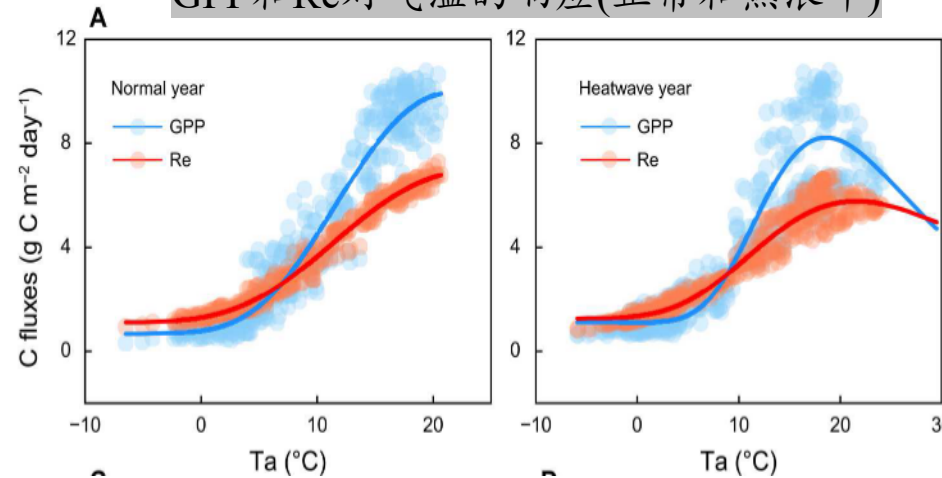
基于全球FLUXNET 站点，
Re最适温在 6.5-33.3 °C 之间。

(Chen et al., 2023, Nat. Ecol. Evol.)



实验室测定的土壤呼吸最适温度：64~80°C。
 (Robinson et al., 2017, Biogeochemistry)

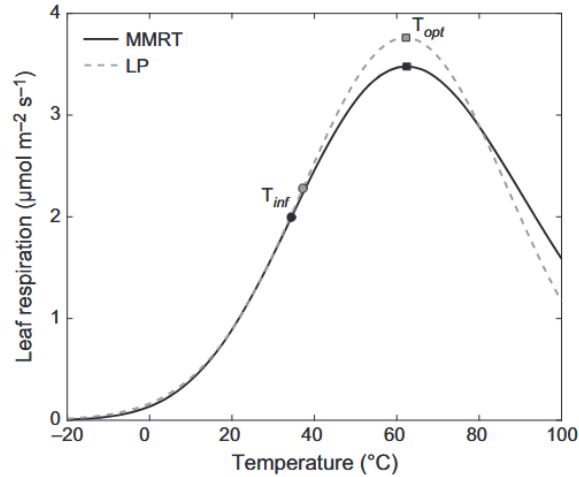
GPP和Re对气温的响应(正常和热浪年)



热浪不仅降低了 GPP，而且降低了大部分站点的Re，导致NEP在正常年和热浪年之间保持不变。

(Ping et al., 2023, Science Advances)

单峰型响应函数

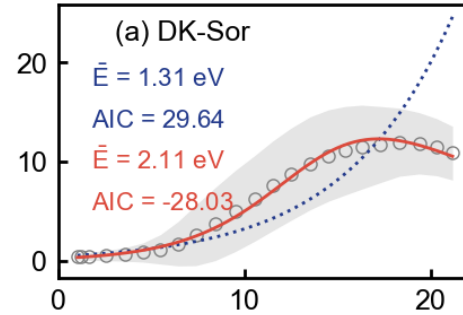


二阶对数多项式模型(LP)

$$\ln(Rs) = a + bT + cT^2$$

直接利用二次项系数 c 捕捉了高温条件下呼吸速率非线性递减的动态演变轨迹;

(Heskel et al., 2016, PNAS)



Sharpe-Schoolfield函数

$$Rs = Rs_0 e^{E_a \left(\frac{1}{kT_c} - \frac{1}{kT} \right)} \left(1 + e^{E_h \left(\frac{1}{kT_h} - \frac{1}{kT} \right)} \right)^{-1}$$

E_h : 失活能

T_h : 半数酶失活临界温度

基于Arrhenius动力学和Eyring过渡态理论, 假设在适宜温度区间遵循Arrhenius动力学, 但在高温条件下引入抑制过程。

S-S函数融合指数型激活项与逻辑斯蒂型失活项, 构建了升温缓慢、高温急降的非对称结构。

大分子速率理论模型(MMRT)

$$\ln(k) = \ln\left(\frac{k_B T}{h}\right) - \frac{(\Delta H_{T_0}^{\ddagger} + \Delta C_P^{\ddagger}(T - T_0))}{RT} + \frac{(\Delta S_{T_0}^{\ddagger} + \Delta C_P^{\ddagger}(\ln T - \ln T_0))}{R}$$

将Eyring过渡态理论拓展至生物大分子领域, 将活化焓变 ($\Delta H_{T_0}^{\ddagger}$) 和活化熵变 ($\Delta S_{T_0}^{\ddagger}$) 耦合, 对呼吸作用的非线性温度响应提供了热力学阐释。

(Liang et al., 2018, GCB)

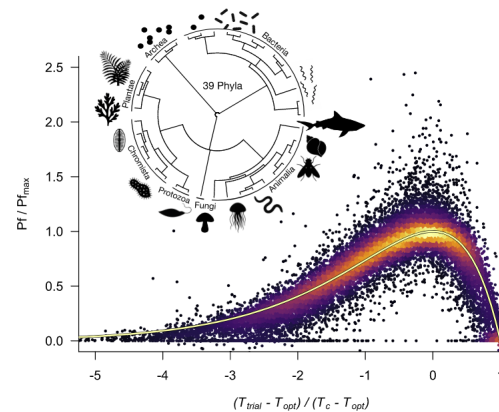
数学结构上, MMRT模型泰勒展开后近似于LP, 升温加速与高温衰减过程是平滑且对称的。

普适热性能曲线

自然界跨越生命群系的各类非对称热响应, 最终均会在数学上收敛为一个极简的普适方程:

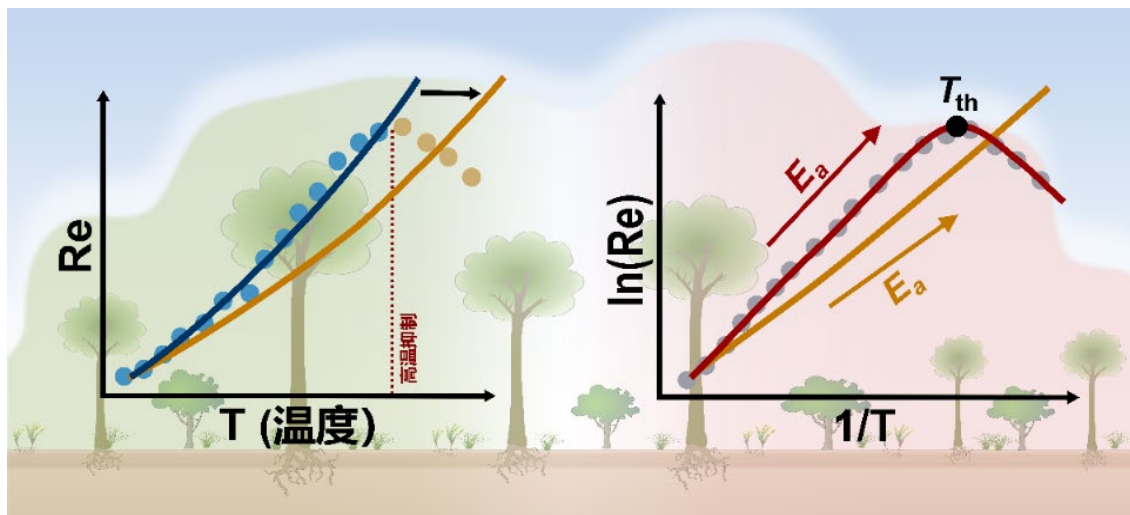
$$y(x) \approx e^x(1-x)$$

(Arnoldi et al., 2025, PNAS)



高温抑制影响下陆地生态系统呼吸的温度依赖性模式

指数型
Boltzmann-Arrhenius
(B-A)函数

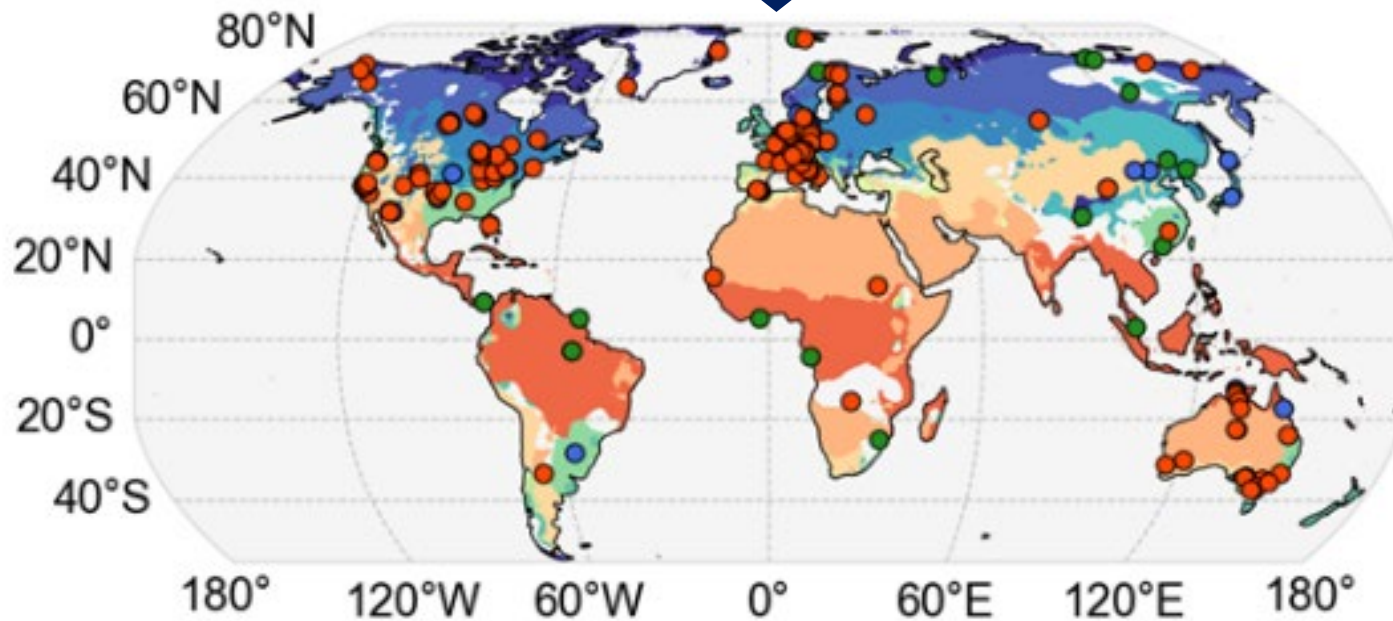


单峰型
Sharpe-Schoolfield
(S-S)函数

FLUXNET2015

213个EC站点

RECO_DT_VUT_RE、TA_F

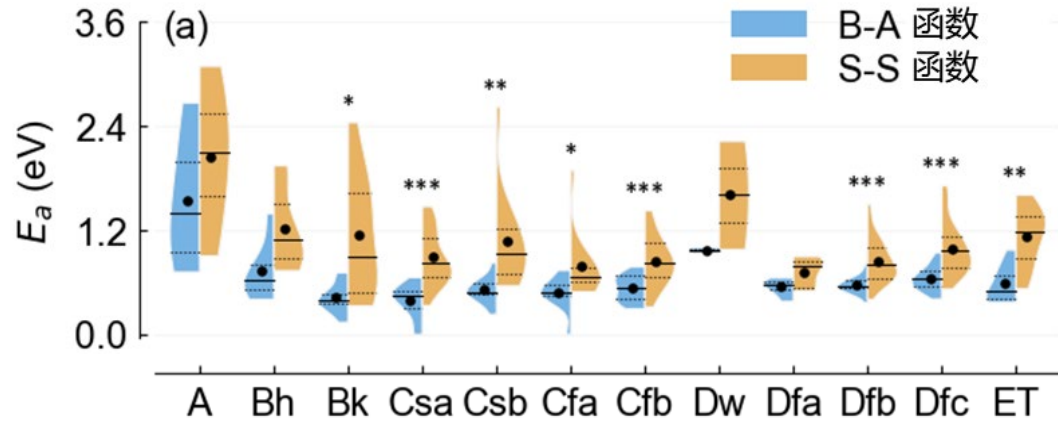


Koppen-Geiger气候群系

- | | |
|---|---|
| ■ A | ■ Cfb |
| ■ BWh/BSh | ■ Dw |
| ■ BWk/BSk | ■ Dfa |
| ■ Csa | ■ Dfb |
| ■ Csb | ■ Dfc |
| ■ Cfa | ■ ET |

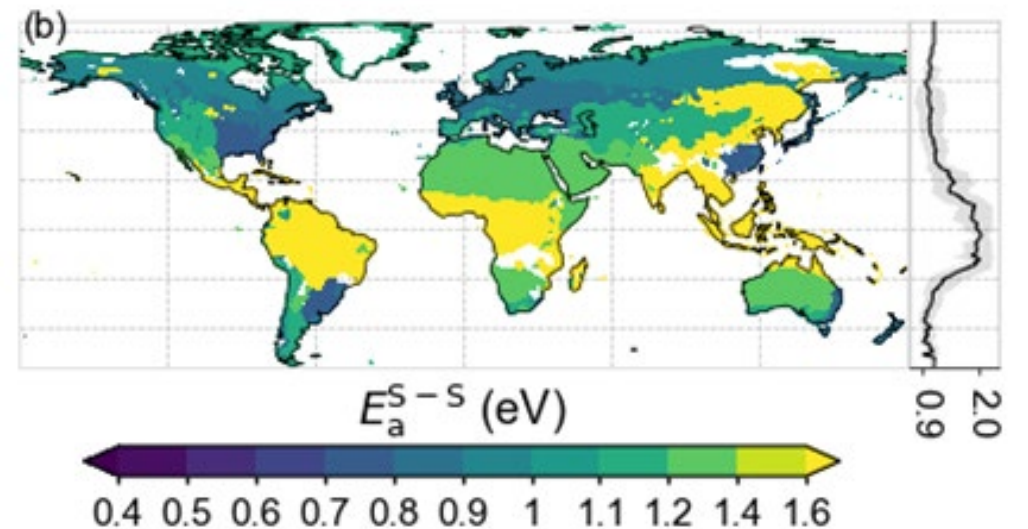
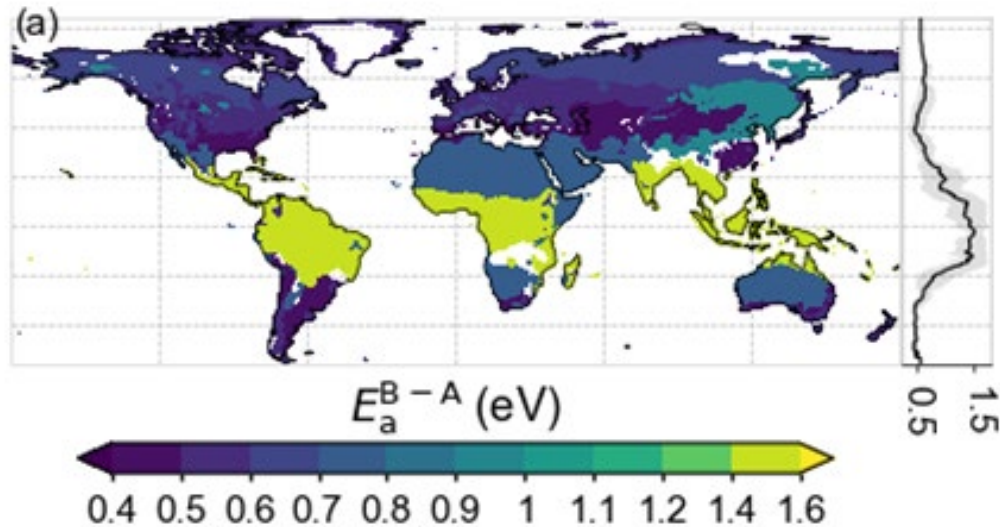
- S-S 函数 (159个站点)
- B-A 函数 (33个站点)
- 无法拟合 (21个站点)

全球群系的温度依赖性

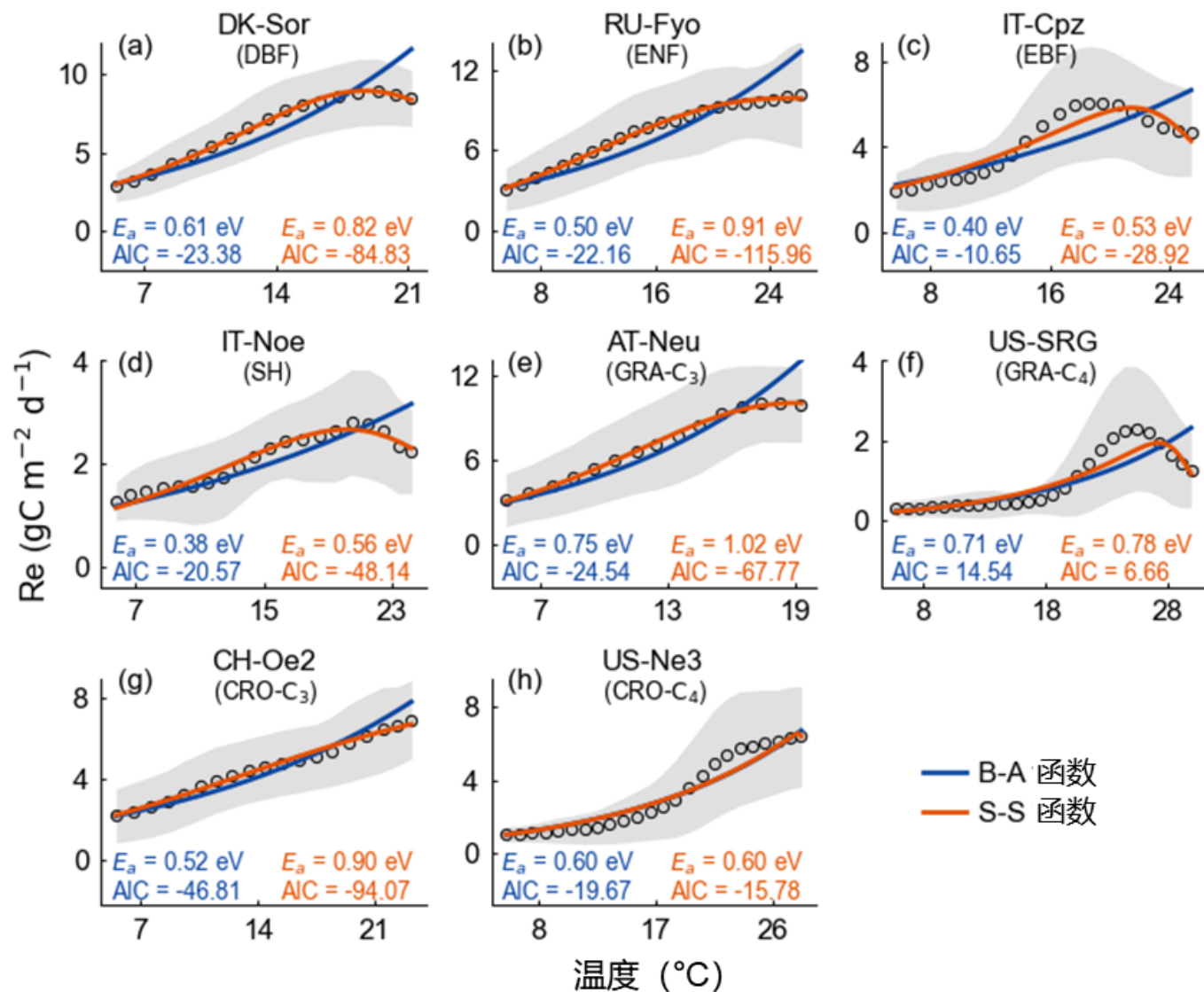


● 群系尺度上， E_a^{S-S} 显著高于 E_a^{B-A} ，平均 E_a 分别为 0.97 ± 0.44 eV和 0.58 ± 0.27 eV。

● 两个函数拟合的 E_a 均表现为低纬度群系高于高纬度群系。



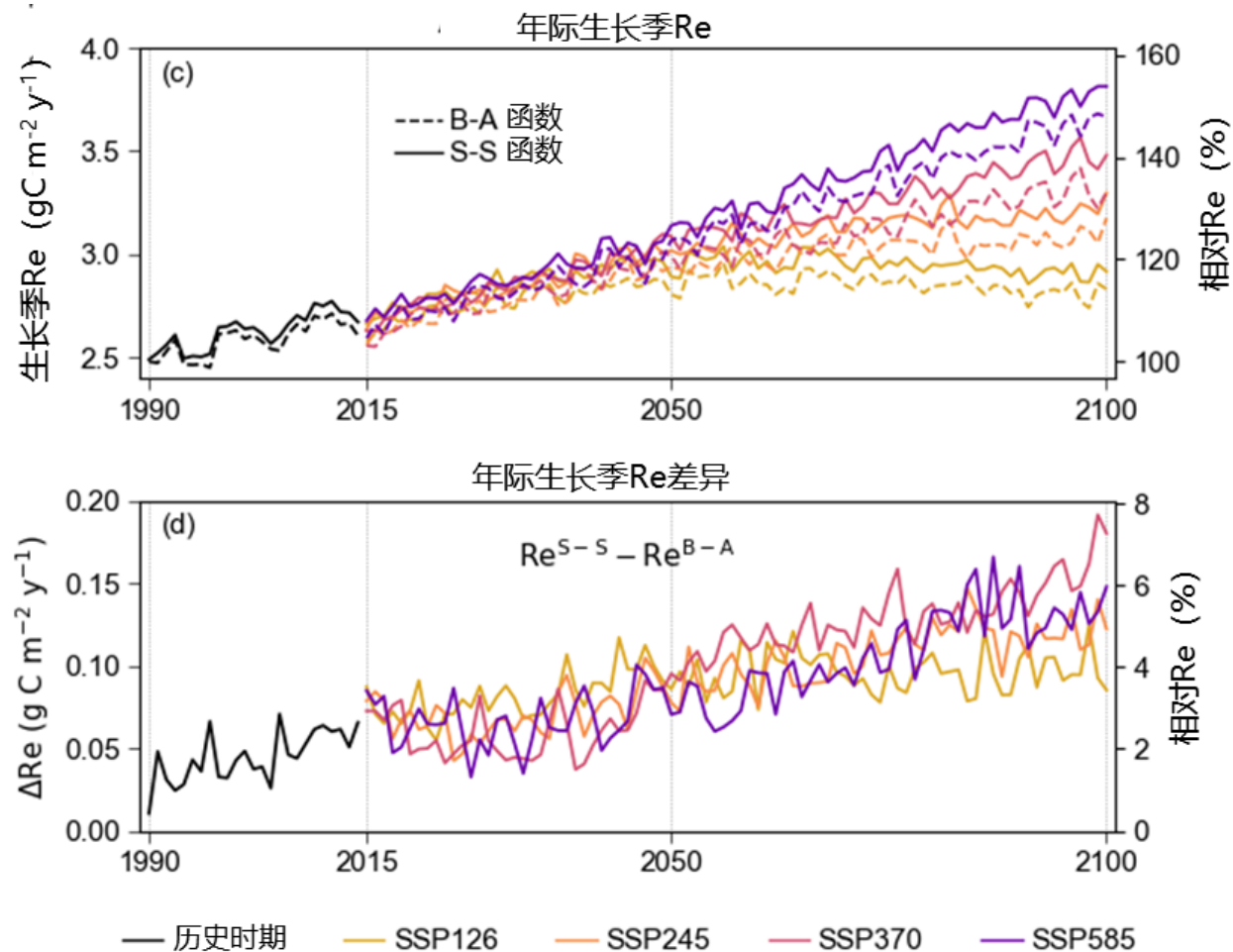
不同气候变化情景下生态系统呼吸模拟



- 其中7个站点，S-S函数对 Re 的拟合效果优于B-A函数；
- B-A函数在热浪年份对 Re 的温度响应拟合不足，常温阶段低估，高温阶段高估；B-A函数对 E_a 的估计平均偏低 $0.24 \pm 0.12\ eV$ 。
- 该结果直观展示了当温度超过 Re 的热稳定性极限时，基于B-A函数的拟合将出现显著偏差。

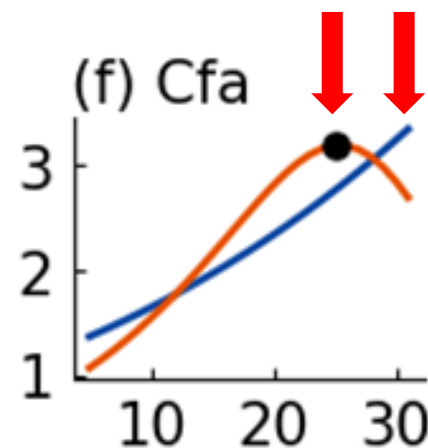
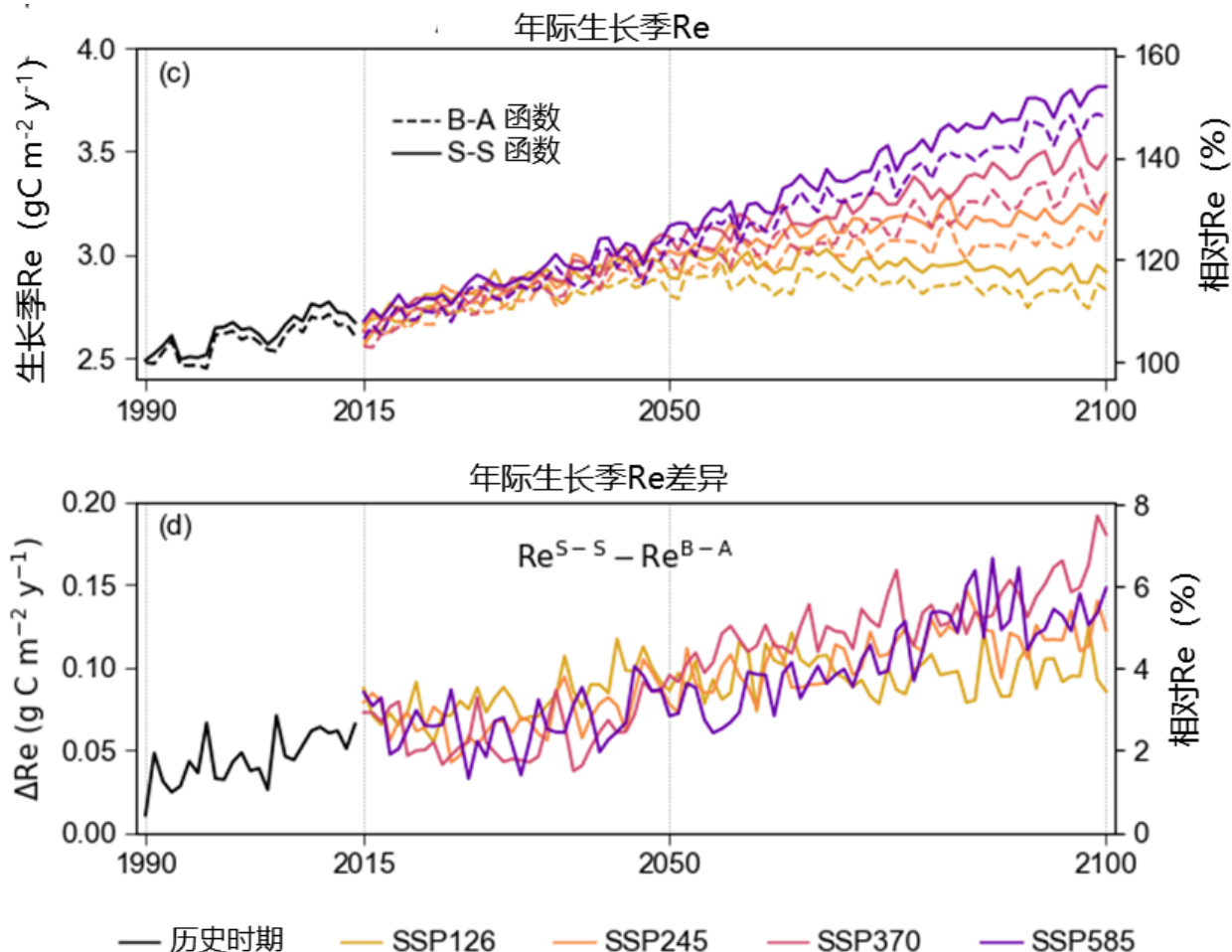
8个不同植被类型的站点 (高温热浪年)

未来不同气候变化情景下生态系统呼吸模拟



- 估算各群系温度响应函数，并基于随机森林模型模拟评估历史(1990–2014)及未来(2015–2100) CMIP6四种气候情景下全球Re趋势的不确定性 (SSP126、245、370、585)。
- 四种气候情景下，S-S函数预测的生长季日均Re普遍高于B-A函数，且增加速率更快。
- 两种模拟方案的差异在SSP370和SSP245情景下最为显著，尤其在21世纪中期。

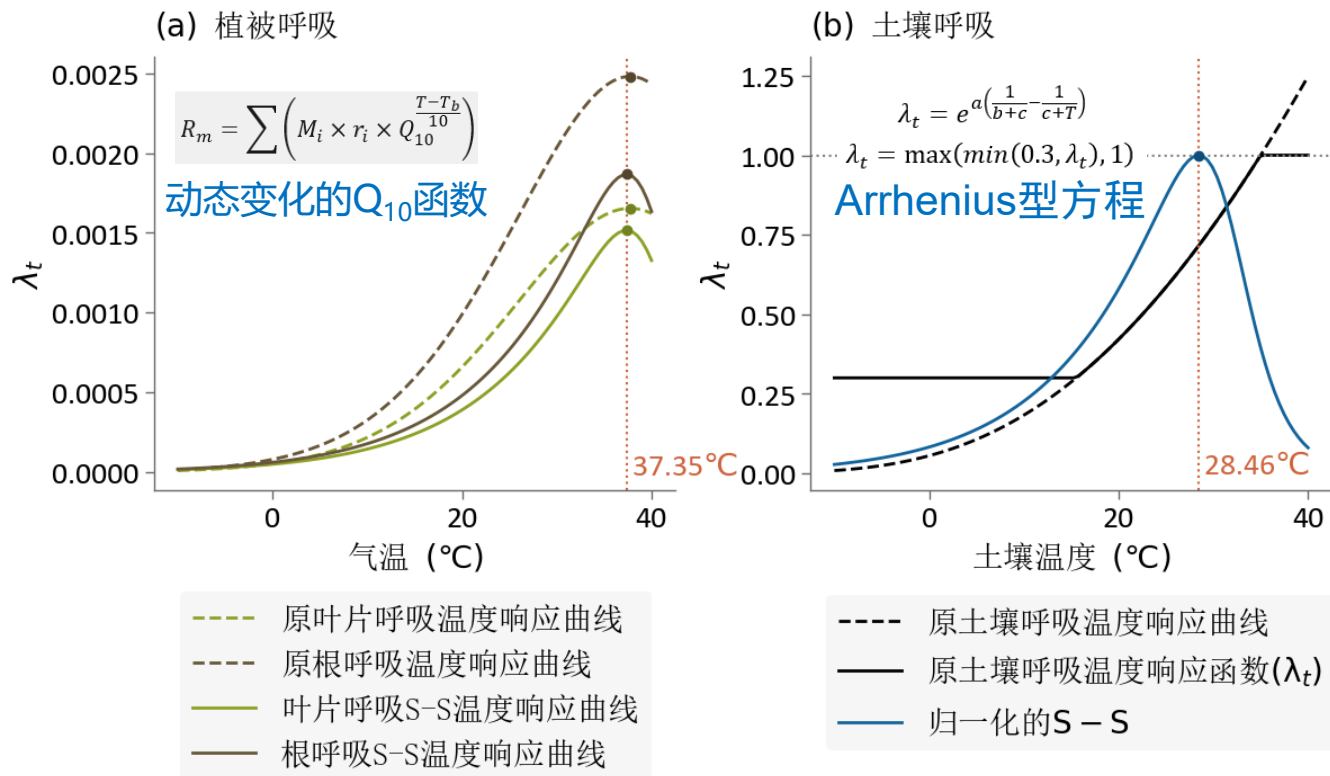
不同气候变化情景下生态系统呼吸模拟



- SSP370和SSP245情景下，中等程度增温，较多数据集中在 T_{th} 附近，S-S函数估算的Re较大；
- SSP585情景下，最大程度增温，更多数据超过 T_{th} ，S-S函数估算的Re减小；

如何应用到模型中?

- 将S-S函数归一化至0-1之间，用于替换BEPS模型中自养呼吸和异养呼吸温度响应因子 λ_t 的计算函数。



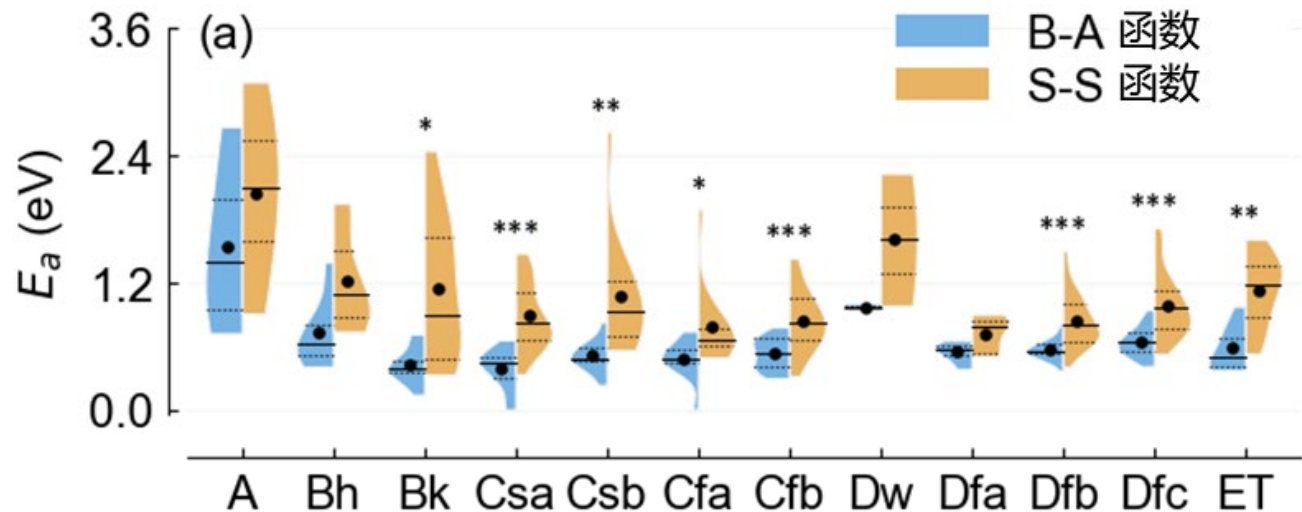
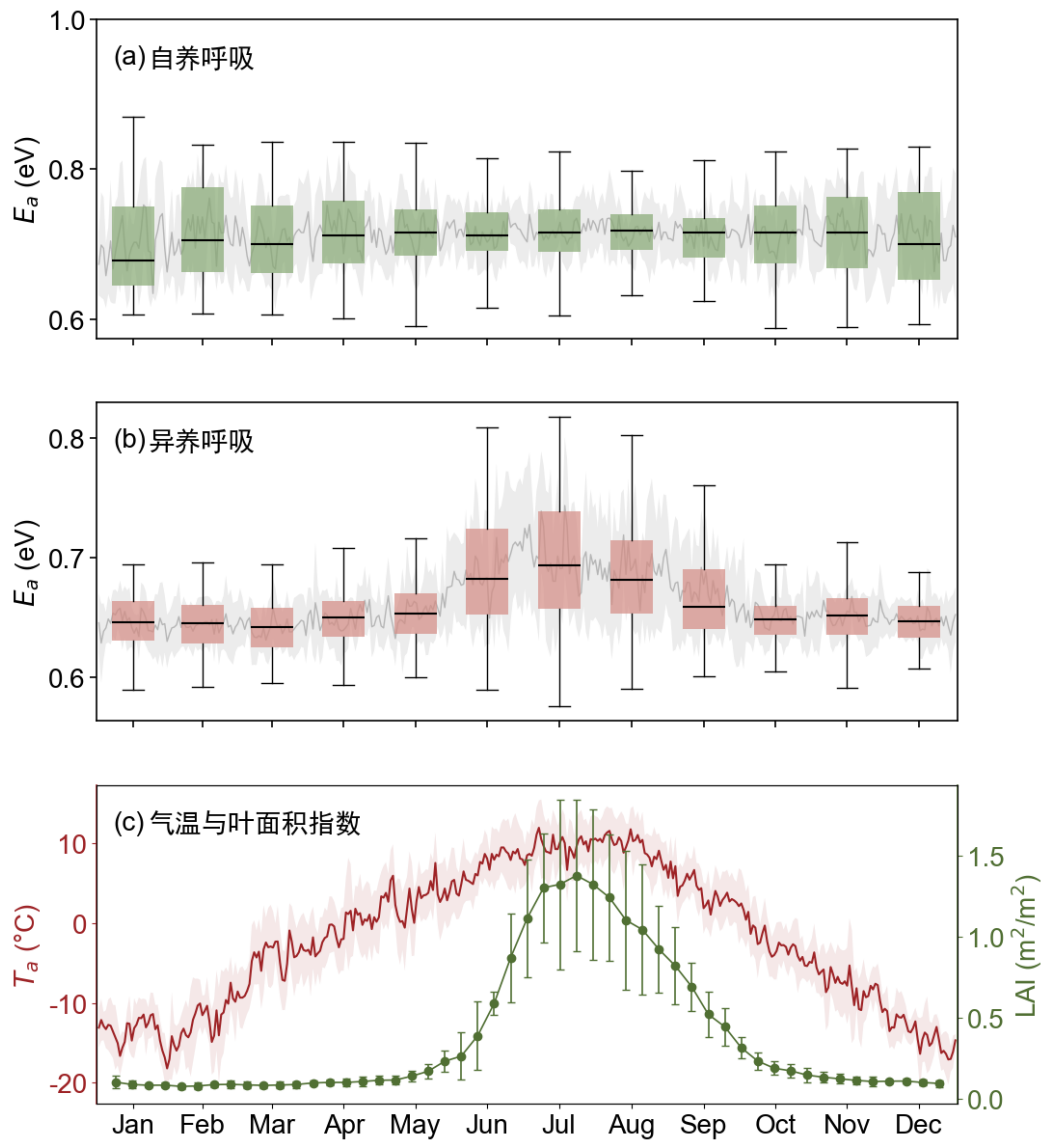
$$\lambda_t = \frac{E_h}{E_h - E_a} \times \frac{e^{E_a(\frac{1}{kT_{opt}} - \frac{1}{kT})}}{1 + e^{E_h(\frac{1}{kT_h} - \frac{1}{kT})}}$$

$$T_{opt} = \frac{E_h T_h}{E_h + kT_h \ln\left(\frac{E_h}{E_a} - 1\right)}$$

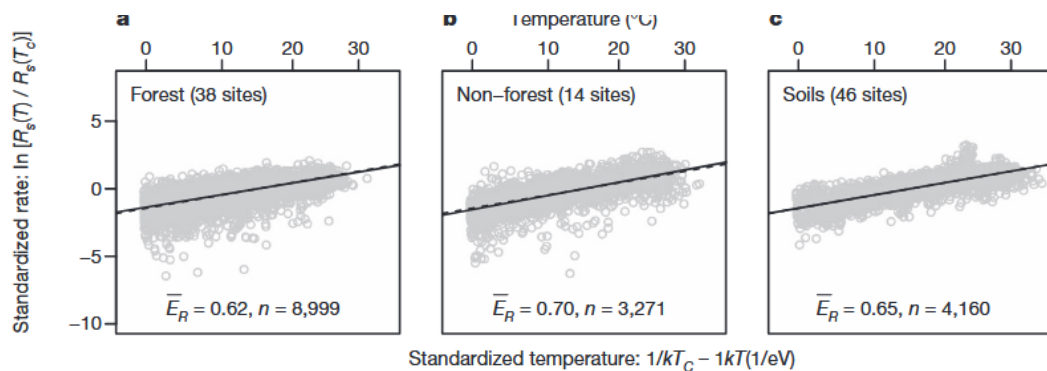
归一化后的基于S-S函数的 λ_t 位于0-1之间，包含3个未知参数： E_a 、 E_h ，和 T_h 。

- 整合BEPS模型和EnKF(集合卡尔曼滤波)数据同化方案，动态推演每个站点-年份自养 (E_a^a , E_h^a , T_h^a , r_{leaf} , r_{root}) 及异养呼吸 (E_a^h , E_h^h , T_h^h) 温度响应函数参数日尺度的时间动态。

模型



- 群系尺度上, E_a^{S-S} 显著高于 E_a^{B-A} , 平均 E_a 分别为 0.97 ± 0.44 eV 和 0.58 ± 0.27 eV。

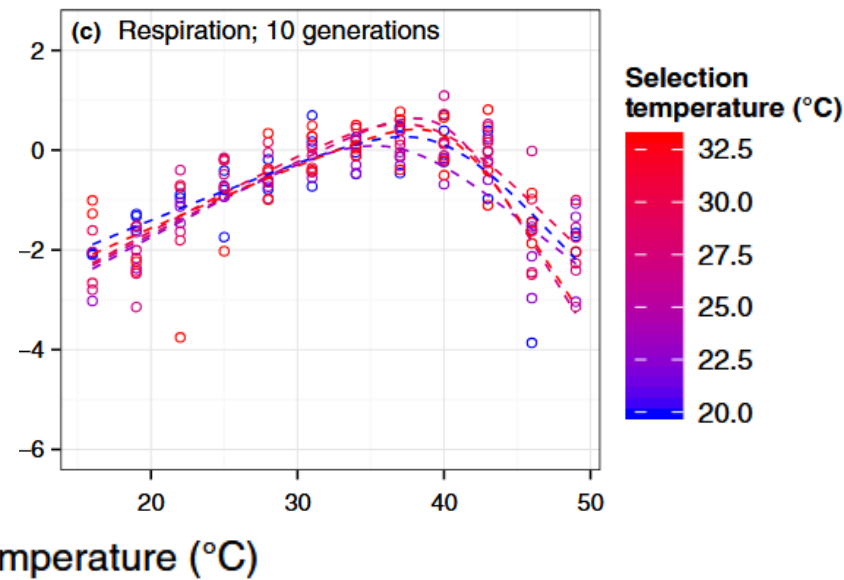
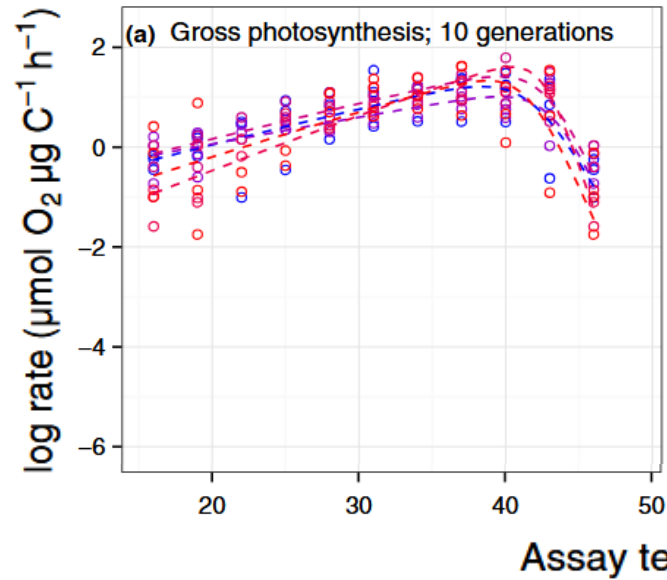
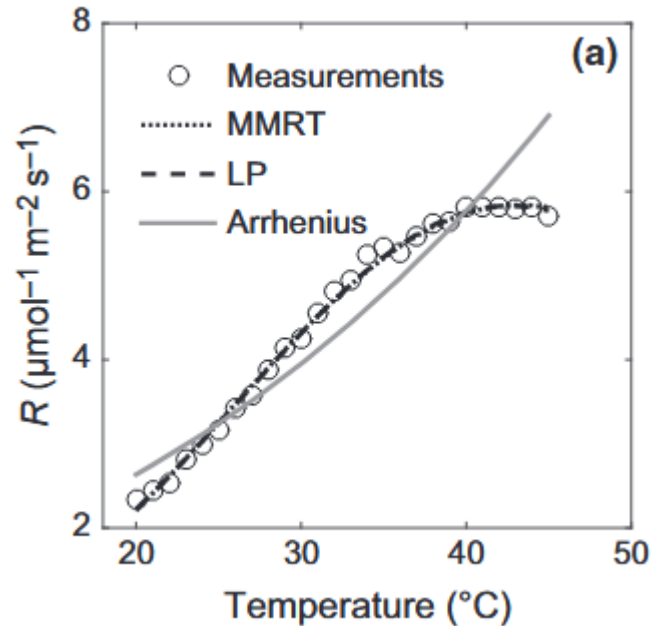


- R_e 的温度依赖性在水体、森林和非森林陆地生态系统中与呼吸复合物均相似, 其平均活化能为0.65eV;

(Yvon-Durocher, Nature, 2012)

仍然存在的问题 (能否用?)

- 表观的温度依赖性特征是否和内部生理过程一致?



基于大分子速率理论(MMRT), 结合全球数据集证明, 叶片呼吸存在单峰型特征, 且不同生物群系、不同植物功能型之间, 温度敏感性和阈值温度无显著差异。

(Liang et al. 2018, GCB)

多代繁殖后的浮游植物热适应机制

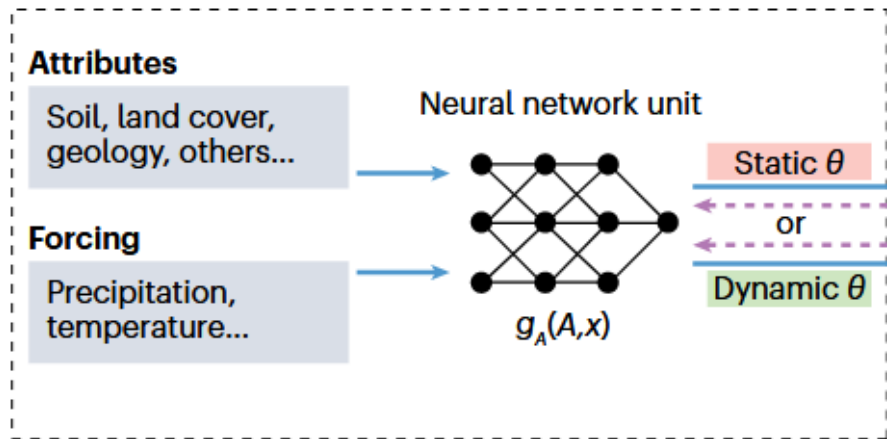
(Padfield, et al. *Ecology Letters*, 2016)

仍然存在的问题 (怎么用?)

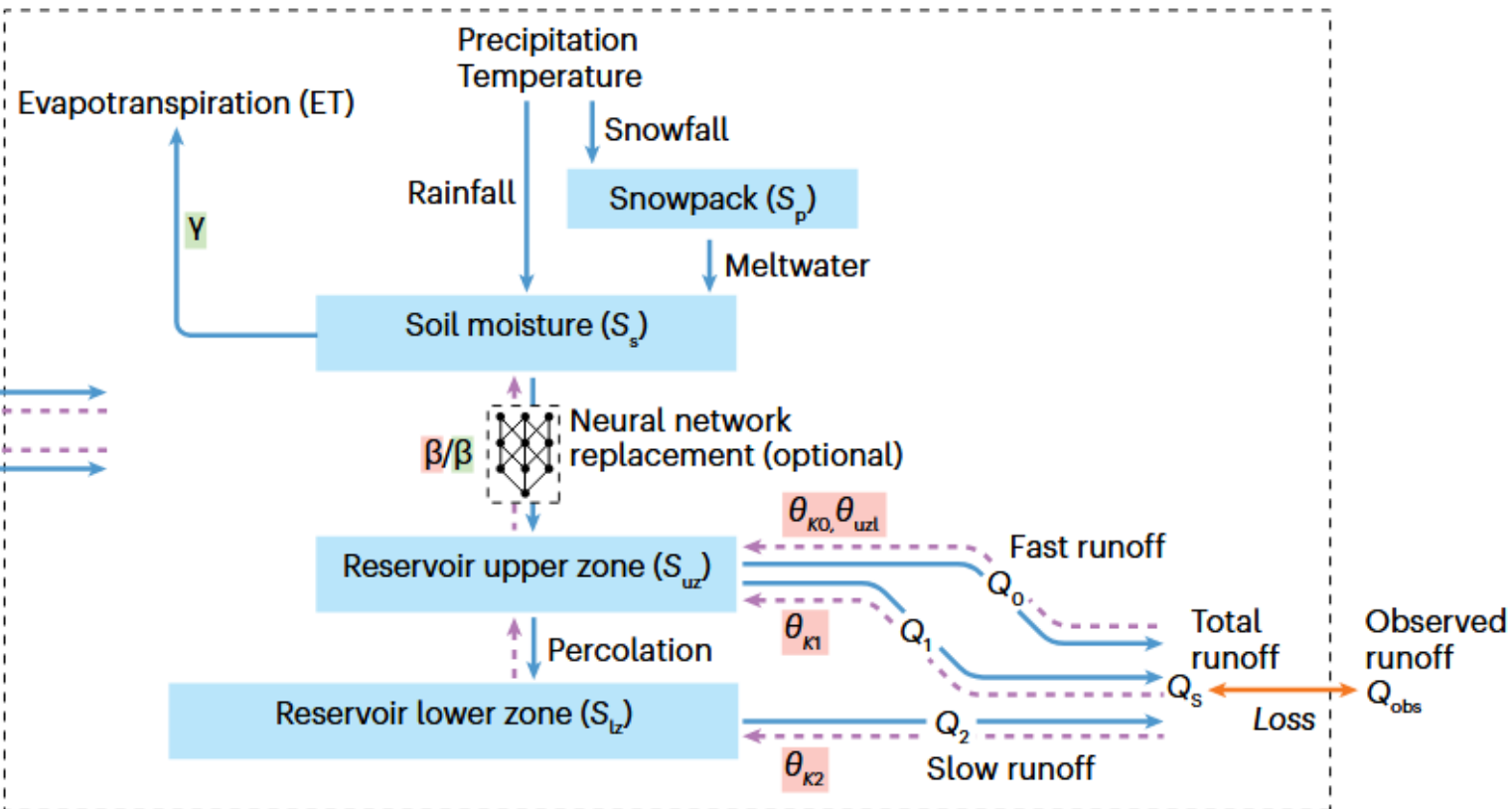
- 如何获得区域尺度的温度依赖性参数进而实现区域模拟?

a Differentiable hydrological model using a process-based model as a backbone

Machine learning component (parameter regionalization)



Process-based model component



→ Forward run ← - - - Loss backpropagation

Key Takeaways

- ① 单调增加型响应函数无法有效表示呼吸作用的高温抑制特征，需要引入单峰型函数；
- ② 但在过程模型中能否用、用哪个、怎么用仍然存在巨大不确定性。

THANKS!

陆地生态系统过程模型中呼吸作用温度依赖性的特征与模拟