不同幅度的实验增温对藏北高寒草甸净生态系统碳交换的影响

朱军涛¹ 陈 宁¹ 张扬建^{1,2,3*} 刘瑶杰¹

¹拉萨高原生态试验站, 生态系统网络观测与模拟重点实验室, 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; ²中国科学院青藏高原地球科学卓越创新中心, 北京 100101; ³中国科学院大学, 北京 100049

摘 要 全球气候变暖将对陆地生态系统(尤其是高寒草甸生态系统)碳循环产生深远影响。该研究依托中国科学院地理科学与资源研究所藏北高原草地生态系统研究站(那曲站), 设置不同增温幅度实验, 模拟未来2 °C增温和4 °C增温的情景, 探究不同增温幅度对青藏高原高寒草甸净生态系统碳交换(*NEE*)的影响。研究结果显示: 1)在2015年生长季(6–9月), 不增温和2 °C增温处理下 NEE 小于0, 总体表现为碳汇, 而4 °C增温处理下 NEE 大于0, 总体表现为碳源; 2)在生长季的6月、8月及整个生长季, 与不增温相比, 4 °C增温处理显著提高了 NEE , 而2 °C增温处理没有显著改变 NEE ; 7月, 2 °C和4 °C增温处理均显著提高了 NEE ; 3)在半干旱的高寒草甸生态系统, 土壤水分是决定 NEE 的关键因素, 增温通过降低土壤水分而导致高寒草甸生态系统碳汇能力下降。该研究可为青藏高原高寒草甸生态系统应对未来气候变化提供基础数据和理论依据。

关键词 气候变暖; 高寒草甸; 净生态系统碳交换; 碳收支; 藏北高原

引用格式: 朱军涛, 陈宁, 张扬建, 刘瑶杰 (2016). 不同幅度的实验增温对藏北高寒草甸净生态系统碳交换的影响. 植物生态学报, 40, 1219–1229. doi: 10.17521/cjpe.2016.0186

Effects of experimental warming on net ecosystem CO₂ exchange in Northern Xizang alpine meadow

ZHU Jun-Tao¹, CHEN Ning¹, ZHANG Yang-Jian^{1,2,3*}, and LIU Yao-Jie¹

¹Lhasa Plateau Ecosystem Research Station, Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ²Center for Excellence in Tibetan Plateau Earth Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; and ³University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Global warming could have profound effects on ecosystem carbon (C) fluxes in alpine ecosystems. The aim of our study is to examine the effects of gradient warming on net ecosystem carbon exchange (NEE).

Methods In the Northern Tibetan Grassland Ecosystem Research Station (Nagqu station), Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, we conducted various levels of temperature increasing experiments (i.e., 2 °C and 4 °C increments). The warming was achieved using open-top chambers (OTCs). In total, there were three levels of temperature treatments (control, 2 °C and 4 °C increment), and four replicates for each treatment. The ecosystem NEE was monitored every five days during the growing season in 2015.

Important findings Our findings highlight the importance of soil moisture in mediating the responses of NEE to climatic warming in alpine meadow ecosystem. The 4 °C warming significantly stimulated NEE , except for July measurements. The 2 °C warming had no effects on NEE during the growing season. Compared to the 2 °C warming, the 4 °C warming significantly stimulated NEE . The results showed that our targeted ecosystem acts as a carbon sink under 2 °C warming, whereas will act as a net carbon source under 4 °C warming in the future. This study provides basic data and theoretical basis for evaluating the alpine ecosystem's responses to climate change.

Key words global warming; alpine meadow; net ecosystem carbon exchange; carbon budget; Northern Xizang plateau

Citation: Zhu JT, Chen N, Zhang YJ, Liu YJ (2016). Effects of experimental warming on net ecosystem CO₂ exchange in Northern Xizang alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1219–1229. doi: 10.17521/cjpe.2016.0186

收稿日期Received: 2016-05-31 接受日期Accepted: 2016-11-10

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: zhangyj@igsrr.ac.cn)

联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)第4次评估报告指出,自1850年以来,全球地表平均温度大约升高0.76 °C,并在21世纪末升高1.8–4.0 °C (IPCC, 2007),因此温度升高对陆地生态系统的影响成为生态学家关注的重要问题(傅伯杰等, 2005)。高纬度、高海拔地区生态系统对气候变化更为敏感,从而成为气候变化影响研究的热点区域(Thomas *et al.*, 2004)。青藏高原高寒草甸生态系统是适应高原隆起与长期低温环境形成的特殊产物,对增温响应敏感,在全球气候和碳收支等方面起重要作用(李英年等, 2004; 元伟伟等, 2012)。研究表明青藏高原自19世纪50年代以来温度上升显著,每10年温度上升0.32 °C,高于全球大气平均增温速度(Liu & Chen, 2000)。

全球气候变暖已被证明能促进生态系统的碳吸收或排放(Rustad *et al.*, 2001; Melillo *et al.*, 2002; Welker *et al.*, 2004; Wan *et al.*, 2005; Zhou *et al.*, 2007)。虽然温度是影响净生态系统碳交换(NEE)的重要因素(Oberbauer *et al.*, 2007; Niu *et al.*, 2013),但影响NEE的因素众多,如物种组成、生物多样性、光合作用及初级生产力等生物要素(Harte *et al.*, 2006; Wan *et al.*, 2007; 元伟伟等, 2012),土壤温湿度、土壤矿化速率及氮的有效性等非生物要素(Saleska *et al.*, 1999; Xia *et al.*, 2009; 元伟伟等, 2012)及各类生态系统的异质性(Peñuelas *et al.*, 2004; Corradi *et al.*, 2005)的共同作用,导致不同生态系统的碳收支存在差异。例如,在干旱的亚寒带生态系统中,增温对生态系统呼吸(ER)的促进作用超过生态系统总初级生产力(GPP),生态系统表现为碳源(Illeris *et al.*, 2004);而在干旱半干旱的温带草原,生态系统表现为碳汇(Niu *et al.*, 2008; Xia *et al.*, 2009)。生物、非生物因素,以及生态系统的异质性导致了生态系统碳收支对未来增温的响应有很大的不确定性。

青藏高原被称为世界第三极,是气候变化的敏感区域,同时也是全球大气温室气体的启动区(高晓清, 1994)。目前对青藏高原高寒草甸的研究表明,在自然条件下,由于生态环境恶劣,牧草生长时间短,光能利用率低,导致初级生产力水平低下,因此高寒草甸生态系统表现为碳源。青藏高原东缘的BIOMEBGG模拟研究表明,在大气增温1.2–1.7 °C的条件下,GPP增加幅度超过ER的增加幅度,最终表现为碳汇(元伟伟等, 2012)。进一步的研究表明高

寒矮生嵩草(*Kobresia humilis*)草甸或退化草地无论表现为碳源或碳汇,均是一个小源或小汇,因年际气候变化而有所不同(张金霞等, 2003)。

综上所述,多数增温对生态系统碳循环影响的研究只检验增温和不增温的效果,模拟不同增温幅度对生态系统碳循环影响的研究较少。此外,由于实验增温对生态系统碳循环的影响研究存在诸多分歧,为了更好地理解生态系统碳循环的温度敏感性问题,亟需通过设置不同增温幅度的实验来探究增温对生态系统碳循环的影响(Luo, 2007)。本研究依托中国科学院地理科学与资源研究所藏北高原草地生态系统研究站(那曲站),利用开顶箱(OTCs)模拟未来2 °C增温和4 °C增温的情景,研究不同增温幅度对藏北高原高寒草甸NEE的影响,旨在探究全球变暖情景下,增温对高寒草甸生态系统碳收支的影响,为青藏高原高寒草甸生态系统应对未来气候变化提供基础数据和理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

实验地位于那曲站围栏内,2011年10月开始围栏禁牧。那曲站(31.64° N, 92.02° E, 海拔4 585 m)隶属于中国科学院地理科学与资源研究所高原生态系统研究中心,位于藏北核心地带那曲地区那曲县那曲镇曲果仁毛村境内。那曲县属于高原亚寒带季风半湿润气候区。平均海拔4 500 m以上,高寒缺氧,气候干燥。全年大风日100天左右,平均风速2.7 m·s⁻¹,最大风速可达26.3 m·s⁻¹;年平均气温-1.16 °C,全年日照时间2 788 h;年降水量430 mm,降水集中在6–9月,占全年降水量的85% (以上数据来自中国气象科学数据共享服务网那曲站点)。全年无绝对无霜期,每年10月至次年5月为风雪期和土壤冻结期(朱军涛, 2016)。

该区域植被类型为典型的高寒草甸,优势种为高山嵩草(*Kobresia pygmaea*),常见伴生种有钉柱委陵菜(*Potentilla saundersiana*)、无茎黄鹌菜(*Youngia simulatrix*)、藏西风毛菊(*Saussurea stoliczkai*)、矮羊茅(*Festuca coelestis*)、楔叶委陵菜(*Potentilla cuneata*)、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)等。土壤类型为高寒草甸土(朱军涛, 2016)。

1.2 实验设计

本实验研究对象为自然状态下的高寒草甸生态

系统, 采用OTCs式增温装置。利用OTCs的高度控制增温的效果, 设置了2个增温幅度。每个OTCs的顶边长均为80 cm, 保证所有处理的OTCs开口大小一致, 底边长分别为100和130 cm, 高度分别为40和100 cm, 其中2 °C增温和4 °C增温处理的样方面积分别为1.73和4.39 m², 样方间距2.5 m (附件I)。OTCs均采用三角钢支撑, 四周材质为透明玻璃纤维, 透光率达到90%以上(朱军涛, 2016)。本实验设置3种处理, 包括不增温、2 °C增温、4 °C增温, 其中每个处理设置4个重复, 共计12个样方, 增温处理均为全年增温。OTCs于2013年9月在那曲站完成安装(朱军涛, 2016)。

1.3 NEE的测量

在不同增温实验处理样地中心布设一个基座为5 cm高的正方形铁框, 并将铁框打入土壤约3 cm, 防止气体泄露。在2015年生长季, 选择晴朗天气在9:00–12:00对增温实验处理的NEE进行连续测定, 每隔5天测定一次。测定时将体积为50 cm × 50 cm × 50 cm的透明交换箱与红外气体分析仪(LI-6400, LI-COR, Lincoln, USA)连接, 并放到实验样方的底座上, 箱子中部安装两个风扇混匀箱内气体, 待系统稳定后, 开始记录CO₂的浓度变化, 每次测定时间为90 s, 测定间隔为10 s (Niu *et al.*, 2008)。

NEE通过以下公式计算:

$$NEE = \frac{30 \times K \times Press \times ((1-y)/1000)}{8.314 \times (273.15 + T_{air})} \quad (1)$$

公式(1)中的K表示透明箱中CO₂体积变化的速率, 即在箱体透光状态下, 用90 s内连续测得并记录的9次CO₂浓度数值求得的变化斜率, y表示在测定过程中透明箱中H₂O的体积, Press是大气压强(Pa), T_{air}是箱室内的温度(°C)。

1.4 空气和土壤温湿度测定

利用HMP155A探头(Vaisala, Helsinki, Finland)记录地上10 cm处的空气温湿度, 测量时间间隔为30 min。利用CS655探头(Campbell Scientific, Logan, USA)记录地下5 cm的土壤温湿度, 测量时间间隔为30 min。每个实验处理安装2套空气和土壤温湿度探头, 小气候数据为2套探头的平均值。

1.5 数据分析

采用单因素方差分析检验不同增温实验处理间土壤湿度、土壤温度及空气温度的差异。采用重复测量方差分析检验生长季及不同时间段增温处理对

NEE的影响。主体内效应检验测量时间对NEE的影响, 主体间效应检验增温实验处理对NEE的影响。采用Tukey HSD检验增温实验处理间的差异性。上述统计分析均在SPSS 21.0中实现。

2 结果

2.1 实验增温对小气候的影响

2015年生长季6–9月降水量为238 mm, 低于同时期(6–9月)多年平均降水量365 mm, 且表现出明显的季节变异, 降水集中于6月(73.9 mm)和8月(117.3 mm), 7月降水最低, 仅为40.1 mm (图1)。在整个植物生长季, 不增温、2 °C增温和4 °C增温处理的土壤湿度均随降水量的变化而改变, 但表现出2–3天的滞后期(图1)。不增温、2 °C增温和4 °C增温处理的土壤湿度变化趋势一致, 但土壤湿度依次是不增温>2 °C增温>4 °C增温, 彼此间的差距随降水量的增加而增大(图1)。

单因素方差分析表明, 与不增温相比, 4 °C增温处理显著提高土壤温度2.3 °C ($p < 0.05$), 与2 °C增温处理相比, 显著提高了2.0 °C ($p < 0.05$) (图2A)。与不增温相比, 2 °C增温和4 °C增温处理显著降低土壤湿度($p < 0.05$), 分别降低了2.6%和7.1%; 与2 °C增温处理相比, 4 °C增温处理显著降低土壤湿度4.5% ($p < 0.05$) (图2B)。

2.2 2015年生长季增温对NEE的影响

重复测量方差分析表明, 测量时间($p < 0.01$)、增温处理($p < 0.0$)及测量时间和增温处理的交互作用($p < 0.1$)均显著影响NEE (表1)。在植物生长季, 不增温、2 °C增温和4 °C增温处理的NEE表现出一致的动态趋势。2015年生长季6月到7月中旬, NEE整体呈下降趋势, 7月初, 不增温和2 °C增温由碳源转为碳汇, 7月末, 达到生长季最低值, 分别为-0.76和-0.38 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹ (图3); 7月中旬到8月中旬NEE表现出上升趋势, 8月初, 不增温与2 °C增温处理下, 高寒草甸生态系统由碳汇转为碳源, 8月中旬, 不增温、2 °C增温和4 °C增温处理的NEE均达到生长季最高值, 分别为0.35、0.45和0.69 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹ (图3); 8月中旬到生长季结束, 不增温、2 °C增温和4 °C增温处理的NEE均呈下降趋势, 8月末不增温与2 °C增温处理下, 高寒草甸生态系统由碳源再次转化为碳汇, 此时4 °C增温处理的NEE达到生长季最低值, 为0.004 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹ (图3)。

图1 植物生长季日降水量(柱状图)(P)与不同增温幅度的土壤湿度(折线图)。CK, 不增温; W1、W2分别代表模拟未来增温2 °C和4 °C的实验处理。
Fig. 1 Daily precipitation (bars) (P) and soil moisture (lines) under different warming treatments during the plant growing season. CK, no warming; W1, W2 represent the simulation of future temperature increase of 2 °C and 4 °C experimental treatment.

图2 植物生长季不同增温幅度处理下的土壤温度(A)和土壤湿度(B) (平均值±标准误差)。CK, 不增温; W1、W2分别代表模拟未来增温2 °C和4 °C的实验处理。不同小写字母表示在0.05水平上差异显著。
Fig. 2 Soil temperature (A), soil moisture (B) during the growing season under different warming treatments (mean ± SE). CK, no warming; W1, W2 represent the simulation of future temperature increase 2 °C and 4 °C. The different lowercase letters at the top of the figures represent significant differences at the 0.05 level.

表1 增温(W)、测量时间(T)及其交互作用(T × W)对净生态系统碳交换(NEE)的影响的重复测量方差分析结果**Table 1** Results (*F* values) of repeated-measurement ANOVA on the effects of warming (W), measuring date (T), and their interactions (T × W) on net ecosystem CO₂ exchange (NEE)

	生长季 Growing season		6月 June		7月 July		8月 August	
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>F</i>
T	2.25	23.38***	2	45.78***	2.18	8.93***	5	19.22***
W	2.00	8.72**	2	6.58**	2.00	6.58**	2	4.77*
T × W	4.51	2.27	4	0.47	2.00	13.57***	10	0.74

*、**、***分别表示在90%、95%、99%的置信水平上具有差异显著性。*df*, 自由度。*, **, *** represent statistically significant at the 90%, 95%, 99% confidence level. *df*, degree of freedom.

增温对NEE的影响在生长季的不同时期存在显著差异(图4)。在2015年生长季6月, 与不增温相比, 4 °C 增温处理下 NEE 显著提高了 0.24 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹, 与2 °C增温相比, 4 °C增温处理下NEE显著提高了0.10 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹ (图4A), 2 °C增温与不增温处理之间差异不显著(图4A), 不增温、2 °C增温和4 °C增温处理下NEE均为正值(图4A)。在2015年生长季7月, 实验增温显著提高了NEE (表1, *p* < 0.05), 在2 °C和4 °C增温处理下, NEE分别提高了0.27和0.65 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹ (图4B), 与2 °C增温处理相比, 4 °C增温处理下NEE显著提高了0.38 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹ (图4B), 除4 °C增温处理下NEE为正值外, 不增温和2 °C增温处理下NEE均为负值(图4B)。在2015年生长季8月, 与不增温相比, 4 °C增温处理下NEE显著提高了0.42 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹, 与2 °C增温处理相比, 4 °C增温处理下NEE显著提高了0.19 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹ (图4C), 2 °C增温处理与不增温之间差异不显著(图4C), 除不增温处理下NEE为负值外, 2 °C增温和4 °C增温处理下NEE均为正值(图4C)。

在2015年生长季, 与不增温相比, 4 °C增温处理下NEE显著提高了0.48 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹, 与2 °C增温相比, 4 °C增温处理下NEE显著提高了0.26 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹ (图4D), 2 °C增温与不增温之间差异不显著(图4D), 不增温与2 °C增温处理下NEE均为负值, 4 °C增温处理下NEE为正值(图3A)。与不增温相比, 4 °C增温处理下生态系统呼吸(ER)提高了0.20 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹ (图3B, *p* > 0.05); 与不增温相比, 4 °C增温处理下生态系统总初级生产力(GPP)提高了0.28 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹ (图3C, *p* > 0.05)。综上分析, 与增温处理(2 °C增温、4 °C增温)相比, 不增温处理的碳吸收时间更长、能力更强, 因此增温在一定程度上会抑制生态系统碳吸收。

2.3 NEE的影响因素分析

有关NEE与环境因子关系的分析结果表明, 在2015年生长季, 土壤湿度与生态系统NEE呈显著负相关关系(图5, *p* < 0.05), 说明土壤含水量越高, 高寒草甸生态系统固碳能力越强, 但土壤温度与生态系统NEE没有显著的相关关系(图5, *p* > 0.1), 说明对半干旱的高寒草甸生态系统而言, 在干旱的2015年生长季, 相比于土壤温度, 土壤湿度是决定NEE的关键因素。

3 讨论

3.1 增温对高寒草甸生态系统碳收支的影响

对于2015年整个生长季而言, 与不增温相比, 4 °C增温处理显著提高了NEE; 与2 °C增温相比, 4 °C增温处理同样显著提高了NEE; 不增温和2 °C增温处理表现为弱的碳汇, 4 °C增温处理则表现为碳源。在陆地生态系统中, NEE由GPP和ER共同决定(Oberbauer *et al.*, 2007)。BIOMEBGC模型的模拟结果表明, 在增温1.2–1.7 °C的条件下, 高寒草甸生态系统表现为弱的碳汇(元伟伟等, 2012)。我们的研究表明, 与不增温相比, 2 °C增温处理使空气温度升高了1.5 °C, 在整个生长季表现为弱的碳汇, 该结论与元伟伟等(2012)的研究结果一致。但增温也会降低土壤水分, 抑制植物的气孔导度、光合作用及GPP等(Ciais *et al.*, 2005; Granier *et al.*, 2007; Niu *et al.*, 2008; 郭亚奇等, 2011), 使GPP升高幅度低于ER提高幅度。在干旱的亚寒带生态系统中, 增温对ER的提高程度大于GPP, 导致其表现为碳源(Illeris *et al.*, 2004)。我们的研究表明, 与不增温相比, 4 °C增温处理显著提高土壤温度2.3 °C和降低土壤湿度7.1%, 导致土壤水分显著下降, 进而抑制了GPP。与不增温相比, 4 °C增温处理下ER增加0.20 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹ (*p* > 0.05; 图3B), 而GPP增加0.28 μmol

图3 植物生长季不同增温实验处理下的净生态系统碳交换(NEE, A)、生态系统呼吸(ER, B)和生态系统总初级生产力(GPP, C)的季节动态(平均值±标准误差)。CK, 不增温; W1、W2分别代表模拟未来增温2 °C和4 °C的实验处理。
Fig. 3 Seasonal dynamics of net ecosystem CO₂ exchange (NEE, A), ecosystem respiration (ER, B) and gross primary productivity (GPP, C) during the growing season under different warming treatments (mean ± SE). CK, no warming; W1, W2 represent the simulation of future temperature increase 2 °C and 4 °C.

图4 植物生长季不同月份实验增温对净生态系统碳交换(*NEE*)的影响。A, 6月。B, 7月。C, 8月。D, 2015年生长季。CK, 不增温; W1、W2分别代表模拟未来增温2 °C和4 °C的实验处理。各图中上方的不同字母代表在0.05水平上差异显著。

Fig. 4 Different warming treatments effect on net ecosystem CO₂ exchange (*NEE*) in different months during the growing season. A, June. B, July. C, August. D, Growing season in 2015. CK, no warming; W1, W2 represent the simulation of future temperature increase 2 °C and 4 °C. The different letters at the top of the figures represent significant differences at the 0.05 level.

CO₂·m⁻²·s⁻¹ ($p > 0.05$; 图3C), 最终导致4 °C增温表现为碳源。

3.2 *NEE*对增温响应的季节变异

*NEE*是生态系统光合作用碳吸收与呼吸作用碳

排放的差值(张晴和李力, 2009), 土壤温湿度等环境因子及地上生物量、叶面积指数等生物因子, 通过直接影响生态系统的光合作用和呼吸作用而间接地影响*NEE* (伏玉玲等, 2006; 黄祥忠等, 2006), 但由

图5 土壤湿度、土壤温度与净生态系统碳交换(*NEE*)的回归分析。

Fig. 5 Regression analysis for the relationships between net ecosystem CO_2 exchange (*NEE*) and soil moisture, soil temperature.

于环境因子与生物因子在生长季的不同时间段差异显著,从而导致了*NEE*对增温响应的季节差异。

我们的研究表明,在生长季6月,与不增温相比,4 °C增温处理显著提高*NEE*,而2 °C增温处理没有显著改变*NEE*;不增温、2 °C增温和4 °C增温处理下,高寒草甸生态系统均表现为碳源。在藏北高寒草甸生态系统,6月植物群落中多数物种处于返青期,生态系统碳吸收较弱,*ER*决定了*NEE*,而此时降水较充足,因此,土壤温度成为植物生理活动的限制性因素,而增温可能提高*ER* (Kanerva *et al.*, 2007; Strebel *et al.*, 2010),进而提高*NEE*。因此,在生长季6月,不增温、2 °C增温和4 °C增温处理均表现为碳源,与不增温相比,4 °C增温处理显著促进了生态系统碳排放。

在7月,与不增温相比,2 °C增温和4 °C增温处理均显著提高*NEE*,且2 °C增温和4 °C增温处理之间差异显著;4 °C增温处理下,高寒草甸生态系统表现为碳源,不增温和2 °C增温处理表现为碳汇。相比于温度和光照等环境因子,降水的季节间与年际间变化使降水成为影响各种生态系统生理、生态过程的最普遍因素(Law *et al.*, 2002; 伏玉玲等, 2006)。在半干旱的高寒草甸生态系统中土壤水分是限制植被生长及生态系统生产力的主要因素之一(Chen *et al.*, 2015)。我们的研究也表明土壤水分是决定*NEE*

的关键因素(土壤湿度的相对重要性大于土壤温度的相对重要性),土壤含水量越高,高寒草甸生态系统碳吸收的能力越强,干旱通过降低土壤水分进而提高生态系统碳排放,可能导致生态系统由碳汇变为碳源(Meyers, 2001; Hunt *et al.*, 2002),并且增温的负面效应在降水不足的情境下更为显著(Dermody *et al.*, 2007; Niu *et al.*, 2008)。本研究中,生长季7月降水量仅为40.1 mm,4 °C增温处理加剧了土壤水分胁迫,显著提高了*NEE*,在整个7月4 °C增温处理下,高寒草甸生态系统表现为碳源。7月降水主要集中在前期(7月1日–18日),降水量为38.4 mm,后期(7月18日–30日)降水量为1.7 mm,因此,在7月的前期,不增温和2 °C增温处理的碳吸收能力逐渐增大,而后期,不增温和2 °C增温处理的碳吸收能力逐渐减小,从整个7月来看,不增温和2 °C增温处理下,高寒草甸生态系统仍然表现为碳汇。

在8月,与不增温相比,4 °C增温处理显著提高*NEE*;不增温处理下高寒草甸生态系统表现为碳汇,2 °C和4 °C增温处理下高寒草甸生态系统均表现为碳源。水分胁迫导致植物叶片气孔关闭、光合作用和蒸腾作用降低,植物生长缓慢(Baldocchi, 2003),而不同根系深度的植物对增温导致的表层土壤水分胁迫的响应和敏感性不同,增温导致的浅层土壤水分胁迫,对浅根植物的生长发育更为不利(Porporato *et al.*, 2001; Klein *et al.*, 2008; Tschor *et al.*, 2013)。在藏北高寒草甸生态系统中,浅根系的高山嵩草是优势种,占群落总盖度的60%–85% (朱军涛, 2016),在7月下旬,高山嵩草受干旱胁迫严重,地上部分枯黄,盖度降低(附件II)。Hao等(2008)研究表明,叶面积指数(*LAI*)是影响*NEE*的主要因子,与降水充足时期相比,长期持续干旱使植物*LAI*降低,生态系统碳吸收能力降低。我们的研究数据进一步支持上述结论,在7月下旬,由于受干旱胁迫影响,不增温、2 °C增温和4 °C增温条件下,优势物种高山嵩草盖度分别为24.4%、18.0%和1.2% (附件II),因此导致从8月初到8月中旬,所有处理的生态系统碳排放逐渐增强,且在8月中旬达到生长季的最大值。8月中下旬随着降水量增加,土壤水分得到补充(图1),所有处理的优势种高山嵩草的盖度都比7月中旬提高,分别为56.0%、55.0%和20.0% (附件II),因此从8月中旬到8月末,所有实验处理的生态系统碳排放逐渐减弱,在8月20日前后,不增温和

2 °C增温处理下, 高寒草甸生态系统由碳源转化为碳汇, 4 °C增温处理下仍表现为碳源。

4 结论

在全球变暖的背景下, 增温导致陆地生态系统表现为碳源(Illeris *et al.*, 2004)或碳汇(Niu *et al.*, 2008)。我们的研究表明, 在半干旱的高寒草甸生态系统, 土壤水分是决定NEE的关键因素, 增温通过降低土壤水分而导致高寒草甸生态系统碳汇能力下降, 增温促进了NEE的提高, 在未来2 °C增温条件下, 高寒草甸生态系统表现为弱碳汇, 而在4 °C增温条件下表现为强碳源。本研究预示着, 在未来更热、更干的生长季, 青藏高原高寒草甸系统的碳吸收能力将进一步下降。由于只有一个生长季的研究数据支持该结论, 缺少实验结果的重复性验证, 今后将进行重复观测和研究, 进一步完善上述研究结论。

基金项目 国家重点基础研究发展计划(973计划)(2013CB956302)、国家自然科学基金(41571195)和中国科学院“西部之光”项目。

致谢 特别感谢中国科学院地理科学与资源研究所博士研究生黄珂、沮佳星等在西藏那曲野外观测工作中给予的大力帮助。

参考文献

- Baldocchi DD (2003). Assessing ecosystem carbon balance: Problems and prospects of the eddy covariance technique. *Global Change Biology*, 9, 478–492.
- Chen J, Shi W, Cao J (2015). Effects of grazing on ecosystem CO₂ exchange in a meadow grassland on the Tibetan Plateau during the growing season. *Environmental Management*, 55, 347–359.
- Ciais PH, Reichstein M, Viovy N (2005). Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437, 529–533.
- Corradi C, Kolle O, Walter K, Zimov SA, Schulze ED (2005). Carbon dioxide and methane exchange of a northeast Siberian tussock tundra. *Global Change Biology*, 11, 1910–1925.
- Dermody O, Weltzin JF, Engel EC, Allen P, Norby RJ (2007). How do elevated [CO₂], warming, and reduced precipitation interact to affect soil moisture and LAI in an old field ecosystem? *Plant and Soil*, 301, 255–266.
- Fu BJ, Niu D, Zhao SD (2005). Global change and terrestrial ecosystems: Review and prospect. *Earth Sciences*, 20, 556–560. (in Chinese with English abstract) [傅伯杰, 牛栋, 赵士洞 (2005). 全球变化与陆地生态系统研究: 回顾与展望. 地球科学, 20, 556–560.]
- Fu YL, Yu GR, Wang YF, Li ZQ, Hao YB (2006). Effect of water stress on ecosystem photosynthesis and respiration of a *Leymus chinensis* steppe in Inner Mongolia. *Science China*, 36, 183–193. (in Chinese) [伏玉玲, 于贵瑞, 王艳芬, 李正泉, 郝彦宾 (2006). 水分胁迫对内蒙古羊草草原生态系统光合和呼吸作用的影响. 中国科学, 36, 183–193.]
- Gao XQ (1994). Preliminary analysis of climate changes in some regions of north part of Qinghai-Xizang Plateau in decade year scale. In: Qinghai Tibet Project Expert Committee ed. *Formation and Evolution, Environmental Changes and Ecosystem on the Qinghai-Xizang Plateau*. Science Press, Beijing. 297–303. (in Chinese) [高晓清 (1994). 青藏高原北部若干地点10年尺度气候变化的初步分析. 见: 青藏项目专家委员会编. 青藏高原形成演化、环境变迁与生态系统研究. 科学出版社, 北京. 297–303.]
- Granier A, Reichstein M, Bréda N, Janssens IA, Falge E, Ciais P, Grünwaldt T, Aubinet M, Berbigier P, Bernhofer C, Buchmann N, Facini O, Grassi G, Heinesch B, Ilvesniemi H, Keronen P, Knohl A, Köstner B, Lagergren F, Lindroth A, Longdoz B, Loustau D, Mateus J, Montagnani L, Nys C, Moors E, Papale D, Peiffer M, Pilegaard K, Pita G, Pumpanen J, Rambal S, Rebmann C, Rodrigues A, Seufert G, Tenhunen J, Vesala T, Wang Q (2007). Evidence for soil water control on carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agricultural and Forest Meteorology*, 143, 123–145.
- Guo YQ, Borjigidai A, Gao QZ, Duan MJ, Ganzhu ZB, Wan YF, Li YE, Guo HB (2011). Photosynthetic characteristics of *Stipa purpurea* under irrigation in northern Tibet and its short-term response to temperature and CO₂ concentration. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 311–321. (in Chinese with English abstract) [郭亚奇, 阿里穆斯, 高倩竹, 段敏杰, 干珠扎布, 万运帆, 李玉娥, 郭红保 (2011). 灌溉条件下藏北紫花针茅光合特性及其对温度和CO₂浓度的短期响应. 植物生态学报, 35, 311–321.]
- Hao YB, Wang YF, Mei XR, Huang XZ, Cui XY, Zhou XQ, Niu HS (2008). CO₂, H₂O and energy exchange of an Inner Mongolia steppe ecosystem during a dry and wet year. *Acta Oecologia*, 33, 133–143.
- Harte J, Saleska S, Shih T (2006). Shifts in plant dominance control carbon-cycle responses to experimental warming and widespread drought. *Environmental Research Letters*, 1, 1–6.
- Huang XZ, Hao YB, Wang YF (2006). Impact of extreme drought on net ecosystem exchange from *Leymus chinensis* steppe in Xilin River Basin, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 30, 894–900. (in Chinese with English abstract) [黄祥忠, 郝彦宾, 王艳芬 (2006). 极端干旱条件下锡林河流域羊草草原净生态系统碳交换特征. 植物生态学报, 30, 894–900.]

- Hunt JE, Kelliher FM, McSeveny TM, Byers JN (2002). Evaporation and carbon dioxide exchange between the atmosphere and a tussock grassland during a summer drought. *Agricultural and Forest Meteorology*, 111, 65–82.
- Illeris L, Christensen TR, Mastepanov M (2004). Moisture effects on temperature sensitivity of CO₂ exchange in a subarctic heath ecosystem. *Biogeochemistry*, 70, 317–330.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2007). Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. In: Solomon S, Qin DH, Manning M, Marquis M, Chen ZL, Averyt K, Tignor M, Miller HL eds. *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Kanerva T, Regina K, Ramo K, Rämö K, Ojanperä K, Manninen S (2007). Fluxes of N₂O, CH₄ and CO₂ in a meadow ecosystem exposed to elevated ozone and carbon dioxide for three years. *Environmental Pollution*, 145, 818–828.
- Klein JA, Harte J, Zhao XQ (2008). Decline in medicinal and forage species with warming is mediated by plant traits on the Tibetan Plateau. *Ecosystems*, 11, 775–789.
- Law BE, Falge E, Gu L, Baldocchi DD, Bakwin P, Berbigier P, Davis K, Dolman AJ, Falk M, Fuentes JD, Goldstein A, Granier A, Grelle A, Hollinger D, Janssens IA, Jarvis P, Jensen NO, Katul G, Mahli Y, Matteucci G, Meyers T, Monson R, Munger W, Oechel W, Olson R, Pilegaard K, Paw KT, Thorgeirsson H, Valentini R, Verma S, Vesala T, Wilson K, Wofsy S (2002). Environmental controls over carbon dioxide and water vapor exchange of terrestrial vegetation. *Agricultural and Forest Meteorology*, 113, 97–120.
- Li YN, Zhao L, Zhao XQ, Zhou HK (2004). Effects of a 5-years mimic temperature increase to the structure and productivity of *Kobresia humilis* meadow. *Acta Agrestia Sinica*, 12, 236–239. (in Chinese with English abstract) [李英年, 赵亮, 赵新全, 周华坤 (2004). 5年模拟增温后矮嵩草甸群落结构及生产量的变化. 草地学报, 12, 236–239.]
- Liu X, Chen B (2000). Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades. *International Journal of Climatology*, 14, 1729–1742.
- Luo Y (2007). Terrestrial carbon-cycle feedback to climate warming. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 38, 683–712.
- Melillo JM, Steudler PA, Aber JD, Newkirk K, Lux H, Bowles FP, Catricala C, Magill A, Ahrens T, Morrisseau S (2002). Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 298, 2173–2175.
- Meyers TP (2001). A comparison of summertime water and CO₂ fluxes over rangeland for well watered and drought conditions. *Agricultural and Forest Meteorology*, 106, 205–214.
- Niu SL, Wu MY, Han Y, Xia JY, Li MH, Wan SQ (2008). Water-mediated responses of ecosystem carbon fluxes to climatic change in a temperate steppe. *New Phytologist*, 177, 209–219.
- Niu S, Sherry R, Zhou X, Luo Y (2013). Ecosystem carbon fluxes in response to warming and clipping in a tall grass prairie. *Ecosystems*, 6, 948–961.
- Oberbauer SF, Tweedie CE, Welker JM, Fahnestock JT, Henry GHR, Webber PJ, Hollister RD, Walker MD, Kuchy A, Elmore E, Starr G (2007). Tundra CO₂ fluxes in response to experimental warming across latitudinal and moisture gradients. *Ecological Monographs*, 77, 221–238.
- Peñuelas J, Gordon C, Llorens L, Nielsen T, Tietema A, Beier C, Bruna P, Emmett B, Estiarte M, Gorissenet A (2004). Non-intrusive field experiments show different plant responses to warming and drought among sites, seasons and species in a North-South European gradient. *Ecosystems*, 7, 598–612.
- Porporato A, Laio F, Ridolfi L, Rodriguez-Iturbe I (2001). Plants in water-controlled ecosystems: Active role in hydrologic processes and response to water stress: III. Vegetation water stress. *Advances in Water Resources*, 24, 725–744.
- Qi WW, Niu HS, Wang SP, Liu YJ, Zhang LR (2012). Simulation of effects of warming on carbon budget in alpine meadow ecosystem on the Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 1713–1722. (in Chinese with English abstract) [仝伟伟, 牛海山, 汪诗平, 刘艳杰, 张立荣 (2012). 增温对青藏高原高寒草甸生态系统固碳通量影响的模拟研究. 生态学报, 30, 1713–1722.]
- Rustad LE, Campbell JL, Marion GM, Norby RJ, Mitchell MJ, Hartley AE, Cornelissen JHC, Gurevitch J (2001). A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 14, 543–562.
- Saleska SR, Harte J, Torn MS (1999). The effect of experimental ecosystem warming on CO₂ fluxes in a montane meadow. *Global Change Biology*, 5, 125–141.
- Strebel D, Elberling B, Morgner E, Knicker HE, Cooper EJ (2010). Cold-season soil respiration in response to grazing and warming in High Arctic Svalbard. *Polar Research*, 29, 46–57.
- Thomas CD, Cameron A, Green RE, Bakkenes M, Beaumont LJ, Collingham YC, Erasmus BF, de Siqueira MF, Grainger A, Hannah L, Hughes L, Huntley B, van Jaarsveld AS, Midgley GF, Miles L, Ortega-Huerta MA, Peterson AT, Phillips OL, Williams SE (2004). Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145–148.
- Tsechor DJ, Totland O, Moe SR, Hopping KA, Pan JB, Klein JA (2013). Plant functional traits mediate reproductive phenology and success in response to experimental

warming and snow addition in Tibet. *Global Change Biology*, 19, 459–472.

Wan SQ, Hui D, Wallace LL, Luo Y (2005). Direct and indirect warming effects on ecosystem carbon processes in a tall grass prairie. *Global Biogeochemical Cycles*, 19, 1–13.

Wan SQ, Norby RJ, Ledford J, Weltzin JF (2007). Responses of soil respiration to elevated CO₂, air warming, and changing soil water availability in a model old-field grassland. *Global Change Biology*, 13, 2411–2424.

Welker JM, Fahnestock JT, Henry GR, O'Dea KW, Chimner RA (2004). CO₂ exchange in three Canadian high Arctic ecosystems: Response to long-term experimental warming. *Global Change Biology*, 10, 1981–1995.

Xia JY, Niu SL, Wan SQ (2009). Response of ecosystem carbon exchange to warming and nitrogen addition during two hydrologically contrasting growing seasons in a temperate steppe. *Global Change Biology*, 15, 1544–1556.

Zhang JX, Cao GM, Zhou DW, Hu QW, Zhao XQ (2003). Alpine meadow air-soil-vegetation-animal system carbon storage and carbon cycle. *Acta Ecologica Sinica*, 23, 627–634. (in Chinese with English abstract) [张金霞, 曹广民, 周党卫, 胡启武, 赵新全 (2003). 高寒矮嵩草草

甸大气-土壤-植被-动物系统碳素储量及碳素循环. 生态学报, 23, 627–634.]

Zhang Q, Li L (2009). Study on the spatial-temporal change characteristics of net ecosystem exchange (*NEE*) in China. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 37, 3108–3109. (in Chinese with English abstract) [张晴, 李力 (2009). 我国净生态系统碳交换量(*NEE*)的时空变化特征研究. 安徽农业科学, 37, 3108–3109.]

Zhou XH, Wan SQ, Luo YQ (2007). Source components and interannual variability of soil CO₂ efflux under experimental warming and clipping in a grassland ecosystem. *Global Change Biology*, 13, 761–775.

Zhu JT (2016). Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in Xizang alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1028–1036. (in Chinese with English abstract) [朱军涛 (2016). 实验增温对藏北高寒草甸植物繁殖物候的影响. 植物生态学报, 40, 1028–1036.]

责任编辑: 孙书存 责任编辑: 王 薇

附件I 增温处理实验设计。

Appendix I The experimental design of warming treatment.

附件II 2015年生长季高山嵩草盖度。CK, 不增温, W1、W2分别代表模拟未来增温2 °C和4 °C的实验处理。

Appendix II The coverage of *Kobresia pygmaea* during growing season in 2015. CK, no warming; W1, W2 represent the simulation of future temperature increase 2 °C and 4 °C.

植物生态学报官网

微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布

微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览