

青藏高原高寒灌丛草甸和草原化草甸CO₂通量动态及其限制因子

柴曦^{1,3} 李英年² 段呈^{1,3} 张涛⁴ 宗宁¹ 石培礼^{1,3*} 何永涛^{1,3}
张宪洲^{1,3}

¹中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101; ²中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001; ³中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100190; ⁴沈阳农业大学农学院, 沈阳 110866

摘要 高寒灌丛草甸和草甸均是青藏高原广泛分布的植被类型, 在生态系统碳通量和区域碳循环中具有极其重要的作用。然而迄今为止, 对其碳通量动态的时空变异还缺乏比较分析, 对碳通量的季节和年际变异的主导影响因子认识还不够清晰, 不利于深入理解生态系统碳通量格局及其形成机制。该研究选取位于青藏高原东部海北站高寒灌丛草甸和高原腹地当雄站高寒草原化草甸年降水量相近的5年(2004–2008年)的涡度相关CO₂通量连续观测数据, 对生态系统净初级生产力(NEP)及其组分, 包括总初级生产力(GPP)和生态系统呼吸的季节、年际动态及其影响因子进行了对比分析。结果表明: 灌丛草甸的CO₂通量无论是季节还是年际累积量均高于草原化草甸, 并且连续5年表现为“碳汇”, 平均每年NEP为70 g C·m⁻²·a⁻¹, 高寒草原化草甸平均每年NEP为–5 g C·m⁻²·a⁻¹, 几乎处于碳平衡状态, 但其源/汇动态极不稳定, 在2006年–88 g C·m⁻²·a⁻¹的“碳源”至2008年54 g C·m⁻²·a⁻¹的“碳汇”之间转换, 具有较大的变异性。这两种高寒生态系统源/汇动态的差异主要源于归一化植被指数(NDVI)的差异, 因为NDVI无论在年际水平还是季节水平都是NEP最直接的影响因子; 其次, 灌丛草甸还具有较高的碳利用效率(CUE, CUE = NEP/GPP), 而年降水量和NDVI是决定两生态系统CUE大小的关键因子。两地区除了CO₂通量大小的差异外, 其环境影响因子也有所不同。采用结构方程模型进行的通径分析表明, 灌丛草甸生长季节CO₂通量的主要限制因子是温度, NEP和GPP主要受气温控制, 随着气温升高而增加; 而草原化草甸的CO₂通量多以季节性干旱导致的水分限制为主, 其次才是气温的影响, 受二者的共同限制。此外, 两生态系统生长季节生态系统呼吸主要受GPP和5 cm土壤温度的直接影响, 其中GPP起主导作用, 非生长季节生态系统呼吸主要受5 cm土壤温度影响。该研究还表明, 水热因子的协调度是决定青藏高原高寒草地GPP和NEP的关键要素。

关键词 青藏高原; 高寒草地生态系统; CO₂通量; 温度; 土壤含水量; 涡度相关

柴曦, 李英年, 段呈, 张涛, 宗宁, 石培礼, 何永涛, 张宪洲 (2018). 青藏高原高寒灌丛草甸和草原化草甸CO₂通量动态及其限制因子. 植物生态学报, 42, 6–19. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0266

CO₂ flux dynamics and its limiting factors in the alpine shrub-meadow and steppe-meadow on the Qinghai-Xizang Plateau

CHAI Xi^{1,3}, LI Ying-Nian², DUAN Cheng^{1,3}, ZHANG Tao⁴, ZONG Ning¹, SHI Pei-Li^{1,3*}, HE Yong-Tao^{1,3}, and ZHANG Xian-Zhou^{1,3}

¹Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ²Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; ³College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190, China; and ⁴College of Agronomy, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110866, China

Abstract

Aims Alpine shrub-meadows and steppe-meadows are the two dominant vegetation types on the Qinghai-Xizang Plateau, and plays an important role in regional carbon cycling. However, little is known about the temporal-spatial patterns and drivers of CO₂ fluxes in these two ecosystem types.

Methods Based on five years of consecutive eddy covariance measurements (2004–2008) in an eastern alpine

收稿日期Received: 2017-10-23 接受日期Accepted: 2018-01-11

基金项目: 国家自然科学基金(41703079和41271067)和国家重点研发计划(2016YFC0502001和2017YFA0604801)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (41703079 and 41271067) and the National Key Research and Development Project of China (2016YFC0502001 and 2017YFA0604801).

* 通信作者Corresponding author (shipl@igsnrr.ac.cn)

shrub-meadow at Haibei and a hinterland alpine steppe-meadow at Damxung, we investigated the seasonal and annual variation of net ecosystem productivity (*NEP*) and its components, i.e. gross primary productivity (*GPP*) and ecosystem respiration (*R_e*).

Important findings The CO₂ fluxes (*NEP*, *GPP* and *R_e*) were larger in the shrub-meadow than in the steppe-meadow during the study period. The shrub-meadow functioned as a carbon sink through the five years, with the mean annual *NEP* of 70 g C·m⁻²·a⁻¹. However, the steppe-meadow acted as a carbon neutral, with mean annual *NEP* of -5 g C·m⁻²·a⁻¹. The CO₂ fluxes of steppe-meadow exhibited large variability due to the inter-annual and seasonal variations in precipitation, ranging from a carbon sink (54 g C·m⁻²·a⁻¹) in 2008 to a carbon source (-88 g C·m⁻²·a⁻¹) in 2006. The differences in carbon budget between the two alpine ecosystems were firstly attributed to the discrepancy of normalized difference vegetation index (*NDVI*) because *NDVI* was the direct factor regulating the seasonal and inter-annual *NEP*. Secondly, the shrub-meadow had higher carbon use efficiency (*CUE*), which was substantially determined by annual precipitation (*PPT*) and *NDVI*. Our results also indicated that the environmental drivers of CO₂ fluxes were also different between these two alpine ecosystems. The structure equation model analyses showed that air temperature (*T_a*) determined the seasonal variations of CO₂ fluxes in the shrub-meadow, with *NEP* and *GPP* being positively correlated with *T_a*. By contrast, the seasonal CO₂ fluxes in the steppe-meadow were primarily co-regulated by soil water content (*SWC*) and *T_a*, and increased with the increase of *SWC* and *T_a*. In addition, the changes of *R_e* during the growing season in two ecosystems were directly affected by *GPP* and soil temperature at 5 cm depth (*T_s*), while *R_e* during non-growing season were determined by *T_s*. These results demonstrate that the synergy of soil water and temperature played crucial roles in determining *NEP* and *GPP* of the two alpine meadows on the Qinghai-Xizang Plateau.

Key words Qinghai-Xizang Plateau; alpine meadow ecosystems; CO₂ fluxes; temperature; soil water content; eddy covariance

Chai X, Li YN, Duan C, Zhang T, Zong N, Shi PL, He YT, Zhang XZ (2018). CO₂ flux dynamics and its limiting factors in the alpine shrub-meadow and steppe-meadow on the Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 6–19. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0266

草地是全球分布面积最广的陆地生态系统 (Adams *et al.*, 1990), 环境变化对草地碳通量及全球碳循环具有重要的影响 (Knapp *et al.*, 2002; Piao *et al.*, 2012)。草地 CO₂ 通量特征在不同时空尺度上存在较大的差异, 并且容易受到气候变化的影响。任何影响植被生长发育的环境因子 (例如水分、温度、光照等) 都有可能影响草地生态系统 CO₂ 通量 (Suyker, 2003; Xu & Baldocchi, 2004; Yuan *et al.*, 2009)。有控制试验表明, 温度和水分的季节动态是影响生态系统 CO₂ 动态的最重要因子 (Wan *et al.*, 2009; Jongen *et al.*, 2014; Ryan *et al.*, 2015)。此外, 植被变化也是碳通量变化的主要驱动力 (Street *et al.*, 2007; Deyn *et al.*, 2008), 对生态系统碳通量响应气候变化具有调节作用 (Xu *et al.*, 2015)。尽管草地生态系统受到越来越多的关注, 但是大部分研究都集中于低海拔地区, 高海拔高寒生态系统碳通量的研究还比较缺乏。

高海拔草地生态系统因较高的太阳辐射和较低的气温常被预期为“碳汇”, 但草地生态系统的源/汇动态存在较大的变异。高光合有效辐射是促进高海

拔植物光合作用的能量基础, 较大的温度日较差有利于光合产物的积累, 较低的温度 (特别是夜间和冬季) 又可以抑制植物和土壤呼吸, 减少碳损失, 通常被认为有利于生态系统碳固定 (Saito *et al.*, 2009)。一些研究揭示, 青藏高原的高寒草甸具有“碳汇”功能 (Gu, 2003; Kato, 2004; Zhao *et al.*, 2005)。但也有研究发现, 高原上的草原化草甸随水热等环境因子的季节分配和年际变异而发生“汇-源”或者“源-汇”的转变 (Chai *et al.*, 2017)。这说明, 虽然高寒草地具有利于碳固定的环境条件, 但其碳源/汇动态仍因生物环境因子的变化存在较大的变异, 这会给未来气候变化影响下高寒草地的碳通量动态预测带来更多的不确定性。

青藏高原气候温凉, 温度是植物生长的重要限制因子, 温度升高会促进湿润地区植物光合作用和碳固定 (Kato *et al.*, 2005), 但在干旱地区, 温度升高会导致土壤水分蒸发的增加, 加剧植被受干旱胁迫的程度, 导致植被生产力降低 (Guo *et al.*, 2015), 因此气候变化对青藏高原不同植被类型生态系统源/汇动态的影响目前还不十分明确, 尤其水热因子组

合的变化对草地生态系统CO₂通量的季节和年际变异的影响更具有不确定性,需要深入研究。因此,研究青藏高原不同植被类型高寒草甸生态系统的CO₂通量特征及其影响因子对评价青藏高原生物地球化学循环对全球变化的响应和反馈就具有重要的科学意义(李东, 2005)。本研究选择青藏高原东西部两个水热条件有差异的高寒灌丛草甸和草原化草甸作为研究对象,对其CO₂通量的季节、年际动态及其影响因子进行对比研究,研究目标是: 1)对比青藏高原高海拔地区的两高寒草地生态系统CO₂通量的季节和年际动态; 2)确定两高寒生态系统CO₂通量变异的主要限制因子; 3)探讨碳源/汇动态差异的原因。

1 资料和方法

1.1 研究区概况

供比较的两个通量站分别位于青藏高原东部的中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站(海北站)和腹地的中国科学院当雄高寒草甸研究站(当雄站)。海北站(101.3° E, 37.6° N)地处祁连山北支冷龙岭东段南麓坡地的大通河谷西段,站区地形开阔,海拔3 200 m左右,属于高原大陆性气候,气温极低,无明显四季之分,仅有冷暖二季之别,干湿季分明。年平均气温-1.7 °C,最冷月平均气温为-14.8 °C,最暖月平均气温为9.8 °C;多年平均降水量570 mm,80%集中在5–9月。植被为高寒灌丛草甸(以下简称灌丛),植被上层结构为灌木层,以金露梅(*Potentilla fruticosa*)为优势种,该层植被盖度为60%–70%;下层是草本层,以小嵩草(*Kobresia humilis*)等草甸植物为主,植被盖度为60%–70%。土壤为高山草甸土(草毡土)(高以信, 1980)。生长季节通常是4月下旬至10月中旬(李英年, 2006; Li *et al.*, 2016)。当雄站(91.0° E, 30.9° N)地处念青唐古拉山南缘,地形属于高原丘间盆地,地势平坦,海拔4 300 m左右,属于高原亚寒带季风气候,太阳辐射强,气温低,雨热同期,干湿分明,年蒸散量大,属于半湿润与半干旱地区。年平均气温1.3 °C,最冷月平均气温为-10.4 °C,最暖月平均气温为10.7 °C;多年平均降水量477 mm,85%集中在6–8月。植被为高寒草原化草甸(以下简称草甸),以丝颖针茅(*Stipa capillacea*)、窄叶薹草(*Carex montis-everestii*)和高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)为优势种,盖度50%左右。土壤为高山草原土(卢耀曾, 1982)。生长季节通常是

5月至10月(Chai *et al.*, 2017)。

1.2 通量和相关观测

利用涡度相关技术对两个研究区CO₂通量进行长期连续的观测(2004–2008年)。海北站和当雄站的涡度相关系统分别始建于2002年和2003年,通量塔高均为2.2 m。2个站点通量观测的主要仪器均为开路式涡度相关观测系统和常规气象观测系统,其中涡度相关系统包括三维超声风速仪(CSAT3, Campbell Scientific, Logan, USA)、红外气体分析仪(LI-7500, LI-COR Lincoln, USA)和数据采集器(CR5000, Campbell Scientific, Logan, USA),主要用于观测植被与大气界面的CO₂通量,数据采集频率均为10 Hz。

常规气象观测系统主要用于连续气象要素采集,数据采集(Model CR23X, Campbell Scientific, Logan, USA)时段与通量数据相同,观测项目主要包括温度、湿度、辐射、风向、风速等。光合有效辐射(PAR)传感器(L1190SB, LI-COR, Lincoln, USA)安装在高1.2 m的支架上。空气温度/湿度传感器(Model HMP45C, Vaisala, Helsinki, Finland)安装在防辐射罩内(Model 41002, RM Young Company, Michigan, USA),分别观测1.2 m和2.2 m高处的空气温度(T_a)和相对湿度(RH),并计算得出水汽压。风速传感器(A100R, Vector, Somerset, UK)与 T_a 和RH传感器安装在同一高度上。风向(Model W200P, Vector, Somerset, UK)测定高度为2.2 m。雨量传感器(Model 52203, RM Young Company, Michigan, USA)置于样地内0.5 m高处记录站区的降水量(PPT)。土壤环境要素观测项目包括土壤温湿度和土壤热通量。土壤温度(T_s)主要是利用热电偶温度传感器(107-L, Campbell Scientific, Logan, USA)分别测定5、10、20、40和80 cm处的 T_s 。5、20和50 cm处的土壤含水量(SWC)利用时域反射计(Model CS615-L, Campbell Scientific, Logan, USA)测定。2个土壤热通量板(HFP01, Hukseflux, Delft, The Netherlands)测定5 cm处土壤热通量。

我们选择2004–2008年连续5年的数据进行对比,因为首先这5年除极端降水年份(2006年)之外,两站之间年降水量和生长季降水量差异较小,其次两站都有完备和高质量的通量和生物环境因子数据用来比较灌丛和草甸的CO₂通量的季节、年际变异特征

及其关键影响因子。

1.3 数据处理和插补

由于各种天气、电力及仪器故障等原因, 涡度相关观测系统采集到的原始数据会出现丢失或异常的现象, 因此对原始数据进行预处理是不可避免的, 这是控制数据质量、保证数据可靠性的重要前提。预处理包括野点去除($\pm 3\sigma$)、坐标旋转(三维风旋转)、Webb-Pearman-Leuning校正等。数据处理过程中去掉雨时和夜晚($PAR < 1 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)摩擦风速 $u^* < 0.15 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 时的数据。缺失数据通过CO₂通量值(F_c)与环境因子之间的非线性经验公式进行插补(Shi *et al.*, 2006)。灌丛研究期内(2003–2008年)每一年原始数据缺失值不超过1%, 草甸研究期内(2004–2011年)每一年原始数据缺失值不超过15%。

非生长季节全天和生长季节夜间数据根据与5 cm土壤温度(T_s)的指数方程进行拟合得到拟合系数, 然后根据拟合系数和 T_s 对缺失数据进行插补, 本文应用的插补公式为公式(1)和(2)。

$$F_{c, \text{nighttime}} = R_{10} Q_{10}^{((T_s - T_{\text{ref}})/10)} \quad (1)$$

$$Q_{10} = \exp(b_1 T_s) \quad (2)$$

式中 $F_{c, \text{nighttime}}$ 为夜间 $u^* > 0.15 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ 生态系统CO₂净交换量(NEE), 即夜间生态系统总呼吸量(R_e), 单位为 $\text{mg CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, T_{ref} 是参数温度, 通常为10 °C, R_{10} 表示10 °C时的标准呼吸系数, 单位为 $\text{mg CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, Q_{10} 是生态系统呼吸的温度敏感系数, b_1 为系数(Hoff, 1898)。

生长季节白天CO₂通量采用Michaelis-Menten模型(Flanagan, 2002; Xu & Baldocchi, 2004)对 NEE 与 PAR 的关系式(3)进行拟合, 然后根据拟合系数和 PAR 值对缺失的通量值(F_c)进行插补。

$$F_{c, \text{daytime}} = \frac{P_{\text{max}} \times \alpha \times PAR}{(\alpha + P_{\text{max}}) + R_e} \quad (3)$$

式中, $F_{c, \text{daytime}}$ 为日间 $u^* > 0.15 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ NEE 值, 单位为 $\text{mg CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, α 为表观量子效率, 单位为 $\text{mg CO}_2\cdot\mu\text{mol photons}^{-1}$, P_{max} 为最大光合强度, 单位为 $\text{mg CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, PAR 为光合有效辐射, 单位为 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, R_e 为白天生态系统呼吸量, 单位为 $\text{mg CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (Ruimy *et al.*, 1995; Shi *et al.*, 2006)。

1.4 生态系统净初级生态系统生产力(NEP)组分的拆分

$NEP = -NEE$, 表征了生态系统净CO₂固定和净释放量, 为生态系统总初级生产力(GPP)与 R_e 的

差值。当 $NEP > 0$ 时, 生态系统是大气CO₂的汇; 当 $NEP < 0$ 时, 生态系统是大气CO₂的源; 当 $NEP = 0$ 时, 生态系统CO₂固定与排放处于平衡状态。涡度相关系统无法直接测定生态系统 GPP 和 R_e , 需利用公式外推得到。利用夜间数据建立 R_e 与温度的回归关系并外推到白天的 R_e 。日间 NEP 与日间 R_e 的差值为 GPP , 至此 NEE 可被拆分为 GPP 和 R_e (Gitta *et al.*, 2010)。

1.5 能量闭合分析

涡度相关技术所观测数据质量常用能量平衡方程进行检验, 即:

$$H + LE = R_n - G - S - Q \quad (4)$$

式中, R_n 为净辐射, G 为土壤热通量, S 为冠层热储量(由于植被低矮, 群落稀疏, 热储量可以忽略不计), Q 为附加能量源、汇的总和(因 Q 值很小, 常忽略不计), H 为感热通量, LE 为潜热通量。能量闭合方程的理想状况为斜率为1, 截距为0, 但能量不闭合现象已是草地和森林等通量观测中普遍存在的问题, 其不闭合程度通常在10%–30%。对两样地研究期内所有日数据进行能量闭合分析(图1), 灌丛和草地闭合方程斜率分别为0.90和0.86, 表明两站点的能量闭合较好。造成能量不完全闭合的原因可能有: 1)空间取样误差, 2)忽略了相关能量项的误差, 3)仪器系统误差, 4)平流效应的误差等。

1.6 归一化植被指数($NDVI$)数据的提取

本文利用 $NDVI$ 来反映植被生产力的季节变化, $MODIS NDVI$ 数据来源于美国国家航空和航天局($NASA$)开发的 $MODIS$ 植被指数产品, 本文所应用的主要是 $MOD13Q1$, 即250 m分辨率16天合成的植被指数产品。该数据集已经过了大气校正、几何校正等预处理, 消除了太阳高度角、传感器时间灵敏度等影响。时间跨度从2004年到2008年。数据来源网址: https://lpdaac.usgs.gov/data_access/data_pool。

1.7 数据分析

本研究中使用结构方程模型(SEM), 通过路径图和路径系数来确定环境和生物因子对CO₂通量直接和间接的影响。 SEM 是研究变量间相互关系、自变量对因变量作用方式和相对贡献率的多元统计分析技术, 它可以帮助我们找出自变量对因变量的直接影响因子和间接影响因子, 并剔除没有关系的自变量, 建立“最优”的路径图(蔡甲冰等, 2008), 路径

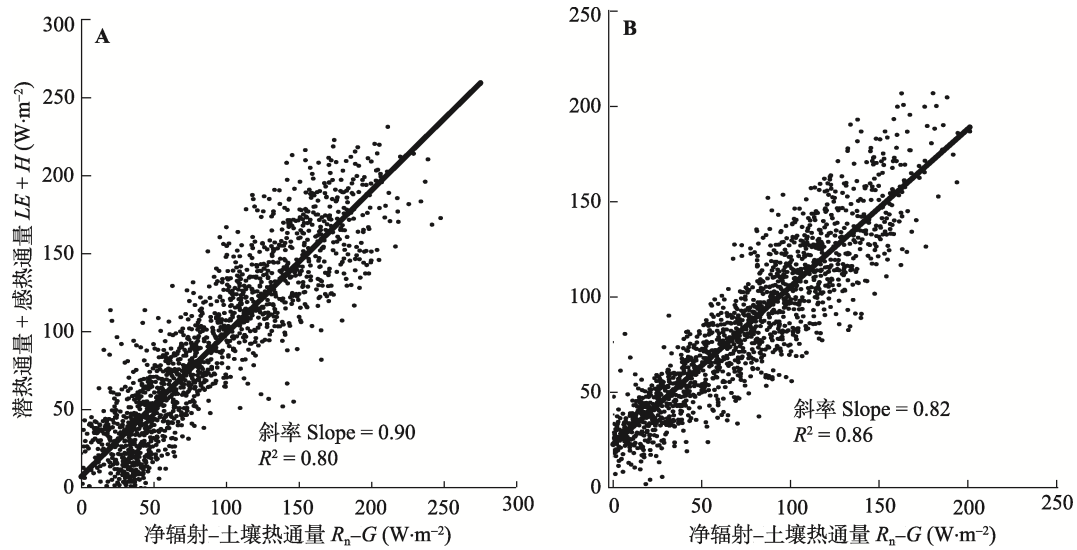


图1 2004–2008年高寒灌丛草甸(A)和草原化草甸(B)能量闭合分析。图中数据分别是每日潜热通量(LE)与感热通量(H)的和以及净辐射(R_n)与土壤热通量(G)的差。黑色线为线性拟合线。

Fig. 1 Energy balance during 2004–2008 at the alpine shrub-meadow (A) and steppe-meadow (B). Data are the daily sums of latent (LE) and sensible (H) heat flux and net radiation (R_n) minus soil heat storage (G), respectively. Black lines are linear fitting lines.

系数表示自变量与因变量之间带有方向性的相关系数(谢仲伦, 1996)。本文使用R软件(3.2.4版本, 2016-03-10)中的“lavaan”软件包来完成SEM分析, 最终建立两组(生长季和非生长季)最优路径图, 自变量和因变量因子均为16天的平均值。生长季因变量包括 NEP 、 GPP 和 R_e , 自变量包括 $NDVI$ 、 T_a 、 T_s 、饱和水汽压差(VPD)、 SWC 、 PAR 及 PPT 。由于所研究的两类生态系统的植被在非生长季凋萎, 不能进行光合作用, GPP 为0, 因此非生长季只分析 R_e (即 NEP)。在建立“最优”路径图的过程中, 一些自变量会因与 χ^2 检验相关的 $p > 0.05$ (王酉石和储诚进, 2011)而被剔除, 当相对拟合指数(CFI) > 0.9 时, 说明所拟合模型是一个“好”模型(曹小曙, 2011)。在SEM分析中, 除 NEP 和生物环境因子进行单独分析外, 将 GPP 和 R_e 放在一组与影响因子进行分析, 因为这两个变量的变化是相辅相成的(Peichl *et al.*, 2010; 刘冉等, 2011; Du & Liu, 2013)。

所有统计分析均在SPSS 15.0 (SPSS, Chicago, USA)环境下进行, 作图采用Origin Pro 2016 (OriginLab Corporation, Massachusetts, USA)。

2 结果

2.1 环境因子对比

根据两站点多年年均水热情况的初步判定, 当雄站年平均气温和生长季平均气温高于海北站, 相对干暖, 而海北相对冷湿。研究时段(2004–2008年)

内两地区年平均气温与多年平均气温相比较为相似, 虽然当地气象站数据显示海北站多年平均年降水量高于当雄站, 但研究期内除了2006年外, 两站年降水量没有多大差异(图2F)。从两站点主要的气象因子和生物因子5年季节变化趋势(图3)可以看出, 灌丛与草甸的 PAR (图3A)、 T_a (图3B)以及5 cm T_s (图3C)的季节动态总体呈单峰曲线, 变化不明显, 但逐年的方差分析都是草甸显著高于灌丛($p < 0.05$)。两个站点的月 PPT (图3E)存在较大差异, 每一年都有波动。海北站 PPT 波动要小于当雄站, 各月份降水量分布相对均匀。此外, 海北站 T_a 和 PPT 的年际变异系数都较小, 尤其生长季节变异系数更小(图2H), 当雄 T_a 变异系数也较小且与海北基本持平, 但当雄的 PPT 年际变异系数较大, 是海北的2倍, 生长季差异更大, 达6倍左右。这说明即使这5年间两站点降水总量相差不多, 但当雄站的降水变异显著高于海北, 降水年际分布不均匀。月平均 VPD (图3D)和月平均 SWC (图3E)都是随 PPT 的变化而呈现显著的季节差异, VPD 和 SWC 随着降雨的变化呈现相反的变化趋势, 前者几乎全年都是草甸显著大于灌丛($p < 0.05$), 后者全年灌丛高于草甸, 生长季节更为显著($p < 0.05$)。显著不同的是, 灌丛在4月进入生长季后 SWC 就基本达到生长季高值区, 受降水量影响不大, 而草甸 SWC 要在最大降水月(7–8月)才能达到高值期, 而且与降水量有约1个月的迟滞期。从平均值来看,

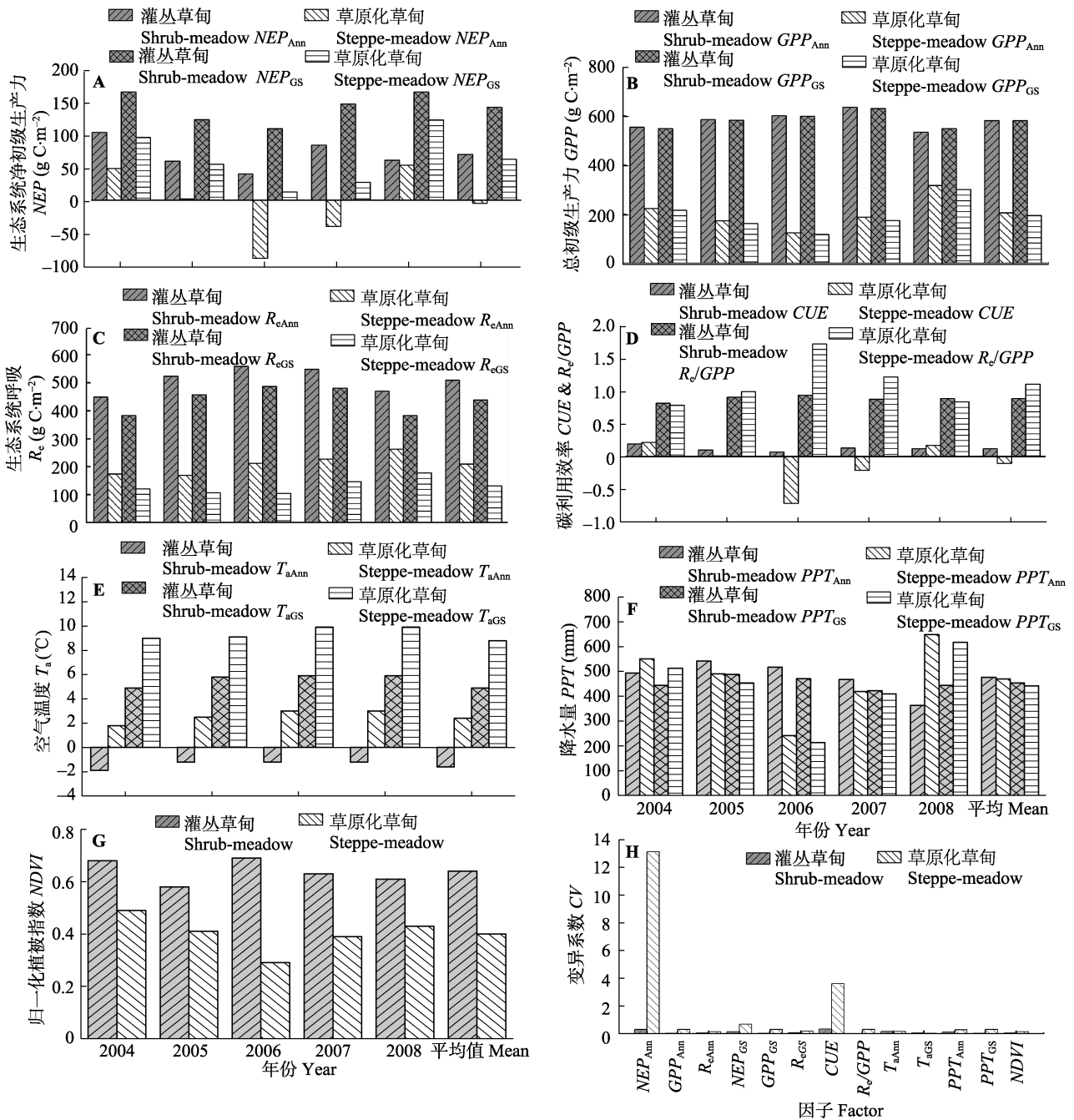


图2 高寒灌丛草甸和草原化草甸生长季节(GS)和年际(Ann) CO₂通量(包括生态系统净初级生产力(NEP)、总初级生产力(GPP)和生态系统呼吸(R_e))的总值、环境因子(平均气温(T_a)和降水总量(PPT))以及年际碳利用效率(CUE)、R_e/GPP、归一化植被指数(NDVI)以及各因子年际变异系数(CV)对比。

Fig. 2 Comparison of annual (Ann) and growing season (GS) accumulative values of CO₂ fluxes (including net ecosystem productivity (NEP), gross primary productivity (GPP) and ecosystem respiration (R_e)) and environmental factors (including mean air temperature (T_a) and total precipitation (PPT)) as well as annual carbon use efficiency (CUE), R_e/GPP, normalized difference vegetation index (NDVI) and coefficients of variation (CV) of these factors in the alpine shrub-meadow and steppe-meadow.

海北的生长季SWC是当雄的2.6倍。综上所述,海北站低温、湿润,受湿润季风气候影响,而当雄站相对温暖、干旱、降水变异性强且分布不均、辐射更强,属于半干旱高原大陆性季风气候。

NDVI在一定程度上可以表示植被冠层的变化

趋势(Nagler *et al.*, 2005),图3F是灌丛和草甸每一年的月平均NDVI,两站点NDVI的变化趋势基本保持一致,在生长季均呈现单峰曲线变化,但在数值上草甸要显著低于灌丛($p < 0.001$)。灌丛的NDVI最大值(图2G)显著大于草甸($p < 0.01$),且年际变异系数较小。

2.2 CO₂ 通量对比

2.2.1 CO₂ 通量季节动态

图4A–4C显示了两个生态系统的NEP、GPP和R_e的季节动态。NEP在非生长季都是处于净碳释放的状态，而在生长季的大部分时间处于净碳吸收的状态。在生长季前期两个生态系统的净碳释放量是逐渐增加的，表明在返青前R_e占主导作用，灌丛的R_e高于草甸。随着植被冠层的发育和盖度增加，碳

吸收加速，两生态系统均是6月上旬左右突破零线后进入“碳汇”状态，但草甸具有较大的变异，如在2007和2008年。在生长季中期(7–8月)吸收值达到最大值，这与NDVI的动态变化是一致的(图3F)，进入生长季末期(9–10月)碳吸收量逐渐降低，直至突破零线进入“碳源”状态，随后生态系统进入休眠期，即非生长季(图4A)。灌丛进入休眠期的时间要早于草甸。灌丛和草甸年均碳吸收天数

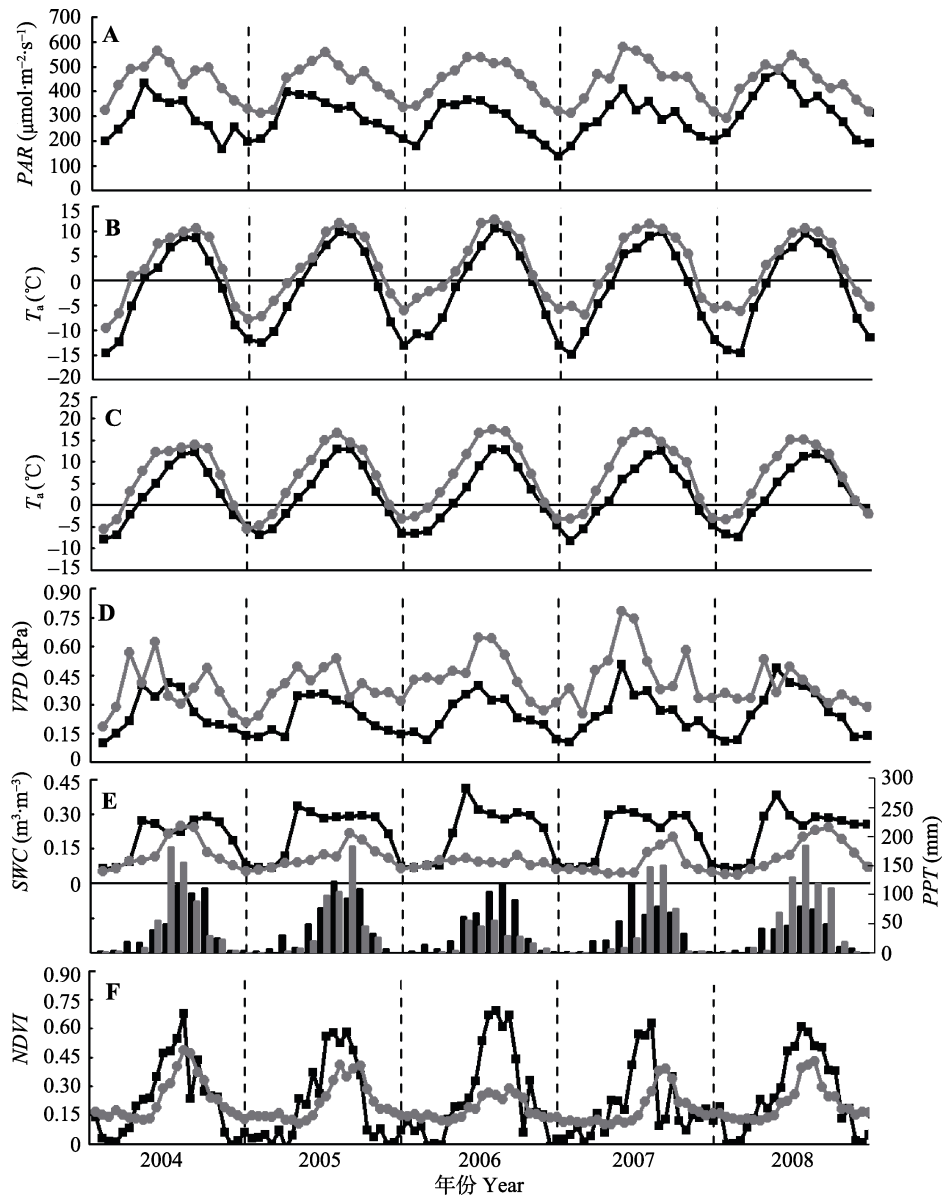


图3 2004–2008年高寒灌丛草甸和草原化草甸月平均光合有效辐射(A, PAR , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)、月平均空气温度(B, T_a , $^{\circ}\text{C}$)、月平均5 cm土壤温度(C, T_s , $^{\circ}\text{C}$)、月平均饱和水汽压差(D, VPD , kPa)、月平均5 cm土壤含水量(E, SWC , $\text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$)、月降水量(E, PPT , mm)和归一化植被指数(F, $NDVI$)16天平均值的季节动态。黑色点线和黑色柱形图代表灌丛草甸，灰色点线和灰色柱形图代表草原化草甸。

Fig. 3 Seasonal dynamic of monthly average photosynthetically active radiation (A, PAR , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), monthly average air temperature (B, T_a , $^{\circ}\text{C}$), monthly average soil temperature at a depth of 5 cm (C, T_s , $^{\circ}\text{C}$), monthly average vapor press deficit (D, VPD , kPa), monthly average soil water content at a depth of 5 cm (E, SWC , $\text{m}^3\cdot\text{m}^{-3}$), and monthly total precipitation (E, PPT , mm), 16-day mean normalized difference vegetation index (F, $NDVI$) in the alpine shrub-meadow and steppe-meadow from 2004 to 2008. The black squares and histograms represent the shrub-meadow and the grey circles and histograms denote the steppe-meadow.

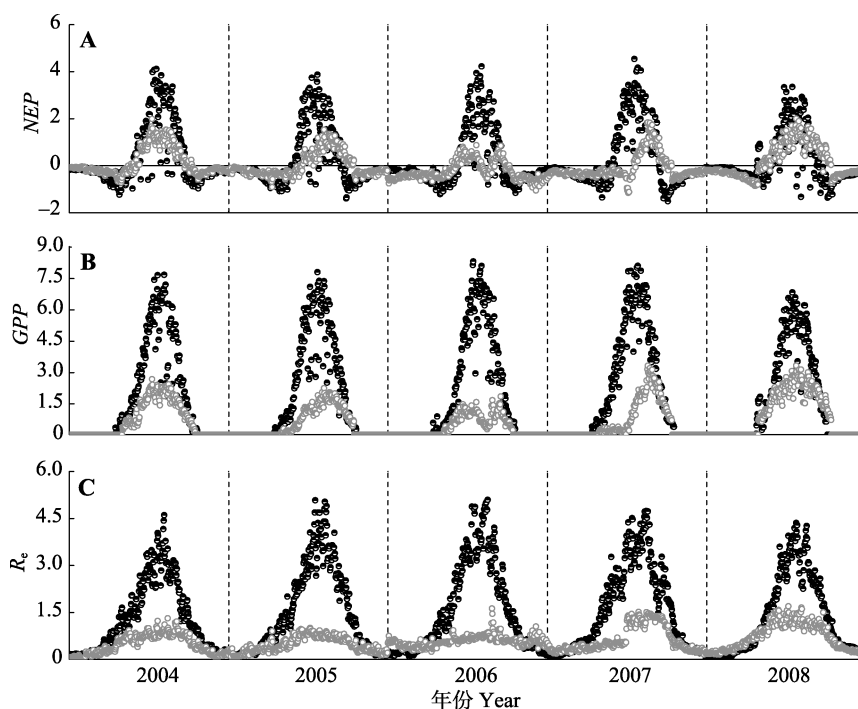


图4 2004–2008年高寒灌丛草甸和草原化草甸生态系统净初级生产力(*NEP*, **A**), 总初级生产力(*GPP*, **B**)和生态系统呼吸(*R_e*, **C**)日值($\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$)的季节变化动态。灰色点代表草原化草甸, 黑色点代表灌丛草甸。

Fig. 4 Seasonal patterns of daily ($\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$) values of net ecosystem productivity (*NEP*, **A**), gross primary productivity (*GPP*, **B**) and ecosystem respiration (*R_e*, **C**) for the alpine shrub-meadow and the steppe-meadow from 2004 to 2008. The black solid circles represent shrub-meadow and the grey hollow circles denote steppe-meadow.

(*CUP*)分别为108和115天, 虽然草甸具有稍长的碳吸收天数但更具有较大的变异系数, 其大小是灌丛的5倍。在研究期所有年份的生长季, 灌丛生态系统碳吸收值要高于草甸, 两个生态系统CO₂最大吸收日值分别在2004年7月(灌丛)和2008年7月(草甸), 其值分别为5.05和2.0 $\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 。

*GPP*的季节动态与*NDVI*基本保持一致(图3F, 图4B), 高峰时期分别出现在7月中旬(灌丛)和8月中旬(草甸), 最大值分别出现在2004年7月(8.43 $\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, 灌丛)和2007年8月(3.30 $\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, 草甸), 并且灌丛各年份最大值均要高于草甸。生长季节灌丛生态系统的*GPP*日值也要明显高于草甸生态系统, 草甸的*GPP*启动增长的时间要晚于灌丛(图4B), 但呈现快速增加的时间(2007年除外)基本相同。图4C是*R_e*的季节动态, 两个生态系统各年份*R_e*均是生长季高于非生长季, 并且灌丛明显高于草甸。

2.2.2 CO₂通量年际动态

草甸的*NEP*累计值比灌丛要小得多, 且两者之间存在较大的季节和年际间差异(图2A; 图4A)。灌丛都是在7、8月份开始大于0, 直到12月份*NEP*累计值仍然大于0, 说明灌丛在下半年一直处于“碳汇”状态, 但是草甸2006和2007年的*NEP*累计值全年

都处于持续低于0的“碳源”状态。灌丛连续5年都持续为“碳汇”, 其中2004年累计值最高, 为103.28 $\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, 5年平均值为69.59 $\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, 变异系数为0.35 (图2H)。而草甸生态系统5年内有3年“碳汇”, 2年“碳源”, 最大“碳汇”年份是2008年, *NEP*累计值为53.67 $\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, 最大“碳源”年是2006年, *NEP*累计值为-87.70 $\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, 5年*NEP*年际平均值为-4.55 $\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$, 变异系数是13.18 (图2H), 基本处于微小“碳源”状态。虽然两生态系统年际源/汇动态存在较大差异, 但在整个生长季尺度上两生态系统都是“碳汇”, 只是灌丛CO₂净吸收量要高于草甸(图2A)。

草甸的*GPP*和*R_e*累计值都明显低于灌丛(图2B、2C), 其中2006年最低。即使是在水分最好, *GPP*和*R_e*达到了极大值的2008年, 草甸仍低于灌丛。草甸的*GPP*和*R_e*还具有较高的年际变异系数。灌丛的碳利用效率($CUE = NEP/GPP$)稍高于草甸, 如果遇到雨水较多的年份, 草甸*CUE*会大于灌丛, 但若是遇到干旱就会出现*CUE*为负值的情况。除此之外, 两生态系统都是*R_e/GPP*值高于*CUE*值, 说明光合作用所固定的CO₂主要被生态系统呼吸所释放(图2D)。

2.3 环境因子对CO₂通量季节变异的影响

2.3.1 生长季节生物环境因子对CO₂通量的影响

可用SEM来确定NEP及其组分(GPP和R_e)的主要环境限制因子及其相对贡献量。草甸CO₂通量的影响因子路径要比灌丛复杂。在生长季, 灌丛NEP有2个显著直接影响因子T_a和NDVI, 以及不显著影响因子SWC, 相对贡献量分别为0.60、0.25和-0.13, T_a的贡献量最大(图5A), 草甸NEP有3个显著的直接影响因素SWC、NDVI和T_a, 其中SWC和NDVI是主要控制因子(图5B)。灌丛GPP主要受T_a、NDVI和SWC影响, 其中T_a是最主要的限制因子(图5C), 草甸

GPP同样显著受这3个因子的直接影响, 但贡献量的大小正好相反, 其中SWC是主要限制因子(图5D)。R_e的影响因子要比GPP简单些, 两生态系统的R_e都只受GPP和T_s的显著直接影响, 并且最大贡献者都是GPP(图5C、5D)。其他因子如PPT、T_s等都是通过间接作用显著影响两生态系统NEP及其组分。在SEM中, 环境因子对灌丛和草甸NEP的解释量(R²)分别为75%和83%, 对GPP的解释力分别为88%和77%, 对R_e的解释力分别为95%和74%。

NDVI是两个生态系统CO₂通量主要的生物影响因子, 在草甸直接受SWC、T_a和PAR的显著影响,

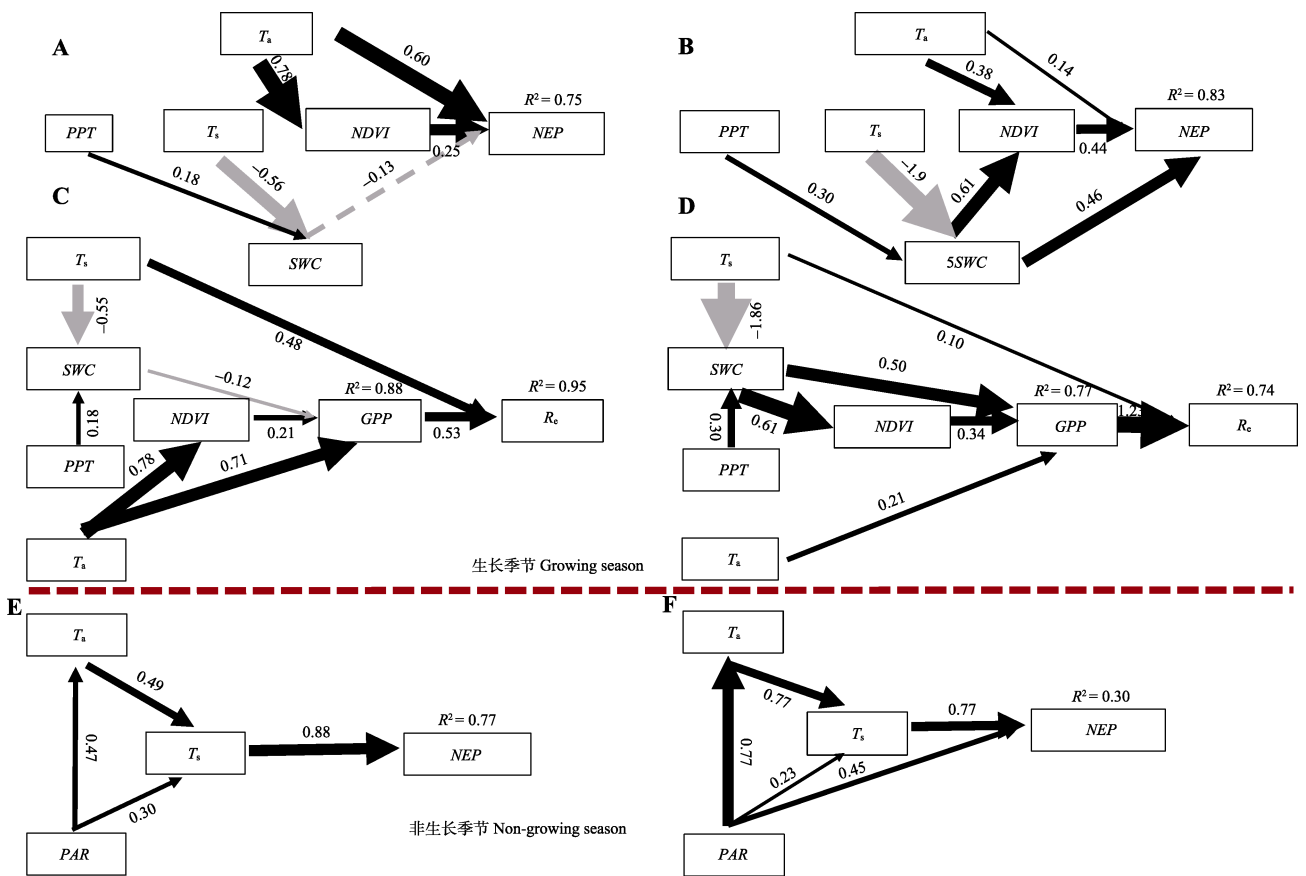


图5 高寒灌丛草甸和草原化草甸2004–2008年16天平均生物和环境影响因子(气温, T_a, °C; 5 cm土壤温度, T_s, °C; 5 cm土壤含水量, SWC, m³·m⁻³; 降水量PPT, mm; 光合有效辐射, PAR, μmol·m⁻²·s⁻¹; 归一化植被指数, NDVI)对CO₂通量(净初级生产力, NEP, g C·m⁻²·d⁻¹; 总初级生产力, GPP, g C·m⁻²·d⁻¹; 生态系统呼吸, R_e, g C·m⁻²·d⁻¹)的结构方程模型图。A, C, E, 海北高寒灌丛草甸。B, D, F, 当雄高寒草原化草甸。A, B, C, D, 生长季节。E, F, 非生长季。黑色箭头是正相关, 灰色箭头是负相关, 实线箭头表示p ≤ 0.05, 虚线箭头表示p > 0.05, 箭头上的数字代表途径系数, 箭头的宽窄代表途径系数的大小。

Fig. 5 Path diagrams illustrating the effects of 16-day mean biotic and abiotic factors (air temperature, T_a, °C; soil temperature at the depth of 5 cm, T_s, °C; soil water content at the depth of 5 cm, SWC, m³·m⁻³; precipitation, PPT, mm; photosynthetically active radiation, PAR, μmol·m⁻²·s⁻¹; normalized difference vegetation index, NDVI) on 16-day mean CO₂ fluxes (net ecosystem productivity, NEP, g C·m⁻²·d⁻¹; gross primary productivity, GPP, g C·m⁻²·d⁻¹ and ecosystem respiration, R_e, g C·m⁻²·d⁻¹) during the growing season (A–D) and non-growing season (E, F) from 2004–2008 in the alpine shrub-meadow (A, C, E) and steppe-meadow (B, D, F). The grey solid arrows represent significantly negative correlation and the black solid arrows denote significantly positive correlation (p ≤ 0.05). The dashed arrows represent non-significantly correlation (p > 0.05). Data on the arrows are the standardized SEM coefficients. The thickness of the arrows reflects the magnitude of the standardized SEM coefficient.

但是在灌丛只受 T_a 的显著直接影响。 PPT 、 T_s 等因子虽然没有直接影响 CO_2 通量和 $NDVI$, 但能通过影响 T_a 、 SWC 和 $NDVI$ 等因子间接显著影响 CO_2 通量的变化。

2.3.2 非生长季节环境因子对 CO_2 通量的控制

在非生长季节, 两生态系统没有光合作用, 只有呼吸作用, NEP 只是生态系统呼吸作用释放的 CO_2 量。两生态系统 NEP 都是受 T_s 显著直接影响, 并受 T_a 和 PAR 的间接影响(图5E、5F), 唯一不同的就是在草甸中 PAR 也直接显著影响 NEP 。主要影响因子对灌丛和草甸非生长季 NEP 的解释力分别为77%和30%。

2.4 年际 NEP 的影响因子

两生态系统年际 NEP 与年 CUE 和 $NDVI$ 具有显著线性相关性, NEP 随着 CUE 和 $NDVI$ 的增大而增加, 而且 CUE 的相关性高于 $NDVI$ (图6)。从图5中还可以看出两生态系统中年 CUE 和 $NDVI$ 量级具有明显差异, 即灌丛大于草甸, 这也间接说明为什么灌丛年际 CO_2 吸收能力强于草甸。利用逐步回归方程来分析两生态系统 CUE 的影响因子, 得到的逐步回归方程式如下:

$$CUE = 0.002PPT + 0.984NDVI - 1.248$$

$$(p = 0.002, \text{Adj. } R^2 = 0.79) \quad (5)$$

年际 PPT 和 $NDVI$ 共同解释 CUE 79%的年际变化, 这也就是说两生态系统 CUE 和 NEP 的差异是由 PPT 和 $NDVI$ 共同导致的。并且草甸受年 PPT 的影响更加明

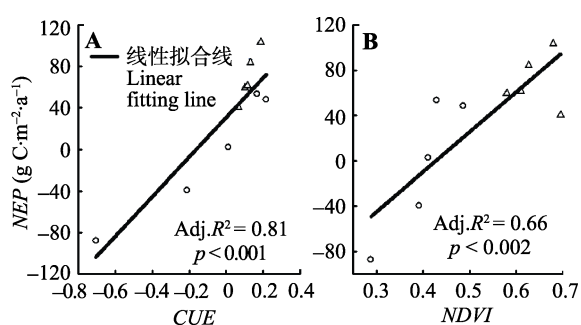


图6 2004–2008年两生态系统年累积净初级生产力 NEP ($g \cdot C \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$)与年碳利用效率 CUE (A)、年归一化植被指数 $NDVI$ (B)的相关关系。 \triangle 海北高寒灌丛草甸。 \circ 当雄高寒草原化草甸。Adj. R^2 , 调整过的决定系数。

Fig. 6 The correlative relationships of annual accumulative net ecosystem productivity (NEP , $g \cdot C \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$) with annual carbon use efficiency (CUE , A) and normalized difference vegetation index ($NDVI$, B) from 2004 to 2008. Hollow triangles represent the alpine shrub-meadow in Haibei (\triangle) and hollow circles denote the alpine steppe-meadow in Damxung (\circ). Adj. R^2 , adjusted coefficient of determination.

显, 图2A和2F数据可看出年际 NEP 随着年 PPT 的增加而增大, 2006年最为干旱, 因此是最大的“碳源”年, 相反, 2008年最湿润, 是最大的“碳汇”年。

3 讨论

对青藏高原东部湿润的灌丛草甸和腹地半干旱气候条件下的草原化草甸 CO_2 通量的季节变化进行比较, 前者主要受温度限制, 而后者主要受土壤水分和温度共同限制。尽管研究期内两地生态系统的年降水量和生长季降水量没有明显差异, 草原化草甸的生长季平均温度还较高, 但土壤水分明显低于灌丛草甸, 水分和温度耦合的协调度不高, 导致了草原化草甸的 GPP 和 NEP 都比灌丛草甸低得多, 灌丛草甸是“碳汇”, 而草原化草甸是碳中性生态系统。本研究结果很好地验证了限制因子定律。

3.1 CO_2 通量的比较

尽管草甸比灌丛具有较高的温度和辐射条件, 研究期的年降水总量差异不大, 但土壤水分条件较差, 植被指数 $NDVI$ 也较低, 这造成高原腹地半干旱气候条件下的草甸草原的 NEP 及其分量都低于高原东部湿润的灌丛。虽然草甸生长季节5年平均值是碳汇($62.64 \text{ g } C \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$), 但其年际总量平均值基本维持碳平衡状态($-4.55 \text{ g } C \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$), 远低于生长季平均($141.22 \text{ g } C \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$)和年际平均($69.59 \text{ g } C \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$)均是“碳汇”作用的灌丛。因为降水变异较大, 植被稀疏(Ma *et al.*, 2010), 草原土的持水性较差, 温度较高和风速较大等多重因子的影响导致蒸发较为强烈, 土壤水分有效性较低, 导致半干旱高寒草甸年际 NEP 在“碳源”和“碳汇”之间转换, 而这种情况在其他草地生态系统, 例如内蒙古(Liu *et al.*, 2012)、加拿大(Flanagan, 2002)和欧洲(Gilmanov *et al.*, 2007)也是常见的。这种现象的发生是由水分的可利用性(有效性)和初级生产力的大小所决定的(Liu *et al.*, 2012)。高寒灌丛连续5年生长季节和年际 NEP 都高, 主要归因于该生态系统具有较高的植被指数以及充足水分条件下较低温度和较高的太阳辐射, 这种条件有利于生态系统光合作用固定较多的 CO_2 以及低温下较小的碳消耗(Saito *et al.*, 2009)。另外, 海北站的高寒草甸生态系统 CO_2 净吸收量也较高(赵亮, 2006), 说明水分条件对于高寒草甸生态系统的碳收支是非常重要的。而当雄的草原化草甸年降水量年际变异大, 土壤水分含量较低, 导致了 NEP 的巨

大波动。虽然本研究中两生态系统年固碳能力差异较大,但与欧洲20多个草地生态系统(Gilmanov *et al.*, 2007)以及美国南部大草原(Meyers, 2001) *NEP*年际值变异范围相当。

3.2 CO₂通量季节变异控制因子的比较

3.2.1 气候因子的控制

两站点虽然都地处高海拔青藏地区,但环境条件有一定差异,为对比两类生态系统CO₂通量及其限制因子提供了良好的平台。在众多的环境因子中,*T_a*和*SWC*直接影响着*NEP*和*GPP*生长季节的变异,但对两生态系统的影响效果却不同。东部灌丛草毡土的水分含量达到30%以上,远高于高原腹地的草原土,而且生长季开始就处于比较稳定的高值,受降水量的影响没有草原土那么大,因此,*NEP*和*GPP*主要受温度限制,而受水分影响较小,反之,草甸的*NEP*和*GPP*主要受土壤水分限制,其次受温度限制。这种差异的原因一方面源于海北年降水量在生长季分布相对较均匀,而温度和光强低于当雄,这在一定程度上减少了较高温度和高辐射所带来的水分损失,降低了该地区的干旱程度;另一方面,灌丛植被根系要深于草甸植被根系,降低了植被根系对表层土壤干旱的敏感性,缓解表层土壤水分的缺失对根系的影响(Wolf *et al.*, 2011)。而这种环境条件的差异也造就了当雄草甸CO₂通量具有较大的变异性,同时也源于该站的*SWC*和*PPT*都具有较大的年际和季节变异(Zhao *et al.*, 2017)。低温是高寒生态系统最为普遍的环境影响因子(Kato *et al.*, 2004; Saito *et al.*, 2009),它通过影响生态系统的生态过程,例如冠层发育(Wan *et al.*, 2009)、蒸散速率(Polley *et al.*, 2006)和土壤水分(Zhou *et al.*, 2007)等来影响CO₂通量及其对气候变化的响应(Wang *et al.*, 2011)。但如果辐射加强、温度持续升高以及干旱频繁发生,那么水分胁迫就会成为植被生长的限制因子,这是因为干旱的土壤会减少组织和细胞中水分的供应(Fu *et al.*, 2006)。而东部灌丛生态系统温度和水分季节和年际变异都较小,这也是为什么其CO₂通量季节和年际变异性较小的原因。

两生态系统*R_e*生长季节变异都与*GPP*和*T_s*显著正相关,且*GPP*的相关性要强于*T_s*,揭示了*GPP*和*T_s*是高寒草地生态系统*R_e*季节变异的主要决定因素。这一结果与*CUE*和*R_e/GPP*的比例也是相一致的,两生态系统光合作用所固定的CO₂平均80%以上甚至更

多都因为呼吸而被排放,只有10%左右被固定。*GPP*和*R_e*季节动态的相关性在很多研究中都有发现(Lasslop *et al.*, 2010; Yu *et al.*, 2013),*GPP*是呼吸的主要供应基质,必然会影响*R_e*季节和年际变化,这表明*GPP*和*R_e*的环境控制因子在季节和年际动态过程上具有一定的相似性。两生态系统非生长季节由于温度过低和地上光合器官枯萎而停止光合作用,因此*NEP*就只有微弱的呼吸作用且都直接受*T_s*的影响,而*T_a*和*PAR*显著影响*T_s*的变化。当雄高寒草甸生态系统较高的太阳辐射也会对*R_e*造成直接的影响,这是因为较高的*PAR*可以缓解低温对*R_e*的限制,促进生态系统呼吸。

3.2.2 NDVI的影响

*NDVI*代表植被冠层的发育程度,是重要的控制CO₂通量的生物因子(Polley *et al.*, 2010),常用作叶面积指数(*LAI*)的代用指标表征植物叶片吸收光能和植被固定CO₂的能力,在一定程度上可以确定*GPP*(Ge *et al.*, 2011)。本研究中无论从季节动态还是年际动态的影响因子分析中都显示*NDVI*与*NEP*是显著正相关的,这说明两生态系统碳吸收量是受植被冠层变化影响的。Jia等(2014)也发现*LAI*可以解释*NEE* 45%以及*GPP* 65%的变化。而且相似的*GPP-LAI*和*NEP-LAI*关系的报道在其他草地生态系统也有发现(Flanagan, 2002; Yang *et al.*, 2011),进一步说明了植被发育和冠层对碳平衡的重要控制作用。

3.3 年际NEP差异的影响因子

不同草地生态系统年际*NEP*差异的原因是比较复杂的,这主要是因为它受到草地植被类型、生物环境因子以及草地管理策略(施肥、刈割和放牧等)等多方面因素的影响(Jensen *et al.*, 2017),水热因子的配合尤为关键。我们的数据表明,两生态系统年际CO₂吸收能力主要取决于*NDVI*和碳利用效率。*NDVI*的大小差异决定了两生态系统在年际和季节光合固碳量上的差异,因为有灌丛存在的草甸要比只有草本植物的草原化草甸具有更高的冠层盖度和层次分化,从而表现出更高的生产力和碳固定能力(Yashiro, 2010)。但是从另一方面来讲,高*NDVI*在促进*GPP*的同时也会导致较高的*R_e*,很难确定是否有高的*NEP*,其大小主要取决于其组分*GPP*和*R_e*所占的比例(Lu *et al.*, 2017)。有研究表明,*NEP*的大小不取决于*GPP*或者*R_e*,而是由*CUE*决定的(Adrianv &

Michaell, 2009; Peichl *et al.*, 2010)。在我们所研究的两个生态系统中, *CUE* 的大小对 *NEP* 也起到了决定性作用, 而所有影响 *CUE* 的因子也成了决定 *NEP* 大小的因子。逐步回归结果显示年降水量和年际 *NDVI* 对两生态系统 *CUE* 起着决定性作用, *CUE* 随着年降水量和 *NDVI* 的增加而增加。无论从降水量还是降水的季节分布均匀性来看, 灌丛草甸都优于草甸化草甸, 加之又具有高的 *NDVI*, 这在一定程度上解释了为什么高寒灌丛的 *NEP* 会高于高寒草原化草甸。此外, 水热因子的匹配程度也是影响生态系统 *GPP* 和 *NEP* 的关键因子, 高原东部湿润区灌丛草甸的土壤水分从4月开始就保持高的水平, 与降水高峰期的土壤水分基本持平, 在生长季盛期能保持水热同步, 而半干旱区的草原化草甸土壤水分受降水量影响较大且出现时间上的迟滞性, 植被生产力受到水分和温度的共同限制, 水热匹配程度较低, 这也是该生态系统 *NEP* 低于东部灌丛草甸的重要原因。

4 结论

受高原季风气候影响, 由于湿润程度和水热匹配性的差异, 青藏高原东部高寒灌丛草甸和腹地高寒草原化草甸两生态系统的生产力和固碳能力呈现显著差异。东部湿润区高寒灌丛草甸是生产力较高的“碳汇”, 而高原腹地半干旱区的草原化草甸生产力低下, 处于碳平衡状态, 但其源/汇动态极不稳定, 具有较大的年际变异性。两种生态系统 *NEP* 差异主要取决于 *NDVI* 和碳利用效率, 而 *NDVI* 和年降水量是决定两生态系统碳利用效率的关键因子。两地区 CO₂ 通量除了量级上的差异外, 其主要限制因子也有明显差异。 *NDVI* 是直接显著影响两生态系统 *NEP* 和 *GPP* 变化的主要生物因子, 水、热季节变化及其协调程度是影响其大小和季节变异的主要环境因子。灌丛草甸主要受温度限制, *NEP* 和 *GPP* 主要受 T_a 的直接影响, 生长季水热协调程度高, 生产力高, 草原化草甸则是以水分限制为主, 受 *SWC* 和 T_a 的共同影响, 但水热匹配程度较低, 由于干旱的影响, 生产力常较低。两生态系统生长季节 R_e 主要受 *GPP* 和 T_s 的直接影响, *GPP* 的影响要大于 T_s , 非生长季节 R_e 主要受 T_s 影响。上述结果表明, 高寒生态系统 CO₂ 通量都是受温度限制, 但在水分梯度上, 水分的限制及其与温度的协调程度也是影响生态系统生产力和碳固定的决定因素。

参考文献

- Adams JM, Faure H, Fauredenard L, Mcglade JM, Woodward FI (1990). Increases in terrestrial carbon storage from the Last Glacial Maximum to the present. *Nature*, 348, 711–714.
- Adrianv R, Michaell G (2009). Why is marsh productivity so high? New insights from eddy covariance and biomass measurements in a Typha marsh. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149, 159–168.
- Cai JB, Liu J, Xu D, Shi BC (2008). Sensitivity analysis of winter wheat shortage diagnostic index based on the principle of path analysis. *Journal of Hydraulic Engineering*, 39(1), 83–90. [蔡甲冰, 刘钰, 许迪, 史宝成 (2008). 基于通径分析原理的冬小麦缺水诊断指标敏感性分析. 水利学报, 39(1), 83–90.]
- Cao XS (2011). A SEM-based study on urban community resident's travel behavior in Guangzhou. *Acta Geographica Sinica*, 66, 167–177. [曹小曙 (2011). 基于结构方程模型的广州城市社区居民出行行为. 地理学报, 66, 167–177.]
- Chai X, Shi PL, Zong N, Niu B, He YT, Zhang XZ (2017). Biophysical regulation of carbon flux in different rainfall regime in a northern Tibetan alpine meadow. *Journal of Resources and Ecology*, 8, 30–41.
- Deyn GBD, Cornelissen JHC, Bardgett RD (2008). Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, 11, 516–531.
- Du Q, Liu H (2013). Seven years of carbon dioxide exchange over a degraded grassland and a cropland with maize ecosystems in a semiarid area of China. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 173, 1–12.
- Flanagan LB (2002). Seasonal and interannual variation in carbon dioxide exchange and carbon balance in a northern temperate grassland. *Global Change Biology*, 8, 599–615.
- Fu YL, Yu GR, Sun XM, Li YN, Wen XF, Zhang LM, Li ZQ, Zhao L, Hao YB (2006). Depression of net ecosystem CO₂ exchange in semi-arid *Leymus chinensis* steppe and alpine shrub. *Agricultural and Forest Meteorology*, 137, 234–244.
- Gao YX (1980). Principles and basis of soil classification in Tibet. *Tibet Journal of Agriculture Science*, 1, 18–30. [高以信 (1980). 西藏土壤分类的原则和依据. 西藏农业科技, 1, 18–30.]
- Ge ZM, Kellomäki S, Zhou X, Wang KY, Peltola H (2011). Evaluation of carbon exchange in a boreal coniferous stand over a 10-year period: An integrated analysis based on ecosystem model simulations and eddy covariance measurements. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151, 191–203.
- Gilmanov TG, Soussana JF, Aires L, Allard V, Ammann C, Balzarolo M, Barcza Z, Bernhofer C, Campbell CL, Cernusca A (2007). Partitioning European grassland net ecosystem CO₂ exchange into gross primary productivity and ecosystem respiration using light response function analysis. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 121,

- 93–120.
- Gitta L, Markus R, Dario P, Andrew R, Almut A, Alan B, Paul S, Georg W (2010). Separation of net ecosystem exchange into assimilation and respiration using a light response curve approach: Critical issues and global evaluation. *Global Change Biology*, 16, 187–208.
- Gu S (2003). Short-term variation of CO₂ flux in relation to environmental controls in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Geophysical Research*, 108(D21), 4670. DOI:10.1029/2003JD003584.
- Guo Q, Li S, Hu Z, Zhao W, Wang M (2015). Response of gross primary productivity to water availability at different temporal scales in a typical steppe in Inner Mongolia temperate steppe. *Journal of Desert Research*, 35, 616–623.
- Hoff JHV (1898). Über die zunehmende bedeutung der anorganischen chemie. Vortrag, gehalten auf der 70. Versammlung der gesellschaft deutscher naturforscher und rzte zu düsseldorf. *Zeitschrift Für Anorganische Chemie*, 18, 1–13.
- Jensen R, Herbst M, Friborg T (2017). Direct and indirect controls of the interannual variability in atmospheric CO₂ exchange of three contrasting ecosystems in Denmark. *Agricultural and Forest Meteorology*, 233, 12–31.
- Jia X, Zha TS, Wu B, Zhang YQ, Gong JN, Qin SG, Chen GP, Qian D, Kellomäki S, Peltola H (2014). Biophysical controls on net ecosystem CO₂ exchange over a semiarid shrubland in northwest China. *Biogeosciences*, 11, 4679–4693.
- Jongen M, Unger S, Santos PJ (2014). Effects of precipitation variability on carbon and water fluxes in the understory of a nitrogen-limited montado ecosystem. *Oecologia*, 176, 1199–1212.
- Kato T (2004). Seasonal patterns of gross primary production and ecosystem respiration in an alpine meadow ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Geophysical Research*, 109.
- Kato T, Hirota M, Tang YH, Cui XY, Li YN, Zhao XQ, Oikawa T (2005). Strong temperature dependence and no moss photosynthesis in winter CO₂ flux for a *Kobresia* meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Soil Biology & Biochemistry*, 37, 1966–1969.
- Kato T, Tang Y, Gu S, Cui XY, Hirota M, Du MY, Li YN, Zhao XQ, Oikawa T (2004). Carbon dioxide exchange between the atmosphere and an alpine meadow ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 124, 121–134.
- Knapp AK, Fay PA, Blair JM, Collins SL, Smith MD, Carlisle JD, Harper CW, Danner BT, Lett MS, McCarron JK (2002). Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland. *Science*, 298, 2202–2205.
- Lasslop G, Reichstein M, Papale D, Richardson AD, Arneth A, Barr A, Stoy P, Wohlfahrt G (2010). Separation of net ecosystem exchange into assimilation and respiration using a light response curve approach: Critical issues and global evaluation. *Global Change Biology*, 16, 187–208.
- Li D (2005). A primary study on CO₂ emission from Alpine *Potentilla fruticosa* scrub meadow ecosystem. *Acta Agrestia Sinica*, 13(2), 4–9. [李东 (2005). 海北高寒灌丛草甸生态系统CO₂释放的初步研究. *草业科学*, 13(2), 4–9.]
- Li HQ, Zhang FW, Li YN, Wang JB, Zhang LM, Zhao L, Cao GM, Zhao XQ, Du MY (2016). Seasonal and inter-annual variations in CO₂ fluxes over 10 years in an alpine shrubland on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 228, 95–103.
- Li YN (2006). Seasonal variation of net ecosystem CO₂ exchange and its environmental controlling mechanisms of *Potentilla fruticosa* meadows in the Qinghai-Xizang Plateau. *Science in China Series. D Earth Sciences*, 36(A01), 163–173. [李英年 (2006). 青藏高原金露梅灌丛草甸净生态系统CO₂交换量的季节变异及其环境控制机制. *中国科学D辑地球科学*, 36(A01), 163–173.]
- Liu R, Li Y, Wang QX, Xu H, Zheng XJ (2011). Seasonal and annual variations of carbon dioxide fluxes in desert ecosystem. *Journal of Desert Research*, 31(1), 108–114. [刘冉, 李彦, 王勤学, 许皓, 郑新军 (2011). 盐生荒漠生态系统二氧化碳通量的年内、年际变异特征. *中国沙漠*, 31(1), 108–114.]
- Liu R, Pan LP, Jenerette GD, Wang QX, Cieraad E, Li Y (2012). High efficiency in water use and carbon gain in a wet year for a desert halophyte community. *Agricultural and Forest Meteorology*, 162, 127–135.
- Lu WZ, Xiao JG, Liu F, Zhang Y, Liu F, Lin GH (2017). Contrasting ecosystem CO₂ fluxes of inland and coastal wetlands: A meta-analysis of eddy covariance data. *Global Change Biology*, 23, 1180–1198.
- Lu YZ (1982). The draft of the soil classification in the Xizang. *Chinese Journal of Soil Science*, (5), 1–4. [卢耀曾 (1982). 《西藏土壤分类》草案. *土壤通报*, (5), 1–4.]
- Ma WL, Shi PL, Li WH, He YT, Zhang XZ (2010). Changes in individual plant traits and biomass allocation in alpine meadow with elevation variation on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Science China Life Science*, 53, 1142–1151.
- 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.
- Nagler PL, Cleverly J, Glenn E, Lampkin D, Huete A, Wan ZG, Shen ZC, Chai SY (2005). Predicting riparian evapotranspiration from MODIS vegetation indices and meteorological data. *Remote Sensing of Environment*, 94, 17–30.
- Peichl M, Leahy P, Kiely G (2010). Six-year stable annual uptake of carbon dioxide in intensively managed humid temperate grassland. *Ecosystems*, 14, 112–126.
- Piao SL, Tan K, Nan HJ, Ciais P, Fang JY, Wang T, Vuichard N, Zhu B (2012). Impacts of climate and CO₂ changes on the vegetation growth and carbon balance of Qinghai-Xizang grasslands over the past five decades. *Global and Planetary Change*, 98–99, 73–80.

- Polley HW, Emmerich W, Bradford JA, Sims PL, Johnson DA, Saliendra NZ, Svejcar T, Angell R, Frank AB, Phillips RL (2010). Physiological and environmental regulation of interannual variability in CO₂ exchange on rangelands in the western United States. *Global Change Biology*, 16, 990–1002.
- Polley HW, Mielnick PC, Dugas WA, Johnson HB, Sanabria J (2006). Increasing CO₂ from subambient to elevated concentrations increases grassland respiration per unit of net carbon fixation. *Global Change Biology*, 12, 1390–1399.
- Ruimy A, Jarvis PG, Baldocchi DD, Saugier B (1995). CO₂ fluxes over plant canopies and solar radiation: A review. *Advances in Ecological Research*, 26, 1–68.
- Ryan EM, Ogle K, Zelikova TJ, LeCain DR, Williams DG, Morgan JA, Pendall E (2015). Antecedent moisture and temperature conditions modulate the response of ecosystem respiration to elevated CO₂ and warming. *Global Change Biology*, 21, 2588–2602.
- Saito M, Kato T, Tang Y (2009). Temperature controls ecosystem CO₂ exchange of an alpine meadow on the northeastern Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 15, 221–228.
- Shi PL, Sun XM, Xu LL, Zhang XZ, He YT, Zhang DQ, Yu GR (2006). Net ecosystem CO₂ exchange and controlling factors in a steppe—*Kobresia* meadow on the Tibetan Plateau. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 49, 207–218.
- Street L, Shaver G, Williams M, Wijk MTV (2007). What is the relationship between changes in canopy leaf area and changes in photosynthetic CO₂ flux in arctic ecosystems? *Journal of Ecology*, 95, 139–150.
- Suyker AE (2003). Interannual variability in *NEE* of a native tallgrass prairie. *Global Change Biology*, 9, 255–265.
- Wan S, Xia J, Liu W, Niu S (2009). Photosynthetic overcompensation under nocturnal warming enhances grassland carbon sequestration. *Ecology*, 90, 2700–2710.
- Wang YF, Cui XY, Hao YB, Mei XR, Yu GR, Huang XZ, Kang XM, Zhou XQ (2011). The fluxes of CO₂ from grazed and fenced temperate steppe during two drought years on the Inner Mongolia Plateau, China. *Science of The Total Environment*, 410–411, 182–190.
- Wang YS, Chu, CJ (2011). A brief introduction of structural equation model and its application in ecology. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 337–344. [王西石, 储诚进 (2011). 结构方程模型及其在生态学中的应用. *植物生态学报*, 35, 337–344.]
- Wolf S, Eugster W, Potvin C, Potvin C, Buchmann N (2011). Strong seasonal variations in net ecosystem CO₂ exchange of a tropical pasture and afforestation in Panama. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151, 1139–1151.
- Xie ZL (1996). Analysis of the problem in path. *System Sciences and Comprehensive Studies in Agriculture*, 12(3), 161–167. [谢仲伦 (1996). 相关性通径分析问题剖析. *农业系统科学与综合研究*, 12(3), 161–167.]
- Xu L, Baldocchi DD (2004). Seasonal variation in carbon dioxide exchange over a Mediterranean annual grassland in California. *Agricultural and Forest Meteorology*, 123, 79–96.
- Xu X, Shi Z, Li DJ, Zhou XH, Sherry RA, Luo YQ (2015). Plant community structure regulates responses of prairie soil respiration to decadal experimental warming. *Global Change Biology*, 21, 3846–3853.
- Yang FL, Zhou GS, Hunt JE, Zhang F (2011). Biophysical regulation of net ecosystem carbon dioxide exchange over a temperate desert steppe in Inner Mongolia, China. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 142, 318–328.
- Yashiro Y (2010). The role of shrub (*Potentilla fruticosa*) on ecosystem CO₂ fluxes in an alpine shrub meadow. *Journal of Plant Ecology*, 3, 89–97.
- Yu GR, Zhu XJ, Fu YL, He HL, Wang QF, Wen XF, Li XR, Zhang LM, Zhang L, Su W (2013). Spatial patterns and climate drivers of carbon fluxes in terrestrial ecosystems of China. *Global Change Biology*, 19, 798–810.
- Yuan W, Luo Y, Richardson AD, Oren R, Luysaert S, Janssens IA, Ceulemans R, Zhou XH, Gruenwald T, Aubinet M, Berhofer C, Baldocchi DD, Chen J, Dunn AL, Deforest JL, Dragoni D, Goldstein AH, Moors E, Munger JW, Monson RK, Suyker AE, Star G, Scott RL, Tenhunen J, Verma SB, Vesala T, Wofsy SC (2009). Latitudinal patterns of magnitude and interannual variability in net ecosystem exchange regulated by biological and environmental variables. *Global Change Biology*, 15, 2905–2920.
- Zhao GS, Shi PL, Zong N, He YT, Zhang XZ, He HL, Zhang J (2017). Declining precipitation enhances the effect of warming on phenological variation in a semiarid Tibetan meadow steppe. *Journal of Resources and Ecology*, 8, 50–56.
- Zhao L (2006). Relations between carbon dioxide fluxes and environmental factors of *Kobresia humilis* meadows and *Potentilla fruticosa* meadows. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 26, 133–142. [赵亮 (2006). 青藏高原矮嵩草草甸和金露梅灌丛草甸CO₂通量变化与环境因子的关系. *西北植物学报*, 26, 133–142.]
- Zhao L, Li YN, Gu S, Zhao XQ, Xu SX, Yu GR (2005). Carbon dioxide exchange between the atmosphere and an alpine shrubland meadow during the growing season on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Integrative Plant Biology*, 47, 271–282.
- Zhou X, Wan S, Luo Y (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.

责任编辑: 陈世莘 责任编辑: 王 葳