

三江源区不同退化程度高寒草原土壤呼吸特征

温 军^{1,2*} 周华坤^{2**} 姚步青² 李以康² 赵新全² 陈 哲^{2,3} 连利叶¹
郭凯先¹

¹青海省水利水电科学研究所, 西宁 810001; ²中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008; ³中国科学院大学, 北京 100049

摘 要 为了研究高寒草原退化对土壤呼吸的影响, 对三江源区不同退化程度的高寒草原土壤呼吸进行了测定, 分析了土壤呼吸与生物量、土壤温度以及土壤湿度的相关性, 结果表明: 1)不同退化程度的高寒草原土壤呼吸均表现出一定的月动态, 这种月动态在不同退化程度间各有不同。2)高寒草原在退化演替序列上生长季平均土壤呼吸速率呈先增加后降低的变化趋势, 其中在中度退化程度下达到最高值($2.46 \pm 0.27 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 显著高于未退化($1.92 \pm 0.11 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)和重度退化($1.30 \pm 0.16 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)水平($p < 0.01$), 与轻度退化($2.22 \pm 0.19 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)无显著差异($p > 0.05$), 重度退化程度下呼吸速率显著低于其他退化水平($p < 0.01$)。3)地上生物量和土壤呼吸存在极显著线性正相关关系($p = 0.004$), 而地下生物量与土壤呼吸的相关性不很显著($p = 0.056$)。4)除重度退化外, 未退化、轻度退化和中度退化高寒草原土壤呼吸与土壤温度显著正相关; 土壤呼吸与土壤湿度的二项式拟合方程在轻度退化程度下达到显著水平($p < 0.05$), 而在未退化、中度退化和重度退化程度下均达到极显著水平($p < 0.01$)。

关键词 高寒草原, 草地退化, 土壤湿度, 土壤呼吸, 三江源区, 温度

Characteristics of soil respiration in different degraded alpine grassland in the source region of Three-River

WEN Jun^{1,2*}, ZHOU Hua-Kun^{2**}, YAO Bu-Qing², LI Yi-Kang², ZHAO Xin-Quan², CHEN Zhe^{2,3}, LIAN Li-Ye¹, and GUO Kai-Xian¹

¹Qinghai Institute of Water Resources and Hydropower, Xining 810001, China; ²Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; and ³University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Soil respiration is a major way that CO₂ is emitted into the atmosphere, and it is important in global change research. Our objective was to examine the effects of degradation on carbon flux in alpine grassland.

Methods We measured soil respiration rates in alpine grassland under four degrees of degradation (no, light, moderate, and heavy degradation) using a LI-8100A open-circuit soil carbon flux measuring system. We analyzed the relationship between soil respiration and soil temperature, as well as between soil respiration and soil moisture.

Important findings Soil respiration under each level of degradation showed a monthly dynamic, but it varied by degree of degradation. With an increase of degradation, average soil respiration of the growing season first increased and then decreased. The highest soil respiration occurred under the moderate level ($2.46 \pm 0.27 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), which was significantly higher than under no degradation ($1.92 \pm 0.11 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) and heavy degradation ($1.30 \pm 0.16 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$) ($p < 0.01$). There was no significant difference between the moderate degradation and the light degradation ($p > 0.05$). The respiration under heavy degradation was significantly lower than under the other degradation levels ($p < 0.01$). There was a significant positive linear correlation between aboveground biomass and soil respiration ($p = 0.004$), but not between soil respiration and underground biomass ($p = 0.056$). There was a significant positive correlation between soil respiration and soil temperature at each level except heavy degradation. There were correlations between soil respiration and soil moisture (binomial fitting) with no degradation as well as moderate and heavy degradation ($p < 0.05$), and it was significantly correlated with light degradation ($p < 0.01$).

Key words alpine grassland, grassland degradation, soil moisture, soil respiration, source region of Three-River, temperature

土壤是全球碳循环中一个重要的基础元素, 全球约有1 500 Pg C以有机质的形态储存于地球土壤中(Eswaran *et al.*, 1993; Fang *et al.*, 1996)。植物光合作用固定的碳35%–80%分配到地下, 土壤有机碳储量是陆地植被碳库的2–3倍(崔骁勇等, 2000; Schlesinger & Andrews, 2000; Ryan *et al.*, 2004), 作为陆地生态系统最大的碳库, 土壤在维持全球碳平衡中起着重要的作用, 在全球变化大背景下, 土壤碳储量的轻微变动会引起大气中CO₂浓度的巨大变化(Luo *et al.*, 2001; Johnston *et al.*, 2004)。

土壤呼吸是指未经扰动的土壤中产生CO₂的所有代谢作用, 主要包括根系的自养呼吸以及微生物和土壤动物的异氧呼吸, 占生态系统呼吸的60%–90%, 是大气与陆地生态系统碳循环第二大通量, 是土壤碳输出的主要途径(Schimel *et al.*, 2001), 因此, 土壤呼吸的测定对于预测不同生态系统碳收支起着关键性作用。

三江源地处青海省南部高原, 平均海拔3 500–4 800 m, 总面积36.3万km², 是世界屋脊——青藏高原的腹地, 是黄河、长江和澜沧江的源头水区, 有“中华水塔”之称(赵新全等, 2011)。三江源地区是我国最重要的生态功能区, 区内发育有丰富而独特的高寒植被, 是高寒生物自然种质资源库, 在涵养水源、固碳增汇、维持生物多样性等方面作用显著。近年来, 在气候变化和人类活动的共同影响下, 三江源地区草地退化、土地沙化、水土流失、河流径流减少、冰川萎缩和湖泊水位下降等生态与水资源问题日益严重, 退化面积估计为 7.0×10^6 hm² (马玉寿等, 2002), 其中, 中度以上退化面积占可利用草地面积的55.4%, 重度退化草地面积占退化草地面积的32.1% (陈国民, 2005; 尚占环等, 2006; 赵新全等, 2011), 对当地乃至我国社会经济的可持续发展造成了严重影响。同时, 草地退化亦将引起生态系统功能和碳收支格局的变化, 进而对局部乃至全球气候变化造成影响(吴力博等, 2010; 周华坤等, 2012)。

目前有关青藏高原高寒草地土壤有机碳和温室气体通量的研究多集中于高寒草甸生态系统CO₂排放上, 对于高寒草原退化过程中草地CO₂通量特

征及规律的研究较少(田玉强等, 2009; 李小艳等, 2010; 李月梅, 2010), 且研究结果各异, 特别是对三江源区高寒草原的研究更是缺乏。本研究以青藏高原三江源区不同退化程度的高寒草原为研究对象, 定量描述高寒草原退化过程中土壤呼吸变化特征和变化规律, 以及不同退化程度下的土壤呼吸与生物量、土壤温度和土壤湿度的关系, 以期为青藏高原草地碳汇管理、天然草地退化及修复治理提供科学依据。

1 研究区自然概况

本实验设置于三江源区青海省果洛藏族自治州境内的玛多县。玛多县位于青海省果洛藏族自治州西北部, 地理坐标为33°50′–35°40′ N, 96°50′–99°20′ E, 平均海拔4 200 m, 属高寒草原气候, 年平均气温–4 ℃, 无绝对无霜期, 5 ℃的持续日数为38.67天, 年降水量为305.7 mm, 86%集中在5–9月份, 且年际变化很大。风季在当年12月至翌年4月中旬, 最大风速34 m·s⁻¹, 一年之中无四季之分, 只有冷暖二季, 冷季漫长而寒冷, 干燥多大风, 暖季短促而温凉多雨, 气温低、日照强烈、水热同季和灾害频繁是该区最显著的气候特点。该地区植被为典型紫花针茅(*Stipa purpurea*)草原, 植物生长期短, 主要植物种类为紫花针茅、早熟禾(*Poa crymophila*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、矮生嵩草(*Kobresia humilis*)、三穗藁草(*Carex tristachya*)、风毛菊(*Saussurea* sp.)和柯孟披碱草(*Elymus kamoji*)等。

2 实验设计和方法

对青海省果洛州玛多县黄河乡高寒草原群落进行调查, 根据草地退化现状, 将高寒草原划分为未退化、轻度退化、中度退化和重度退化四种类型(周华坤等, 2012)。2011年5月初, 在每种退化类型草地中选择地势平坦且植物群落组成较为均一的地段设置样地, 样地概况见表1。样地大小为20 m × 20 m, 在每个固定样地内按“X”形布置5个PVC土壤环(内径20 cm, 高10 cm)作为重复, 各土壤环永久插入土壤表面, 露出地面部分为3 cm, 放置过程中尽量减少对土壤的镇压作用, 土壤环两两之间距离不

表1 玛多县不同退化程度高寒草原样地概况

Table 1 Description of sample plots in different degraded alpine grassland in Madoi County

退化程度 Degradation degree	经纬度 Latitude and longitude	海拔 Altitude (m)	植被 Vegetation
未退化 No degradation	34°52' N, 98°15' E	4 217	典型紫花针茅草原 Typical <i>Stipa purpurea</i> steppe
轻度退化 Light degradation	34°50' N, 98°19' E	4 227	紫花针茅草原 <i>Stipa purpurea</i> steppe
中度退化 Moderate degradation	34°51' N, 98°17' E	4 225	杂类草草原 Forbs steppe
重度退化 Heavy degradation	34°50' N, 98°19' E	3 953	沙化草原 Desertified grassland

小于10 m。

2011年生长季,在返青期(5月底)、生长盛期(7月底)和枯黄期(9月底)分别进行土壤呼吸的测定。玛多县地处高原且地理位置偏远,气候条件非常恶劣,无法进行土壤呼吸日变化观测,结合现有的研究报告(Xu & Qi, 2001; 张宪洲等, 2004),在9:00–11:00用土壤呼吸测量仪(LI-8100A, LI-COR, Lincoln, USA)测定不同退化程度高寒草原土壤呼吸值,每种退化程度样地的所有重复在2 h内完成测定。每个生育期测定一次,每次连续测定3天,3天的平均值作为该生育期土壤呼吸值。每次测量的前一天晚上剪去各土壤环内绿色植物的地上部分,尽量避免破坏土壤表层结构,同时用土壤呼吸测量仪(LI-8100A, LI-COR, Lincoln, USA)的附加温度和湿度传感器分别测定土壤5 cm处的温度和湿度。在大样方中随机设置5个0.5 m × 0.5 m的小样方,用直接收获法测定地上生物量,用直径为6 cm的根钻分0–10 cm、10–20 cm和20–30 cm三层取土测定地下生物量,每个小样方内重复2次,土壤用车载冰箱在4下带回实验室分析土壤理化性质。

数据用Excel 2007和SPSS 11.5进行整理和统计分析,图形绘制用Origin 8软件完成。

3 结果和分析

3.1 玛多县不同退化程度高寒草原群落特征

高寒草原随着草地退化程度的加剧,植物群落结构发生了明显的变化(表2),通过8月底(即生物量高峰期)群落调查结果得出,未退化群落中紫花针茅为主要优势种,群落盖度达70%,退化过程中原有优势种逐渐消失,最终完全被细叶亚菊(*Ajania tenuifolia*)和西伯利亚蓼(*Polygonum sibiricum*)等杂草所取代;物种数依次为轻度退化(8.8 ± 0.80) >

中度退化(8.4 ± 0.51) >未退化(5.0 ± 0.11) >重度退化(4.6 ± 0.87);多样性指数和均匀度指数均在轻度退化程度下最高,未退化程度下最低;群落盖度随着退化程度的增加逐步递减,在重度退化情况下最低;地上生物量依次为中度退化(118.01 ± 9.71) $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) >轻度退化(92.49 ± 11.04) $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) >未退化(86.10 ± 6.40) $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) >重度退化(29.56 ± 6.13) $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$),而地下生物量大小为未退化(1440.64 ± 226.78) $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) >轻度退化(992.91 ± 71.26) $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) >中度退化(902.28 ± 134.54) $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$) >重度退化(376.76 ± 67.11) $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$)。

3.2 不同退化程度高寒草原不同生育期的土壤呼吸特征

以土壤呼吸为因变量,退化程度和月份为自变量进行双因素方差分析,结果显示不同退化程度之间和不同月份之间土壤呼吸均存在显著差异($p < 0.01$),随着退化程度的增加,未退化、轻度退化和中度退化土壤呼吸呈逐步增加的趋势(图1),其中9月底(枯黄期)土壤呼吸值显著高于5月底(返青期)和7月底(生长盛期) ($p < 0.01$),分别为(2.94 ± 0.20) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、(3.20 ± 0.27) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和(3.21 ± 0.13) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,5月底土壤呼吸值最低,分别为(0.82 ± 0.06) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、(1.75 ± 0.20) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和(1.27 ± 0.13) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,7月底土壤呼吸值处于5月和9月的数值之间,分别为(2.02 ± 0.09) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、(1.75 ± 0.25) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和(2.66 ± 0.01) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,而重度退化程度下土壤呼吸值却表现出5月底和9月底显著高于7月底($p < 0.01$),分别为(1.60 ± 0.11) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 和(1.41 ± 0.14) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,它们之间无显著差异($p > 0.05$),7月底最低为(0.89 ± 0.13) $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。

草地退化程度也会影响土壤呼吸,在所观测的

表2 玛多县不同退化程度高寒草原植物群落特征(平均值±标准误差, n = 5)

Table 2 Characteristics of plant community in different degraded alpine grassland in Madoi County (mean ± SE, n = 5)

退化程度 Degradation degree	物种数 Number of species	香农威纳指数 Shannon-Wiener index	Pielou指数 Pielou index	盖度 Coverage (%)	地上生物量 Aboveground biomass (g·m ⁻²)	地下生物量 Underground biomass (g·m ⁻²)	优势种 Dominant species
未退化 No degradation	5.0 ± 0.11 ^a	0.77 ± 0.02 ^a	0.48 ± 0.01 ^b	70	86.10 ± 6.40 ^a	1 440.64 ± 226.78 ^a	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>
轻度退化 Light degradation	8.8 ± 0.80 ^b	1.45 ± 0.24 ^b	0.67 ± 0.09 ^a	55	92.49 ± 11.04 ^a	992.91 ± 71.26 ^b	紫花针茅、多裂委陵菜 <i>Potentilla multifida</i> 、 <i>薹草</i> <i>Carex tristachya</i>
中度退化 Moderate degradation	8.4 ± 0.51 ^b	1.24 ± 0.05 ^b	0.59 ± 0.03 ^a	62	118.01 ± 9.71 ^b	902.28 ± 134.54 ^b	薹草、披针叶黄华 <i>Thermopsis lanceolata</i> 、 <i>细叶</i> <i>亚菊</i> <i>Ajania tenuifolia</i>
重度退化 Heavy degradation	4.6 ± 0.87 ^a	0.96 ± 0.20 ^a	0.66 ± 0.11 ^a	<15	29.56 ± 6.13 ^c	376.76 ± 67.11 ^c	细叶亚菊、西伯利亚蓼 <i>Polygonum sibiricum</i>

同一列中数据后不同字母表示差异显著(p < 0.05)。

Values within the same column with different letters are significantly different at p < 0.05.

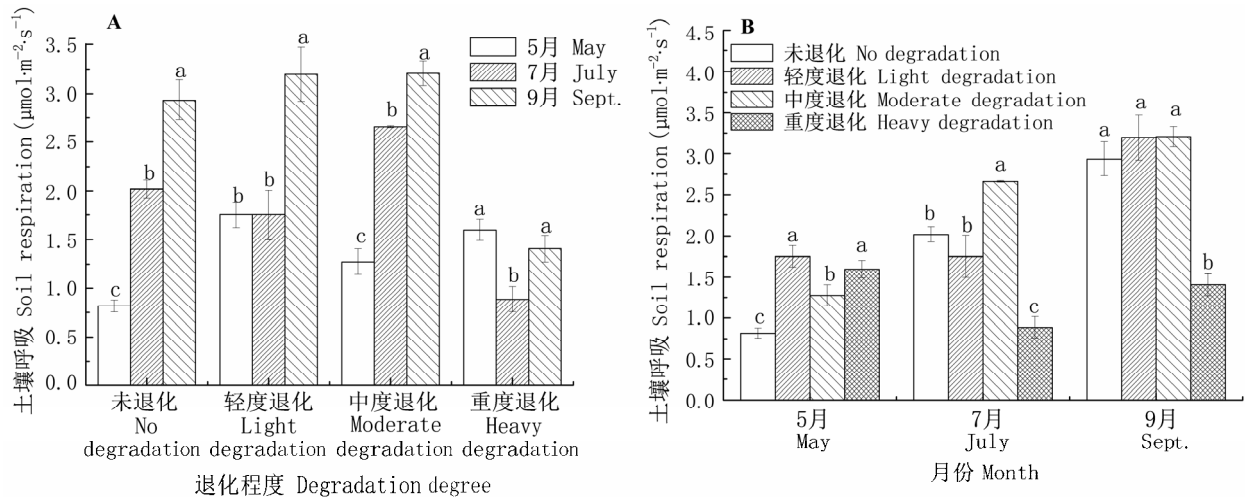


图1 不同退化程度高寒草原土壤呼吸特征(平均值±标准误差)。不同字母表示差异显著(p < 0.05)。

Fig. 1 Characteristics of soil respiration in different degraded alpine grasslands (mean ± SE). Different letters indicate significant differences at p < 0.05.

3个月份中, 5月底(即返青期)未退化草地土壤呼吸值显著低于其他退化程度(p < 0.01), 轻度退化程度土壤呼吸值最高, 但和重度退化下差异不显著(p > 0.05), 中度退化程度显著低于重度退化程度(p < 0.05); 7月底中度退化程度下土壤呼吸值达到最高, 显著高于其他退化程度(p < 0.01), 未退化和轻度退化之间无显著差异, 重度退化程度下土壤呼吸值显著低于其他退化程度(p < 0.01)。9月底未退化、轻度退化和中度退化程度的土壤呼吸值均显著高于重度退化(p < 0.01), 而它们三者两两间无显著差异(p > 0.05)。

3.3 不同退化程度下高寒草原生长季平均土壤呼吸特征

将所观测各退化程度高寒草地返青期、生长盛

期和枯黄期土壤呼吸值进行平均, 来代表整个生长季的平均土壤呼吸值, 方差分析结果显示, 中度退化程度下土壤呼吸值最高((2.46 ± 0.27) μmol·m⁻²·s⁻¹), 显著高于未退化((1.92 ± 0.11) μmol·m⁻²·s⁻¹)和重度退化((1.30 ± 0.16) μmol·m⁻²·s⁻¹)程度(p < 0.01), 与轻度退化((2.22 ± 0.19) μmol·m⁻²·s⁻¹)下的土壤呼吸值无显著差异(p > 0.05), 重度退化程度下土壤呼吸值显著低于其他退化程度(p < 0.01) (图2)。

3.4 地上和地下生物量对土壤呼吸的影响

不同退化程度高寒草原地上和地下生物量在整个生长季均表现出月动态(图3), 各退化水平下地上生物量均在返青期最低, 7月底达到最高, 然后开始下降; 各退化程度高寒草原地下生物量的季节动

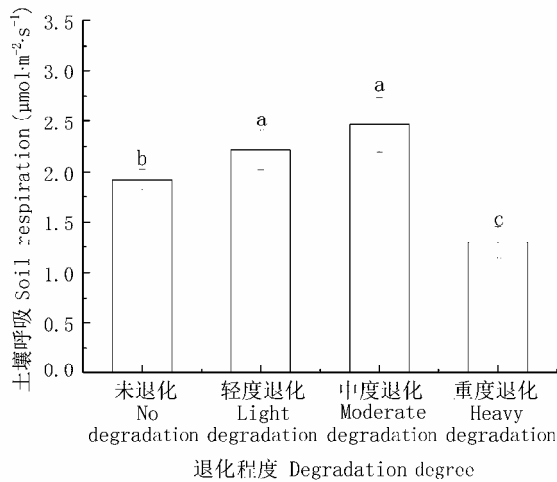


图2 不同退化程度高寒草原生长季土壤呼吸(平均值±标准误差)。不同字母表示差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Soil respiration during the growth season in different degraded alpine grasslands (mean \pm SE). Different letters indicate significant differences at $p < 0.05$.

态同地上生物量相同。

分别以不同退化程度不同生长季群落地上和地下生物量作为变量, 和土壤呼吸作回归分析, 结果显示: 地上生物量和土壤呼吸之间存在极显著线性正相关关系, 回归方程为 $y = 0.2292x + 1.0731$, $R^2 = 0.581$, $p = 0.004$, 而地下生物量与土壤呼吸之间无显著相关性($y = 0.1519x + 1.2746$, $R^2 = 0.341$, $p = 0.056$)。

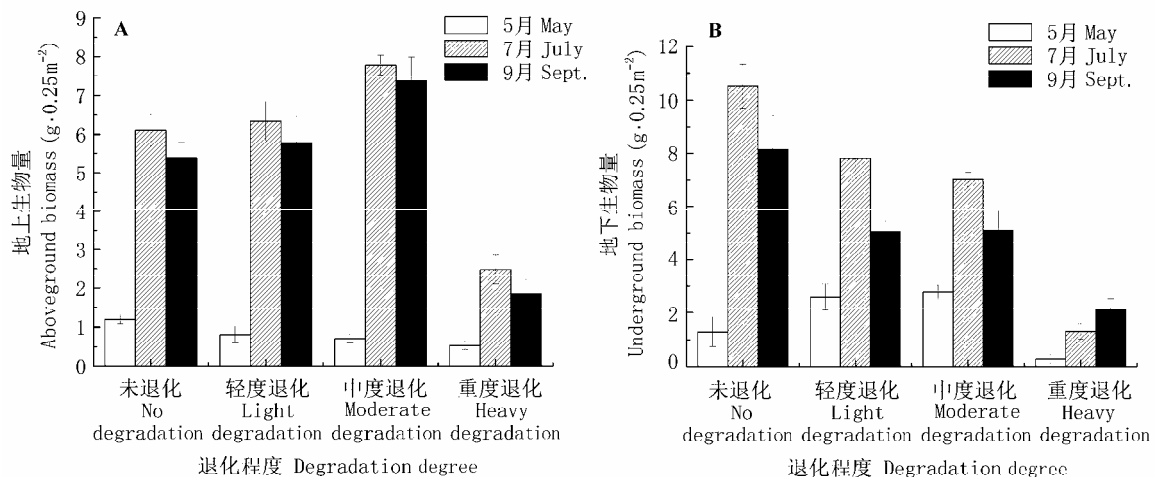


图3 不同退化程度高寒草原生长季地上、地下生物量特征(平均值±标准误差)。

Fig. 3 Characteristics of above- and under-ground biomass during the growth season in different degraded alpine grasslands (mean \pm SE).

3.5 土壤呼吸与土壤温、湿度的相关关系

3.5.1 不同退化高寒草原土壤呼吸对土壤温度的响应

以不同退化水平下0–5 cm处土壤温度和土壤呼吸做相关性分析(图4), 未退化、轻度退化和中度退化水平下土壤呼吸均和土壤温度相关性达到显著水平(表3), 重度退化水平下相关性不显著。未退化高寒草原土壤呼吸温度敏感性(Q_{10})最高, 中度退化水平次之, 轻度退化水平下较低, 草地退化使得土壤呼吸对温度的敏感性降低。

3.5.2 不同退化水平下土壤呼吸对土壤湿度的响应

对不同退化水平下土壤湿度和土壤呼吸做相关性分析(表4), 二项拟合方程均达到显著水平($p < 0.01$), 未退化、中度退化和重度退化程度下土壤呼吸和土壤湿度的相关系数较高, 决定系数 R^2 分别为0.592、0.700和0.658, 且达到极显著水平, 而在轻度退化程度下呈弱相关。未退化、轻度退化和中度退化程度下土壤湿度对土壤呼吸的限制存在一个阈值, 低于阈值时土壤湿度的增加对呼吸有促进作用, 高于阈值时土壤湿度的继续增加对土壤呼吸有限制作用(图5)。

4 讨论

草地退化是生态系统逆向演替的过程, 是植被-土壤系统的综合退化过程, 二者互为因果关系(安

表3 玛多县不同退化程度高寒草原土壤呼吸温度敏感性(Q_{10})

Table 3 Temperature sensitivity of soil respiration (Q_{10}) in different degraded alpine grassland in Madoi County

退化程度 Degradation degree	拟合方程 Fitting equation	R^2	p	Q_{10}
未退化 No degradation	$SR = 0.998e^{0.064T}$	0.565	<0.01	1.90
轻度退化 Light degradation	$SR = 1.3624e^{0.0477T}$	0.636	<0.01	1.61
中度退化 Moderate degradation	$SR = 1.4236e^{0.0494T}$	0.256	<0.05	1.64
重度退化 Heavy degradation	$SR = 1.2944e^{-0.006T}$	0.009	>0.05	–

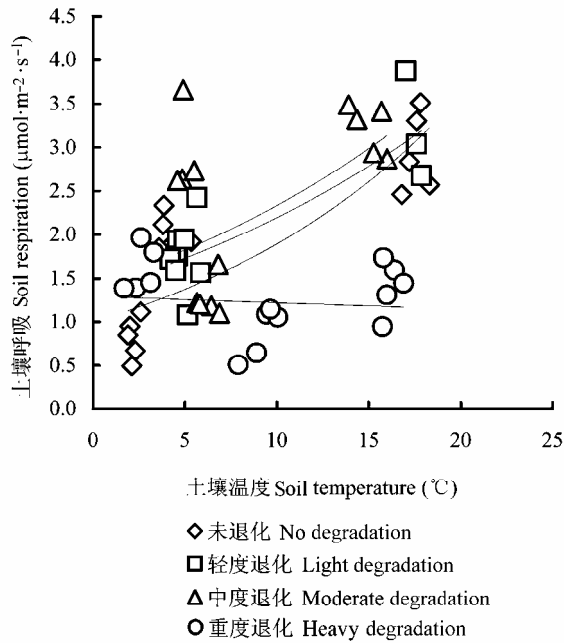


图4 玛多县不同退化程度高寒草原土壤呼吸与土壤温度的关系。
Fig. 4 Relationships between soil respiration and soil temperature in different degraded alpine grassland in Madoi County.

渊和韩国栋, 1999; 王根绪等, 2002; 马玉寿等, 2006)。随着青藏高原草地退化面积的扩大和加剧, 恢复和重建迫在眉睫, 其前提和基础则是对退化草地等级进行科学的诊断和界定。一些学者对退化草地的分级指标做了定性和定量的描述, 董全民等(2007) 将三江源区“黑土型”退化高寒草甸划分为轻度、中度和重度三级, 周华坤等(2011) 以三江源区玛多县和治多县高寒草原群落调查数据为源数据将高寒草原划分为原生未退化、轻度退化、中度退化和重度退化四类, 本研究以这种高寒草原退化程度界定方法为依据, 选取4种不同退化程度的草地。

1) 董全民, 马玉寿, 施建军, 孙小弟, 王彦龙 (2007). “黑土型”退化草地等级划分及综合治理技术规程. DB63/T674-2007. 青海省质量技术监督局发布.

周华坤, 赵新全, 董全民, 徐世晓, 赵亮, 温军, 叶鑫 (2011). 高寒草原退化程度的界定方法. DB63/T981-2011. 青海省质量技术监督局发布.

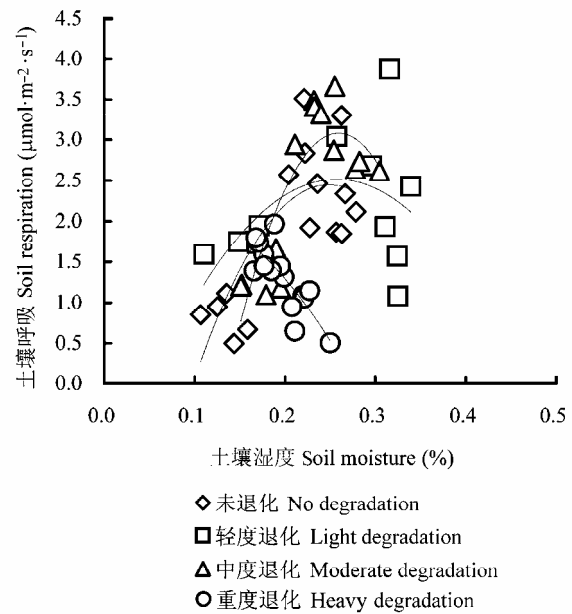


图5 玛多县不同退化程度高寒草原土壤呼吸与土壤湿度的关系。
Fig. 5 Relationships between soil respiration and soil moisture in different degraded alpine grassland in Madoi County.

周华坤等(2012)在黄河源区的研究发现, 随着高寒草原退化程度增加, 植被盖度、草地质量指数和优良牧草地上生物量比例逐渐下降, 草地间的相似性指数减小, 植物群落多样性指数和均匀度指数呈单峰式曲线变化规律, 这与本研究结果相似。随着退化程度的加大, 原生优势种紫花针茅等优良牧草被毒杂草替代, 而在轻度退化和中度退化阶段高寒草原可能存在一个草地质量突变和衰退的阈值(周华坤等, 2012)。由于受环境影响和实验条件限制, 本研究不同生育期土壤呼吸值为连续3天观测的平均值, 且缺少夜间观测值, 观测频度和观测周期在一定程度上影响了研究结果的可靠性, 这方面的研究还需进一步深入。

影响土壤呼吸的主导因子主要取决于所在区域的环境限制因子, 而更多情况下土壤呼吸受温度

表4 土壤呼吸与土壤湿度的拟合关系

Table 4 Fitting relationships between soil respiration and soil moisture

退化程度 Degradation degree	拟合方程 Fitting equation	R^2	p
未退化 No degradation	$SR = -108.13M^2 + 53.678M - 4.2154$	0.592	<0.01
轻度退化 Light degradation	$SR = -59.815M^2 + 30.758M - 1.4415$	0.197	<0.05
中度退化 Moderate degradation	$SR = -197.75M^2 + 102.53M - 10.212$	0.700	<0.01
重度退化 Heavy degradation	$SR = -47.074M^2 + 5.8791M + 1.9995$	0.658	<0.01

和水分协同作用的影响,根系和微生物活动是土壤CO₂产生的主要源,它们主要依赖于温度和水分(尚占环等, 2006)。玛多高寒草地属于干寒草原,温度和湿度是主要限制因子。对温度更为敏感的自养呼吸的贡献和根际的激发效应可能导致了植物从返青逐渐进入迅速生长期时土壤呼吸速率的不断增大(Boone *et al.*, 1998; Schindlbacher *et al.*, 2008)。生长季末期植被地上部分逐渐枯黄,但地下部分根系仍然没有大量死亡,大量凋落物归还土壤,导致可供微生物分解的底物供应充足,呼吸值在9月底达到最高。未退化、轻度退化和中度退化水平下土壤呼吸值在整个生长季呈线性增长,而重度退化水平下土壤呼吸变化趋势呈“V”字型。在整个生长季中,未退化、轻度退化和中度退化程度草地土壤温度与土壤呼吸的线性拟合均达到显著水平,重度退化程度下相关性不显著。轻度退化、中度退化和重度退化草地Q₁₀值均小于未退化草地,目前很难明确土壤呼吸各组分Q₁₀的季节性变化(Giardina & Ryan, 2000)。一些实验研究和理论研究认为过高的土壤含水量会阻碍土壤中CO₂产生和扩散(Linn & Doran, 1984; Davidson *et al.*, 1998)。本研究中土壤湿度与呼吸的拟合在未退化、轻度退化和中度退化程度下呈正相关,重度退化程度下呈负相关,这可能是由于高寒草原土壤表层沙粒含量较多(Baumann *et al.*, 2009),土壤水分对O₂和CO₂扩散的限制作用较小所致;而在重度退化程度下土壤沙化非常严重,地表植被覆盖很低,在不考虑底物浓度的情况下土壤表面干燥对有机质分解的抑制作用可能超过了因厌氧对微生物呼吸的促进作用(Mäkiranta *et al.*, 2009)。植物生产是土壤有机质的主要来源。Jong等认为,在大的时间尺度上天然牧场干物质中所含碳的总量与总呼吸中的碳量相等(Jong & Shappert, 1972),光合作用与土壤呼吸密切相关(Kuzyakov & Gavrichkova, 2010)。玛多高寒草原地上生物量与土

壤呼吸显著正相关。本研究认为高的生物量增加了土壤有机碳的来源,提升了土壤微生物可分解底物的浓度。根系呼吸是土壤呼吸的重要组成部分。一些学者认为根系生物量与土壤呼吸显著正相关(贾丙瑞等, 2004; 刘涛等, 2012)。本研究发现地下生物量与土壤呼吸相关性不显著,这可能是由于高寒草原的退化不只是植被类型的改变过程,而且是植物群落的结构功能和土壤性质发生改变的过程,地下环境的变化直接影响着土壤有机质的分解速率、微生物类型和土壤通透性等,众因素的交互作用使地下生物量对土壤呼吸速率的影响不显著。

青藏高原土壤中储存了大量的有机碳,因此对区域乃至全球碳循环起着非常重要的作用(Wang *et al.*, 2002; Fang *et al.*, 2010)。三江源区生态系统的不断恶化是气候因素和人类不合理的经济活动共同作用的结果(赵新全等, 2011)。高寒草地的大面积退化引起的碳循环的变化势必会给区域乃至全球碳循环带来重大影响(王根绪等, 2002; 赵新全等, 2009)。有研究表明,植物群落及其土壤环境改变会导致土壤CO₂通量发生变化(曹广民等, 2001; 陈全胜等, 2003; 谢静霞等, 2008; Langley & Magonigal, 2010)。草地退化过程中环境因子的改变是不同退化梯度间土壤呼吸差异的主要原因。本研究通过空间上对不同退化程度高寒草原土壤呼吸的研究来探究高寒草原退化演替序列上土壤呼吸动态特征,结果表明,随着高寒草原退化程度的增加,生长季平均土壤呼吸速率呈先增加后降低的变化趋势,其中,在中度退化程度下达到最高,而在重度退化程度下降至最低。张宪洲等(2004)在西藏班戈的研究发现西藏高寒草原是碳汇。王根绪等(2002)认为:近30年来青藏高原草地土壤由于土地利用变化和草地退化所释放的CO₂约有30.23 × 10⁸ t C,是土壤呼吸碳排放的9.1%,其中以草地退化引起的碳排放为主,约有29.53 × 10⁸ t C,占总排放的97.68%,因土壤退

化和土地利用变化的年平均碳排放为 $1.01 \times 10^8 \text{ t C} \cdot \text{a}^{-1}$ 。曾永年和冯兆东(2008)研究发现1990–2000年黄河源区草地沙漠化导致土壤有机碳流失量达 $4.11 \times 10^6 \text{ t C}$ 。一些研究表明退化草地的土壤有机碳库是可以恢复的,有时甚至能恢复到超过未退化的天然草地的土壤有机碳库水平(Conant *et al.*, 2001; Tornquist *et al.*, 2009; Wang *et al.*, 2011); 而一些研究认为,即使采用恢复或改良措施,土壤有机碳库并不能恢复到原来的水平,而是在新的条件下接近碳饱和(Bortolon *et al.*, 2011),退化草地恢复过程中土壤的固碳能力随时间而递减(Wang *et al.*, 2011)。本文只是从碳循环的一个关键过程来探究高寒草原退化过程中土壤碳循环变化,仍然需要进一步对该区域土壤碳库进行准确地估算和恢复。

基金项目 国家重点基础研究发展计划项目(2009CB421102)、国家自然科学基金(41030105和31172247)、国家自然科学基金青年基金(31201836)、中国科学院战略性先导科技专项子课题(XDA050-70202)和国家科技支撑课题专题(2011BAC09-B06-02)。

致谢 感谢中国科学院西北高原生物研究所杨晓霞、常晓峰和张振华在实验设计和文章撰写中给予的帮助和建议。

参考文献

- An Y, Han GD (1999). The difference between the grass and soil in different stage of grassland deterioration. *Grassland of China*, (4), 31–36. (in Chinese with English abstract) [安渊, 韩国栋 (1999). 不同退化梯度草地植物和土壤的差异. *中国草地*, (4), 31–36.]
- Baumann F, He JS, Schmidt K, Kühn P, Scholten T (2009). Pedogenesis, permafrost, and soil moisture as controlling factors for soil nitrogen and carbon contents across the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 15, 3001–3017.
- Boone RD, Nadelhoffer KJ, Canary JD, Kaye JP (1998). Roots exert a strong influence on the temperature sensitivity of soil respiration. *Nature*, 396, 570–572.
- Bortolon ESO, Mielniczuk J, Tornquist CG, Lopes F, Bergamaschi H (2011). Validation of the century model to estimate the impact of agriculture on soil organic carbon in Southern Brazil. *Geoderma*, 167, 156–166.
- Cao GM, Li YN, Zhang JX, Zhao XQ (2001). Values of carbon dioxide emission from different land-use patterns of alpine meadow. *Environmental Science*, 22(6), 14–19. (in Chinese with English abstract) [曹广民, 李英年, 张金霞, 赵新全 (2001). 高寒草甸不同土地利用格局土壤CO₂的释放量. *环境科学*, 22(6), 14–19.]
- Chen GM (2005). The status of the degraded pasture and its strategies of management in black beach of the headwater region of the Three River. *Journal of Sichuan Grassland*, (10), 37–44. (in Chinese with English abstract) [陈国民 (2005). 三江源地区“黑土滩”退化草地现状及治理对策. *四川草原*, (10), 37–44.]
- Chen QS, Li LH, Han XG, Yan ZD, Wang YF, Zhang Y, Yuan ZY, Tang F (2003). Responses of soil respiration to temperature in eleven communities in Xilingol Grassland, Inner Mongolia. *Acta Phytocologica Sinica*, 27, 441–447. (in Chinese with English abstract) [陈全胜, 李凌浩, 韩兴国, 阎志丹, 王艳芬, 张焱, 袁志友, 唐芳 (2003). 温带草原11个植物群落夏秋土壤呼吸对气温变化的响应. *植物生态学报*, 27, 441–447.]
- Conant RT, Paustian K, Elliott ET (2001). Grassland management and conversion into grassland: effects on soil carbon. *Ecological Applications*, 11, 343–355.
- Cui XY, Chen SQ, Chen ZZ (2000). CO₂ release from typical *Stipa grandis* grassland soil. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 11, 390–394. (in Chinese with English abstract) [崔晓勇, 陈四清, 陈佐忠 (2000). 大针茅典型草原土壤CO₂排放规律的研究. *应用生态学报*, 11, 390–394.]
- Davidson EA, Belk E, Boone RD (1998). Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biology*, 4, 217–227.
- Eswaran H, van Den Berg E, Reich P (1993). Organic carbon in soils of the world. *Soil Science Society of America Journal*, 57, 192–194.
- Fang JY, Liu GH, Xu SL (1996). Soil carbon pool in China and its global significance. *Journal of Environmental Sciences*, 8, 249–254.
- Fang JY, Yang YH, Ma WH, Mohammad A, Shen HH (2010). Ecosystem carbon stocks and their changes in China's grasslands. *Science China Life Sciences*, 53, 757–765.
- Giardina CP, Ryan MG (2000). Evidence that decomposition rates of organic carbon in mineral soil do not vary with temperature. *Nature*, 404, 858–861.
- Jia BR, Zhou GS, Wang FY, Wang YH (2004). A comparative study on soil respiration between grazing and fenced typical *Leymus chinensis* steppe, Inner Mongolia. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15, 1611–1615. (in Chinese with English abstract) [贾丙瑞, 周广胜, 王风玉, 王玉辉 (2004). 放牧与围栏羊草草原生态系统土壤呼吸作用比较. *应用生态学报*, 15, 1611–1615.]
- Johnston CA, Groffman P, Breshears DD, Cardon ZG, Currie W, Emanuel W, Gaudinski J, Jackson RB, Lajtha K, Nadelhoffer K, Nelson D Jr, Post WM, Retallack G, Wielopolski L (2004). Carbon cycling in soil. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2, 522–528.
- Jong ED, Shappert HJV (1972). Calculation of soil respiration

- and activity form CO₂ profiles in the soil. *Soil Science*, 113, 328–333.
- Kuzyakov Y, Gavrichkova O (2010). Time lag between photosynthesis and carbon dioxide efflux from soil: a review of mechanisms and controls. *Global Change Biology*, 16, 3386–3406.
- Langley JA, Megonigal JP (2010). Ecosystem response to elevated CO₂ levels limited by nitrogen-induced plant species shift. *Nature*, 466, 96–99.
- Li XY, Dong SK, Zhu L, Wen L (2010). Net carbon dioxide exchange of plant communities on degraded and restored alpine grasslands in headwater area of three rivers in China. *Chinese Journal of Ecology*, 29, 1944–1949. (in Chinese with English abstract) [李小艳, 董世魁, 朱磊, 温璐 (2010). 三江源区高寒草地退化与恢复过程中二氧化碳净交换特征. *生态学杂志*, 29, 1944–1949.]
- Li YM (2010). Changes of organic carbon in soil under different land use patterns in alpine agricultural region of Qinghai. *Agricultural Science & Technology*, 11, 124–127. (in Chinese with English abstract) [李月梅 (2010). 青海高寒农区不同土地利用方式下土壤有机碳含量变化研究. *农业科学与技术*, 11, 124–127.]
- Linn DM, Doran JW (1984). Effect of water-filled pore-space on carbon dioxide and nitrous oxide production in tilled and nontilled soils. *Soil Science Society of America Journal*, 48, 1267–1272.
- Liu T, Zhang YX, Xu ZZ, Zhou GS, Hou YH, Lin L (2012). Effects of short-term warming and increasing precipitation on soil respiration of desert steppe of Inner Mongolia. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 1043–1053. (in Chinese with English abstract) [刘涛, 张永贤, 许振柱, 周广胜, 侯彦会, 林琳 (2012). 短期增温和增加降水对内蒙古荒漠草原土壤呼吸的影响. *植物生态学报*, 36, 1043–1053.]
- Luo YQ, Wan SQ, Hui DF, Wallace LL (2001). Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 413, 622–625.
- Ma YS, Lang BN, Li QY, Shi JJ, Dong QM (2002). Study on rehabilitating and rebuilding technologies for degenerated alpine meadow in the Changjiang and Yellow River Source Region. *Pratacultural Science*, 19(9), 1–5. (in Chinese with English abstract) [马玉寿, 郎百宁, 李青云, 施建军, 董全民 (2002). 江河源区高寒草甸退化草地恢复与重建技术研究. *草业科学*, 19(9), 1–5.]
- Ma YS, Shang ZH, Shi JJ, Dong QM, Wang YL, Yang SH (2006). Studies on communities diversity and their structure of “black-soil-land” degraded grassland in the headwater of Yellow River. *Pratacultural Science*, 23(12), 6–11. (in Chinese with English abstract) [马玉寿, 尚占环, 施建军, 董全民, 王彦龙, 杨时海 (2006). 黄河源区“黑土滩”退化草地群落类型多样性及其群落结构研究. *草业科学*, 23(12), 6–11.]
- Mäkiranta P, Laiho R, Fritze H, Hytönen J, Laine J, Minkkinen K (2009). Indirect regulation of heterotrophic peat soil respiration by water level via microbial community structure and temperature sensitivity. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 695–703.
- Ryan MG, Binkley D, Fownes JH, Giardina CP, Senock RS (2004). An experimental test of the causes of forest growth decline with stand age. *Ecological Monographs*, 74, 393–414.
- Shang ZH, Long RJ, Ma YS (2006). Discussion on restoration and rebuilding of “Blackion Soil Patch” degraded meadow in the headwater area of Yangtze and Yellow Rivers. *Chinese Journal of Grassland*, 28, 69–74. (in Chinese with English abstract) [尚占环, 龙瑞军, 马玉寿 (2006). 江河源区“黑土滩”退化草地特征、危害及治理思路探讨. *中国草地学报*, 28, 69–74.]
- Schimel DS, House JI, Hibbard KA, Bousquet P, Ciais P, Peylin P, Braswell BH, Apps MJ, Baker D, Bondeau A, Canadell J, Churkina G, Cramer W, Denning AS, Field CB, Friedlingstein P, Goodale C, Heimann M, Houghton RA, Melillo JM, Moore B, Murdiyarso D, Noble I, Pacala SW, Prentice IC, Raupach MR, Rayner PJ, Scholes RJ, Steffen WL, Wirth C (2001). Recent patterns and mechanisms of carbon exchange by terrestrial ecosystems. *Nature*, 414, 169–172.
- Schindlbacher A, Zechmeister-Boltenstern S, Kitzler B, Jandl R (2008). Experimental forest soil warming: response of autotrophic and heterotrophic soil respiration to a short-term 10 °C temperature rise. *Plant and Soil*, 303, 323–330.
- Schlesinger WH, Andrews JA (2000). Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 48, 7–20.
- Striegl RG, Wickland KP (2001). Soil respiration and photosynthetic uptake of carbon dioxide by ground-cover plants in four ages of jack pine forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 1540–1550.
- Tian YQ, Gao Q, Zhang ZC, Zhang Y, Zhu K (2009). The advances in study on plant photosynthesis and soil respiration of alpine grasslands on the Tibetan Plateau. *Ecology and Environmental Sciences*, 18, 711–721. (in Chinese with English abstract) [田玉强, 高琼, 张智才, 张勇, 朱锴 (2009). 青藏高原高寒草地植物光合与土壤呼吸研究进展. *生态环境学报*, 18, 711–721.]
- Tornquist CG, Mielniczuk J, Cerri CEP (2009). Modeling soil organic carbon dynamics in Oxisols of Ibirubá (Brazil) with the Century model. *Soil and Tillage Research*, 105, 33–43.
- Xi JX, Zhai CX, Li Y (2008). A comparative study on soil CO₂ flux between a saline desert and a cropped-oasis farmland. *Progress in Natural Science*, 18, 262–268. (in Chinese) [谢静霞, 翟翠霞, 李彦 (2008). 盐生荒漠与绿洲农田

- 土壤CO₂通量的对比研究. 自然科学进展, 18, 262–268.]
- Xu M, Qi Y (2001). Soil surface CO₂ efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California. *Global Change Biology*, 7, 667–677.
- Wang GX, Cheng GD, Shen YP (2002). Soil organic carbon pool of grasslands on the Tibetan Plateau and its global implication. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 24, 693–700. (in Chinese with English abstract) [王根绪, 程国栋, 沈永平 (2002). 青藏高原草地土壤有机碳库及其全球意义. 冰川冻土, 24, 693–700.]
- Wang GX, Qian J, Cheng GD, Lai YM (2002). Soil organic carbon pool of grassland soils on the Qinghai-Tibetan Plateau and its global implication. *Science of the Total Environment*, 291, 207–217.
- Wang SP, Wilkes A, Zhang ZC, Chang XF, Lang R, Wang YF, Niu HS (2011). Management and land use change effects on soil carbon in northern China's grasslands: a synthesis. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 142, 329–340.
- Wu LB, Gu S, Zhao L, Xu SX, Zhou HK, Feng C, Xu WX, Li YN, Zhao XQ, Tang YH (2010). Variation in net CO₂ exchange, gross primary production and its affecting factors in the planted pasture ecosystem in Sanjiangyuan Region of the Qinghai-Tibetan Plateau of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 770–780. (in Chinese with English abstract) [吴力博, 古松, 赵亮, 徐世晓, 周华坤, 冯超, 徐维新, 李英年, 赵新全, 唐艳鸿 (2010). 三江源地区人工草地的生态系统CO₂净交换、总初级生产力及其影响因子. 植物生态学报, 34, 770–780.]
- Zeng YN, Feng ZD (2008). Effect of desertification on soil organic carbon pool of grassland in headwater area of Yellow River. *Journal of Desert Research*, 28, 208–211. (in Chinese with English abstract) [曾永年, 冯兆东 (2008). 黄河源区土地沙漠化及其对土壤碳库的影响研究. 中国沙漠, 28, 208–211.]
- Zhang XZ, Shi PL, Liu YF, Ouyang H (2004). Experimental study on soil CO₂ emission in the alpine grassland ecosystem on Tibetan Plateau. *Science China Earth Sciences*, 34, 93–199. [张宪洲, 石培礼, 刘允芬, 欧阳华 (2004). 青藏高原高寒草原生态系统土壤CO₂排放及其碳平衡. 中国科学: D 辑, 34, 93–199.]
- Zhao XQ, Cao GM, Li YN, Xu SX, Cui XY, Zhou HK (2009). *Alpine Meadow Ecosystem and Global Change*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [赵新全, 曹广民, 李英年, 徐世晓, 崔晓勇, 周华坤 (2009). 高寒草甸生态系统与全球变化. 科学出版社, 北京.]
- Zhao XQ, Ma YS, Wang QJ, Liu W, Zhou L, Zhou HK (2011). *The Restoration and Sustainable Management of Degraded Grassland Ecosystem in the Source Region of Three-River*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [赵新全, 马玉寿, 王启基, 刘伟, 周立, 周华坤 (2011). 三江源区退化草地生态系统恢复与可持续管理. 科学出版社, 北京.]
- Zhou HK, Zhao XQ, Wen J, Chen Z, Yao BQ, Yang YW, Xu WX, Duan JC (2012). The characteristics of soil and vegetation of degenerated alpine steppe in the Yellow River Source Region. *Acta Prataculturae Sinica*, 21(5), 1–11. (in Chinese with English abstract) [周华坤, 赵新全, 温军, 陈哲, 姚步青, 杨元武, 徐维新, 段吉闯 (2012). 黄河源区高寒草原的植被退化与土壤退化特征. 草业学报, 21(5), 1–11.]

责任编辑: 李彦 责任编辑: 王葳