

# 高寒灌丛退化演替过程对生态系统呼吸温度敏感性的影响

李东<sup>1,2</sup>, 罗旭鹏<sup>3</sup>, 曹广民<sup>2\*</sup>, 吴琴<sup>2</sup>, 胡启武<sup>2</sup>, 卓玛措<sup>1</sup>, 李惠梅<sup>1</sup>

(1. 青海民族大学青藏高原生态环境研究所, 西宁 810007; 2. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810006; 3. 西宁市林业科学研究所, 西宁 810003)

**摘要:** 放牧是高寒草甸退化演替过程中最主要人为驱动力之一。为定量研究高寒草甸不同退化阶段生态系统呼吸速率的温度敏感性, 本研究于 2003 年 7 月~2004 年 7 月在中国科学院海北高寒草甸生态系统研究站, 利用密闭箱-气相色谱法观测了高寒灌丛不同退化阶段生态系统呼吸速率季节变化。结果表明: ①高寒灌丛不同退化阶段生态系统呼吸速率季节变化均表现为单峰曲线, 最大值出现在草盛期 8 月, 最小值出现在冬季 10~次年 4 月。退化演替过程显著降低了高寒灌丛生态系统呼吸速率。观测期灌丛(GG)、丛间草甸(GC)和裸地(GL)的生态系统呼吸速率变化范围分别为 34.21~1168.23、2.30~1112.38 和 20.40~509.72  $\text{mg}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{h})^{-1}$ , 灌丛(GG)呼吸速率平均值分别是丛间草甸(GC)和裸地(GL)的 1.29 倍和 2.56 倍。②温度是生态系统呼吸速率的主要影响因子, 可以解释系统呼吸速率 25%~79% 以上的变异。退化演替过程显著地改变了生态系统呼吸速率与温度的相关性, 当地表植被消失, 灌丛退化为次生裸地后, 生态系统呼吸速率与各温度指标  $T_s$ 、 $T_d$ 、 $T_a$  之间的相关性( $R^2$ )分别降低 47.23%、46.95% 和 55.28%。③ $Q_{10}$  值在冷暖季节差异显著( $P < 0.05$ ), 表现为冷季 > 暖季。退化演替过程改变了生态系统呼吸的温度敏感性。观测期灌丛(GG)、丛间草地(GC)和裸地(GL)  $Q_{10}$  值分别为 2.38、2.91 和 1.62, 与灌丛(GG)相比, 丛间草甸(GC)  $Q_{10}$  值增加了 22.26%, 而裸地(GL)  $Q_{10}$  值降低了 31.93%。

**关键词:** 高寒灌丛; 退化演替; 生态系统呼吸;  $Q_{10}$  值

中图分类号: X144 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301(2015)03-1075-09 DOI: 10.13227/j.hjks.2015.03.042

## Effect of Degradation Succession Process on the Temperature Sensitivity of Ecosystem Respiration in Alpine *Potentilla fruticosa* Scrub Meadow

LI Dong<sup>1,2</sup>, LUO Xu-peng<sup>3</sup>, CAO Guang-min<sup>2\*</sup>, WU Qin<sup>2</sup>, HU Qi-wu<sup>2</sup>, ZHUO Ma-cuo<sup>1</sup>, LI Hui-mei<sup>1</sup>

(1. Qinghai Tibet Plateau Institute of Ecological Environment, Qinghai Nationalities University, Xining 810007, China; 2. Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810006, China; 3. Xining Institute of Forestry Science, Xining 810003, China)

**Abstract:** Grazing is one of the main artificial driving forces for the degradation succession process of alpine meadow. In order to quantitatively study the temperature sensitivity of alpine meadow ecosystem respiration in different degradation stages, we conducted the research in Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station, CAS from July 2003 to July 2004. The static chamber-chromatography methodology was used to observe the seasonal changes of alpine scrub ecosystem respiration flux during different degradation stages. The results showed that: ①The seasonal changes of ecosystem respiration flux in different degradation stages of alpine shrub presented a unimodal curve. The maximum appeared in August and the minimum appeared during the period from October to next April. The degradation succession process significantly decreased the ecosystem respiratory  $\text{CO}_2$  release rate. The respiratory rate ranges of alpine *Potentilla fruticosa* scrub (GG), *Kobresia capillifolia* meadow (GC) and bare land (GL) were 34.21~1168.23, 2.30~1112.38 and 20.40~509.72  $\text{mg}\cdot(\text{m}^2\cdot\text{h})^{-1}$ , respectively. The average respiration rate of GG was 1.29 and 2.56 times of that of GC and GL, respectively; ② Temperature was the main factor that affected the ecosystem respiration rate, and contributed 25%~79% of the variation of the ecosystem respiration. The degradation succession process significantly changed the correlation between ecosystem respiration rate and temperature. The correlation( $R^2$ ) between ecosystem respiration rate and each temperature indicator ( $T_s$ ,  $T_d$  and  $T_a$ ) was reduced by 47.23%, 46.95% and 55.28%, respectively when the ground vegetation disappeared and the scrub was degraded into secondary bare land; ③The difference of  $Q_{10}$  between warm and cool seasons was significant ( $P < 0.05$ ), and the value of cold season was larger than that of warm season. Degradation succession process apparently changed the temperature sensitivity of ecosystem respiration. The  $Q_{10}$  values of GG, GC and GL were 2.38, 2.91 and 1.62, respectively.  $Q_{10}$  of GC was increased by 22.26% and that of GL was decreased by 31.93% compared with that of GG.

**Key words:** alpine *Potentilla fruticosa* scrub; degradation succession; ecosystem respiration;  $Q_{10}$  value

收稿日期: 2014-07-11; 修订日期: 2014-10-13

基金项目: 青海民族大学高层次人才科研项目

作者简介: 李东(1977~), 男, 副教授, 主要研究方向为草地生态学, E-mail: dongl2005@sina.com

\* 通讯联系人, E-mail: caogm@nwpb.ac.cn

土地利用变化引起的陆地生态系统类型转变对于全球碳循环有重要作用<sup>[1]</sup>. 人类活动作为气候变化的重要驱动力, 不仅通过影响气候系统造成全球性气候变化, 还影响陆地生态系统的地理分布格局及其生产力, 改变陆地生态系统的碳贮量和碳排放速率<sup>[1, 2]</sup>. 据估计, 从 1850 ~ 1998 年全球已有 (136 ± 55) Pg 碳通过不合理的土地利用方式从土壤和植被系统释放到大气中, 占大气中已增加 CO<sub>2</sub> 数量的 33%<sup>[3]</sup>. 因此, 准确估计土地利用变化对陆地生态系统 C、N 循环过程的影响是当前全球变化和全球碳循环研究的热点内容.

生态系统呼吸 (RE) 是碳循环的重要分量<sup>[4]</sup>, 代表整个生态系统的 CO<sub>2</sub> 总释放量, 包括土壤呼吸 ( $R_s$ ) 和植被的冠层呼吸 ( $R_c$ ) 两部分. 在碳平衡估算中, 通过计算生态系统呼吸与总初级生产力 (GPP) 的差值得得净生态系统碳交换量 (NEE), 从而可了解生态系统源汇变化情况, 因而生态系统呼吸是当前陆地生态系统碳平衡估算中的关键因子之一. 全球的生态系统呼吸约为 103 Pg·a<sup>-1</sup><sup>[5]</sup>, 约占全球总初级生产力 (GPP) 总量 (123 Pg·a<sup>-1</sup><sup>[6]</sup>) 的 83.74%<sup>[7]</sup>. 研究表明, 生态系统呼吸对气候变化响应敏感, 且有一定的正反馈效应<sup>[8, 9]</sup>. 温度敏感性是衡量土壤或生态系统呼吸对未来气候变化响应的重要参数. 大多数研究均利用  $Q_{10}$  来表示土壤或生态系统呼吸的温度敏感性, 即温度每升高 10℃ 土壤或生态系统呼吸速率增加的倍数. 目前的研究指出,  $Q_{10}$  值不仅在时间和空间分布上具有异质性<sup>[10]</sup>, 不同地理位置和不同生态系统类型之间存在很大变率<sup>[11]</sup>. 同时, 放牧等人类活动导致的土地利用方式的改变也会强烈地影响呼吸强度, 进而引起  $Q_{10}$  值的变化<sup>[12]</sup>. 研究表明, 放牧将显著降低土壤呼吸的温度敏感性. 如 Cao 等<sup>[13]</sup> 对海北站地区不同放牧梯度下高寒矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 草甸土壤呼吸 ( $R_s$ ) 温度敏感性 ( $Q_{10}$ ) 的研究发现, 放牧活动明显降低了高寒草甸土壤呼吸的温度敏感性, 与轻度放牧 (LG) 相比, 重度放牧 (HG) 强度下土壤呼吸的  $Q_{10}$  值降低了 15% (HG、LG 处理土壤呼吸  $Q_{10}$  值分别为

2.75 和 3.22). 王旭等<sup>[12]</sup> 的研究也表明, 放牧降低了土壤呼吸的温度敏感性 ( $Q_{10}$ ), 重度放牧梯度下呼伦贝尔草甸草原土壤呼吸的  $Q_{10}$  值相比不放牧或轻度放牧降低了约 10%. 不难看出, 以往已有较多关于放牧与土壤呼吸温度敏感性的研究和报道, 但针对放牧干扰导致的系统退化演替过程对生态系统呼吸温度敏感性的影响尚缺乏定量化的研究. 基于此, 本研究于 2003 年 7 月 ~ 2004 年 7 月, 在海北站冬季放牧草场高寒金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 灌丛观测样地内, 选择能反映地区高寒灌丛退化演替过程的金露梅灌丛、丛间嵩草草甸和因过度放牧形成的次生裸地为研究对象, 对生态系统呼吸速率进行了观测, 分析高寒灌丛不同退化演替阶段生态系统呼吸速率及其温度敏感性变化, 旨在为定量研究放牧导致的高寒灌丛退化演替过程对生态系统呼吸速率及其  $Q_{10}$  的影响提供必要的参考.

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站 (海北站). 该站地处青藏高原东北隅的青海省海北藏族自治州门源回族自治县境内, 祁连山北支冷龙岭东段南麓坡地的大通河河谷西段. 地理位置为 37°29' ~ 37°45' N, 101°12' ~ 101°23' E, 山地平均海拔 4 000 m, 站内以滩地和丘陵低地为主, 平均海拔 3 200 m 左右. 属典型的高原大陆性气候特征, 冷季漫长而寒冷, 暖季短暂而湿润, 年平均气温 -1.7℃, 年降水量 618 mm, 且主要集中于 6 ~ 8 月, 占全年降水量的 80% 左右. 植被以金露梅 (*Potentilla fruticosa*)、珠芽蓼 (*Polygonum viviparum*)、紫羊茅 (*Festuca rubra*)、线叶嵩草 (*Kobresia capillifolia*)、矮嵩草 (*Kobresia humilis*)、美丽风毛菊 (*Saussurea superba*)、高山唐松草 (*Thalictrum alpinum*)、纤弱银莲花 (*Anemone demissa*) 等为优势种, 植物盖度 70% ~ 80%, 灌丛高度约 60 ~ 70 cm, 地表具有较厚的苔鲜层和枯枝落叶层, 为地区夏季牧场. 土壤为高山灌丛土, 有机质丰富, 呈中性反应, 理化性质如表 1 所示.

表 1 高山灌丛土主要理化性质

Table 1 Main physical and chemical properties of alpine scrub meadow soil

土壤类型	土层 /cm	物理性质				化学性质					
		砂粒 /%	粉砂 /%	黏粒 /%	容重 /g·cm <sup>-3</sup>	有机质 /%	碳氮比 C/N	pH	全氮 /%	全磷 /%	全钾 /%
高山灌丛土	0 ~ 15	42.39	29.94	27.67	0.873	19.62	13.3	7.38	0.855	0.112	1.527
	15 ~ 23	34.30	38.09	27.61	0.934	9.91	14.2	7.52	0.406	0.083	1.809
	23 ~ 56	36.48	35.96	27.56	0.979	10.41	12.4	7.40	0.487	0.083	1.768
	56 以下	51.15	27.57	21.28	1.033	4.30	14.2	8.15	0.176	0.072	1.934

## 1.2 研究方法

### 1.2.1 实验设计

研究区高寒灌丛在长期重度放牧压力下逐渐退化, 形成大小不同的灌丛窗(类似林窗), 窗间发育形成以线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)为优势种的丛间嵩草草甸, 植被盖度 40% ~ 60%。部分地段优良牧草消失, 在风、水蚀作用下退化形成次生裸地, 灌丛、丛间草甸和裸地的分布比例大致为 5:4:1。本研究按照实验设计要求, 在海北站干柴滩(37°29' ~ 37°45'N, 37°29' ~ 37°45'E) 辅助观测样地内选择地势较平坦、植被分布较均一、能反映地区植被退化过程的金露梅(*Potentilla fruticosa*) 灌丛、丛间草甸和风湿裸地(分别以 GG、GC 和 GL 表示) 为观测样地进行呼吸速率测定, 每个观测样地内随机设置 3 次重复。

### 1.2.2 气体采集与样品分析

气体排放采用静态密闭箱法进行。采集箱由顶箱、中段箱和底座组成, 箱体用进口 304K 薄不锈钢板制作。其中, 顶箱(50 cm × 50 cm × 50 cm) 为正五面体, 箱顶壁安装有两个搅拌风扇, 箱侧面安装有电源插头、取气体样品接口、便携式温度计探头, 并配有 F46 采气管线。中段箱(50 cm × 50 cm × 50 cm) 和底座(50 cm × 50 cm × 20 cm) 正四面体, 上端有密闭水槽。实验时底座、中段箱密闭水槽内加水, 使两箱连接处的气路密闭, 切断箱内外空气的自由交换。顶箱和中段箱外面粘贴一厚 3 cm 的泡沫隔热板, 外覆白色防雨布, 以防止太阳辐射下箱内温度的升高而影响观测结果。实验前将底座埋入土壤中, 4 周以泥土压实, 实验期间不再取出, 以减小土壤扰动对测定的影响, 中段箱仅用于灌丛(GG) 处理。

实验期(2003 年 7 月至 2004 年 7 月) 通量测定频率为植物生长 5 ~ 9 月每月进行 8 次, 牧草枯黄期 10 ~ 4 月(翌年) 每月进行 2 次。每次采样均在 09:00 ~ 11:00 完成。通量测定的同时, 用 JM624 便携式数字温度计测定土壤 5 cm 温度( $T_s$ )、地表温度( $T_d$ ) 和箱外大气温度( $T_a$ ), 并记录采样时间段天气、降水强度和积雪厚度等影响通量测定的其他环境要素。

气体分析用 Agilent 4890D 气相色谱仪进行, 检测器为离子火焰化(FID),  $\text{CO}_2$  在进入 FID 前要经过镍触媒转化器(NI), 在  $\text{H}_2$  作用下转化成  $\text{CH}_4$  而被检测。分离柱为 SS-2 m × 2 mm × Porapak Q(60/80) 检测器和分离柱温度分别为 200℃ 和 55℃。载

气为高纯  $\text{N}_2$ ,  $\text{H}_2$  气为燃气, 空气为助燃气, 流速分别为 30、30、400  $\text{mL} \cdot \text{min}^{-1}$ 。

### 1.2.3 通量计算

$$F = \rho \frac{V}{A} \cdot \frac{P}{P_0} \cdot \frac{T_0}{T} \cdot \frac{dC_t}{dt}$$

式中,  $F$  是被测气体排放通量;  $V$  是箱内空气体积;  $A$  是箱子覆盖的面积;  $C_t$  是  $t$  时刻箱内被测气体的体积混合比浓度;  $t$  是时间;  $\rho$  是标准状态下的被测气体密度;  $T_0$  和  $P_0$  分别为标准状况下的空气绝对温度和气压;  $P$  为采样地点的气压;  $T$  为采样时的绝对温度。

### 1.2.4 数据分析与处理

数据处理与分析采用 SPSS 13.0 软件, 制图采用 Excel、Origin 8.0 等软件。 $Q_{10}$  值采用指数关系模型进行计算:

$$R = a \cdot e^{bT} \quad Q_{10} = e^{10b}$$

式中,  $R$  为生态系统呼吸速率 [ $\text{mg} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{h})^{-1}$ ];  $T$  为土壤 5 cm 温度(℃);  $a$ 、 $b$  为待定参数。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同退化阶段生态系统呼吸速率季节变化

图 1 可以看出, 高寒灌丛不同退化阶段生态系统呼吸速率季节变化表现为单峰曲线。植物返青期 5 月, 随温度的升高呼吸速率逐渐增加, 8 月呼吸速率达到最大, 之后逐步降低, 冬季 10 ~ 次年 4 月呼吸速率为最小。观测期(2003 年 7 月至 2004 年 7 月), GG、GC 和 GL 的生态系统呼吸速率变化范围分别为 34.21 ~ 1168.23、2.30 ~ 1112.38 和 20.40 ~ 509.72  $\text{mg} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{h})^{-1}$ 。方差分析表明, 呼吸速率在不同退化阶段差异极显著( $P < 0.01$ ), 表明高寒灌丛退化演替过程会引起系统呼吸强度的降低。整个观测期 GG、GC 和 GL 的平均呼吸速率分别为 ( $535.63 \pm 54.60$ )、( $413.27 \pm 49.87$ ) 和 ( $209.33 \pm 33.93$ )  $\text{mg} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{h})^{-1}$ , GG 分别约是 GC、GL 的 1.29 倍和 2.56 倍。

### 2.2 不同退化阶段生态系统呼吸速率与温度的关系

观测期(2003 年 7 月至 2004 年 7 月) 研究区土壤 5cm 温度( $T_s$ )、地表温度( $T_d$ ) 和箱外大气温度( $T_a$ ) 表现出了与呼吸速率相一致的季节变化(图 2)。GG、GC 和 GL 生态系统呼吸速率与各温度指标  $T_s$ 、 $T_d$ 、 $T_a$  均呈显著正相关( $P < 0.05$ ), 季节变化中呼吸速率 25% ~ 79% 以上的变异可以用温度来解释。表明温度是影响生态系统呼吸的主要环境因子, 二者之间的关系可以用指数函数很好地拟合

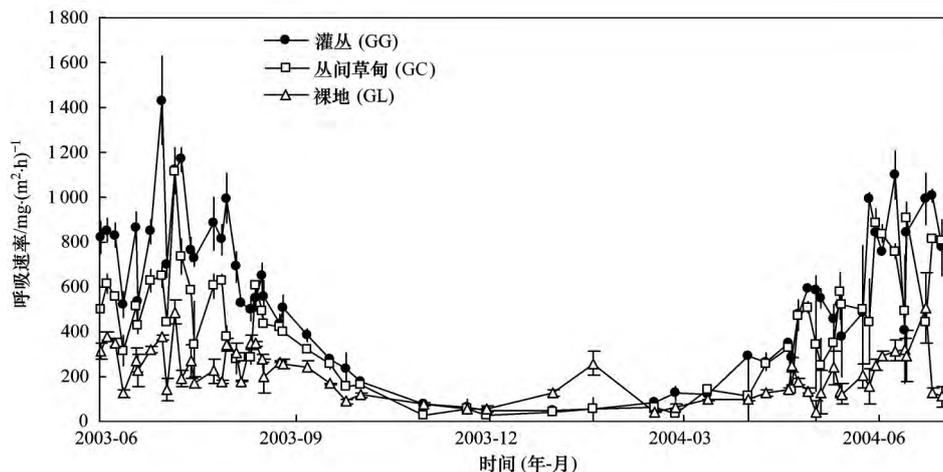


图 1 不同退化阶段系统呼吸速率季节变化

Fig. 1 Seasonal variation of ecosystem CO<sub>2</sub> emission rates in different degradation stages of alpine scrub

(表 2). 但退化演替过程改变了生态系统呼吸速率与温度之间的相关性. 随着地表植被的矮化和分布均匀度的提高, GC 呼吸速率与温度指标  $T_s$ 、 $T_d$  和  $T_a$  之间的相关性 ( $R^2$ ) 相比 GG 分别增加了

12.95%、10.11% 和 13.22%. 而当地表植被完全消失, 灌丛进一步退化形成次生裸地后, GL 呼吸速率与温度指标  $T_s$ 、 $T_d$  和  $T_a$  之间的相关性 ( $R^2$ ) 相比 GG 分别降低 47.23%、46.95% 和 55.28%.

表 2 不同退化阶段生态系统呼吸速率 ( $R$ ) 与温度 ( $T$ ) 的关系

Table 2 Relationship between ecosystem respiration rate ( $R$ ) and temperature ( $T$ ) at different degradation stages

演替类型	温度/°C	指数模型		
		$R = a \cdot e^{bT}$	$R^2$	$n$
灌丛 (GG)	$T_s$	$Y = 233.77e^{0.089T_s}$	0.703	60
	$T_d$	$Y = 251.39e^{0.0455T_d}$	0.475	60
	$T_a$	$Y = 251.12e^{0.0774T_a}$	0.673	60
丛间草甸 (GC)	$T_s$	$Y = 124.91e^{0.1015T_s}$	0.794	61
	$T_d$	$Y = 133.1e^{0.0721T_d}$	0.523	61
	$T_a$	$Y = 152.8e^{0.109T_a}$	0.762	61
裸地 (GL)	$T_s$	$Y = 118.47e^{0.0544T_s}$	0.371	58
	$T_d$	$Y = 106.87e^{0.0392T_d}$	0.252	58
	$T_a$	$Y = 120.2e^{0.0493T_a}$	0.301	58

2.3 不同退化阶段生态系统呼吸速率的温度敏感性

图 3 显示, 不同退化阶段生态系统呼吸速率与土壤 5 cm 温度呈显著指数相关关系 ( $P < 0.05$ ), 但冬季呼吸速率与土壤 5 cm 温度的相关性明显高于植物生长季 (图 4). 利用生态系统呼吸速率与土壤 5 cm 温度之间的指数拟合方程计算得出, 冬季 10 月 ~ 次年 4 月 GG、GC 和 GL 的  $Q_{10}$  值分别为 3.22、3.03 和 1.39, 植物生长季 5 ~ 9 月  $Q_{10}$  值分别为 1.25、1.63 和 1.28 (表 3). 冬季  $Q_{10}$  值分别是生长季的约 2.58 倍、1.86 倍和 1.09 倍. 方差分析结果显示,  $Q_{10}$  值在冷、暖季节差异显著 ( $P < 0.05$ ), 表现为冷季 > 暖季. 观测期 2003 年 7 月至 2004 年 7 月, GG、GC 和 GL 的  $Q_{10}$  值分别为 2.38、2.91 和 1.62, 与灌丛相比, GC 的  $Q_{10}$  值增加了 22.26%, 而 GL 则

降低了 31.93%.

3 讨论

3.1 灌丛退化演替过程对生态系统呼吸速率的影响

高寒灌丛退化演替是长期连续重度放牧压力下系统组成与结构发生不良变化, 导致生态系统的功能退化和生态学过程的弱化. 不同退化阶段表现出不同的特征, 并且对呼吸过程产生重要影响<sup>[14]</sup>. 王旭等<sup>[15]</sup>认为, 在生长季次生林土壤呼吸强度约为成熟林的 1.3 倍, 皆伐迹地土壤呼吸速率约为林地的 75%. 本研究针对高寒灌丛退化演替过程中生态系统呼吸速率的研究, 得出了与林地土壤呼吸不同结论. 通过本研究发现, 在相邻的观测点上, 灌丛呼吸速率最大, 分别是丛间草甸和裸地的 1.3 倍和 2.6

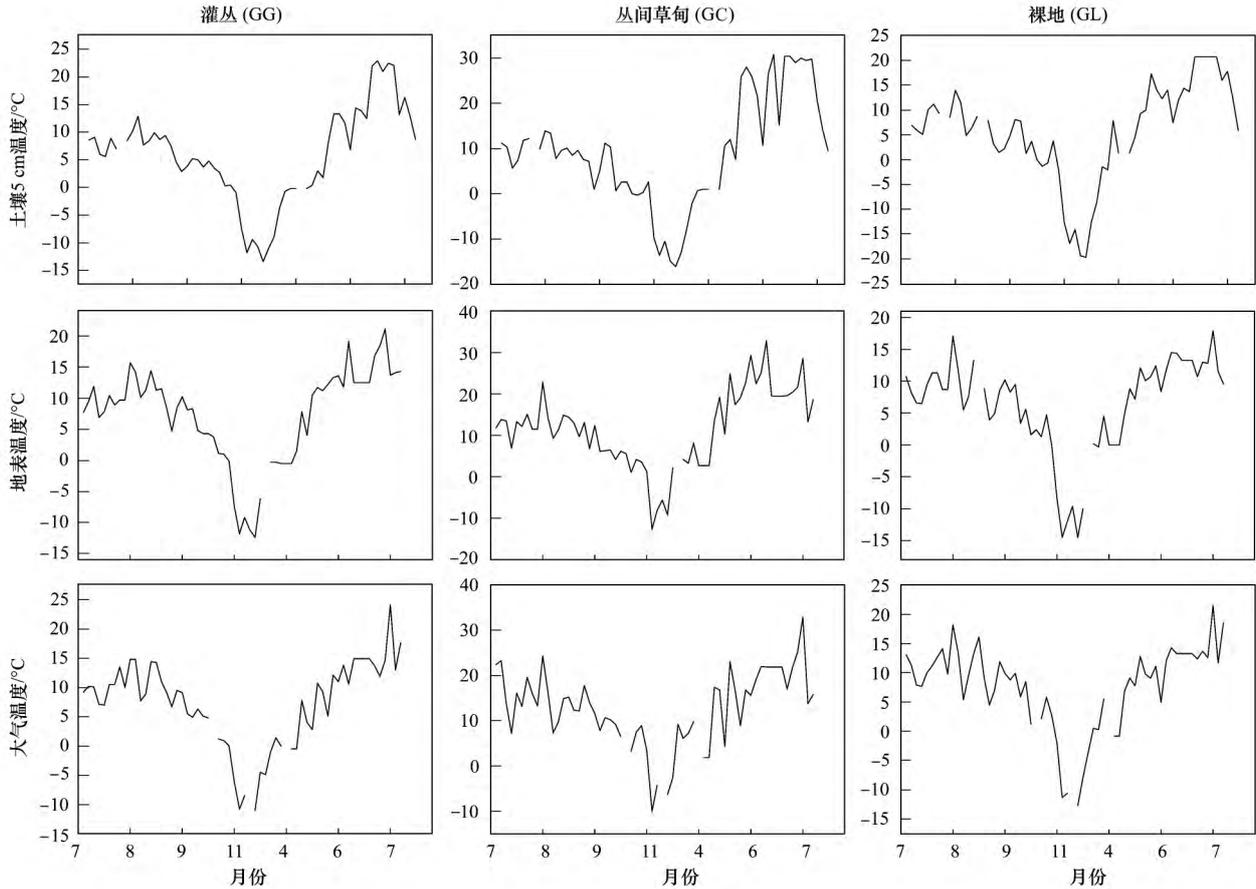


图 2 不同退化阶段土壤 5 cm 温度 ( $T_s$ )、地表温度 ( $T_d$ ) 和箱外大气温度 ( $T_a$ ) 季节变化

Fig. 2 Seasonal variations of soil temperature at 5 cm depth ( $T_s$ ), soil surface temperature ( $T_d$ ), and air temperature ( $T_a$ ) in different degradation stages of alpine scrub

表 3 不同退化阶段生态系统呼吸速率与土壤 5 cm 温度的指数回归关系参数及  $Q_{10}$  值

Table 3 Parameters for the exponential model fitting the relationship between ecosystem respiration and soil temperature at 5cm depth and  $Q_{10}$  values at different degradation stages of alpine scrub

生长阶段	演替类型	$R = a \cdot e^{bT}$		$R^2$	$n$	$Q_{10}$
		$a$	$b$			
2003 年 7 月至 2004 年 7 月	GG	247.87	0.086 6	0.666	58	2.38
	GC	138.24	0.1071	0.747	58	2.91
	GL	127.45	0.048	0.341	58	1.62
生长季 5 ~ 9 月	GG	537.58	0.022	0.117	43	1.25
	GC	282.45	0.0487	0.209	43	1.63
	GL	171.94	0.0243	0.046	43	1.28
冬季 10 ~ 4 月	GG	195.30	0.1171	0.183	15	3.22
	GC	118.23	0.1108	0.594	15	3.03
	GL	109.62	0.0329	0.119	15	1.39

倍。一般而言,生态系统呼吸包括植物自养呼吸和土壤异养呼吸两部分,其大小主要取决于植物代谢和微生物活动的强弱。研究表明<sup>[16]</sup> 植被冠层呼吸作用的大小与地上生物量呈正相关关系。放牧条件下,植物的光合器官通过家畜的采食被移除,使植被冠层呼吸迅速下降,最终导致植物自养呼吸速率的

降低。此外,土壤中的有机物质是真菌或微生物进行生命活动的物质基础,放牧活动会引起土壤中有机物质的大量分解,而微生物呼吸底物(土壤有机质)的减少会直接影响土壤中微生物的活性,最终导致土壤异养呼吸速率的减少。因此,多数研究者认为放牧活动将显著降低生态系统呼吸的强

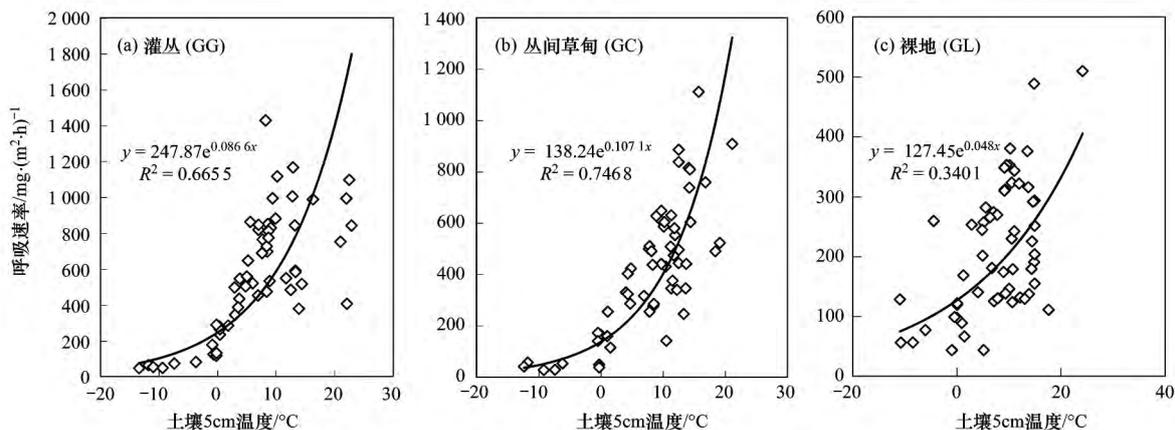


图3 不同退化阶段生态系统呼吸速率与土壤5 cm 温度 ( $T_s$ ) 相关分析

Fig. 3 Correlation analysis of ecosystem respiration rate and soil temperatures at 5 cm depth soil ( $T_s$ ) in different degradation stages of alpine scrub

度<sup>[17~19]</sup>。研究区高寒灌丛植物地上、地下生物量较丛间草甸和裸地大,植物代谢活动强,并在土层中产生了较多的有机物质和根系分泌物,这些有机物质或根系分泌物为微生物活动提供充足的分解底物,但灌丛退化演替过程显著降低了植物生物量和土壤中的有机物质的输入。由表4可以看出,高寒灌丛退化为丛间草甸后植物地上、地下生物量分别降低了14.65%和8.62%,表层(0~10 cm)土壤有机碳含量降低了31.17%。植物生物量的减少降低了植物自养呼吸速率,而呼吸底物(有机碳)的减少又降低了土壤异养呼吸速率。因而,高寒灌丛退化演替过程中,生态系统呼吸速率

在数值上表现为灌丛 > 丛间草甸 > 裸地,与灌丛相比,丛间草甸和裸地生态系统呼吸速率分别减少了约22.84%和60.92%。另外,有研究指出<sup>[20~22]</sup>森林皆伐后,砍伐残留的枯枝落叶、死根和土壤有机质会加速分解,因而土壤呼吸 $CO_2$ 释放速率会出现短期(1~2 a)的增加。但本研究灌丛退化为裸地后未观测到呼吸速率增加的现象。初步分析原因,一方面可能是由于灌丛退化演替是一个相对漫长的过程,在其退化为次生裸地的进程中,土壤中易分解的有机物质已基本分解并释放到大气中。另一方面也与本研究观测时间相对过短有很大的关系。

表4 不同退化阶段植被特征及相关要素

Table 4 Vegetation characteristics and other relevant factors at different degradation stages

演替类型	建群种	植被高度/cm	植物生物量/ $g \cdot m^{-2}$		土壤有机碳/ $g \cdot kg^{-1}$		
			地上	地下	0~10 cm	10~20 cm	20~40 cm
GG	金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>	60~70	545.82	2177.18	7.54	5.71	3.68
GC	线叶蒿草 <i>Kobresia capillifolia</i>	20~30	465.85	1989.55	5.19	5.01	3.04
GL	—	—	—	—	—	—	—

### 3.2 灌丛退化演替过程对生态系统呼吸温度敏感性 $Q_{10}$ 的影响

高寒灌丛不同退化阶段生态系统呼吸速率与各温度指标具有很好的相关性(表2)。在各温度指标中,土壤5 cm 温度与生态系统呼吸速率的相关性最强,可以解释生态系统呼吸速率34%~74%以上的变异。利用生态系统呼吸速率与土壤5 cm 温度之间的指数关系,计算得出灌丛、丛间草甸和裸地的生态系统呼吸  $Q_{10}$  值分别为2.38、2.91和1.62。王旭等<sup>[12]</sup>和Cao等<sup>[13]</sup>的研究表明,土壤呼吸过程对温度变化响应敏感,过度放牧会导致群落地上生物

量和根系的大幅减少,植物自养呼吸强度下降,其对温度变化的敏感性降低。而地上生物量和凋落物量减少,进一步抑制了土壤有机物质的输入,呼吸底物供应减少,因而土壤微生物数量和活性降低,同样削弱了异养呼吸的温度敏感性,最终导致土壤呼吸的温度敏感性降低。本研究对高寒灌丛不同退化阶段生态系统呼吸温度敏感性研究得出了与土壤呼吸相反的结论。本研究发现,灌丛退化为丛间草甸后,植物总生物量相对灌丛降低了10.19%,表层(0~10 cm)土壤有机碳含量降低了31.17%,相应的生态系统呼吸速率也降低了22.84%,但值得注意的是,灌

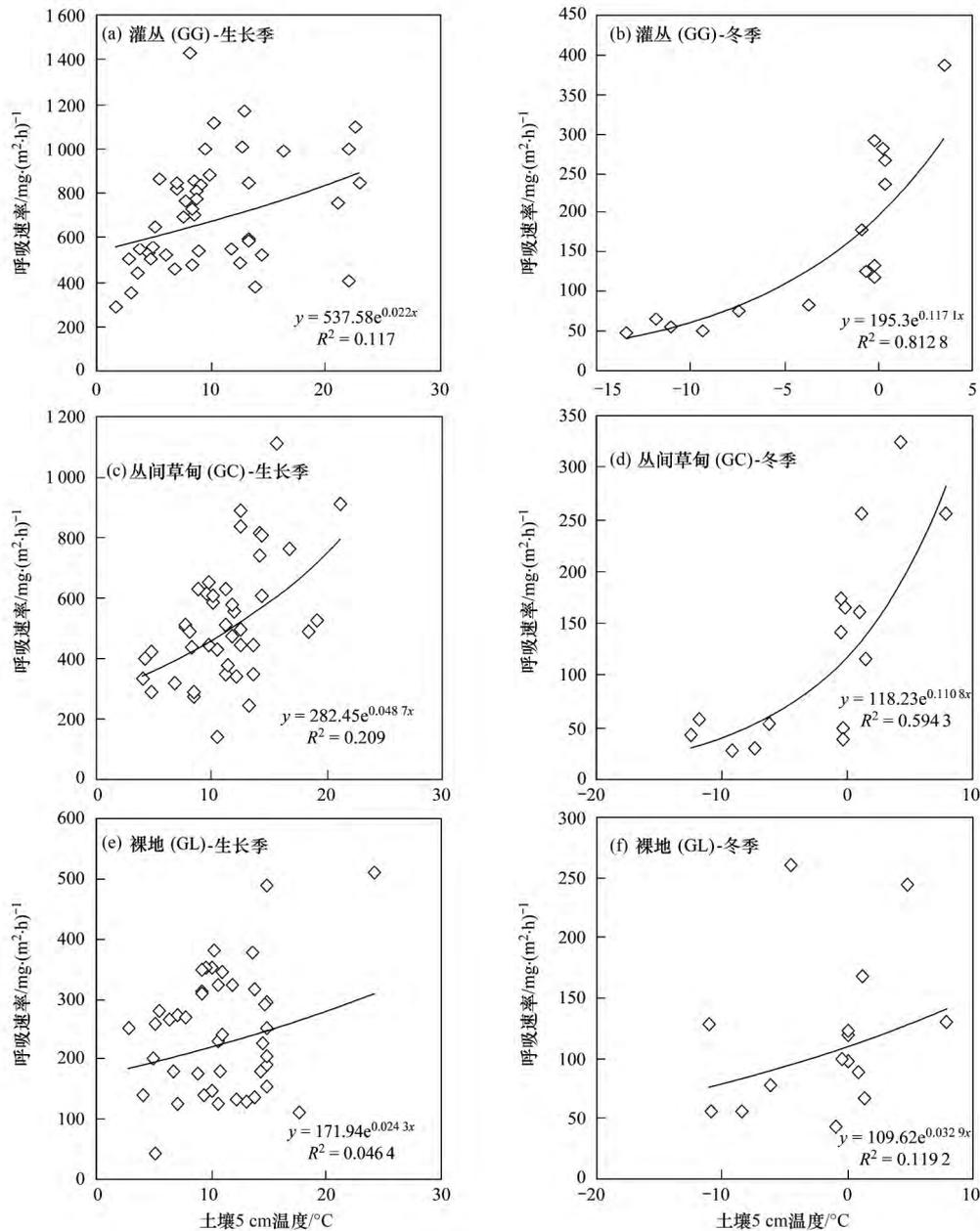


图4 生长季和冬季 GG、GC 和 GL 生态系统呼吸速率与土壤 5 cm 温度 ( $T_s$ ) 相关分析

Fig. 4 Correlation analysis of GG, GC and GL ecosystem respiration rates and soil temperatures at 5 cm depth soil ( $T_s$ ) during growing season and in winter

丛退化为丛间草甸后生态系统呼吸  $Q_{10}$  值相对于灌丛反而增加了 16.80%。通常而言,  $Q_{10}$  的变化不仅受温度的影响, 还受到土壤水分、基质有效性、土壤微生物活性等因素的影响以及这些因素的交互作用影响<sup>[23]</sup>。温度变化会降低水分的有效性, 进而导致呼吸的温度敏感性降低。如, 在美国加利福尼亚州北部的研究发现<sup>[24~26]</sup>, 干旱降低了土壤呼吸的温度敏感性, 冬季季节, 当土壤含水量高于 15% 时, 土壤温度每增加 10°C 土壤呼吸会增加 98% ( $Q_{10} = 1.98$ ), 而在盛夏, 当土壤非常干旱时, 温度增加

10°C 土壤呼吸仅增加 8% ( $Q_{10} = 1.01$ )。研究区灌丛主要分布于山地阴坡、土壤湿度较高的平缓滩地以及地下水位较高的河谷阶地。放牧导致的高寒灌丛植被覆盖和凋落物减少, 造成表层土壤温度升高, 土壤含水量下降。整个生长季, 尽管温度条件适宜土壤有机物质的矿化和植物自养呼吸作用, 但较低的土壤水分限制了微生物和植物的代谢活动, 使得水分的变化较温度条件的变化对系统呼吸温度敏感性的影响更显著。这也是本研究植物生长季和整个观测期丛间草甸生态系统呼吸温度敏感性高于灌丛的

主要原因. 冬季生态系统呼吸主要以土壤异养呼吸为主,且呼吸过程受低温和土壤中呼吸底物(土壤有机质)供应量的限制. 在这种情况下,温度上升时,呼吸底物较为丰富的灌丛生态系统呼吸对温度的敏感性要显著高于丛间草甸和裸地(呼吸底物较为匮乏). 因而,冬季灌丛、丛间草甸和裸地生态系统呼吸  $Q_{10}$  值表现出依次降低的变化趋势(表 3). 另外,大量实验研究指出<sup>[27~29]</sup>,  $Q_{10}$  值在时间和空间分布上具有异质性,不同地理位置和生态系统类型之间存在很大变率. Raich 等<sup>[30]</sup>通过收集和分析全球各种生态系统中的土壤呼吸数据发现  $Q_{10}$  在 1.3~3.3 之间波动,中值为 2.4,且  $Q_{10}$  值与温度呈负相关. 温度较低的冬季  $Q_{10}$  值要明显高于较高温度的夏季<sup>[31~35]</sup>. 本研究对高寒灌丛不同退化阶段生态系统呼吸  $Q_{10}$  值的研究得出了与 Raich 等相似的结论. 冬季 10 月~次年 4 月灌丛、丛间草甸和裸地生态系统呼吸  $Q_{10}$  值分别为 3.22、3.03 和 1.39,分别是生长季 5~9 月  $Q_{10}$  值的 2.58 倍、1.86 倍和 1.09 倍. 但同期在海北站高寒矮嵩草草甸观测样地内,未发现冬季生态系统呼吸  $Q_{10}$  值高于植物生长季. 据吴琴等<sup>[36]</sup>的报道,冬季 11 月~次年 4 月高寒矮嵩草草甸生态系统呼吸  $Q_{10}$  值略低于植物生长季.

#### 4 结论

(1) 高寒灌丛退化演替过程显著降低了生态系统呼吸速率. 2003 年 7 月至 2004 年 7 月灌丛(GG)、丛间草甸(GC)和裸地(GL)生态系统呼吸速率变化范围分别为 34.21~1168.23、2.30~1112.38 和 20.40~509.72  $\text{mg} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{h})^{-1}$ , 平均值灌丛(GG)分别是丛间草甸(GC)、裸地(GL)的 1.29 倍和 2.56 倍.

(2) 温度是影响高寒灌丛生态系统呼吸  $\text{CO}_2$  释放的主要环境因子,二者之间的关系可以用指数函数很好地拟合. 退化演替过程显著降低了生态系统呼吸速率与温度之间的相关性. 当灌丛(GG)退化为裸地(GL)后,生态系统呼吸速率与各温度指标  $T_s$ 、 $T_d$  和  $T_a$  之间的相关性分别降低 47.23%、46.95% 和 55.28%.

(3) 高寒灌丛不同退化阶段生态系统呼吸温度敏感系数  $Q_{10}$  值在冷、暖季节差异显著,表现为冬季 > 生长季. 退化演替过程改变了生态系统呼吸的温度敏感性. 观测期 2003 年 7 月至 2004 年 7 月灌丛(GG)、丛间草地(GC)和裸地(GL)的  $Q_{10}$  值分别为 2.38、2.91 和 1.62,与灌丛(GG)相比,丛间草甸

(GC)  $Q_{10}$  值增加了 22.26%,而裸地(GL)  $Q_{10}$  值降低了 31.93%.

#### 参考文献:

- [1] Post W M, Kwon K C. Soil carbon sequestration and land use change: processes and potential [J]. *Global Change Biology*, 2000, 6(3): 317-327.
- [2] Vitousek P M, Mooney H A, Lubchenco J, et al. Human domination of Earth's ecosystems [J]. *Science*, 1997, 277(5325): 494-499.
- [3] Watson R T, Bolin B. Land use, land use change, and forestry: a special report of the IPCC [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. 189-217.
- [4] Luysaert S, Inglima I, Jung M, Richardson A D, et al.  $\text{CO}_2$  balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database [J]. *Global Change Biology*, 2007, 13(12): 2509-2537.
- [5] Yuan W P, Luo Y Q, Li X L, et al. Redefinition and global estimation of basal ecosystem respiration rate [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2011, 25: GB4002, doi: 10.1029/2011gb004150.
- [6] Beer C, Reichstein M, Tomelleri E, et al. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate [J]. *Science*, 2010, 329(5993): 834-838.
- [7] 朱先进, 于贵瑞, 王秋风, 等. 典型森林和草地生态系统呼吸各组分的相互关系 [J]. *生态学报*, 2013, 33(21): 6925-6934.
- [8] 吴启华, 李英年, 刘晓琴, 等. 牧压梯度下青藏高原高寒杂草类草甸生态系统呼吸和碳汇强度估算 [J]. *中国农业气象*, 2013, 34(4): 390-395.
- [9] Houghton R A, Davidson E A, Woodwell G M. Missing sinks, feedbacks, and understanding the role of terrestrial ecosystems in the global carbon balance [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 1998, 12(1): 25-34.
- [10] 周涛, 史培军, 惠大丰, 等. 中国土壤呼吸温度敏感性空间格局的反演 [J]. *中国科学 C 辑: 生命科学*, 2009, 39(3): 315-322.
- [11] Curiel Yuste J, Janssens I A, Carrara A, et al. Annual  $Q_{10}$  of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity [J]. *Global Change Biology*, 2004, 10(2): 161-169.
- [12] 王旭, 闫瑞瑞, 邓钰, 等. 放牧对呼伦贝尔草甸草原土壤呼吸温度敏感性的影响 [J]. *环境科学*, 2014, 35(5): 1910-1914.
- [13] Cao G M, Tang Y H, Mo W H, et al. Grazing intensity alters soil respiration in an alpine meadow on the Tibetan Plateau [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2004, 36(2): 237-243.
- [14] 梁宇, 许嘉巍, 胡远满, 等. 长白山阔叶红松林退化生态系统的土壤呼吸作用 [J]. *应用生态学报*, 2010, 21(5): 1097-1104.
- [15] 王旭, 周广胜, 蒋延玲, 等. 山杨白桦混交次生林与原始阔叶红松林土壤呼吸作用比较 [J]. *植物生态学报*, 2007, 31(3): 348-354.

- [16] 朱玲玲,戎郁萍,王伟光,等. 放牧对草地生态系统 CO<sub>2</sub> 净气体交换影响研究概述[J]. 草地学报, 2013, **21**(1): 3-10.
- [17] Ford H, Garbutt A, Jones L, *et al.* Methane, carbon dioxide and nitrous oxide fluxes from a temperate salt marsh: Grazing management does not alter global warming potential [J]. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2012, **113**: 182-191.
- [18] 万运帆,李玉娥,高清竹,等. 夏季放牧强度对藏北草原温室气体排放的影响[J]. 草业科学, 2010, **27**(11): 1-6.
- [19] Wilsey B J, Parent G, Roulet N T, *et al.* Tropical pasture carbon cycling: relationships between C source/sink strength, above-ground biomass and grazing [J]. *Ecology Letters*, 2002, **5**(3): 367-376.
- [20] Lytle D E, Cronan C S. Comparative soil CO<sub>2</sub> evolution, litter decay, and root dynamics in clearcut and uncut spruce-fir forest [J]. *Forest Ecology and Management*, 1998, **103**(2-3): 121-128.
- [21] Johnson D W, Edwards N T. The effects of stem girdling on biogeochemical cycles within a mixed deciduous forest in Eastern Tennessee [J]. *Oecologia*, 1979, **40**(3): 259-271.
- [22] 杨玉盛,董彬,谢锦升,等. 森林土壤呼吸及其对全球变化的响应[J]. 生态学报, 2004, **24**(3): 583-591.
- [23] Davidson E A, Janssens I V, Luo Y Q. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond  $Q_{10}$  [J]. *Global Change Biology*, 2006, **12**(2): 154-164.
- [24] Xu M, Qi Y. Soil-surface CO<sub>2</sub> efflux and its spatial and temporal variations in a young ponderosa pine plantation in northern California [J]. *Global Change Biology*, 2001, **7**(6): 667-677.
- [25] Qi Y, Xu M. Separating the effects of moisture and temperature on soil CO<sub>2</sub> efflux in a coniferous forest in the Sierra Nevada Mountains [J]. *Plant and Soil*, 2001, **237**(1): 15-23.
- [26] Xu M, Qi Y. Spatial and temporal variations of  $Q_{10}$  determined by soil respiration measurements at a Sierra Nevada forest [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2001, **15**(3): 687-696.
- [27] Chen H, Harmon M E, Griffiths R P, *et al.* Effects of temperature and moisture on carbon respired from decomposing woody roots [J]. *Forest Ecology and Management*, 2000, **138**(1-3): 51-64.
- [28] Fierer N, Colman B P, Schimel J P, *et al.* Predicting the temperature dependence of microbial respiration in soil: A continental-scale analysis [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2006, **20**: doi: 3010.1029/2005GB002644.
- [29] 刘洪升,刘华杰,王智平. 土壤呼吸的温度敏感性[J]. 地理科学进展, 2008, **27**(4): 51-60.
- [30] Raich J W, Schlesinger W H. The global carbon dioxide flux in soil respiration and its relationship to vegetation and climate [J]. *Tellus*, 1992, **44**(2): 81-99.
- [31] Kutesch W L, Kappen L. Aspects of carbon and nitrogen cycling in soils of the Bornhöved Lake district II. Modelling the influence of temperature in crease on soil respiration and organic carbon content in arable soils under different management [J]. *Biogeochemistry*, 1997, **39**(2): 207-224.
- [32] Kirschbaum M U F. The temperature dependence of soil organic matter decomposition and the effect of global warming on soil organic C storage [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1995, **27**(6): 753-760.
- [33] Davidson E A, Belk E, Boone R D. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest [J]. *Global Change Biology*, 1998, **4**(2): 217-227.
- [34] Luo Y Q, Wan S Q, Hui D F, *et al.* Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie [J]. *Nature*, 2001, **413**(6856): 622-625.
- [35] Oechel W C, Vourlitis G L, Hastings S J, *et al.* Acclimation of ecosystem CO<sub>2</sub> exchange in the Alaskan Arctic in response to decadal climate warming [J]. *Nature*, 2000, **406**(6799): 978-981.
- [36] 吴琴,胡启武,曹广民,等. 高寒矮嵩草草甸冬季 CO<sub>2</sub> 释放特征[J]. 生态学报, 2011, **31**(18): 5107-5112.