

DOI:10.16742/j.zgdxh.2006-01-06

高寒嵩草草甸不同退化梯度下生态系统光合和呼吸响应特征

张法伟^{1,3,4}, 王军邦^{2,*}, 李以康^{1,3}, 林 丽^{1,3}, 曹广民^{1,3}

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810001; 2. 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; 3. 中国科学院高原生物适应与进化重点实验室, 青海 西宁 810001; 4. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 青藏高原高寒草甸生态地位突出但退化严重, 其植被光合和系统呼吸特征如何响应仍不清楚。于植被生长的旺盛期(7月中旬~8月中旬)在青藏高原祁连山南麓分别选取原生草地、中度退化和重度退化 3 类高寒草甸, 使用自制同化箱和 LI-6400 便携式光合仪测定生态系统 CO₂ 净交换(NEE)、生态系统暗呼吸(RES)和生态系统初级光合(GEP), 研究退化程度对高寒嵩草草甸生态系统 CO₂ 通量的影响特征。结果表明不同退化程度的 NEE、RES 和 GEP 的单峰日变化格局没有明显差异, 日极值出现时间相近。日均 NEE 和日均 RES 随着退化加剧逐渐升高, 重度退化较原生草地分别显著($P < 0.05$)升高了 41.8% 和 12.2%。日均 GEP 略有下降。退化降低了 RES 的温度敏感度(Q10), 提高了群落表观光量子产额(α), 但对系统潜在 CO₂ 最大同化速率(P_{max})无明显影响。在植被生长旺盛期, 高寒草甸生态系统碳收支对退化的响应主要表现在系统的呼吸强度而非群落光合速率。

关键词: CO₂ 通量; 光响应特征; 呼吸温度敏感度; 同化箱; 青藏高原

中图分类号: Q147 文献标识码: A 文章编号: 1673-5021(2016)01-0034-07

近年来, 在气候变化和人类活动(尤其是超载过牧)的双重驱动下, 中国草地退化十分严重^[1]。草地退化影响了植被系统同化 CO₂ 的光合能力, 改变了土壤呼吸的时空格局, 加剧了土壤有机碳的释放, 进而反馈于温室效应^[2]。高寒草甸是青藏高原的主体植被类型之一, 占高原陆地面积的 10.7%, 承载区域生态保护和社会发展的功能, 保障青藏高原在中国“两屏三带”生态安全格局的战略地位^[3~4]。由于高寒草甸的生态脆弱性和放牧管理的粗放性, 系统退化日益严重, 极度退化的“黑土滩”次生裸地广泛分布, 严重影响了高寒草甸生态系统的生态、生产和生活等服务功能^[5]。高寒草地生态系统退化过程中, 植物群落多样性降低、空间异质性增强致使冠层结构趋于简单化, 导致了群落的光能利用效率下降^[6], 植被生产力^[7]和地上、地下分配策略^[8]以及土壤酶活性及养分发生改变^[9], 而呼吸强度下降^[10~11]或有所升高^[12~13], 系统碳功能由碳汇或碳中性转变为碳源^[10, 14]。在重度退化的“黑土滩”, 土壤表层(0~20 cm)碳储降低了约一半^[15], 鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)和细叶亚菊(*Ajania tenuifolia*)等阔叶型杂类草迅速扩充, 致使群落叶面积指数相对稳定, 植被最大地上生产力略有降低^[4]甚至升高^[14], 但由于其较低的水分利用效率, 加大了系统水分的散失强度和空间异质性^[16], 导致表层土壤的干旱和草地退化程度的加剧^[17~18], 草场质量发生质

变^[3]。青藏高原高寒草甸的退化已呈现出多途径、多状态和变异强的空间演替格局^[19~20], 而植被光合和系统呼吸特征对退化过程的响应受环境水热、退化程度和植被类型综合调控^[2, 21], 导致退化高寒草甸生态系统的碳收支更加难以全面准确地评估^[22]。本研究通过空间替换时间的方法设置高寒草甸退化梯度(原生草地、中度退化和重度退化), 系统研究在植物旺盛生长季(7月中旬~8月中旬)的生态系统 CO₂ 通量的时间动态, 解析群落光合和系统呼吸的与退化程度的耦合特征, 为科学评估退化高寒草甸的系统碳收支提供数据支撑和理论依据。

1 方法与材料

1.1 研究区概况

试验样地设置于青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站(海北站, 37°37'N、101°19'E, 3200m)。海北站地处青藏高原东北隅, 位于祁连

* 通讯作者, E-mail: jbwang@igsrr.ac.cn

收稿日期: 2015-07-30; 修回日期: 2015-11-22

基金项目: 国家自然科学基金(31270520; 31270576), 青海省科技促进新农村计划项目(2013-N-540)和中国科学院科技服务网络计划(KFJ-EW-STS-125)共同资助

作者简介: 张法伟(1981-), 男, 河南义马人, 高级工程师, 博士研究生, 2007年7月毕业于中国科学院西北高原生物研究所, 主要从事高寒生态系统管理和评价, 发表论文 60 余篇, E-mail: fwzhang@nwip.cas.cn.

山冷龙岭东段南坡的大通河谷地。站区年均气温和降水量分别为 $-1.7\text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 580 mm ,雨热同季于植被生长季的5月~9月。高寒嵩草草甸是站区典型的植被类型,矮嵩草(*Kobresia humilis*)为其建群种,异针茅(*Stipa aliena*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、麻花苳(*Gentiana straminea*)、高山唐松草(*Thalictrum alpinum*)等为其优势种。土壤为暗沃寒冻雏形土(*Mat Cry-gelic Cambisols*),富含有机质但速效养分缺乏(0~10cm土壤有机质高达106.7%但速效氮仅为0.039%)。高寒系统土壤、植被对退化的响应主要表现在植被旺盛生长期^[23]。因此在2014年植被生长旺盛期的7月中旬~8月

中旬,以可食牧草(莎草类、禾本类、部分豆科类植物和少许杂类草)相对盖度 $>80\%$ 、 $40\% \sim 60\%$ 、 $<20\%$ 的标准设置原生草地、中度退化和重度退化的样地^[9, 24]。为了尽可能消除空间异质性的影响,3个梯度样地最大空间距离不超过200m。原生草地为稳定性的地带植被类型,是放牧退化演替的原生群落^[25],退化梯度样地概况详见表1。每个退化梯度的5cm和10cm土壤温度由HOBO Weather Station(Onset computer corporation, 美国)的土壤温度传感器(S-TMB-M002)每30min自动测量并记录,同时每个梯度设置3个重复样地测定 CO_2 通量。

表1 高寒嵩草草甸退化梯度样地概况

Table 1 Description of degradation gradients' plots of an alpine *Kobresia* meadow

退化梯度 Degradation gradients	群落结构 Community structure	植被组成 Plant composition	地上生物量与叶面积指数* Above-ground phytomass and leaf area index
原生草地	双层冠层结构,密丛根茎嵩草为建群层片,草丛禾草为辅助层片	相对盖度95%以上,以禾草、嵩草为主,上层为异针茅、藏异燕麦(<i>Helictotrichon tibeticum</i>)、垂穗披碱草等,下层为矮嵩草、双柱头蘆草(<i>Scirpus distigmaticus</i>)、早熟禾(<i>Poa crymophila</i>)、花苳苳(<i>Melissilus ruthenicus</i>)、异叶米口袋(<i>Gueldenstaedtia diversifolia</i>)。	338.13 g/m ² 和2.67 m ² /m ² ;禾草类和莎草类地上生物量比例分别为41.6%和10.6%。
中度退化	双层冠层结构,禾草与杂类草共生群落	相对盖度达90%左右,禾草、杂类草盖度相当,优势种为垂穗披碱草、鹅绒委陵菜等。	252.06 g/m ² 和2.14 m ² /m ² ,禾草类和莎草类植物地上生物量的比例分别为19.8%和1.5%。
重度退化	单层冠层结构,黑土型杂类草次生裸地	相对盖度50%左右,少有可食牧草,优势种为鹅绒委陵菜、西伯利亚蓼(<i>Ligularia virgaurea</i>)和细叶亚菊等。	149.59 g/m ² 和1.61 m ² /m ² ,禾草类和莎草类植物地上生物量的比例分别为9.7%和0.7%。

注:*表示地上生物量和群落叶面积指数为基于0.5m×0.5m样方的收获法获取。

Note: * represents that above-ground phytomass and leaf area index was obtained by harvesting method with 0.5m×0.5m quadrats.

1.2 材料与方法

采用透光率大于95%的亚克力材料自制同化箱(箱体大小0.5m×0.5m×0.5m,箱内顶部侧面加装风扇,保障箱内气体混合均匀的同时降低遮光效果),连接LI-6400便携式光合仪(LI-Cor, 美国)测定不同退化样地的生态系统 CO_2 净交换速率(Net ecosystem CO_2 exchange, NEE)、植被-土壤系统的暗呼吸速率(Ecosystem dark respiration, RES)和生态系统初级光合速率(Gross ecosystem photosynthesis rate, GEP)。同化箱底座为不锈钢底槽,垂直砸入地面5cm并保持底座水平,测量时利用水封保证同化箱内部的气密性^[4]。在晴朗无云的白天(6:30~20:00),每30min测定样地的NEE和RES。由于高原气候多变,舍弃了下午出现阴雨天气时的测量数据。首先利用同化箱测定NEE。水封同化箱待系统稳定后(一般10s),利用LI-6400自动采集5组数据(组/10s),计算同化箱

内 CO_2 变化速率(ΔCO_2 , $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol} \cdot \text{s}$),利用公式(1)计算NEE;NEE测定完成后,为了避免系统“ CO_2 饥饿”现象,将同化箱与不锈钢底座分离1min后,待同化箱内外气体混合均匀再测定RES。用遮光布罩住同化箱,以相同频率测定 ΔCO_2 ,利用公式(1)计算RES。GEP为NEE与RES之差。

$$F_c = \frac{\rho \cdot V \cdot \Delta\text{CO}_2}{S} = \frac{\rho \cdot V \cdot \Delta\text{CO}_2}{(T+273.15) \cdot R \cdot S} \quad (1)$$

F_c 为生态系统 CO_2 通量($\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$), ρ 是大气压(Pa), V 为同化箱体积(m^3), ΔCO_2 为 CO_2 摩尔浓度变化速率($\mu\text{mol}/\text{mol} \cdot \text{s}$), T 为同化箱内的空气温度($^{\circ}\text{C}$), R 是气体常数($8.314 \times 10^{-6} \text{ Pa} \cdot \text{m}^3/\mu\text{mol} \cdot \text{K}$), S 为同化箱底部面积(m^2)。

分别采用直角双曲Michaelis-Menten模型(方程(2))和Van't Hoff函数(方程(3))检验不同退化梯度间生态系统光合速率的光响应差异和生态系统暗呼吸的温度敏感度^[26]。

$$NEE = RES_{,d} - \frac{a \times P_{max} \times PPFD}{a \times PPFD + P_{max}} \quad (2)$$

$$RES = RES_{,ref} e^{\ln(Q_{10})(T_s - 10)/10} \quad (3)$$

其中, PPFD 和 T_s 为光合光量子通量密度 ($\mu\text{mol photon}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$) 和 5cm 土壤温度 ($^{\circ}\text{C}$), 均为仪器观测变量。 $RES_{,d}$ 为白天的生态系统呼吸速率 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$), a 和 P_{max} 分别是生态系统表观光量子效率 ($\mu\text{mol CO}_2/\mu\text{mol photon}$) 和潜在 CO_2 最大同化速率 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, 即 PPFD 趋向极大时生态系统光合速率)。 $RES_{,ref}$ 为在 T_s 为 10°C 时生态系统的参考呼吸速率 ($\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$), Q_{10} 是生态系统呼吸速率对温度变化的敏感度(即温度升高 10°C 时呼吸速率增加的倍数)。以上参数为基于最小二乘法的非线性方程拟合值。

1.3 统计分析

首先基于 Kolmogorov-Smirnov 对 NEE、RES 和 GEP 的数据分布进行正态检验和方差齐性检验。结果表明三者日变化数据为正态分布 ($0.13 < P < 0.88, N=54$), 方差齐性 ($0.09 < P < 0.38, N=54$)。再以退化梯度为单因素, 对 NEE、RES 和 GEP 进行方差分析, 利用最小方差法 (LSD) 进行梯度间差异的显著性分析。在分析 CO_2 通量日变化时, 为了消除天气影响, 将测定的所有数据按照相同时刻进行平均。统计分析和参数拟合在 OriginLab 8.5 (OriginLab Corporation, 美国) 完成。

2 结果

2.1 不同退化梯度下 CO_2 通量的日变化特征

不同退化梯度间 NEE、RES 和 GEP 均呈现相似的单峰型日变化特征, 且极值出现时间基本一致(图 1), 表明退化并未显著改变生态系统 CO_2 通量的日变化格局。原生草地、中度退化和重度退化的日均 NEE 和 RES 分别为 -7.75 和 12.80 、 -6.15 和 13.70 、 -4.51 和 $14.36 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, 其中仅原生草地与重度退化之间差异显著 ($P < 0.05$), 重度退化的日均 NEE 和 RES 较原生草地分别升高了 41.8% 和 12.2% 。原生草地、中度退化和重度退化的日均 GEP 分别为 -21.55 、 -20.96 和 $-19.90 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, 三者之间无显著差异 ($P = 0.46$)。原生草地、中度退化和重度退化的 RES/GPP 分别为 0.58 、 0.63 和 0.67 , 三者间差异显著 ($P < 0.05$), 即随退化程度加剧, 系统呼吸消耗了更多的光合产物。因此, RES 而非 GEP

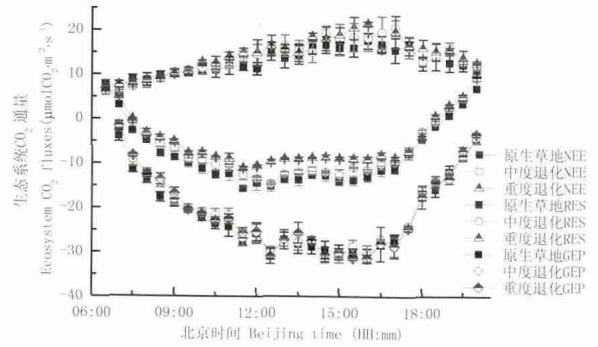


图 1 不同退化梯度下高寒草甸生态系统 CO_2 通量的平均日变化特征

Fig. 1 The average diurnal variations of CO_2 fluxes in an alpine meadow under degradation gradients

的显著差异表明在植被旺盛生长季, 高寒草甸碳收支对退化的响应可能更多地体现在系统暗呼吸而非初级光合。

与地上生物量、群落叶面积指数、禾草(莎草)类比例等生物因子的相关分析表明, 原生草地 GEP 和 RES 分别与禾草类地上生物量和群落地上生物量显著相关 ($P < 0.05$), 中度退化和重度退化的 CO_2 通量与上述生物因子无显著关系。以退化梯度为“哑变量 (Dummy variable)”(原生草地、中度退化和重度退化分别定义为 1、2 和 3), 逐步回归的结果表明 GEP 主要由群落叶面积指数调控 ($R^2 = 0.85, P < 0.01, N=9$), 而 RES 和 NEE 则分别受地上生物量 ($R^2 = 0.70, P < 0.01, N=9$) 和退化梯度 ($R^2 = 0.99, P < 0.01, N=9$) 影响。

2.2 不同退化梯度下系统光合的光响应特征

原生草地、中度退化和重度退化 NEE 的光响应曲线呈现出相似的特征, 其光响应拟合方程的决定系数 (R^2) 分别为 0.95 和 0.96 和 0.98 (图 2)。原生草地、中度退化和重度退化的 a 和 $RES_{,d}$ 分别为 0.096 和 13.53 、 0.10 和 15.60 、 $0.16 \mu\text{mol CO}_2/\mu\text{mol photon}$ 和 $18.48 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, 随退化程度表现出升高的趋势。其中原生草地的 a 和 $RES_{,d}$ 显著低于重度退化 ($P < 0.03$), 中度退化和重度退化之间的 a 差异显著 ($P=0.04$), 原生草地的 a 和 $RES_{,d}$ 和 中度退化之间无显著差异 ($P > 0.21$)。原生草地、中度退化和重度退化的 P_{max} 分别为 31.39 、 31.78 和 $30.39 \mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$, 随退化程度先升高后降低, 但三者之间无显著差异 ($0.12 < P < 0.69$)。重度退化的光补偿点 ($73.0 \mu\text{mol photon}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$) 显著低于原生草地 ($100.1 \mu\text{mol photon}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$) 和 中度

退化($108.5 \mu\text{mol photon}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$)。上述结果表明,草地退化提高了高寒草甸生态系统的 α 和 RES_{d} ,即增强了系统弱光利用效率的同时,提高了系统呼吸强度。

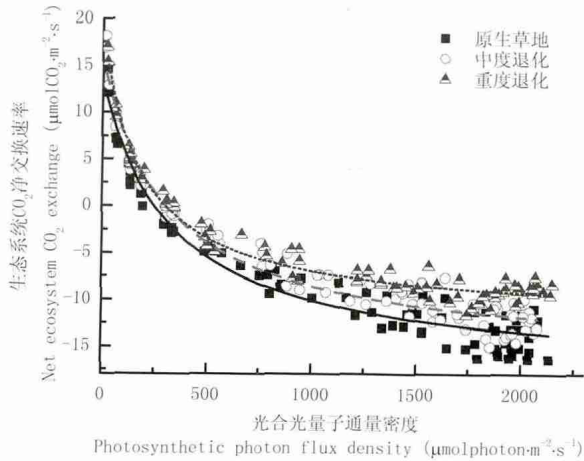


图2 不同退化梯度下高寒草甸生态系统净光合速率的光响应特征

Fig. 2 The photosynthetic response curve of net ecosystem CO_2 exchange along degradation gradients in an alpine meadow

2.3 不同退化梯度下系统暗呼吸的温度敏感度

由于植被覆盖和裸地的“热岛”效应,原生草地、中度退化和重度退化的 5 cm 土壤温度分别为 14.8°C 、 17.6°C 和 19.8°C ,随退化梯度表现出升高的趋势,但仅原生草地和重度退化之间差异极显著($P < 0.01$)。原生草地、中度退化和重度退化的生态系统暗呼吸对土壤温度表现出相似的指数增长特征,其回归方程的 R^2 分别为 0.67 和 0.80 和 0.80(图 3)。原生草地、中度退化和重度退化的 RES_{ref} 和 Q_{10} 分别为 9.90 和 1.63、8.64 和 1.63、9.37 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$

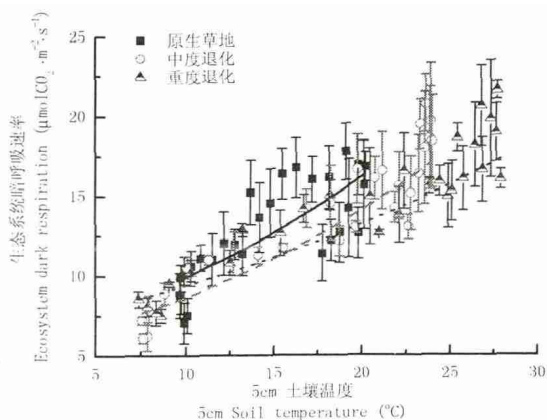


图3 不同退化梯度下高寒草甸生态系统暗呼吸的温度敏感度

Fig. 3 The temperature sensitivity of ecosystem dark respiration along degradation gradients in an alpine meadow

和 1.41,其中 RES_{ref} 随退化加剧先降低后升高,而 Q_{10} 则有所降低。该结果表明高寒草甸系统暗呼吸的温度敏感性随草地退化程度加剧而降低。

3 讨论

3.1 高寒草甸生态系统植被的光合

在植被旺盛生长季,不同退化程度间高寒草甸的日均 GEP 差异不显著,表明退化虽然改变了植物种类的组成和盖度及生产力,但对系统的光合初级生产力影响较小。这与青海省南部玛沁县不同退化程度的高寒草甸研究结果相似^[14]。这主要由于随退化程度加剧,虽然优良牧草盖度有所下降,但阔叶型杂类草如鹅绒委陵菜的快速克隆生长,弥补了禾草和莎草的空间缺失,群落叶面积指数下降较慢^[24],而高寒群落 GEP 更多取决于参与光合作用的植物组织的数量而非质量^[27],因此不同退化梯度的 GEP 差异不显著^[14, 27]。另外高寒植物光合能力的种间差异较小^[28],而群落的有机结构更削弱了这种差异性^[29]。但是,阔叶型杂类草相对较低的水分利用效率将会增大土壤水分通过光合作用的蒸腾散失^[17],致使群落生境的干旱化,极可能会导致浅根系的杂类草遭遇生理干旱而生长缓慢甚至死亡,从而群落盖度降低,系统光合能力下降。因此,尽管退化对植物旺盛生长季的高寒草甸 GEP 降低效果不显著(图 1),但青藏高原未来气候干暖化的趋势可能会削弱重度退化的系统光合能力。此外,上述结果暗示仅根据光合初级生产力(GPP)来评估区域尺度的高寒生态系统的健康状况具有一定的风险。

3.2 CO_2 通量的光响应特征和温度敏感性

原生草地 NEE 最小即系统 CO_2 同化能力最大,这主要可能由于较高的植被盖度导致其土壤温度较低,而土壤温度是高寒草甸呼吸强度的主要调控因子^[8, 11],从而使 RES 较小而 NEE 较强。退化导致了植物群落由禾草-莎草群落向杂类草群落转变,而双子叶杂类草的 α 相对禾草类、莎草类植物较高^[30],在群落植被盖度维持在一定水平时,退化系统是可以具有较强的弱光能利用效率(图 2)。但青藏高原辐射较强,光照并非高寒植物光合强度的主要限制因子, α 对系统光合能力的影响十分有限^[26]。

土壤呼吸贡献了全球 CO_2 排放量的 1/4 但具有极大的时空异质性^[2]。试验样地的光照、降水

和气温相同,但重度退化的 RES 和 $RES_{d,ref}$ 最高,这和三江源高寒草地研究结果相似^[14]。这主要由于重度退化的土壤温度最高,具有突出的热岛效应^[18],而暗沃寒冻锥形土的有机质含量丰富,为微生物的代谢活动提供丰富的底物^[11],同时自养呼吸高的温度敏感性和根际的激发效应也存在一定的贡献^[12]。另外重度退化土壤结构松散,粉粒多而粘粒少,也为深层土壤 CO_2 的释放提供了充足的通道^[2]。高寒草甸 RES/GEP 随退化程度显著增高,表明植被光合固定的碳被系统呼吸所消耗的比例逐渐升高^[10],也印证了系统暗呼吸增强的趋势。因此,退化通过影响系统暗呼吸强度而非光合速率来调控系统碳收支,而系统呼吸强度更适宜作为高寒草甸退化的评价指标。

原生草地的 RES_{ref} 和 Q_{10} 相对中度退化和重度退化,表现出较强的呼吸敏感性,这与高寒草原^[12]和高寒草甸^[7~8]的研究结果一致。这主要可能由于原生草地具有最高的植被生产力和土壤有机碳^[12, 24],能为系统提供相对充足的呼吸底物,而高寒系统呼吸的温度敏感度取决于呼吸底物的数量而非质量。同时,重度退化降低了植被系统对土壤的水热调控能力^[21],土壤温度变化剧烈而持水能力下降,不利于高温下土壤微生物和植物根系的生理代谢活动^[2]。另外重度退化系统土壤的纤维素分解细菌和真菌的数量^[8]及其土壤酶活性^[9]也显著低于原生植被,也削弱了系统呼吸的温度敏感性。

4 结论

在植被旺盛生长季,高寒草甸生态系统退化程度没有显著改变 CO_2 通量的单峰日变化格局,但显著($P < 0.05$)提高了日均 NEE 和日均 RES,略降低了日均 GEP($P = 0.46$)。草地退化加剧降低了系统呼吸的温度敏感度,提高了植被群落的弱光利用效率。研究结果表明系统呼吸强度,而非群落光合速率,是退化高寒草甸系统碳收支的适宜评估指标。

参考文献 (References):

- [1] Han J. G., Zhang Y. J., Wang C. J., et al. Rangeland degradation and restoration management in China[J]. *The Rangeland Journal*, 2008, 30(2): 233-239.
- [2] Rey A., Pegoraro E., Oyonarte C., et al. Impact of land degradation on soil respiration in a steppe (*Stipa tenacissima* L.)

semi-arid ecosystem in the SE of Spain[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2011, 43: 393-403.

- [3] 张法伟,王军邦,林丽,等. 青藏高原高寒草甸植被群落特征对退化演替的响应[J]. 中国农业气象, 2014, 35(5): 504-510.
- Zhang Fawei, Wang Junbang, Lin Li, et al. Response of plant community of alpine *Kobresia* meadow on degradation succession in Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2014, 35(5): 504-510.
- [4] 李媛媛,董世魁,李小艳,等. 围栏封育对三江源区退化高寒草地植物光合作用及生物量的影响[J]. 草地学报, 2012, 20(4): 621-625.
- Li Yuanyuan, Dong Shikui, Li Xiaoyan, et al. Effect of enclosure on vegetation photosynthesis and biomass of degraded grasslands in headwater area of Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2012, 20(4): 621-625.
- [5] 孙银良,周才平,石培礼,等. 西藏高寒草地净初级生产力变化及其对退牧还草工程的响应[J]. 中国草地学报, 2014, 36(4): 5-12.
- Sun Yinliang, Zhou Caiping, Shi Peili, et al. The variability of grassland net primary production in Tibet and its response to no grazing project[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2014, 36(4): 5-12.
- [6] Naem S., Thompson L. J., Lawler S. P. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems[J]. *Nature*, 1994, 368: 734-736.
- [7] Hirota M., Zhang P., Gu S., et al. Small-scale variation in ecosystem CO_2 fluxes in an alpine meadow depends on plant biomass and species richness[J]. *Journal of Plant Research*, 2010, 123(4): 531-541.
- [8] Cao G., Tang Y., Mo W., et al. Grazing intensity alters soil respiration in an alpine meadow on the Tibetan plateau[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2004, 36(2): 237-243.
- [9] 李以康,韩发,冉飞,等. 三江源区高寒草甸退化对土壤养分和土壤酶活性影响的研究[J]. 中国草地学报, 2008, 30(4): 51-58.
- Li Yikang, Han Fa, Ran Fei, et al. Effect of typical alpine meadow degradation on soil enzyme and soil nutrient in source region of three rivers[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2008, 30(4): 51-58.
- [10] 王斌,李洁,姜微微,等. 草地退化对三江源区高寒草甸生态系统 CO_2 通量的影响及其原因[J]. 中国环境科学, 2012, 32(10): 1764-1771.
- Wang Bin, Li Jie, Jiang Weiwei, et al. Impacts of the rangeland degradation on CO_2 flux and the underlying mechanisms in the Three-River Source Region on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *China Environmental Science*, 2012, 32(10): 1764-1771.
- [11] 张金鑫,曹广民,周党卫,等. 退化草地暗沃寒冻锥形土 CO_2 释放的日变化和季节动态[J]. 土壤学报, 2001, 38(1): 30-32.
- Zhang Jinxia, Cao Guangmin, Zhou Dangwei, et al. Diel and

- seasonal changes of carbon dioxide emission from mollic-eryic cambisols on degraded grassland[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2001, 38(1): 30-32.
- [12] 温军,周华坤,姚步青,等. 三江源区不同退化程度高寒草原土壤呼吸特征[J]. *植物生态学报*, 2014, 38(2): 209-218.
Wen Jun, Zhou Huakui, Yao Buqing, et al. Characteristics of soil respiration in different degraded alpine grassland in the source region of Three-River[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, 38(2): 209-218.
- [13] 曹广民,李英年,张金霞,等. 高寒草甸不同土地利用格局土壤 CO₂ 的释放量[J]. *环境科学*, 2001, 22(6): 14-19.
Cao Guangmin, Li Yingnian, Zhang Jinxia, et al. Values of carbon dioxide emission from different land-use patterns of alpine meadow[J]. *Environmental Science*, 2001, 22(6): 14-19.
- [14] 李小艳,董世魁,朱磊,等. 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[J]. *生态学杂志*, 2010, 29(10): 1944-1949.
Li Xiaoyan, Dong Shikui, Zhu Lei, et al. Net carbon dioxide exchange of plant communities on degraded and restored alpine grasslands in headwater area of Three Rivers in China[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 29(10): 1944-1949.
- [15] Wen L., Dong S. K., Zhu L., et al. Changes of soil organic carbon density of alpine meadow in the headwater areas of Qinghai-Tibetan Plateau, China[J]. *Procedia Environmental Sciences*, 2010, 2: 619-624.
- [16] 李士美,谢高地. 草甸生态系统水源涵养服务功能的时空异质性[J]. *中国草地学报*, 2015, 37(2): 88-93.
Li Shimei, Xie Gaodi. Spatial and temporal heterogeneity of water conservation service for meadow ecosystem[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2015, 37(2): 88-93.
- [17] 李宏林,徐当会,杜国桢. 青藏高原高寒沼泽湿地在退化梯度上植物群落组成的改变对湿地水分状况的影响[J]. *植物生态学报*, 2012, 36(5): 403-410.
Li Honglin, Xu Danghui, Du Guozhen. Effect of change of plant community composition along degradation gradients on water conditions in an alpine swamp wetland on the Qinghai-Tibetan Plateau of China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(5): 403-410.
- [18] 魏茂宏,林惠龙,王钊齐. 江河源区高寒草甸退化序列凸斑热岛效应研究[J]. *中国草地学报*, 2015, 37(1): 22-29.
Wei Maohong, Lin Huilong, Wang Zhaoqi. Study on the "Heat Island Effect" of barren patch on degradation sequences of alpine meadow in the source region of the Yangtze and Yellow River, Qinghai-Tibetan Plateau, China[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2015, 37(1): 22-29.
- [19] 曹广民,龙瑞军,张法伟,等. 青藏高原高寒矮嵩草草甸碳增汇潜力估测方法[J]. *生态学报*, 2010, (23): 6591-6597.
Cao Guangmin, Long Ruijun, Zhang Fawei, et al. A method to estimate carbon storage potential in alpine *Kobresia* meadows on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, (23): 6591-6597.
- [20] 林丽,李以康,张法伟,等. 青藏高原高寒矮嵩草草甸退化演替主成分分析[J]. *中国草地学报*, 2012, 34(1): 24-30.
Lin Li, Li Yikang, Zhang Fawei, et al. Principal component analysis on alpine *Kobresia humilis* meadow degradation succession in Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2012, 34(1): 24-30.
- [21] 王凤玉,周广胜,贾丙瑞,等. 水热因子对退化草原草恢复演替群落土壤呼吸的影响[J]. *植物生态学报*, 2003, 27(5): 644-649.
Wang Fengyu, Zhou Guangsheng, Jia Binrui, et al. Effects of heat and water factors on soil respiration of restoring *Leymus chinensis* steppe in degraded land[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2003, 27(5): 644-649.
- [22] Wang G., Li Y., Hu H., et al. Synergistic effect of vegetation and air temperature changes on soil water content in alpine frost meadow soil in the permafrost region of Qinghai-Tibet[J]. *Hydrological Processes*, 2008, 22: 3310-3320.
- [23] 张法伟,郭竹筠,李以康,等. 青海湖芨芨草草原植被退化对土壤温湿特征的影响[J]. *干旱区研究*, 2013, 30(2): 219-225.
Zhang Fawei, Guo Zhujun, Li Yikang, et al. Effect of soil temperature and volumetric moisture content on vegetation degeneration over the *Achnatherum splendens* steppe around the Qinghai Lake, China[J]. *Arid Zone Research*, 2013, 30(2): 219-225.
- [24] 周华坤,赵新全,周立,等. 青藏高原高寒草甸的植被退化与土壤退化特征研究[J]. *草业学报*, 2005, 14(3): 31-40.
Zhou Huakui, Zhao Xinquan, Zhou Li, et al. A study on correlations between vegetation degradation and soil degradation in the 'Alpine Meadow' of the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2005, 14(3): 31-40.
- [25] 周兴民. 中国高草草甸[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
Zhou Xingmin. The *Kobresia* meadow in China[M]. Beijing: Science Press, 2001.
- [26] Li H., Zhang F., Li Y., et al. Seasonal and interannual variations of ecosystem photosynthetic features in an alpine dwarf shrubland on the Qinghai-Tibetan Plateau, China[J]. *Photosynthetica*, 2014, 52(3): 321-331.
- [27] Baptist F., Choler P. Functional properties on the seasonal gross primary production of temperate alpine meadows[J]. *Annals of Botany*, 2008, 101: 549-559.
- [28] Xiong F., Mueller E., Day T. Photosynthetic and respiratory acclimation and growth response of *Antarctic vascular* plants to contrasting temperature regimes[J]. *American Journal of Botany*, 2000, 87(5): 700-710.
- [29] Street L., Shaver G., Williams M., et al. What is the relationship between changes in canopy leaf area and changes in photosynthetic CO₂ flux in arctic ecosystems[J]. *Journal of Ecology*, 2007, 95: 139-150.
- [30] 张树源,武海,陆国泉. 青海高原植物生理生态学研究 II. 高寒草甸植物的光合作用[J]. *西北植物学报*, 1993, 13(4):

302-307.

Zhang Shuyuan, Wu Hai, Lu Guoquan. The physiological ecology, studies on plants in qinghai plateau II. The photosyn-

thesis of plants in alpine meadow[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1993, 13(4): 302-307.

Response of Ecosystem Photosynthesis and Respiration to Degradation Gradients in an Alpine *Kobresia* Meadow

ZHANG Fa-wei^{1,3,4}, WANG Jun-bang², LI Yi-kang^{1,3}, LIN Li^{1,3}, CAO Guang-min^{1,3}

1. Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China;
2. Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China;
3. Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China;
4. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Alpine grassland ecosystems plays an essential role in national ecological security shelter, but it have been widely and severely degraded in the Qinghai-Tibetan Plateau. But the responses of carbon budgets to degradation process are not fully understood on the alpine grassland. The experiment of degradation gradients (lightly degradation, medium degradation and severe degradation) on an alpine *Kobresia* meadow was conducted. During plant flourishingly growing season, net ecosystem CO₂ exchange rate (NEE), ecosystem dark respiration rate (RES) and gross ecosystem photosynthesis rate (GEP) was measured by LI-6400 and carbon assimilation chamber from mid-July to mid-August in 2014 on Northeastern Qinghai-Tibetan Plateau. The results showed that the diurnal unimodal patterns of GEP, RES and NEE were not significantly influenced along degradation gradients and the peak and valley of diurnal CO₂ fluxes from different gradation status occurred almost simultaneously. Daily RES and NEE of severe degradation plots was evidently ($P < 0.05$) improved by 12.2% and 41.8% than that of light degradation plots, respectively. Daily GEP declined undetectably. Along the degradation gradients, the temperature sensitivity of RES (Q_{10}) was decreased and ecosystem apparent quantum yield (α) was enhanced, while the ecosystem saturated photosynthetic rate (P_{max}) was little changed. Those results indicated that the response of carbon dynamics of alpine *Kobresia* meadow to degradation processes was mostly demonstrated by ecosystem respiration CO₂ efflux rather than photosynthetic CO₂ uptake during the vegetation flourishing periods from July to August.

Key words: CO₂ fluxes; Photosynthetic response curve; Respiration temperature sensitivity; Assimilation chamber; Qinghai-Tibetan Plateau

(责任编辑 李平)