

密级:_____



中国科学院大学
University of Chinese Academy of Sciences

博士学位论文

西藏典型高寒草地生态系统呼吸的温度敏感性及其气候变化响应意义

作者姓名: _____ 赵景学

指导教师: _____ 罗天祥 研究员

学位类别: _____ 理学博士

学科专业: _____ 自然地理学

研究所: _____ 中国科学院青藏高原研究所

2016年6月



中国科学院大学
University of Chinese Academy of Sciences

博士学位论文

西藏典型高寒草地生态系统呼吸的温度敏感性及其气候变化响应意义

作者姓名: 赵景学
指导教师: 罗天祥 研究员
学位类别: 理学博士
学科专业: 自然地理学
研究所: 中国科学院青藏高原研究所

答辩委员会主席: _____

2016年6月

**Temperature sensitivity of ecosystem respiration of Tibetan
alpine grassland in response to climate change**

By

Zhao Jingxue

A Dissertation Submitted to

The University of Chinese Academy of Sciences

In partial fulfillment of the requirement

For the degree of

Doctor of Science

Institute of Tibetan Plateau Research

June, 2016

独创性声明

本人声明所呈交的论文是我个人在导师指导下进行的研究工作及取得的研究成果。尽我所知，除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果，也不包含为获得中国科学院或其它教育机构的学位或证书而使用过的材料。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示了谢意。

研究生签名：

时间： 年 月 日

关于论文使用授权的声明

本人完全了解中国科学院有关保留、使用学位论文的规定，即：中国科学院有权保留送交论文的复印件和磁盘，允许论文被查阅和借阅，可以采用影印、缩印或扫描等复制手段保存、汇编学位论文。同意中国科学院可以用不同方式在不同媒体上发表、传播学位论文的全部或部分内容。

(保密的学位论文在解密后应遵守此协议)

研究生签名：

时间： 年 月 日

导师签名：

时间： 年 月 日

本论文得到以下项目的资助

中国科学院战略性先导科技专项“青藏高原多层圈相互作用及其资源环境效应”中项目“现代高原地表圈层相互作用”的子课题“典型高山林线及荒漠草原对气候变化的响应”（XDB03030402）

国家自然科学基金面上项目“叶碳同位素对高寒草甸生产力年际变化及海拔分异的指示”（2012-2015，31170451）

国家 973 计划项目“全球变化影响下我国主要陆地生态系统的脆弱性与适应性研究”的课题“全球变化影响下自然生态系统的脆弱性及评价指标”(2010CB951301)

西藏典型高寒草地生态系统呼吸的温度敏感性及其气候变化响应意义

摘要

生态系统呼吸是陆地生态系统向大气输出碳的主要途径,是陆地生态系统碳循环的重要组成部分,在调控大气 CO_2 浓度和气候变化方面具有十分关键的作用。生态系统呼吸的温度敏感性通常用 Q_{10} 表示,是指温度每升高 10°C ,生态系统呼吸增加的倍数,它是一个综合反映生态系统变化过程的重要指标。在全球碳循环模型中, Q_{10} 是描述碳循环过程的重要参数,在很大程度上决定着全球气候变化与碳循环之间的反馈关系。近期研究表明, Q_{10} 具有明显的季节变化及地理分异。由于空间格局定量观测数据缺乏,目前绝大多数模型通常假设 Q_{10} 是一个固定的参数(如 $Q_{10}=2$),并以此来计算气候变化背景下陆地生态系统碳排放,这在一定程度上增大了模型预测的不确定性。因此,研究生态系统呼吸及其温度敏感性对气候变化的响应模式具有重要的理论意义。

青藏高原是全球气候变化的敏感区,也是国家生态安全屏障的关键地区。高寒草地广泛分布于青藏高原,地下贮存有大量的土壤有机碳库,被认为是对气候变化最敏感和最脆弱的生态系统类型之一。近 30 年来,高原地区升温幅度明显高于全球平均增幅,同时放牧活动加剧。因此,高原高寒草地受到气候变化和放牧干扰的双重影响,这增加了其响应气候变化的不确定性,而如何量化气候变化与放牧干扰的相对影响是当前全球变化生态研究的热点和难点。目前仍不清楚放牧活动是否/如何影响高寒草地生态系统呼吸的 Q_{10} ,现有的个别定点模拟实验结果相互矛盾,这种不确定性很大程度上与放牧强度和历史的海拔分异有关。迄今为止,有关高原腹地不同海拔梯度的高寒草地生态系统呼吸 Q_{10} 对气候变暖和放牧活动的研究还不多见。本研究拟解决如下两个关键科学问题:1)放牧对不同海拔高寒草地生态系统呼吸及其温度敏感性的影响程度如何?2)气候变化背景下,高寒草地生态系统呼吸的温度敏感性对不同水热组合变化的响应模式是什么?

我们在西藏当雄县念青唐古拉山南坡,基于海拔梯度的 6 个长期 (>7 yr) 围栏禁牧样地(4400 m, 4500 m, 4650 m, 4800 m, 4950 m,和 5100 m),于 2012-2013

年生长季（6-9月）测定了围栏内、外生态系统呼吸的日动态和季节变化、地上生物量、土壤有机碳以及相关的气象因子，探讨了生态系统呼吸及其温度敏感性随海拔的变化规律及对放牧的响应。同时，在海拔 4650 m, 4950 m 和 5200 m 之间开展了草皮双向移植实验（2011 年移植，2013-2014 年测定），研究不同水热组合变化对高寒草地生态系统呼吸 Q_{10} 的影响。此外，在中科院纳木错站的高寒草原化草甸进一步开展了原位模拟增温(+2°C)+增水控制实验（2012 年开始，2013-2014 测定），以量化区分增温和降水变化的相对影响。主要研究结果如下：

1、围栏禁牧 7 年后，围栏内地上、地下生物量高于围栏外，而土壤有机碳的变化不明显。围栏内、外生物量的相对变化率随海拔的增加而降低，而土壤有机碳的相对变化率随海拔的变化不显著。生长季生态系统呼吸速率随海拔的升高而增加，在 4950 m 达到最高，然后在 5100 m 降低。围栏内的生态系统呼吸速率较围栏外高，但围栏内、外生态系统呼吸的季节和海拔变化格局一致。围栏内、外生态系统呼吸的相对差异与地上、地下生物量的相对差异显著正相关，但是与土壤有机碳的变化量关系不显著。基于各海拔围栏内、外观测数据的结构方程模型分析显示，地下生物量、土壤温度和土壤水分对生长季生态系统呼吸的海拔变化有直接影响，其中地下生物量对生态系统呼吸的影响最大，土壤温度和水分对生态系统呼吸的影响相对较低。 Q_{10} 值介于 1 和 4 之间，并随着海拔的升高而增加。沿海拔梯度， Q_{10} 值在围栏内显著低于围栏外，尤其夜间 Q_{10} 的差异更显著。

2、与各移植初始样地（移植对试样地）相比，移植模拟降温后（降水增加或不变），各海拔的地上生物量均显著降低。2013 和 2014 两年，草皮从 4650 m 样地移植到 4950 m 和 5200 m 样地后，样方内地上生物量分别降低了 16.03 % 和 28.35 %。同样地，草皮从 4950 m 样地移植到 5200 m 后（降水变化不显著），样方内地上生物量降低了 20.34 %。然而，移植模拟增温对生物量影响的结果迥异。当草皮从 4950 m 和 5200 m 样地移植到 4650 m 样地时（降水减少），地上生物量显著降低，降低量分别为 43.10 % 和 41.77 %。而草皮从 5200 m 移植到 4950 m 样地时（降水变化不显著），地上生物量增加了 10.42 %。将各处理样地的数据整合分析，发现移植所引起的生物量变化量与呼吸变化量存在显著正相关。在降水差异显著的海拔间，移植模拟增温和降温下 Q_{10} 变化显著；在降水差异不显著的海拔间，移植模拟增温和降温下 Q_{10} 变化不显著。表明降水变化对高寒草甸生态

系统呼吸的温度敏感性具有调控作用。将各海拔梯度样点的对照和移植处理数据整合分析发现,草皮双向移植后 Q_{10} 的相对变化量与生长季温度相对变化量显著负相关,而与生长季降水、地上生物量、土壤有机碳的相对变化量显著正相关。研究表明, Q_{10} 随着温度的增加而降低,而随降水的增加而增加。

3、原位模拟增温显著增加高寒草原化草甸的土壤温度,同时显著减少了土壤水分。另外,增水后土壤水分明显增加,而土壤温度有降低趋势。升温后地上生物量、生态系统呼吸速率和 Q_{10} 有下降的趋势。降水增加后,生物量、生态系统呼吸速率和 Q_{10} 有增加的趋势。降水增加和温度升高对土壤表层有机碳含量影响不显著。降水增加和温度升高二者的交互作用对地上生物量、生态系统呼吸速率和 Q_{10} 均无显著影响。

主要研究结论: 1) 长期围栏禁牧可降低高寒草地生态系统呼吸的温度敏感性(Q_{10}); 2) 温度升高导致 Q_{10} 下降,而降水增加导致 Q_{10} 增加; 3) 增温和降水变化主要通过影响生物量变化而引起生态系统呼吸 Q_{10} 的变化。

关键词: 高寒草地, 全球变化, 放牧, 生态系统呼吸, 温度敏感性, 青藏高原

TEMPERATURE SENSITIVITY OF ECOSYSTEM RESPIRATION OF TIBETAN ALPINE GRASSLAND IN RESPONSE TO CLIMATE CHANGE

ABSTRACT

Ecosystem respiration (R_e) is a major carbon flux from terrestrial ecosystems to the atmosphere and lead an important role in controlling atmospheric CO_2 concentration. The temperature sensitivity (Q_{10}) of R_e , which is usually estimated based on empirical functions between soil temperature and R_e , is an important ecological parameter in ecosystem carbon cycle models. Increasing evidences reveal that Q_{10} is no longer a reflection of temperature sensitivity, but an integration of several confounding ecosystem processes. Recent studies have indicated that Q_{10} changed obviously with seasonal and geographical. However, most of the models usually assume that Q_{10} is a fixed parameter (such as $Q_{10}=2$) due to the lack of spatial observation data, which can extent increases the uncertainty in model predictions. Therefore, it is important to study the response of R_e and Q_{10} to climate change.

The Tibetan Plateau (TP) is considered to be one of the most sensitive ecosystems to global climate change. The alpine grasslands, which contain large soil carbon, is widely distributed on the TP. The TP has experienced a more rapid warming than other regions in the world. With increasing human and livestock populations during recent decades, the long history of heavy grazing has caused severe grassland degradation on TP. How the world's highest and largest alpine grasslands respond to the climate change and the disturbance of grazing has caused the extensive concern in recent years. Recently, it is still unclear whether/how R_e and Q_{10} response to grazing in alpine grasslands. Previous stimulation studies in alpine meadows obtain variable results, which largely related to the history and intensity of grazing among study sites at different altitudes. This study intends to address the following two key scientific questions: (1) The response of R_e and its temperature sensitivity to grazing at different altitudes; (2) The response of R_e and its temperature sensitivity to different water and temperature combination in the alpine grassland.

We conducted a 7-year altitudinal grazing exclusion experiment across lower and upper limits of alpine meadows (4400–5100 m) on the central Tibetan Plateau. Plant biomass, R_e and related environmental factors were observed across fenced and grazed treatments at each of 6 altitudes during the growing seasons of 2012–2013. The stimulations of above- and belowground biomass due to grazing exclusion decreased with increasing altitude, which were positively correlated with the change of R_e . The Q_{10} of seasonal R_e generally increased with increasing altitude, but tended to decrease under grazing exclusion. Soil organic carbon did not have a direct effect on the altitudinal variation of R_e . Our data suggested that plant biomass change could be served as an integrated indicator for spatiotemporal variations of R_e . Grazing exclusion might be a promising measure to reduce the temperature sensitivity of R_e .

A reciprocal soil blocks transfer experiments was conducted along an altitude gradient to investigate the effects of climate change on R_e in alpine meadows on central TP. Microclimate conditions, R_e , aboveground biomass (AGB) and soil organic carbon (SOC) were measured for home plots and transferred plots. Transfer-induced warming had positive and negative effects on AGB and R_e , whereas had no significant effects on SOC. Different with warming treatment, transfer-induced cooling decreased AGB and R_e . Generally, there is a trend that Q_{10} values tend to decrease when the soil blocks were transplanted to warmer plots, whereas increase when transplanted to cooler plots. However, we found no significant differences in Q_{10} between home plots and Transfer plots when transfer from 4950 to 5200 m. We attributed the inconsistency of R_e largely attributed to transfer-induced changes in microclimate which could modify plant growth as well as plant functional and therefore affected plant biomass and respiration in alpine meadow.

We conducted an experimental warming and enhanced precipitation experiment in an alpine steppe on the central TP. Growing season R_e , vegetation biomass and relevant environmental factors were observed during the growing season of 2013 and 2014. In both control and warming plots, AGB tended to increase with increasing precipitation. Aboveground biomass was higher in P30 than other precipitation treatments. In addition, there was a trend toward lower average AGB in the warming relative to

control plots. However, we found no significant difference among the treatments for SOC in both 2013 and 2014. R_e varied greatly with sampling date and seasonal R_e was significantly positively correlated with changes in soil moisture, but negatively correlated with soil temperature. The evaluated over the entire growing season R_e rate has a trend toward stimulating with increase of precipitation under both control and warming treatments. However, seasonal mean R_e in the warming plots was significantly higher than in the control plots during growing season of 2013 and 2014. The main conclusions of the study: (1) long-term grazing exclusion can reduced the temperature sensitivity of R_e in alpine grasslands; (2) elevated temperature can lead to the decrease of the Q_{10} , but increased precipitation resulted in increase of Q_{10} ; (3) the change of Q_{10} caused by altered temperature and precipitation was mainly through affecting plant biomass.

Keywords: Alpine grassland; Global change; Ecosystem respiration; Grazing; Temperature sensitivity; Tibetan Plateau.

目 录

第一章 绪论.....	1
1.1 研究背景及意义.....	1
1.2 研究进展.....	2
1.2.1 生态系统呼吸对增温的响应.....	2
1.2.2 生态系统呼吸对降水变化的响应.....	4
1.2.3 生态系统呼吸对放牧的响应.....	5
1.2.4 生态系统呼吸的温度敏感性.....	6
1.3 拟解决的科学问题.....	7
1.4 研究内容和技术路线.....	8
1.4.1 研究内容.....	8
1.4.3 技术路线.....	8
第二章 高寒草地生态系统呼吸的温度敏感性随海拔变化格局及其对禁牧的响应.....	11
2.1 引言.....	11
2.2 材料与方法.....	13
2.2.1 研究区域概况.....	13
2.2.2 生物量和土壤有机碳的测定.....	15
2.2.3 生态系统呼吸 (Re) 的测定.....	15
2.2.4 气象数据和遥感 NDVI 数据.....	16
2.2.5 统计分析方法.....	16
2.3 结果.....	18
2.3.1 环境因子.....	18
2.3.2 NDVI、生物量和土壤有机碳.....	21
2.3.3 生态系统呼吸.....	21
2.3.4 生态系统呼吸的温度敏感性.....	24
2.4 讨论.....	29
2.4.1 生物量变化是指示生态系统呼吸空间变化的综合指标.....	29
2.4.2 放牧强度的海拔变化及其对生态系统呼吸的影响.....	33
2.5 小结.....	35
第三章 移植实验模拟的水热组合变化对高寒草地生态系统呼吸及其温度敏感性的影响.....	37
3.1 引言.....	37
3.2 材料和方法.....	38
3.2.1 研究区域概况.....	38
3.2.2 实验设计.....	39
3.2.3 生态系统呼吸的测定.....	40
3.2.4 地上生物量的测定.....	40
3.2.5 统计分析.....	41
3.3 结果.....	42
3.3.1 微气象条件.....	42

3.3.2 地上生物量和土壤有机碳含量	45
3.3.3 生态系统呼吸	46
3.3.4 生态系统呼吸速率与环境因子的关系	50
3.3.5 生态系统呼吸的温度敏感性 (Q_{10})	53
3.4 讨论.....	56
3.4.1 生态系统呼吸对温度和降水变化的响应	56
3.4.2 生态系统呼吸的温度敏感性	57
3.5 小结.....	58
第四章 高寒草原化草甸生态系统呼吸及其温度敏感性对原位模拟增温和降水变化的响应.....	59
4.1 引言.....	59
4.2 材料和方法.....	60
4.2.1 研究区域概况	60
4.2.2 试验设计	61
4.2.3 生态系统呼吸的测定	64
4.2.4 地上生物量和土壤有机碳的测定	64
4.2.5 数据分析方法	64
4.3 结果.....	65
4.3.1 土壤温度和水分	65
4.3.3 地上生物量和土壤有机碳	66
4.3.2 生态系统呼吸	68
4.3.4 生态系统呼吸的温度敏感性	72
4.4 讨论.....	75
4.4.1 增温对生态系统呼吸的影响	75
4.4.2 增水对生态系统呼吸的影响	76
4.4.3 生态系统呼吸的温度敏感性	76
4.5 小结.....	77
第五章 结论与展望.....	79
5.1 主要结论与创新点.....	79
5.1.1 主要结论	79
5.1.2 创新点	80
5.2 问题与展望.....	80
参考文献.....	81
作者简介.....	95
致谢.....	97

第一章 绪论

1.1 研究背景及意义

生态系统呼吸是陆地生态系统向大气输出碳的主要途径,是陆地生态系统碳循环的重要组成部分,在调控大气 CO_2 浓度和气候变化方面起着十分关键的作用(Cox et al., 2000; Davidson et al., 2006a; Chen et al., 2014b;). 生态系统呼吸的温度敏感性通常用 Q_{10} 表示,是指温度每升高 10°C ,生态系统呼吸增加的倍数,它是一个综合反映生态系统变化过程的重要指标。在全球碳循环模型中, Q_{10} 是描述碳循环过程的重要参数,在很大程度上决定着全球气候变化与碳循环之间的反馈关系 (Luo et al., 2001; Friedlingstein et al., 2006; Niu et al., 2012)。研究表明, Q_{10} 值的大小不仅受土壤温度、水分、pH 等环境状况的影响,也与植被类型、土壤微生物的种类和数量、人类活动等有关,导致 Q_{10} 具有明显的季节变化及地理分异 (Davidson et al., 2006)。

在地理空间格局上,生态系统呼吸和有机质分解的 Q_{10} 随环境温度的减小而增加(Kirschbaum, 1995; Rayment and Jarvis, 2000; Luo et al., 2001; Xu and Qi, 2001; Drewitt et al., 2002; Atkin and Tjoelker, 2003; Fierer et al., 2006; Fissore et al., 2008), 这意味着全球变暖背景下高纬度和高海拔地区有机碳库的丢失速率更大 (Melillo et al., 2002; Davidson and Janssens, 2006)。另外,模拟增温后生态系统呼吸的温度敏感性会降低(Eliasson et al., 2005; Luo et al., 2001; Melillo et al., 2002; Oechel et al., 2000; Rustad et al., 2001), 普遍认同的机理解释是增温造成土壤碳库中易分解碳组分的快速耗竭,导致呼吸底物受限(Kirschbaum, 2004)。由于高纬度和高海拔地区土壤碳储量巨大且易分解碳组分较高(即呼吸底物充足),这也同样暗示了高寒地区生态系统可能对气候变暖的响应更敏感(Davidson and Janssens, 2006; Luo et al., 2001; Melillo et al., 2002; Oechel et al., 2000)。此外,由于空间格局定量观测数据缺乏,目前绝大多数模型通常假设 Q_{10} 是一个固定的参数(如 $Q_{10}=2$),并以此来计算气候变化背景下陆地生态系统碳排放,这在一定程度上增大了模型预测的不确定性。

尽管前期研究在生态系统碳排放对温度升高和放牧的响应方面取得了一定进展,但是关于气候变暖和放牧活动如何影响生态系统呼吸及其温度敏感性方面

还没有一致的结论, 表现为增加、减少或无变化等截然不同的趋势 (Wang and Fang, 2009)。因此, 有必要加强草地生态系统碳循环对温度升高和放牧活动的响应研究。高寒草地生态系统广泛分布于青藏高原, 地下贮存有大量的土壤有机碳库, 被认为是对气候变化最敏感和最脆弱的主体生态系统类型。近 30 年来, 高原地区气候变暖明显早于中国及全球的其他地区, 升温幅度是全球平均的两倍, 同时放牧活动加剧。因此, 高原地区高寒草地受到气候变化和放牧干扰的双重影响, 这增加了其响应气候变化的不确定性, 而如何量化气候变化与放牧干扰的相对影响是当前全球变化生态研究的热点和难点 (Field et al. 2014, IPCC, 2014)。目前仍不清楚放牧活动是否/如何影响高寒草地生态系统呼吸的温度敏感性, 现有的个别定点模拟实验结果相互矛盾, 这种不确定性很大程度上与放牧强度和历史的海拔分异有关 (Wang and Fang, 2009; Lin et al., 2011; Sjögersten et al., 2012)。迄今为止, 有关高原腹地不同海拔梯度的高寒草地生态系统呼吸对气候变暖和放牧活动的研究还不多见。

青藏高原是全球气候变化的预警区和敏感区, 也是国家生态安全屏障的关键地区。近 10 年来, 中国政府明显加大了青藏高原生态保护与修复治理工程的投入。自 2008 年以来, 西藏地方政府组织实施了退牧还草等生态建设工程。深入系统地理解高寒草地生态系统呼吸的温度敏感性沿海拔梯度的变化格局及其对气候变化和围栏禁牧的响应模式, 将有助于科学评估正在实施的西藏退牧还草等生态建设工程的成效, 并为制定应对气候变化的高寒草地适应性管理措施提供重要科学依据。

1.2 研究进展

1.2.1 生态系统呼吸对增温的响应

根据政府间气候变化专门委员会第五次报告及相关研究, 全球气温在本世纪将呈持续上升的趋势 (IPCC, 2014)。由于生态系统几乎所有的物理、化学和生物学过程都对温度反应敏感, 气候变暖将对陆地生态系统的结构和功能产生深远的影响。全球变暖可能对呼吸作用的促进更大, 导致更多的二氧化碳排放到大气中, 从而在气候系统和全球碳循环之间形成了一个正反馈循环 (Luo et al., 2001; Davidson and Janssens, 2006)。目前已开展的大量模拟增温实验表明, 温度升高一

般会促进生态系统呼吸 (Rustad et al., 2001; Wu et al., 2011; Lu et al., 2013)。然而, 也有部分研究发现生态系统呼吸随着温度的升高而降低或者不变 (Lin et al., 2011; Fu et al., 2013; Zong et al., 2013; Chen et al., 2016)。这主要是因为生态系统几乎所有的物理、化学和生物学过程都对温度反应敏感, 增温引起的生态系统呼吸的增加可能是多个过程改变的共同结果。此外, 生态系统呼吸除了受温度影响外, 还受其他因素的制约, 如土壤水分、底物供应和酶的活性等, 这些因子也可能干扰了温度对生态系统呼吸的影响 (Luo et al., 2006)。

Rustad 等利用整合分析方法 (Meta-analysis) 探讨了 32 个生态系统呼吸对模拟增温的响应, 研究结果表明, 2-9 年的模拟增温 (0.3-6.0 °C) 生态系统呼吸显著增加了约 20 % (Rustad et al., 2001)。Wu 等整合分析的研究也表明, 1-11 年的模拟增温 (0.1-10.2 °C), 生态系统呼吸增加了 27 % (Wu et al., 2011)。增温促使生态系统呼吸增加, 可能是温度升高延长了生长季, 使得植物物候发生改变 (Wan et al., 2005); 温度升高后, 刺激植物生长, 增加了地上生物量和呼吸底物 (Luo et al., 2009; Welker et al., 2004), 促进根系和微生物活动; 增温可能改变了物种组成和群落结构 (Bergner et al., 2004; Sardans et al., 2008), 通过影响凋落物质量, 促进土壤有机碳和凋落物的分解, 增加了土壤矿化作用和土壤氮的可利用性, 最终影响生态系统呼吸 (Luo et al., 2010)。所有这些过程, 都可能直接或间接地影响生态系统呼吸。然而, 增温促进生态系统呼吸的现象可能随着时间的推移而发生变化。同时, 也有研究发现增温对生态系统呼吸的影响不显著, 甚至降低生态系统呼吸。例如, 欧洲一个森林草原交错地带, 连续 4 年的增温致使生态系统呼吸降低了约 7%-15%。高寒草地的增温试验也发现, 增温后生态系统呼吸出现降低现象 (Fu et al., 2013; Zong et al., 2013)。这主要是因为, 增温导致的土壤水分下降, 抑制了植被生长或微生物的活性, 从而降低了植被呼吸或微生物呼吸 (De Boeck et al., 2007; De Boeck et al., 2008); 或者增温导致的物种变化, 造成了地上生物量和凋落物质量的变化 (Saleska et al., 2002; Weltzin et al., 2003); 也可能是增温导致的呼吸底物缺失, 土壤中易分解的碳消耗, 而不易分解的碳的比例增加, 土壤有机碳库相对枯竭 (Stromgren, 2001; Kirschbaum, 2004)。也有研究认为, 植物和微生物对升温环境的适应, 也是生态系统呼吸降低的原因 (Atkin and Tjoelker, 2003)。

生态系统呼吸包括植物的自养呼吸和微生物分解碳的异养呼吸, 其各组分对

温度升高的响应存在差异。Zhou 等在美国高草草原群落的控制性增温实验中观察到,在整个研究期间,异养呼吸增加了约 14.5%,而自养呼吸增加了约 2.3%(Zhou et al., 2007),这主要归于增温导致生长季延长和地上生物量的增加(Wan et al., 2005)。然而,Cheng 等在青藏高原高寒草甸的研究发现,增温显著增加了地上生物量和自养呼吸,却降低了异养呼吸(Chen et al., 2016)。Wang 等通过 50 个生态系统的整合分析表明,平均增温 2 °C 导致异养呼吸增加了 21%,而对自养呼吸并无显著影响。然而,把数据分为不同生物群落,增温导致森林和草地异养呼吸分别增加了 27%和 7%,而增温致使森林样地自养呼吸增加了 19%,对草地自养呼吸影响不显著。增温导致异养呼吸的增加,可能是因为增温促进了底物分解速率和微生物量(Lu et al., 2013)。同时,也有研究认为增温导致较高的异养呼吸也可能是由于稳定有机质的分解(Hopkins et al., 2012; Frey et al., 2013)。增温导致的水分限制对草地影响更大,而往往对森林不太明显,这可能是森林和草地自养呼吸对增温的响应不同的主要原因(Wang et al., 2014)。

1.2.2 生态系统呼吸对降水变化的响应

随着全球温度的增加,降水强度和频率也发生了变化(IPCC, 2014)。水分是控制植物生长和微生物活动的主要驱动因子之一。降水的变化预计将会改变生态系统呼吸,从而影响陆地生态系统向大气排放碳的通量。尤其在水分受限的生态系统,生态系统呼吸的变化与土壤水分密切相关。因此,增加降水,往往会促进生态系统呼吸。相反地,降水减少,会抑制生态系统呼吸。Wu 等对全球各生态系统数据整合分析的研究表明,降水增加后,生态系统呼吸增加了 30%.,而降水减少后,生态系统呼吸降低了 12%(Wu et al., 2011)。Fu 等整合分析中国各生态系统的增水数据也表明,模拟降水增加促进了生态系统呼吸(Fu et al., 2015)。Liu 等的整合全球数据分析也发现,降水比对照增加 28%后,呼吸增加了 16%,而降水减少 28%后,呼吸降低了 17%(Liu et al., 2016)。一般情况,干旱地区的生态呼吸对增水较敏感,而在湿润地区对降水减少比较敏感(Liu et al., 2016)。然而,在水分含量很高的土壤中,干旱缺水,增加了土壤的通气性,却能够增加生态系统呼吸。

土壤水分对生态系统呼吸具有调节作用。一般而言,土壤干旱降低生态系统呼吸,降水增多将促进呼吸作用。这是因为降水可以增加土壤含水量,促进植物

生长和微生物活性，直接增加了自养和异养呼吸 (Liu et al., 2016)。另一方面，降水增加，也会促进凋落物和土壤碳的分解，增加土壤呼吸底物。同时，植被的生长也增加了呼吸底物。也有研究表明，降水将抑制土壤呼吸作用。这主要是在水分条件适宜时，由于可溶性物质的扩散并不受土壤水分限制 (Jassal et al. 2008)。例如在湿地生态系统中，氧气是主要限制因子，通过影响需氧呼吸而降低底物的利用效率。干旱不足以使湿地生态系统发生底物扩散限制，却使得氧气能够充分与有机质接触，却促进了有氧呼吸，增加了总的生态系统呼吸 (Davidson et al. 2006)。

1.2.3 生态系统呼吸对放牧的响应

放牧是草地生态系统最主要的利用方式。放牧对草地生态系统的影响是多方面的，放牧家畜的选择性啃食、践踏和粪尿归还对植被、土壤微生物及土壤理化性质方面产生影响，进而直接或间接作用于生态系统呼吸。放牧对生态系统呼吸的影响因放牧强度、频率和方式而有所差异 (Wang and Fang, 2009; Hu et al., 2016)。Cao 等在青藏高原的研究发现放牧强度显著改变高寒草甸生态系统呼吸，轻度放牧样地生态系统呼吸几乎是重度放牧样地的 2 倍 (Cao et al., 2004)。一般来说，放牧会减少草地生态系统呼吸。在北美高草草原上，相对于不放牧草地，放牧后生态系统呼吸显著降低 (Knapp et al., 1998)。在我国内蒙古半干旱草原也发现放牧降低了生态系统呼吸 (Kang et al., 2013)。放牧降低生态系统呼吸的可能原因：放牧家畜对地表植被的啃食，直接减少了地上生物量和光合产物的供给，减少了自养呼吸和异养呼吸的底物供给，从而降低了生态系统呼吸；放牧减少凋落物的数量和质量，进而影响微生物对其分解速率，抑制微生物活动，减少微生物呼吸；从而也可能会降低生态系统呼吸。也有研究表明，放牧反而可能会增强生态系统呼吸 (Frank, 2004; Bahn et al., 2006;) 或影响不显著 (Lin et al., 2011)。放牧对生态系统呼吸的不一致结果，可能受放牧样地之间的放牧强度、气候、植被类型、土壤理化性质的影响 (Wang and Fang, 2009)。

1. 2. 4 生态系统呼吸的温度敏感性

生态系统呼吸的温度敏感性 (Q_{10} , 温度每增高 10 °C, 呼吸速率增加的倍数) 在很大程度上决定着全球气候变化与碳循环之间的反馈关系(Luo et al., 2001; Friedlingstein et al., 2006; Niu et al., 2012)。生态系统呼吸的温度敏感性并不是一个常数, 越来越多的证据说明 Q_{10} 随环境温度增加而降低, 随水分的增加而增加(Rayment and Jarvis, 2000; Luo et al., 2001; Xu and Qi, 2001a; Drewitt et al., 2002)。气候变暖, 一方面可以促进养分矿化, 延长生长季长度, 促进植物生长和碳固持(Schimel et al., 1996); 同时也会刺激呼吸作用, 当对呼吸作用的促进大于对光合作用的促进时, 将导致生态系统向大气排放 CO_2 升高, 从而加速全球变暖进程(Jenkinson et al., 1991; Lloyd and Taylor, 1994)。

另外, 温度升高会降低生态系统呼吸的温度敏感性(Luo et al., 2001; Melillo et al., 2002)。增温导致的土壤呼吸温度敏感性衰减的原因目前还不清楚(Knorr et al., 2005), 普遍认可的解释是增温造成土壤碳库中易分解碳的快速耗竭, 导致了底物受限(Kirschbaum, 2004)。也有人认为是由于植物和土壤微生物对变暖的适应, 导致土壤呼吸温度敏感性的降低(Bradford et al., 2008)。然而, 增温对生态系统呼吸作用的影响还受生态系统类型、水分条件、观测时间的不同而改变(Wan et al., 2005)。在碳储量较高(底物供应充足)的高纬度和高海拔地区, 高寒生态系统呼吸可能对气候变暖更敏感(Oechel et al., 2000; Luo et al., 2001; Melillo et al., 2002)。

土壤水分对生态系统呼吸具有调节作用, Q_{10} 与土壤有效水分含量呈正相关。一般而言, 土壤干旱降低生态系统呼吸的 Q_{10} (Reichstein et al., 2002), 一定范围内 Q_{10} 随着土壤含水量的增加而增加(Janssens and Pilegaard, 2003; Reichstein et al., 2005)。干旱季节观察到的生态系统呼吸 Q_{10} 较低多是由于水分降低限制了底物扩散引起的(Reichstein et al., 2002)。相反, 在水分条件适宜时, 由于可溶性物质的扩散并不受土壤水分限制, 温度的升高加快了物质扩散, 生态系统呼吸的温度敏感性较高(Jassal et al., 2008)。在湿地生态系统中, 氧气作为主要限制因子, 通过影响需氧呼吸而降低底物的利用效率。夏天干旱不足以使湿地生态系统发生底物扩散限制, 却使得氧气能够充分与有机质接触, 促进了需氧呼吸, 增加了呼吸的温度敏感性(Davidson et al., 2006)。

由于缺乏放牧对 Q_{10} 影响因子的长期研究, 放牧对生态系统呼吸 Q_{10} 的影响机制不明确。有研究表明, 放牧降低了生态系统呼吸的 Q_{10} 。可能的原因是, 放牧采食减少了地上、地下生物量, 直接降低了植物自养呼吸底物(Cao et al., 2004; Polley et al., 2008), 放牧后生态系统呼吸的温度敏感性降低 (Bremer et al., 1998; Johnson and Matchett, 2001; Wan and Luo, 2003; Cao et al., 2004)。同时, 放牧减少了凋落物量, 土壤中易分解碳的含量减少, 降低了土壤微生物呼吸(Raiesi and Asadi, 2006)。放牧导致植物参与呼吸的量减少, 生态系统呼吸 Q_{10} 降低。也有研究发现放牧后生态系统呼吸 Q_{10} 较高(Yates et al., 2000; Wei et al., 2012)。可能的原因是放牧会增加土壤温度(Luo et al., 2010), 促进生态系统呼吸(Bahn et al., 2006)。但是, 放牧使植被高度和盖度降低, 地表受辐射和风力影响, 温度变化幅度较大, 也可表现为温度敏感性较高(Yates et al., 2000; Wei et al., 2012)。

海拔梯度本身不是直接影响生态系统呼吸过程的驱动因素, 然而它是代表多个因子, 如辐射、生长季长度、温度、降雨量、植被盖度等共同作用的指标(Valentini et al., 2000)。植被和气候变化是调控土壤呼吸空间变异性的最关键因素之一, 他们随海拔梯度的变化而变化。沿着海拔, 高度越高的地方越冷。沿海拔梯度也常用来检验调控土壤呼吸的环境因素。然而, 沿海拔梯度生态系统呼吸的研究大多只关注呼吸的通量, 对于 Q_{10} 研究较少。在华盛顿州奥林匹克国家公园内, 沿着海拔梯度从 480 m 到 1450 m 处, 生长季长度和年土壤 CO_2 通量都降低, Q_{10} 与海拔无显著关系 (Kane et al., 2003)。高寒草地生态系统呼吸的研究发现, Q_{10} 在低海拔显著高于高海拔 (Hirota et al., 2009), 该报道也只是短期研究的结果。由于放牧强度和放牧历史随海拔梯度的变化以及缺乏长期的梯度观测研究, 生态系统呼吸的温度敏感性沿海拔的变化机制尚不明确。

1.3 拟解决的科学问题

- (1) 放牧对不同海拔高寒草地生态系统呼吸及其温度敏感性的影响程度如何?
- (2) 气候变化背景下, 高寒草地生态系统呼吸的温度敏感性对不同水热组合变化的响应模式是什么?

1.4 研究内容和技术路线

1.4.1 研究内容

- (1) 高寒草地生态系统呼吸及其温度敏感性随海拔变化格局及其对围封禁牧的响应

我们在西藏当雄县念青唐古拉山南坡, 基于海拔梯度的 6 个长期(>7 yr) 围栏禁牧样地 (4400 m, 4500 m, 4650 m, 4800 m, 4950 m, 和 5100 m), 于 2012-2013 年生长季 (6-9 月) 测定了围栏内外生态系统呼吸的日动态和季节变化、地上生物量、土壤有机碳以及相关的气象因子, 研究生态系统呼吸及其温度敏感性随海拔的变化规律及对对放牧的响应。

- (2) 移植实验模拟的水热组合变化对高寒草地生态系统呼吸及其温度敏感性的影响

在念青唐古拉山南坡海拔 4650 m, 4950 m 和 5200 m 之间, 开展草皮双向移植实验(2011 年移植), 模拟不同水热组合变化对高寒草地生态系统的影响。于 2013-2014 年生长季 (6-9 月) 测定了生态系统呼吸的日动态及季节变化、地上生物量、土壤有机碳以及相关的气象因子, 研究不同水热组合变化对高寒草甸生态系统呼吸及其 Q_{10} 的影响。

- (3) 高寒草地生态系统呼吸及其温度敏感性对原位模拟增温和降水变化的响应

依托中科院纳木错站, 在高寒草原化草甸开展了原位模拟增温+增水控制实验。于 2013-2014 年生长季 (6-9 月) 测定了生态系统呼吸的日动态和季节变化、地上生物量、土壤有机碳以及相关的气象因子, 以量化区分增温和降水变化的相对影响。

1.4.3 技术路线

详见下图所示 (图 1.1)。

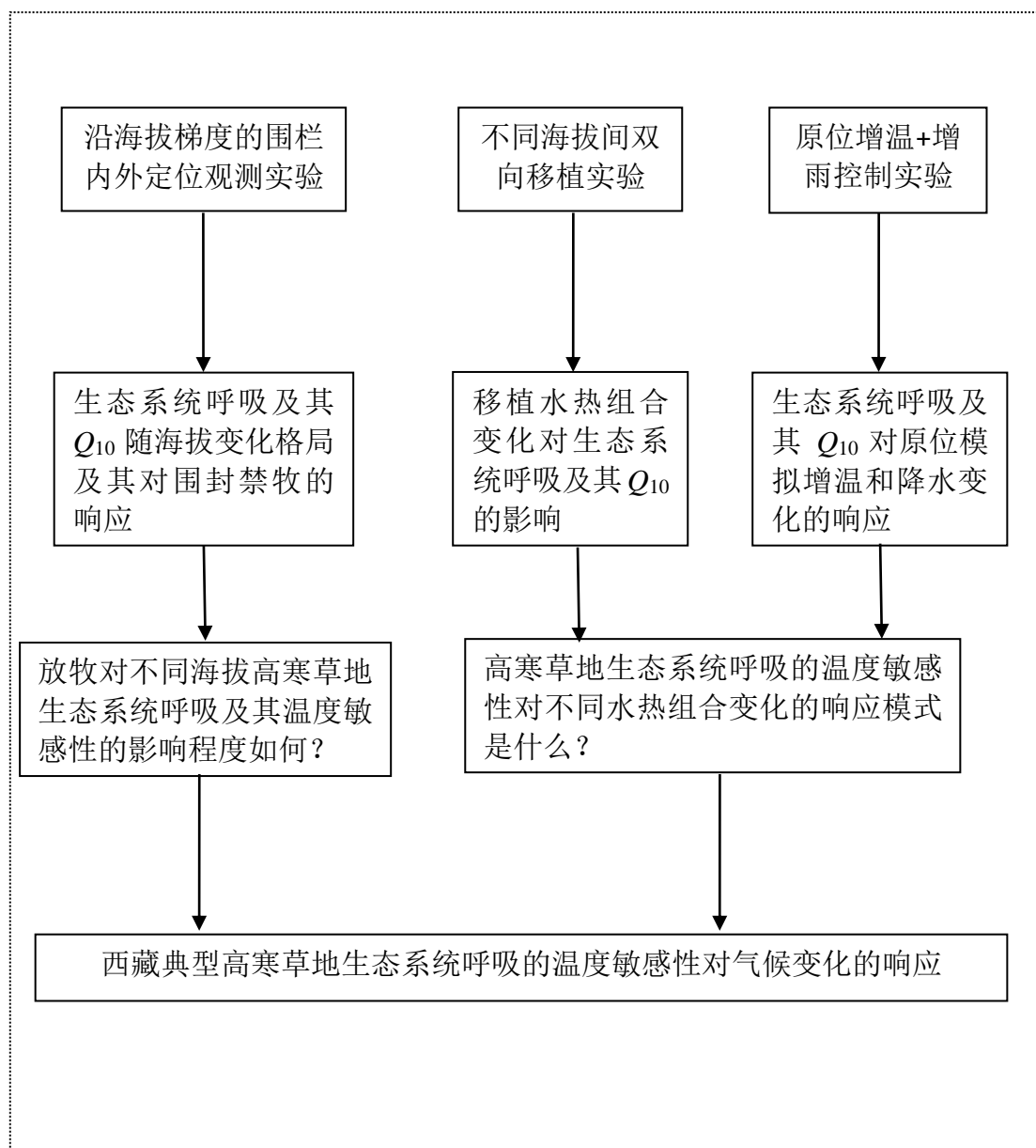


图 1.1 研究框架图

Figure 1.1 Research scheme

第二章 高寒草地生态系统呼吸的温度敏感性随海拔变化格局及其对禁牧的响应

2.1 引言

生态系统呼吸主要包括植物和土壤呼吸,是陆地生态系统向大气排放碳的主要过程 (Cox et al., 2000; Davidson et al., 2006; Chen et al., 2014), 主要受温度、水分 (Lloyd and Taylor, 1994; Saito et al., 2009)以及植物生长和底物供给 (Wan and Luo, 2003; Schmitt et al., 2013) 等的控制。因此, 生态系统呼吸对气候变化非常敏感。然而, 草地生态系统同时受放牧干扰的影响, 很难理解气候变暖对生态系统呼吸的影响 (Wan and Luo, 2003; Asner et al., 2004; Wang and Fang, 2009; Tanentzap and Coomes, 2012)。草地生态系统有很高的地下生物量和土壤有机碳, 对气候变化和土地利用变化响应具有高度敏感性和脆弱性 (Saito et al., 2009; Chen et al., 2013; Ernakovich et al., 2014)。在气候变暖背景下, 过度放牧所导致的生态系统光合生产和呼吸消化的不均衡, 也可能会影响到全球碳循环 (Cox et al., 2000; Davidson et al., 2006)。然而, 放牧和其他生物和非生物因子对生态系统的作用很难区分, 有关放牧是否会影响草地生态系统碳收支和碳循环还有争论 (Wang and Fang, 2009; Sjögersten et al., 2012)。因此, 如何量化放牧对草地生态系统呼吸的影响是评价草地生态系统脆弱性的关键 (IPCC 2014)。同时, 有关放牧对草地生态系统呼吸影响的知识可为制定应对气候变化的草地生态系统适应管理策略提供科学依据。

近年来, 青藏高原的增温幅度远大于世界其他地区 (Liu and Chen, 2000; Pepin et al., 2015; Yang et al., 2014), 越来越多的研究也开始关注高寒草地对未来气候变暖的响应 (Pepin et al., 2015)。畜牧业是青藏高原最主要的土地利用方式, 放牧活动的干扰在该地区生物地球化学循环过程中具有重要的作用 (Chen et al., 2013)。随着该地区近几十年来人口和家畜数量的增长, 长期的过度放牧已经造成了严重的草地退化甚至沙漠化 (Chen et al., 2014; Song et al., 2009)。为了解决青藏高原的草地退化问题, 政府部门组织实施了一系列退化草地恢复和保护的项目, 其中围栏禁牧被认为是一种简单有效的草地保护措施而得到广泛应用。一些

研究表明, 禁牧能明显改善高寒草地植被和土壤状况 (Shi et al., 2013; Wu et al., 2010; Wu et al., 2010)。然而, 有关禁牧对不同海拔草地生态系统呼吸及其温度敏感性的影响研究并不多见。

一般来说, 家畜的啃食会降低地上生物量和凋落物量, 从而可能会降低生态系统呼吸 (Cao et al., 2004; Kang et al., 2013; Wan and Luo, 2003)。然而, 放牧利用会增加地表温度 (Li et al., 2013; Wei et al., 2012), 家畜尿液和粪便的施肥效应会促进植物生长以及微生物活性 (Augustine et al., 2003; Bardgett and Wardle, 2003), 从而也会促进生态系统呼吸。放牧对草地生物量的影响, 也会通过调控生态系统呼吸的底物而影响到其温度敏感性 (Davidson and Janssens, 2006; Gershenson et al., 2009; Yuste et al., 2004)。放牧对生态系统呼吸正负作用的权衡决定了其净效应。许多试验研究了放牧对生态系统呼吸的作用, 但是却得到了截然相反的结论 (Lin et al., 2011; Sjögersten et al., 2012; Wang and Fang, 2009)。同时, 放牧如何调控生态系统呼吸的温度敏感性仍不明确, 现有的研究发现放牧可能降低 (Cao et al., 2004; Chen et al., 2015; Lin et al., 2011) 或增加 (Paz-Ferreiro et al., 2012b; Wei et al., 2012) 生态系统呼吸的温度敏感性。研究结果之间的不一致性可能与放牧压力或者放牧活动的空间变化有关 (Cao et al., 2004; Peichl et al., 2012; Wang and Fang, 2009)。然而, 以往的研究往往局限于单个样地, 缺乏放牧对不同海拔梯度草地生态系统呼吸影响的系统研究。

牦牛和山羊的放牧啃食是高寒草地最主要的利用方式 (Fu et al., 2012b)。放牧压力、植被生物量、土壤和环境因子往往随着海拔共同变化 (Li et al., 2013a; Ohtsuka et al., 2008; Wang et al., 2013)。研究表明, 生物量的变化能够很好地解释生态系统呼吸的季节和空间变化 (Geng et al., 2012; Hirota et al., 2009a; Jiang et al., 2013)。同时, 低海拔往往具有更高的放牧强度 (Li et al., 2013; Wang et al., 2013)。家畜的采食活动可能会对植被生物量的海拔格局产生影响, 从而也会影响生态系统呼吸的海拔格局。然而, 以往有关放牧对呼吸作用的研究往往局限于单一样地 (Cao et al., 2004; Chen et al., 2015; Lin et al., 2011; Wei et al., 2012), 放牧压力及其对呼吸作用影响的海拔变化很难确定。开展沿海拔梯度的长期围栏禁牧实验, 会有助于我们理解放牧及其环境因子对生态系统呼吸及其温度敏感性的影响。据我们所知, 这类实验数据目前还很缺乏。

我们在念青唐古拉山南坡开展了一个沿海拔梯度的围栏禁牧实验。该试验起始于 2006 年，样地从 4400 m 到 5100 m 跨越高寒草甸的海拔下限和上限，共设有 6 个围栏样地。在 2012 年和 2013 年的生长季，我们在每个样地的围栏内外分别测定了生态系统呼吸速率日动态和季节变化、最大地上生物量以及相关的气象和土壤环境因子。我们的目的是：1) 揭示生态系统呼吸的海拔变化格局及其控制因子；2) 量化放牧的相对影响及其海拔分异；3) 阐明生态系统呼吸温度敏感性的海拔变化模式及其对围栏禁牧的响应。

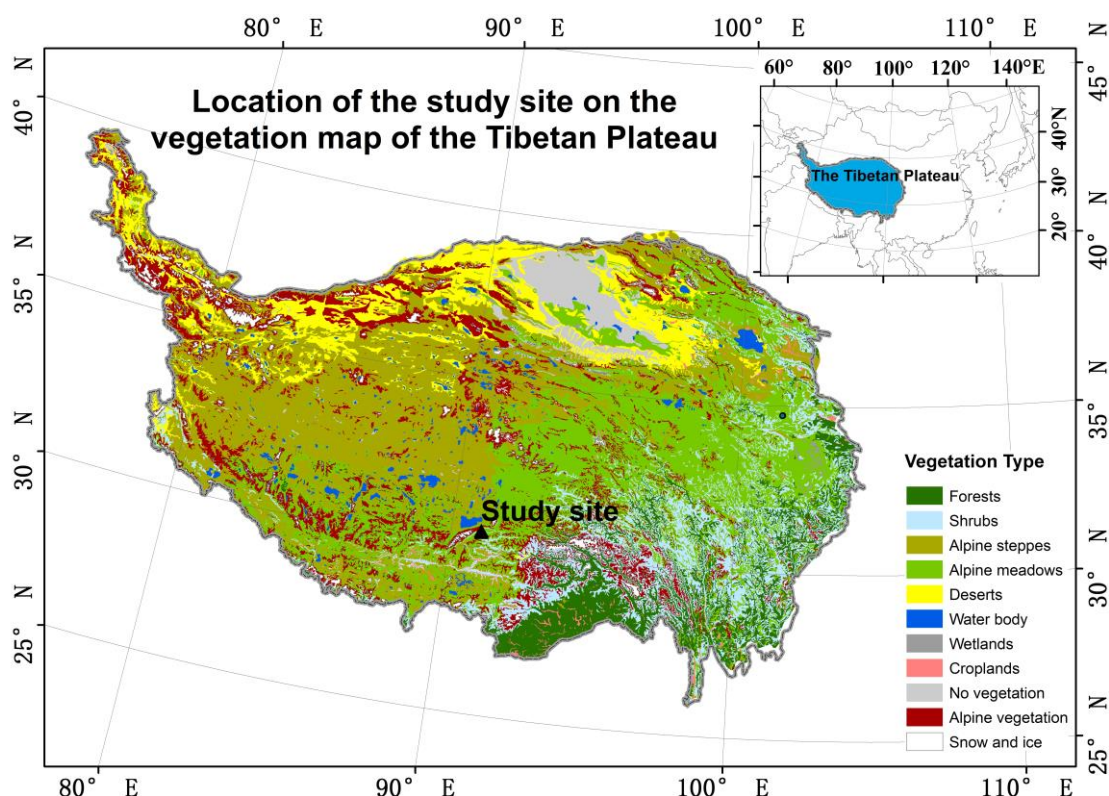


图 2.1 研究样点在青藏高原的地理位置

Fig 2.1 The distribution of study site on the Tibetan Plateau

2.2 材料与方法

2.2.1 研究区域概况

念青唐古拉山位于青藏高原中部，地处由高寒草甸向高寒草原类型的过渡地带。本研究所在地区属于高原亚寒带季风半干旱气候（图 2.1）。据当雄县气象站

的记录, 该地区从 1963 年到 2010 年, 多年平均气温为 1.8 °C, 多年平均降水量为 479 mm, 其中降水大多集中在 5-9 月, 雨热同期, 干湿季节明显。近 40 年来, 该地区平均气温升高幅度约为 1.6 °C。然而, 降水的变化规律不一致。1963-1990 年间, 全年和生长季降水表现为降低; 而 1991-2010 年间, 降水则有增加的趋势。

沿着念青唐古拉山南坡(30°30'–30°32' N, 91°03' E), 较低海拔(4400-4500 m)主要为以丝颖针茅(*Stipa capillacea*)和紫花针茅(*Stipa purpurea*)为优势物种的草原化草甸, 较高海拔(4650-5100m)主要为以高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)为优势物种的高寒草甸。其他伴生物种主要有: 垫状点地梅(*Androsace tapete*)、矮嵩草(*Kobresia humilis*)、粗壮嵩草(*Kobresia humilis*)、圆穗蓼(*Polygonum macrophyllum*)、钉柱委陵菜(*Potentilla saundersiana*)、黑褐穗苔草(*Carex atrofusca*)、高山唐松草(*Thalictrum alpinum*)、早熟禾(*Poa spp.*)、藏莎蒿(*Artemisia wellbyi*)、弱小火绒草(*Leontopodium pusillum*)以及多种风毛菊属(*Saussurea spp.*)、龙胆属(*Gentiana spp.*)和虎耳草属(*Saxifraga spp.*)等植物。高寒草甸群落总盖度为 50-90 %, 高度一般低于 3 cm; 草原化草甸, 群落总盖度在 15-30 % 之间, 高度一般不超过 10 cm。较高海拔地区土壤为草毡土, 呈黑褐色, 结构紧实, 土壤含水量较高; 较低海拔地区为淡草毡土, 土壤松散, 砾石含量较高。牦牛和山羊放牧是该区域高寒草地最主要的利用方式。牧民定居点位于较低海拔 4300-4500 m 之间, 且该区域的部分草地出现了极度退化的现象, 因此低海拔放牧强度可能较高(图 2. 2)。

在 2005 年 8 月, 沿着海拔分别在 4400 m、4500 m、4650 m、4800 m、4950 m、和 5100 m 各设置了 HOBO 小型自动气象站, 可获取气温(距地面 1.5 m)、降水、土壤温度和水分(地表以下 5 cm)等数据(每 30 分钟记录)。在 2006 年 5 月, 在每个海拔的气象站附近, 各设置了 20×20 m 的围栏, 严格禁止家畜进入样地内。

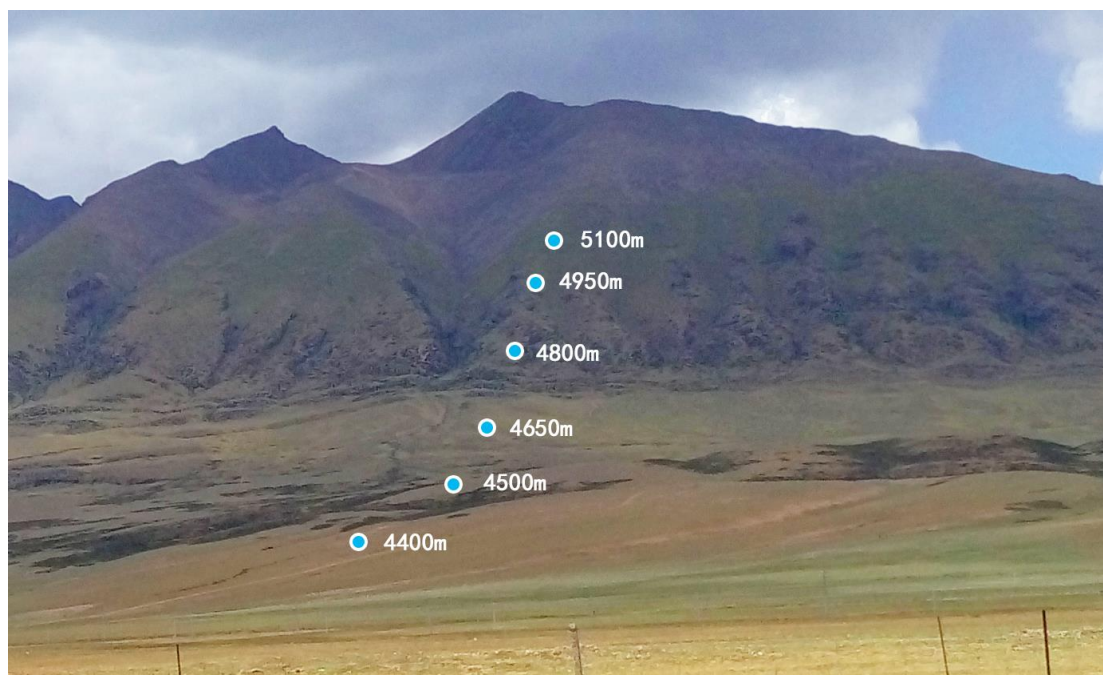


图 2.2 各海拔围栏样地分布图

Fig 2.2 Distribution of the fences at each altitude

2.2.2 生物量和土壤有机碳的测定

在每个海拔的围栏样地内，通过机械布点法，间隔 3 m 设置了 5 个 0.5×0.5 m 的样方。在围栏外，距离围栏外边上方 5 m 处设置 5 个围栏外样方。因此，从 4400 m 到 5100 m 样地的围栏内外，总共设置有 60 个样方。地上生物量收集采用收获法。在 2012 和 2013 年的 8 月中旬，植被生长高峰时将样方内的植被地上部分用剪刀贴地表剪取，作为植物地上生物量。装入信封后，带回试验室烘箱内 $65\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干，用天平称重。我们在对应的样方内用土钻（直径 5cm）钻取地下生物量。取样方法为：在每个样方的四角和中心点钻取 5 钻，钻取深度为 30 cm，将土芯用水冲洗，并过 2 mm 筛后，将获得的根系 $65\text{ }^{\circ}\text{C}$ 度烘干后称重。同时，我们在每个样方，用土钻采集表层（10 cm）土壤样品，在每个样方的四角和中心点钻取 5 钻，混合后作为土壤样品。将土壤样品风干后，过筛测定土壤有机碳含量 (Nelson and Sommers 1982)。

2.2.3 生态系统呼吸 (Re) 的测定

在每个海拔的围栏样地内，我们在生物量样方附近，平行于围栏每隔 3 m 间

隔设置了 5 个 PVC 土壤环（直径：20cm；高：5cm）。在围栏外，距离围栏 5 m 的位置，设置了相同间隔的 5 个土壤环。在试验开始前的五月初，我们将土壤环打入土壤，土壤环地下部分约 3 cm，地上部分约 2 cm。该土壤环作为永久呼吸测定的底座，后续的生长季不再移动。根据我们观测，土壤环内外的植被、土壤温度和水分并没有明显的变化。生态系统呼吸的测定使用 LI-COR 8100 103 土壤 CO₂ 自动观测系统（LI-COR Biosciences, Lincoln, NE, USA），所配的气室（高度：29.2 cm）能完全的覆盖在植被上部（高度 < 10 cm）。2012 和 2013 年的生长季每年 6-9 月进行各个海拔生态系统呼吸日动态和季节动态的测定，测定频率为每月一次，且只选择在晴天测定。其中，2012 年进行 24 小时观测，每隔 3 小时测定一次，每次测定得到 8 次呼吸数据；而 2013 年只在白天测定，测定时间为当地时间 08:00-18:00，每次测定得到 6 次呼吸数据。

为了比较围栏内外的土壤温度和水分差异，我们借助连接在 Li-COR 8100 上的土壤温度传感器（Type E, OMEGA Engineering, Inc., Stamford, CT, USA）和土壤水分探头（Type ML2x, Delta-T Devices Ltd, Burwell, Cambridge, United Kingdom），测定每个土壤环附近的土壤-5 cm 温度和体积含水量。在每次测定土壤呼吸时，将温度和水分探头插入临近土壤环的土壤中，土壤温度和水分获取与生态系统呼吸同步进行。

2.2.4 气象数据和遥感 NDVI 数据

为了描述与生态系统呼吸有关的环境因子，通过各海拔样地设置的 HOBO 小型自动气象站，可获取气温（距地面 1.5 m）、降水、土壤温度和水分（地表以下 5 cm）等数据。同时，我们获取了各海拔梯度 2012 和 2013 年生长季的 NDVI 数据（MODIS/Terra Vegetation Indices 16-Day L3 Global 250 m SIN Grid），用以表征地上生物量的季节变化。

2.2.5 统计分析方法

对于相同海拔，采用 Independent sample t-tests 分析土壤温度、水分、地上生物量、地下生物量、土壤有机碳、生态系统呼吸及其温度敏感性围栏内外的差异。对于不同海拔，采用单因素方差分析（ANOVA）和 Tukey-HSD test 分析不同

海拔间土壤温度、水分、地上生物量、地下生物量、土壤有机碳、生态系统呼吸及其温度敏感性的差异。采用 Repeated-measures ANOVA analyses 分析时间、放牧、及其交互作用对生态系统呼吸速率的影响。

采用结构方程模型 (SEM) 分析环境因子对海拔空间生态系统呼吸的影响。SEM 整合了因素分析和路径分析两种统计方法, 同时检验模型中包含的显性变量、潜在变量、干扰或误差变量间的关系, 进而获得自变量对因变量影响的直接效应、间接效应或总效应 (荣泰生, 2009; 吴明隆, 2010)。SEM 基本是一种验证性的方法, 通常必须有理论或经验法则支持, 由理论来引导, 在理论导引前提下才能构建假设模型图。基于控制生态系统呼吸空间变化的主要限制因子, 我们建立了生态系统呼吸与土壤温度、水分、地上生物量、地下生物量和土壤有机碳之间的初始模型。我们用观测的围栏内外数据各自进行模型探索, 得到了每个路径的最大似然系数。路径系数描述是变量之间彼此的相关权重, 其标准化系数类似于偏相关系数或回归权重。由于构建的初始模型拟合度较低, 我们采用模型修正模块并“释放”约束条件, 使得模型更加拟合我们的观测数据。在模型拟合度评估方面, 若模型拟合度越高, 则代表模型可用性越高, 参数的估计越具有实际意义。我们用卡方统计量 (χ^2) 来作为模型拟合度的一个指标, 一般以卡方 >0.05 作为判断模型是否具有良好的拟合度。此外, 均方误差平方根 (RMSEA) 也被用来评价模型的拟合度, 一般 $RMSEA < 0.05$, P 值越大, 说明模型有很好的拟合度。本研究中 SEM 的构建和拟合, 采用 AMOS 18.0 软件包运行和分析。

围栏内外地上生物量、地下生物量、土壤有机碳和生态系统呼吸的相对差异, 我们用下面的公式来表示:

$$\text{相对差异量}(\%) = 100 \times (\text{围栏内} - \text{围栏外}) / \text{围栏外}$$

采用指数回归模型分析生态系统呼吸与土壤温度的关系:

$$Re = \alpha e^{bT_s}$$

式中, Re 代表生态系统呼吸速率, T_s 代表土壤温度, α , b 为回归系数。生长季生态系统呼吸的温度敏感性 (Q_{10}) 的计算公式为:

$$Q_{10} = e^{10b}$$

所有的统计分析均采用 SPSS 18.0 (SPSS Inc., Chicago, Illinois, USA) 进行, 作图软件使用 Origin 8 (OriginLab Corporation, Northampton, MA, USA) 绘制。

2.3 结果

2.3.1 环境因子

沿着海拔梯度，各海拔样地生长季（6-9月）的日均气温大于 5 °C，且大部分降雨事件都集中在 6 月中旬和 8 月中旬之间。同样地，各海拔梯度的土壤温度也大于 5 °C，而土壤水分含量（特别是 2013 年）从 6 月初开始增加，直到 8 月中旬又开始下降。在我们观测生态系统呼吸的这些晴天里，围栏内外的土壤温度和水分含量差异不大（表 2.1 和图 2.3）。

表 2.1 观测期间（2012 和 2013 年）各海拔梯度生长季平均气温(GST_{air})，降水量(GSP)及 5cm 土壤温度(GST_s)和土壤水分(GSM_s)

Table 2.1 Variation of seasonal mean air temperature (GST_{air}) and precipitation (GSP), -5 cm mean soil temperature (GST_s) and moisture (GSM_s) at each of 6 altitudes during the growing seasons of 2012 and 2013

Altitude (m)	GST_{air} (°C)		GSP (mm)		GST_s (°C)		GSM_s (v/v %)	
	2012	2013	2012	2013	2012	2013	2012	2013
4400	10.35	10.07	296.53	373.03	14.87	14.93	5.98	8.01
4500	9.56	9.31	339.43	353.62	13.91	13.94	4.53	6.13
4650	8.65	8.27	368.96	328.13	12.75	–	12.42	–
4800	7.76	7.40	419.25	349.61	11.58	–	13.19	–
4950	6.29	6.02	425.40	391.15	10.51	10.54	14.77	14.59
5100	5.12	4.80	451.43	424.22	8.83	8.95	14.15	15.22

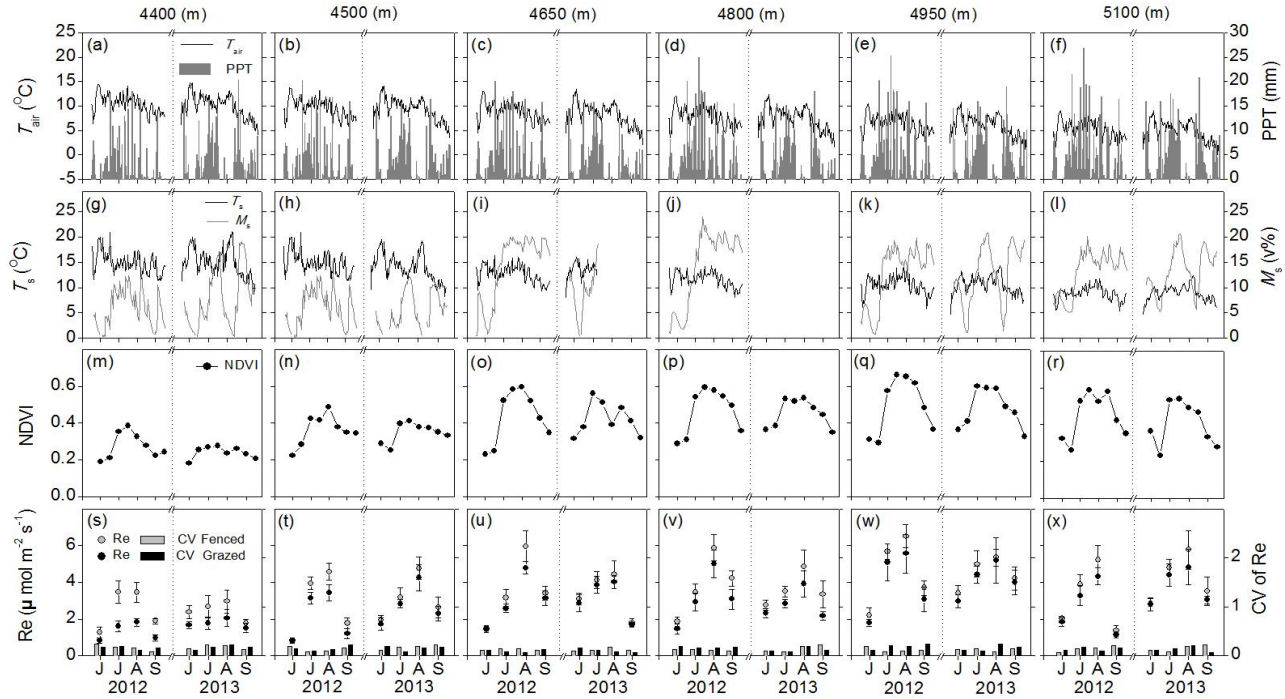


图 2.3 观测期间（2012 和 2013 年）各海拔梯度生长季（a-f）日均温和降水量、（g-l）日均土壤温度和水分、（m-r）NDVI、（s-x）生态系统呼吸速率和其变异。n=5。

Fig 2.3 Seasonal variations in (a–f) daily mean air temperature (T_{air}) and precipitation (PPT), (g–l) daily mean soil temperature (T_s) and moisture (M_s), (m–r) the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI), and (s–x) ecosystem respiration rate (Re, daytime) and its coefficient of variation (CV) at each of 6 altitudes during the growing seasons of 2012 and 2013. The Re error bars indicated SE of mean (n=5)

2.3.2 NDVI、生物量和土壤有机碳

在不同海拔梯度，NDVI 的季节变化呈现为先增加后降低的单峰格局，且 NDVI 在每个生长季的 7 月和 8 月之间达到最大值。各样地的围栏内、外，其最大地上和地下生物量均随着海拔的升高先增加，且在 4950 m 样地达到最高，然后降低。沿着海拔梯度，NDVI 与生长季最大地上生物量 ($R^2 = 0.758, P < 0.001$) 和地下生物量 ($R^2 = 0.696, P = 0.001$) 显著正相关 (图 2.3)。

围栏内地上、地下生物量高于围栏外，而土壤有机碳的变化不明显。围栏禁牧后，围栏内外的地上、地下生物量的相对差异分别为 8% - 48%、5% - 36%，且围栏内外的生物量相对差异随海拔的增加而降低。土壤有机碳的相对差异为 -5% - 18%，随海拔的变化不明显 (图 2.4 和图 2.6)。

2.3.3 生态系统呼吸

在 2012-2013 年，沿着海拔梯度，生长季生态系统呼吸的速率分别为 1.31 - 4.52 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 1.76 - 4.49 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。与 NDVI 的季节变化相对应，围栏内、外生态系统呼吸速率的季节变化模式也呈现为先增加后降低的单峰型，且在每年的 8 月达到峰值 (图 2.3)。生态系统呼吸速率的生长季均值随海拔的升高而增加，在 4950 m 达到最高，然后在 5100m 降低 (图 2.4)。并且，围栏内的生态系统呼吸较围栏外高。放牧没有改变生态系统呼吸的季节动态和海拔变化格局。将各海拔 2012-2013 年围栏内外的数据合并分析，表明围栏内外的生态系统呼吸相对差异与地上、地下生物量的相对差异呈显著正相关，但是与土壤有机碳的变化量关系不显著 (图 2.6)。

基于各海拔围栏内的数据，SEM 路径分析表明，地下生物量、土壤温度和土壤水分对生长季生态系统呼吸的海拔变化有直接影响。地下生物量对生态系统呼吸的影响最高，为 0.781；土壤温度和水分对生态系统呼吸的影响分别为 0.382 和 0.345。同时，土壤水分对地上生物量和土壤有机碳有直接影响，且这三个因子都对生态系统呼吸有间接影响。同样地，围栏外的数据，也有同样的分析结果 (表 2.4 和 2.5)。

表 2.2 观测期间（2012-2013 年）围栏内、外 5cm 土壤温度 (T_s) 和土壤水分 (M_s) 的差异比较。同一行，不同字母表示同一海拔梯度围栏内外差异显著 ($P<0.05$)。

Table 2.2. Differences in daily mean soil temperature (T_s) and moisture (M_s) at -5 cm between fenced and grazed sites during the sunny days of Re measurements in the growing seasons of 2012 and 2013. Different letters within a row indicate a significant difference of T_s or M_s between fenced and grazed treatments at the same altitude ($P<0.05$). The data analysis was performed by Independent sample t-tests. Bars indicated SE of mean.

Year	Altitude (m)	T_s (°C)		M_s (v/v %)	
		Fenced	Grazed	Fenced	Grazed
2012	4400	18.52 (0.19) ^a	18.38 (0.25) ^a	11.88 (0.66) ^a	11.15 (1.00) ^a
	4500	18.26 (0.18) ^a	18.05 (0.20) ^a	14.76 (1.25) ^a	14.01 (1.57) ^a
	4650	17.66 (0.43) ^a	17.31 (0.21) ^a	17.16 (0.68) ^a	17.08 (0.63) ^a
	4800	15.45 (0.46) ^a	15.46 (0.47) ^a	18.89 (0.72) ^a	19.33 (1.05) ^a
	4950	14.64 (0.59) ^a	14.99 (0.59) ^a	20.95 (0.75) ^a	21.06 (1.31) ^a
	5100	12.47 (0.56) ^a	12.20 (0.51) ^a	23.76 (0.53) ^a	24.73 (1.39) ^a
2013	4400	17.02 (0.27) ^a	17.77 (0.31) ^a	11.86 (0.55) ^a	11.35 (0.46) ^a
	4500	17.95 (0.33) ^a	17.67 (0.12) ^a	14.14 (0.28) ^a	13.72 (0.68) ^a
	4650	15.89 (0.13) ^a	15.66 (0.21) ^a	14.13 (0.42) ^a	14.38 (0.41) ^a
	4800	14.33 (0.16) ^a	13.98 (0.33) ^a	20.30 (1.37) ^a	21.33 (1.03) ^a
	4950	13.63 (0.36) ^a	13.21 (0.21) ^a	26.42 (1.51) ^a	26.65 (0.36) ^a
	5100	12.79 (0.52) ^a	12.20 (0.41) ^a	27.86 (1.25) ^a	27.13 (1.61) ^a

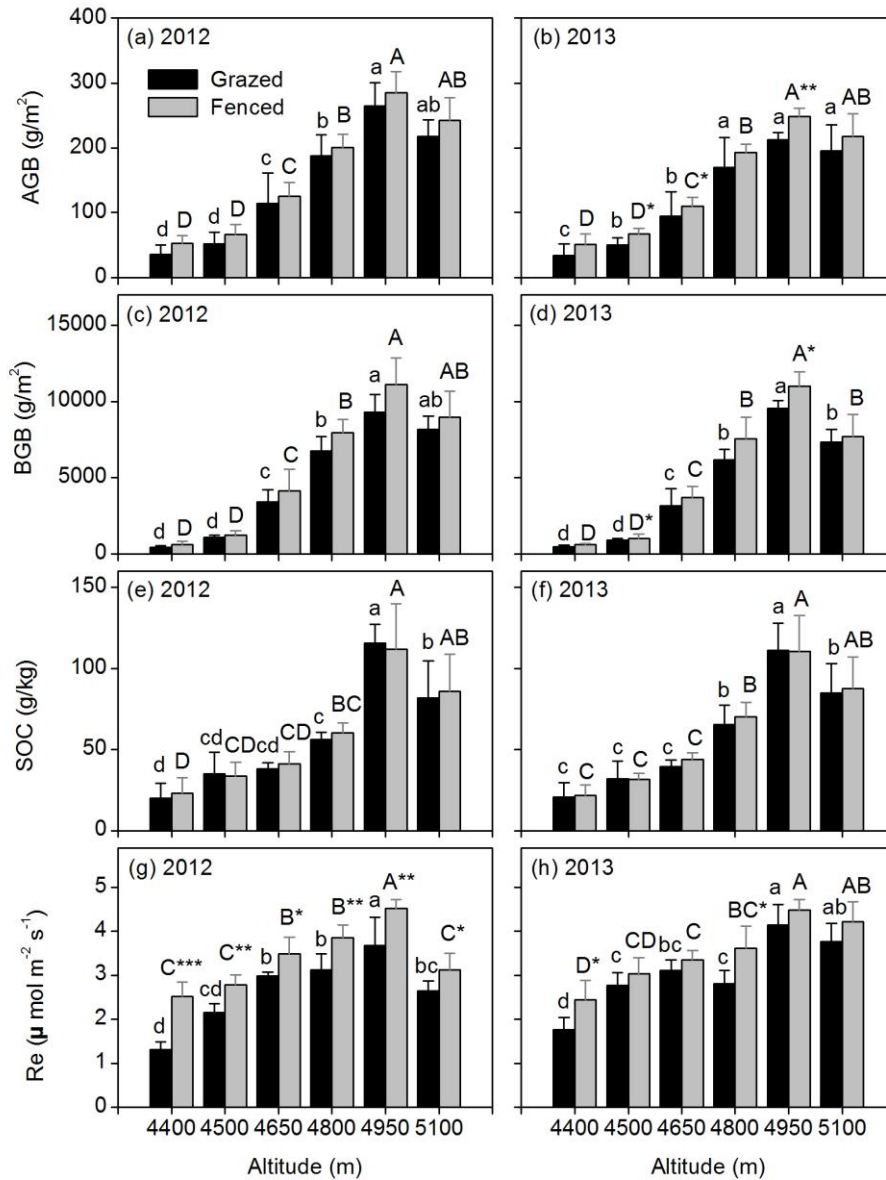


图 2.4 地上生物量、地下生物量、土壤有机碳和生长季平均生态系统呼吸速率的海拔变化格局。在围栏（大写）或放牧（小写）处理中，各自不同的字母表示海拔间差异显著。同一海拔，围栏内外差异用星号表示。*表示 $P < 0.05$ ，**表示 $P < 0.01$ ，***表示 $P < 0.001$ 。

Fig 2.4 Altitudinal variations in (a–b) aboveground biomass (AGB), (c–d) belowground biomass (BGB), (e–f) soil organic carbon (SOC), and (g–h) growing-season mean ecosystem respiration rate (Re , daytime) in 2012 and 2013. Different letters within fenced (uppercase) or grazed (lowercase) treatments indicate a significant difference between altitudes ($P < 0.05$). Asterisks denote a significant difference between fenced and grazed treatments at an altitude. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$. Bars indicated SE of mean, $n=5$.

表 2.3 放牧活动 (G), 观测时间 (D) 及二者的交互作用对生态系统呼吸 (Re) 及其温度敏感性(Q_{10}) 影响的方差分析结果。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Table 2.3 Results of repeated-measures ANOVA analyses for the effects of measuring date (D), grazing (G), and their interaction on daytime Re during the growing seasons of 2012 and 2013.

Significant levels: * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$.

Year	Model	4400 m	4500 m	4650 m	4800 m	4950 m	5100 m
2012	G	56.02***	20.92**	8.55*	11.80**	7.85*	5.61*
	D	91.32***	337.14***	302.28***	156.05***	124.45***	181.07***
	G×D	15.46***	8.40**	4.23*	3.82	0.43	1.93
2013	G	8.94*	1.72	3.07	9.62*	2.13	2.80
	D	28.82***	49.12***	70.18***	45.28***	18.92***	40.50***
	G×D	4.81*	0.08	0.16	1.71	0.23	1.019

2.3.4 生态系统呼吸的温度敏感性

在较低海拔 (4400-4800), 高寒草地生态系统呼吸与温度的关系较弱 ($R^2 = 0.13-0.28$); 而在较高海拔 (4950-5100), 温度对生态系统呼吸的解释度较高 ($R^2 = 0.40-0.73$) (表 2.6 和 2.7)。沿着海拔梯度, 通过测定的土壤温度与生态系统呼吸速率拟合得到的 Q_{10} 值介于 1 和 4 之间, 并随着海拔的升高而升高, 表明高海拔草地生态系统呼吸对温度变化更敏感。协方差分析表明, 围栏内和围栏外 Q_{10} 沿海拔变化的斜率差别不大, 但其截距差异显著, 表明 Q_{10} 值在围栏内低于围栏外。围栏内外夜间 Q_{10} 的差异较白天显著 (图 2.7 和表 2.8)。配对 T 检验进一步表明, 在海拔梯度上 Q_{10} 值在围栏内显著低于围栏外 (表 2.9)。

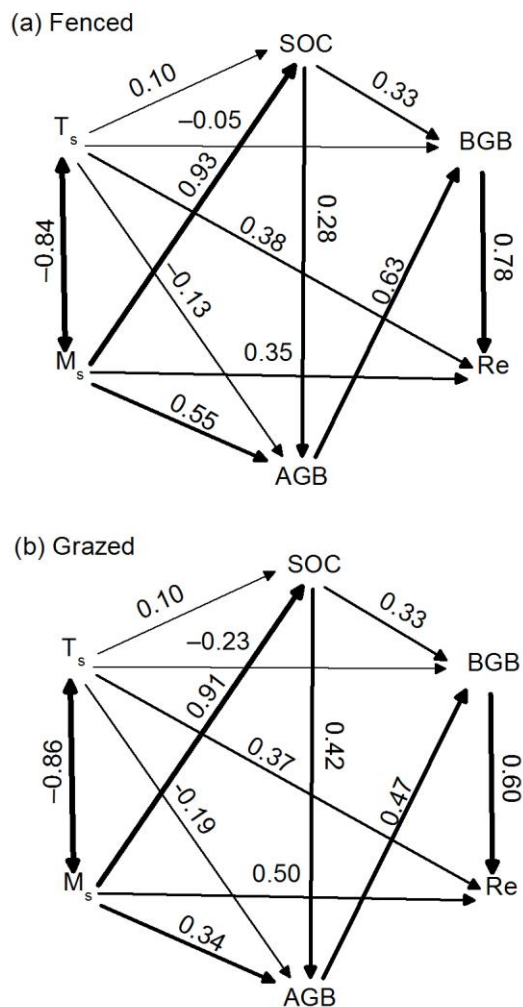


图 2.5 生态系统呼吸与其相关因子之间的路径系数图：（a）围栏内： $\chi^2=3.170$, $P=0.366$; RMSEA=0.022, $P=0.492$ ；（b）围栏外： $\chi^2=3.170$, $P=0.366$; RMSEA=0.022, $P=0.492$; $n=60$ ；

Fig 2.5 Direct and indirect effects of abiotic and biotic driving factors on altitudinal variations of seasonal mean Re (daytime) calculated by the structural model of path analysis based on the observed data of fenced and grazed plots at 6 altitudes during 2012-2013. (a) Fenced: $\chi^2=3.170$, $P=0.366$; RMSEA=0.022, $P=0.492$; (b) $\chi^2=3.170$, $P=0.366$; RMSEA=0.022, $P=0.492$; $n=60$ Effects were calculated according to the standardized path coefficients. Re, ecosystem respiration; BGB, belowground biomass; AGB, aboveground biomass; SOC, soil organic carbon; T_s , soil temperature; M_s , soil moisture.

表 2.4 围栏内生态系统呼吸与其相关因子之间的直接与间接路径系数($\chi^2=3.170$, $P=0.366$; RMSEA=0.022, $P=0.492$; $n=60$)。

Table 2.4 Direct and indirect effects of abiotic and biotic driving factors on altitudinal variations of seasonal mean Re (daytime) calculated by the structural model of path analysis ($\chi^2=3.170$, $P=0.366$; RMSEA=0.022, $P=0.492$; $n=60$) based on the observed data of fenced plots at 6 altitudes during 2012-2013. Effects were calculated according to the standardized path coefficients. Re, ecosystem respiration; BGB, belowground biomass; AGB, aboveground biomass; SOC, soil organic carbon; T_s , soil temperature; M_s , soil moisture.

Model	Direct effect	Indirect effect	Total effect
Re			
BGB	0.781	–	0.781
AGB	–	0.489	0.489
SOC	–	0.394	0.394
T_s	0.382	–0.063	0.319
M_s	0.345	0.632	0.977
BGB			
AGB	0.626	–	0.626
SOC	0.329	0.176	0.504
T_s	–0.050	–0.031	–0.081
M_s	–	0.809	0.809
AGB			
SOC	0.281	–	0.281
T_s	–0.129	0.028	–0.101
M_s	0.547	0.260	0.806
SOC			
T_s	0.098	–	0.098
M_s	0.926	–	0.926

表 2.5 围栏外生态系统呼吸与其相关因子之间的直接与间接路径系数($\chi^2=2.049$, $P=0.562$; RMSEA<0.001, $P=0.620$; $n=60$)

Table 2.5. Direct and indirect effects of abiotic and biotic driving factors on altitudinal variations of seasonal mean Re (daytime) calculated by the structural model of path analysis ($\chi^2=2.049$, $P=0.562$; RMSEA<0.001, $P=0.620$; $n=60$) based on the observed data of grazed sites at 6 altitudes during 2012-2013. Effects were calculated according to the standardized path coefficients. Re, ecosystem respiration; BGB, belowground biomass; AGB, aboveground biomass; SOC, soil organic carbon; T_s , soil temperature; M_s , soil moisture.

Model	Direct effect	Indirect effect	Total effect
Re			
BGB	0.604	–	0.604
AGB	–	0.286	0.286
SOC	–	0.321	0.321
T_s	0.369	–0.159	0.210
M_s	0.495	0.389	0.884
BGB			
AGB	0.474	–	0.474
SOC	0.332	0.200	0.531
T_s	–0.225	–0.039	–0.263
M_s	–	0.645	0.645
AGB			
SOC	0.422	–	0.422
T_s	–0.193	0.042	–0.151
M_s	0.336	0.385	0.722
SOC			
T_s	0.099	–	0.099
M_s	0.913	–	0.913

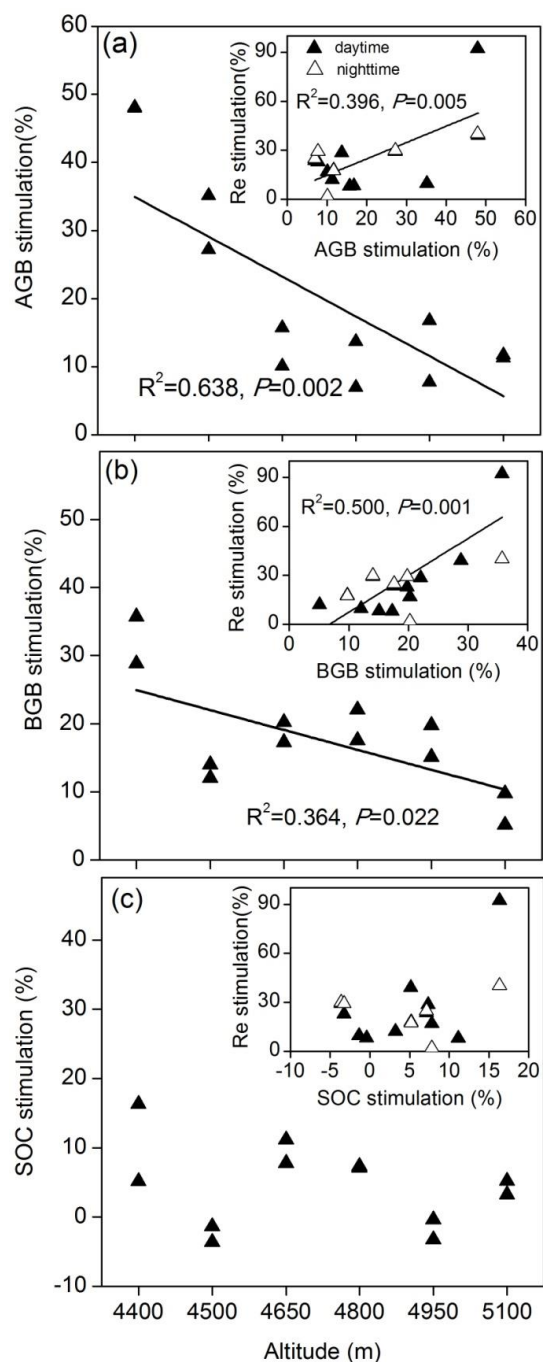


图 2.6 围栏后 (a) 地上生物量 (AGB), (b) 地下生物量 (BGB) 和 (c) 土壤有机碳 (SOC) 的增加量随海拔的变化趋势。(内图) 围栏后呼吸的增量与 (a) 地上生物量的增量, (b) 地下生物量的增量和 (c) 有机碳的增量的关系。

Fig 2.6 Altitudinal variations in (a) AGB stimulation, (b) BGB stimulation, and (c) SOC stimulation due to grazing exclusion based on observations in 2012 and 2013. **(Inset)** Relationships of Re stimulation to (a) AGB stimulation, (b) BGB stimulation and (c) SOC stimulation along the altitudinal gradient.

2.4 讨论

2.4.1 生物量变化是指示生态系统呼吸空间变化的综合指标

高寒草地的形成与分布主要受印度夏季风的影响(CSIT-QTP 1988)。在青藏高原中部, 植被生长和分布在低海拔主要受干旱限制, 而在高海拔受低温限制, 导致了植被生物量和物种丰富度沿海拔的单峰型分布(Li et al., 2013; Wang et al., 2013)。夏季风气候的特点是水热同期, 因此也决定了土壤水分、植被生长和生态系统呼吸的季节变化。沿着海拔梯度, 生物量和生态系统呼吸均呈现单峰型, 且地下生物量很大程度上决定了生态系统呼吸的季节变化。这也一定程度上与以往在高寒草地的研究一致(Geng et al., 2012; Hirota et al., 2009; Jiang et al., 2015)。这个结果说明生物量的变化可作为指示生态系统呼吸时空变化的综合指标。

温度被认为是控制高寒草地生态系统呼吸变化的主要环境限制因子(Saito et al., 2009)。然而, 在本研究中, 较低海拔(4400-4800 m)的生态系统呼吸与温度的关系较弱, 这时土壤水分起很重要的作用。有研究表明, 当呼吸底物和土壤水分成为限制因子时, 生长季生态系统呼吸对温度的依赖性较弱(Davidson et al., 1998; Wagle and Kakani, 2014; Wohlfahrt et al., 2008)。在干旱和半干旱地区, 降水和土壤水分调控生态系统呼吸与温度的关系, 二者都被认为是决定植被生长和生态系统呼吸季节变化的环境限制因子(Qi and Xu, 2001; Wagle and Kakani, 2014)。

我们的数据进一步表明, 土壤有机碳对生态系统呼吸的海拔变化没有直接影响。这也暗示了土壤微生物活动似乎不能决定生长季生态系统呼吸的海拔变化格局。研究表明, 土壤有机碳与生态系统呼吸的关系, 很大程度上也受不稳定性碳和惰性碳比例的影响(Bahn et al., 2008; Davidson and Janssens, 2006)。因此, 地上生物量和地下生物量对生态系统呼吸变化的影响可能掩盖了土壤有机碳对其海拔变化的影响。这也可以解释围栏禁牧后, 围栏内外生物量的差异与呼吸的差异显著相关, 而与土壤有机碳的差异关系不显著。

表 2.6 各海拔围栏内生态系统呼吸速率与土壤温度和水分的关系($Re = \alpha e^{bT_s}$; $Re = \alpha M_s + b$)。* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。

Table 2.6 Regression models ($Re = \alpha e^{bT_s}$; $Re = \alpha M_s + b$) for relationships of seasonal ecosystem respiration (Re, daytime) to soil temperature (T_s) and soil moisture (M_s) at different altitudes based on the observed data of fenced plots at 6 altitudes during 2012-2013. Parameters α and b are constant coefficients. R^2 and P are for the determination coefficient and statistical significance, respectively. NS, no significant difference; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$. Values in parentheses indicated SE of mean.

Altitude (m)	α	b	R^2	P
$Re = \alpha e^{bT_s}$				
4400	1.229 (0.280)	0.032 (0.004)	0.128 (0.024)	*
4500	1.221 (0.078)	0.036 (0.001)	0.149 (0.012)	*
4650	1.033 (0.068)	0.062 (0.003)	0.298 (0.027)	***
4800	1.479 (0.112)	0.057 (0.003)	0.268 (0.029)	***
4950	1.295 (0.034)	0.073 (0.002)	0.407 (0.024)	***
5100	0.758 (0.058)	0.107 (0.003)	0.729 (0.039)	***
$Re = \alpha M_s + b$				
4400	0.135 (0.015)	0.904 (0.167)	0.214 (0.024)	**
4500	0.197 (0.012)	0.180 (0.105)	0.376 (0.028)	***
4650	0.136 (0.012)	1.328 (0.181)	0.134 (0.023)	*
4800	0.083 (0.008)	2.025 (0.121)	0.077 (0.010)	NS
4950	0.075 (0.015)	2.695 (0.416)	0.071 (0.020)	NS
5100	0.053 (0.010)	2.394 (0.188)	0.034 (0.009)	NS

表 2.7 各海拔围栏外生态系统呼吸速率与土壤温度和水分的关系($Re = \alpha e^{bT_s}$; $Re = \alpha M_s + b$)。NS, 表示不显著; * 表示 $P < 0.05$; **表示 $P < 0.01$; ***表示 $P < 0.001$ 。

Table 2.7 Regression models ($Re = \alpha e^{bT_s}$; $Re = \alpha M_s + b$) for relationships of seasonal ecosystem respiration (Re, daytime) to soil temperature (T_s) and soil moisture (M_s) at different altitudes based on the observed data of grazed sites at 6 altitudes during 2012-2013. Parameters α and b are constant coefficients. R^2 and P are for the determination coefficient and statistical significance, respectively. NS, no significant difference; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$. Values in parentheses indicated SE of mean.

Altitude (m)	α	b	R^2	P
$Re = \alpha e^{bT_s}$				
4400	0.683 (0.038)	0.040 (0.002)	0.242 (0.019)	**
4500	0.903 (0.100)	0.044 (0.005)	0.201 (0.044)	**
4650	0.851 (0.071)	0.068 (0.005)	0.320 (0.035)	***
4800	0.976 (0.107)	0.068 (0.007)	0.281 (0.048)	***
4950	0.944 (0.062)	0.083 (0.005)	0.401 (0.026)	***
5100	0.645 (0.048)	0.111 (0.003)	0.690 (0.022)	***
$Re = \alpha M_s + b$				
4400	0.059 (0.013)	1.061 (0.085)	0.103 (0.031)	*
4500	0.151 (0.019)	0.408 (0.204)	0.252 (0.044)	**
4650	0.101 (0.004)	1.503 (0.084)	0.097 (0.008)	NS
4800	0.184 (0.129)	1.779 (0.154)	0.052 (0.011)	NS
4950	0.093 (0.015)	1.790 (0.136)	0.091 (0.008)	NS
5100	0.054 (0.010)	1.881 (0.192)	0.055 (0.016)	NS

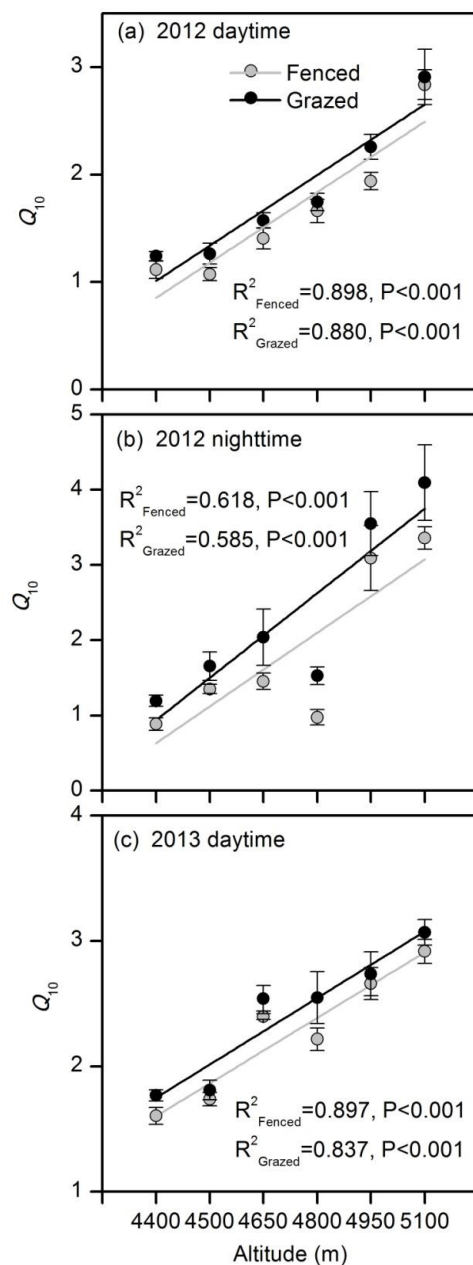


图 2.7 围栏内外 Q_{10} 随海拔变化趋势；(a) 2012 白天，(b) 2012 晚上，(c) 2013 白天。

Fig 2.7 Altitudinal trends in Q_{10} across fenced and grazed treatments during the growing seasons of 2012 and 2013: (a) daytime Q_{10} in 2012, (b) nighttime Q_{10} in 2012 and (c) daytime Q_{10} in 2013.

Bars indicated SE of mean, $n=5$.

2.4.2 放牧强度的海拔变化及其对生态系统呼吸的影响

在本研究中, 围栏内外地上生物量和地下生物量的相对差异随海拔的升高而降低, 且与围栏内外生态系统呼吸的相对差异显著正相关。我们的结果表明, 放牧强度及其对生态系统呼吸的影响也可能随着海拔的升高而降低。在高寒草地, 家畜对植被的啃食不仅直接降低了植物呼吸, 也降低了植被向土壤输入的易分解碳, 从而间接降低了微生物呼吸(Cao et al., 2004; Chen et al., 2015; Jia et al., 2007)。在高寒草地, 植被生物量的变化很大程度上决定了生态系统呼吸的变化。

许多研究表明, 放牧会降低高寒草地土壤有机碳(Wu et al., 2008; Wu et al., 2010), 相反也有研究发现放牧下土壤有机碳有所增加(Shi et al., 2013)。在本研究中, 围栏 7 年对海拔梯度上各样地围栏内外的土壤有机碳影响并不显著。因此, 土壤有机碳可能对围栏内外生态系统呼吸的变化并没有直接影响。近期有研究发现放牧降低了高寒草地土壤微生物碳(Fu et al., 2012; Wu et al., 2010)。放牧减少了凋落物和可溶性碳的分解, 抑制了微生物活动, 从而影响了生态系统呼吸(Raich et al., 2006; Wan and Luo, 2003)。另一方面, 有研究表明放牧对植被的采食间接调控了土壤温度和水分, 也会影响到生态系统呼吸(Li et al., 2013b; Wei et al., 2012)。然而, 我们沿着海拔的围栏 7 年的样地, 并没有发现围栏内外土壤温度和水分有明显差异。因此, 在本研究中, 土壤因子(土壤有机碳、土壤温度和土壤水分)的变化很难解释放牧所引起的生态系统呼吸的变化。

Q_{10} 是评价生态系统呼吸温度敏感性的重要参数之一, 广泛应用于全球碳循环模型。在本研究中, 生态系统呼吸的 Q_{10} 值介于 1 和 4 之间, 介于以往高寒生态系统研究中所报道的 Q_{10} 值的范围之内(Lin et al., 2011; Peng et al., 2009)。高海拔具有较高的 Q_{10} 值, 也与以往研究中得到的 Q_{10} 与环境温度负相关的结论一致(Atkin et al., 2015; Chen and Tian, 2005; Peng et al., 2009)。我们的研究进一步说明, 围栏禁牧能够降低生态系统呼吸的温度敏感性。尽管我们对围栏降低温度敏感性的机制尚不明确, 但是家畜尿液和粪便的施肥效应对植物生长和微生物活动的影响可能有重要作用(Augustine et al., 2003; Bardgett and Wardle, 2003)。同时, 家畜对生物量的啃食可能促进了凋落物的分解以及根系活动, 从而反馈到对土壤有机碳质量及其对温度敏感性(Paz-Ferreiro et al., 2012)。另外, 围栏内植物地上

器官因宿存年龄相对较长而引起氮素含量降低，进而影响呼吸底物和凋落物质量，最终导致呼吸 Q_{10} 的下降。

表 2.8 协方差分析沿海拔梯度围栏内外 Q_{10} 与海拔梯度关系的斜率和截距差异。

Table 2.8 Differences in slopes and intercepts of single linear regressions of Q_{10} against altitude between fenced and grazed treatments according to analysis of covariance (ANCOVA).

Year	Coefficients	Fenced	Grazed	F	P
2012, daytime	Slope	0.002	0.002	0.000	1.000
	Intercept	-9.321	-9.161	4.20	0.045
2012, nighttime	Slope	0.003	0.004	0.397	0.531
	Intercept	-14.456	-16.386	6.192	0.016
2013, daytime	Slope	0.002	0.002	0.011	0.916
	Intercept	-6.373	-6.359	5.141	0.027

表 2.9 沿海拔梯度围栏内外 Q_{10} 的配对 T 检验结果

Table 2.9 Results of Paired-Samples test for the difference of Q_{10} between fenced and grazed treatments along altitudes during the growing seasons of 2012 and 2013

Year	Time	Treatment	Mean Q_{10}	t	df	P
2012	Daytime	Fenced	1.67	-4.286	5	0.008
		grazed	1.83			
	Nighttime	Fenced	1.85	-7.279	5	0.001
		grazed	2.34			
2013	Daytime	Fenced	2.26	-4.059	5	0.010
		grazed	2.41			
2012-2013	Daytime	Fenced	1.97	-6.184	11	< 0.001
		grazed	2.12			

总之，我们的数据显示：不同海拔梯度的放牧对生态系统呼吸的影响与放牧引起的生物量变化显著相关，且长期围栏禁牧可降低生态系统呼吸温度的敏感性。研究结果表明，放牧活动可能影响高寒草地生态系统呼吸对增温的响应。围栏禁牧可作为降低高寒草地生态系统呼吸温度敏感性的一种适应管理选项。未来工作，仍需要进行 CO_2 通量的长期连续监测，以进一步澄清不同季节 Q_{10} 的变化机制及放牧强度沿海拔变化对 Q_{10} 的影响机制。

2.5 小结

沿海拔梯度（4400-5100 m）7 年围栏禁牧实验结果表明：围栏禁牧后地上生物量、地下生物量和生态系统呼吸速率均呈增加趋势。而围栏内外土壤有机碳的差异不显著。围栏后生物量增量随海拔的升高而降低，与呼吸的变化量显著正相关。 Q_{10} 随着海拔的增加而增加，且围栏后 Q_{10} 有显著降低的趋势。我们的研究结果表明，生物量的变化量可作为指示生态系统呼吸时空变化的综合指标。围栏禁牧是可作为降低高寒草地生态系统呼吸温度敏感性的一种适应管理选项。

第三章 移植实验模拟的水热组合变化对高寒草地生态系统呼吸及其温度敏感性的影响

3.1 引言

全球气温预计在本世纪会继续升高且伴随着大范围的降水变化,同时高寒生态系统将面临更高的增温幅度 (IPCC, 2014)。温度和水分是调控生态系统生物化学过程的两个主要因子,气温和降水的变化势必会影响高寒生态系统的结构和功能(Lu et al., 2013; Wu et al., 2012)。在气候变暖背景下,高寒生态系统存储的大量有机碳可能会因升温而通过呼吸的方式释放出来,从而反馈大气影响 CO₂ 浓度(Heimann and Reichstein, 2008; Welker et al., 2004) 以及未来气候变化(Flanagan and Johnson, 2005; Wang et al., 2014; Wu et al., 2011)。因此,针对高寒生态系统已经开展了大量的增温试验以检测生态系统呼吸对未来气候变暖的响应 (Wu et al., 2011a; Zhang et al., 2015)。然而,这些实验更多的是着重于温度升高对生态系统的影响,而温度和降水变化交互作用的实验相对较少。

生态系统呼吸包括植物呼吸和土壤呼吸,是陆地生态系统碳循环的重要组成部分,主要受温度、土壤水分和底物供应的影响(Bond-Lamberty and Thomson, 2010; Davidson et al., 2006)。模拟增温试验的整合分析研究表明温度升高通常会增加植物生物量、凋落物分解速率和微生物活力,从而增加生态系统呼吸(Lu et al., 2013; Rustad et al., 2001; Wang et al., 2014; Wu et al., 2011)。然而,在野外观测试验中,生态系统呼吸对温度的响应研究中结果却不尽相同,增温对生态系统呼吸的促进作用往往会因增温导致的水分缺失而被抵消或者反作用(Liu et al., 2016; Wu et al., 2011)。这主要是水分的缺失限制了微生物的异养呼吸,或者植物和微生物对增温环境的适应(Davidson et al., 2006; Luo et al., 2001)。尽管,有关降温对生态系影响的研究较少,有关降温对生物量、有机碳的分解速率和微生物呼吸的研究却得到了不一致的结论(Conant et al., 2000; Hart, 2006; Hu et al., 2016a; Link et al., 2003; Luan et al., 2014; Mills et al., 2014)。

青藏高原是欧亚大陆最高和最大的草地单元,也被认为是对气候变化最脆弱和敏感的地区之一(Koven et al., 2011; Yang et al., 2008)。高寒草甸是青藏高原主

要的植被类型，覆盖面积约为 $1.2 \times 10^6 \text{ km}^2$ 。为了更好的了解高寒草甸对为了气候变化的响应，青藏高原的高寒草甸生态系统呼吸进行了许多野外试验(Liu et al., 2016; Wang et al., 2014; Wu et al., 2011; Zhang et al., 2015)。然而，这些研究主要着眼于增温对生态系统呼吸的效应，并且得到了不同的结果，主要有增温显著增加生态系统呼吸(Hu et al., 2016; Zhu et al., 2015)，降低生态系统呼吸 (Fu et al., 2013; Zong et al., 2013) 和对生态系统呼吸的影响不显著 (Chen et al., 2016; Lin et al., 2011)。

现有的研究气候变化对生态系统结构和功能影响的方法，除了原位控制实验，自然气候梯度可以用来研究生态系统过程的空间变化。我们在念青唐古拉山南坡开展了一个海拔梯度间(4650 m、4950 m 和 5200 m)的草皮双向移植实验。该实验的草皮移植于 2011 年 9 月下旬开始。在 2013 年和 2014 年的生长季，我们在每个海拔梯度的样地内分别测定了生态系统呼吸的日动态和季节变化、生物量以及相关的环境因子。我们的研究目的是理解不同水热组合变化对高寒草甸生态系统呼吸及其温度敏感性的影响。

3.2 材料和方法

3.2.1 研究区域概况

本研究地点位于西藏自治区当雄县草原站附近。样地设置在海拔 4650 m 到 5200 m 的念青唐古拉山南坡上(30°30'-30°32' N, 91°03' E; 4650, 4950 and 5200 m a.s.l)。该地区为高原亚寒带季风半干旱气候。根据当雄县气象站的记载，该区多年(1963-2010)平均气温 1.8 °C，多年平均降水为 479 mm。雨热同期，干湿季明显。近 40 余年以来(1963-2010)以来，该地区温度升高明显(约 1.6 °C)，而降水量年际差异较大，变化规律不一致。

本研究所处的各海拔梯度样地，广泛分布着以高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)为优势物种的高寒草甸。其中群落总盖度可达到 50% - 90%，而植被平均高度一般低于 3 cm。常见的伴生物种主要有：垫状点地梅(*Androsace tapete*)、矮嵩草(*Kobresia humilis*)、粗壮嵩草(*Kobresia humilis*)、圆穗蓼(*Polygonum macrophyllum*)、钉柱委陵菜(*Potentilla saundersiana*)、高山唐松草(*Thalictrum alpinum*)、以及多种风毛菊属(*Saussurea spp.*)、龙胆属(*Gentiana spp.*)和虎

耳草属 (*Saxifraga spp.*) 等植物。土壤为草毡土, 呈黑褐色, 结构紧实, 土壤含水量较高; 较低海拔地区为淡草毡土, 土壤松散, 砾石含量较高 (王忠, 2011; 李瑞成, 2012)。牦牛和山羊放牧是该区域高寒草地最主要的利用方式。

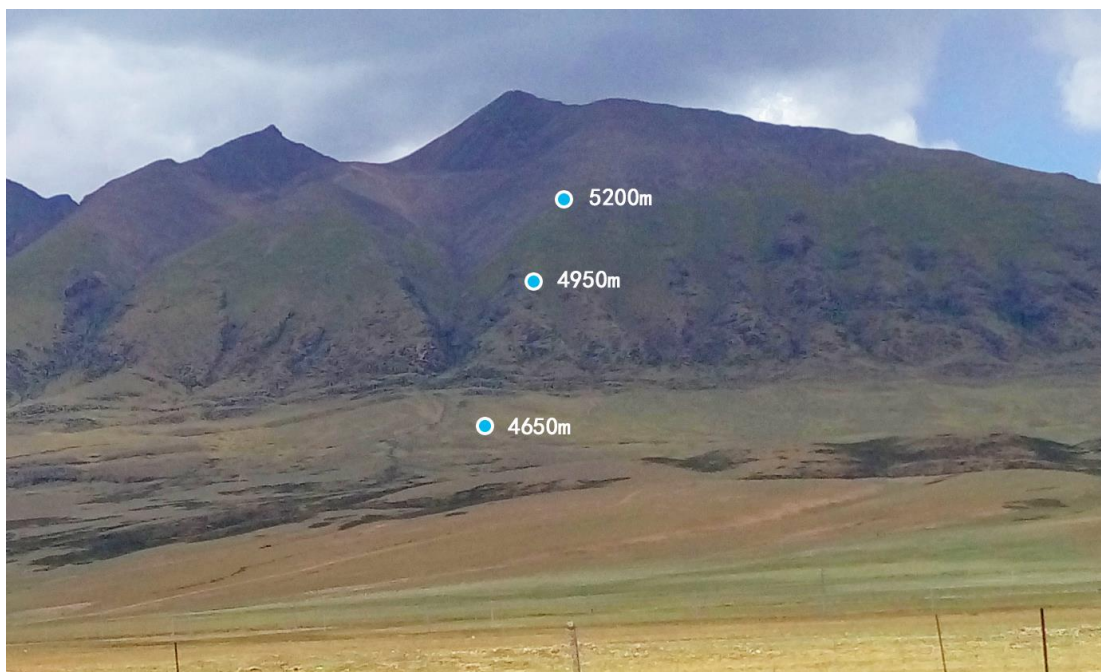


图 3.1 各海拔样地分布图

Fig 3.1 Distribution of the fences at each altitude

3.2.2 实验设计

2011 年的 9 月下旬, 我们选择 4650 m, 4950 m 和 5200 m 的围栏样地内的高寒草甸作为研究对象, 在这三个样地之间开展了草皮移植试验 (图 3.1)。在每个海拔的围栏内, 分别挖取 18 块草皮 (长 \times 宽 \times 高 = 0.7 m \times 0.7 m \times 0.3 m), 将其中 6 块草皮保留在原海拔梯度的样地内作为对照, 而把另外 12 块草皮向下或者向上移植到其他 2 个海拔梯度的样地内, 每个海拔梯度分别移植 6 块草皮。同时, 为了保证各个草皮移植干扰的一致性, 我们将对照样地的草皮也进行了换位移动。因此, 本研究中, 总共移植草皮 54 个。在搬运草皮时, 为了保护草皮的完整性, 我们用塑料泡沫包裹在草皮周围, 用绳索固定, 通过人力搬运到安置点。安置移植草皮时, 我们也保证了每个移植样地内草皮的安置随机性 (图 3.2)。为了防止牛羊采食, 所有的样地都用 20 m \times 20 m 的围栏围封。

在每个样地的围栏附近, 我们设置有 HOBO 小型自动气象站 (2005 年架设),

记录了空气温度和降水数据。气象站每 30 分钟输出一次数据，数据记录和存储由气象站自动完成。

3.2.3 生态系统呼吸的测定

2013 年的生长季开始前，我们在每个样地的移植草皮上，仔细地将直径约为 20 cm、高约 5 cm 的 PVC 材质土壤环安装在土壤中。为避免造成过多的土壤扰动，我们将已安装的土壤环作为永久性的呼吸测定底座，在后续的呼吸测定中不再移动。在 2013 年的 6-9 月和 2014 年的 7-9 月，我们选择只在晴天测定生态系统呼吸的动态变化（8:00-18:00），每次的测定间隔为 2 小时。在 2013 年，每月测定一次，而在 2014 年，每月测定两次。生态系统呼吸的测定仪器我们选用了由美国制造的 LI-COR 8100 土壤 CO₂ 自动观测系统。同时，为了比较不同处理之间的土壤温度和水分，我们通过连接在 LI-COR 8100 上的土壤温度探头 (Type E, OMEGA Engineering, Inc., Stamford, CT, USA) 和水分传感器 (Type ML2x, Delta-T Devices Ltd, Burwell, Cambridge, United Kingdom)，在每次测定呼吸的同时，记录土壤 5 cm 的温度和水分的数据。

3.2.4 地上生物量的测定

在 2013 和 2014 年的 8 月中旬，生长季的高峰期，我们进行了植物群落调查。我们在每个样地的移植草皮的中心位置，分别设置了 50 cm × 50 cm 的样方，然后将这些样方划分为 25 个 10 cm × 10 cm 的小格子，植被调查的时候测定每个格子里出现的物种及其高度和盖度。由于移植草皮内的植被不能破坏，我们选择非破坏性的生物量体积估算方程来计算各海拔梯度每个样地内各草皮的地上生物量 (AGB)。要进行生物量的估算，首先要在实验样地，依据样方中每个物种的高度、盖度和地上生物量数据，建立生物体积与地上生物量的关系方程，从而对每一个样方内的物种分别进行生物量的估算。在本文中，生物量的估算，我们采用了 Wang 等前期在相同研究样地内所获得的，依据物种高度、盖度和地上生物量数据建立的生物体积与地上生物量的关系方程 (Wang et al., 2013; 王忠, 2011)。

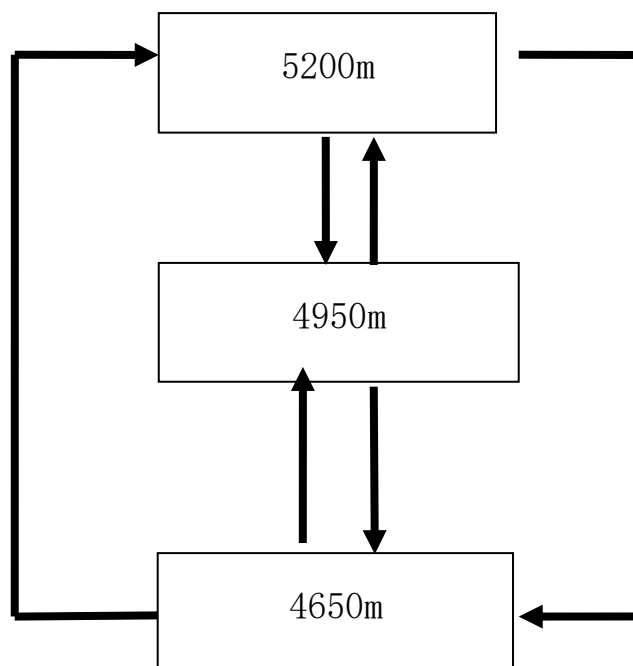


图 3.2 当雄平台移植模拟增温和降水变化试验示意图

Fig 3.2 Experimental design of transplant experiment within a climatic gradient

3.2.5 统计分析

采用单因素方差分析 (ANOVA), Tukey 多重比较分析不同海拔样点之间多年平均气温 (AT)、降水 (AP)、生长季平均气温 (GST)、生长季降水量 (GSP)、土壤温度 (T_s)、土壤水分含量 (M_s)、地上生物量 (AGB)、土壤有机碳 (SOC) 以及生态系统呼吸 (Re) 的差异。采用 t-检验分析每个海拔梯度 2013 年和 2014 年对照样地与移植样地之间地上生物量 (AGB)、土壤有机碳 (SOC)、生态系统呼吸 (Re) 及其温度敏感性 (Q_{10}) 的差异。采用双因素方差分析 (时间和移植处理) 对不同海拔 2013 年和 2014 年生长季 Re 进行分析, 所有分析其显著性水平为 $P < 0.05$ 。

采用指数回归模型分析生态系统呼吸与土壤温度的关系:

$$Re = \alpha e^{bT_s}$$

式中, Re 代表生态系统呼吸, T_s 代表土壤温度, α , b 为回归系数。

则, 生长季生态系统呼吸 (Q_{10}) 的温度敏感性的计算公式为:

$$Q_{10} = e^{10b}$$

对照样地和移植样地之间 AGB、SOC、Re 以及 Q_{10} 的相对差异，我们用下面的公式来表示：

$$\text{相对差异量 (\%)} = 100 \times (\text{移植} - \text{对照}) / \text{对照}$$

所有的统计分析均采用 SPSS 18.0 (SPSS Inc., Chicago, Illinois, USA) 进行，作图软件使用 Origin 8 (OriginLab Corporation, Northampton, MA, USA)。

3.3 结果

3.3.1 微气象条件

研究样地各海拔梯度多年 (2006 - 2014) 的年平均气温和生长季 (6-9 月) 平均气温随着海拔升高而显著降低，其中 4650 m, 4950 m 和 5200 m 样地的年平均气温分别为 1.75 °C, -0.22 °C 和 -2.25 °C；生长季平均气温分别为 8.44 °C、6.21 °C 和 4.23 °C (表 3.1)。各海拔梯度多年 (2006 - 2014) 平均的年降水量和生长季 (6-9 月) 降水量，4650 m 样地显著低于 4950 m 和 5200 m 样地，而 4950 m 和 5200 m 二者之间年降水量和生长季降水量均差异不显著 (表 3.1)。同样的，在 2013 和 2014 年，气温和降水也呈现出相同的海拔分布格局 (图 3.3)。此外，生长季 (6-9 月) 平均土壤温度 (地下 5 cm) 也呈现随海拔的升高而降低的趋势。具体地，在 2013 年，4650 m, 4950 m 和 5200 m 样地的土壤温度分别为 18.84 °C, 16.09 °C 和 13.85 °C；而在 2014 年，分别为 15.57 °C, 13.11 °C 和 11.40 °C (图 3.5a)。各海拔梯度土壤含水量 (地下 5 cm)，在 2013 年分别为 17.67, 28.42 和 23.35 %，而在 2014 年各自为 13.83 %，25.98 % 和 21.59 %。

当草皮从 4650 m 分别移植到 4950 m 和 5200 m 样地时，移植样地生长季平均气温较初始样地分别降低了约 2 °C 和 4 °C，而降水分别相对显著增加了约 25 % 和 21 %；当草皮从 4950 m 移植到 5200 m 时，移植样地生长季平均气温较初始样地降低了约 2 °C，而降水变化不显著。当草皮从 4950 m 和 5200 m 的样地移植到 4650 m 的样地时，移植样地生长季平均气温较初始样地分别增加了约 2 °C 和 4 °C，而降水分别相对显著降低了约 20 % 和 18 %；当草皮从 5200 m 的样地移植到 4950 m 样地时，移植样地生长季平均气温较初始样地增加了 2 °C，而降水变化不显著。

表 3.1 2006-2014 年间各海拔梯度样地年均气温和降水量以及生长季 (6-9) 平均

气温和降水量。每列数据间不同的字母表示海拔间差异显著 ($p < 0.05$)。括弧内的数据是 SE, $n=9$ 。

Table 3.1 The average annual air temperature (AT), annual precipitation (AP), growing season air temperature (GST) and growing season precipitation (GSP) at each altitude from 2006 to 2014. Different letters indicated a significant difference between altitudes ($p < 0.05$). Values in parentheses indicated SE of mean, $n=9$.

Altitude (m)	AT ($^{\circ}\text{C}$)	AP (mm)	GST ($^{\circ}\text{C}$)	GSP (mm)
4650	1.75 (0.18) ^a	387.57 (47.58) ^b	8.44 (0.76) ^a	326.02 (42.94) ^b
4950	-0.22 (0.17) ^b	489.76 (35.73) ^a	6.21 (0.73) ^b	408.82 (31.57) ^a
5200	-2.25 (0.18) ^c	468.19 (39.35) ^a	4.23 (0.72) ^c	395.29 (34.24) ^a

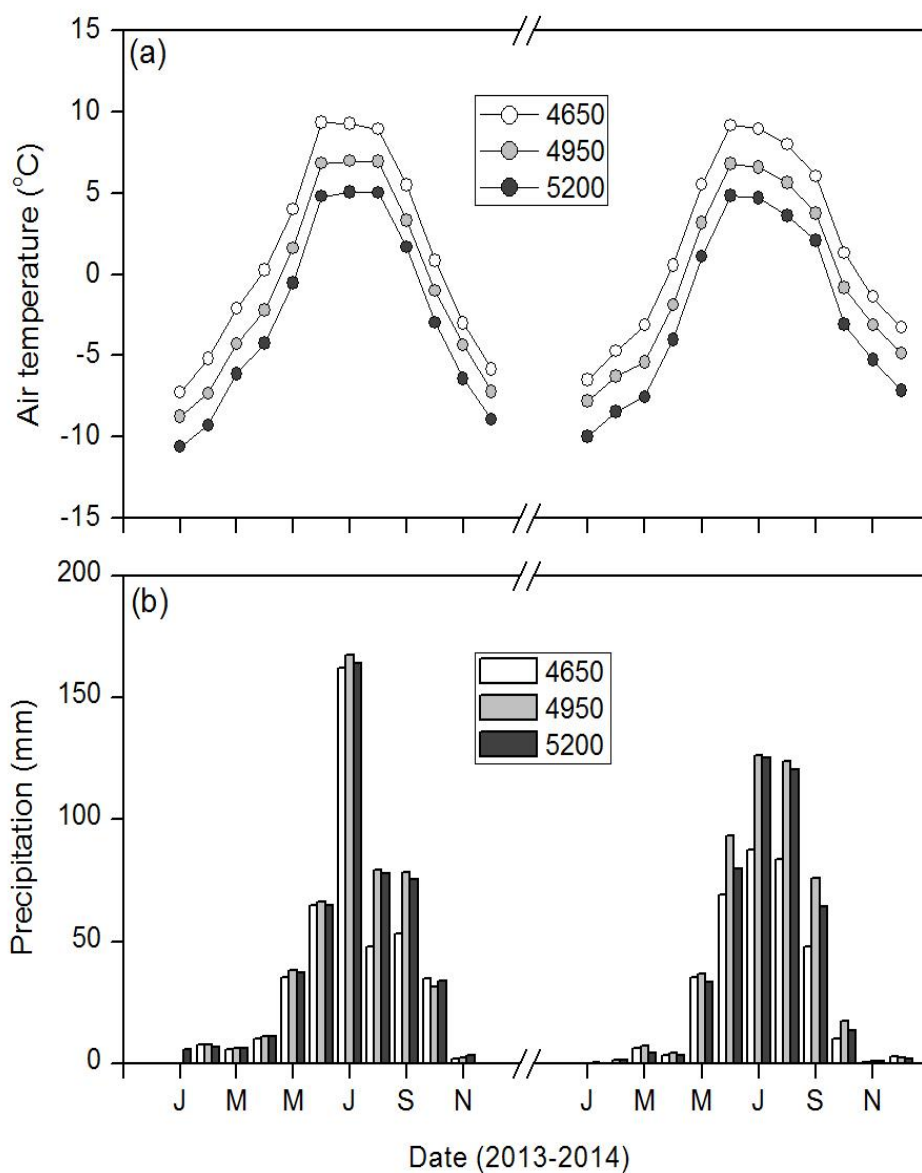


图 3.3 2013 和 2014 年不同海拔梯度（4650m、4950m 和 5200m）高寒草甸样地的月均气温（a）和降水量（b）动态变化

Fig 3.3 Variation of monthly air temperature (a) and precipitation (b) for the alpine meadows at 4650 m, 4950 m and 5200 m in 2013 and 2014

表 3.2 各海拔移植初始样地土壤温度 (T_s), 土壤水分 (M_s), 地上生物量 (AGB), 土壤有机碳 (SOC) 和生态系统呼吸 (Re) 的差异。不同字母表示海拔间差异显著。括弧中的数字表示 SE, $p < 0.05$ 。

Table 3.2 Soil temperature (T_s), soil moisture (M_s), Above-ground biomass (AGB), soil organic carbon content (SOC) and ecosystem respiration (Re) of three altitudes at their homesites in 2013 and 2014. Different letters indicate significant difference at 0.05 level. Values in parentheses indicated SE of mean.

	Altitude (m)		
	4650	4950	5200
T_s (°C)	17.21 (1.89) ^a	14.60 (1.73) ^b	12.62 (1.53) ^b
M_s (%)	17.08 (2.66) ^a	28.53 (2.04) ^b	23.81 (1.92) ^c
AGB (g m^{-2})	388.85 (71.65) ^a	468.08 (36.94) ^b	281.69 (27.78) ^c
SOC (g kg^{-1})	46.16 (7.37) ^a	109.90 (10.69) ^b	69.79 (9.70) ^c
Re ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	2.90 (0.32) ^a	4.06 (0.13) ^b	2.40 (0.38) ^c

3.3.2 地上生物量和土壤有机碳含量

对于 4650 m、4950 m 和 5200 m 样点, 每个海拔的对照样地 (原始海拔) 在 2013 年和 2014 年地上生物量分别为 376.4 g m^{-2} 、 445.5 g m^{-2} 和 261.9 g m^{-2} , 而在 2014 年分别为 401.3 g m^{-2} 、 490.7 g m^{-2} 和 301.5 g m^{-2} (表 3.2)。与每个海拔各自的对照样地相比, 草皮从较低海拔移植到较高海拔 (温度降低), 各海拔移植样地的地上生物量均呈现降低趋势 (图 3.5)。在 2013 和 2014 两年中, 草皮从 4650 m 样地分别移植到位于 4950 m 和 5200 m 的样地后, 移植样地内的地上生物量较对照样地分别降低了 16.03 % 和 28.35 %; 草皮从 4950 m 样地移植到 5200 m 后, 移植样地内的地上生物量降低了 20.34 %。然而, 草皮从高海拔移植到低海拔 (温度升高), 地上生物量的变化结果不同 (图 3.6)。当 4950 m 和 5200

m 样地的草皮分别移植到 4650 m 样地时，地上生物量显著降低，且地上生物量的变化率分别为 43.10 % 和 41.77 %。而当 5200 m 样地的草皮移植到 4950 m 样地时，地上生物量有增加的趋势，且移植后地上生物量相对变化率为 10.42 %。

对于 4650 m，4950 m 和 5200 m 样点，每个海拔的对照样地（原始海拔）之间土壤有机碳含量差异显著，分别为 46.16 g kg^{-1} 、 109.90 g kg^{-1} 和 69.79 g kg^{-1} （表 3.2）。然而，海拔间进行草皮双向移植处理后，与每个海拔各自的对照样地相比，移植后土壤有机碳的差异均不显著（图 3.5 和图 3.6）。在 2013 和 2014 两年中，草皮从 4650 m 样地分别移植到位于 4950 m 和 5200 m 的样地后，土壤有机碳的相对变化率分别为 0.60 % 和 2.18 %；草皮从 4950 m 样地移植到 5200 m 后，土壤有机碳的相对变化率为 -4.98 %。当草皮从 4950 m 和 5200 m 样地移植到 4650 m 样地时，土壤有机碳的相对变化率分别为 -14.07 % 和 -12.85 %。而草皮从 5200 m 移植到 4950 m 样地时，土壤有机碳的相对变化率分别为 4.40 %。

3.3.3 生态系统呼吸

在 2013 和 2014 年，各海拔梯度的样点，移植样地和各自对应的对照样地生态系统呼吸具有相同的季节动态（图 3.4）。对于 4650 m、4950 m 和 5200 m 的样点，其原始海拔样地（对照样地）的草皮，生长季平均生态系统呼吸速率在 2013 年分别为 $3.03 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、 $3.99 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 和 $2.71 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ，而在 2014 年各样点对照样地的生态系统呼吸速率分别为 $2.76 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、 $4.13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 和 $2.09 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ （表 3.2）。当草皮从较低海拔移植到较高海拔后，各个海拔的对照样地与移植样地相比较，移植模拟降温均显著降低了各个海拔样地的生态系统呼吸。对于 4650 m 样点的高寒草地，当草皮从 4650 m 分别移植到 4950 m 和 5200 m，移植模拟降温导致生态系统呼吸变化率分别为 -11.96 % 和 -35.60 %（图 3.5g-h）。同样地，对于 4950 m 移植点，草皮从 4950 m 移植到 5200 m，移植模拟降温导致生态系统呼吸变化率为 -14.59 %（图 3.5i）。然而，当草皮从高海拔移植到低海拔后，移植模拟增温对生态系统呼吸速率的影响结果迥异，当草皮从 4950 m 和 5200 m 分别移植到 4650 m 时，降水显著降低，移植模拟增温导致生态系统呼吸速率分别降低了 -29.65 % 和 -14.54 %（图 3.6g-h）。不同的是，当草皮从 5200 m 移植到 4950 m 时，降水差异不显著，移植模拟增温却导致生态系统呼

吸的相对变化率为 18.06 % (图 3.6I)。

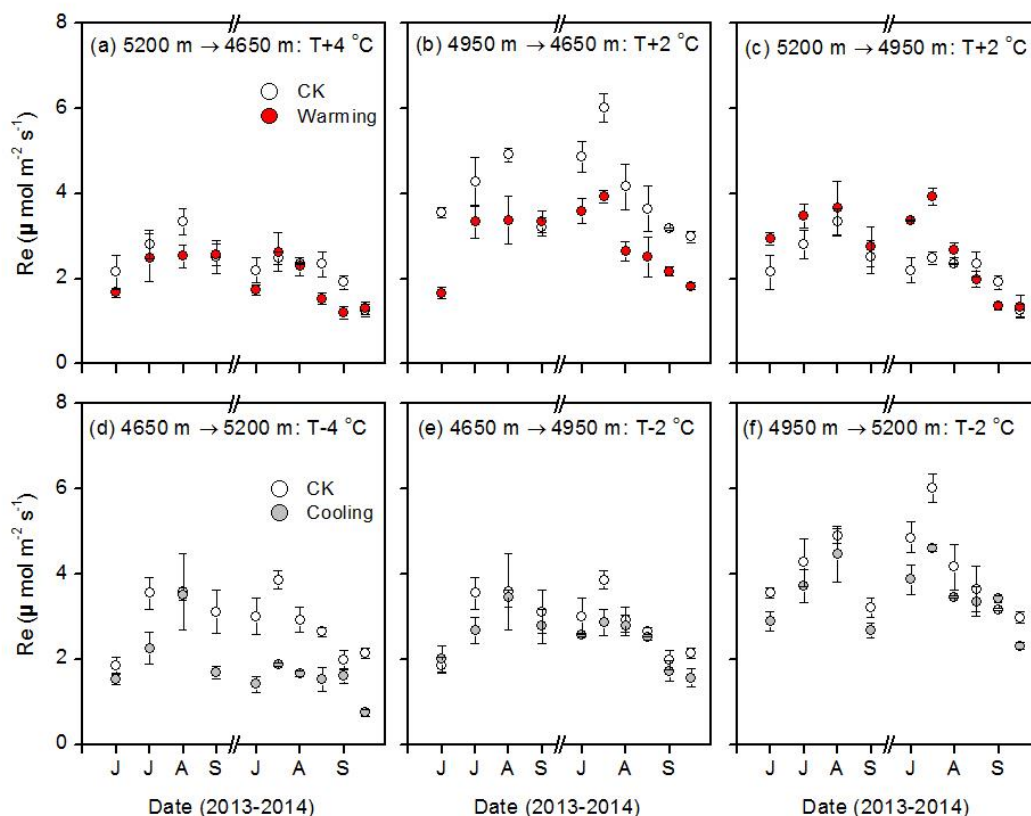


图 3.4 2013 和 2014 年观测期间各海拔草甸移植样地和对应的对照样地呼吸动态 (a) 5200 m 对照样地和移植到 4650 m 样地; (b) 4950 m 对照样地和移植到 4650 m 样地; (c) 5200 m 对照样地和移植到 4950 m 样地; (d) 4650 m 对照样地和移植到 5200 m 样地; (e) 4650 m 对照样地和移植到 4950 m 样地; (f) 4950 m 对照样地和移植到 5200 m 样地。空心表示对照样地, 灰色表示降温, 红色表示增温。

Fig 3.4 Seasonal variations in ecosystem respiration rate (Re) of three altitudes (4650 m, 4950 m and 5200 m) at the control plots and the translocated plots during the growing seasons of 2013 and 2014. (a) the control plots of 5200 m and the translocated plots when transferred to 4650 m, (b) the control plots of 4950 m and the translocated plots when transferred to 4650 m, (c) the control plots of 5200 m the translocated plots when transferred to 4950 m, (d) the control plots of 4650 m and the translocated plots when transferred to 5200 m, (e) the control plots of 4650 m and the translocated plots when transferred to 4950 m, (f) the control plots of 4950 m and the translocated plots when transferred to 5200 m.

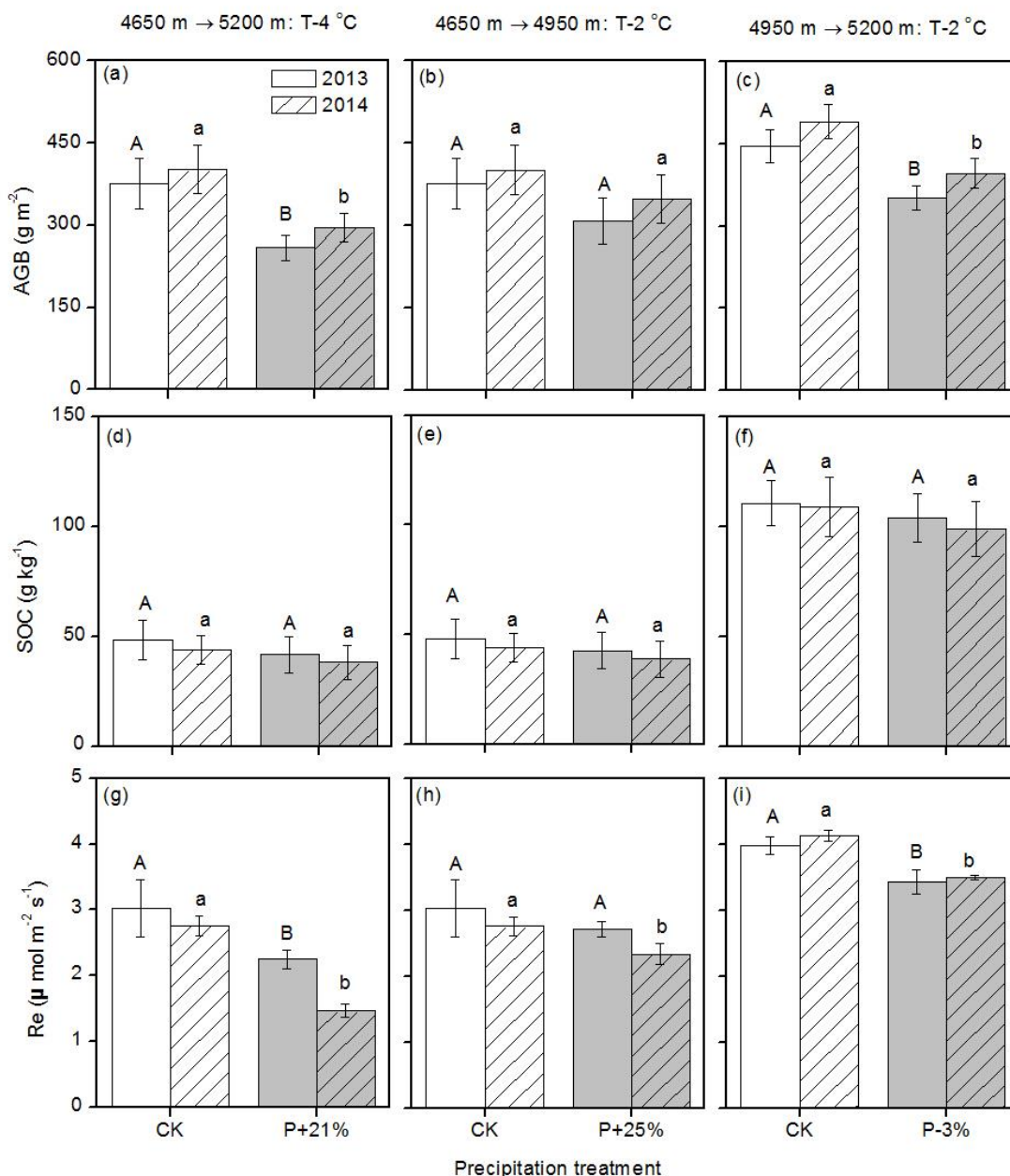


图 3.5 草皮向上移植（降温）后，各海拔梯度样点对照与移植样地之间地上生物量、土壤有机碳和生态系统呼吸的差异。不同字母表示移植样地和对照样地之间差异显著， $p < 0.05$ 。大写字母表示 2013 年，小写字母表示 2014 年。

Fig 3.5 Difference in AGB, SOC and Re between translocated sites and CK sites for different altitudes. Different letters indicate significant difference between translocated sites and CK at 0.05 level.

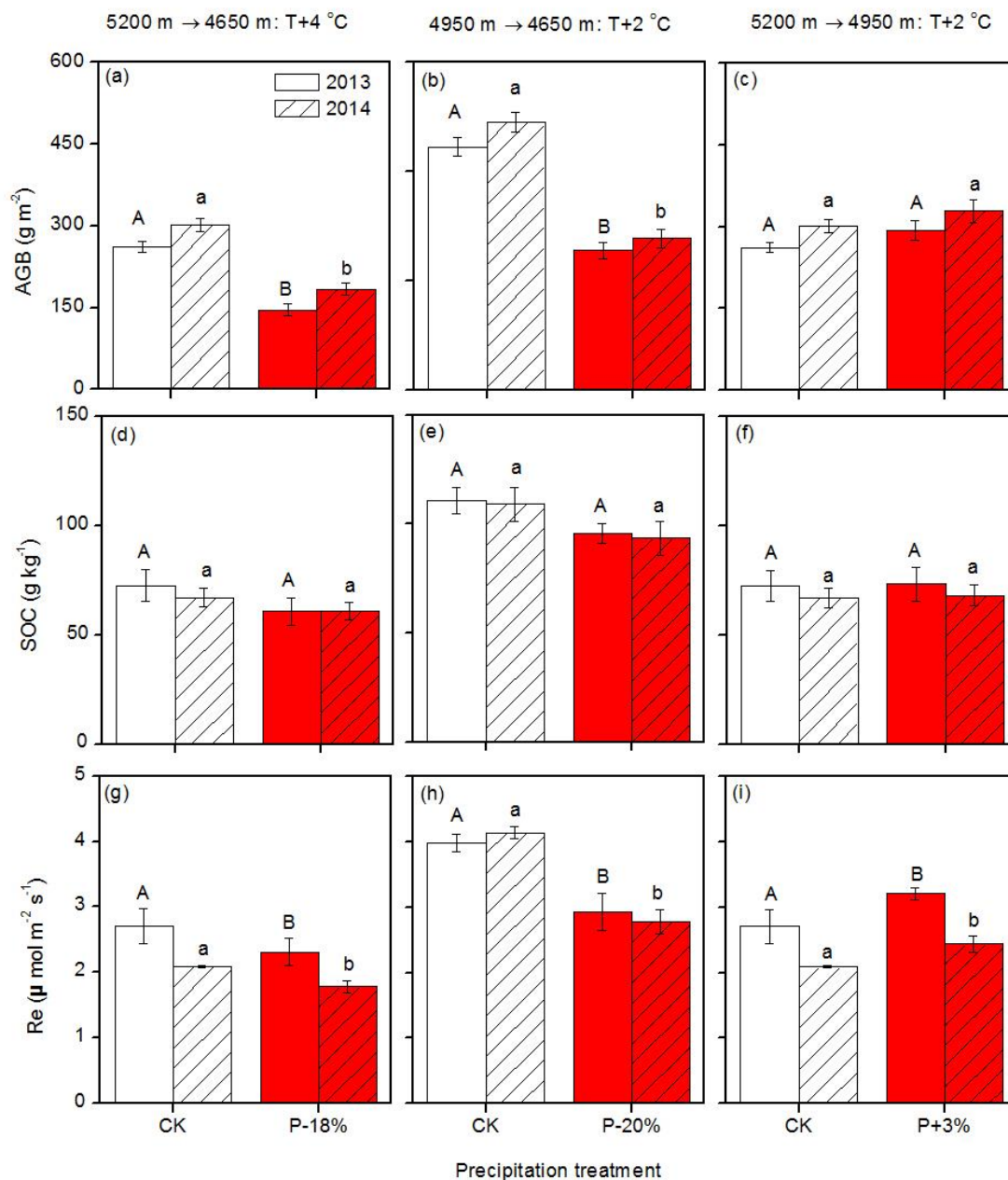


图 3.6 草皮向下移植（降温）后，各海拔梯度样点对照与移植样地之间地上生物量、土壤有机碳和生态系统呼吸的差异。不同字母表示移植样地和对照样地之间差异显著， $p < 0.05$ 。大写字母表示 2013 年，小写字母表示 2014 年。

Fig 3.6 Difference in AGB, SOC and Re between translocated sites and CK sites for different altitudes. Different letters indicate significant difference between translocated sites and CK at 0.05 level.

3.3.4 生态系统呼吸速率与环境因子的关系

分析发现,土壤温度是控制生态系统呼吸日变化的主要因子,而土壤水分对生态系统日变化的解释度相对较低(表 3.3)。我们将各海拔梯度整合起来分析,发现生态系统呼吸与生长季平均气温、生长季降水量的关系不显著,且生态系统呼吸的变化量与生长季气温、降水的变化率无显著显著关系(图 3.7)。然而,我们分析发现生态系统呼吸与地上生物量、土壤有机碳显著相关(图 3.7)。再进一步分析发现,移植模拟温度和水分变化后,生物量的相对变化量和呼吸的相对变化量也显著相关,而土壤有机碳的相对变化量无显著关系。(图 3.7)。

表 3.3 各海拔移植处理样方生态系统呼吸与土壤温度和水分的关系 ($Re = ae^{bT_s}$; $Re = \alpha M_s + b$)。其中, R^2 为解释度, * 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$; ***表示 $P < 0.001$ 。

Table 3.2 Regression models ($Re = ae^{bT_s}$; $Re = \alpha M_s + b$) for relationships of seasonal ecosystem respiration (Re) to soil temperature (T_s) and soil moisture (M_s) at different treatments during 2013-2014. Parameters α and b are constant coefficients. R^2 and P are for the determination coefficient and statistical significance, respectively. NS, no significant difference; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$. Values in parentheses indicated SE of mean.

Altitude (m)	Translocated site (m)	α	b	R^2	P
$Re = ae^{bT_s}$					
4650	4650	0.759	0.070	0.532	***
	4950	0.629	0.087	0.584	***
	5200	0.467	0.091	0.586	***
4950	4650	0.668	0.077	0.502	***
	4950	0.861	0.097	0.629	***
	5200	0.851	0.095	0.609	***
5200	4650	0.545	0.071	0.508	***
	4950	0.555	0.098	0.563	***
	5200	0.581	0.099	0.665	***
$Re = \alpha M_s + b$					
4650	4650	1.173	0.102	0.120	***
	4950	1.037	0.053	0.027	*
	5200	0.471	0.052	0.100	***
4950	4650	1.161	0.097	0.107	***
	4950	1.235	0.100	0.047	**
	5200	2.402	0.046	0.020	NS
5200	4650	0.809	0.067	0.106	***
	4950	1.241	0.053	0.027	*
	5200	1.376	0.041	0.028	*

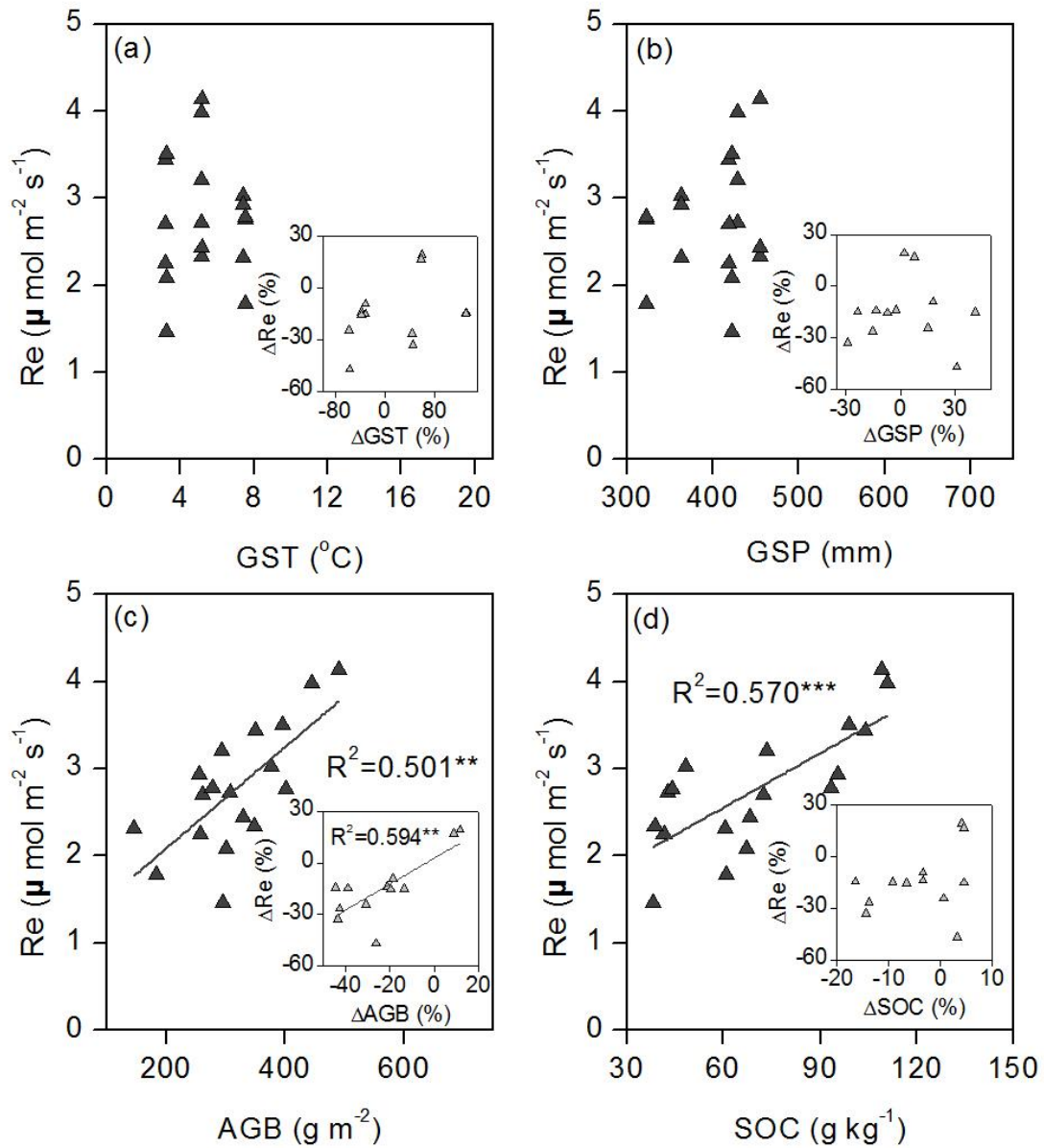


图 3.7 生长季平均温度 (GST)、生长季降水量 (GSP)、地上生物量 (AGB), 土壤有机碳 (SOC) 与生态系统呼吸 (Re) 的关系。内图: 移植导致的生长季平均温度、生长季降水量、地上生物量的相对变化量与呼吸相对变化量的关系。

Fig 3.7 The relationship of growing season air temperature (GST), precipitation (GSP), above-ground biomass (AGB), soil organic carbon (SOC) and ecosystem respiration (Re). Insert: the relationship of transfer-induced changes in GST, GSP, AGB, SOC and Re.

3.3.5 生态系统呼吸的温度敏感性 (Q_{10})

对于每个海拔的移植对照样地, 4650 m、4950 m 和 5200 m, 生态系统呼吸的温度敏感性 (Q_{10}) 在 2013 和 2014 年分别为: 2.12、2.90 和 2.68 以及 2.29、3.13 和 2.81 (图 3.8)。对于高寒草甸, 本研究发现, 对于不同海拔, 移植模拟降温后 Q_{10} 增加或无显著变化。具体的, 对于 4650 m 的样点的高寒草地, 当草皮移植到 4950 m 和 5200 m 样地后, 温度降低, 降水增加, Q_{10} 有降低的趋势; 对于 4950 m 样地, 当草皮移植到 5200 m 样地后, 温度降低, 降水变化不显著, Q_{10} 差异并不显著。同时, 不同海拔模拟增温后, 生态系统呼吸温度敏感性的变化也不尽相同。对于 4950 m 和 5200 m 样地, 当草皮从 4950 m 和 5200 m 样地移植到 4650 m 样地后, 温度升高, 降水减少, Q_{10} 也显著降低; 然而, 对于 5200 m 样地, 当草皮从 5200 m 移植到 4950 m 样地后, 降水变化不显著, 移植增温对 Q_{10} 的影响并不显著 (图 3.8)。总之, 降水差异显著的海拔间, 移植模拟增温和降温下 Q_{10} 的变化显著; 降水差异不显著的海拔间, 移植模拟增温和降温下 Q_{10} 的变化不显著。表明降水变化对高寒草甸生态系统呼吸对温度的敏感性具有调控作用。

将各海拔梯度样点的对照和移植处理数据整合分析发现, Q_{10} 与 GST 显著负相关, 而与 GSP、AGB、SOC 显著正相关。草皮双向移植后, 移植样地较对照样地 Q_{10} 的相对变化量与 GST 的相对变化量显著负相关, 而与 GSP、AGB、SOC 的相对变化量显著正相关。这进一步说明, Q_{10} 随着温度的增加而降低, 而随降水的增加而增加 (图 3.9)。

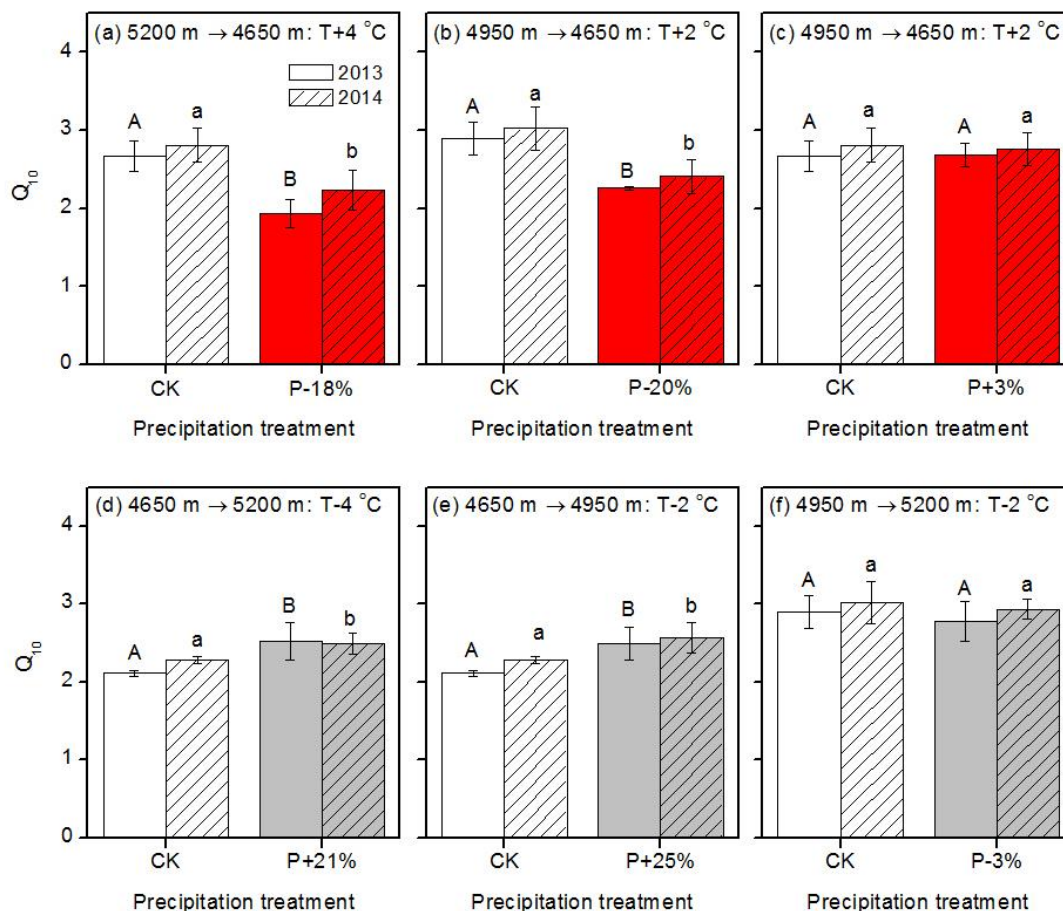


图 3.8 草皮向下移植（增温）或向上移植（降温）后，各处理与对照的 Q_{10} 差异。(a) 5200 m 样点对照样地和移植到 4650 m 样地；(b) 4950 m 样点对照样地和移植到 4650 m 样地；(c) 5200 m 对照样地和移植到 4950 m 样地；(d) 4650 m 对照样地和移植到 5200 m 样地；(e) 4650 m 对照样地和移植到 4950 m 样地；(f) 4950 m 对照样地和移植到 5200 m 样地。空心表示对照样地，灰色表示向上移植，红色表示向下移植。不同字母表示处理间差异显著。2013 年，用大写字母；2014 年用小写字母。 $P < 0.05$

Fig 3.8 Temperature sensitivity of Re to warming and cooling for each altitude. Different letters indicate significant difference between translocated sites and CK at 0.05, 0.01 and 0.001 level. (a) the control plots of 5200 m and the translocated plots when transferred to 4650 m, (b) the control plots of 4950 m and the translocated plots when transferred to 4650 m, (c) the control plots of 5200 m the translocated plots when transferred to 4950 m, (d) the control plots of 4650 m and the translocated plots when transferred to 5200 m, (e) the control plots of 4650 m and the translocated plots when transferred to 4950 m, (f) the control plots of 4950 m and the translocated plots when transferred to 5200 m.

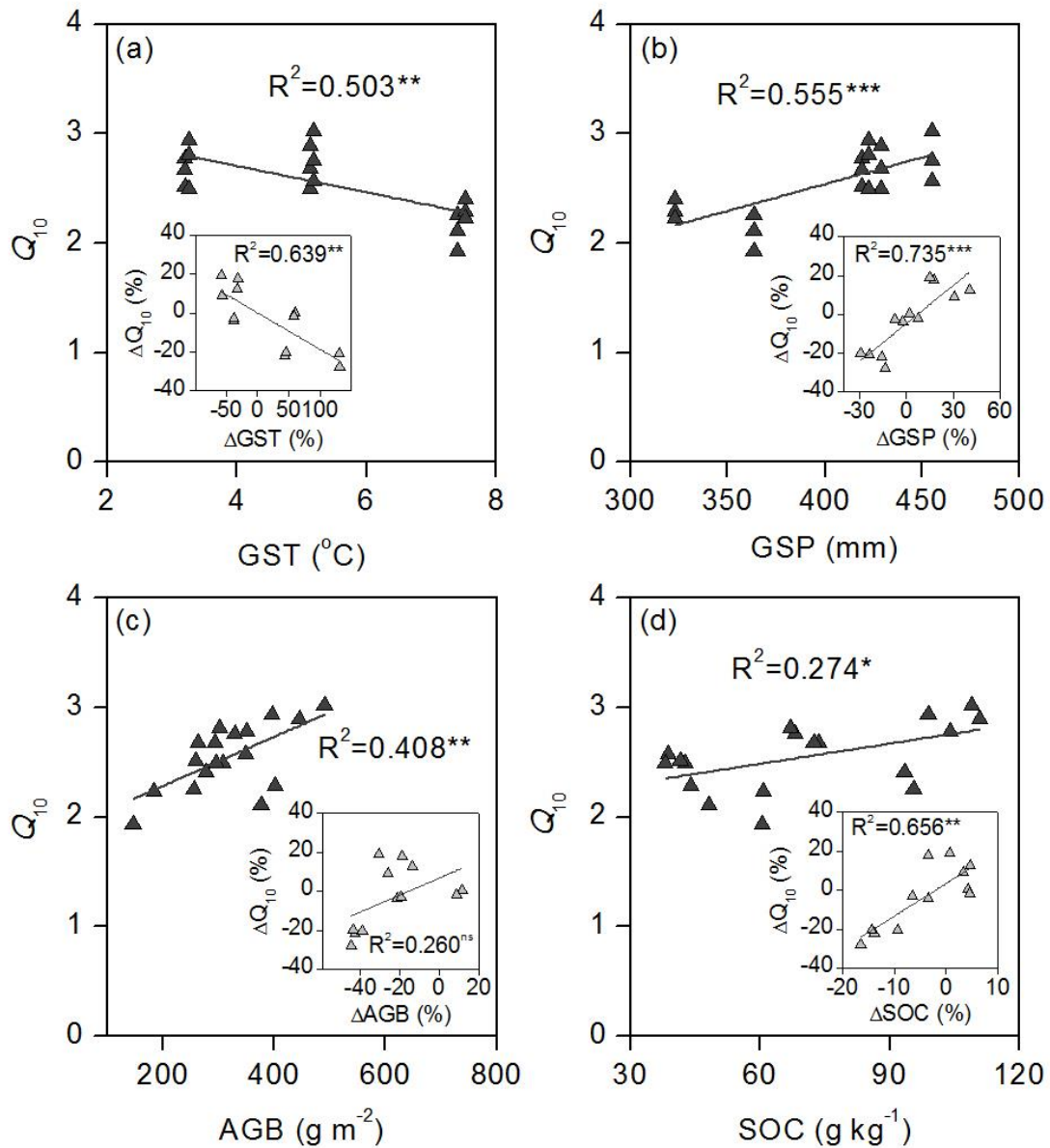


图 3.9 生长季平均温度 (GST)、生长季降水量 (GSP)、地上生物量 (AGB), 土壤有机碳 (SOC) 与生态系统呼吸温度敏感性 (Q_{10}) 的关系。内图: 移植导致的生长季平均温度、生长季降水量、地上生物量的相对变化量与 Q_{10} 的相对变化量的关系。

Fig 3.9 The relationship of growing season air temperature (GST), precipitation (GSP), above-ground biomass (AGB), soil organic carbon (SOC) and the temperature sensitivity of ecosystem respiration (Q_{10}). Insert: the relationship of transfer-induced changes in GST, GSP, AGB, SOC and Q_{10} .

3.4 讨论

3.4.1 生态系统呼吸对温度和降水变化的响应

我们发现草皮向上移植（温度降低）后，生态系统呼吸显著降低，这与之前在另一个高寒草甸的研究结果一致 (Hu et al., 2016)。与草皮向上移植的效果不同，草皮向下移植（增温）对生态系统呼吸的影响有截然相反的两个结果。将草皮从 5200 m 移植到 4950 m 后，生态系统呼吸增加；而从 4950 m 和 5200 m 移植到 4650 m 后，生态系统呼吸降低。同样地，在青藏高原其他高寒草地上的增温实验也得出了不一致的结论，增温后，生态系统呼吸有增加 (Hu et al., 2016; Zhu et al., 2015)、降低 (Fu et al., 2013; Zong et al., 2013)和不变 (Chen et al., 2016; Lin et al., 2011)等三种情况。这表明，气候变暖对高寒草地生态系统呼吸的影响可能还受其他因素的干扰。

一般来说，增温能够促进地上生物量、凋落物分解以及微生物活性，从而增加生态系统呼吸(Lu et al., 2013; Rustad et al., 2001; Wang et al., 2014; Wu et al., 2011)。但是，这种增温的促进作用会因增温导致的土壤水分缺失而抵消或者反转(Wu et al., 2011)。这是因为土壤水分也会通过影响植物光合作用、根系和微生物活性以及土壤的理化性质而对生态系统呼吸产生影响。我们发现的移植模拟增温对生态系统呼吸有截然相反的影响，可能也要归结于移植后降水和土壤水分的变化。在本研究中，降水和土壤水分随海拔变化迥异，其中 4950 m 降水量最高，而 4650 m 降水量最低。虽然生态系统呼吸的日变化主要受温度控制，而其季节变化显著受土壤水分的影响。本研究中，将草皮从高海拔移植到低海拔，增温后生态系统呼吸显著降低，这也与临近样地的增温实验结果一致(Fu et al., 2013; Zong et al., 2013)。他们的研究表明增温导致的水分降低也会降低土壤微生物和植物生长，从而导致呼吸降低(Fu et al., 2013; Fu et al., 2012; Zong et al., 2013)。然而，在水分不受限制的高寒草地，有研究发现增温后，生态系统呼吸增加(Zhu et al., 2015)，这也与我们从 5200 移植到 4950 m 后的增温结果一致。与增温处理不同，无论降水变化与否，模拟降温均显著降低生态系统呼吸。这可能是因为低温抑制了土壤和凋落物分解速率，限制了微生物活性(Hu et al., 2016; Link et al., 2003; Luan et al., 2014)。我们的研究也表明，温度在模拟降温处理中的作用大大超过了降水对生态系统呼吸的作用。

生物量作为高寒草地生态系统呼吸的主要贡献者,普遍用于指示生态系统的空间变化(Geng et al., 2012; Huang et al., 2013)。在我们的移植试验中,地上生物量对移植的响应与生态系统呼吸对移植的响应一致。植物生长对呼吸过程有重要作用,增温促进植物生长会直接增加植物呼吸和微生物呼吸底物的供给,从而导致生态系统呼吸的增加。相反的,如果植物生长受增温或者降温的抑制,也会间接影响到生态系统呼吸。与以往的研究相同,我们发现地上生物量与生态系统呼吸显著正相关(Hu et al., 2016),并能很好的解释生态系统呼吸的变化。同时,移植模拟温度变化所引起的生态系统呼吸的变化量与生物量的变化量也显著正相关。因此,我们认为移植导致的呼吸变化,很大程度上受到生物量变化的影响。

3.4.2 生态系统呼吸的温度敏感性

我们发现高寒草地生态系统呼吸日动态与土壤温度指数相关,这与我们以往的研究结果一致 (Zhao et al., 2016),也与其他高寒草地的研究结果一致(Hu et al., 2016; Lin et al., 2011; Zhu et al., 2015)。温度对生态系统呼吸的作用,普遍用 Q_{10} 来表征。 Q_{10} 也是表征生态系统温度敏感性的重要参数。我们观测的 Q_{10} 值介于以往高寒草地研究结果的范围之间(Lin et al., 2011; Peng et al., 2009; Zheng et al., 2009)。许多研究表明, Q_{10} 值很大程度上依赖与土壤温度和水分(Atkin and Tjoelker, 2003; Gaumont-Guay et al., 2006; Xu and Qi, 2001)。的确,我们发现草皮从低海拔移植到高海拔后,土壤水分增加,温度下降,生态系统呼吸的 Q_{10} 值增加。其他研究也发现呼吸的温度敏感性在低温环境时增加,这可能是微生物群落组成的变化,以保持低温环境下依然有较高的底物分解率(Mikan et al., 2002; Monson et al., 2006; Song et al., 2015)。然而,我们也发现当土壤水分降低时,移植降温对生态系统呼吸 Q_{10} 值的影响并不显著。因此,水分在移植降温中也起了决定的作用。与以往的研究一致,我们发现生态系统呼吸的 Q_{10} 随着环境温度的增加而降低,却随着土壤降水量的增加而增加。此外,我们还发现移植后,移植样地较对照样地,生态系统呼吸的 Q_{10} 变化率与 GST 变化显著负相关,而与 GSP 变化显著正相关。这进一步说明生态系统呼吸在寒冷潮湿地区对温度变化更敏感(Luo et al., 2001; Liu et al., 2016)。

与降温作用相反, 移植到低海拔后, 温度增加, 水分较低, 生态系统呼吸的 Q_{10} 降低。增温导致的 Q_{10} 降低可能是其他环境因子调控的结果, 尤其是土壤水分。首先, 移植到水分较低的样地后可能对植物根系及土壤微生物产生水分胁迫, 从而抑制了呼吸, 导致 Q_{10} 降低。此外, 增温导致的干旱也会抑制植被生长, 降低生物量, 直接降低了自养呼吸和 Q_{10} 。另外, Q_{10} 的降低可能与植物和微生物呼吸对增温的适应有关, 也可能是因为土壤碳库中可分解碳含量的减少。同样的, 我们也发现当移植到水分较高的样地时, 模拟增温并没有对 Q_{10} 产生显著影响。这也更进一步说明了水分对系统呼吸温度敏感性的调控作用。

3.5 小结

与各海拔样点的对照样地相比较, 草皮向上移植 (降温), 无论降水增加或无显著变化, 地上生物量和生态系统呼吸均有降低的趋势。然而, 草皮向下移植 (升温), 地上生物量和生态系统呼吸的变化受降水影响。温度增加且降水减少, 生态系统呼吸有降低的趋势; 增温而降水不变, 生态系统呼吸变化不显著。将各处理样地的数据整合分析, 发现生态系统呼吸与地上生物量显著正相关。进一步分析发现, 由于温度变化所引起的生物量变化量和呼吸变化量也显著正相关。

降水差异显著的海拔间, 移植模拟增温和降温下 Q_{10} 的变化显著; 降水差异不显著的海拔间, 移植模拟增温和降温下 Q_{10} 的变化不显著。表明降水变化对高寒草甸生态系统呼吸对温度的敏感性具有调控作用。将各海拔梯度样点的对照和移植处理数据整合分析发现, Q_{10} 与 GST 显著负相关, 而与 GSP、AGB、SOC 显著正相关。草皮双向移植后, 移植样地较对照样地 Q_{10} 的相对变化量与 GST 的相对变化量显著负相关, 而与 GSP、AGB、SOC 的相对变化量显著正相关。这进一步说明, Q_{10} 随着温度的增加而降低, 而随降水的增加而增加。

第四章 高寒草原化草甸生态系统呼吸及其温度敏感性对原位模拟增温和降水变化的响应

4.1 引言

本世纪全球气温预计将会继续升高,并伴随有降水的变化 (IPCC, 2014)。温度和水分是生态系统地球化学过程的两个关键驱动因素,气候变化将会对生态系统碳循环产生深远的影响 (Davidson et al., 1998; Wu et al., 2011)。生态系统呼吸是陆地生态系统碳通量的重要组成 (Bond-Lamberty and Thomson, 2010; Davidson et al., 2006),呼吸作用和光合作用直接轻微的不平衡将会对大气中二氧化碳浓度有正或负反馈作用 (Heimann and Reichstein, 2008; Welker et al., 2004),从而会影响到未来气候变化 (Flanagan and Johnson, 2005; Wang et al., 2014; Wu et al., 2011)。因此,开展有关温度和降水变化及其它们交互作用对呼吸的影响研究,有助于我们更好评估陆地生态系统与大气之间的碳平衡。

大部分控制实验研究表明,模拟增温会增加高寒草地植物生物量、凋落物的分解速率和微生物活性 (Conant et al., 2011; Davidson and Janssens, 2006; Wan et al., 2005),从而也会促进生态系统呼吸 (Lu et al., 2013; Rustad et al., 2001b; Wu et al., 2011; Chen et al., 2016; Wang et al., 2014)。然而,增温对草地生态系统呼吸的影响很大程度上依赖于温度和水分的相互作用(Flanagan and Johnson, 2005)。植物和微生物对温度升高的适应 (Atkin and Tjoelker, 2003; Bradford et al., 2008; Tucker et al., 2013),或者增温导致的干旱对自养或异养呼吸的抑制 (Carbone et al., 2008; Yan et al., 2010),会减少或者逆转增温对呼吸的促进作用。降水的增加会促进生态系统呼吸,可减少温度升高对生态系统的负面影响 (Liu et al., 2016; Wu et al., 2011)。在水分受限的生态系统,土壤水分的有效性是决定土壤微生物活性的重要环境因子 (Chimner et al., 2010; Liu et al., 2009),生态系统呼吸通常对温度升高不敏感 (Liu et al., 2016; Suseela et al., 2012)。因此,气候变暖和降水变化的交互作用可能会影响干旱半干旱地区的生态系统呼吸。为了研究温度和降水变化对生态系统呼吸的影响,目前已开展了大量的模拟实验 (Liu et al., 2016; Wang et al., 2014; Wu et al., 2011)。然而,在高寒草地生态系统,这些研究大多集

中在单个因素对生态系统呼吸的影响，忽视了温度和水分对呼吸的综合影响。

青藏高原拥有世界上海拔最高和面积最大的高寒草地，且其气候变暖幅度远大于世界其他地区 (Liu and Chen 2000; Yang et al. 2014; Pepin et al. 2015)。同时，高寒草地生态系统含有大量的土壤碳，并广泛分布于永久冻土区，其对未来气候变化响应更敏感 (Koven et al., 2011; Yang et al., 2008)。现有的模拟增温实验却得到了截然不同的结果，包括增温可促进生态系统呼吸 (Hu et al., 2016; Zhu et al., 2015)，或降低生态系统呼吸 (Fu et al., 2013a; Zong et al., 2013)，或是影响不显著 (Chen et al., 2016; Lin et al., 2011)。但是，有关增温和降水变化对高寒草地生态系统呼吸综合影响研究并不多见。增温促进了蒸发，降低土壤含水量，加剧了干旱半干旱地区的水分亏缺。因此，我们推测，气候变暖导致的水分亏缺，可能会限制植物生长和微生物活性，从而会降低生态系统呼吸。另外，降水是半干旱地区的主要限制因子。我们推测，降水增加会促进生态系统呼吸，且增加的降水可以部分抵消温度升高对生态系统呼吸的负面效果。

为了验证我们的假设，我们在西藏纳木错站高寒草原化草甸开展了 3 年的红外增温+自动增雨的实验 (2012-2014)。在 2013 和 2014 年的生长季，我们测定了生态系统呼吸的日动态和季节变化、地上生物量、土壤有机碳及相关的气候和土壤因子。

4.2 材料和方法

4.2.1 研究区域概况

研究地点位于中国科学院纳木错多圈层综合观测研究站 (30°46' N, 90°59' E, 海拔 4730 m)，简称纳木错站。纳木错站在青藏高原腹地的当雄县纳木错湖边，念青唐古拉山北坡，气候类型属典型的半干旱高原季风气候区：夏半年湿润多雨，冬半年干旱少雨。2006 到 2008 年间，年均温-0.6 °C，月均温二月最低，为 -10 °C，七月最高，为 9.2 °C；年均降水量为 414.6 mm (2005-2009 年数据)，其中 92.7 % 以上降水发生在 6-10 月。纳木错平台的植被类型为高寒草原化草甸，群落总盖度在 15 % - 30 % 之间，高度一般不超过 10cm。群落优势物种为大花嵩草 (*Kobresia macrantha*) 和紫花针茅 (*Stipa purpurea*)，主要伴生种为：垫状点地梅 (*Androsace tapete*)、藏西风毛菊 (*Saussurea stoliczkai*)、钉柱委陵菜 (*Potentilla*

saundersiana)、弱小火绒草 (*Leontopodium pusillum*) 和冰川棘豆 (*Oxytropis glacialis*) 等(Liu et al., 2013; 刘永稳, 2014)。土壤为高寒草原土。

4.2.2 试验设计

试验采用完全随机分组设计, 共有 2 个温度梯度 (不增温, 增温) 和 3 个水分梯度 (不增水、增水 15 % 和增水 30 %) 交互的试验, 因此本研究共有 6 个试验处理, 分别为对照 (CK)、增温+不增水 (TP0)、增温+增水 15 % (TP15)、增温+增水 30 % (TP30)、不增温+增水 15 % (P15) 和不增温+增水 30 % (P30)。每个处理有 4 个重复, 总共有 24 个样地。每个样地的面积为 7.5 m² (3.4 m×2.2 m), 且每个相邻样地之间有一条间隔 2 m 的过渡带 (图 4.1 和图 4.2)。

增温采用一种红外线辐射器自动化控制装置来实现 (张更新, 2012)。该系统包括控温模块、温度传感器、温度显示器和红外灯管。红外灯管安置于每个增温小区的植被上方 1.5m 处, 为了保证温度均匀增加, 每个增温小区各安置了两个灯管, 红外灯管由控温模块来控制。在 2013 和 2014 年的生长季 (5-9 月) 控制每个增温小区的地表温度较对照小区温度均匀增加 2.0 °C。

增水装置选用一种自动模拟大气降水增加的装置来实现 (赵景学和罗天祥, 2014)。该装置由雨水采集器和滴水网管组成。雨水采集器呈“漏斗”型, 上口面积为增水区域的 15 % 或 30 %。2012 年 9 月, 我们在每个增水小区附近, 将雨水收集器安置于地表 1.5m 以上, 且远离增水小区约 2 m 距离, 以避免增水装置对小区的干扰。每当降水发生时, 雨水采集器收集降水, 并同步将采集到的降水通过由带孔的 PVC 导管组成的滴水网管均匀滴到相应的增水样地里面。

为了测定每个样地内的温度和水分状况, 我们在每个处理样地分别设置了 HOBO 土壤温度和水分记录仪器, 可获取土壤温度和水分 (地表以下 10 cm), 每间隔 1h 记录一次数据。



图 4.1 纳木错平台增温和增水试验样地景观图

Fig 4.1 Landscape of study site and the picture of warming and increased precipitation devices

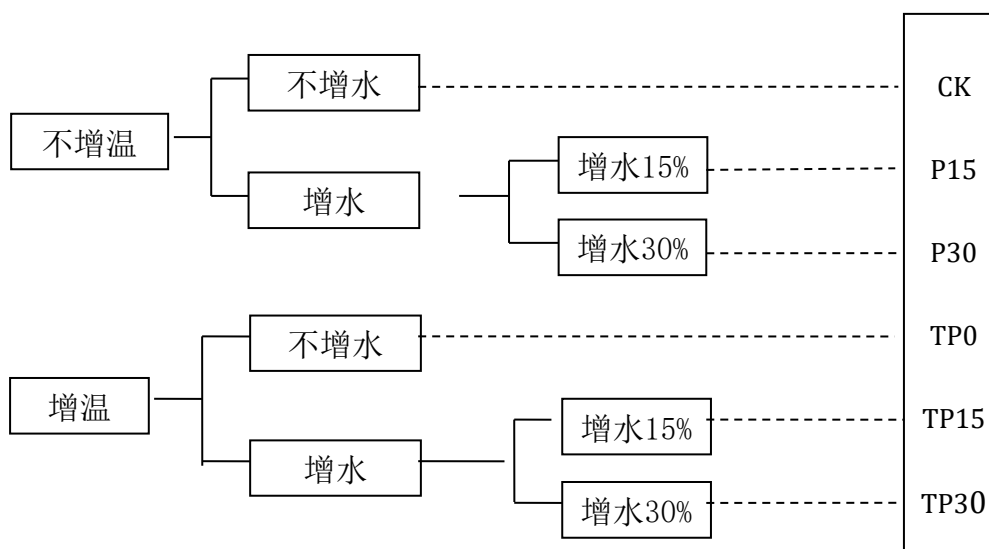


图 4.2 增温和降水变化试验设计示意图

Fig 4.2 Experimental design of warming and increased precipitation

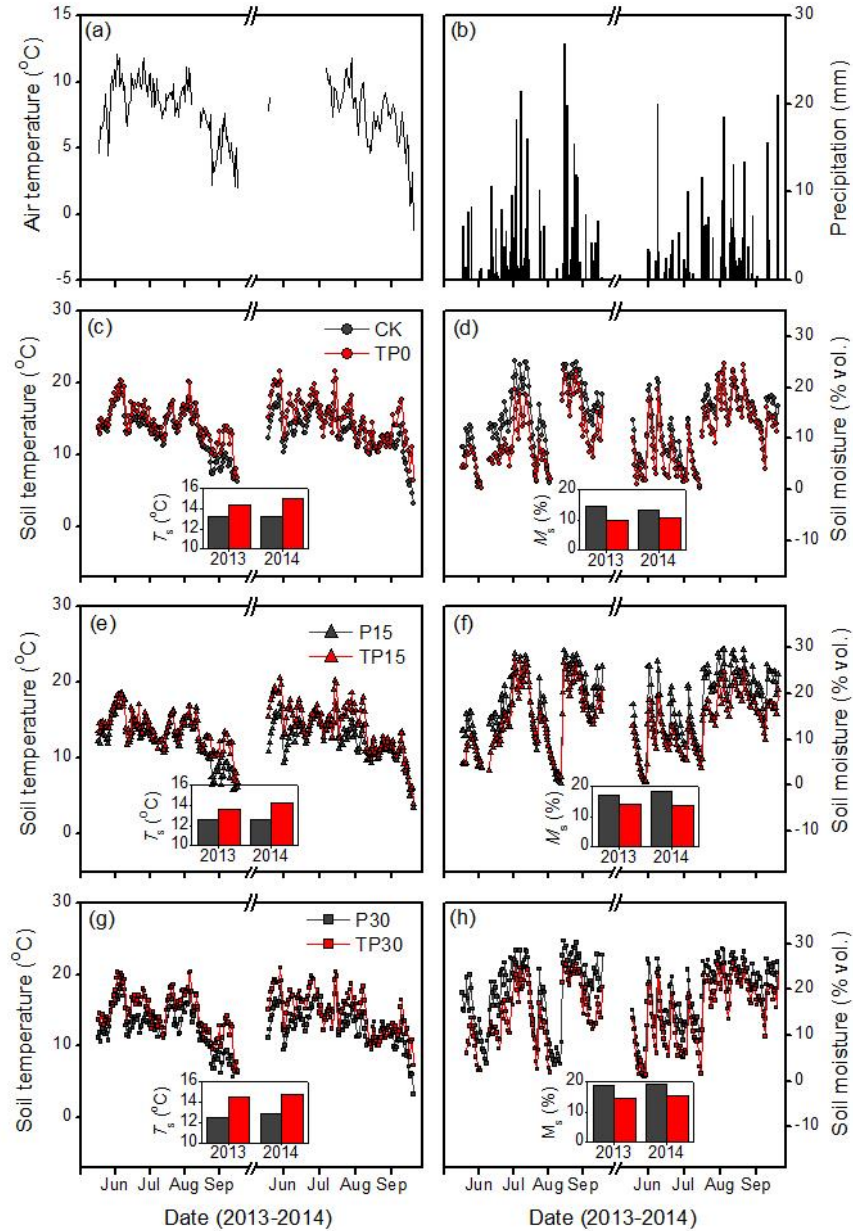


图 4.3 生长季平均气温和降水量 (a-b), CK 和 TP0 样地的平均土壤温度和水分 (c-d), P15 和 TP15 样地的平均土壤温度和水分 (e-f), P30 和 TP30 样地的平均土壤温度和水分 (g-h)。
 Fig 4.3 Seasonal variations in (a-b) daily mean air temperature and precipitation, (c-d) daily mean soil temperature and moisture under CK and TP0 treatment, (e-f) daily mean soil temperature and moisture under P15 and TP15 treatment, (g-h) daily mean soil temperature and moisture under P30 and TP30 treatment.

4.2.3 生态系统呼吸的测定

在 2013 年, 生长季开始前, 我们在每个处理的样方内, 仔细地将直径约为 20 cm、高约 5 cm 的 PVC 材质土壤环安装在土壤中。为避免干扰, 我们将安装的土壤环作为永久呼吸测定的底座。分别在 2013 6-9 月和 2014 年的 7-9 月, 我们选择在晴天的时候测定生态系统呼吸的日动态 (8:00-18:00), 每次测定间隔 2 小时, 在 2013 年, 每月测定一次, 而在 2014 年, 每月测定两次。生态系统呼吸的测定采用 LI-COR 8100 土壤 CO₂ 自动观测系统。为了比较不同处理之间的土壤温度和水分, 我们通过连接在 LI-COR 8100 上的土壤温度探头 (Type E, OMEGA Engineering, Inc., Stamford, CT, USA) 和水分传感器 (Type ML2x, Delta-T Devices Ltd, Burwell, Cambridge, United Kingdom), 在每次测定呼吸的同时, 记录下土壤 5 cm 的温度和水分数据。

4.2.4 地上生物量和土壤有机碳的测定

由于固定样方内的植被不能破坏, 我们选择非破坏性的生物量体积估算方程来计算每个样地各处理样方内的地上生物量。首先, 我们在每样地的核心区域, 设置了 100 cm × 100 cm 的样方, 然后将样方划分为 100 个 10 cm × 10 cm 的小格子。在 2013 和 2014 年的 8 月中旬, 在生长季的高峰期, 我们测定每个格子出现的物种及其高度和盖度。生物量的估算, 我们采用了之前的研究中所获得的, 依据物种高度、盖度和地上生物量数据建立的生物体积与地上生物量的关系方程 (Wang et al., 2013; 王忠, 2011)。生物量的估算是每一个样方内的物种分别进行的。

同时, 我们在每个样方, 用土钻采集表层 (10 cm) 土壤样品, 在每个样方的四角和中心点钻取 5 钻, 混合后作为土壤样品。将土壤样品风干后, 过筛测定土壤有机碳 (Nelson and Sommers 1982)。

4.2.5 数据分析方法

采用配对 T 检验分析地上生物量 (AGB)、土壤有机碳 (SOC)、生态系统呼吸速率 (Re) 及其温度敏感性 (Q_{10}) 在对照样地和增温、增水样地之间的差异。采用单因素 ANOVA 多重比较分析各处理样地间 AGB、SOC、Re 和 Q_{10} 的

差异。同时，采用三因素方差分析，分析年份，增温，降水增加和它们三者之间的交互作用，对 AGB、SOC、Re 和 Q_{10} 的影响。

采用指数回归分析生态系统呼吸与土壤温度的关系：

$$Re = \alpha e^{bT_s}$$

式中，Re 代表生态系统呼吸， T_s 代表土壤温度， α ，b 为回归系数。

则，生长季生态系统呼吸 (Q_{10}) 的温度敏感性的计算公式为：

$$Q_{10} = e^{10b}$$

所有的统计分析均采用 SPSS 18.0 (SPSS Inc., Chicago, Illinois, USA) 进行，作图软件使用 Origin 8 (OriginLab Corporation, Northampton, MA, USA)。

4.3 结果

4.3.1 土壤温度和水分

模拟增温显著增加了土壤温度，同时显著减少了土壤水分。增水后，土壤水分明显增加，而土壤温度也有降低的趋势。按照增温与否而言，在不增温的处理中，CK、P15 和 P30 样地中，试验 2 年生长季 (6-9 月) 平均土壤温度分别为：13.19 °C、12.55 °C 和 12.65 °C。而在增温处理中，TP0、TP15 和 TP30 样地中，土壤温度分别为：14.68 °C、13.94 °C 和 14.64 °C。同样的，按照增温与否而言，在不增温的处理中，CK、P15 和 P30 样地中，试验 2 年生长季 (6-9 月) 平均土壤体积含水量分别为：13.93 %、17.70 % 和 18.93 %。而在增温处理中，TP0、TP15 和 TP30 样地中，土壤含水量分别为：10.46 %、14.06 % 和 14.95 % (图 4.3)。

对应的，我们在观测期间利用土壤和水分传感器，测定的各处理样地之间与呼吸同步测定的土壤温度和水分也呈现与 HOBO 气象站同样的趋势。增温后，土壤温度显著增加，土壤水分下降；增水后，土壤水分显著增加 (表 4.1)。

表 4.1 使用与 Li-8100 链接的土壤温度和水分传感器测定的观测期间土壤温度和水分在 2013 和 2014 年各自的平均值。

Table 4.1 variation of seasonal mean soil temperature and moisture under each temperature and precipitation treatment during the growing season of 2013 and 2014.

<i>Treatments</i>	<i>T_s (°C)</i>		<i>M_s (%)</i>	
	2013	2014	2013	2014
CK	14.90 (0.71)	16.14 (0.16)	19.12 (1.15)	15.88 (0.20)
TP0	17.81 (0.80)	19.00 (0.50)	15.78 (1.39)	10.89 (0.68)
P15	14.40 (0.56)	15.65 (0.10)	20.13 (0.79)	17.59 (0.68)
TP15	15.59 (0.54)	16.80 (0.71)	17.64 (1.57)	15.31 (0.67)
P30	14.34 (0.73)	15.15 (0.18)	21.26 (1.71)	18.42 (0.16)
TP30	15.73 (0.84)	16.96 (0.59)	17.75 (0.91)	14.84 (0.44)

4.3.3 地上生物量和土壤有机碳

2013 和 2014 年, 各温度和水分组合处理间, 地上生物量均无显著差异 (图 4.3a-b)。在对照的处理中, CK、P15、P30、TP0、TP15 和 TP30 样地中, 实验 2 年生长季 (6-9 月) 平均地上生物量分别为: $118.95 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ 、 $135.76 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ 、 $138.37 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ 、 $97.52 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ 、 $98.57 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ 和 $122.13 \text{ m}^2 \text{ kg}^{-1}$ 。然而, 将温度处理单独分析, 不同水分处理下, 比较升温 and 对照处理之间的地上生物量, 升温后地上生物量有下降的趋势 (表 4.2)。方差分析也表明, 升温对地上生物量有显著负作用。然而, 降水及其与增温的交互作用, 对地上生物量并无显著影响 (表 4.3)。

各处理之间, 土壤表层有机碳含量的差异也不显著 (图 4.3c-d)。在不增温的 CK、P15 和 P30 处理样地中, 实验 2 年生长季 (6-9 月) 平均表层土壤有机碳分别为: 28.14 g kg^{-1} 、 30.51 g kg^{-1} 和 26.83 g kg^{-1} 。而在升温处理的样地中, TP0、TP15 和 TP30 样地中, 土壤有机碳分别为: 29.30 g kg^{-1} 、 28.68 g kg^{-1} 和 28.81 g kg^{-1} 。同时, 配对 T 检验和方差分析表明, 升温、增水以及升温 and 增水的交互作用对土壤有机碳也无显著影响 (表 4.2 和表 4.3)。

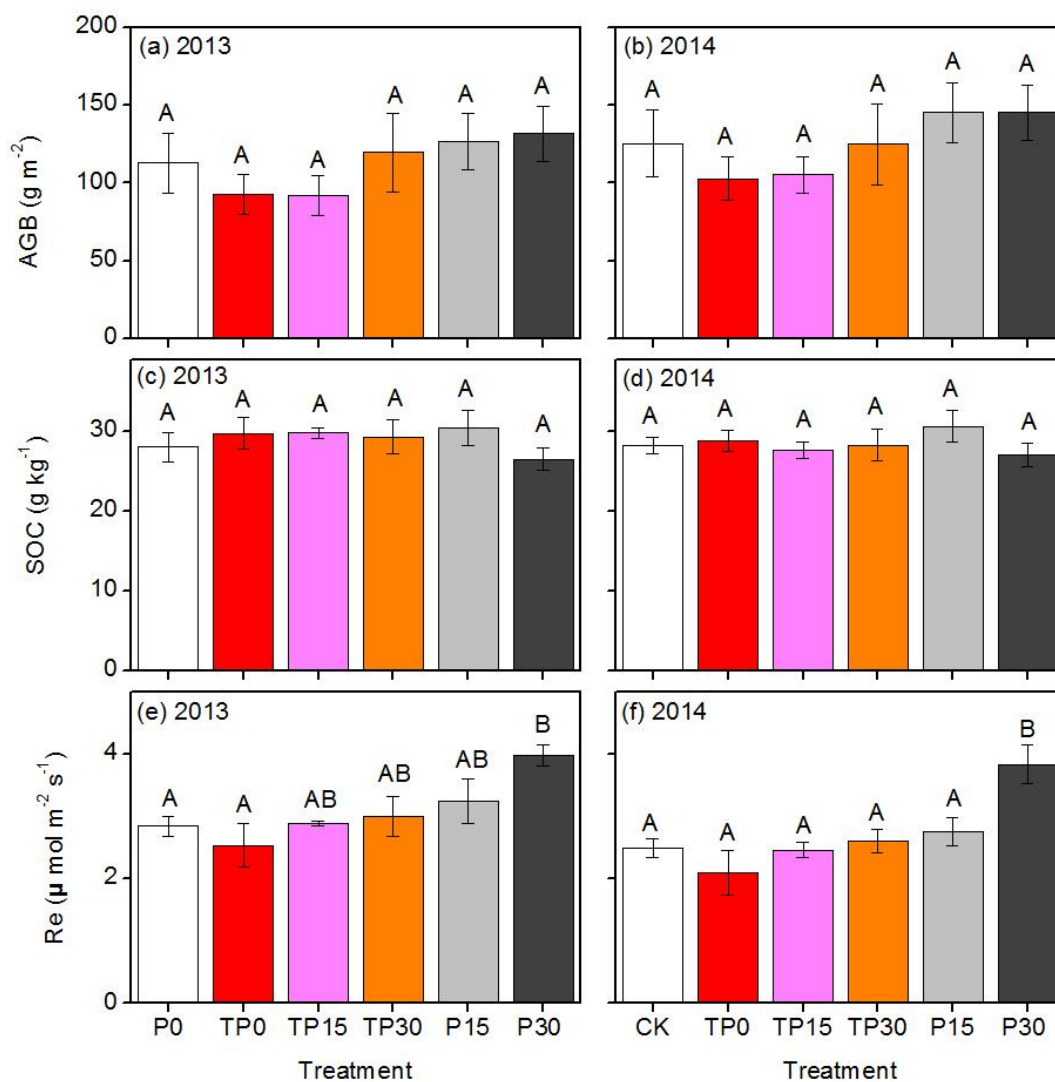


图 4.3 原位模拟温度和降水增加对观测期间（2013 和 2014 年）生长季 (a-b) 最大地上生物量 (AGB), (c-d) 土壤有机碳 (SOC) 和 (e-f) 生态系统呼吸 (Re) 的影响。处理间不同字母表示差异显著; $p < 0.05$ 。

Fig 4.3 Effect of the experimental treatments on (a-b) aboveground biomass (AGB), (c-d) soil organic carbon (SOC) and (e-f) ecosystem respiration (Re) in 2013 and 2014. Different letters indicate significant difference between treatment. $P < 0.05$.

4.3.2 生态系统呼吸

在2013和2014年,各处理样地内的生态系统呼吸速率具有相同的季节动态,呼吸速率在7月最高(图4.3)。对于CK、P15、P30 TP0、TP15和TP30等水热组合,2013年生长季平均生态系统呼吸速率分别为 $2.85 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $3.25 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $3.73 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $2.54 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $2.89 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $3.00 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$;2014年生长季平均生态系统呼吸速率分别为 $2.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $2.77 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $3.84 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $2.09 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $2.47 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $2.61 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 。与CK处理相比,P30处理后生态系统呼吸速率显著增加,而其他处理中生态系统呼吸速率与CK差异并不显著。配对T检验结果表明,在不同降水背景下,模拟增温显著降低了生态系统呼吸(表4.2)。方差分析表明,增温和增水对生态系统呼吸速率具有显著影响,而二者的交互作用对其影响不显著(表4.3)。

土壤温度和水分均能很好地解释各温度和水分组合处理中生态系统呼吸速率的日动态(表4.4)。进一步分析表明,生长季生态系统呼吸与观测期间的土壤温度呈负相关(图4.5a),而与土壤含水量和地上生物量呈正相关(图4.5b-c)。生态系统呼吸与土壤有机碳二者无明显的线性关系(图4.5d)。

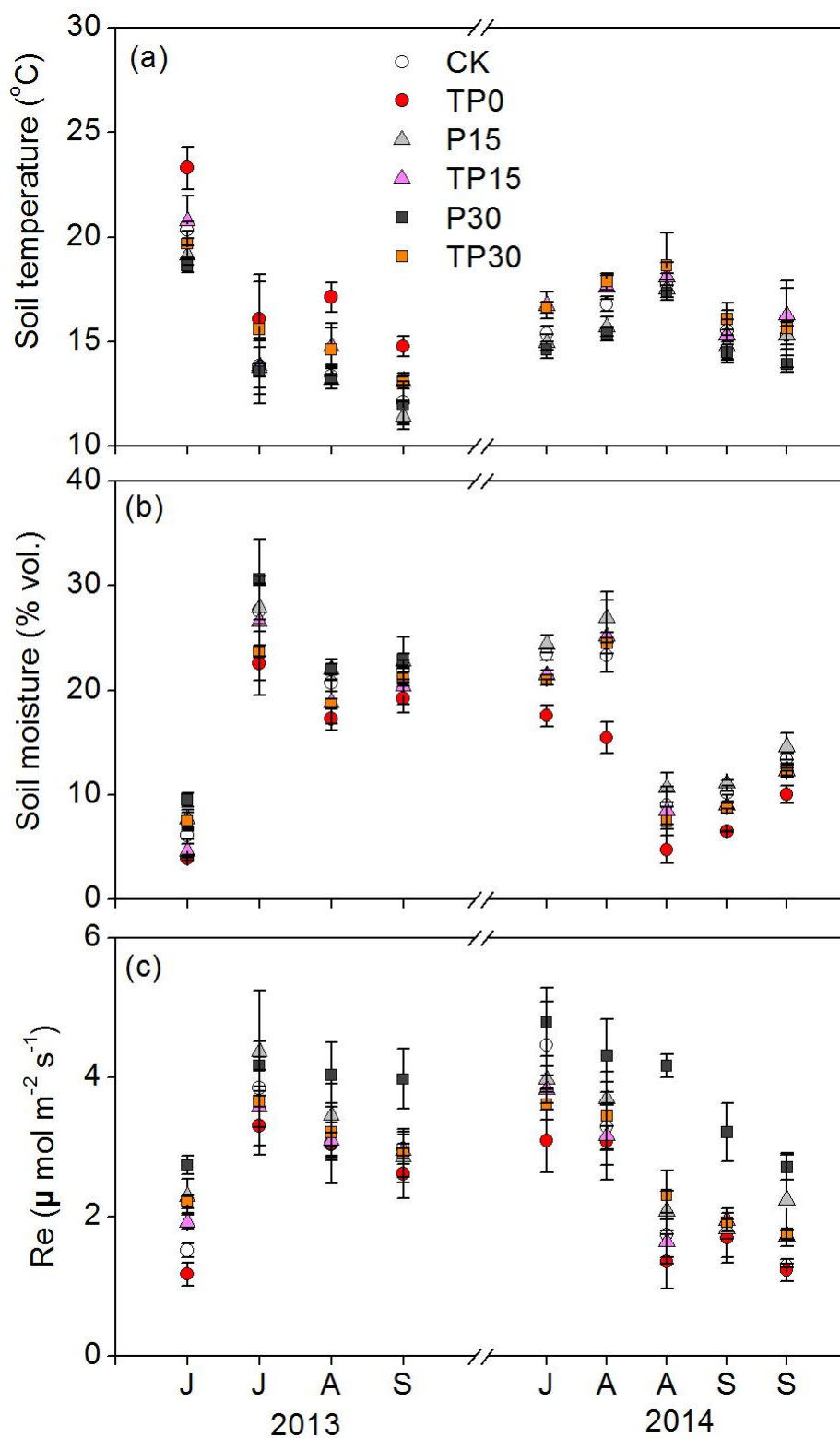


图 4.4 2013 和 2014 生长季观测期间生态系统呼吸动态：(a) CK 和 TP0 处理，(b) P15 和 TP15 处理，(c) P30 和 TP30 处理。

Fig 4.4 Seasonal variations in ecosystem respiration (Re) (a) under CK and TP0 treatment, (b) under P15 and TP15 treatment, (c) under P30 and TP30 treatment.

表 4.2 配对-t 检验比较升温处理 (W) 和不增温处理 (NW) 间, 地上生物量 (AGB), 土壤有机碳 (SOC), 生态系统呼吸速率 (Re) 和生态系统呼吸的温度敏感性 (Q_{10}) 的差异。

Table 4.2 Results of Paired-Samples test for the difference of AGB, SOC, growing season mean Re and Q_{10} between Warming and Un-warming treatments.

Mode	Treatment	Mean	t	p
AGB	NW	131.03	2.324	0.029
	W	106.07		
SOC	NW	28.49	-0.454	0.654
	W	28.93		
Re	NW	3.15	4.157	<0.001
	W	2.60		
Q_{10}	NW	1.85	2.460	0.022
	W	1.71		

表 4.3 多因素方差分析年份 (Y), 升温 (W), 增水 (P) 等 3 个因素及三者的交互作用对地上生物量 (AGB), 土壤有机碳 (SOC), 生态系统呼吸 (Re) 和生态系统呼吸的温度敏感性 (Q_{10}) 的影响。*, **和***分别表示 $p < 0.05$, $p < 0.01$ 和 $p < 0.001$ 。

Table 4.3 Results of three-way ANOVAs for the effects of year (Y), warming (W), and their interactions on aboveground biomass (AGB), soil organic carbon (SOC), and the growing season mean ecosystem respiration (Re) and the sensitivity of Re (Q_{10}) in the growing season of 2013 and 2014. *, ** and *** correlation is significant at the $p < 0.05$, 0.01 and 0.001 levels, respectively

Mode	AGB	SOC	Re	Q_{10}
Y	1.317	0.294	5.198*	94.577***
W	5.404*	0.200	14.534**	7.676**
P	1.418	1.096	10.182***	8.956***
Y×W	0.064	0.762	0.388	2.476
Y×P	0.031	0.058	0.432	0.588
W×P	0.344	1.393	2.153	1.737
Y×W×P	0.006	0.036	0.325	0.808

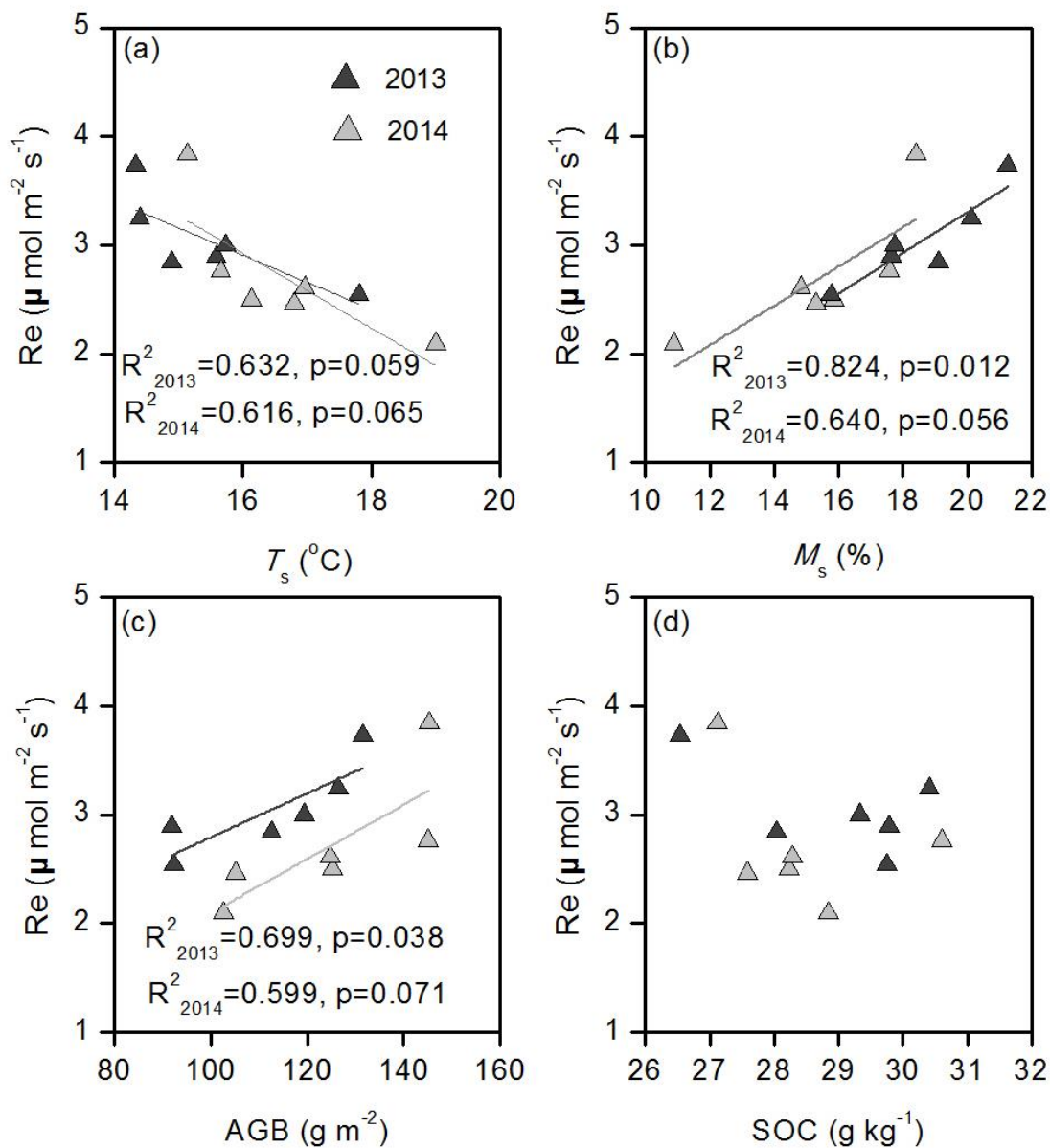


图 4.5.观测期间（2013 年和 2014 年生长季）土壤温度 (T_s)、土壤水分 (M_s)、地上生物量 (AGB)，土壤有机碳 (SOC) 与生态系统呼吸 (Re) 的关系。

Fig 4.5 The relationship of soil temperature (T_s), soil moisture (M_s), above-ground biomass (AGB), soil organic carbon (SOC) and ecosystem respiration (Re).

表 4.4 各温度降水处理样方生态系统呼吸与土壤温度和水分的关系($Re = ae^{bT_s}$; $Re = \alpha M_s + b$)。其中, R^2 为解释度, * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。

Table 3.2 Regression models ($Re = ae^{bT_s}$; $Re = \alpha M_s + b$) for relationships of seasonal ecosystem respiration (Re) to soil temperature (T_s) and soil moisture (M_s) at different treatments during 2013-2014. Parameters α and b are constant coefficients. R^2 and P are for the determination coefficient and statistical significance, respectively. NS, no significant difference; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$. Values in parentheses indicated SE of mean.

Model	Treatment	α	b	R^2	P
$Re = ae^{bT_s}$					
	CK	1.023	0.047	0.168	***
	P15	0.907	0.065	0.289	***
	P30	1.322	0.063	0.507	***
	P0	0.983	0.03	0.073	***
	P15	1.000	0.051	0.229	***
	P30	0.881	0.061	0.355	***
$Re = \alpha M_s + b$					
	CK	0.799	0.107	0.215	***
	P15	1.301	0.090	0.120	***
	P30	2.869	0.047	0.045	**
	P0	0.989	0.100	0.203	***
	P15	1.520	0.069	0.154	***
	P30	1.654	0.070	0.103	***

4.3.4 生态系统呼吸的温度敏感性

在 CK、P15 和 P30 样地中, 实验 2 年生长季 (6-9 月) Q_{10} 平均值分别为: 1.64、1.98 和 1.91。而在增温处理, TP0、TP15 和 TP30 样地中, Q_{10} 分别为: 1.49、1.74 和 1.89 (图 4.6a-b)。然而, 配对 T 检验比较增温和不增温处理之间的 Q_{10} ,

增温后, Q_{10} 有下降的趋势 (表 4.2)。对于升温和对照温度处理, 增水后 Q_{10} 较不增水处理均有增加的趋势。方差分析也表明, 增温和增水对 Q_{10} 有显著作用。然而, 降水及其与增温的交互作用, 对 Q_{10} 并无显著影响 (表 4.3)。

进一步分析表明, Q_{10} 与观测期间的土壤温度呈负相关 (图 4.7a), 而与土壤含水量和地上生物量呈正相关 (图 4.7b-c)。生态系统呼吸温度敏感性与土壤有机碳无明显的线性关系 (图 4.7d)。

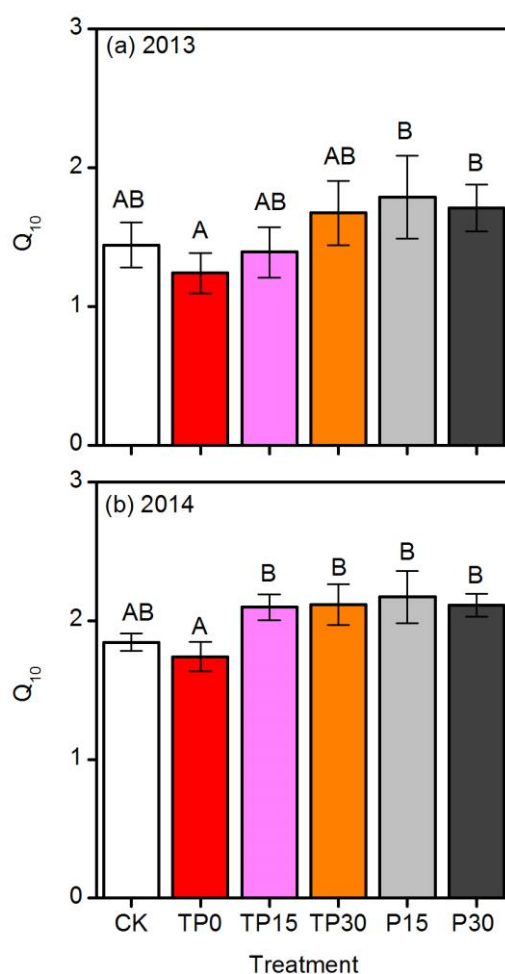


图 4.6 原位模拟不同温度和降水组合对生态系统呼吸的温度敏感性 (Q_{10}) 的影响: (a) 2013 年各处理间 Q_{10} 和 (b) 2014 年观测期间各处理间 Q_{10} 。不同字母表示差异显著, $p < 0.05$ 。

Fig 4.6 Effect of the experimental treatments on the sensitivity of ecosystem respiration (Q_{10}) in the year of (a) 2013 and (b) 2014. Different letters indicate significant difference between treatment. $P < 0.05$.

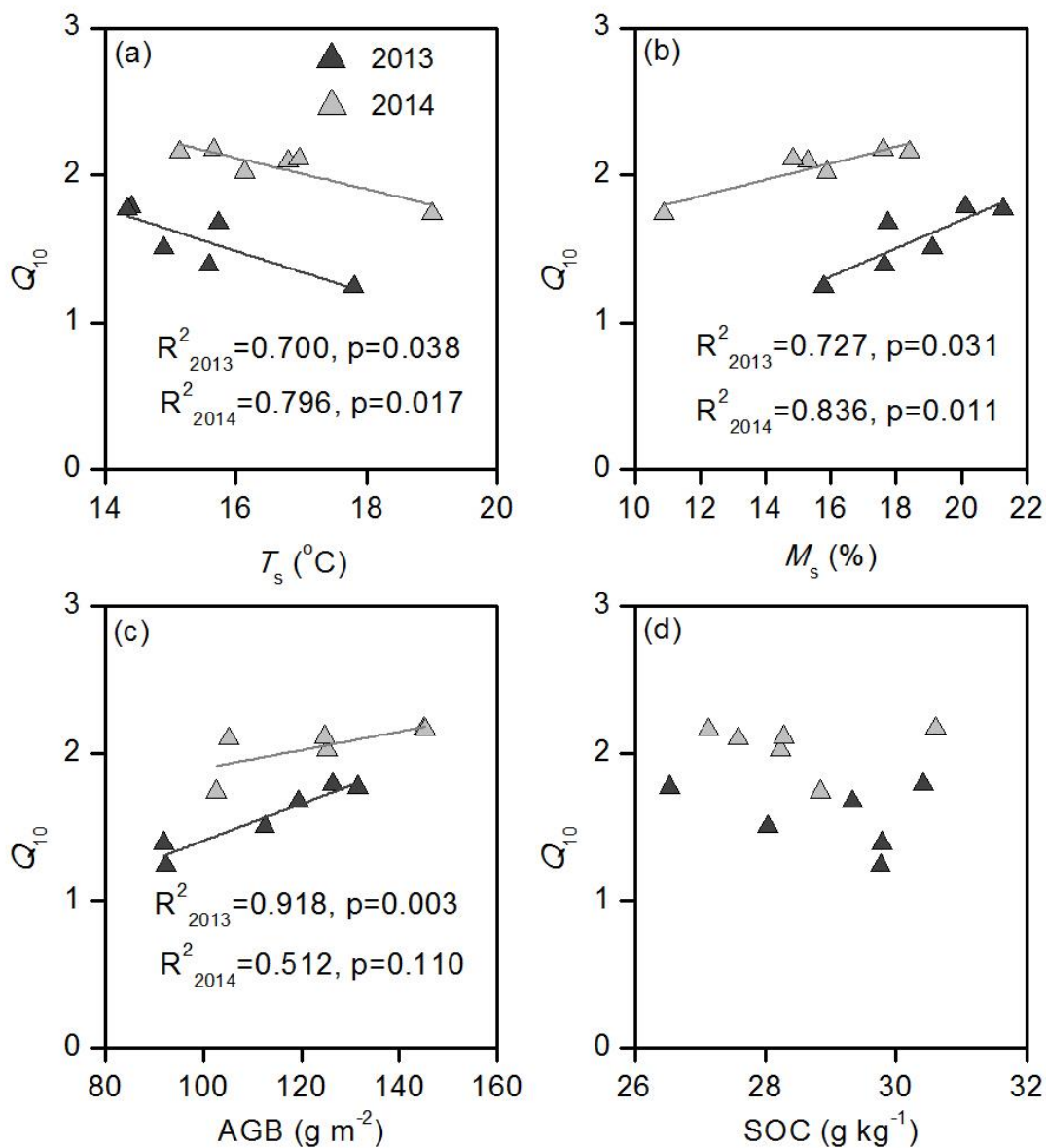


图 4.7 观测期间（2013 年和 2014 年生长季）土壤温度 (T_s)、土壤水分 (M_s)、地上生物量 (AGB)，土壤有机碳 (SOC) 与生态系统呼吸的温度敏感性 (Q_{10}) 之间的关系

Fig 4.7 The relationship of soil temperature (T_s), soil moisture (M_s), above-ground biomass (AGB), soil organic carbon (SOC) and the sensitivity of ecosystem respiration (Q_{10})

4.4 讨论

4.4.1 增温对生态系统呼吸的影响

我们在高寒草原的研究发现,增温后高寒草原的生态系统呼吸趋于降低,这与一个临近的高寒草地样地的研究结果一致(Fu et al., 2013)。同时,在其他半干旱草原也发现增温降低生态系统呼吸的现象。然而,许多研究表明,增温会增加草地生态系统呼吸(Lu et al., 2013; Rustad et al., 2001b; Wu et al., 2011)。在一些高寒草地,发现增温促进生态系统呼吸或者对其影响不显著。我们认为,在草地生态系统,增温对生态系统呼吸的影响很大程度上依赖于温度和水分之间的相互作用(Flanagan and Johnson, 2005),从而导致增温对呼吸的作用在个别研究中的不一致性。土壤温度被认为是高寒草地生态系统呼吸的主要控制因子。我们研究的高寒草原样地位于半干旱地区,水分是限制植物和微生物活动的主要因子(Liu et al., 2009)。与以往的研究结果一致,我们的研究表明,土壤温度是控制生态系统呼吸日变化的主要因子,而土壤水分对其的影响相对较弱。然而,生态系统呼吸的季节变化,很大程度上受土壤水分的影响。

一般来说,增温后土壤温度升高,土壤水分相对下降,加剧了土壤水分的匮乏,这可能抑制了植物生长(De Boeck et al., 2007; De Boeck et al., 2008)。本研究还发现,增温后地上生物量有降低的趋势,这可能直接导致了植物自养呼吸的降低。地上生物量的下降,也会直接影响草地凋落物输入土壤的质量和数量,影响呼吸底物(Saleska et al., 2002; Weltzin et al., 2003)。同时,也有研究认为植物生长受限,光合产物下降,呼吸底物及其供给能力下降,也可能是呼吸下降的原因。土壤温度和水分也是影响微生物活动的两个主要因子。在水分不受限制的环境,通常温度升高会促进微生物繁殖生长和代谢活动,增加土壤微生物活性,提高土壤有机质的分解速率。然而,在干旱环境中,温度升高导致的干旱胁迫,可能会破坏微生物的基本特征和化学反应酶的活性,抑制微生物活动,从而降低了微生物呼吸。临近的样地已有研究也发现,高寒草地模拟增温显著降低了土壤微生物量(Fu et al., 2012)。然而,部分研究表明,增温导致的呼吸下降,也是一种微生物或植物对温度升高的“适应”机制(Atkin and Tjoelker, 2003; Bradford et al., 2008; Tucker et al., 2013)。另外,增温后土壤碳库中易分解碳的消耗,也可以解释增温后生态系统呼吸下降。然而,本研究中增温后土壤表层有机碳含量的差异并不显

著。有关增温导致土壤碳组分的变化，从而是否是生态系统呼吸下降的原因，我们还需进一步研究。

4.4.2 增水对生态系统呼吸的影响

我们的研究发现，降水增加处理后，生态系统呼吸相对对照样地有增加的趋势。在我们的研究样地，土壤水分较土壤温度更多地解释生长季生态系统呼吸的变化，表明土壤含水量是控制高寒草原生态系统呼吸季节变化的主要因子。同时，土壤水分是控制高寒草原植被生长的主要控制因子。地上生物量对高寒草地生态系统呼吸的主要表征，与生态系统呼吸显著相关。降水增加对植物生长的影响会直接导致植物自养呼吸的变化。本研究中各降水处理之间，地上生物量差异并不显著。然而，有研究表明，降水增加导致的土壤水分的改善，能够刺激半干旱区植物根系生长，促进根系活动，直接增加了根系呼吸(Wu et al., 2011a)。同时，降水增加促进根系生长和增加地下碳分配，增加了微生物呼吸的底物供给。

在半干旱地区，降水增加导致的土壤水分有效性的提高，也会促进微生物活动，导致土壤碳分解速率加快和土壤养分的增加。有研究发现，土壤水分增加后，易分解的土壤有机碳在土壤碳库中的比例明显上升。然而，在我们的研究样地，各降水处理之间，土壤有机碳的含量差异并不显著。干旱生态系统呼吸敏感性较低也可能是由于水分限制了底物扩散引起的(Reichstein et al. 2002)。

4.4.3 生态系统呼吸的温度敏感性

温度对生态系统呼吸的作用，普遍用 Q_{10} 来表征。 Q_{10} 也是表征生态系统温度敏感性的重要参数。我们观测的 Q_{10} 值介于以往高寒草地研究结果的范围之间 (Lin et al., 2011; Peng et al., 2009; Zheng et al., 2009)。许多研究表明， Q_{10} 值很大程度上依赖与土壤温度和水分，且生态系统呼吸的 Q_{10} 随着温度增加而降低，却随着土壤水分的增加而增加 (Atkin and Tjoelker, 2003; Gaumont-Guay et al., 2006; Xu and Qi, 2001)。

我们发现增温后，生态系统呼吸的 Q_{10} 有降低的趋势。然而，在高寒草地，增温后生态系统呼吸的 Q_{10} 也有增加和不变的报道。增温导致的 Q_{10} 降低可能是其他环境因子调控的结果，尤其是土壤水分。首先，增温导致的干旱也会抑制植

被生长,降低生物量,直接降低了自养呼吸和 Q_{10} (Carbone et al., 2008; Yan et al., 2010)。此外,增温导致的土壤水分缺失可能对植物根系及土壤微生物产生水分胁迫,从而抑制了呼吸,导致 Q_{10} 降低。另外, Q_{10} 的降低可能与植物和微生物呼吸对增温的适应有关,也可能是因为土壤碳库中可分解碳含量的减少。相反的,降水增加后, Q_{10} 有增加的趋势。这可能是降水增加导致的土壤水分的改善,刺激植物生长,增加地下碳分配,直接和间接增加了生态系统呼吸(Wu et al., 2011a)。同时,降水增加,也可能增加了微生物呼吸及其底物供给。

4.5 小结

原位模拟增温显著增加高寒草原土壤温度,同时显著减少了土壤水分。相反的,增水后,土壤水分明显增加,而土壤温度也有降低的趋势。比较升温和不升温处理之间的地上生物量,升温后地上生物量有下降的趋势。降水增加和温度升高,均对高寒草原土壤表层有机碳含量影响不显著。降水增加和温度升高二者的交互作用对地上生物量和土壤有机碳无明显影响。降水增加对高寒草原化草甸生态系统呼吸有显著的促进作用。然而,与各自的对照样方相比,增温后,各降水处理样方内的生态系统呼吸略有下降。降水增加和温度升高二者的交互作用对生态系统呼吸的影响不显著。对于升温 and 对照温度处理,增水后 Q_{10} 较不增水处理均有增加的趋势。然而,比较增温和对照处理之间的 Q_{10} ,增温后, Q_{10} 有下降的趋势。方差分析也表明,增温对 Q_{10} 有显著作用。然而,降水及其与增温的交互作用,对 Q_{10} 并无显著影响。

第五章 结论与展望

5.1 主要结论与创新点

5.1.1 主要结论

沿海拔梯度（4400-5100 m）7 年围栏禁牧实验结果表明：围栏禁牧后地上生物量、地下生物量和生态系统呼吸速率均呈增加趋势。而围栏内、外土壤有机碳的差异不显著。围栏后生物量增量随海拔的升高而降低，与呼吸的变化量显著正相关。 Q_{10} 随着海拔的增加而增加，且围栏后 Q_{10} 有显著降低的趋势。我们的研究表明，生物量的变化量可作为指示生态系统呼吸时空变化的综合指标。围栏禁牧是可作为降低高寒草地生态系统呼吸温度敏感性的一种适应管理选项。

与各海拔样点的对照样地相比较，草皮向上移植（降温），无论降水增加或无显著变化，地上生物量和生态系统呼吸均有降低的趋势。然而，草皮向下移植（升温），地上生物量和生态系统呼吸的变化受降水影响。温度增加且降水减少，生态系统呼吸有降低的趋势；增温而降水不变，生态系统呼吸变化不显著。将各处理样地的数据整合分析，发现生态系统呼吸与地上生物量显著正相关。进一步分析发现，由于温度变化所引起的生物量变化量和呼吸变化量也显著正相关。温度变化对 Q_{10} 的影响也与降水变化有关。移植模拟降温后，降水增加， Q_{10} 增加；移植模拟增温后，降水减少， Q_{10} 降低；移植增温和降温，降水变化不显著， Q_{10} 的变化也不显著。

原位模拟增温显著增加高寒草原土壤温度，同时显著减少了土壤水分。相反的，增水后，土壤水分明显增加，而土壤温度也有降低的趋势。整合比较增温和不增温处理之间的地上生物量、土壤有机碳、生态系统呼吸及其温度敏感性，发现升温后地上生物量、生态系统呼吸速率和 Q_{10} 有下降的趋势。降水增加后，生物量、生态系统呼吸速率和 Q_{10} 有增加的趋势。降水增加和温度升高，均对高寒草原土壤表层有机碳含量影响不显著。降水增加和温度升高二者的交互作用对地上生物量、生态系统呼吸速率和 Q_{10} 地上生物量、生态系统呼吸速率和 Q_{10} 均无显著影响。

5.12 创新点

(1) 基于沿海拔梯度的长期围栏禁牧实验, 发现长期围栏禁牧可降低高寒草地生态系统呼吸的温度敏感性(Q_{10}), 生物量的变化能很好地指示生态系统呼吸的空间变异。

(2) 海拔间双向移植实验和原位增温+增水控制实验均表明, 温度升高导致 Q_{10} 下降, 而降水增加导致 Q_{10} 增加, 降水变化对 Q_{10} 具有重要调控作用。

5.2 问题与展望

(1) 本研究的控制实验时间较短(2年)。已有大量研究表明, 生态系统对短期和长期模拟气候变化的响应可能不同。生态系统对气候变化具有适应性, 我们需要开展长期的模拟气候变化对高寒草地影响的控制实验。

(2) 本研究只测定了生态系统呼吸, 并没有对呼吸其他组份进行分类研究。由于生态系统呼吸的不同组分对气候变化的响应不同, 只研究总体的生态系统呼吸, 不利于我们深刻理解高寒生态系统对未来气候变化的响应。

(3) 本文中对土壤碳的研究比较薄弱, 仅是从土壤有机碳含量变化角度出发。然而, 土壤中微生物碳、可溶性有机碳的周转速率可能更快, 对温度和降水的反应更敏感。今后, 还需进一步开展土壤易分解碳的研究。

(4) 由于条件限制, 我们对生态系统呼吸的测定频率偏低, 这也不利于我们与其他研究获得的结果进行比较分析。因此, 在今后的工作中我们需要加强自动观测仪器监测生态系统呼吸的日动态和季节变化。

参考文献

- 李瑞成. 念青唐古拉山垫状点地梅沿海拔梯度的分布、物候和生存格局及其成因. 北京: 中国科学院大学, 2012.
- 刘永稳. 青藏高原氮湿沉降现状及典型放牧草原对氮施肥的响应. 北京: 中国科学院大学, 2014.
- 骆亦其, 周旭辉. 土壤呼吸与环境. 北京: 高等教育出版社, 2007.
- 荣泰生. AMOS 与研究方法. 重庆: 重庆大学出版社, 2009.
- 王忠. 念青唐古拉山南坡高寒草甸生产力沿海拔梯度的变化机理研究. 北京: 中国科学院研究生院, 2011.
- 吴明隆. 结构方程模型—AMOS 的操作与应用. 重庆: 重庆大学出版社, 2010.
- 张更新. 一种红外线辐射器自动化控制装置. 中国, 实用新型专利, ZL201220162407.0, 2012.12.19.
- 赵景学, 罗天祥. 一种自动模拟大气降水增加的装置. 中国, 实用新型专利, ZL201420084359.7, 2014.08.06.
- Asner, G.P., Elmore, A.J., Olander, L.P., Martin, R.E. and Harris, A.T., 2004. Grazing Systems, Ecosystem Responses, and Global Change. *Annual Review of Environment and Resources*, 29(1): 261-299.
- Atkin, O.K. et al., 2015. Global variability in leaf respiration in relation to climate, plant functional types and leaf traits. *New Phytologist*, 206(2): 614-636.
- Atkin, O.K. and Tjoelker, M.G., 2003. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. *Trends Plant Sci*, 8(7): 343-351.
- Augustine, D.J., McNaughton, S.J. and Frank, D.A., 2003. Feedbacks between soil nutrients and large herbivores in a managed savanna ecosystem. *Ecol Appl*, 13(5): 1325-1337.
- Bahn, M., Knapp, M., Garajova, Z., Pfahringer, N. and Cernusca, A., 2006. Root respiration in temperate mountain grasslands differing in land use. *Global Change Biol*, 12(6): 995-1006.
- Bahn, M. et al., 2008. Soil Respiration in European Grasslands in Relation to Climate

- and Assimilate Supply. *Ecosystems*, 11(8): 1352-1367.
- Bardgett, R.D. and Wardle, D.A., 2003. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*, 84(9): 2258-2268.
- Bergner, B., Johnstone, J. and Treseder, K.K., 2004. Experimental warming and burn severity alter soil CO₂ flux and soil functional groups in a recently burned boreal forest. *Global change biology*, 10(12): 1996-2004.
- Bond-Lamberty, B. and Thomson, A., 2010. Temperature-associated increases in the global soil respiration record. *Nature*, 464(7288): 579-U132.
- Bradford, M.A. et al., 2008. Thermal adaptation of soil microbial respiration to elevated temperature. *Ecol Lett*, 11(12): 1316-1327.
- Bremer, D.J., Ham, J.M., Owensby, C.E. and Knapp, A.K., 1998. Responses of soil respiration to clipping and grazing in a tallgrass prairie. *J Environ Qual*, 27(6): 1539-1548.
- Brooks, P.D., McKnight, D. and Elder, K., 2005. Carbon limitation of soil respiration under winter snowpacks: potential feedbacks between growing season and winter carbon fluxes. *Global Change Biol*, 11(2): 231-238.
- Cao, G. et al., 2004. Grazing intensity alters soil respiration in an alpine meadow on the Tibetan plateau. *Soil Biology and Biochemistry*, 36(2): 237-243.
- Carbone, M.S., Winston, G.C. and Trumbore, S.E., 2008. Soil respiration in perennial grass and shrub ecosystems: Linking environmental controls with plant and microbial sources on seasonal and diel timescales. *J Geophys Res-Bioge*, 113(G2).
- Chen, B.X. et al., 2014. The impact of climate change and anthropogenic activities on alpine grassland over the Qinghai-Tibet Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 189: 11-18.
- Chen, H. and Tian, H.Q., 2005. Does a general temperature-dependent Q(10) model of soil respiration exist at biome and global scale? *Journal of integrative plant biology*, 47(11): 1288-1302.
- Chen, H. et al., 2013. The impacts of climate change and human activities on biogeochemical cycles on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Global change biology*, 19(10): 2940-55.

Chen, J. et al., 2016. Differential responses of ecosystem respiration components to experimental warming in a meadow grassland on the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 220: 21-29.

Chen, J., Shi, W. and Cao, J., 2015. Effects of Grazing on Ecosystem CO₂ Exchange in a Meadow Grassland on the Tibetan Plateau During the Growing Season. *Environmental management*, 55(2): 347-359.

Chen, J., Shi, W. and Cao, J., 2015b. Effects of Grazing on Ecosystem CO₂ Exchange in a Meadow Grassland on the Tibetan Plateau During the Growing Season. *Environ Manage*, 55(2): 347-59.

Chen, S., Zou, J., Hu, Z., Chen, H. and Lu, Y., 2014. Global annual soil respiration in relation to climate, soil properties and vegetation characteristics: Summary of available data. *Agricultural and Forest Meteorology*, 198-199: 335-346.

Chimner, R.A., Welker, J.M., Morgan, J., LeCain, D. and Reeder, J., 2010. Experimental manipulations of winter snow and summer rain influence ecosystem carbon cycling in a mixed-grass prairie, Wyoming, USA. *Ecohydrology*, 3(3): 284-293.

Conant, R.T., Klopatek, J.M. and Klopatek, C.C., 2000. Environmental factors controlling soil respiration in three semiarid ecosystems. *Soil Science Society of America Journal*, 64(1): 383-390.

Conant, R.T. et al., 2011. Temperature and soil organic matter decomposition rates - synthesis of current knowledge and a way forward. *Global change biology*, 17(11): 3392-3404.

Cox, P.M., Betts, R.A., Jones, C.D., Spall, S.A. and Totterdell, I.J., 2000. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 408(6809): 184-187.

Davidson, E.A., Belk, E. and Boone, R.D., 1998. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global change biology*, 4(2): 217-227.

Davidson, E.A. and Janssens, I.A., 2006. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 440(7081): 165-73.

- Davidson, E.A., Janssens, I.A. and Luo, Y., 2006. On the variability of respiration in terrestrial ecosystems: moving beyond Q10. *Global change biology*, 12(2): 154-164.
- De Boeck, H.J. et al., 2007. How do climate warming and species richness affect CO₂ fluxes in experimental grasslands? *New Phytologist*, 175(3): 512-522.
- De Boeck, H.J. et al., 2008. Biomass production in experimental grasslands of different species richness during three years of climate warming. *Biogeosciences*, 5(2): 585-594.
- Drewitt, G.B. et al., 2002. Measuring forest floor CO₂ fluxes in a Douglas-fir forest. *Agr Forest Meteorol*, 110(4): 299-317.
- Ernakovich, J.G. et al., 2014. Predicted responses of arctic and alpine ecosystems to altered seasonality under climate change. *Global change biology*, 20(10): 3256-69.
- Flanagan, L.B. and Johnson, B.G., 2005. Interacting effects of temperature, soil moisture and plant biomass production on ecosystem respiration in a northern temperate grassland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 130(3-4): 237-253.
- Frank, A.B., 2004. Six years of CO₂ flux measurements for a moderately grazed mixed-grass prairie. *Environmental Management*, 33: S426-S431.
- Frey, S.D., Lee, J., Melillo, J.M. and Six, J., 2013. The temperature response of soil microbial efficiency and its feedback to climate. *Nature Climate Change*, 3(4): 395-398.
- Friedlingstein, P. et al., 2006. Climate-carbon cycle feedback analysis: Results from the (CMIP)-M-4 model intercomparison. *J Climate*, 19(14): 3337-3353.
- Fu, G. et al., 2014. A Meta-analysis of the Effects of Experimental Warming on Plant Physiology and Growth on the Tibetan Plateau. *Journal of Plant Growth Regulation*.
- Fu, G. et al., 2013. Response of ecosystem respiration to experimental warming and clipping at daily time scale in an alpine meadow of tibet. *Journal of Mountain Science*, 10(3): 455-463.
- Fu, G., Shen, Z., Zhang, X. and Zhou, Y., 2012. Response of soil microbial biomass to short-term experimental warming in alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Applied Soil Ecology*, 61: 158-160.
- Fu, G., Shen, Z., Zhang, X., Zhou, Y. and Zhang, Y., 2012. Response of microbial

biomass to grazing in an alpine meadow along an elevation gradient on the Tibetan Plateau. *European Journal of Soil Biology*, 52: 27-29.

Fu, G. et al., 2013. Experimental warming does not enhance gross primary production and above-ground biomass in the alpine meadow of Tibet. *Journal of Applied Remote Sensing*, 7(1): 073505.

Fu, Z., Niu, S. and Dukes, J.S., 2015. What have we learned from global change manipulative experiments in China? A meta-analysis. *Scientific Reports*, 5: 12344.

Gaumont-Guay, D. et al., 2006. Interpreting the dependence of soil respiration on soil temperature and water content in a boreal aspen stand. *Agricultural and Forest Meteorology*, 140(1-4): 220-235.

Geng, Y. et al., 2012. Soil respiration in Tibetan alpine grasslands: belowground biomass and soil moisture, but not soil temperature, best explain the large-scale patterns. *PloS one*, 7(4): e34968.

Gershenson, A., Bader, N.E. and Cheng, W.X., 2009. Effects of substrate availability on the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition. *Global change biology*, 15(1): 176-183.

Hart, S.C., 2006. Potential impacts of climate change on nitrogen transformations and greenhouse gas fluxes in forests: a soil transfer study. *Global change biology*, 12(6): 1032-1046.

Heimann, M. and Reichstein, M., 2008. Terrestrial ecosystem carbon dynamics and climate feedbacks. *Nature*, 451(7176): 289-292.

Hirota, M. et al., 2009. Altitudinal variation of ecosystem CO₂ fluxes in an alpine grassland from 3600 to 4200 m. *Journal of Plant Ecology*, 2(4): 197-205.

Hopkins, F.M., Torn, M.S. and Trumbore, S.E., 2012. Warming accelerates decomposition of decades-old carbon in forest soils. *P Natl Acad Sci USA*, 109(26): E1753-E1761.

Hu, Y. et al., 2016a. The temperature sensitivity of ecosystem respiration to climate change in an alpine meadow on the Tibet plateau: A reciprocal translocation experiment. *Agricultural and Forest Meteorology*, 216: 93-104.

Hu, Z. et al., 2016b. A synthesis of the effect of grazing exclusion on carbon

- dynamics in grasslands in China. *Global change biology*, 22(4): 1385-1393.
- Huang, N., He, J.-S. and Niu, Z., 2013. Estimating the spatial pattern of soil respiration in Tibetan alpine grasslands using Landsat TM images and MODIS data. *Ecological Indicators*, 26: 117-125.
- Janssens, I.A. and Pilegaard, K., 2003. Large seasonal changes in Q(10) of soil respiration in a beech forest. *Global Change Biol*, 9(6): 911-918.
- Jassal, R.S., Black, T.A., Novak, M.D., Gaumont-Guay, D. and Nestic, Z., 2008. Effect of soil water stress on soil respiration and its temperature sensitivity in an 18-year-old temperate Douglas-fir stand. *Global Change Biol*, 14(6): 1305-1318.
- Jenkinson, D.S., Adams, D.E. and Wild, A., 1991. Model Estimates of Co₂ Emissions from Soil in Response to Global Warming. *Nature*, 351(6324): 304-306.
- Jia, B., Zhou, G., Wang, F., Wang, Y. and Weng, E., 2007. Effects Of Grazing On Soil Respiration Of *Leymus Chinensis* Steppe. *Climatic Change*, 82(1-2): 211-223.
- Jiang, J. et al., 2015. Climatic patterns modulate ecosystem and soil respiration responses to fertilization in an alpine meadow on the Tibetan Plateau, China. *Ecol Res*, 30(1): 3-13.
- Jiang, J. et al., 2013. Responses of ecosystem respiration and its components to fertilization in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *European Journal of Soil Biology*, 56: 101-106.
- Johnson, L.C. and Matchett, J.R., 2001. Fire and grazing regulate belowground processes in tallgrass prairie. *Ecology*, 82(12): 3377-3389.
- Kane, E.S., Pregitzer, K.S. and Burton, A.J., 2003. Soil respiration along environmental gradients in Olympic National Park. *Ecosystems*, 6(4): 326-335.
- Kang, X. et al., 2013. Effects of grazing on CO₂ balance in a semiarid steppe: field observations and modeling. *Journal of Soils and Sediments*, 13(6): 1012-1023.
- Kirschbaum, M.U.F., 2004. Soil respiration under prolonged soil warming: are rate reductions caused by acclimation or substrate loss? *Global Change Biol*, 10(11): 1870-1877.
- Knapp, A.K., Conard, S.L. and Blair, J.M., 1998. Determinants of soil CO₂ flux from a sub-humid grassland: Effect of fire and fire history. *Ecol Appl*, 8(3): 760-770.

- Knorr, W., Prentice, I.C., House, J.I. and Holland, E.A., 2005. Long-term sensitivity of soil carbon turnover to warming. *Nature*, 433(7023): 298-301.
- Koven, C.D. et al., 2011. Permafrost carbon-climate feedbacks accelerate global warming. *P Natl Acad Sci USA*, 108(36): 14769-14774.
- Li, R., Luo, T., Tang, Y., Du, M. and Zhang, X., 2013a. The altitudinal distribution center of a widespread cushion species is related to an optimum combination of temperature and precipitation in the central Tibetan Plateau. *Journal of Arid Environments*, 88: 70-77.
- Li, X. et al., 2013b. Grazing exclusion alters soil microbial respiration, root respiration and the soil carbon balance in grasslands of the Loess Plateau, northern China. *Soil Science and Plant Nutrition*, 59(6): 877-887.
- Lin, X. et al., 2011. Response of ecosystem respiration to warming and grazing during the growing seasons in the alpine meadow on the Tibetan plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 151(7): 792-802.
- Link, S.O., Smith, J.L., Halvorson, J.J. and Bolton, H., 2003. A reciprocal transplant experiment within a climatic gradient in a semiarid shrub-steppe ecosystem: effects on bunchgrass growth and reproduction, soil carbon, and soil nitrogen. *Global change biology*, 9(7): 1097-1105.
- Liu, L. et al., 2016. A cross-biome synthesis of soil respiration and its determinants under simulated precipitation changes. *Global change biology*, 22(4): 1394-405.
- Liu, T., Xu, Z.-Z., Hou, Y.-H. and Zhou, G.-S., 2015. Effects of warming and changing precipitation rates on soil respiration over two years in a desert steppe of northern China. *Plant and Soil*, 400(1-2): 15-27.
- Liu, W., Zhang, Z. and Wan, S., 2009. Predominant role of water in regulating soil and microbial respiration and their responses to climate change in a semiarid grassland. *Global change biology*, 15(1): 184-195.
- Liu, X.D. and Chen, B.D., 2000. Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades. *International Journal of Climatology*, 20(14): 1729-1742.
- Liu, Y.W. et al., 2013. Plant and soil responses of an alpine steppe on the Tibetan Plateau to multi-level nitrogen addition. *Plant and Soil*, 373(1-2): 515-529.

- Lloyd, J. and Taylor, J.A., 1994. On the Temperature-Dependence of Soil Respiration. *Funct Ecol*, 8(3): 315-323.
- Lu, M. et al., 2013. Responses of ecosystem carbon cycle to experimental warming: a meta-analysis. *Ecology*, 94(3): 726-738.
- Luan, J.W. et al., 2014. Different effects of warming and cooling on the decomposition of soil organic matter in warm-temperate oak forests: a reciprocal translocation experiment. *Biogeochemistry*, 121(3): 551-564.
- Luo, C.Y. et al., 2010. Effect of warming and grazing on litter mass loss and temperature sensitivity of litter and dung mass loss on the Tibetan plateau. *Global change biology*, 16(5): 1606-1617.
- Luo, T.X., Luo, J. and Pan, Y., 2005. Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau. *Oecologia*, 142(2): 261-273.
- Luo, Y.Q., Sherry, R., Zhou, X.H. and Wan, S.Q., 2009. Terrestrial carbon-cycle feedback to climate warming: experimental evidence on plant regulation and impacts of biofuel feedstock harvest. *Gcb Bioenergy*, 1(1): 62-74.
- Luo, Y.Q., Wan, S.Q., Hui, D.F. and Wallace, L.L., 2001. Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 413(6856): 622-625.
- Mayle, F.E. and Cwynar, L.C., 1995. Impact of the Younger Dryas Cooling Event Upon Lowland Vegetation of Maritime Canada. *Ecol Monogr*, 65(2): 129-154.
- Melillo, J.M. et al., 2002. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 298(5601): 2173-2176.
- Mikan, C.J., Schimel, J.P. and Doyle, A.P., 2002. Temperature controls of microbial respiration in arctic tundra soils above and below freezing. *Soil Biol Biochem*, 34(11): 1785-1795.
- Mills, R.T.E., Gavazov, K.S., Spiegelberger, T., Johnson, D. and Buttler, A., 2014. Diminished soil functions occur under simulated climate change in a sup-alpine pasture, but heterotrophic temperature sensitivity indicates microbial resilience. *Science of The Total Environment*, 473-474: 465-472.
- Monson, R.K. et al., 2006. Winter forest soil respiration controlled by climate and

- microbial community composition. *Nature*, 439(7077): 711-714.
- Niu, S.L. et al., 2012. Thermal optimality of net ecosystem exchange of carbon dioxide and underlying mechanisms. *New Phytol*, 194(3): 775-783.
- Oechel, W.C. et al., 2000. Acclimation of ecosystem CO₂ exchange in the Alaskan Arctic in response to decadal climate warming. *Nature*, 406(6799): 978-981.
- Ohtsuka, T. et al., 2008. Soil organic carbon pools in alpine to nival zones along an altitudinal gradient (4400–5300m) on the Tibetan Plateau. *Polar Science*, 2(4): 277-285.
- Paz-Ferreiro, J., Medina-Roldán, E., Ostle, N.J., McNamara, N.P. and Bardgett, R.D., 2012. Grazing increases the temperature sensitivity of soil organic matter decomposition in a temperate grassland. *Environmental Research Letters*, 7(1): 014027.
- Peichl, M., Carton, O. and Kiely, G., 2012. Management and climate effects on carbon dioxide and energy exchanges in a maritime grassland. *Agriculture, ecosystems & environment*, 158: 132-146.
- Peng, S.S., Piao, S.L., Wang, T., Sun, J.Y. and Shen, Z.H., 2009. Temperature sensitivity of soil respiration in different ecosystems in China. *Soil Biol Biochem*, 41(5): 1008-1014.
- Pepin, N. et al., 2015. Elevation-dependent warming in mountain regions of the world. *Nature Climate Change*, 5(5): 424-430.
- Polley, H.W., Frank, A.B., Sanabria, J. and Phillips, R.L., 2008. Interannual variability in carbon dioxide fluxes and flux-climate relationships on grazed and ungrazed northern mixed-grass prairie. *Global change biology*, 14(7): 1620-1632.
- Qi, Y. and Xu, M., 2001. Separating the effects of moisture and temperature on soil CO₂ efflux in a coniferous forest in the Sierra Nevada mountains. *Plant and Soil*, 237(1): 15-23.
- Raich, J.W., Russell, A.E., Kitayama, K., Parton, W.J. and Vitousek, P.M., 2006. Temperature influences carbon accumulation in moist tropical forests. *Ecology*, 87(1): 76-87.
- Raiesi, F. and Asadi, E., 2006. Soil microbial activity and litter turnover in native

- grazed and ungrazed rangelands in a semiarid ecosystem. *Biol Fert Soils*, 43(1): 76-82.
- Rayment, M.B. and Jarvis, P.G., 2000. Temporal and spatial variation of soil CO₂ efflux in a Canadian boreal forest. *Soil Biol Biochem*, 32(1): 35-45.
- Reich, P.B. et al., 2006. Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO₂. *Nature*, 440(7086): 922-925.
- Reichstein, M., Subke, J.A., Angeli, A.C. and Tenhunen, J.D., 2005. Does the temperature sensitivity of decomposition of soil organic matter depend upon water content, soil horizon, or incubation time? *Global Change Biol*, 11(10): 1754-1767.
- Reichstein, M. et al., 2002. Severe drought effects on ecosystem CO₂ and H₂O fluxes at three Mediterranean evergreen sites: revision of current hypotheses? *Global Change Biol*, 8(10): 999-1017.
- Rodeghiero, M. and Cescatti, A., 2005. Main determinants of forest soil respiration along an elevation/temperature gradient in the Italian Alps. *Global Change Biol*, 11(7): 1024-1041.
- Rustad, L. et al., 2001. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 126(4): 543-562.
- Saito, M., Kato, T. and Tang, Y., 2009. Temperature controls ecosystem CO₂ exchange of an alpine meadow on the northeastern Tibetan Plateau. *Global change biology*, 15(1): 221-228.
- Sardans, J., Penuelas, J., Estiarte, M. and Prieto, P., 2008. Warming and drought alter C and N concentration, allocation and accumulation in a Mediterranean shrubland. *Global change biology*, 14(10): 2304-2316.
- Schimel, D.S. et al., 1996. Climate and nitrogen controls on the geography and timescales of terrestrial biogeochemical cycling. *Global Biogeochem Cy*, 10(4): 677-692.
- Schmitt, A., Pausch, J. and Kuzyakov, Y., 2013. Effect of clipping and shading on C allocation and fluxes in soil under ryegrass and alfalfa estimated by C-14 labelling. *Applied Soil Ecology*, 64: 228-236.

- Shaw, M.R. and Harte, J., 2001. Response of nitrogen cycling to simulated climate change: differential responses along a subalpine ecotone. *Global change biology*, 7(2): 193-210.
- Shi, X.-M. et al., 2013. Grazing exclusion decreases soil organic C storage at an alpine grassland of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecological Engineering*, 57: 183-187.
- Sjögersten, S., van der Wal, R. and Woodin, S.J., 2012. Impacts of Grazing and Climate Warming on C Pools and Decomposition Rates in Arctic Environments. *Ecosystems*, 15(3): 349-362.
- Song, W.M. et al., 2015. Simulated rain addition modifies diurnal patterns and temperature sensitivities of autotrophic and heterotrophic soil respiration in an arid desert ecosystem. *Soil Biol Biochem*, 82: 143-152.
- Song, X. et al., 2009. Driving forces behind land use and cover change in the Qinghai-Tibetan Plateau: a case study of the source region of the Yellow River, Qinghai Province, China. *Environmental Earth Sciences*, 59(4): 793-801.
- Suseela, V., Conant, R.T., Wallenstein, M.D. and Dukes, J.S., 2012. Effects of soil moisture on the temperature sensitivity of heterotrophic respiration vary seasonally in an old-field climate change experiment. *Global change biology*, 18(1): 336-348.
- Tanentzap, A.J. and Coomes, D.A., 2012. Carbon storage in terrestrial ecosystems: do browsing and grazing herbivores matter? *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 87(1): 72-94.
- Tucker, C.L., Bell, J., Pendall, E. and Ogle, K., 2013. Does declining carbon-use efficiency explain thermal acclimation of soil respiration with warming? *Global change biology*, 19(1): 252-263.
- Valentini, R. et al., 2000. Respiration as the main determinant of carbon balance in European forests. *Nature*, 404(6780): 861-865.
- Wagle, P. and Kakani, V.G., 2014. Confounding Effects of Soil Moisture on the Relationship Between Ecosystem Respiration and Soil Temperature in Switchgrass. *Bioenergy Research*, 7(3): 789-798.
- Wan, S. and Luo, Y., 2003a. Substrate regulation of soil respiration in a tallgrass

- prairie: Results of a clipping and shading experiment. *Global Biogeochemical Cycles*, 17(2): n/a-n/a.
- Wan, S.Q., Hui, D.F., Wallace, L. and Luo, Y.Q., 2005. Direct and indirect effects of experimental warming on ecosystem carbon processes in a tallgrass prairie. *Global Biogeochemical Cycles*, 19(2).
- Wan, S.Q. and Luo, Y.Q., 2003b. Substrate regulation of soil respiration in a tallgrass prairie: Results of a clipping and shading experiment. *Global Biogeochem Cy*, 17(2).
- Wang, W. and Fang, J., 2009. Soil respiration and human effects on global grasslands. *Global and Planetary Change*, 67(1-2): 20-28.
- Wang, X. et al., 2014. Soil respiration under climate warming: differential response of heterotrophic and autotrophic respiration. *Global change biology*, 20(10): 3229-37.
- Wang, Z., Luo, T.X., Li, R.C., Tang, Y.H. and Du, M.Y., 2013. Causes for the unimodal pattern of biomass and productivity in alpine grasslands along a large altitudinal gradient in semi-arid regions. *J Veg Sci*, 24(1): 189-201.
- Wei, D. et al., 2012a. Responses of CO₂, CH₄ and N₂O fluxes to livestock enclosure in an alpine steppe on the Tibetan Plateau, China. *Plant and Soil*, 359(1-2): 45-55.
- Wei, D. et al., 2012b. Responses of CO₂, CH₄ and N₂O fluxes to livestock enclosure in an alpine steppe on the Tibetan Plateau, China. *Plant Soil*, 359(1-2): 45-55.
- Wei, D., Xu, R., Liu, Y., Wang, Y. and Wang, Y., 2014. Three-year study of CO₂ efflux and CH₄/N₂O fluxes at an alpine steppe site on the central Tibetan Plateau and their responses to simulated N deposition. *Geoderma*, 232-234: 88-96.
- Welker, J.M., Fahnestock, J.T., Henry, G.H.R., O'Dea, K.W. and Chimner, R.A., 2004. CO₂ exchange in three Canadian High Arctic ecosystems: response to long-term experimental warming. *Global change biology*, 10(12): 1981-1995.
- Wohlfahrt, G. et al., 2008. Biotic, abiotic, and management controls on the net ecosystem CO₂ exchange of European mountain grassland ecosystems. *Ecosystems*, 11(8): 1338-1351.
- Wu, G.-L., Du, G.-Z., Liu, Z.-H. and Thirgood, S., 2008. Effect of fencing and grazing on a Kobresia-dominated meadow in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Plant and Soil*, 319(1-2): 115-126.

- Wu, G.-L., Liu, Z.-H., Zhang, L., Chen, J.-M. and Hu, T.-M., 2010a. Long-term fencing improved soil properties and soil organic carbon storage in an alpine swamp meadow of western China. *Plant and Soil*, 332(1-2): 331-337.
- Wu, G.-L., Liu, Z.-H., Zhang, L., Hu, T.-M. and Chen, J.-M., 2010b. Effects of artificial grassland establishment on soil nutrients and carbon properties in a black-soil-type degraded grassland. *Plant and soil*, 333(1-2): 469-479.
- Wu, Z., Dijkstra, P., Koch, G.W., Penuelas, J. and Hungate, B.A., 2011a. Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta - analysis of experimental manipulation. *Global change biology*, 17(2): 927-942.
- Wu, Z., Koch, G.W., Dijkstra, P., Bowker, M.A. and Hungate, B.A., 2011b. Responses of ecosystem carbon cycling to climate change treatments along an elevation gradient. *Ecosystems*, 14(7): 1066-1080.
- Wu, Z.T., Dijkstra, P., Koch, G.W. and Hungate, B.A., 2012. Biogeochemical and ecological feedbacks in grassland responses to warming. *Nature Climate Change*, 2(6): 458-461.
- Xu, M. and Qi, Y., 2001a. Spatial and seasonal variations of Q(10) determined by soil respiration measurements at a Sierra Nevadan forest. *Global Biogeochem Cy*, 15(3): 687-696.
- Xu, M. and Qi, Y., 2001b. Spatial and seasonal variations of Q10 determined by soil respiration measurements at a Sierra Nevadan Forest. *Global Biogeochemical Cycles*, 15(3): 687-696.
- Yan, L.M., Chen, S.P., Huang, J.H. and Lin, G.H., 2010. Differential responses of auto- and heterotrophic soil respiration to water and nitrogen addition in a semiarid temperate steppe. *Global change biology*, 16(8): 2345-2357.
- Yang, K. et al., 2014. Recent climate changes over the Tibetan Plateau and their impacts on energy and water cycle: A review. *Global and Planetary Change*, 112(0): 79-91.
- Yang, Y.H. et al., 2008. Storage, patterns and controls of soil organic carbon in the Tibetan grasslands. *Global change biology*, 14(7): 1592-1599.
- Yates, C.J., Norton, D.A. and Hobbs, R.J., 2000. Grazing effects on plant cover, soil

and microclimate in fragmented woodlands in south-western Australia: implications for restoration. *Austral Ecol*, 25(1): 36-47.

Yuste, J.C., Janssens, I.A., Carrara, A. and Ceulemans, R., 2004. Annual Q(10) of soil respiration reflects plant phenological patterns as well as temperature sensitivity. *Global change biology*, 10(2): 161-169.

Zhang, X.-Z., Shen, Z.-X. and Fu, G., 2015. A meta-analysis of the effects of experimental warming on soil carbon and nitrogen dynamics on the Tibetan Plateau. *Applied Soil Ecology*, 87: 32-38.

Zhao, J., Luo, T., Li, R., Li, X. and Tian, L., 2016. Grazing effect on growing season ecosystem respiration and its temperature sensitivity in alpine grasslands along a large altitudinal gradient on the central Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 218-219: 114-121.

Zheng, Z.-M. et al., 2009. Temperature sensitivity of soil respiration is affected by prevailing climatic conditions and soil organic carbon content: A trans-China based case study. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(7): 1531-1540.

Zhou, X., Wan, S.Q. and Luo, Y.Q., 2007. Source components and interannual variability of soil CO₂ efflux under experimental warming and clipping in a grassland ecosystem. *Global change biology*, 13(4): 761-775.

Zhou, X.H., Sherry, R.A., An, Y., Wallace, L.L. and Luo, Y.Q., 2006. Main and interactive effects of warming, clipping, and doubled precipitation on soil CO₂ efflux in a grassland ecosystem. *Global Biogeochemical Cycles*, 20(1).

Zhu, X. et al., 2015. Effects of warming, grazing/cutting and nitrogen fertilization on greenhouse gas fluxes during growing seasons in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 214: 506-514.

Zong, N. et al., 2013. Responses of ecosystem CO₂ fluxes to short-term experimental warming and nitrogen enrichment in an alpine meadow, Northern Tibet Plateau. *The Scientific World Journal*, 2013.

作者简介

赵景学，男，汉族，1985年生，甘肃会宁人

主要学习经历：

2004.09-2008.06 中国地质大学（武汉），计算机科学与技术专业 工学学士
2008.09-2011.06 兰州大学，动物营养与饲料科学 农学硕士
2011.09-2016.06 中国科学院青藏高原研究所，自然地理专业 博士研究生

博士期间撰写的学术论文和发明专利：

1. 发表论文

Zhao J.X, Luo T.X[#], Li R.C, Li X, Tian L.H. Grazing effect on growing season ecosystem respiration and its temperature sensitivity in alpine grasslands along a large altitudinal gradient on the central Tibetan Plateau, *Agriculture and Forest Meteorology*, 2016, 218-219: 114-121

Li R.C, Luo, T.X[#], Molg, T, **Zhao J.X**, Li X, Cui, X.Y, Du, M.Y, Tang, Y.H. Leaf unfolding of Tibetan alpine meadows captures the arrival of monsoon rainfall, *Scientific reports*, 2016, 6: 20985

2. 发明专利

赵景学，罗天祥，一种自动模拟大气降水增加的装置，2014.08.06，中国，ZL201420084359.7

赵景学，罗天祥，一种用于垫状植物的测量装置，2015.01.21，中国，ZL201420512708.0

致谢

在本论文即将完成之际，回首往昔，博士求学这五年的点滴历历在目，感慨万千。这些年为了取得博士论文所需的观测数据，曾多次驻扎在当雄和纳木错，体会过夏天的烈日和雷雨、冬季的暴雪和狂风，艰苦的日子虽然难捱，却都已是过眼烟云。至今能熟记于心的，仍然是念青唐古拉山顶初升的太阳，透过了薄雾，放着耀眼的光芒，暖暖的很是幸福。然而，这一切都成为回忆，也将成为我人生中最重要的一笔财富。在这五年时间里，我要向那些曾经给予我帮助和支持的人致以诚挚的问候和衷心的感谢！

首先，我要衷心的感谢我的导师罗天祥研究员。罗老师严谨踏实的科研态度、求实创新的科研作风以及孜孜以求的科研精神，使我感受到了作为一个科研工作者基本的素质，让我终生受益。在我博士期间，从最初的论文选题和实验设计，到最后的数据分析、学术和毕业论文的撰写，都得到了罗老师悉心的指导，才使得本论文得以顺利完成。

感谢日本国立农业环境技术研究所杜明远研究员为研究提供气象资料数据。感谢兰州大学尚占环教授和西北农林科技大学武高林副研究员在论文写作和数据分析中给我很好的建议。感谢西藏农牧科学院草原研究所曲广鹏副研究员和张成福副研究员在当雄野外调查和生活上对我的帮助；感谢中国科学院青藏高原研究所拉萨部和纳木错站的工作人员在野外工作中提供的帮助。感谢青藏所所有给予我帮助和指导过我的老师，特别要感谢研究生部吴薇老师和甄晓林老师在平时的学习和生活中的关怀和帮助。

感谢刘永稳在学习上所给予的帮助，你适时的鼓励和鞭策助我度过了科研最低谷的时期，和你的每一次讨论都让我受益匪浅；感谢刘雯雯在生活上的帮助和安慰；感谢魏达在论文写作和修改上的帮助；感谢耿晓东陪我看生活中的各种靓丽风景；感谢赵政、落色、平多、陈晓鹏、张涛在野外工作和样品处理分析等方面提供的帮助。感谢搭在念青唐古拉山的红色小帐篷，你曾给过我的温暖，我至今难忘。

另外，感谢课题组张林、魏海霞、李瑞成、王忠、刘新圣、沈维、俞洁辉、邓昭衡、李翔等，大家一起走过的岁月，永远难忘。感谢舍友张治国和杨时海，

和你们相处的过程中我得到了很多快乐。

最后，感谢我的父母、兄嫂和妹妹，我能够顺利完成学业，离不开你们的无私奉献。感谢我可爱的小侄子和刚出生的小侄女，是你们让我感到了生命的宝贵和生活的乐趣；感谢我的爱人田莉华，八年来，我们携手走过，是你激励我不断进步，不断追求更高的目标。你们的支持是我的坚实后盾，也是我不断向前的动力。

感谢所有帮助过和关心我的人，祝你们一生幸福、快乐！

赵景学

2016-6-1，北京

中国科学院青藏高原研究所