

# 青藏高原高寒草甸不同海拔梯度上增温和优势植物物种去除对生态系统碳通量的影响

王安阔<sup>1,2</sup> 王妮<sup>1,†</sup> 曾辉<sup>2</sup>

1. 北京大学城市与环境学院生态学系, 北京 100871; 2. 北京大学深圳研究生院城市与设计学院, 深圳 518055;

† 通信作者, E-mail: wangw@urban.pku.edu.cn

**摘要** 在青藏高原高寒草甸的两个海拔梯度(3200 m和4000 m)上开展实验, 研究增温和优势植物物种去除对净生态系统CO<sub>2</sub>交换量(NEE)、生态系统呼吸(ER)和生态系统总初级生产力(GEP)的影响。结果表明: 在2017年生长季, 两个海拔的GEP均高于ER, 表明这两个生态系统在生长季均表现为碳汇。低海拔(3200 m)的增温对生态系统C通量没有显著的作用, 原因可能是增温引起的水分限制。在较湿润的高海拔(4000 m)地区, 增温显著提高了生态系统C通量, 平均而言, 增温引起的GEP增加量(2.30 mg CO<sub>2</sub>/(m<sup>2</sup>·s))高于ER(0.62 mg CO<sub>2</sub>/(m<sup>2</sup>·s)), 导致NEE增加。两个海拔优势植物物种的去除对生态系统C通量均没有显著的作用, 原因可能是剩余物种的补偿作用, 因为去除处理对两个海拔的地上生物量(AGB)和地下生物量(BGB)的影响都不显著。增温和优势物种去除对两个海拔生态系统C通量没有显著的交互作用。研究结果揭示土壤湿度在调节高寒草甸生态系统C通量对气候变暖响应方面的重要性, 单一优势植物物种的去除可能不会对物种丰富的生态系统C通量产生较大的影响。

**关键词** 高寒草甸; 增温; 优势物种去除; 海拔梯度; 生态系统碳通量

## Responses of Ecosystem Carbon Fluxes to Warming and Dominant Species Removal along Elevational Gradients in the Alpine Meadow on the Tibetan Plateau

WANG Ankuo<sup>1,2</sup>, WANG Wei<sup>1,†</sup>, ZENG Hui<sup>2</sup>

1. Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871; 2. School of Urban Planning and Design, Shenzhen Graduate School, Peking University, Shenzhen 518055; † Corresponding author, E-mail: wangw@urban.pku.edu.cn

**Abstract** Experiments were conducted to investigate the effects of warming and dominant plant species removal on net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange (NEE), ecosystem respiration (ER) and gross ecosystem production (GEP) along elevational gradients (3200 m and 4000 m) in the alpine meadow on the Tibetan Plateau. The results showed that GEP was higher than ER at both elevations, indicating that both ecosystems were a net C sink during the growing season in 2017. At a lower elevation (3200 m), warming did not have a significant effect on ecosystem C flux due to water limitation caused by warming. At a wetter high elevation (4000 m), warming significantly stimulated ecosystem C fluxes, on average, the warming-induced increase in GEP (2.30 mg CO<sub>2</sub>/(m<sup>2</sup>·s)) was higher than that in ER (0.62 mg CO<sub>2</sub>/(m<sup>2</sup>·s)), leading to an increase in NEE. Dominant plant species removal did not have a significant effect on ecosystem C flux at either elevations, probably due to the compensatory effects of the remaining species, because the removal on above ground biomass (AGB) or below ground biomass (BGB) was not significant at both elevations. There was no significant interaction between warming and dominant species removal on the ecosystem C fluxes at either elevations. The results reveal the importance of soil moisture in mediating the response of ecosystem C flux to climate warming in alpine meadow ecosystems, and removal of a single dominant

国家自然科学基金(3163000092, 31670325)和国家重点基础研究发展计划(2016YFC0500701)资助

收稿日期: 2018-03-01; 修回日期: 2018-03-29; 网络出版日期: 2019-02-28

plant species may not have a significant impact on ecosystem C flux in species-rich regions.

**Key words** alpine meadow; warming; dominant species removal; elevational gradients; ecosystem carbon fluxes

预计到本世纪末, 温室气体排放将使全球平均温度提高 1.5~2.2°C<sup>[1]</sup>。温度是生态系统过程的主要驱动因素之一, 未来全球温度升高可能会改变生态系统的碳平衡, 进而对全球气候变化产生积极或消极的反馈<sup>[1-3]</sup>。由于陆地碳储量的变化可能会影响气候变化的速度, 所以了解陆地碳平衡对气候变化的响应非常重要<sup>[4]</sup>。陆地生态系统与大气 CO<sub>2</sub> 的交换依赖于光合作用、呼吸作用和有机质分解的平衡<sup>[5]</sup>。陆地生态系统 CO<sub>2</sub> 通量用净生态系统 CO<sub>2</sub> 交换量(net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange, NEE)表示, 定义为生态系统总初级生产力(gross ecosystem production, GEP)与生态系统呼吸(ecosystem respiration, ER)之间的差值。

以往的研究发现, NEE对增温的响应是不一致的, 这是由于不同生态系统中的光合作用和呼吸作用的温度敏感性不同<sup>[6]</sup>。一项整合了全球 85 个增温实验的 meta 分析结果表明: 增温同时提高光合作用和呼吸作用, 但对 NEE 没有显著影响<sup>[7]</sup>。近期在青藏高原高寒草甸的两个增温实验均发现增温对 GEP 的刺激高于 ER, 导致 NEE 增加<sup>[8-9]</sup>。

当前, 人类活动正以前所未有的速度和规模改变植物群落的组成<sup>[10]</sup>。群落中优势植物物种的功能特征对生态系统功能有相对更大的影响, 所以预计优势植物物种的去除会对生态系统功能产生较大的影响。以往有关优势种去除对生态系统功能影响的研究集中在初级生产力上<sup>[11]</sup>, 本研究则侧重于人类活动造成的优势植物物种丧失对生态系统 C 通量的影响。

在低温下, 有机质分解的速率低于初级生产力<sup>[12]</sup>, 所以高山生态系统蕴藏着大量的土壤有机碳<sup>[13]</sup>。同时, 高山生态系统被认为是最敏感且最易受气候变化影响的生态系统<sup>[14]</sup>。因此, 澄清气候变化对高山生态系统碳动态的影响对预测未来全球气候变化的生态后果具有重要意义。然而, 我们对高山生态系统的碳动态对增温及植物群落组成改变(尤其是沿海拔梯度的变化)的响应仍然没有清晰的认识, 限制了我们未来气候变化以及人类活动对陆地生态系统 C 循环影响的预测。同时, 在自然的海拔梯度上, 气候和植物群落在较短的地理距离上有很大的变化, 是研究气候和植物对生态系统过程长期影

响的理想区域<sup>[15]</sup>。

为了填补目前研究的不足, 我们在青藏高原高寒草甸沿着海拔梯度设置增温和优势植物物种去除的实验。青藏高原是“地球的第三极”, 是碳动态研究的理想地区<sup>[16-17]</sup>。在过去的半个世纪里, 青藏高原经历了明显的变暖过程<sup>[18]</sup>, 是对全球气候变化最敏感的地区之一<sup>[19]</sup>。我们的目的是研究不同海拔梯度上高山生态系统的碳通量对未来气候变暖与植物物种多样性损失的响应。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地点

研究地点位于青藏高原东北部的海北高寒草甸生态系统研究站(37°37'N, 101°12'E, 海拔 3215 m)。该地区属于典型的高原大陆性气候, 夏季和冬季分别受东南季风和西伯利亚寒流影响。1983—2013 年, 年平均气温和年降水量分别是 1.1°C 和 485 mm, 大约 80% 的年降水量集中在 5—9 月的植物生长季节。土壤为草毡寒冻锥形土(即高寒草甸土)。我们设置了两个海拔梯度: 3200 m (37°37'N, 101°18'E) 和 4000 m (37°42'N, 101°22'E)。两个海拔样地在地形、坡度、土壤类型、植物生活型和水文条件方面相对一致。3200 m 样地的优势种为异针茅(*Stipa aliena*)、冷地早熟禾(*Poa crymophila*)、美丽风毛菊(*Saussurea superba*)和柔软紫菀(*Aster flaccidus*)(相对盖度分别为 18%, 17%, 11% 和 10%)。4000 m 样地的优势种为小嵩草(*Kobresia pygmaea*)、青海棘豆(*Oxytropis qinghaiensis*)、矮嵩草(*Kobresia humilis*)和钉柱委陵菜(*Potentilla saundersiana*)(相对盖度分别为 33%, 21%, 12% 和 19%)。3200 m 和 4000 m 样地的 0~10 cm 土壤 pH 分别为 7.37 和 6.58, 黏粒含量分别为 9.05% 和 9.21%。

### 1.2 实验设计

实验采用双因素(增温和优势植物物种去除)随机分组设计, 共 4 种处理: 对照(AC)、增温不去除(WC)、对照去除(AR)和增温去除(WR)(其中, W=warming, A=ambient, R=removal, C=control)。每种处理在每个样点内随机分配, 每种处理组合重复 4 次, 共计 16 个样方。每个小区的面积是 2 m×2 m, 相邻的样点之间的距离是 3 m。

2014年7月,我们将选取的两个海拔样地用围栏围起来。增温方式是OTC(open top chamber)增温,2015年5月安装增温装置。优势植物物种去除分别在2014年7月和8月以及2015,2016和2017年的6月份进行,两个海拔样地去除的优势种分别是异针茅(*Stipa aliena*)和小嵩草(*Kobresia pygmaea*)。去除方法是,首先贴近地面剪去地上植物,在余下的部分刷上除草剂<sup>[20-21]</sup>。只有当植物比较密集的时候才刷除草剂,比较稀疏的直接用手拔除。

本文实验是全球联网研究(Rocky Mountains, USA; Mt Suorooaivi, Sweden; Tibetan Plateau, China; Andes Mountains, Patagonia 等)的一部分,实验设计方法都是一致的。

### 1.3 净生态系统碳交换量(NEE)测量

使用Li-COR 7500A CO<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>O分析仪(LI-7500, Li-Cor Inc.)在长×宽×高为1.30 m×1.10 m×1.15 m的聚乙烯室内(用塑料管搭建架子后,附上聚乙烯塑料)分别测量2017年生长季6,7和8月中旬的NEE。聚乙烯材料能透过92%的光合有效辐射,同时也能阻挡红外辐射。我们用支架将CO<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>O传感器安置在待测样地中心,并在传感器四周安置4个小风扇,传感器大致位于聚乙烯室的中心。将一个非常小的光合有效辐射(photosynthetically active radiation, PAR)传感器粘到CO<sub>2</sub>/H<sub>2</sub>O传感器的顶部,并在室内放置一个空气温度传感器。在测量期间用长条状的沙袋压住聚乙烯塑料室的底部,以便密封。根据下列公式计算NEE(单位为mg CO<sub>2</sub>/(m<sup>2</sup>·s)):

$$NEE = dCO_2/dt \times (P/[R(273.15+T)]V)/A/44/1000,$$

其中,  $dCO_2/dt$  表示室内CO<sub>2</sub>浓度在120 s内随时间变化的斜率( $\mu\text{mol}/(\text{mol} \cdot \text{s})$ ),  $P$ 是大气压强(kPa),  $R$ 是气体常数( $8.314 \text{ kPa} \cdot \text{m}^3/(\text{K} \cdot \text{mol})$ ),  $T$ 是室内空气温度(°C),  $V$ 是聚乙烯室的体积(m<sup>3</sup>),  $A$ 是聚乙烯室的下表面积(m<sup>2</sup>)。我们只使用在开始测量30 s后120 s内的数据,以保证数据质量。NEE测量结束后,将聚乙烯室打开,让室内外的空气流通一下,确保室内的温湿度等与室外一致,然后用遮光布盖住,继续测量,此时测定的是ER。我们只在晴朗天气(PAR>1700)下测量NEE,以便比较不同海拔的NEE。

### 1.4 土壤温湿度和地下生物量测量

在每个实验样点的NEE测量结束时,使用温湿度传感器(WET-2 sensor, Delta-T Devices Ltd., UK)测量3次土壤5 cm处的温湿度。我们在2017年8月

中旬(最后一次NEE测量完后)采集每个样方0.25 m×0.25 m区域内的地上植物,65°C烘干至质量恒定并称量,代表地上生物量(above ground biomass, AGB)。在剪去地上植物的区域内,用螺旋钻随机采集0~10 cm深度的3个土壤样品(直径5 cm),将同一深度的样品混合,冲洗根部土壤,烘干至质量恒定并称量,代表地下生物量(below ground biomass, BGB)。

### 1.5 数据处理

采用重复测量方差分析,检验生长季不同海拔样地上增温和优势植物物种去除对土壤温湿度、NEE、ER和GEP的影响,组间因素是增温和优势植物物种去除,组内因素是测量的时间。采用三因素方差分析,检验海拔、增温和优势植物物种去除对NEE、ER、GEP、AGB和BGB的主效应和交互效应。用线性回归检验生态系统C通量和非生物因子(土壤温度和土壤湿度)及生物因子(地上、地下生物量)的关系。统计分析用SPSS 21.0,用Sigma Plot 12.5软件作图。

## 2 结果

### 2.1 土壤温湿度

2017年生长季两个海拔(3200 m和4000 m)土壤5 cm(AC)的平均温度分别是21.64°C和16.37°C,平均湿度分别是24.26%和39.41%(图1和2)。增温显著提高生长季土壤温度( $p < 0.05$ ,图1(a)和(c)),其中增温在3200 m和4000 m分别提高土壤温度1.88°C和2.24°C(图2(a)和(c))。同时,增温显著降低生长季土壤湿度( $p < 0.05$ ,图1(b)和(d)),其中增温在3200 m和4000 m分别降低土壤湿度5.54%和5.21%(图2(b)和(d))。两个海拔的优势植物物种去除对土壤温湿度均没有显著的影响( $p > 0.05$ ,图1(a)和(c),表1)。

### 2.2 增温和优势植物物种去除对不同海拔生态系统碳通量的影响

两个海拔不同处理下的NEE在生长季均呈上升趋势,且均表现出碳汇的功能(图3(a)和(d))。两个海拔的增温对NEE的影响是相反的,使得3200 m的NEE降低14.61% ( $p > 0.05$ ,图3(a)和4(a)),但使得4000 m的NEE增加53.61% ( $p < 0.05$ ,图3(d)和4(d))。优势物种去除对两个海拔的NEE影响也是相反的,使得3200 m的NEE降低13.67% ( $p > 0.05$ ,图3(a)和4(a)),但使得4000 m的NEE增加33.96% ( $p > 0.05$ ,图3(d)和4(d))。

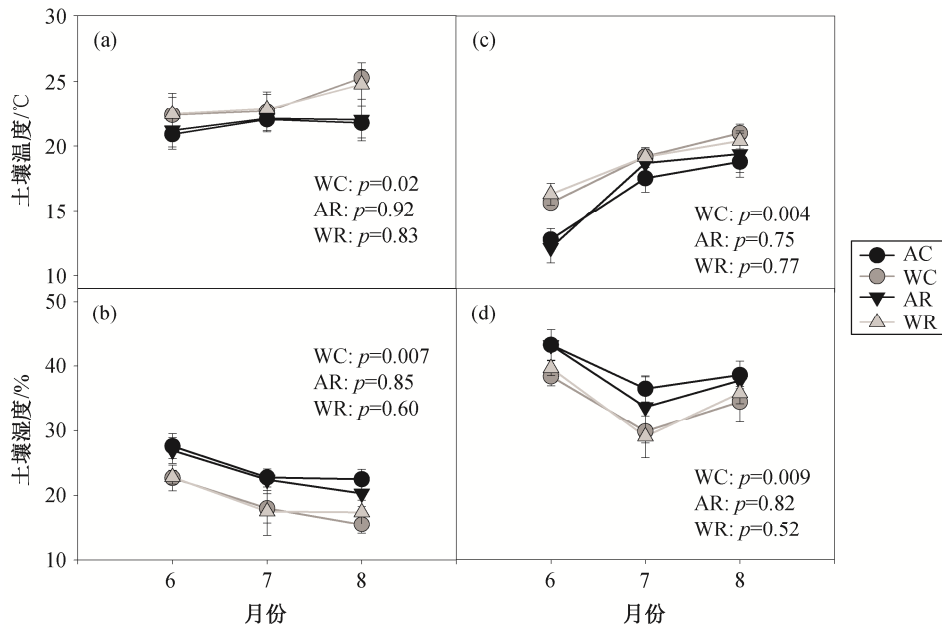
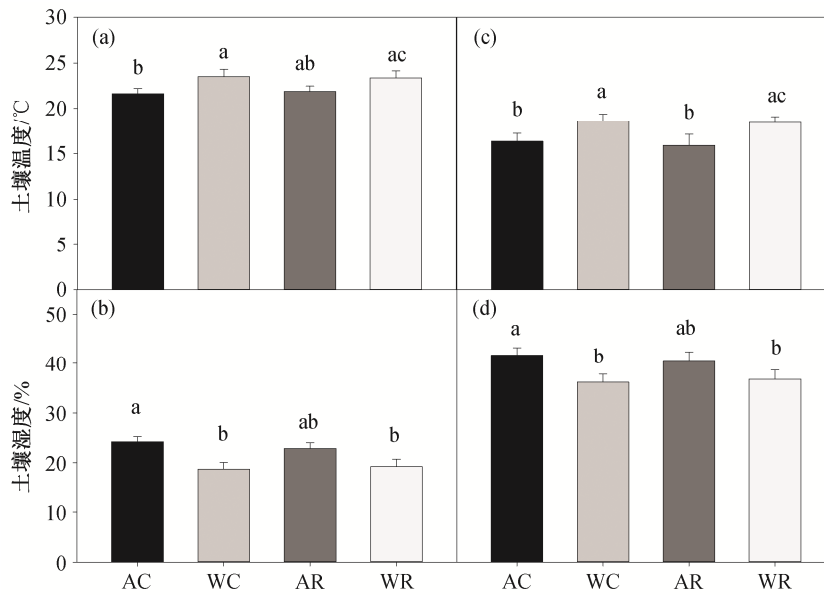


图 1 2017 年生长季增温和优势植物物种去除处理下的海拔 3200 m ((a)和(b))和 4000 m ((c)和(d))的土壤 5 cm 温度和湿度的季节动态(平均值±标准误差)

Fig. 1 Seasonal dynamics of soil temperature and moisture at a depth of 5 cm at 3200 m ((a), (b)) and 4000 m ((c), (d)) during the growing season in 2017 under warming and dominant species removal treatments (mean ± SE)



不同的小写字母代表处理间的差异性( $p < 0.05$ ), 下同

图 2 2017 年生长季增温和优势植物物种去除处理下的海拔 3200 m ((a)和(b))和 4000 m ((c)和(d))的土壤 5 cm 温度和湿度(平均值±标准误差)

Fig. 2 Soil temperature and moisture at a depth of 5 cm at 3200 m ((a), (b)) and 4000 m ((c), (d)) during the growing season in 2017 under warming and dominant species removal treatments (mean ± SE)

两个海拔的增温和优势物种去除均使 ER 提高, 但只在高海拔是统计意义上显著的( $p < 0.05$ , 图 3(b), (e)和图 4(b), (e))。与 NEE 的规律相同, 两个海拔的

增温和优势物种去除对 GEP 的作用也是相反的, 增温和去除均降低 3200 m 的 GEP, 分别使其降低 5.49%和 9.95% ( $p > 0.05$ , 图 3(c)和 4(c))。增温和去

表 1 海拔 3200 m 和 4000 m 的增温(W)、优势植物物种去除(R)、测量日期(D)以及它们之间的交互作用对净生态系统 C 交换量(NEE)、生态系统呼吸(ER)和生态系统总初级生产力(GEP)影响的重复测量方差分析(ANOVA)的 F 值

Table 1 F values of repeated measures analysis of variance (ANOVA) for the effects of warming (W), removal (R), sampling date (D) and their interactions on soil temperature (ST), soil moisture (SM), net ecosystem exchange (NEE), ecosystem respiration (ER) and gross ecosystem production (GEP) at 3200 m and 4000 m

因素	3200 m					4000 m				
	ST	SM	NEE	ER	GEP	ST	SM	NEE	ER	GEP
W	7.35*	10.66**	0.001	1.62	0.73	12.68**	9.74**	12.20**	4.42*	17.85**
R	0.01	0.04	0.03	0.56	0.05	0.11	0.05	3.49	0.02	3.00
D	2.09	19.96***	3.13	1.21	2.91	69.90***	14.08***	9.22**	2.98*	10.74***
W×R	0.83	0.60	2.10	0.34	2.62	0.09	0.44	0.89	0.28	1.25
W×D	1.09	0.03	0.65	0.05	0.93	3.23	0.30	0.08	0.16	0.13
R×D	0.02	0.01	0.35	0.44	0.38	0.21	0.31	0.13	0.05	0.05
W×R×D	0.03	0.59	2.17	1.60	0.93	1.02	0.01	0.88	0.65	1.61

注: \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ 。

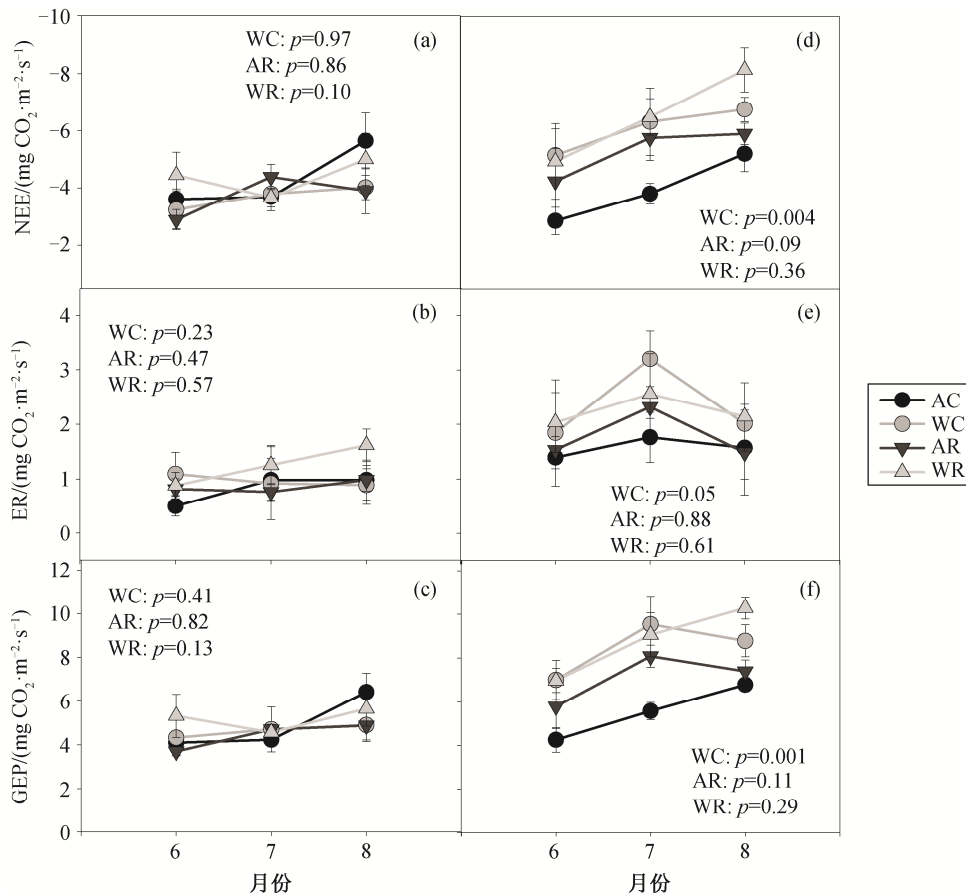


图 3 2017 年生长季增温和优势植物物种去除处理下的海拔 3200 m ((a), (b)和(c))和 4000 m ((d), (e)和(f))的净生态系统 C 交换量(NEE)、生态系统呼吸(ER)和生态系统总初级生产力(GEP)的季节动态(平均值±标准误差)

Fig. 3 Seasonal dynamics of net ecosystem exchange (NEE), ecosystem respiration (ER) and gross ecosystem production (GEP) at 3200 m ((a), (b), (c)) and 4000 m ((d), (e), (f)) during the growing season in 2017 under warming and dominant species removal treatments (mean ± SE)

除都提高 4000 m 的 GEP, 分别使其提高 52.43%和 27.95%, 但只有增温对 GEP 的作用是显著的 ( $p < 0.05$ , 图 3(f)和 4(f))。测量时间只对 4000 m 的 NEE

和 GEP 有显著影响 ( $p < 0.05$ , 表 1), 两个海拔的增温、优势物种去除和测量时间的交互作用对 NEE, ER 和 GEP 都没有显著影响 ( $p > 0.05$ , 表 1)。

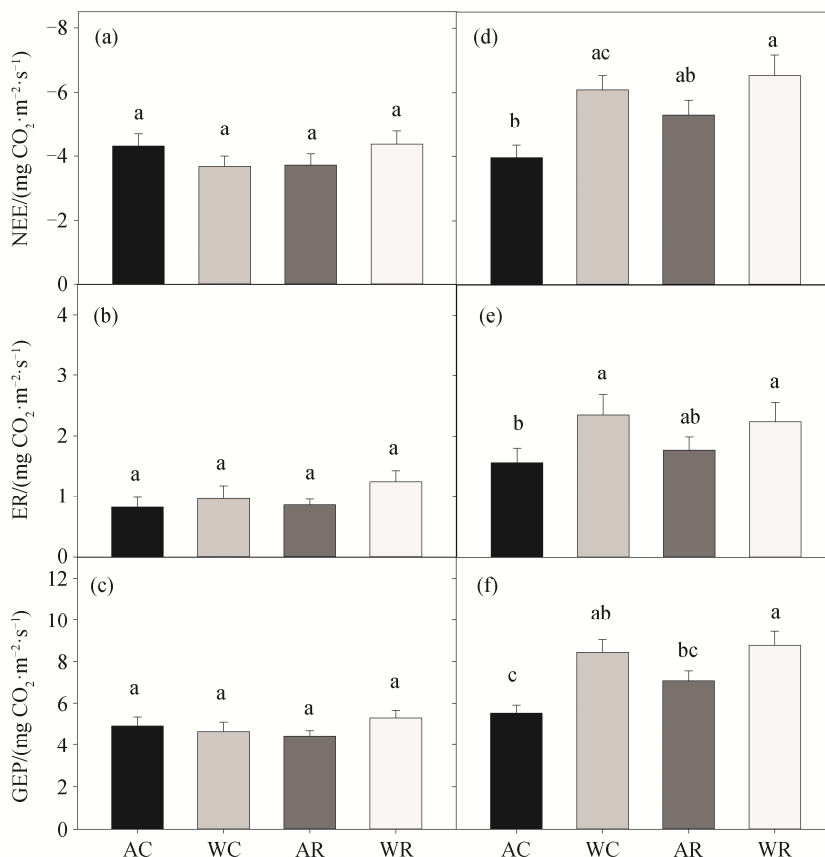


图 4 2017 年生长季增温和优势植物物种去除处理下的海拔 3200 m ((a), (b)和(c))和 4000 m ((d), (e)和(f))的净生态系统 C 交换量(NEE)、生态系统呼吸(ER)和生态系统总初级生产力(GEP)(平均值±标准误差)

Fig. 4 Net ecosystem exchange (NEE), ecosystem respiration (ER) and gross ecosystem production (GEP) at 3200 m ((a), (b), (c)) and 4000 m ((d), (e), (f)) during the growing season in 2017 under warming and dominant species removal treatments (mean ± SE)

我们对两个海拔生长季的平均 NEE, ER 以及 GEP 进行三因素方差分析, 结果表明: 海拔和增温对 NEE, ER 和 GEP 均有显著作用( $p < 0.05$ ), 但优势物种去除对 NEE, ER 和 GEP 均没有显著作用( $p > 0.05$ , 表 2)。同时, 海拔、增温和去除之间的交互作用对 NEE、ER 和 GEP 都没有显著影响( $p > 0.05$ , 表 2)。

### 2.3 增温和优势植物物种去除对 AGB 以及 BGB 的影响

在两个海拔上, 增温均提高了 BGB。3200 m 的优势物种去除几乎没有改变 BGB, 而 4000 m 的去除降低了 BGB。但是, 增温和优势物种去除对 BGB 的影响均不显著( $p > 0.05$ , 图 5(a)和(c))。增温提高了两个海拔的 AGB, 3200 m 的优势种去除降低了 AGB, 但 4000 m 的去除增加了 AGB, 增温和优势物种去除对 AGB 的影响也都不显著( $p > 0.05$ , 图 5(b)和(d))。我们对两个海拔 AGB 和 BGB 进行三因

表 2 海拔(E)、增温(W)、优势植物物种去除(R)及其他之间的交互作用对净生态系统碳交换量(NEE)、生态系统呼吸(ER)和生态系统总初级生产力(GEP)影响的三因素方差分析的 F 值

Table 2 F-values of a three-way ANOVA for the effects of elevation (E), warming (W), dominant species removal (R) and their interactions on net ecosystem exchange (NEE), ecosystem respiration (ER) and gross ecosystem production (GEP)

因素	NEE	ER	GEP	AGB	BGB
E	27.79***	30.99***	66.33***	81.40***	12.56**
W	9.31**	6.01*	16.07**	8.78**	2.16
R	2.93	0.31	2.50	0.30	0.66
E×W	3.10	0.94	4.20	1.06	0.02
E×R	2.35	0.10	1.76	1.25	2.11
W×R	0.12	0.01	0.01	0.30	0.02
E×W×R	3.91	0.59	3.31	0.17	0.19

注: \* $p < 0.05$ , \*\* $p < 0.01$ , \*\*\* $p < 0.001$ 。

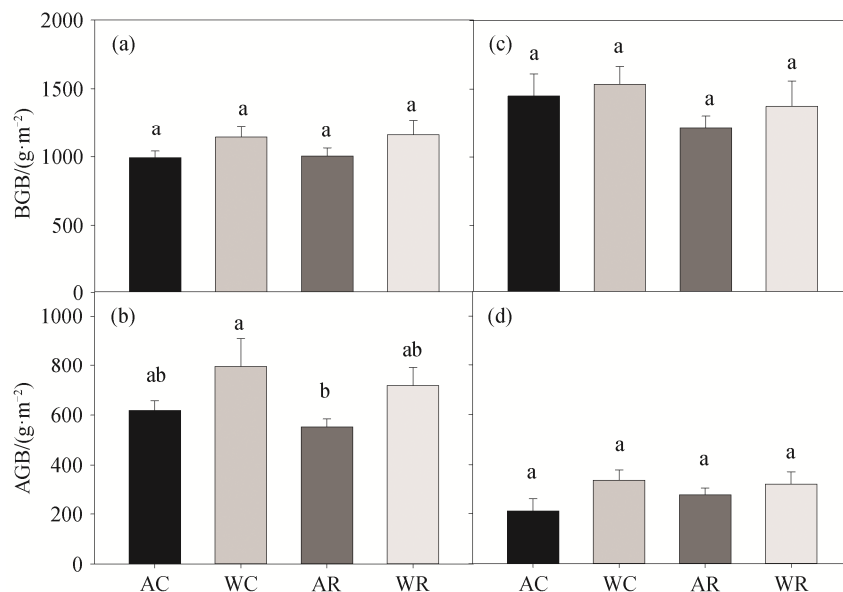


图5 2017年生长季增温和优势植物物种去除处理下的海拔3200 m ((a)和(b))和4000 m ((c)和(d))的地上生物量(AGB)和地下生物量(BGB)(平均值±标准误差)

Fig. 5 Above ground biomass (AGB) and below ground biomass (BGB) at 3200 m ((a), (b)) and 4000 m ((c), (d)) during the growing season in 2017 under warming and dominant species removal treatments (mean ± SE)

素方差分析,发现海拔对AGB和BGB均有显著作用( $p < 0.05$ ),增温只对AGB有显著影响,优势物种去除对AGB和BGB都没有显著作用( $p > 0.05$ ),海拔、增温和去除之间的交互作用对AGB和BGB都没有显著作用( $p > 0.05$ ,表2)。

### 2.4 生态系统碳通量的影响因素分析

2017年生长季,只有高海拔的NEE与土壤温度存在显著的正相关关系( $p < 0.05$ ,图6(a))。两个海拔的NEE均与土壤湿度有显著的相关关系( $p < 0.05$ ,图6(d))。两个海拔的ER与土壤温度都呈显著的正相关关系( $p < 0.05$ ,图6(b)),但与土壤湿度没有显著的相关关系( $p > 0.05$ ,图6(e))。与ER一样,两个海拔的GEP都与土壤温度呈显著的正相关关系( $p < 0.05$ ,图6(c)),而土壤湿度只在海拔4000 m与GEP有显著的相关关系( $p < 0.05$ ,图6(f))。只有高海拔的NEE,ER,GEP和AGB之间存在显著的相关关系( $p < 0.05$ ,图7(a),(b)和(c)),两个海拔的NEE,ER,GEP和BGB之间没有显著的相关关系( $p > 0.05$ ,图7(d),(e)和(f))。

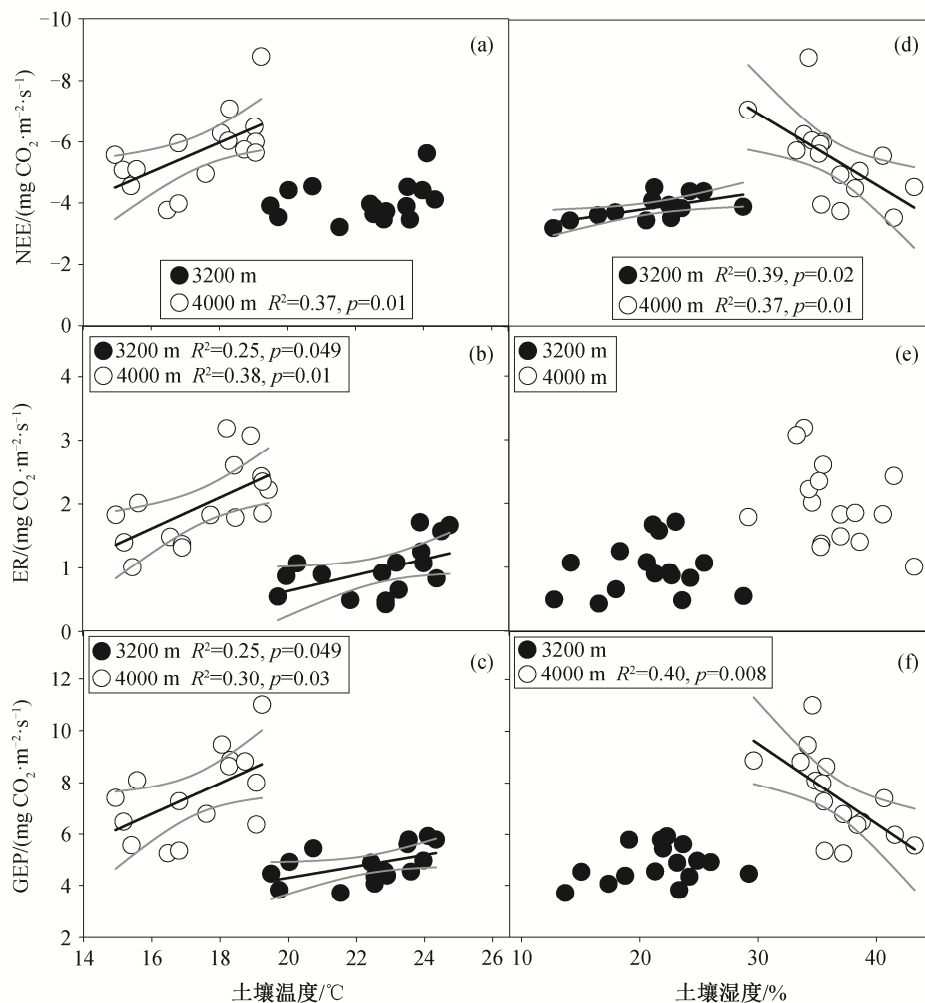
## 3 讨论

### 3.1 增温对不同海拔生态系统碳通量的影响

青藏高原高寒草甸两个不同海拔梯度生长季的GEP都比ER高,表明这两个生态系统在生长季表

现为碳汇(图4(a)和(d))。这一结果与以往对青藏高原高寒草甸的相关研究结果<sup>[8-9,16,22]</sup>一致。低海拔(3200 m)的增温对GEP和ER的刺激几乎相同( $0.30 \text{ mg CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  vs.  $0.27 \text{ mg CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ),所以增温对较低海拔生态系统的NEE没有显著作用。高海拔(4000 m)的增温对GEP的刺激高于ER( $2.30 \text{ mg CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$  vs.  $0.62 \text{ mg CO}_2/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$ ),导致增温提高了较高海拔生态系统的NEE。

增温对生态系统C交换量的影响可能会受到土壤水分状况的调节<sup>[6,23]</sup>。Oberbauer等<sup>[6]</sup>发现,在湿润的苔原地区,增温对GEP的刺激高于ER,因为较高的土壤湿度会限制增温对ER的刺激作用。这表明增温效应受到水分条件的影响。在本研究中,只有高海拔(4000 m)的结果与近期在青藏高原高寒草甸的两个增温实验(海拔分别是4635 m和4500 m)的研究结果<sup>[8-9]</sup>一致,都发现增温对GEP的刺激高于ER,导致NEE增加。这表明增温刺激较高海拔NEE的原因在于,较高海拔拥有较高的土壤湿度,在此环境下,增温对GEP的刺激高于ER。此外,较高海拔的温度较低,温度是主要的限制因子,同时高海拔的土壤温度与NEE正相关(图6(a)),因此高海拔的增温提高了NEE。但是,在低海拔(3200 m),由于增温对GEP和ER的刺激几乎相同,所以NEE对增温没有显著的正响应,甚至反而降低



土壤温度、土壤湿度和生态系统碳通量数据是生长季期间所有样点的平均值, 灰线之间的区域代表 95% 的置信区间, 下同  
**图 6 海拔 3200 m 和 4000 m 的土壤温度(5 cm)、土壤湿度(0-5 cm)和净生态系统 C 交换量(NEE)、生态系统呼吸(ER)和生态系统总初级生产力(GEP)之间的相关分析**

**Fig. 6 Relationships between soil temperature (5 cm), soil moisture (0-5 cm) and net ecosystem exchange (NEE), ecosystem respiration (ER) and gross ecosystem production (GEP) at 3200 m and 4000 m, respectively during the growing season in 2017**

(图 4(a))。最近的一项 meta 分析结果表明, 在广阔的陆地生态系统中, 增温通常会提高 GEP 和 ER, 但对 NEE 没有影响<sup>[7]</sup>。模拟增温降低了比利时北部草地生态系统的 GEP, 其原因是增温引起的水分限制, 同时 ER 没有改变, 导致 NEE 下降<sup>[24]</sup>。在本研究中, 增温显著降低了低海拔的土壤湿度, 同时低海拔的 NEE 与土壤湿度正相关, 所以增温引起的水分限制对生态系统 C 通量的影响抵消了温度上升对 C 通量的正效应。

ER 主要由土壤呼吸(Rs)和地上植物呼吸组成。由于增温对高海拔的 AGB 没有显著作用, 所以高海拔 ER 的显著增加可能主要归因于增温对 Rs 的刺激。这表明, 虽然地上植物呼吸是高寒草甸生态系

统中 ER 的主要组成部分, 但 ER 对增温的响应主要由 Rs 决定<sup>[25]</sup>。Rs 主要由根呼吸和土壤微生物分解有机质组成<sup>[26]</sup>。增温对高海拔的 BGB 没有显著的作用, 表明在温度较低的高海拔地区, ER 对增温的响应可能是由土壤有机质分解决定的。低海拔的 ER 对增温的非显著性响应可能是由增温引起的水分限制所导致, 在对青藏高原的山地草甸<sup>[27]</sup>和亚高山草甸<sup>[28]</sup>的研究中也得到类似的结果。

### 3.2 优势植物物种去除对不同海拔生态系统碳通量的影响

不同植物物种的性状在调节微生物<sup>[29-30]</sup>和复杂植物群落<sup>[31]</sup>中的 C 和 N 循环以及微生物丰度和活性方面发挥重要作用。同时, 植物物种的多样性强

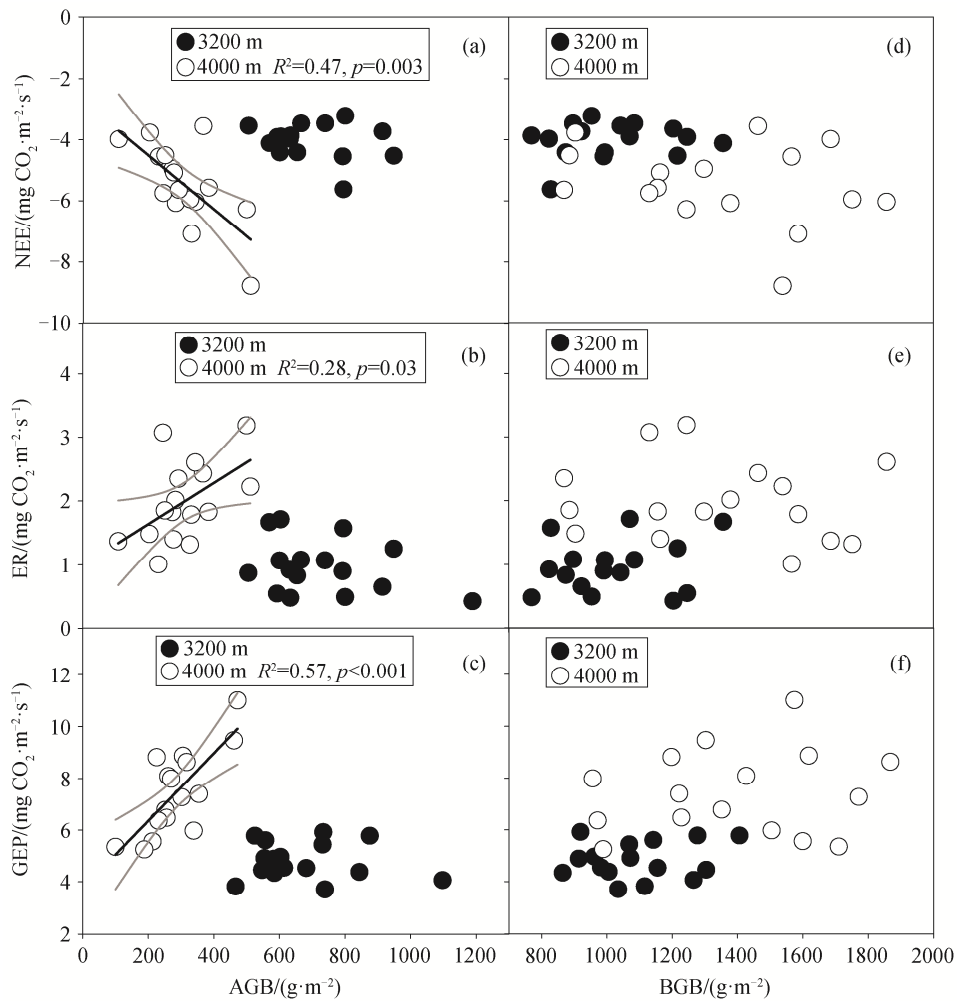


图7 海拔3200 m和4000 m的AGB、BGB和净生态系统C交换量(NEE)、生态系统呼吸(ER)和生态系统总初级生产力(GEP)之间的相关分析

Fig. 7 The relationships between AGB, BGB and net ecosystem exchange (NEE), ecosystem respiration (ER) and gross ecosystem production (GEP) at 3200 m and 4000 m, respectively during the growing season in 2017

烈地影响生态系统的服务和功能: 许多长期的草地研究表明, 土壤碳储量随植物多样性的增加而增加<sup>[32-33]</sup>。因此, 植物物种多样性的丧失将降低植物的生产力, 并影响凋落物的分解<sup>[34-35]</sup>。这些主要生物过程的变化将影响碳储量和其他生态系统服务。此外, 一个群落中优势植物物种的功能特征对生态系统功能影响最大<sup>[36]</sup>, 因此, 预计群落中优势植物物种的丧失会对生态系统功能产生较大的影响。然而, Kotas等<sup>[35]</sup>在一个物种丰富的草甸进行的长期研究发现, 单一的优势植物物种去除对植物、微生物和土壤的影响并不显著, 主要归因于余下物种的补偿作用。这意味着, 一个特定植物物种的种群密度或功能的损失可以被其余的物种补偿。在本研究中, 我们在2014年就去除了两个海拔的优势物种

(异针茅(*Stipa aliena*)和小嵩草(*Kobresia pygmaea*)), 在此期间余下的物种产生了补偿作用, 优势物种去除对两个海拔的AGB或BGB没有显著的影响。此外, 低海拔的土壤湿度以及高海拔的土壤温湿度与NEE存在显著的相关关系, 但优势物种去除并没有对两个海拔的土壤温湿度产生显著的影响。这些原因可能导致优势物种去除对GEP, NEE和ER没有显著影响。

#### 4 结论

本研究在青藏高原高寒草甸两个不同海拔梯度(3200 m和4000 m)上进行, 为了解高寒草甸生态系统C通量对增温和优势植物物种去除的响应提供了独特的机会。青藏高原高寒草甸两个不同海拔梯度

生长季的GEP值比ER高,表明这两个生态系统在生长季表现为碳汇。在低海拔地区,增温对生态系统C通量没有显著的作用,原因可能是增温导致的水分限制。在较湿润的高海拔地区,生态系统C通量对增温产生积极的响应,GEP的相对增加量高于ER,导致NEE增加。优势植物物种的去除对两个海拔的生态系统C通量均没有显著的作用。增温和优势物种去除对生态系统C通量也没有显著的交互作用。本研究结果将加深我们对青藏高原高寒草甸生态系统碳通量对气候变化和人类活动综合响应的理解。

致谢 感谢中国科学院西北高原生物研究所 在野外研究期间给予的支持。感谢北京大学城市 与环境学院博士研究生徐炜以及硕士研究生张立 旭和张智起在野外实验中给予的帮助。

### 参考文献

- [1] IPCC. Climate change: the assessment reports of the intergovernmental panel on climate change. Geneva, 2013
- [2] Luo Y, Wan S, Hui D, et al. Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 2001, 413: 622–625
- [3] Melillo J M, Steudler P A, Aber J D, et al. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 2002, 298: 2173–2176
- [4] Cox P M, Betts R A, Jones C D, et al. Acceleration of global warming due to carbon-cycle feedbacks in a coupled climate model. *Nature*, 2000, 408: 184–187
- [5] Trumbore S. Carbon respired by terrestrial ecosystems—recent progress and challenges. *Global Change Biology*, 2006, 12(2): 141–153
- [6] Oberbauer S F, Tweedie C E, Welker J M, et al. Tundra CO<sub>2</sub> fluxes in response to experimental warming across latitudinal and moisture gradients. *Ecological Monographs*, 2007, 77(2): 221–238
- [7] Wu Z, Dijkstra P, Koch G W, et al. Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology*, 2011, 17(2): 927–942
- [8] Peng F, You Q, Xu M, et al. Effects of warming and clipping on ecosystem carbon fluxes across two hydrologically contrasting years in an alpine meadow of the Qinghai-Tibet Plateau. *PlosOne*, 2014, 9(10): e109319
- [9] Ganjurjav H, Gao Q, Zhang W, et al. Effects of warming on CO<sub>2</sub> fluxes in an alpine meadow ecosystem on the central Qinghai-Tibetan Plateau. *PlosOne*, 2015, 10(7): e0132044
- [10] Chapin III F S. Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: a conceptual framework for predicting the consequences of global change. *Annals of Botany*, 2003, 91(4): 455–463
- [11] Sasaki T, Yoshihara Y, Takahashi M, et al. Differential responses and mechanisms of productivity following experimental species loss scenarios. *Oecologia*, 2017, 183(3): 785–795
- [12] Kato T, Tang Y, Gu S, et al. Temperature and biomass influences on interannual changes in CO<sub>2</sub> exchange in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2006, 12(7): 1285–1298
- [13] Genxu W, Ju Q, Guodong C, et al. Soil organic carbon pool of grassland soils on the Qinghai-Tibetan Plateau and its global implication. *Science of the Total Environment*, 2002, 291(1/2/3): 207–217
- [14] Diaz H F, Eischeid J K, Duncan C, et al. Variability of freezing levels, melting season indicators, and snow cover for selected high-elevation and continental regions in the last 50 years // *Climate Variability and Change in High Elevation Regions: Past, Present & Future*. Dordrecht: Springer, 2003: 33–52
- [15] Zimmermann M, Meir P, Bird M I, et al. Temporal variation and climate dependence of soil respiration and its components along a 3000 m altitudinal tropical forest gradient. *Global Biogeochemical Cycles*, 2010, 24(4): GB4012
- [16] Zhao L, Li Y, Xu S, et al. Diurnal, seasonal and annual variation in net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange of an alpine shrubland on Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2006, 12(10): 1940–1953
- [17] Saito M, Kato T, Tang Y. Temperature controls ecosystem CO<sub>2</sub> exchange of an alpine meadow on the north-eastern Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2009, 15(1): 221–228
- [18] Liu X, Chen B. Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades. *International Journal of Climatology*, 2000, 20(14): 1729–1742
- [19] Tang Y, Wan S, He J, et al. Foreword to the special issue: looking into the impacts of global warming from the roof of the world. *Journal of Plant Ecology*, 2009, 2(4): 169–171

- [20] Smith M D, Knapp A K. Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters*, 2003, 6(6): 509–517
- [21] McLaren J R, Turkington R. Ecosystem properties determined by plant functional group identity. *Journal of Ecology*, 2010, 98(2): 459–469
- [22] Kato T, Tang Y, Gu S, et al. Carbon dioxide exchange between the atmosphere and an alpine meadow ecosystem on the Qinghai–Tibetan Plateau, China. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 124(1/2): 121–134
- [23] De Boeck H J, Lemmens C, Gielen B, et al. Combined effects of climate warming and plant diversity loss on above-and below-ground grassland productivity. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 60(1): 95–104
- [24] Hanson P J, Edwards N T, Garten C T, et al. Separating root and soil microbial contributions to soil respiration: a review of methods and observations. *Biogeochemistry*, 2000, 48(1): 115–146
- [25] Saleska S R, Harte J N, Torn M S. The effect of experimental ecosystem warming on CO<sub>2</sub> fluxes in a montane meadow. *Global Change Biology*, 1999, 5(2): 125–141
- [26] Lin X, Zhang Z, Wang S, et al. Response of ecosystem respiration to warming and grazing during the growing seasons in the alpine meadow on the Tibetan plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, 151(7): 792–802
- [27] Kaštovská E, Edwards K, Pícek T, et al. A larger investment into exudation by competitive versus conservative plants is connected to more coupled plant–microbe N cycling. *Biogeochemistry*, 2015, 122(1): 47–59
- [28] Legay N, Grassein F, Binet M N, et al. Plant species identities and fertilization influence on arbuscular mycorrhizal fungal colonisation and soil bacterial activities. *Applied Soil Ecology*, 2016, 98: 132–139
- [29] Lange M, Eisenhauer N, Sierra C A, et al. Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. *Nature Communications*, 2015, 6: 6707
- [30] Fornara D A, Tilman D. Plant functional composition influences rates of soil carbon and nitrogen accumulation. *Journal of Ecology*, 2008, 96(2): 314–322
- [31] Steinbeiss S, Bessler H, Engels C, et al. Plant diversity positively affects short-term soil carbon storage in experimental grasslands. *Global Change Biology*, 2008, 14(12): 2937–2949
- [32] Balvanera P, Pfisterer A B, Buchmann N, et al. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 2006, 9(10): 1146–1156
- [33] Cardinale B J, Duffy J E, Gonzalez A, et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 2012, 486: 59–67
- [34] Symstad A J, Tilman D, Willson J, et al. Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition. *Oikos*, 1998, 81(2): 389–397
- [35] Kotas P, Choma M, Šantrůčková H, et al. Linking above-and belowground responses to 16 years of fertilization, mowing, and removal of the dominant species in a temperate grassland. *Ecosystems*, 2017, 20(2): 354–367
- [36] Mori A S, Furukawa T, Sasaki T. Response diversity determines the resilience of ecosystems to environmental change. *Biological Reviews*, 2013, 88(2): 349–364