

云南香格里拉地区亚高山草甸不同 放牧管理方式下的碳排放

王 君^{1,2}, 沙丽清^{1,*}, 李检舟¹, 冯志立¹

(1. 中国科学院西双版纳热带植物园, 昆明 650223; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要:青藏高原由于高寒低温限制了有机碳的分解, 大量的碳积累在土壤碳库中, 对全球升温的反应很敏感。放牧可能会对该区草甸的碳排放产生显著影响。采用闭合箱动态法测定了云南香格里拉地区不同放牧管理方式下的亚高山草甸生态系统呼吸与土壤呼吸。常年放牧草甸与季节性放牧草甸的生态系统呼吸和土壤呼吸均呈现相似且明显的单峰季节变化特征, 7 月份达最大值, 生态系统呼吸分别为 9.77 、 $8.03 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 土壤呼吸分别为 8.05 、 $7.74 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; 1 月份达最低值, 生态系统呼吸分别为 0.21 、 $0.48 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 土壤呼吸分别为 0.16 、 $0.49 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。受一天中气温和土温的影响, 常年放牧草甸的生态系统呼吸与土壤呼吸的日变化在夏季与冬季均呈现明显的单峰曲线变化, 最高值都出现在 14:00 左右, 最低值出现在凌晨。在夏季 6~10 月份, 常年放牧草甸的呼吸显著大于季节性放牧草甸, 表明较高的放牧强度增加了亚高山草甸的碳排放。土壤温度的指数模型 $F = ae^{bt}$ 比土壤水分能更好地解释呼吸的变异性 ($R^2 = 0.50 \sim 0.78$, $P < 0.0001$)。二元回归模型 $F = ae^{bt} W^c$ 比单因子模型的效果更好 ($R^2 = 0.56 \sim 0.89$, $P < 0.0001$)。土壤呼吸在整个亚高山草甸生态系统呼吸中占主导地位, 在常年放牧草甸与季节性放牧草甸分别为 $63.0\% \sim 92.7\%$ 和 $47.5\% \sim 96.4\%$, 地上植物呼吸随生长季的变化而变化, 在生长旺季占有较大的比例。生态系统呼吸和土壤呼吸的长期 Q_{10} (1a) 是短期 Q_{10} (1d) 的 2 倍左右。季节性放牧草甸的长期 Q_{10} 小于常年放牧草甸, 表明在温度上升的背景下, 放牧压力较小的草甸碳库较为稳定, 具有较好的碳截存能力。

关键词: 亚高山草甸; 放牧; 生态系统呼吸; 土壤呼吸; Q_{10}

文章编号: 1000-0933(2008)08-3574-10 中图分类号: Q948, S718.5 文献标识码: A

CO₂ efflux in subalpine meadows under different grazing management in Shangrila, Yunnan

WANG Jun^{1,2}, SHA Li-Qing^{1,*}, LI Jian-Zhou¹, FENG Zhi-Li¹

1 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650223, China

2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(8): 3574 ~ 3583.

Abstract: Soil carbon stored in the Tibetan Plateau appears stable under current temperatures, but it may be sensitive to global warming. In addition, different grazing systems may alter carbon emissions from subalpine meadow ecosystems in this region. Using a closed chamber dynamic technique, we measured ecosystem respiration (ER) and soil respiration (SR)

基金项目: 中国科学院知识创新工程重要方向资助项目 (KSCX2-SW-123-5); 云南省自然科学基金资助项目 (2004C0052M)

收稿日期: 2007-05-08; 修订日期: 2007-11-23

作者简介: 王君 (1982~), 男, 江苏人, 硕士, 主要从事土壤生态学与全球生态学研究. E-mail: kingking_16@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shalq@xtbg.ac.cn

致谢: 本研究得到了香格里拉高山植物园方震东主任、肖茂荣、刘琳老师及香格里拉县红坡村达拉社汪学、林安的帮助, 在此表示感谢, 同时感谢中国科学院西双版纳热带植物园邹晓明、杨效东、付响、陈安潜、盛才余老师的悉心指导及 Douglas A. Schaefer 博士对英文摘要的润色。

Foundation item: This work was financially supported by Knowledge Innovation Funds of Chinese Academy of Sciences (No. KSCX2-SW-123-5) and Natural Science Foundation of Yunnan Province (No. 2004C0052M)

Received date: 2007-05-08; Accepted date: 2007-11-23

Biography: WANG Jun, Master, mainly engaged in soil ecology and global change ecology. E-mail: kingking_16@yahoo.com.cn

rates with an infrared gas analyzer in a perennial grazing meadow (PM) and a seasonal grazing meadow (SM) at Shangri-la in the Hengduanshan Mountain area.

Both PM and SM showed strong unimodal seasonal variations, with the highest rates in July and the lowest in January. Significant diurnal variations in respiration were also observed in PM, affected mainly by air and soil temperatures, with the highest rates at 14:00 and the lowest before dawn. Both ER and SR rates were higher in PM than SM from June to October, suggesting that the higher grazing pressure in PM increased respiration rates in subalpine meadows. The soil temperature (T) exponential model $F = ae^{bT}$ explained the variation in respiration better than the soil moisture (W) model ($R^2 = 0.50 - 0.78$, $P < 0.0001$), while the multiple model $F = ae^{bT}W^c$ gave better simulations than did single-factor models ($R^2 = 0.56 - 0.89$, $P < 0.0001$). Soil respiration was the major component of ER, accounting for 63.0%–92.7% and 47.5%–96.4% in PM and SM, respectively. Aboveground plant respiration varied with grass growth. During the peak growing season, total ecosystem respiration may be dominated by this aboveground component. Long-term (annual) Q_{10} values were about twice as large as short-term (one day) Q_{10} . Q_{10} at different time scales may be controlled by different ecological processes. The SM had a lower long-term Q_{10} than did the PM, suggesting that under increased temperatures, soil carbon may be more stable with reduced grazing pressure.

Key Words: subalpine meadow; grazing; ecosystem respiration; soil respiration; Q_{10}

土壤作为一个巨大的碳库(1.6×10^3 Pg),是容纳碳最多的活跃陆地碳汇^[1, 2],通过土壤呼吸每年排放到大气中的 CO_2 以碳计为 $68 \sim 100 \times 10^9$ t^[3],约为化石燃料排放量的 11 倍^[4],大气 CO_2 贮量的 10%^[5],是全球碳循环的一个主要流通途径。而在青藏高原,高寒低温限制了有机碳的分解,大量的碳积累在碳库中。在全球升温的背景下,高寒地区积累的碳可能会大量释放出来,进而影响气候变化。青藏高原可能作为一个触发点^[6],对全球变化表现出极敏感的反应。

草地作为陆地的主要组成部分,其面积约为 44.5×10^8 hm²,占世界陆地面积的 30%,碳贮量达 761 Pg,其中植被占 10.6%,土壤占 89.4%^[7],因而草地生态系统的碳平衡与碳动态对于理解和阐明其在全球碳平衡中的贡献具有重要作用^[8]。目前关于草地碳的研究多见于热带、温带草原,而高寒草原、草甸地区由于海拔高、气候条件恶劣,研究资料相对缺乏^[9, 10]。作为人类对草地生态系统的主要干扰,放牧对草地碳平衡与碳动态的影响还具有很大的不确定性^[11~13]。放牧强度可能影响从土壤中释放到大气中的碳量,然而关于草地放牧对碳排放的影响的研究资料相对缺乏。

中国西南横断山脉地区位于青藏高原东缘南部腹地,是全球 34 个生物多样性热点地区之一^[14, 15],可能对人类活动导致的生态效应的响应更为敏感。长期以来,少数民族形成了自己特有的对草地的利用与管理方式,如对部分草甸进行围栏,季节性的禁牧,实施舍饲圈养或半舍饲圈养,同时对天然草场实行刈割和轮刈,为天然牧草创造休养生息的空间。这些措施可能对草甸的碳排放产生显著影响。研究该区不同放牧管理方式下的草甸土壤呼吸与草甸生态系统呼吸,对于更好地理解亚高山草甸生态系统的碳平衡与碳动态,认识青藏高原在全球变化研究中的地位和作用具有重要科学意义。

生态系统呼吸是地上植物呼吸、根呼吸以及土壤微生物异养呼吸 3 个组分的总和^[16]。在碳排放研究方面,大量的研究对土壤呼吸进行了直接测定,然而对于生态系统呼吸多是采用涡度相关技术和相应的模型进行模拟推算^[17~19],直接测定获得的数据很少。从整个生态系统碳平衡角度来讲,生态系统呼吸更具有指示意义。本文采用闭合箱动态法测定了青藏高原横断山区香格里拉典型亚高山草甸的生态系统呼吸与土壤呼吸,其研究目标是:(1)比较两种不同放牧管理方式下的亚高山草甸土壤呼吸与生态系统呼吸;(2)探讨土壤温度与土壤水分对碳排放的影响;(3)初步探讨亚高山草甸地上植物呼吸、土壤呼吸在生态系统呼吸所占的比例;(4)呼吸的温度敏感性 Q_{10} 在不同的时间尺度下(长期与短期)的比较。

1 样地选取与研究方法

1.1 研究地区概况

选择滇西北迪庆藏族自治州香格里拉县红坡村达拉社(27°47'N, 99°46'E)作为研究地点, 香格里拉位于迪庆州东部, 属青藏高原南缘横断山脉腹地, 本区属寒温带山地季风气候, 夏秋多雨, 冬季干旱, 年均温 6.3℃, 平均最高温 14℃, 平均最低温 -1.6℃, $\geq 10^\circ\text{C}$ 的积温 1200~1556℃, 年均降雨量 800~1000 mm, 主要集中在 6~9 月份, 占全年降水量的 75%。干湿季分明, 日温差大, 太阳辐射强烈。研究地点海拔 3300~3500 m, 属低纬度高海拔地区。主要土壤类型为棕壤、暗棕壤、草甸土等。

1.2 样地选取与设置

2004 年 11 月, 根据当地藏民对高山草甸的传统利用与管理方式, 选择地理位置毗邻的两种草甸: 一是常年放牧草甸, 没有围栏, 各个季节均可自由放牧, 优势种有华扁穗草(*Blymus sinocompressus*)、川嵩草(*Kobresia setchwanensis*), 主要的放牧牲畜有牦牛、黄牛、犏牛、猪、绵羊、马等, 只有牦牛在夏季(大约 5 月初~9 月末)被迁往高山牧场; 二是季节性放牧草甸, 设有围栏, 一般是在 5 月份农作物播种完后, 将围栏出口关闭, 禁止牲畜进入, 优势种有羊茅(*Festuca ovina*)、川嵩草(*Kobresia setchwanensis*)。待作物收获以及 9 月份进行刈草完成后, 才将围栏出口打开供放牧。放牧牲畜种类与常年放牧草甸相同。由于海拔较高及植物生长特性差异, 两种草甸的优势种在不同的月份可能会稍有变化, 同时两种草甸的植株高度也随着植物的生长和季相的变化而存在较大的变化。常年放牧草甸由于常年放牧而受到动物啃食和践踏, 牧草地上生长受到限制而倾向于贴地生长, 生长旺季最大高度 5~10 cm, 盖度约为 80%; 而季节性放牧草甸放牧压力较小, 但由于当年较为干旱, 地上生长也受到一定制约, 生长旺季最大高度 10~20 cm, 盖度约为 80%。两种不同管理方式草甸的基本植被特征可参考相应的硕士学位论文^①。通过对村寨中老者的调查得知, 该草甸的两种传统利用与管理方式至少有 100 年历史甚至更长。

在每种放牧草甸上选取 4 个 10 m × 10 m 样方, 每个大样方里沿对角线方向选取 3 个点作为重复, 每点设置一对相毗邻的处理, 去除地上植物与不去除地上植物作为对照。

1.3 研究内容与方法

生态系统呼吸与土壤呼吸的测定: 除个别样方由于不可抗拒的雨雪天气数据缺乏外, 于 2004 年 11 月~2005 年 11 月, 每月 20 日左右进行一次测定, 测定时间在 9:00~11:00 左右。采用闭合箱动态法原位连续直接测定分析。气室由不透明 PVC 管制成, 内径 150 mm, 高 150 mm, 圆周和顶部封闭, 底部开口; 顶部有气管可与红外 CO₂ 分析仪联接。气体分析用 LI-820 红外 CO₂ 气体分析仪在野外直接测定分析。测定时将气体采集器箱体罩于样点上并用手用力压住, 注意防止漏气。每次扣箱测定约 3 min, 计算该时间间隔内 CO₂ 平均增量代表该时刻单位面积的 CO₂ 排放通量, 计算公式为:

$$F = \frac{273.15}{T_a} \times \frac{P}{1.013} \times \frac{1}{22.4} \times \frac{1000 \times V}{A} \times \frac{\Delta C}{\Delta t}$$

式中, F 为 t 时 CO₂ 排放通量($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), V 为气室体积(m^3), A 为气室底面积(m^2), Δt 为时间间隔(s), T_a 为空气温度(K), P 为大气压力(10^5Pa), $\Delta C/\Delta t$ 是观测时间内 CO₂ 浓度随时间变化的直线斜率。

气温、土壤温度与土壤湿度的测定: 在每次测定呼吸速率的同时, 用长杆电子温度计测定气室内气体温度, 在样点外围附近用长杆电子温度计测定土壤 5 cm 深度的温度, 用土壤快速测墒仪(MPKit)测定土壤 6 cm 容积含水量, 每个样点测定 3 个重复。

呼吸日变化的测定: 分别于夏季(2005 年 6 月)与冬季(2005 年 11 月), 随机选择 4 个大样方中的 1 个进行呼吸日变化的测定, 测定频率为 2 h。同时记录土壤 5 cm 温度与土壤 6 cm 容积含水量。由于工作量较大, 日变化的测定只在常年放牧草甸上进行。

① 刘玲玲. 滇西北藏区不同管理利用草地植物多样性和生物量研究. 中国科学院研究生院硕士学位论文.

1.4 数据处理与分析

根据方程: $ER = SR + PR$, 其中 ER 为生态系统呼吸 (Ecosystem respiration), SR 为土壤呼吸 (Soil respiration), PR 为植物呼吸 (Plant respiration)。将不去除地上植物的处理的测量值作为生态系统呼吸, 将去除地上植物处理的测量值作为土壤呼吸, 二者之差为地上植物呼吸。

由于呼吸数据的高值与低值相差很大, 将其分成夏季 (6 ~ 10 月份) 和冬季 (11 ~ 翌年 5 月份) 比较。对夏季和冬季的常年放牧草甸与季节性放牧草甸的呼吸分别作独立样本 T 检验, 对夏季和冬季的生态系统呼吸与土壤呼吸分别作配对 T 检验。基于各月份的呼吸与土壤温度、水分数据建立一元和二元回归模型。所有分析均由 SPSS 13.0 完成。

2 结果与分析

2.1 常年放牧草甸与季节性放牧草甸的生态系统呼吸与土壤呼吸

无论是生态系统呼吸还是土壤呼吸均呈现相似且明显的季节变化特征 (图 1)。虽然在 2005 年 8 月两种草甸的土壤呼吸、季节性放牧草甸的生态系统呼吸较此前明显偏低, 但整体趋势呈夏高冬低的单峰曲线。冬季 11 月 ~ 翌年 5 月份, 温度较低, 呼吸也很低。6 月份呼吸急剧上升, 7 月份达到最高值, 两种不同放牧草甸生态系统呼吸分别为 9.77 、 $8.03 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 土壤呼吸分别为 8.05 、 $7.74 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。之后呼吸逐渐下降, 1 月份达最低值, 生态系统呼吸分别为 0.21 、 $0.48 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 土壤呼吸分别为 0.16 、 $0.49 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。8 月份呼吸较低的原因可能是此时正值雨季, 降雨量大而集中, 水分过度饱和造成厌氧环境, 抑制了微生物活性, 同时也抑制了 CO_2 在土壤中的扩散, 此时温度也受降雨影响而较低, 从而抑制了呼吸。

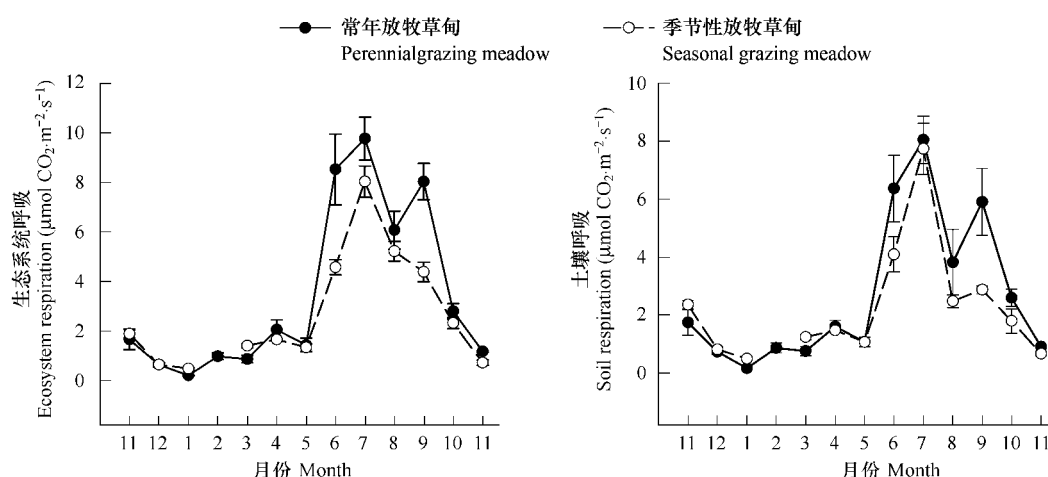


图 1 不同放牧管理方式下的草甸生态系统呼吸与土壤呼吸

Fig.1 Ecosystem respiration and soil respiration of subalpine meadows under different grazing management

在不同的放牧与管理方式下, 冬季 11 月 ~ 翌年 5 月份两种放牧类型草甸的呼吸相差较小, 无显著差异, 而在夏季 6 ~ 10 月份, 常年放牧草甸的呼吸显著大于季节性放牧草甸 ($P < 0.05$), 其中生态系统呼吸平均值分别为 $7.04 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 和 $4.91 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 土壤呼吸平均值分别为 $5.35 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 和 $3.80 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。

在同一种草甸类型下, 也是在夏季生态系统呼吸显著大于土壤呼吸 ($P < 0.0001$), 冬季无显著差异。

2.2 生态系统呼吸与土壤呼吸的日变化

如图 2 所示, 虽然生态系统呼吸在 20:00 出现了一个小的上升后又下降的波动, 常年放牧草甸的生态系统呼吸与土壤呼吸在夏季与冬季均呈现明显的单峰曲线变化。同样, 土壤温度、土壤水分、气温也都呈现明显的单峰曲线变化。冬季呼吸速率大大低于夏季呼吸速率。生态系统呼吸与土壤呼吸夏季最高值都出现在 14:00, 分别为 $9.11 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 和 $6.03 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 最低值分别出现在凌晨 6:00 与 8:00, 为 3.63

$\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 和 $2.36 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。冬季最高值也出现在 14:00, 分别为 $1.26 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 和 $0.88 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, 最低值分别出现在凌晨 2:00 与 6:00, 为 $0.57 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 和 $0.50 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 。最高值与最低值相差很大, 均超过 2 倍。呼吸速率与气室内气温、5 cm 土温的变化趋势一致。

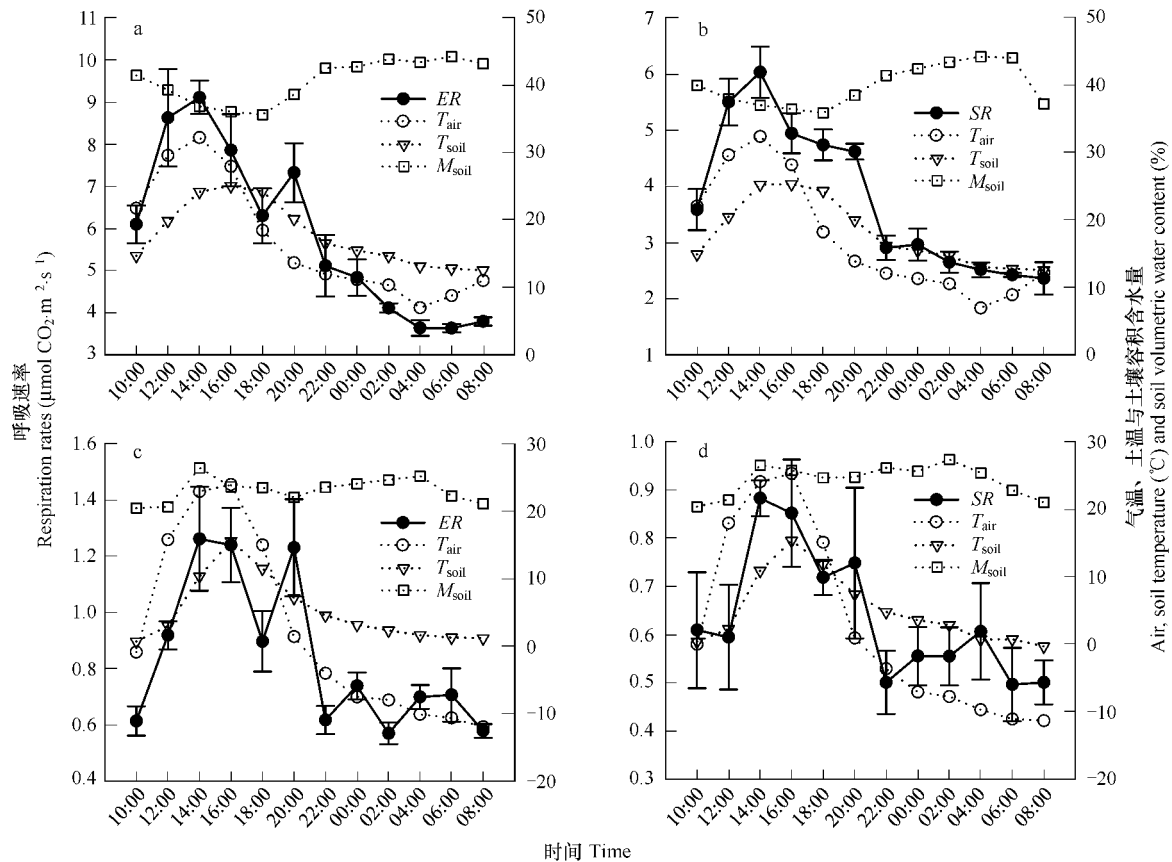


图 2 常年放牧草甸生态系统呼吸与土壤呼吸在夏季(a,b)和冬季(c,d)的日变化

Fig. 2 Diurnal patterns of ecosystem and soil respiration in summer (a, b) and winter (c, d) on perennial grazing meadow

* ER: 生态系统呼吸; SR: 土壤呼吸; T_{Air} : 空气温度 ($^{\circ}\text{C}$); T_{Soil} : 土壤 5 cm 温度 ($^{\circ}\text{C}$); M_{Soil} : 土壤 6 cm 容积含水量 (%); 误差线表示呼吸速率标准误 ER: Ecosystem respiration; SR: Soil respiration; T_{Air} : Air temperature ($^{\circ}\text{C}$); T_{Soil} : Soil temperature at 5 cm depth ($^{\circ}\text{C}$); M_{Soil} : Soil volumetric water content at 6 cm depth (%). Error bars show the standard error of respiration

气温随太阳辐射的日变化而变化。土壤 5 cm 温度受气温的直接影响, 与气温的变化趋势相同, 但土壤温度的日变化与气温之间存在一个 2 h 左右的滞后期。土壤温度在 18:00 ~ 8:00 出现了大于气温的情况。这主要是由于草甸地表上空界面空旷, 地面辐射容易损失, 从而导致晚上气温相对较低。

受蒸发散的影响, 土壤水分在夏季也呈现一个明显的单峰曲线变化, 其变化趋势与土壤温度、气温恰好相反, 白天降低, 夜间升高。冬季土壤水分的变化较平缓。

2.3 土壤温度与土壤水分对土壤呼吸的影响

两种不同放牧管理方式下草甸的呼吸与土壤温度、水分的回归方程见表 1 所示。土壤 5 cm 温度与生态系统呼吸、土壤呼吸显著相关 ($R^2 = 0.50 \sim 0.78, P < 0.0001$), 并且指数相关度大于线性相关度。经多种曲线拟合度最优化分析, 土壤 6 cm 深度的容积含水量与呼吸速率成显著的二次方程关系, 但相关程度较低 ($R^2 = 0.17 \sim 0.25$)。将土壤温度与土壤水分结合起来, 经过多次的曲线拟合, 得到了能够更好地描述呼吸随环境因子(土壤温度、水分)变化的二元回归方程。由判定系数 $R^2 = 0.56 \sim 0.89 (P < 0.0001)$ 可以看出, 该模型 $F = ae^{bT} W^c$ 比单个因子能更好地解释呼吸的变异性。

表 1 土壤温度、水分与呼吸的一元和二元回归模型

Table 1 Regression model of soil temperature, moisture with ecosystem and soil respiration

回归模型 Regression model		$F = ae^{bT}$	R^2	P	系数显著性 Significance of coefficients P		
土壤温度 Soil temperature					a	b	c
PM	ER	$F = 0.416e^{0.141T}$	0.78	<0.0001	<0.0001	<0.0001	—
	SR	$F = 0.386e^{0.128T}$	0.71				
SM	ER	$F = 0.569e^{0.095T}$	0.61				
	SR	$F = 0.603e^{0.077T}$	0.50				
土壤水分 Soil moisture		$F = a + bW + cW^2$					
PM	ER	$F = -2.62 + 0.22W - 0.00153W^2$	0.25	0.0008	0.2266	0.0444	0.1758
	SR	$F = -2.46 + 0.20W - 0.00152W^2$	0.24	0.0012	0.1461	0.0189	0.0811
SM	ER	$F = -1.84 + 0.17W - 0.00131W^2$	0.19	0.0084	0.2451	0.0150	0.0387
	SR	$F = -1.98 + 0.17W - 0.00139W^2$	0.17	0.0154	0.1801	0.0090	0.0176
土壤温度与水分 Temperature moisture		$F = ae^{bT}W^c$					
PM	ER	$F = 0.035e^{0.122T}W^{0.723}$	0.89	<0.0001	<0.0001	<0.0001	<0.0001
	SR	$F = 0.032e^{0.110T}W^{0.733}$	0.84				
SM	ER	$F = 0.156e^{0.085T}W^{0.364}$	0.66				
	SR	$F = 0.170e^{0.069T}W^{0.366}$	0.56				

* PM: 常年放牧草甸; SM: 季节性放牧草甸; ER: 生态系统呼吸; SR: 土壤呼吸; F 为生态系统或土壤呼吸速率 ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) 的估计值, T 为土壤 5 cm 温度 ($^{\circ}\text{C}$), W 为土壤 6 cm 深度的容积含水量 (%)

PM: Perennial grazing meadow; SM: Seasonal grazing meadow; ER: Ecosystem respiration; SR: Soil respiration; F is the estimate of ecosystem or soil respiration rates ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); T is soil temperature at 5 cm depth ($^{\circ}\text{C}$); W is soil volumetric water content at 6 cm depth (%)

不同的草甸利用类型, 呼吸与土壤温度、土壤水分的关系不同。在同一种草甸类型下, 无论是一元回归还是二元回归模型, 生态系统呼吸与土壤呼吸的方程较为接近, 系数相差不大。

2.4 Q_{10}

基于呼吸与温度的指数回归方程^[20], 求得 Q_{10} :

$$\begin{aligned} \text{Resp} &= \alpha e^{\beta T} \\ Q_{10} &= e^{\beta \times 10} \end{aligned}$$

Resp 为呼吸速率, α, β 为曲线拟合参数, T 为实际测得的温度。 Q_{10} 为温度增加 10°C 呼吸变化的倍数。

如表 2 所示, 在不同的时间尺度下, 呼吸的温度敏感性不同。生态系统呼吸和土壤呼吸的长期 Q_{10} (1a) 是短期 Q_{10} (1d) 的两倍左右。在一天的时间尺度下, 夏季的 Q_{10} 略大于冬季的 Q_{10} 。

表 2 不同时间尺度(长期与短期)下的 Q_{10} Table 2 Long-term and short-term Q_{10} in subalpine meadow

草甸类型 Meadow type	时间尺度 Time scale	$Q_{10} (R^2)$	
		生态系统呼吸 Ecosystem respiration	土壤呼吸 Soil respiration
常年放牧草甸 Perennial grazing meadow	长期 Long-term	4.10 (0.78)	3.59 (0.71)
	短期 Short-term	1.86 (0.74)	1.91 (0.85)
			1.39 (0.70)
季节性放牧草甸 Seasonal grazing meadow	长期 Long-term	2.58 (0.61)	2.17 (0.50)

* 长期 Q_{10} 由一年中各个月份的土壤呼吸和土壤 5 cm 温度数据计算, 短期 Q_{10} 分别由夏季和冬季的日变化数据计算得到, 括号中数据 R^2 代表呼吸的变异性由土壤温度来解释的比例 Long-term Q_{10} was calculated from regression of monthly soil respiration and soil temperature at 5 cm depth, short-term was calculated from regression of diurnal data of soil respiration and soil temperature at 5 cm depth. R^2 in the brackets represents the proportion of variability in soil respiration explained by soil temperature

除常年放牧草甸夏季的短期 Q_{10} 相差不大外, 生态系统呼吸的 Q_{10} 大于土壤呼吸的 Q_{10} 。不同放牧管理方式下的草甸, 季节性放牧草甸的长期 Q_{10} 远小于常年放牧草甸。

3 讨论

3.1 放牧对亚高山草甸生态系统呼吸和土壤呼吸的影响

放牧对草地碳排放的影响研究结果并不一致。放牧在生长季节能显著减少草地土壤呼吸^[21]。放牧草地与未放牧草地相比具有较高的土壤呼吸速率^[8],也可能没有显著差异^[22]。甚至同一个地点同样的处理在不同的年份里放牧与不放牧对草地的碳排放也有不同的影响^[23]。

内蒙古锡林郭勒羊草草原围栏 2a 样地在生长季节土壤呼吸明显高于放牧样地^[24]。李凌浩等^[25]对围栏 20a 的羊草草原研究发现围栏内外呼吸并没有显著差异。常年放牧草甸的生态系统呼吸与土壤呼吸在夏季生长季节显著大于季节性放牧草甸(季节性围栏)。这可能是由于放牧动物排出的粪尿排泄物进入土壤,增加了易分解的有机物,提高了土壤微生物活性和根系活性,从而使土壤呼吸增强。放牧也造成草地物种组成的差异^[23],从而对植被特征、土壤条件、根系生物量及活性都不同,植物呼吸与土壤呼吸也有差异。

与围栏草原相比,放牧草原具有较高的碳含量^[26]。家畜采食牧草减少草地凋落物的归还量,所以季节性放牧草甸土壤积累的有机质更多(324.90 g kg^{-1} ,常年放牧草甸为 181.24 g kg^{-1}),然而呼吸速率却较低,这表明高的有机质含量并不意味着高的碳排放速率,土壤有机碳可能以非活性形式存在于土壤碳库中。高的有机质和低的碳排放速率说明季节性放牧草甸具有较好的碳截存能力。

放牧对草地碳排放的影响十分复杂,取决于土壤性质、植物特征、放牧动物类型、放牧强度、放牧历史等因素的综合作用。

3.2 亚高山草甸碳排放特征及其影响因子

亚高山草甸碳排放具有明显的季节变化和日变化,总起来说均呈单峰曲线,和青藏高原其它地区如海北高寒草甸生态站^[9, 27]、班戈^[10]、五道梁^[28]的研究结果一致。这与高原地区气温的强烈的季节变化和日变化是联系在一起的。在该地区亚高山草甸生态系统中土壤呼吸的变化主要受温度的影响较大,一年中温度的季节变化决定了土壤呼吸的季节变化。尽管可能会出现较小的波动,但从总体趋势来说,土壤温度和土壤呼吸的季节变化整体呈单峰型。由于土壤水分在一天中变化幅度不大,呼吸的日变化主要由一天中气温、土壤温度的变化所引起,土壤水分仅起次要作用。以往的研究结果一般认为进入夜间呼吸速率持续下降至谷值,然而本研究中生态系统呼吸的日变化在 20:00 出现一个明显的上升后又下降的波动,究其原因可能是亚高山草甸白天蒸腾蒸发强烈,土壤水分部分损失,进入夜间后水分得到了恢复,从而对呼吸起到了短暂的激发效应。地上植物呼吸对水分的激发效应更为敏感,因而生态系统呼吸在 20:00 出现了明显的上升而后又下降的波动,而土壤呼吸波动不明显。

关于土壤呼吸与土壤温度、土壤水分的关系,Jia 等对近年来的研究结果作了很详细的总结^[29],这些模型包括线性、抛物线、幂函数、指数函数、Arrhenius 模型及各种复合函数模型等。在干旱半干旱草原,水分是土壤呼吸的最佳独立控制因子^[29]。与干旱半干旱草原相比,该区属寒温带山地季风气候,亚高山草甸具有较好的土壤水分条件,尤其是植物生长时正值雨季,所以土壤温度的指数模型 $F = ae^{bT}$ 比土壤水分能更好地解释土壤呼吸的变异,温度对亚高山草甸的碳排放变化起决定作用^[30],水分仅起次要作用。考虑到温度与水分的交互作用,二元回归模型 $F = ae^{bT}W^c$ 比单因子模型的效果更好,这就为预测土壤呼吸对全球升温的响应提供了更为精确的模型。

3.3 生态系统呼吸的各个组分及其所占的比例

生态系统呼吸是地上植物呼吸、根呼吸以及土壤微生物异养呼吸 3 个组分的总和^[16]。在不同的生态系统中,各组分所占的比例不同。森林生态系统中地下呼吸占总生态系统呼吸的 70%^[31]。本研究结果表明,亚高山草甸的土壤呼吸(本研究中即指地下呼吸,包括根呼吸与微生物异养呼吸)占总生态系统呼吸的比例在常年放牧草甸与季节性放牧草甸分别为 63.0% ~ 92.7% 和 47.5% ~ 96.4%;地上植物呼吸的比例分别为 7.3% ~ 37.0% 和 3.6% ~ 52.5% (图 3)。由于 11 月至翌年 5 月份地上植物未进入生长期,且生态系统呼吸与土壤呼吸不存在显著差异($P > 0.05$),只比较了生长期 6 ~ 10 月份的生态系统呼吸的组分。

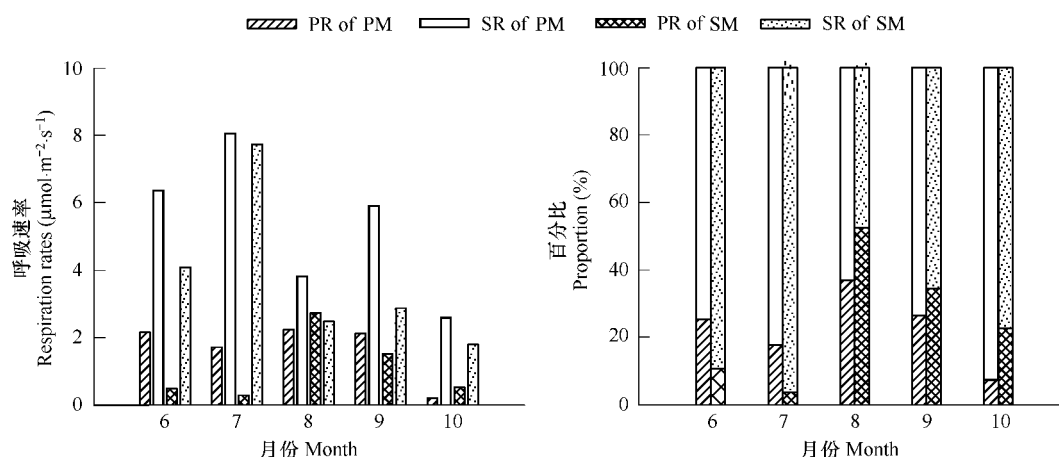


图3 常年放牧草甸(PM)与季节性放牧草甸(SM)的土壤呼吸(SR)与地上植物呼吸(PR)速率及其所占比例

Fig. 3 Rates and proportion of soil respiration (SR) and aboveground plant respiration (PR) in perennial grazing meadow (PM) and seasonal grazing meadow (SM)

植物生理过程与植物碳吸收与排放密切相关^[32, 33]。无论从绝对数量还是从所占比例来说,草甸的地上植物呼吸在生态系统呼吸中的作用随着生长季的变化而变化,8月份达到最大,尔后逐渐下降。可见,草甸地上植物呼吸在生长期占有一定比例,但不是主导,土壤呼吸在整个生态系统呼吸中的作用更大。这可能是由于亚高山草甸具有很高的地下生物量,是地上生物量的5~8倍^[9],对土壤呼吸的贡献很大。在某些条件下可能叶片呼吸比地下呼吸反应更为敏感,在生态系统呼吸中占主导地位^[34]。

3.4 长期与短期时间尺度下呼吸的温度敏感性 Q_{10}

很多证据表明: Q_{10} 在一年中的变化并不恒定,往往随着温度的升高和土壤水分的降低而降低^[35-38]。然而多数关于 Q_{10} 的经验模型都是建立在呼吸与温度的季节变化回归方程上,对较短时期下呼吸的温度敏感性尚认识不足^[39]。本研究中基于呼吸日变化数据的短期 Q_{10} 在1.39~1.91之间,与Cao等在青藏高原原海北站重牧和轻牧草甸上测得的短期 Q_{10} (分别为1.67、1.47)很接近^[9]。

长期与短期时间尺度下的 Q_{10} 可能受控于不同的生态因子和生态过程。Janssens和Pilegaard全年的数据拟合得到的 Q_{10} 为4.2,短期(4~7d) Q_{10} 表现很大的变异,夏低(平均值4.3)冬高(平均值16)^[39]。本研究得到的短期 Q_{10} 却是夏季略大于冬季,这可能由于 Q_{10} 受植物生长季相变化的影响,不同的生长时期和季节,呼吸的温度敏感性不同。 Q_{10} 的变异性很大,在一天至几天之间都可能是不同的。另一方面, Q_{10} 的变异性不仅与温度有关,而且与土壤呼吸的绝对大小有关,夏季土壤温度日较差约为12~25℃,而呼吸变化了约3倍,冬季日较差约为0~15℃,而呼吸很弱,为0.50~1.26 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (图2),此时 Q_{10} 的变化也只是反映了呼吸的很小变化,由此外推到呼吸较大时的 Q_{10} 就可能引入更大的误差。土壤温度与土壤水分常常互相关联,不可能把呼吸的温度响应完全独立区分开来^[40],所以 Q_{10} 反映的不仅是温度敏感性,而且是水分以及其它因子的综合反应。因而,弄清呼吸的温度敏感性 Q_{10} 在不同的时间尺度下的变异性必须获得大量长期连续监测数据,而且要尽可能地排除其它因子如水分、呼吸底物的影响。

常年放牧草甸由于较高的 Q_{10} ,比季节性放牧草甸对温度的反应更敏感,表明全球升温将导致具有较高放牧强度的草甸释放出更多的碳。而在良好管理措施下如季节性放牧、轮牧、围栏等,放牧较轻的草甸则具有较好的碳截存能力。这表明当地藏民千百年来经验积累,即季节性的围栏禁牧,有利于减少碳排放,是值得推广的草甸管理方式。

4 结论

(1)夏季常年放牧草甸的呼吸大于季节性放牧草甸,表明较高的放牧强度加剧了草甸生态系统的碳排

放。较高的有机质和较低的碳排放速率、较低的 Q_{10} 说明季节性放牧草甸碳库较为稳定,具有较好的碳截存能力。

(2) 亚高山草甸生态系统呼吸和土壤呼吸具有明显的季节变化和日变化,这种变化和温度密切相关。在水分条件良好的亚高山草甸,土壤温度指数模型 $F = ae^{bT}$ 是最好的解释呼吸变异的单因子模型。二元回归模型 $F = ae^{bT} W^c$ 比单因子模型的效果更好,为土壤呼吸的模型预测提供了更为精确的模型。

(3) 土壤呼吸在整个亚高山草甸生态系统呼吸中占主导地位,在常年放牧草甸与季节性放牧草甸分别为 63.0% ~ 92.7% 和 47.5% ~ 96.4%,地上植物呼吸随生长季的变化而变化,在生长旺季占有较大的比例。

(4) 不同的时间尺度下,呼吸的温度敏感性不同。生态系统呼吸和土壤呼吸的长期 Q_{10} (1a) 是短期 Q_{10} (1d) 的两倍左右。长期与短期时间尺度下的 Q_{10} 可能受控于不同的生态因子和生态过程。

References:

- [1] Kevenbolden K. Gas hydrates-geological perspective and global change. *Rev. Geophys.*, 1993, 31(2): 173—187.
- [2] Sundquist E T. The global carbon dioxide budget. *Science*, 1993, 259(5097): 934—941.
- [3] Raich J W, Potter C S. Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochem. Cycles*, 1995, 9(1): 23—36.
- [4] Marland G, Boden T A, Andres R J. Global, regional and national CO₂ emissions. In: *Trends: A Compendium of Data on Global Change*. Oak Ridge, Tennessee: Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, US Department of Energy, 2000.
- [5] Raich J W, Potter C S, Bhagawati D. Interannual variability in global soil respiration. *Global Change Biol.*, 2002, 8(8): 800—812.
- [6] Li C, Tang M. The climate change of Qinghai-Xizang plateau and its neighborhood in the recent 30 years. *Plateau Meteorol.*, 1986, 4(3): 332—341.
- [7] Atjay G L, Ketner P, Duvigneaud P. Terrestrial primary production and phytomass. In: Bolin B, Degens E, Kempe S, *et al.* eds. *The Global Carbon Cycle*. SCOPE 13. Chichester: John Wiley & Sons, 1979. 129—182.
- [8] Frank A B, Liebig M A, Hanson J D. Soil carbon dioxide fluxes in northern semiarid grasslands. *Soil Biol. Biochem.*, 2002, 34(9): 1235—1241.
- [9] Cao G, Tang Y, Mo W, *et al.* Grazing intensity alters soil respiration in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Soil Biol. Biochem.*, 2004, 36(2): 237—243.
- [10] Zhang X Z, Shi P L, Liu Y F, *et al.* Soil carbon emission and carbon balance in alpine prairie in Tibetan Plateau. *Science in China, Ser. D: Earth Sciences*, 2004, 34 (Suppl. II), 193—199.
- [11] Derner J D, Briske D D, Boutton T W. Does grazing mediate soil carbon and nitrogen accumulation beneath C₄, perennial grasses along an environmental gradient? *Plant Soil*, 1997, 191(2): 147—156.
- [12] Milchunas D G, Lauenroth W K. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecol. Monogr.*, 1993, 63(4): 327—366.
- [13] Reeder J D, Schuman G E. Influence of livestock grazing on C sequestration in semi-arid mixed-grass and short-grass rangelands. *Environ. Pollut.*, 2002, 116(3): 457—463.
- [14] Mittermeier R A, Gil P R, Hoffman M, *et al.* Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Threatened Terrestrial Ecoregions. Monterrey, Mexico: Cemex, Conservation International and Agrupacion Sierra Madre, 2005.
- [15] Myers N, Mittermeier R A, Mittermeier C G, *et al.* Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 2000, 403(6772): 853—858.
- [16] Annalea L, Mika A, Kristiina R, *et al.* Soil and total ecosystem respiration in agricultural fields: effect of soil and crop type. *Plant Soil*, 2003, 251(2): 303—317.
- [17] Davidson E A, Janssens I A. Temperature sensitivity of soil carbon decomposition and feedbacks to climate change. *Nature*, 2006, 440(7081): 165—173.
- [18] Lloyd C R. Annual carbon balance of a managed wetland meadow in the Somerset Levels, UK. *Agric. For. Meteorol.*, 2006, 138(1-4): 168—179.
- [19] Reichstein M, Falge E, Baldocchi D, *et al.* On the separation of net ecosystem exchange into assimilation and ecosystem respiration: review and improved algorithm. *Global Change Biol.*, 2005, 11(9): 1424—1439.
- [20] van't Hoff J H. *Lectures on Theoretical and Physical Chemistry. Part 1: Chemical Dynamics*. London: Edward Arnold, 1898.
- [21] Johnson L C, Matchett J R. Fire and grazing regulate below ground processes in tallgrass prairie. *Ecology*, 2001, 82(12): 3377—3389.
- [22] Risch A C, Frank D A. Carbon dioxide fluxes in a spatially and temporally heterogeneous temperate grassland. *Oecologia*, 2005, 147(2): 291—

302.

- [23] LeCain D R, Morgan J A, Schuman G E, *et al.* Carbon exchange and species composition of grazed pastures and exclosures in the shortgrass steppe of Colorado. *Agric. , Ecosyst. Environ.* , 2002, 93(1-3): 421—435.
- [24] Jia B R, Zhou G S, Wang F Y, *et al.* Soil respiration and its influencing factors at grazing and fenced typical *Leymus chinensis* steppe, Nei Monggol. *Environmental Science*, 2005, 26(6): 1—7.
- [25] Li L H, Wang Q B, Bai Y F, *et al.* Soil respiration of a *Leymus chinensis* grassland stand in the Xilin River basin as affected by over-grazing and climate. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 24(6): 680—686.
- [26] Reeder J D, Schuman G E, Morgan J A, *et al.* Response of organic and inorganic carbon and nitrogen to long-term grazing of the shortgrass steppe. *Environ. Manage.* , 2004, 33(4): 485—495.
- [27] Liu Y F, OuYang H, Cao G M, *et al.* Soil carbon emission from ecosystems of eastern Qinghai-Tibet Plateau. *Journal of Natural Resources*, 2001, 16(2): 152—160.
- [28] Pei Z Y, OuYang H, Zhou C P. A study on carbon fluxes from alpine grassland ecosystem on Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(2): 231—236.
- [29] Jia B, Zhou G, Wang Y, *et al.* Effects of temperature and soil water-content on soil respiration of grazed and ungrazed *Leymus chinensis* steppes, Inner Mongolia. *J. Arid Environ.* , 2006, 67(1): 60—76.
- [30] Kato T, Hirota M, Tang Y, *et al.* Strong temperature dependence and no moss photosynthesis in winter CO₂ flux for a Kobresia meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Soil Biol. Biochem.* , 2005, 37(10): 1966—1969.
- [31] Janssens I A, Lankreijer H, Matteucci G, *et al.* Productivity overshadows temperature in determining soil and ecosystem respiration across European forests. *Global Change Biol.* , 2001, 7(3): 269—278.
- [32] Anten N P R, Hirose T. Shoot structure, leaf physiology, and daily carbon gain of plant species in a tallgrass meadow. *Ecology*, 2003, 84(4): 955—968.
- [33] Wright I J, Reich P B, Westoby M, *et al.* The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821—827.
- [34] Hartley I P, Armstrong A F, Murthy R, *et al.* The dependence of respiration on photosynthetic substrate supply and temperature: integrating leaf, soil and ecosystem measurements. *Global Change Biol.* , 2006, 12(10): 1954—1968.
- [35] Kirschbaum M U F. The temperature dependence of soil organic matter decomposition, and the effect of global warming on soil organic C storage. *Soil Biol. Biochem.* , 1995, 27(6): 753—760.
- [36] Luo Y, Wan S, Hui D, *et al.* Acclimatization of soil respiration to warming in a tall grass prairie. *Nature*, 2001, 413(6856): 622—625.
- [37] Rayment M B, Jarvis P G. Temporal and spatial variation of soil CO₂ efflux in a Canadian boreal forest. *Soil Biol. Biochem.* , 2000, 32(1): 35—45.
- [38] Xu M, Qi Y. Spatial and seasonal variations of Q₁₀ determined by soil respiration measurements at a Sierra Nevada forest. *Global Biogeochem. Cycles*, 2001, 15(3): 687—696.
- [39] Janssens I A, Pilegaard K I M. Large seasonal changes in Q₁₀ of soil respiration in a beech forest. *Global Change Biol.* , 2003, 9(6): 911—918.
- [40] Davidson E A, Belk E, Boone R D. Soil water content and temperature as independent or confounded factors controlling soil respiration in a temperate mixed hardwood forest. *Global Change Biol.* , 1998, 4(2): 217—227.

参考文献:

- [10] 张宪洲, 石培礼, 刘允芬, 等. 青藏高原高寒草原生态系统土壤 CO₂ 排放及其碳平衡. *中国科学: D 辑*, 2004, 34(增刊 II): 193—199.
- [24] 贾丙瑞, 周广胜, 王凤玉, 等. 放牧与围栏羊草草原土壤呼吸作用及其影响因子. *环境科学*, 2005, 26(6): 1—7.
- [25] 李凌浩, 王其兵, 白永飞, 等. 锡林河流域羊草草原群落土壤呼吸及其影响因子的研究. *植物生态学报*, 2000, 24(6): 680—686.
- [27] 刘允芬, 欧阳华, 曹广民, 等. 青藏高原东部生态系统土壤碳排放. *自然资源学报*, 2001, 16(2): 152—160.
- [28] 裴志永, 欧阳华, 周才平. 青藏高原高寒草原碳排放及其迁移过程研究. *生态学报*, 2003, 23(2): 231—236.