

DOI: 10.5846/stxb201911202515

祝景彬, 贺慧丹, 李红琴, 张法伟, 李英年, 杨永胜, 张光茹, 王春雨, 罗方林. 青藏高原高寒湿地 GPP 变化特征及对生长季积温的响应. 生态学报, 2020, 40(24): 8958-8965.

Zhu J B, He H D, Li H Q, Zhang F W, Li Y N, Yang Y S, Zhang G R, Wang C Y, Luo F L. Effect of growing season degree days on gross primary productivity and its variation characteristics in alpine wetland of the Qinghai-Tibetan Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(24): 8958-8965.

青藏高原高寒湿地 GPP 变化特征及对生长季积温的响应

祝景彬¹, 贺慧丹¹, 李红琴³, 张法伟², 李英年^{2,5,*}, 杨永胜^{2,5}, 张光茹^{2,4}, 王春雨^{2,4}, 罗方林^{2,4}

1 枣庄学院旅游与资源环境学院, 枣庄 277160

2 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001

3 洛阳师范学院生命科学学院, 洛阳 471934

4 中国科学院大学, 北京 100049

5 中国科学院高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001

摘要: 基于涡度相关系统, 利用 2004—2016 年的涡度相关系统观测资料, 做了青藏高原高寒湿地生长季总初级生产力 (GPP) 在不同时间尺度上对生长季有效积温 (GDD) 响应的研究。结果表明: 高寒湿地生态系统在生长季的日 GPP、GDD 与月际 GPP、GDD 都表现为先增大后减小的单峰变化趋势, 都在 7 月或 8 月达到峰值, 在 5 月达到最小值。在整个生长季尺度上, GPP 与 GDD 变异性较大, 没有明显的变化趋势。2004—2016 年整个生长季 GPP 与 GDD 的均值分别为 $(458.82 \pm 25.78) \text{ gC m}^{-2} \text{ 季}^{-1}$ 和 $(1060.89 \pm 84.07) \text{ }^\circ\text{C}$ 。在日尺度、月尺度、生长季尺度上, GPP 与 GDD 都呈极显著正相关关系 ($P < 0.01$)。但是, 通过比较生长季分别每个月 GPP 与 GDD 的关系发现, 5、9 月的 GPP 与 GDD 没有显著相关性 ($P > 0.05$), 而在 7 月相关性最为显著 ($P < 0.01$)。整体上看, 高寒湿地生态系统植被的总初级生产力与热量条件表现为正相关关系, 由此说明在全球气候变暖的背景下, 将会提高青藏高原高寒湿地生态系统植被的光合生产能力。

关键词: GPP; 高寒湿地; 生长季积温; 青藏高原

Effect of growing season degree days on gross primary productivity and its variation characteristics in alpine wetland of the Qinghai-Tibetan Plateau

ZHU Jingbin¹, HE Huidan¹, LI Hongqin³, ZHANG Fawei², LI Yingnian^{2,5,*}, YANG Yongsheng^{2,5}, ZHANG Guangru^{2,4}, WANG Chunyu^{2,4}, LUO Fanglin^{2,4}

1 College of Tourism, Resources and Environment, Zaozhuang University, Zaozhuang 277160, China

2 Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China

3 College of Life Sciences, Luoyang Normal University, Luoyang 471934, China

4 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

5 Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China

Abstract: Based on CO₂ fluxes measured with the eddy covariance technique, we analyzed the relationship between gross primary productivity (GPP) and growing season degree days (GDD) at different time scales over an alpine wetland in the

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2017YFA0604801); 青海省科技基础条件平台项目 (2018-ZJ-T09); 国家自然科学基金项目 (41877547); 国家生态系统观测研究共享服务平台能力建设项目

收稿日期: 2019-11-20; 修订日期: 2020-05-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ynli@nwipb.cas.cn;

Qinghai-Tibetan Plateau during the growing season from 2004 to 2016. The daily and monthly GPP and GDD in the growing season showed a single peak trend over the alpine wetland ecosystem. The maximum daily and monthly GPP and GDD values all occurred in July or August, while the minimum value occurred in May. However, GPP and GDD showed no obvious trends during the growing season. The mean values of seasonal GPP and GDD for the entire growing season from 2004 to 2016 were $(458.82 \pm 25.78) \text{ gC m}^{-2} \text{ season}^{-1}$ and $(1060.89 \pm 84.07) ^\circ\text{C}$. On the daily, monthly, and growing season scales, all GPP values positively correlated with GDD ($P < 0.01$). However, on comparing GPP and GDD in each month of the growing season, no significant correlation was found between GPP and GDD in May and September ($P > 0.05$), while the correlation was strongest ($P < 0.01$) in July. Overall, the GPP of the alpine wetland ecosystem indicated a positive reaction to the thermal condition, suggesting that the photosynthetic capacity of the wetland ecosystem in the Qinghai-Tibet Plateau could improve in the future under the effect of global warming.

Key Words: GPP; alpine wetland; growing season degree days; the Qinghai-Tibetan Plateau

根据 IPCC 第五次评估报告,由于大气中温室气体浓度的增加,将导致 2100 年的全球平均气温升高 0.3—4.8 $^\circ\text{C}$ ^[1],“温室效应”将会对陆地生态系统的碳循环过程产生重大影响^[2]。全球湿地生态系统的面积虽然只占陆地表面的 5%—8%,但其土壤中储存的有机碳却占全球土壤碳库的 25%—30%。因此,近年来更多的研究聚焦在湿地生态系统在气候变化中的作用^[3-4]。青藏高原的湿地约占中国湿地总面积的三分之一,其土壤有机碳占中国湿地土壤有机碳的 30%—40%^[5-6]。此外,由于海拔较高和气温较低,导致青藏高原高寒生态系统的碳平衡对全球变暖非常敏感^[7-9]。因此,研究高寒湿地生态系统的碳循环动态,对于有效预测未来全球碳循环对环境变化的响应具有重要参考价值^[10-12]。

生态系统总初级生产力(GPP)是指单位时间内植物通过光合作用固定的有机碳量,是生态系统碳循环的基础,GPP 的变化动态对大气中 CO_2 的含量具有重要影响^[9]。研究表明,随着温度的升高,生态系统 GPP 有增大趋势,但增大缓慢且具有较高异质性^[13]。植物进行光合作用过程中相关酶的生理活性以及酶促反应速度受到温度调控^[14],温度是影响植物光合作用的关键因子^[15-17]。但是,温度与总初级生产力的关系较为复杂,一定程度上温度的升高有利于光合速率的提高,但是超过其最适反应温度又开始下降^[13]。此外,大量研究表明,不同生态系统的碳平衡状态存在较大差异,这是由不同生态系统生物和非生物因素之间的差异造成的^[18-19]。同时,年均温的年际差异也导致了碳循环各过程的波动^[20]。因此,在全球气候变化的背景下,研究总初级生产力对气候变暖的响应极其重要。

国内外对陆地生态系统碳循环方面的研究主要集中在低海拔地区,而对于高海拔地区青藏高原高寒生态系统碳循环方面的研究相对较少;此外,目前对青藏高原高寒生态系统碳平衡的研究主要是短期内的变化动态和影响机制的研究^[21],而对于较长时间尺度的年际变化动态和响应机制研究相对较少。在高寒地区的研究表明,气候变暖提前了融雪期和植被返青期,延长了生长季长度,并促进高寒生态系统的 CO_2 同化和植被生产^[22]。近几十年来,青藏高原经历了显著的变暖,但有关高寒湿地生态系统碳平衡的研究相对较少^[23]。同时,永冻层和冰川融化可能在青藏高原上形成更多的湿地,因此气候变暖导致的高寒湿地范围的扩大可能会引起土壤碳储量和区域碳平衡的变化^[24]。此外,研究表明在不同的时间尺度上,气候环境因子可能对碳循环有不同的影响^[11]。在不同时间尺度上分析气候环境因子对碳通量的影响,更能准确的反应其客观的关系。因此,研究在不同时间尺度上分析了 2004 年至 2016 年生长季利用协方差(EC)技术在青藏高原东北部高寒湿地获得的 13 年连续通量数据。研究目的是:(1)量化高寒湿地生态系统生长季 GPP 与 GDD 在不同时间尺度上的变化特征;(2)明确不同时间尺度上高寒湿地生态系统生长季的 GPP 对 GDD 的响应。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验在青海海北高寒草甸生态系统国家野外科学观测研究站(海北站)附近的高寒湿地中进行。海北站

地处青藏高原东北隅祁连山北支冷龙岭东段南麓坡地(37°29′—37°45′N, 101°12′—101°23′E, 海拔 3200—3600 m)。该地区属高原大陆性气候,有明显的干冷(11月至次年4月)和暖湿(5月至10月)季节^[25]。根据1980年至2010年的气象资料,年平均气温约为-1.0℃。最温暖的月份在7月,温度约为10℃;最冷的月份在1月,温度约为-15℃。年平均降水量约480 mm,其中80%的降水量集中在暖湿季节。此次研究实验地发育着典型的沼泽土—有机寒冻潜育土,土壤呈微碱性,有机质含量丰富,0—30cm土层C和N的平均含量分别为24.5%和1.46%。高寒湿地在四月底或五月初开始返青,地上生物量从5月到8月呈上升趋势,在7月下旬或8月达到最大值^[26]。湿地以帕米尔苔草(*Carex pamirensis* Marsh)为建群种,次优势种有华扁穗草(*Blysmus sinocompressus*)、黑褐苔草(*Carex atrofusca*)、青藏苔草(*C. moorcroft*)、乳白香青(*Anaphalis lectea*)等^[27]。

1.2 研究材料及分析方法

1.2.1 通量和温度的监测

涡度协方差法包括三维超声风速仪(CSAT3, Campbell, USA)和开路红外CO₂/H₂O分析仪(LI-7500, LI-Cor, USA)。原始数据的采样频率为10 Hz。通过WPL(Webb, Pearman和Leuning)密度相关计算和调整30分钟通量,并使用数据记录器(CR5000, Campbell, USA)记录。微气候观测系统包括风向和风速(150 cm和250 cm)、空气温度和湿度(150 cm和250 cm)等。括号里的数字是安装设备的高度。因湿地地表积水,未测量土壤含水量、土壤热通量等。Zhang等^[27]描述了进一步的细节。有效积温(GDD)为大于5℃日气温的和^[28]。参考以往研究经验,将生长季定义为高寒湿地生态系统的5—9月^[11, 14]。本研究中日尺度GPP、GDD为当天的GPP(gC m⁻² d⁻¹)、GDD(℃);月尺度GPP(gC m⁻²月⁻¹)、GDD(℃)为当月每天GPP、GDD的和;生长季尺度GPP(gC m⁻²季⁻¹)、GDD(℃)为整个生长季每天GPP、GDD的和。

1.2.2 数据处理

本研究采用的数据是2004—2016年生长季的涡度相关系统观测的数据。收集数据后,对所有通量和气象数据进行质量控制。由于研究地点地势相对平坦,当冠层高度较低时,小偏差可以被忽略,因此未对原始涡流数据进行轴向旋转和趋势消除^[14, 21]。研究采用的通量数据处理方法来自ChinaFLUX的标准处理方法^[29]。GPP和GDD的关系采用线性相关分析,对所测定的数据利用Excel和SPSS 20.0软件对数据进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 高寒湿地生态系统的日GPP变化特征及其对气温(T_a)的响应

图1可见,高寒湿地生态系统的日GPP在2004—2016年生长季(5—9月)的变化趋势基本一致,表现为先增加后减小的单峰变化趋势。十三年的数据表明,日GPP在每年7月达到峰值,日GPP的最大值为2012年7月10日的7.75 gC m⁻² d⁻¹。高寒湿地在2004—2016年生长季(5—9月)日平均气温(T_a)变化趋势基本一致,表现为先升高后降低的单峰变化趋势(图1)。最高气温出现在2013年7月15日,为17.89℃;最低气温出现在2013年5月12日,为-3.66℃。线性回归分析表明(图2),日GPP与T_a呈极显著正相关(GPP = 0.42T_a - 0.06, R² = 0.46, P < 0.001),由此表明在日尺度上气温越高,高寒湿地植被的光合生产能力越强。

2.2 高寒湿地生态系统的月GPP变化特征及其对GDD的响应

图3可见,高寒湿地在2004—2016年生长季(5—9月)GPP月变化趋势基本一致,表现为先增大后减小的单峰变化趋势,2004—2016年生长季的月GPP基本都在7月达到峰值,只有2007年在8月达到峰值,为159.05 gC m⁻²月⁻¹;月GPP的最大值为2012年7月的值,为191.98 gC m⁻²月⁻¹。2004—2016年生长季的月GPP都在5月达到最小值,5月GPP的均值为(13.19 ± 6.32) gC m⁻²月⁻¹。6、8、9月GPP的均值分别为(76.06 ± 16.98)、(147.77 ± 13.47)、(72.25 ± 15.76) gC m⁻²月⁻¹。高寒湿地在2004—2016年生长季(5—9月)的月GDD变化趋势基本一致(图3),在7、8月达到峰值,7、8月GDD的均值分别为(317.28 ± 25.43)、(303.18 ± 44.74)℃,整体上看7月GDD相对更大。5月GDD最小,其均值为(77.61 ± 23.97)℃;6、9月GDD均值分别为(232.74 ± 27.30)、(130.08 ± 28.37)℃。

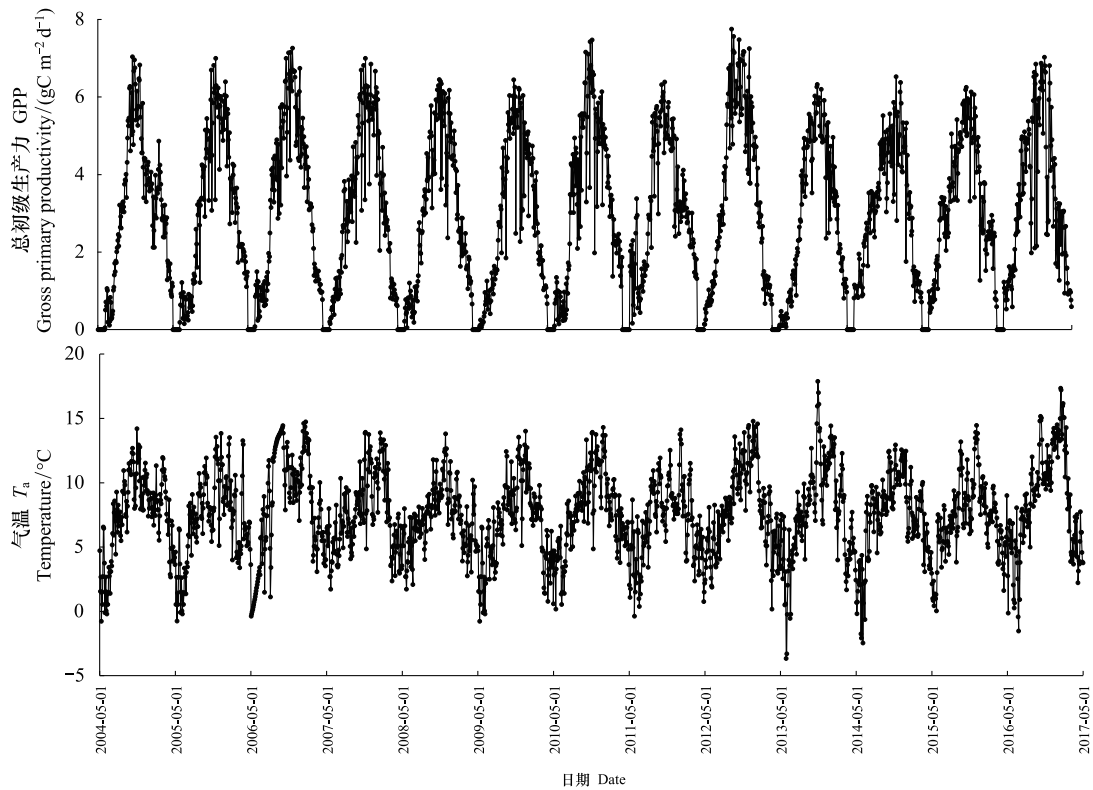


图1 高寒湿地日总初级生产力(GPP)与气温(Ta)的变化特征

Fig.1 Variation characteristics of daily gross primary productivity (GPP) and temperature (Ta) of alpine wetland

线性回归分析表明(图4),在整个生长季的月 GPP 与月 GDD 呈极显著正相关 ($GPP = 0.51GDD - 15.66$, $R^2 = 0.82, P < 0.001$),此外,我们分别分析了2004—2016年生长季每个月的 GPP 与 GDD 的关系(表1),研究发现在5、9月 GPP 与 GDD 没有显著相关性($P > 0.40$),在6、7、8月 GPP 与 GDD 呈显著相关($P < 0.05$),并且在生长旺盛期(7、8月)的相关性更显著($P < 0.01$),在7月 GPP 与 GDD 的相关性最强($R^2 = 0.52, P < 0.01$)。这种结果可能是由不同月份之间水热条件、光合有效辐射等环境因素的差异造成的,所以在不同月份 GPP 与 GDD 的相互关系存在差异(表1),在生长季旺盛期(7、8月)这种相关性最强,说明在高寒湿植被生长最旺盛时期,热量条件对植被光合生产能力有更显著的影响。整体上看,在月尺度上,生长季每个月积温越大,越有利于生态系统总初级生产力的提高。

2.3 高寒湿地生态系统的生长季 GPP 变化特征及其对 GDD 的响应

图5可见,整个生长季(5—9月)GPP 的值变异较大,没有明显的变化趋势,生长季 GPP 的最大值出现在2012年,其值为 $499.94 \text{ gC m}^{-2} \text{ 季}^{-1}$;生长季 GPP 的最小值出现在2009年,其值为 $414.34 \text{ gC m}^{-2} \text{ 季}^{-1}$;2004—2016年的生长季 GPP 均值为 $(458.82 \pm 25.78) \text{ gC m}^{-2} \text{ 季}^{-1}$ 。2004—2016年生长季有效积温变异较大,没有明

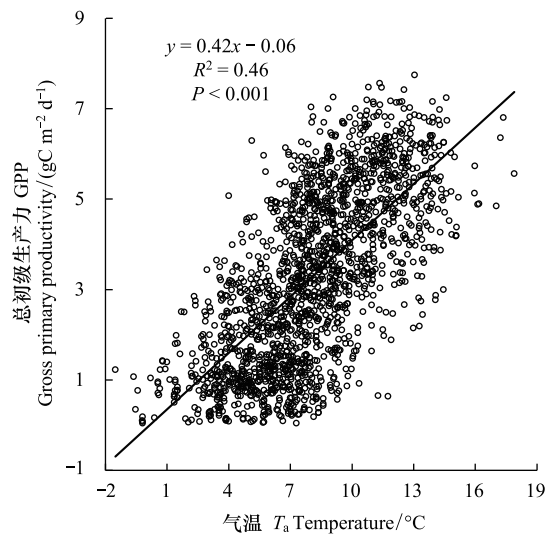


图2 高寒湿地日总初级生产力(GPP)与气温(Ta)的关系

Fig.2 The relationship between daily gross primary productivity (GPP) and temperature (Ta) of alpine wetland

显变化趋势(图 5),最大值为 2016 年的 1220.45 °C,最小值为 2009 年的 908.35 °C,整个生长季 GDD 的均值为 (1060.89±84.07) °C。线性回归分析表明(图 6),生长季 GPP 与 GDD 呈极显著正相关($GPP = 0.22GDD + 229.27, R^2 = 0.50, P = 0.007$),由此说明在生长季尺度上,高寒湿地生态系统生长季有效积温(GDD)的增大有利于提高整个生长季的总初级生产力(GPP)。

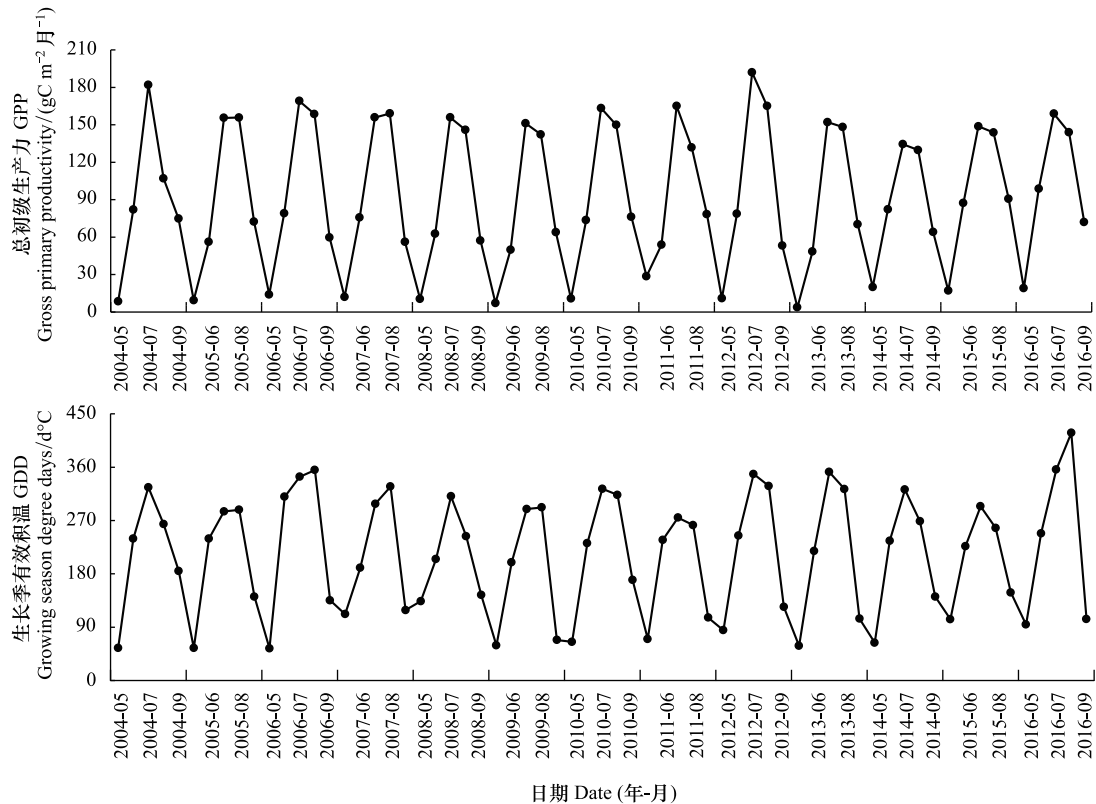


图 3 高寒湿地的月总初级生产力(GPP)与生长季有效积温(GDD)的变化特征

Fig.3 Variation characteristics of monthly gross primary productivity (GPP) and growing season degree days (GDD) over alpine wetland

表 1 高寒湿地在生长季每个月总初级生产力(GPP)与生长季有效积温(GDD)的相关性

Table 1 Correlation between gross primary productivity (GPP) and growing season degree days (GDD) of each month in growing season over alpine wetland

月份 Month	总初级生产力 GPP 线性方程 Linear equation	R^2	P
5	$y = 0.03x + 10.56$	0.02	0.67
6	$y = 0.47x - 38.74$	0.34	0.04
7	$y = 0.39x + 36.80$	0.52	0.01
8	$y = 0.24x + 75.65$	0.49	0.01
9	$y = 0.09x + 56.90$	0.06	0.40

y 代表月 GPP, x 代表月 GDD

3 讨论

过去的研究表明草地生态系统植被的光合生产能力与温度的变化密切相关,但研究结果也指出,群落生物量对生态系统热量条件变化的反应具有一定的“时滞”性,因此,分析生态系统温度的累加值与植被光合生产能力的关系更能客观的反应其真实的响应模式^[30]。研究中,GPP 和 GDD 在日尺度、月尺度的变化趋势都表现为先升高后降低的单峰变化趋势,都是在 7、8 月达到峰值,这和 Zhao 等^[26]、Zhang 等^[27]的研究结果基本

一致。在生长季尺度上,2004—2016 年的生长季 GPP 和 GDD 变异性较大,没有表现出明显的变化趋势,这与李红琴^[11]的研究结果类似。

但是,过去的研究大多局限于短期的研究,研究表明在不同的时间尺度上环境因子可能对生态系统生产力有不同的影响^[21,26],因此本研究在不同时间尺度上探讨了植被总初级生产力(GPP)对生长有效积温(GDD)的响应。研究结果发现,在不同时间尺度上 GPP 与 GDD 都呈极显著正相关关系。说明高寒湿地生态系统植被的光合生产能力直接受到热量条件的控制,这可能是由于高寒植被有更大的地上生物量^[8,23,31],并且温度的累积效应是打破植被休眠、植被返青和生长代谢的主要控制因素^[9,21,28,32]。因此,高寒植被在生长代谢方面受到温度的重要影响^[33]。此外,温度能够影响土壤中微生物的生物量,以及相关酶的活性,由于湿地土壤中含有大量土壤有机质,并且微生物分解土壤有机质的过程对温度极其敏感,较高的温度能够刺激土壤有机质的分解,为植物的生长提供更多的养分,因此间接有利于提高植物的光合生产能力^[21,23]。此外,较高的温度能够促进植物的蒸腾以及湿地表面水分的蒸发,研究表明,湿地表面的水深对土壤呼吸有重要影响;当湿地土壤表面的积水越浅时,越有利于大气中的氧气进入土壤,土壤中的氧气越多,则越有利于微生物对土壤有机质的分解,因此越有利于土壤对植物的养分供应,所以就间接促进植物光合生产能力的提高^[34]。

但是,本研究中值得注意的结果是,我们对 2004—2016 年生长季中每个月份的 GPP 与 GDD 做了线性回归分析,发现在 5、9 月 GPP 与 GDD 没有显著相关性,在植物生长旺盛期(7、8 月)相关性较强,在 7 月 GPP 与 GDD 的相关性最显著。这可能是由于在生长季中不同月份的降水、光合有效辐射、水汽饱和亏等环境因素之间的差异造成的^[26-27]。严格上来讲,高寒湿地生态系统植被的总初级生产力受到多种环境因子的控制,并且

同一时期的环境因子是相似的,因此分析 2004—2016 年生长季分别每个月的数据,可以一定程度上减弱其它环境因子对分析结果的干扰,更能准确阐述 GPP 与 GDD 之间的客观关系。研究结果显示,在 5、9 月 GPP 与 GDD 没有显著相关性,这可能是因为在生长季初期和末期植物生长缓慢^[21,26],光合生产能力较弱,而此时有效积温也较小,所以有效积温的改变对植物光合生产能力的影并不显著。但是,7 月份雨热条件最好^[14,22],植物生长最旺盛,植物在这个时期的光合生产能力最强,因此在这个时期有效积温的变化,会对生态系统的总初级生产力产生极显著的影响,说明此时热量条件对 GPP 变化的控制作用更强。总体上看,高寒湿地生态系统的总初级生产力受到热量条件的显著影响,即有效积温越大,越有利于植物光合生产能力的提高。我们的研究结果表明,在全球变暖的背景下,有利于青藏高原高寒湿地总初级生产能力的提高,但是有研究也

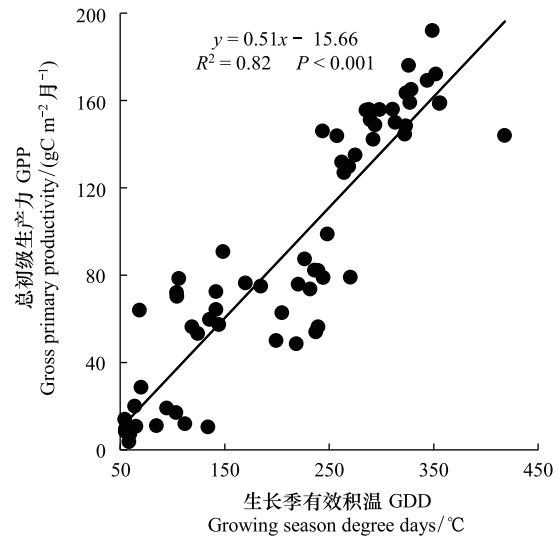


图 4 高寒湿地的月总初级生产力(GPP)与生长季有效积温(GDD)的关系

Fig.4 The relationship between monthly gross primary productivity (GPP) and growing season degree days (GDD) over alpine wetland

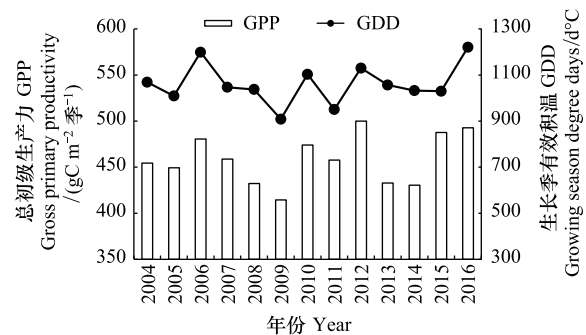


图 5 高寒湿地的生长季(5—9 月)总初级生产力(GPP)与生长季有效积温(GDD)变化特征

Fig.5 Variation characteristics of gross primary productivity (GPP) and growing season degree days (GDD) in growing season (May—Sep) over alpine wetland

表明温度的升高也会增加生态系统呼吸,因此对于高寒湿地生态系统的碳平衡状态还需要进一步深入的研究。

Wang 等^[35]利用 CENTURY 模型对松嫩平原的预测表明,一定幅度温度的增加,有利于提高植被光合生产能力,当温度升高超过一定阈值,将会造成植被光合生产能力的下降。所以,高寒湿地 GPP 对温度升高是不是存在阈值效应,以及具体阈值如何等问题仍需进一步深入分析。此外,研究仅探讨有效积温对高寒湿地生态系统总初级生产力的研究,仍有一定的局限性。在今后的研究中应加强对实测生物量、碳储量、碳通量等资料的收集和整理,为生态系统模拟模型的验证和评价工作提供充分的依据,这对未来气候变化的预测更具有实际意义。

4 结论

(1) 青藏高原高寒湿地生态系统的日 GPP 和月 GPP 表现为先增大后减小的变化趋势,在 7 月达到峰值。不同年之间的生长季(5—9 月)GPP 变异性较大,没有明显的变化趋势。

(2) 高寒湿地在生长季每个月的有效积温(GDD)表现为先增大后减小的变化趋势,在 7、8 月达到峰值,5 月 GDD 最小。不同年之间的生长季(5—9 月)GDD 变异性较大,没有明显的变化趋势。

(3) 在日尺度、月尺度、生长季尺度上,GPP 与 GDD 都呈极显著正相关关系($P < 0.01$)。在 7 月份的月 GPP 与 GDD 相关性最显著($P < 0.01$)。整体上看,高寒湿地 GDD 的增加有利于促进 GPP 的提高,由此表明在全球气候变暖的背景下,将会提高青藏高原湿地生态系统植被的光合生产能力。

参考文献 (References):

- [1] IPCC. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013.
- [2] 李愈哲,樊江文,胡中民,邵全琴. 温性草原利用方式对生态系统碳交换及其组分的影响. 生态学报, 2018, 38(22): 8194-8204.
- [3] Mitsch W J, Gosselink J G. Wetlands. 4th ed. New York: John Wiley and Sons, 2007.
- [4] 吴方涛,曹生奎,曹广超,汉光昭,林阳阳,成淑艳. 青海湖高寒湿地生态系统生长季 CH_4 通量. 中国沙漠, 2018, 38(5): 1078-1085.
- [5] Niu Z G, Zhang H Y, Wang X W, Yao W B, Zhou D M, Zhao K Y, Zhao H, Li N N, Huang H B, Li C C, Yang J, Liu C X, Liu S, Wang L, Li Z, Yang Z Z, Qiao F, Zheng Y M, Chen Y L, Sheng Y W, Gao X H, Zhu W H, Wang W Q, Wang H, Weng Y L, Zhuang D F, Liu J Y, Luo Z C, Cheng X, Guo Z Q, Gong P. Mapping wetland changes in China between 1978 and 2008. Chinese Science Bulletin, 2012, 57(22): 2813-2823.
- [6] 曹生奎,曹广超,陈克龙,冯起,李忠勤,张静,汉光昭,林阳阳. 青海湖高寒湿地生态系统 CO_2 通量和水汽通量间的耦合关系. 中国沙漠, 2016, 36(5): 1286-1295.
- [7] 王记明. 青海湖高寒湿地生态系统 CO_2 交换特征及其影响因子研究[D]. 西宁: 青海师范大学, 2015.
- [8] Ueyama M, Iwata H, Harazono Y, Euskirchen E S, Oechel W C, Zona D. Growing season and spatial variations of carbon fluxes of Arctic and boreal ecosystems in Alaska (USA). Ecological Applications, 2013, 23(8): 1798-1816.
- [9] Ganjurjav H, Gao Q Z, Zhang W N, Liang Y, Li Y W, Cao X J, Wan Y F, Li Y, Danjiu L. Effects of warming on CO_2 fluxes in an alpine meadow ecosystem on the central Qinghai-Tibetan Plateau. PLoS One, 2015, 10(7): e0132044.
- [10] 冯进,袁伟影,高俊琴,安菁,张晓雅. 青藏高原原北高寒湿地和草甸生态系统碳库对比. 生态学杂志, 2016, 35(9): 2293-2298.
- [11] Li H Q, Zhang F W, Li Y N, Wang J B, Zhang L M, Zhao L, Cao G M, Zhao X Q, Du M Y. Seasonal and inter-annual variations in CO_2 fluxes over 10 years in an alpine shrubland on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. Agricultural and Forest Meteorology, 2016, 228-229: 95-103.
- [12] Zhou Y M, Hagedorn F, Zhou C L, Jiang X J, Wang X X, Li M H. Experimental warming of a mountain tundra increases soil CO_2 effluxes and

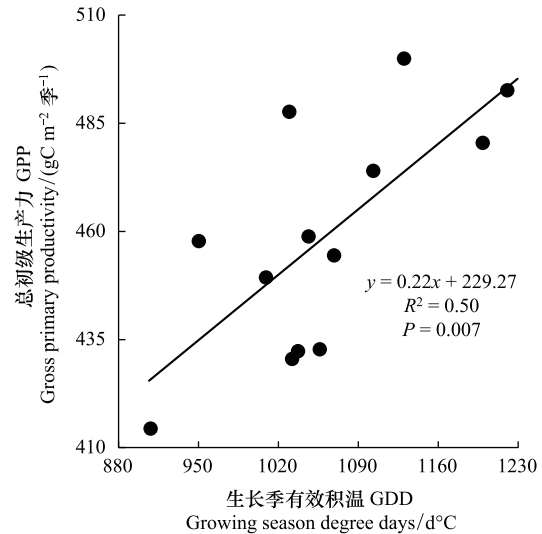


图 6 高寒湿地的生长季(5—9 月)总初级生产力(GPP)与生长季有效积温(GDD)关系

Fig. 6 The relationship between seasonal gross primary productivity (GPP) and growing season degree days (GDD) in growing season (May—Sep) over alpine wetland

- enhances CH₄ and N₂O uptake at Changbai Mountain, China. *Scientific Reports*, 2016, 6: 21108.
- [13] Piao S L, Ciais P, Friedlingstein P, Peylin P, Reichstein M, Luysaert S, Margolis H, Fang J Y, Barr A, Chen A P, Grelle A, Hollinger D Y, Laurila T, Lindroth A, Richardson A D, Vesala T. Net carbon dioxide losses of northern ecosystems in response to autumn warming. *Nature*, 2008, 451(7174): 49-52.
- [14] Zhao L, Li Y N, Xu S X, Zhou H K, Gu S, Yu G R, Zhao X Q. Diurnal, seasonal and annual variation in net ecosystem CO₂ exchange of an alpine shrubland on Qinghai-Tibetan plateau. *Global Change Biology*, 2006, 12(10): 1940-1953.
- [15] Novis P M, Whitehead D, Gregorich E G, Hunt J E, Sparrow A D, Hopkins D W, Elberling B, Greenfield L G. Annual carbon fixation in terrestrial populations of *Nostoc commune* (Cyanobacteria) from an Antarctic dry valley is driven by temperature regime. *Global Change Biology*, 2007, 13(6): 1224-1237.
- [16] Vesala T, Launiainen S, Kolari P, Pumpanen J, Sevanto S, Hari P, Nikinmaa E, Kaski P, Mannila H, Ukkonen E, Piao S L, Ciais P. Autumn temperature and carbon balance of a boreal Scots pine forest in Southern Finland. *Biogeosciences*, 2010, 7(1): 163-176.
- [17] Angert A, Biraud S, Bonfils C, Henning C C, Buermann W, Pinzon J, Tucker C J, Fung I. Drier summers cancel out the CO₂ uptake enhancement induced by warmer springs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(31): 10823-10827.
- [18] 刘伟龙, 赵慧, 王小丹, 程根伟. 气候变化下西藏高寒湿地生态系统研究的意义和特点. *山地学报*, 2014, 32(4): 481-487.
- [19] Song Y, Jin L, Wang H B. Vegetation changes along the Qinghai-Tibet Plateau engineering corridor since 2000 induced by climate change and human activities. *Remote Sensing*, 2018, 10: 95.
- [20] Hao Y B, Cui X Y, Wang Y F, Mei X R, Kang X M, Wu N, Luo P, Zhu D. Predominance of precipitation and temperature controls on ecosystem CO₂ exchange in Zoige alpine wetlands of southwest China. *Wetlands*, 2011, 31(2): 413-422.
- [21] Kato T, Tang Y H, Gu S, Hirota M, Du M Y, Li Y N, Zhao X Q. Temperature and biomass influences on interannual changes in CO₂ exchange in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2006, 12(7): 1285-1298.
- [22] Li H, Zhang F, Li Y, Zhao X, Cao G. Thirty-year variations of above-ground net primary production and precipitation-use efficiency of an alpine meadow in the north-eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Grass and Forage Science*, 2016, 71(2): 208-218.
- [23] Shen M G, Piao S L, Jeong S J, Zhou L M, Zeng Z Z, Ciais P, Chen D L, Huang M T, Jin C S, Li L Z X, Li Y, Myneni R B, Yang K, Zhang G X, Zhang Y G, Yao T D. Evaporative cooling over the Tibetan Plateau induced by vegetation growth. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(30): 9299-9304.
- [24] Zhang Y, Wang G X, Wang Y B. Changes in alpine wetland ecosystems of the Qinghai - Tibetan plateau from 1967 to 2004. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2011, 180(1/4): 189-199.
- [25] 李英年, 赵亮, 赵新全, 王勤学, 张发伟. 高寒湿地生态系统土壤有机物质补给及地-气 CO₂ 交换特征. *冰川冻土*, 2007, 29(6): 940-946.
- [26] Zhao L, Li J, Xu S, Zhou H, Li Y, Gu S, Zhao X. Seasonal variations in carbon dioxide exchange in an alpine wetland meadow on the Qinghai - Tibetan Plateau. *Biogeosciences*, 2010, 7(4): 1207-1221.
- [27] Zhang F W, Liu A H, Li Y N, Liang Z, Wang Q X, Du M Y. CO₂ flux in alpine wetland ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(2): 453-462.
- [28] Marcolla B, Cescatti A, Manca G, Zorer R, Cavagna M, Fiora A, Gianelle D, Rodeghiero M, Sottocornola M, Zampedri R. Climatic controls and ecosystem responses drive the inter-annual variability of the net ecosystem exchange of an alpine meadow. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, 151(9): 1233-1243.
- [29] Yu G R, Zhang L M, Sun X M, Fu Y L, Wen X F, Wang Q F, Li S G, Ren C Y, Song X, Liu Y F, Han S J, Yan J H. Environmental controls over carbon exchange of three forest ecosystems in eastern China. *Global Change Biology*, 2008, 14(11): 2555-2571.
- [30] 齐玉春, 董云社, 耿元波, 杨小红, 耿会立. 我国草地生态系统碳循环研究进展. *地理科学进展*, 2003, 22(4): 342-352.
- [31] Griffis T J, Rouse W R, Waddington J M. Scaling net ecosystem CO₂ exchange from the community to landscape-level at a subarctic fen. *Global Change Biology*, 2000, 6(4): 459-473.
- [32] Fu Y, Zheng Z, Yu G, Hu Z, Sun X, Shi P, Wang Y, Zhao X. Environmental influences on carbon dioxide fluxes over three grassland ecosystems in China. *Biogeosciences*, 2009, 6(12): 2879-2893.
- [33] 吴琴, 胡启武, 曹广民, 李东. 高寒矮嵩草草甸冬季 CO₂ 释放特征. *生态学报*, 2011, 31(18): 5107-5112.
- [34] Chimner R A, Cooper D J. Influence of water table levels on CO₂ emissions in a colorado subalpine fen; an in situ microcosm study. *Soil Biology and Biochemistry*, 2003, 35(3): 345-351.
- [35] Wang Y H, Zhou G S, Wang Y H. Modeling responses of the meadow steppe dominated by *Leymus chinensis* to climate change. *Climatic Change*, 2007, 82(3/4): 437-452.