

DOI: 10.5846/stxb202009132391

董校兵, 曲鲁平, 董刚, 童琦, 邵长亮. 刈割降低热浪对内蒙古草甸草原碳通量的影响. 生态学报, 2021, 41(17): 6836-6845.

Dong X B, Qu L P, Dong G, Tong Q, Shao C L. Mowing reduces the effect of heat wave on carbon flux of meadow grassland. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(17): 6836-6845.

刈割降低热浪对内蒙古草甸草原碳通量的影响

董校兵¹, 曲鲁平², 董刚³, 童琦¹, 邵长亮^{1,*}

1 中国农业科学院, 农业资源与农业区划研究所, 北京 100081

2 福建农林大学, 林学院, 森林生态稳定同位素研究中心, 福州 350002

3 山西大学, 生命科学学院, 太原 030002

摘要:热浪(Heat waves)是近年来频发的一种极端气候,其短期时间会影响生态系统植被健康并对生态系统碳通量产生长期负面影响,但其影响强度往往因生态系统类型而异。而内蒙古高原草甸草原属高纬度半干旱生态脆弱区,受气候变化影响显著,且正在遭受频繁热浪侵袭。在内蒙古呼伦贝尔草甸草原进行为期 2 年的野外原位模拟热浪控制实验,关注热浪对生态系统碳循环关键过程的影响和调节机制,并研究人类活动(刈割)与极端气候(热浪)对草甸草原碳通量的交互作用。结果表明,热浪处理显著降低了生态系统的土壤含水量,并显著降低草甸草原净碳交换(NEE)、生态系统呼吸(Re)和生态系统总生产力(GEP),分别为 31%、1%和 14%。然而,刈割处理下,能够有效降低热浪的负面影响,表现为热浪后草地恢复所需时间缩短了约 1/3。同时,热浪后水分供给能缓解热浪对生态系统碳通量的滞后效应,并缩短生态系统所需的恢复时间。

关键词:热浪;刈割;碳通量;生态系统净碳交换(NEE);生态系统呼吸(Re);生态系统总生产力(GEP)

Mowing reduces the effect of heat wave on carbon flux of meadow grassland

DONG Xiaobing¹, QU Luping², DONG Gang³, TONG Qi¹, SHAO Changliang^{1,*}

1 Institute of Agricultural Resources and Agricultural Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

2 Fujian Agriculture and Forestry University, Forestry College, Forest Ecological Stable Isotope Research Center, Fujian Normal University, Fuzhou 350002, China

3 Shanxi University, College of Life Sciences, Taiyuan 030002, China

Abstract: Heat wave (HW) is a type of extreme climate that has been occurring frequently in recent years. It affects the vegetation health of ecosystem in the short term and has the long-term negative influence on ecosystem carbon flux, but the intensity of its influence tends to vary depending on the type of ecosystem. The meadow grassland of the Inner Mongolia Plateau is a high-latitude semi-arid ecologically fragile area, which is significantly affected by climate change and is suffering from frequent heat wave. Therefore, this study conducted a two-year in-situ simulated heat wave control experiment in Hulunbuir meadow grassland of the Inner Mongolia, focusing on the influence of heat wave on key processes of ecosystem's carbon cycle and the regulatory mechanism, and studying the interaction between human activities (mowing) and extreme climate (heat wave) on meadow grassland carbon flux. The results showed that heat wave treatment significantly reduced the soil water content of ecosystem, as well as net carbon exchange (NEE), ecosystem respiration (Re) and gross ecosystem productivity (GEP) of meadow grassland by 31%, 1% and 14%, respectively. However, the mowing treatment can effectively reduce the negative influence of heat wave, which is reflected in that time required for grassland recovery after the heat wave is shortened by 1/3. Meanwhile, water supply after heat wave can alleviate the legacy effect of heat wave on

基金项目:国家自然科学基金面上项目(31870466);国家科技部重点研发项目(2017YFA0604801)

收稿日期:2020-09-13; 网络出版日期:2021-06-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shaochangliang@caas.cn

ecosystem carbon flux and shorten the recovery time of ecosystem.

Key Words: heat wave; mowing; carbon flux; net ecosystem carbon exchange (NEE); ecosystem respiration (Re); gross ecosystem productivity (GEP)

热浪(heat wave),一种持续数天的极端高温气候变化事件^[1],其发生频率和强度自 20 世纪中叶以来正在逐渐升高^[2-3]。热浪时间虽短,但其伴随的骤然高温和干旱胁迫会对自然生态系统、区域经济和人类健康造成显著影响^[4-7]。欧洲仅 10d 的一次热浪便造成了生态系统净初级生产力下降 30%,并且存在长达 5 a 的遗留效应。热浪胁迫会改变植物新陈代谢、水分运输和叶片气孔闭合状态,降低植物光合作用速率,进一步导致植被发生水分传输障碍和碳饥饿效应^[8-11],从而影响生态系统 CO_2 通量^[12]。目前虽然有研究关注增温实验对生态系统 CO_2 通量的影响,但大部分局限于室内实验^[9, 13],或者是关注单一物种的野外实验^[11],但缺乏从群落和生态系统整体角度考虑的研究。实际上野外原位复杂及多变的气候环境和群落中植被的相互作用均会改变热浪对生态系统的影响,而野外原位的,针对生态系统的研究,有利于准确揭示并衡量热浪对草地生态系统影响的强度及研究机理。

草地生态系统约占全球陆地面积的 40%,储存了陆地生态系统近 1/3 的有机碳^[14],在全球 CO_2 的循环中起到至关重要的作用。相比森林生态系统,草地生态系统的低水热条件,较单一的群落结构以及以草本植物为主的植被形态特征更容易受到热浪的影响。同时草地生态系统又没有农田生态系统的强力人为干扰管理,往往使得草原生态系统更容易受到热浪的影响^[14-15]。近年来,内蒙古自治区采取“划区轮牧”和“封山禁牧”等一系列政策,使得刈割成为当地草地生态系统中最主要和最普遍的土地利用方式^[16],由于它能改变植物群落结构与功能以及覆盖格局^[17],在热浪的影响下,极有可能成为改变草地生产力以及生态系统 CO_2 通量和应对极端气候的重要因素^[18],降低应对极端气候的能力。所以探讨热浪和刈割及其之间的交互作用对草地生态系统的影响,对理解和预测草地生态系统的植被生产力、生态系统的碳平衡对极端气候的响应便极其重要。

基于此,为了有效观测热浪与刈割对草地生态系统的影响,本研究以内蒙古呼伦贝尔羊草草甸草原为研究对象,自 2018 年开始,进行了为期 2a 的控制温度与刈割的田间试验,探讨内蒙古呼伦贝尔羊草草甸草原生态系统对热浪和刈割及其交互作用的响应,评估和量化热浪与刈割如何影响生态系统 CO_2 通量变化。由此本研究假设如下:(1)热浪可以显著降低生态系统碳吸收强度。(2)刈割和热浪处理间存在交互作用,可能增强热浪对生态系统 CO_2 通量的负面影响。

1 研究地区与研究方法

1.1 试验地概况

本研究在中国农业科学院呼伦贝尔草原生态系统国家野外科学观测研究站内(北纬 $49^{\circ}23'13''$ 、东经 $120^{\circ}02'47''$)。研究地区属于中温带半干旱大陆性气候,海拔 627—635m,年均气温 $2.4^{\circ}C$,年积温 1580—1800 $^{\circ}C$,无霜期 110d;年平均降水量 390mm,多集中在 7—9 月份。植被类型为羊草草甸草原,主要建群种羊草(*Leymus chinensis*)、优势种有贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)、糙隐子草(*Cleidotogenes squarrosa*)等、伴生种有山野豌豆(*Vicia amoena*)、草地早熟禾(*Poa atensis*),土壤类型为暗栗钙土。

1.2 实验设计

本实验设计为两个因素:人工模拟热浪和刈割。热浪处理分为热浪和无热浪 2 个水平。刈割处理分为刈割(留茬 5—8cm)和无刈割处理 2 个水平。共 4 个处理,分别是:无热浪不刈割(Control)、无热浪刈割(M)、热浪不刈割(HW)和热浪刈割(HWM),每个处理 4 个重复,设置小区面积 $2m \times 2m$,并在任意小区间设置 2m 的缓冲区。

1.3 研究方法

1.3.1 热浪定义及确定热浪的发生时间

本研究通过分析长期气象和通量数据,对内蒙古草甸草原区域的自然热浪界定标准为以生长季日最高温度的前 10%为基准,把日最高温超过基准温度的日期定义为“热天”;如果连续 5 个及以上“热天”发生,定义为一个热浪事件;其中连续 6d 允许一个非热天,12d 允许两个非热天,以此类推^[19]。通过对呼伦贝尔盟海拉尔气象站最近 40 a (1978—2017 年,数据来源中国气象数据网 <http://data.cma.cn/site/index.html>) 的日最高温数据,来确定热浪的发生时间和发生强度^[19]。

通过 40 a 气象数据整理发现,热浪通常发生在 5—8 月份,其中 7、8 月份发生频率最高。因此本研究确定热浪处理时间在 2018 年 8 月 10 日至 8 月 14 日和 2019 年 8 月 1 日至 8 月 5 日。

1.3.2 热浪及刈割处理

本研究通过带有加热器的 OTC(open top chamber)来模拟发生在草原生态系统的热浪事件。试验 OTC 框架是由 24 根空心钢管组建而成,形状八棱柱状体,底边八边形直径 2m,八棱柱高度为 1.5m。热浪处理期间用高透明聚氯乙烯(PVC)塑料布覆盖,顶部预留直径约 20cm 的圆洞使 OTC 内外空气得到流通。根据光合有效辐射的测量,薄膜的透光率>90%。热浪处理的 OTC 内悬挂一个 3kw 加热器(BGE, China)并配备一个温控开关,悬挂高度为 1.5m,呈水平 30°,防止热风机直吹影响模拟热浪效果的均一性。考虑到透明塑料布的透光性问题,非热浪处理组在热浪阶段同样覆盖塑料布。

刈割处理采用轻型割草机(Yard-man 160CC, USA),处理时间与当地农牧生产中割草的时间一致,在每年生长季末进行刈割处理,刈割留茬高度为生产上常用的 5—8cm,具体高度以当年生长情况而定。首次刈割处理时间为 2018 年 7 月 30 日,第二次刈割时间为 2018 年 8 月 30 日。

1.3.2 微气候测量

试验地配备了微气候测量系统,以连续测量冠层温度(T_{can}),土壤温度(T_s)和土壤含水量(SWC)。其中,6 个 CS616 土壤含水量反射计(CSI, Campbell Scientific Inc., Logan, UT, USA)安装在土壤 0—30cm 处;自制 24 个 T_{can} 探针(E 型热电偶)安装在各小区冠层高度约 20cm 高度处,24 个 T_s 探针(T 型热电偶)安装在各小区地下深度 5cm 处,所有微气候数据均通过 CR1000 数据采集器以 20s 间隔记录一次,并编译成 30 min 的平均值进行收集。该微环境测量系统采用一个 20W 太阳能电池板和一个 12V 深循环供电电池保证电力供应,达到不间断测量的效果。

实验结果显示,在实验热浪期间,加热样地冠层温度平均增加了 5.8°C(图 1d 和 1g),土壤温度平均增加了 2.7°C(图 1e 和 1h)。加热样地的冠层温度和土壤温度明显高于未加热样地,在加热结束后立刻恢复平均水平(图 1),加热结束后,热浪处理下的土壤水分比非热浪处理降低了 2.48%(图 1f 和 1i),并在加热结束后依旧保持了较低水平。

1.3.3 生态系统气体交换测量

2018 年 5 月,在植被返青前每个小区的土壤中镶入一个正方形金属框(0.5 m×0.5 m×0.1 m),镶入深度约 7cm,露出地面高度约 3cm。金属框在土壤表层是一个平坦的底座,能够与气体采集透明室形成密闭空间。安装过程尽量注意减少对土壤和植被的干扰。使用红外气体分析仪(IRGA; LI-840, LI-COR)测量生态系统 CO_2 交换,并附加一个密闭透明室(0.5 m×0.5 m×0.5 m)连接到铝合金框架上。在测量过程中,透明室与铝合金框密封,透明室内两个小风扇持续混合室内的空气,记录好箱体温度后启动 LI-840,并在 120s 的时间内,以每秒 1 次的速度记录 CO_2 和 H_2O 浓度,连续记录 120 次,测量结束后再次记录箱体内冠层温度,最后根据气体浓度和温度变化计算净生态系统 CO_2 交换(NEE)^[20]。随后将透明室与周围空气充分混匀后,用不透明布覆盖,同样步骤再次测量生态系统 CO_2 交换。由于第二组测量是在没有光的条件下(即没有光合作用)进行的,所以获得的值代表生态系统呼吸(R_e)。总生态系统生产力(GEP)计算为 NEE 和 R_e 的总和。负的 NEE 指生态系统碳汇状态,正的 NEE 表示生态系碳源状态。测量时间为晴天的 9:00—12:00。

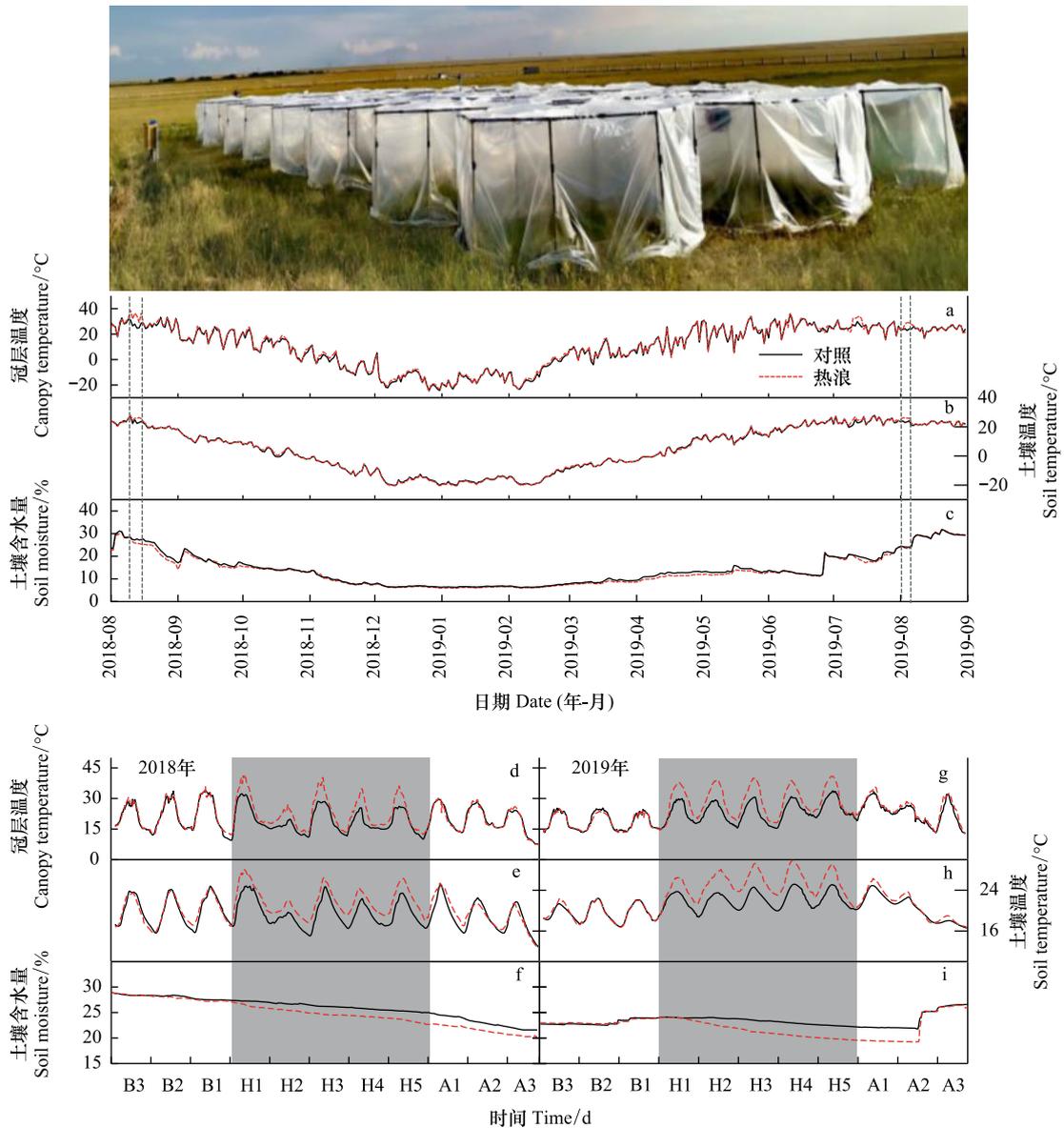


图 1 模拟热浪的野外实验(上图)和微气候变化图

Fig.1 Illustration of the field experiment in simulating heat wave (above) and microclimate change map

B1:热浪前一天;B2:热浪前两天;B3:热浪前三天;H1:热浪第一天;H2:热浪第二天;H3:热浪第三天;H4:热浪第四天;H5:热浪第五天;A1:热浪后一天;A2:热浪后二天;A3:热浪后三天

本研究通过计算不同刈割水平下热浪处理和非热浪处理下的 NEE 的差值 (ΔNEE), 来评估热浪处理后不同处理下生态系统碳通量的恢复过程。其中,Control 和 HW 的差值用来评估热浪后的生态系统恢复过程, 而 M 和 HWM 的差值表示在刈割交互作用下的热浪后生态系统的恢复过程。

1.3.4 生物量测定

在 2019 年 8 月 20 日,用 0.25m×0.25m 的样方框在每个小区相同位点分别取样,以此来估算地上生物量峰值。将鲜草与枯落物分离,65℃ 烘干至恒重(48h),通过天平进行称重。

1.4 数据处理

采用重复测量方差分析方法,研究 2018 年和 2019 年生长季热浪、刈割、取样周期以及其之间的交互作用对 CO₂通量的影响。采用单因素方法分析(One-way ANOVA) 检验 4 个处理间不同时间热浪的平均 CO₂通量

和生物量的差异 ($P < 0.05$, Duncan's Test)。采用 Excel 软件 (Excel 2013 for windows) 和 Sigmaplot 软件 (Sigmaplot 12.5 for windows) 进行数据处理与作图, 所有统计分析均运用 SPSS 软件 (SPSS 25.0 for windows, USA) 进行分析。

2 结果与分析

2.1 热浪对草甸草原 CO₂ 通量的影响

本研究将热浪研究期分为二个阶段 (热浪发生时和热浪发生后), 分别代表热浪的即时效应和滞后效应。研究发现在不同阶段下对 NEE、*Re* 和 GEP 均有显著差异 (表 1)。热浪处理显著降低了生态系统的碳汇强度, 表现为降低净生态系统 CO₂ 交换 (NEE) (图 2)。在热浪期间, 2018 年和 2019 年均降低 NEE 为 31% ($P < 0.05$)。然而热浪对生态系统呼吸 (*Re*) 却不显著 ($P > 0.05$) (图 3), 2018 年热浪仅导致 *Re* 降低了 4%, 而 2019 年却增加了 1%。生态系统总生产力 (GEP) 与 NEE 类似, 热浪使 GEP 降低了 16% 和 12%。

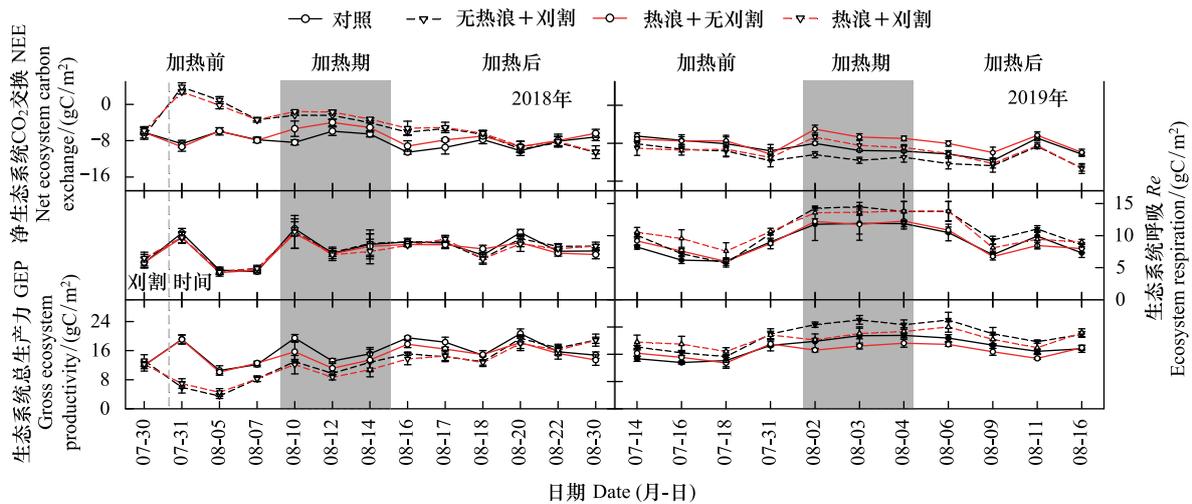


图 2 2018—2019 年不同处理下草地生态系统碳通量生长季内日值变化

Fig. 2 Changes in the daily value of carbon fluxes of grassland ecosystems during the growth season under different treatments from 2018 to 2019

灰色虚线表示刈割处理时间 (2018 年 7 月 30 日); 灰色区域表示热浪阶段

表 1 生态系统碳通量的重复测量方差分析

Table 1 Repeated measurement variance analysis of ecosystem carbon flux

Treat	NEE		<i>Re</i>		GEP	
	2018	2019	2018	2019	2018	2019
M	0.027*	0.004*	0.979	0.803	0.002*	0.059
HW	0.001*	0.000*	0.632	0.005*	0.359	0.000*
HW×M	0.000*	0.987	0.955	0.901	0.749	0.962
Period	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*	0.000*
Period×M	0.000*	0.056	0.977	0.714	0.000*	0.005*
Period×HW	0.061	0.000*	0.938	0.115	0.312	0.509
Period×HW×M	0.991	0.067	0.978	0.606	0.998	0.675

* 表示显著性 ($P < 0.05$); M: 无热浪+刈割 no heat wave+no mowing; HW: 热浪+无刈割 heat wave+no mowing; Period: 取样周期 (热浪前、热浪时和热浪后) sampling period (before, during and after the heat wave)

同时, 热浪发生后对 CO₂ 通量产生了明显的滞后效应。表现为在热浪发生后 CO₂ 通量长时间内处于较低水平 (图 2), 2018 年热浪结束后的第 1d, 热浪组 NEE 值比非热浪组低 13%, 直到热浪后的第 15 天, 热浪组

NEE 值比非热浪组低 5%。2019 年热浪结束后第 1 天,热浪组 NEE 值比非热浪组低 19%,热浪后第 11 天,热浪组 NEE 值仅比非热浪组低 1%。基于此,通过斜率表示热浪后生态系统的恢复速率,本研究将热浪后 Δ NEE 值作为衡量热浪滞后效应的指标,以此来表示热浪后生态系统的恢复速率。当 Δ NEE = 0 时表示热浪后生态系统恢复到原来水平。计算结果表明,2018 年热浪恢复期为 27d(图 4),2019 年热浪后恢复期仅需要 12d(图 4),比 2018 年恢复时间缩短 1.25 倍。

2.2 刈割对草甸草原 CO₂通量的影响

刈割处理与热浪存在明显的交互作用(表 2),显著降低了热浪的负面效应,增加碳固定。2018 年与 2019 年热浪期间的 NEE 中,实验结果表明非刈割组下的热浪处理造成了显著差异($P < 0.05$)(图 3),而在刈割处理加入后,热浪处理不存在显著差异($P > 0.05$)(图 3)。同时,2018 年热浪使 NEE 降低 31%,在刈割处理加入后,使 NEE 降低 26%,相比热浪减少了 5 个百分点,2019 年也有同样类似的结果,2019 年热浪 NEE 降低 31%,刈割处理加入后使 NEE 降低为 27%。并且,刈割处理显著提升了 2019 全年度 NEE、*Re* 和 GEP 值,分别提升了 21%、19%和 20%,然而刈割处理却降低了 2018 年 NEE 和 GEP 值,降低了 30%、19%,*Re* 基本不变(+1%)。同时这种交互作用同样发生在热浪后的恢复期,刈割处理加入后,2018 年 NEE 恢复期为 16 d(图 4),比单独热浪处理的恢复时间(27d)缩短了 1/3,2019 年 NEE 恢复期也从 2018 年度的 12 d 缩短至 9 d,比单独热浪处理后的恢复时间缩短了 1/4。

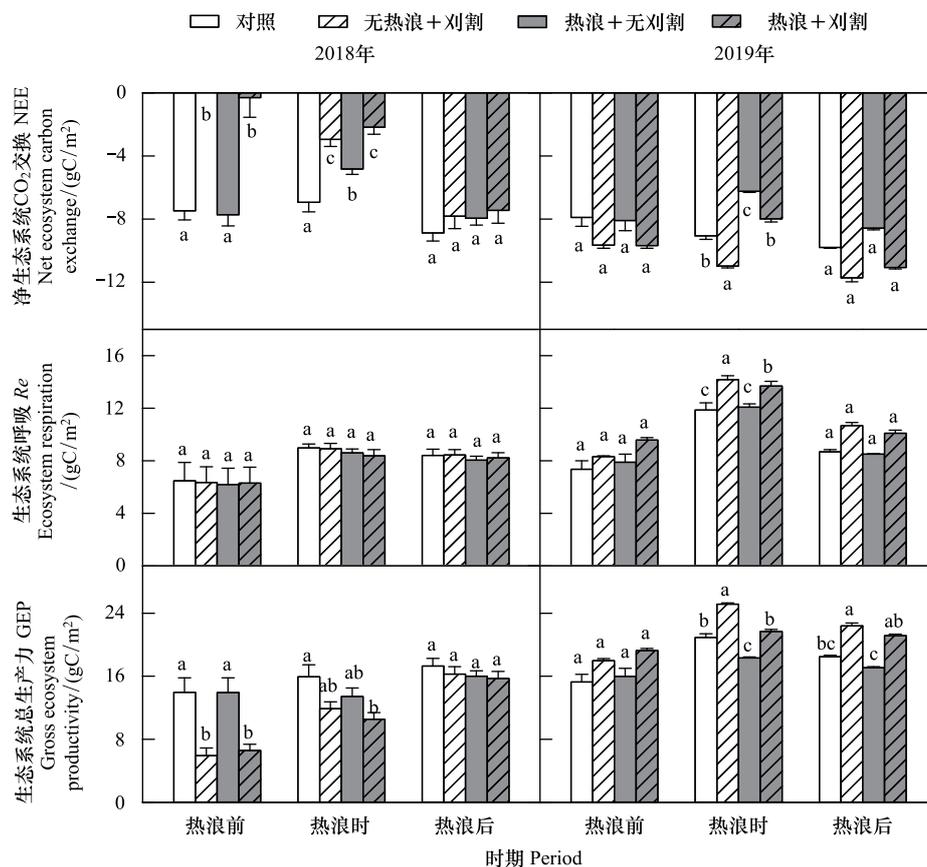


图 3 不同处理下生态系统碳通量在不同阶段的平均值

Fig.3 Average value of ecosystem carbon flux at different stages under different treatments

进行单因素 ANOVA 的统计分析,分别用不同字母表示差异;图中数据为平均值±标准差

2.3 生物量

地上生物量是反映草地生产状况和生产潜力的重要指标。热浪处理增加枯落物,而刈割处理显著提高了

干重(表 2)。干重中,刈割组的生物量最高,热浪组的生物量最低,且两种处理下存在差异($P<0.05$)。总生物量中,刈割处理与非刈割处理之间产生显著差异($P<0.05$),热浪加刈割组和刈割组相比对照减少了 30% 和 27%。热浪组的地上总生物量虽然低于对照组,但不显著($P>0.05$),而总生物量产生这种差异主要是因为刈割处理导致枯落物的下降($P<0.05$)造成的。总体来看,热浪处理后,总生物量下降,枯落物占总生物量的比例增高。

表 2 不同处理下地上生物量

Table 2 Aboveground biomass under different treatments

生物量 Biomass	Control	M	HW	HWM
干重 Dry weight	225.02±16.75ab	236.83±8.14a	195.57±11.19b	231.75±6.80ab
枯落物 Litter weight	190.67±7.81a	82.23±9.34b	206.25±13.73a	95.18±6.79b
总重 Total	415.69±18.65a	319.06±6.55c	401.82±15.18ab	326.93±13.27c

Control: 无热浪+无刈割 no heat wave+no mowing; M: 无热浪+刈割 no heat wave+no mowing; HW: 热浪+无刈割 heat wave+no mowing; HWM: 热浪+刈割 heat wave+mowing。不同字母表示各处理间有显著性差异($P<0.05$, 单因素方差分析, Duncan 检验); 图中数据为平均值±标准差

3 讨论

3.1 热浪显著降低生态系统碳通量

热浪的发生会显著降低生态系统碳通量, NEE、 Re 和 GEP 分别降低了 31%、1% 和 14% (图 2)。从微观到宏观的角度主要分为以下三个层面, 在细胞层面, 热浪后期伴随的干旱会导致细胞失水而破坏植被细胞的完整性, 最终导致细胞损伤甚至死亡^[21]。高温下细胞中的生物膜失去运输作用, 以及蛋白质发生变性失活也会对植被造成损伤^[22], 继而造成植物的损伤和死亡, 热浪样地内的低生物量和高枯落物便证明了植物组织发生了衰老和死亡的现象(表 2)。植物光合作用是草原生态系统 CO_2 通量交换最主要的方式之一, 但光合作用却是植物对温度反映最敏感的过程, 对于大部分植物来说, 光合作用的最适温度在 20—35℃ 之间, 而过高的温度将会使光反应中的 PSII^[23] 和暗反应中的 Rubisco 活化酶^[10] 活性受损, 使得光合酶与电子运输速率下降^[24-25], 从而对植被光合造成直接损害^[26-27]。进而把这种影响扩大到植被层面, 由于光合作用受损, 净光合作用下降, 而热浪下生态系统呼吸却基本不变甚至升高(图 3), 极易造成碳源不足而产生碳饥饿效应。同时, 热浪伴随着高温胁迫, 会增大植物蒸腾作用, 导致植物耗水增加, 使土壤水分流失加重(图 1f 和 1i), 低土壤水分使植物无法获得充足的水分供应^[28], 进而植物为避免干旱会使其气孔关闭^[29], 造成干旱胁迫。干旱胁迫进一步延续热浪的影响, 所以即使热浪发生后, 这种胁迫危害也会继续存在^[9, 30]。当然, 如果热浪发生后及时得到充沛的水分, 这样既失去了高温胁迫, 又减少了干旱胁迫的危害^[9, 31], 则会降低热浪对生态系统造成的影响。例如 2019 年热浪发生后, 样地及时的降水(图 1i), 土壤含水量得到极大补充。这是 2019 年热浪发生后的恢复时间大幅度减少的其中一个主要原因(图 4)。

3.2 刈割后增强了生态系统抵抗力和恢复力, 降低了热浪对植被碳通量的影响

生态系统抵抗力和恢复力常作为反映生态系统抵抗干扰以及干扰过后恢复到正常状态的能力^[32-33]。而刈割作为内蒙古草原最常见的土地利用和管理方式之一^[16], 对草地地上部分可以造成直接的机械损伤, 间接影响了草地植物群落、功能、植被生理生态以及生物量分配等, 从而对生态系统碳收支及生态系统功能产生影响^[34-35]。本研究中, 刈割加入后明显提高了 2019 年 NEE、 Re 和 GEP 值(表 3), 而 2018 年的碳通量发生下降, 是由于在 2018 年 7 月 31 日刚刚完成刈割处理, 除去了植被的大部分枝叶, 严重损伤了植物光合作用的器官, 致使植被光合作用能力下降。但是, 无论在 2018 年还是 2019 年, 刈割加入后都有效的减轻了热浪对生态系统 CO_2 通量的影响(图 3), 降低了热浪对净碳交换的负面响应, 相比热浪处理, 刈割加入后热浪对 2018 年和 2019 年净碳交换的负面效应分别减少了 5% 和 4%, 同时缩短了热浪后的恢复时间(图 4), 2018 年和 2019 年热浪后恢复期分别缩短了 1/3 和 1/4, 因此反驳了部分假设, 即刈割加重热浪的效应。

表 3 不同试验年份热浪和刈割对生态系统净 CO₂ 交换 (NEE)、生态系统呼吸 (Re) 和生态系统总生产力 (GEP) 的影响

Table 3 Effects of heat waves and mowing in different experimental years on net CO₂ exchange (NEE), ecosystem respiration (Re), and gross ecosystem productivity (GEP)

处理 Treat	2018 年		2019 年		
	热浪期 Rapid/%	热浪后 Post/%	热浪期 Rapid/%	热浪后 Post/%	
NEE	M	-57.37	-12.02	+15.30	+19.69
	HW	-30.50	-20.54	-31.16	-12.45
	HWM	-68.63	-16.18	-11.80	+12.97
Re	M	-0.67	-0.39	+16.57	+22.95
	HW	-4.15	-4.28	+1.84	-2.03
	HWM	-6.70	-2.20	+15.39	+16.27
GEP	M	-25.41	-5.98	+16.00	+21.22
	HW	-15.65	-7.49	-12.45	-7.56
	HWM	-33.71	-9.14	+3.61	+14.52

M: 无热浪+刈割 no heat wave+no mowing; HW: 热浪+无刈割 heat wave+no mowing; HWM: 热浪+刈割 heat wave+mowing

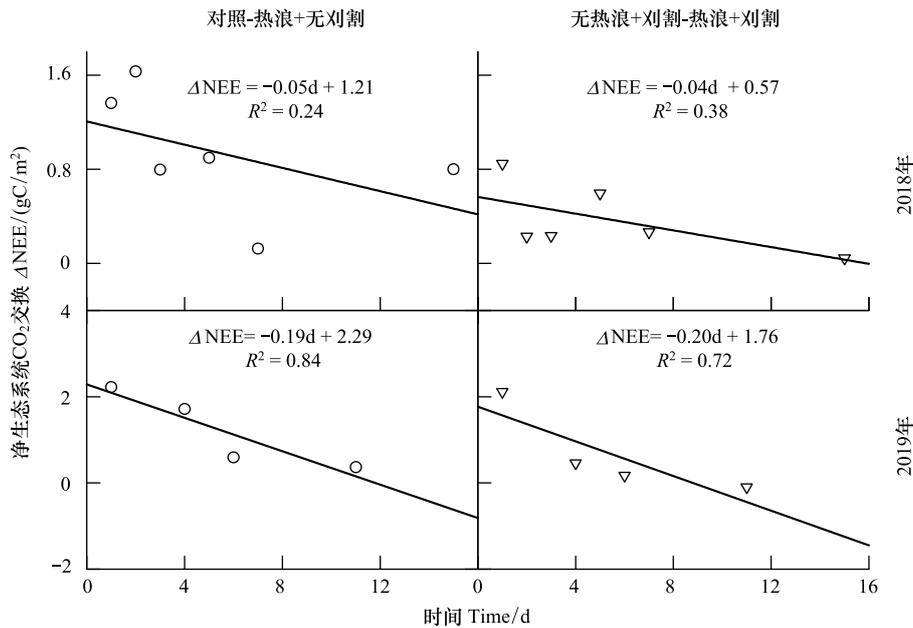


图 4 热浪后 NEE 差值 (ΔNEE) 的变化

Fig.4 Change of NEE difference (ΔNEE) after heat wave

从植被个体的角度来看,适当的刈割处理可以去除植物顶端的衰老组织,刺激侧枝和新枝组织的生长^[36],减少了植物的生长冗余,从而实现补偿性生长,而这种补偿性生长通常伴随着新生叶片光合能力的增加^[37],有利于草地净初级生产力的提高和生态系统碳固定^[38-39]。在群落的水平下,一方面,刈割后打破了植物顶端优势,使植物产生更多的分支,增大了有效冠层光合面积^[40-41]。另一方面,刈割处理后,降低了群落内高大草本植物的密度和高度,使在群落中所占的比例也逐渐减小,而匍匐低矮的下层植物接受的光照机会增多,光合作用也进一步加强。同时,刈割后使低矮植物获得更广阔的生长环境,增加植被丰富度,提高了群落多样性,促进了生态系统的稳定性。刈割处理推动了生态系统的稳定性提高和植物间相互作用的增强,使得生态系统能够更好的抵御热浪的负面影响^[32]。

这与我们在典型草原的结果截然相反^[12]。除了以上原因,我们认为形成这种差异的另外一个主要原因是土壤水分,典型草原相对草甸草原降水更加稀少^[12],相较于典型草原(15%—20%),草甸草原的土壤

含水量往往更高(>20%) (图 1), 而充足的水分供应可以增强刈割后植物的恢复以及生长能力^[42]。

4 结论

结果表明, 热浪显著降低了内蒙古呼伦贝尔羊草草甸草原生态系统 CO₂ 交换, 并有明显后效应。热浪使 CO₂ 的年同化能力变低, 总体而言, 热浪对 NEE 影响最大, 降低了 31%, GEP 影响较小, 平均下降了 14%, 而 *Re* 仅下降了 1%。刈割加入后与热浪存在交互作用, 可以降低热浪对草地生态系统碳通量的负面影响, 并加快热浪后的恢复进程。此外, 如果热浪发生后有及时的水分摄入, 能够更进一步提高热浪后草地生态系统的恢复性。因此, 未来草地生态系统中应着重注意土地利用方式, 提倡割一年休一年的管理方式, 增加土壤含水量, 来应对未来可能发生的热浪这种极端气候现象。

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, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2013.
- [2] Easterling D R, Meehl G A, Parmesan C, Changnon S A, Karl T R, Mearns L O. Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science*, 2000, 289(5487): 2068-2074.
- [3] Tripathi A, Tripathi D K, Chauhan D K, Kumar N, Singh G S. Paradigms of climate change impacts on some major food sources of the world: a review on current knowledge and future prospects. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2016, 216: 356-373.
- [4] Cremonese E, Filippa G, Galvagno M, Siniscalco C, Oddi L, Di Cella U M, Migliavacca M. Heat wave hinders green wave: the impact of climate extreme on the phenology of a mountain grassland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 247: 320-330.
- [5] Frank D, Reichstein M, Bahn M, Thonicke K, Frank D, Mahecha M D, Smith P, Van Der Velde M, Vicca S, Babst F, Beer C, Buchmann N, Canadell J G, Ciais P, Cramer W, Ibrom A, Miglietta F, Poulter B, Rammig A, Seneviratne S I, Walz A, Wattenbach M, Zavala M A, Zscheischler J. Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: concepts, processes and potential future impacts. *Global Change Biology*, 2015, 21(8): 2861-2880.
- [6] Combes C. The role of extreme events in evolution. *Comptes Rendus Geoscience*, 2008, 340(9/10): 591-594.
- [7] Sanz-Lázaro C. Climate extremes can drive biological assemblages to early successional stages compared to several mild disturbances. *Scientific Reports*, 2016, 6: 30607.
- [8] Zhao N X, Zhang L H, Zhao T T, Mo L D, Zhang J L, Gao Y B, Wang J L. Trait differentiation among *Stipa krylovii* populations in the InnerMongolia Steppe region. *Flora*, 2016, 223: 90-98.
- [9] Bauweraerts I, Ameye M, Wertin T M, McGuire M A, Teskey R O, Steppe K. Water availability is the decisive factor for the growth of two tree species in the occurrence of consecutive heat waves. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, 189-190: 19-29.
- [10] Crafts-Brandner S J, Salvucci M E. Sensitivity of photosynthesis in a C₄ plant, maize, to heat stress. *Plant Physiology*, 2002, 129(4): 1773-1780.
- [11] Wang D, Heckathorn S A, Mainali K, Tripathee R. Timing effects of heat-stress on plant ecophysiological characteristics and growth. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1629.
- [12] Qu L P, Chen J Q, Dong G, Shao C L. Heavy mowing enhances the effects of heat waves on grassland carbon and water fluxes. *Science of the Total Environment*, 2018, 627: 561-570.
- [13] Duan H L, Wu J P, Huang G M, Zhou S X, Liu W F, Liao Y C, Yang X, Xiao Z F, Fan H B. Individual and interactive effects of drought and heat on leaf physiology of seedlings in an economically important crop. *AoB PLANTS*, 2016, 9(1): plw090.
- [14] Imer D, Merbold L, Eugster W, Buchmann N. Temporal and spatial variations of soil CO₂, CH₄ and N₂O fluxes at three differently managed grasslands. *Biogeosciences*, 2013, 10(9): 5931-5945.
- [15] Reichstein M, Ciais P, Papale D, Valentini R, Running S, Viovy N, Cramer W, Granier A, Ogee J, Allard V, Aubinet M, Bernhofer C, Buchmann N, Carrara A, Grünwald T, Heimann M, Heinesch B, Knohl A, Kutsch W, Loustau D, Manca G, Matteucci G, Miglietta F, Ourcival J M, Pilegaard K, Pumpanen J, Rambal S, Schaphoff S, Seufert G, Soussana J F, Sanz M J, Vesala T, Zhao M. Reduction of ecosystem productivity and respiration during the European summer 2003 climate anomaly: a joint flux tower, remote sensing and modelling analysis. *Global Change Biology*, 2007, 13(3): 634-651.
- [16] Shao C L, Chen S, Chen J Q, Li L H. Biophysical regulations of grassland ecosystem carbon and water fluxes in DEA//Chen J Q, Wan S Q, Henebry G, Qi J G, Gutman G, Sun G, Kappas M, eds. *Dryland East Asia: Land Dynamics Amid Social and Climate Change*. Beijing: Higher Education Press, 2013:213-244.
- [17] Cattin M F, Blandenier G, Banašek-Richter C, Bersier L F. The impact of mowing as a management strategy for wet meadows on spider (Araneae) communities. *Biological Conservation*, 2003, 113(2): 179-188.
- [18] Chen J Q, Paw U K T, Ustin S L, Suchanek T H, Bond B J, Broszofski K D, Falk M. Net ecosystem exchanges of carbon, water, and energy in young and old-growth douglas-fir forests. *Ecosystems*, 2004, 7(5): 534-544.

- [19] Qu L P, Chen J Q, Dong G, Jiang S C, Li L H, Guo J X, Shao C L. Heat waves reduce ecosystem carbon sink strength in a Eurasian meadow steppe. *Environmental Research*, 2016, 144: 39-48.
- [20] Steduto P, Çetinkökü Ö, Albrizio R, Kanber R. Automated closed-system canopy-chamber for continuous field-crop monitoring of CO₂ and H₂O fluxes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2002, 111(3): 171-186.
- [21] Billi D, Potts M. Life and death of dried prokaryotes. *Research in Microbiology*, 2002, 153(1): 7-12.
- [22] Berry J, Björkman O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 1980, 31: 491-543.
- [23] Heckathorn S A, Downs C A, Sharkey T D, Coleman J S. The small, methionine-rich chloroplast heat-shock protein protects photosystem II electron transport during heat stress. *Plant Physiology*, 1998, 116(1): 439-444.
- [24] Salvucci M E, Crafts-Brandner S J. Relationship between the heat tolerance of photosynthesis and the thermal stability of rubisco activase in plants from contrasting thermal environments. *Plant Physiology*, 2004, 134(4): 1460-1470.
- [25] Haldimann P, Feller U. Inhibition of photosynthesis by high temperature in oak (*Quercus pubescens* L.) leaves grown under natural conditions closely correlates with a reversible heat-dependent reduction of the activation state of ribulose-1, 5-bisphosphate carboxylase/oxygenase. *Plant, Cell & Environment*, 2004, 27(9): 1169-1183.
- [26] Rennenberg H, Loreto F, Polle A, Brilli F, Fares S, Beniwal R S, Gessler A. Physiological responses of forest trees to heat and drought. *Plant Biology*, 2006, 8(5): 556-571.
- [27] Ainsworth E A, Rogers A, Leakey A D B. Targets for crop biotechnology in a future high-CO₂ and high-O₃ world. *Plant Physiology*, 2008, 147(1): 13-19.
- [28] Allen C D, Macalady A K, Chenchoumi H, Bachelet D, McDowell N, Vennetier M, Kitzberger T, Rigling A, Breshears D D, Hogg E H, Gonzalez P, Fensham R, Zhang Z, Castro J, Demidova N, Lim J H, Allard G, Running S W, Semerci A, Cobb N. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259(4): 660-684.
- [29] McDowell N, Pockman W T, Allen C D, Breshears D D, Cobb N, Kolb T, Plaut J, Sperry J, West A, Williams D G. Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, 2008, 178(4): 719-739.
- [30] De Boeck H J, Van De Velde H, De Groot T, Nijs I. Ideas and perspectives: heat stress; more than hot air. *Biogeosciences*, 2016, 13(20): 5821-5825.
- [31] Bauweraerts I, Werten T M, Ameye M, McGuire M A, Teskey R O, Steppe K. The effect of heat waves, elevated [CO₂] and low soil water availability on northern red oak (*Quercus rubra* L.) seedlings. *Global Change Biology*, 2013, 19(2): 517-528.
- [32] Isbell F, Craven D, Connolly J, Loreau M, Schmid B, Beierkuhnlein C, Bezemer T M, Bonin C, Bruehlheide H, De Luca E, Ebeling A, Griffin J N, Guo Q F, Hautier Y, Hector A, Jentsch A, Kreyling J, Lanta V, Manning P, Meyer S T, Mori A S, Naeem S, Niklaus P A, Polley H W, Reich P B, Roscher C, Seabloom E W, Smith M D, Thakur M P, Tilman D, Tracy B F, Van Der Putten W H, Van Ruijven J, Weigelt A, Weisser W W, Wilsey B, Eisenhauer N. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 2015, 526(7574): 574-577.
- [33] Gazol A, Camarero J J, Vicente-Serrano S M, Sánchez-Salguero R, Gutiérrez E, De Luis M, Sangüesa-Barreda G, Novak K, Rozas V, Tiscar P A, Linares J C, Martín-Hernández N, Del Castillo E M, Ribas M, García-González I, Silla F, Camisón A, Génova M, Olano J M, Longares L A, Hevia A, Tomás-Burguera M, Galván J D. Forest resilience to drought varies across biomes. *Global Change Biology*, 2018, 24(5): 2143-2158.
- [34] Zeeman M J, Hiller R, Gilgen A K, Michna P, Plüss P, Buchmann N, Eugster W. Management and climate impacts on net CO₂ fluxes and carbon budgets of three grasslands along an elevational gradient in Switzerland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2010, 150(4): 519-530.
- [35] Schmitt M, Bahn M, Wohlfahrt G, Tappeiner U, Cernusca A. Land use affects the net ecosystem CO₂ exchange and its components in mountain grasslands. *Biogeosciences*, 2010, 7(8): 2297-2309.
- [36] Polley H W, Frank A B, Sanabria J, Phillips L R. Interannual variability in carbon dioxide fluxes and flux - climate relationships on grazed and ungrazed northern mixed-grass prairie. *Global Change Biology*, 2008, 14(7): 1620-1632.
- [37] 田冠平, 朱志红, 李英年. 刈割、施肥和浇水对垂穗披碱草补偿生长的影响. *生态学杂志*, 2010, 29(5): 869-875.
- [38] Owensby C E, Ham J M, Auen L M, Management. Fluxes of CO₂ from grazed and ungrazed tallgrass prairie. *Rangeland Ecology & Management*, 2006, 59(2): 111-117.
- [39] Huhta A P, Hellström K, Rautio P, Tuomi J. Grazing tolerance of *Gentianella amarella* and other monocarpic herbs: why is tolerance highest at low damage levels? *Plant Ecology*, 2003, 166: 49-61.
- [40] Han J J, Chen J Q, Han G D, Shao C L, Sun H L, Li L H. Legacy effects from historical grazing enhanced carbon sequestration in a desert steppe. *Journal of Arid Environments*, 2014, 107: 1-9.
- [41] Niu S L, Sherry R A, Zhou X H, Luo Y Q. Ecosystem carbon fluxes in response to warming and clipping in a tallgrass prairie. *Ecosystems*, 2013, 16(6): 948-961.
- [42] 吴建慧, 徐建军, 张静, 王灵. 两种委陵菜对于旱胁迫的光合生理响应. *草业科学*, 2014, 31(9): 1330-1335.