

DOI: 10.20103/j.stxb.202307181534

李成一, 李希来, 杨元武, 张世彬, 杨鹏年. 围栏封育对黄河源区斑块化退化高寒草甸碳交换及其组分的影响. 生态学报, 2023, 43(24): 10228-10237.

Li C Y, Li X L, Yang Y W, Zhang S B, Yang P N. Effects of enclosure on carbon exchange and its components in patchily degraded alpine meadow in the source region of the Yellow River. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(24): 10228-10237.

围栏封育对黄河源区斑块化退化高寒草甸碳交换及其组分的影响

李成一, 李希来*, 杨元武, 张世彬, 杨鹏年

青海大学农牧学院, 西宁 810016

摘要: 为明确围栏封育对斑块化退化高寒草甸净生态系统碳交换(NEE)不同组分的影响, 本研究选取青藏高原黄河源区斑块化退化高寒草甸进行围封试验, 设置 4 个围封年限(1、2、5、11 a)和 1 个正常放牧对照, 研究 NEE 及组分对不同围封年限的响应。结果表明, 围封 5 a 退化高寒草甸总初级生产力(GPP)和生态系统呼吸(ER)显著大于正常放牧、围封 1 a、2 a 和 11 a, 围封 2 a 和 5 a 退化高寒草甸 NEE 显著小于正常放牧、围封 1 a 和 11 a 样地($P < 0.01$), 其他 NEE 组分对不同围封年限的响应情况不一致。植被自养呼吸(R_a)、根系呼吸(R_r)和土壤异养呼吸(R_h)占 ER 的比例在不同围封年限间差异显著($P < 0.01$)。此外, 土壤温度与 NEE 呈二次曲线的关系, 与 ER 以及除 R_h 以外的其他呼吸组分呈指数关系, 土壤含水量与 NEE、GPP、ER、土壤呼吸(R_s)、 R_a 、 R_r 呈线性关系($P < 0.05$)。全氮、全磷、生物量和 NEE 及组分存在显著的相关关系。说明围封 5 a 能显著提高退化草甸的土壤养分和固碳功能, 并能维持草地生产力, 无需进行长期围封。

关键词: CO₂ 交换, 围栏封育, 呼吸组分, 斑块化退化高寒草甸, 黄河源区

Effects of enclosure on carbon exchange and its components in patchily degraded alpine meadow in the source region of the Yellow River

LI Chengyi, LI Xilai*, YANG Yuanwu, ZHANG Shibin, YANG Pengnian

College of Agriculture and Animal Husbandry, Qinghai University, Xining 810016, China

Abstract: To clarify the effects of enclosure on the carbon exchange of patchily degraded alpine meadow ecosystems, this study selected the degraded alpine meadow in the source area of the Yellow River on the Qinghai-Tibet Plateau for enclosure experiments. Four enclosure durations (1, 2, 5, and 11 a) and a normal grazing control were set up to investigate the response of net ecosystem carbon exchange (NEE) and its components to different enclosure durations. The results showed that after 5 a enclosure, the gross primary productivity (GPP) and ecosystem respiration (ER) of the degraded alpine meadow were significantly higher than those of the normally grazed meadow, 1, 2, and 11 a enclosure, while the NEE of the degraded alpine meadow after 2 and 5 a enclosure was significantly lower than that of normalized grazed meadow, 1, and 11 a enclosure ($P < 0.01$). The response of other NEE components to different enclosure durations was inconsistent. The proportions of autotrophic respiration (R_a), root respiration (R_r), and heterotrophic respiration (R_h) in ER differed significantly among different enclosure durations ($P < 0.01$). In addition, soil temperature had a quadratic relationship with NEE and exponential relationships with ER and other respiration components except R_h . Soil water content had linear relationships with NEE, GPP, ER, soil respiration (R_s), R_a , and R_r ($P < 0.05$). Total nitrogen, total phosphorus,

基金项目: 国家自然科学基金联合基金项目(U21A20191); 三江源国家公园联合研究专项(LHZX-2020-08); 高等学校学科创新引智计划项目(D18013); 青海省科技创新创业团队项目“三江源生态演变与管理创新团队”

收稿日期: 2023-07-18; **网络出版日期:** 2023-11-10

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xilai-li@163.com

biomass, NEE, and its components showed significant correlations among them. The results indicate that 5 a enclosure can significantly improve soil nutrient content and the carbon sequestration function in the degraded meadows, and maintaining their original productivity, without the need for long-term enclosure.

Key Words: CO₂ exchange; enclosure; respiratory components; patchily degraded alpine meadow; source region of the Yellow River

在碳元素的生物地球化学循环过程中,净生态系统碳交换(Net ecosystem carbon exchange, NEE)是关键的过程之一,也是全球碳循环的重要组成部分^[1-2]。该过程不是单一的碳源通量,而是植物光合(总初级生产力, Gross primary productivity, GPP)增益和生态系统呼吸(Ecosystem respiration, ER)损失的函数差值^[3]。它们之间的微小失衡,会导致大气 CO₂ 的显著年际变化^[4],并可能对气候变化产生反馈^[5]。因此,研究陆地生态系统与大气 CO₂ 的运移规律及源和汇的评价至关重要。

黄河源区地处青藏高原腹地,是黄河流域生态环境保护和高质量发展重点区域,也是黄河上游主要水源涵养区和产流区^[6]。其上广泛分布着高寒草甸,土壤有机碳储量大^[7]。加之高寒草甸独特的生物地球化学过程与脆弱的生态环境使之对全球气候变化和人为干扰的响应更为敏感^[8-9],一直是生态学研究陆地生态系统碳交换对环境变化响应规律的理想场所。但近年来黄河源区近 1/3 的草地发生了不同程度的退化,其中严重退化的草地面积占总退化草地面积的 26.79%^[10-11]。退化是由人类过度放牧引起,啮齿动物高原鼠兔等暴发,致使生境破碎化,形成许多残存草地裸露斑块^[12-13],而草地的斑块化削弱了高寒草甸的碳汇功能,加快了生态系统碳排放速率^[14],这对黄河源区高寒草甸生态系统的稳定性和生态环境的可持续发展产生了极大的影响。因此,必须采取有效措施来修复和治理退化高寒草甸。

围栏封育作为退化草地恢复与重建的常用措施之一,已被广泛应用于草地生态恢复工程中^[15-16]。这是因为根据草地的自我恢复的能力,退化草地通常有可能在干扰停止较长时间后,恢复其生长和生态功能^[17]。有研究表明,适度围封有利于退化草地植被和土壤恢复,长期围封会降低草地生产力,影响草地恢复效果^[18]。但也有学者认为随着围封年限的增加,草地生产力依然增加^[19]。关于放牧草地和围封草地间的碳通量的比较研究开始于 1995 年^[20],从高山到热带草原围封持续时间在 1—56 a 的相关研究,表现出非常矛盾的结果,分别有 54%、23% 和 23% 的研究报告表明了围封后碳通量的增加、不变和减少^[21]。这些结果表明围封对草地碳通量的影响仍然存在很大的不确定性,需要进行更多的研究^[22]。由于学术界对围封措施的有效性存在争议,围封年限可能也是不同学者获得不同结论的重要原因^[23]。因此,研究退化高寒草甸碳通量对不同围封年限的响应具有重要的科学意义。此外,需要注意的是,ER 作为 NEE 的重要分量,本身也是一个非常复杂的生态学过程,因为它整合了来自不同呼吸源的通量^[24]。ER 依据释放来源的空间差别,可以区分为地上部分植物呼吸(Vegetation canopy respiration, R_{vc})和地下部分土壤呼吸(Soil respiration, R_s)两部分。而 ER 根据 CO₂ 释放来源生物属性,又常被拆分为植物体自养呼吸(Autotrophic respiration, R_a)和主要释放自微生物的异养呼吸(Heterotrophic respiration, R_h)。每个呼吸组分的生态学及生物学过程不同^[25],对退化高寒草甸植被群落围封恢复年限的响应可能也存在差异,NEE 组分的区分对于认识生态系统呼吸机制本身及其对退化草地围封年限的响应是很关键的,而退化高寒草地 NEE 组分对不同围封年限的响应研究相对薄弱。

基于此,本研究在青藏高原黄河源区退化高寒草甸进行不同年限(1 a、2 a、5 a、11 a)围封试验,监测了 7—8 月植物生长高峰期的 NEE 及组分。本研究试图回答两个主要问题:(1)退化高寒草甸 NEE 及组分对不同围封年限的响应是否相同?(2)土壤理化性质及生物量和 NEE 组分的关系怎样?

1 材料与方法

1.1 研究区域概述

研究区位于青藏高原黄河源区东部河南蒙古族自治县(34°52′51″ N, 101°32′8″ E, 平均海拔 3590 m),属

高原大陆性气候。该区全年四季特征不明显,每年5—10月温暖、多雨,11月至次年4月寒冷、干燥、多大风天气。年降雨量为597.1—615.5 mm,年均气温0.0℃。年日照时数2551.3—2577.2 h,日照率58.0%^[26]。全县草地的92.68%为典型高寒草甸^[27],研究区植被群落组成以高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)为主,在青藏高原具有代表性,土壤类型为高山草甸土。研究地点位于黄河漫滩上,地形平缓,受到啮齿动物和过度放牧的影响,植被总盖度在80%以下,秃斑块占比20%以上,为中度退化草地。

1.2 试验设计和数据收集

1.2.1 试验设计

分别选择2012年、2018年、2020年、2021年5月围建的地形平坦、植被群落特征基本一致和退化程度相似的斑块化退化高寒草甸作为试验样地,面积分别为300 m×250 m,围封后不进行放牧利用,截止2022年8月中旬围封年限分别为11 a、5 a、2 a和1 a。围栏外为高寒草甸正常放牧区(ck),属于牧民冬季牧场。不同围封年限高寒草甸地理位置、海拔高度和主要植物物种情况详见图1,表1。分别在各样地设置12个试验区组作为重复(区组间间隔超过30 m),每个区组内包含3个25 cm×25 cm样方。在每个区组随机选择1个样方用于原位观测(植被群落NEE和ER)和完成后期采样工作。此外,在该样方旁另设的2个25 cm×25 cm样方,以2种不同的处理方式随机分配,用以测定生态系统呼吸组分。区组内一个随机样方,采用根移走法,按0—5 cm、5—10 cm、10—15 cm、15—20 cm、20—25 cm、25—30 cm、30—35 cm、35—40 cm层次去除0—40 cm土壤中的根系(挖出每层土壤时用保鲜膜进行封存处理),沿坑边缘放置透明尼龙网(以确保地下水气流通,防止周围植被根系的进入),然后将无根土壤逐层回填,用于监测土壤异养呼吸速率(R_h)^[28]。剩余的一个样方与以往测定土壤呼吸速率的方法保持一致,齐地面剪去地表植被,并在每次测定前一天剪去地面新萌发植被部分,保持样方地表裸露,测定土壤呼吸速率(R_s),处理后效果情况如图1所示。

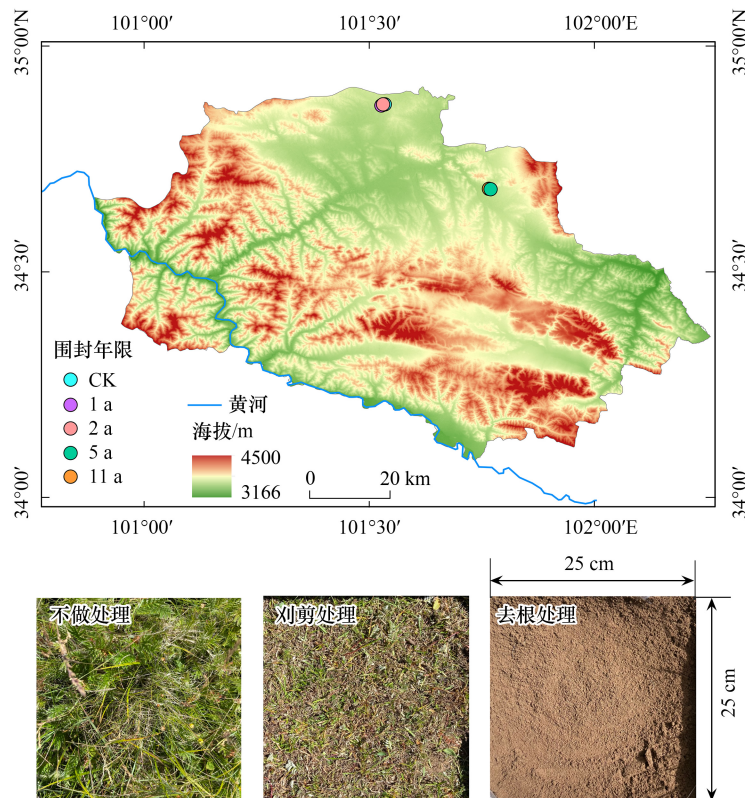


图1 研究区及试验处理效果展示

Fig.1 Study area and experimental treatment effect display

ck, 正常放牧; 1 a, 围封 1 a; 2 a, 围封 2 a; 5 a, 围封 5 a; 11 a, 围封 11 a

表 1 各区块特征
Table 1 Characteristics of each block

围封年限 Grazing enclosure duration	地理位置 Geographical position	海拔/m Elevation	主要植物种 Main plant species
正常放牧区 Normal grazing area, ck	34°52'51" N, 101°32'18" E	3610	高山嵩草(<i>Kobresia pygmaea</i>)、垂穗披碱草(<i>Elymus nutans</i> Griseb)、落草(<i>Koeleria macrantha</i>)、黄帚橐吾(<i>Ligularia virgaurea</i>)
围封 1 a Enclose for 1 a, 1 a	34°52'39" N, 101°32'0" E	3610	高山嵩草(<i>Kobresia pygmaea</i>)、早熟禾(<i>Poa annua</i> L.)、垂穗披碱草(<i>Elymus nutans</i> Griseb)、落草(<i>Koeleria macrantha</i>)
围封 2 a Enclose for 2 a, 2 a	34°41'3" N, 101°46'6" E	3610	高山嵩草(<i>Kobresia pygmaea</i>)、早熟禾(<i>Poa annua</i> L.)、垂穗披碱草(<i>Elymus nutans</i> Griseb)、落草(<i>Koeleria macrantha</i> .)
围封 5 a Enclose for 5 a, 5 a	34°41'7" N, 101°46'9" E	3610	垂穗披碱草(<i>Elymus nutans</i> Griseb)、早熟禾(<i>Poa annua</i> L.)、落草(<i>Koeleria macrantha</i>)、鹅绒委陵菜(<i>Potentilla anserina</i>)
围封 11 a Enclose for 11 a, 11 a	34°52'52" N, 101°32'14" E	3610	垂穗披碱草(<i>Elymus nutans</i> Griseb)、早熟禾(<i>Poa annua</i> L.)、落草(<i>Koeleria macrantha</i>)、苔草(<i>Carex</i> spp.)

1.2.2 植被群落 NEE、ER、Rs 及 Rh 测定

2022 年 7—8 月植物生长高峰期,使用美国 PP SYSTEM 公司生产的多功能 TARGAS-1 便携式光合作用测量系统,利用 CO₂吸收激光电波束的红外光谱特性,以静态箱密闭式气路系统原理,明箱采用高透光率有机玻璃材料(汉莎科技集团有限公司制)同化箱(箱体大小为 25 cm×25 cm×18 cm,内加设气体循环风扇并用 12V 蓄电池驱动),同化箱所设计的进气口和出气口通过塑料管与 TARGAS-1 连接,箱底座为不锈钢底槽,垂直砸入所选样点,测定时保持底座水平,以保证箱内气密性良好,监测生态系统的 NEE。当 NEE 为负值时,表示碳固定,即为碳汇;NEE 为正值时,表示碳释放,即为碳源。暗箱采用不透光黑布罩覆盖于明箱,测定 ER 及其组分(Rs、Rh)。测定是在每月 13—17 日早上 9:00—12:00 进行,每个样点测量 300 s。为避免生态系统“CO₂饥饿”现象,每次测定完后,将同化箱拿起通气 10 s,确保箱内外气体浓度均匀一致。介于水汽对 CO₂吸收的影响,试验数据尽量选择晴朗天气测定。

1.2.3 生态系统碳交换拆分及碳释放组成占比计算

总初级生产力(GPP)是 ER 与 NEE 的差值:	$GPP = ER - NEE$
植被自养呼吸(Ra)是 ER 与 Rh 的差值:	$Ra = ER - Rh$
植被冠层呼吸(Rvc)是 ER 与 Rs 的差值:	$Rvc = ER - Rs$
根系呼吸(Rr)是 Rs 与 Rh 的差值:	$Rr = Rs - Rh$
土壤呼吸占生态系统呼吸比例:	Rs/ER
植被冠层呼吸占生态系统呼吸比例:	Rvc/ER
植被自养呼吸占生态系统呼吸比例:	Ra/ER
根系呼吸占生态系统呼吸比例:	Rr/ER
土壤异养呼吸占生态系统呼吸比例:	Rh/ER

1.2.4 植被生物量测定及土壤理化性质分析

使用 TDR 350 在 0—20 cm 深度测量土壤含水量(Soil water content, SWC)和土壤温度(Soil temperature, Ts),与 NEE 测定同步进行。NEE、ER 测定完成后,在 8 月中旬,将样方中的植被群落地上生物量全部齐地面剪下,并将这些样品放入纸袋中,待测定地上生物量(Above-ground biomass, AGB)。在剪完地上生物量的样方内用土钻(内径 3 cm),采集表层土(0—20 cm)样品各 9 钻。其中 3 钻装入布袋用水漂洗,去除杂物,尽可能多地保持根量,以测定地下生物量(Below-ground biomass, BGB),所有植物样品在 60℃的烘箱内烘干 48 h 至恒重并用分析天平称重。总生物量(Total biomass, TB)是 AGB 和 BGB 的和。剩余 6 钻土壤样品进行混合,使用 2 mm 筛网进行筛分,去除根系、石头等杂质,形成每个样方的复合样品。带回实验室,一部分新鲜土壤样本储存在 4℃低温冰箱中,另一部分则自然风干后研磨过筛,供土壤元素分析用。采用 K₂Cr₂O₇-H₂SO₄法测定土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC),全氮(Total nitrogen, TN)采用凯氏法消解法,全磷(Total phosphorus,

TP)采用氢氧化钠熔融——钼锑抗比色法,用 SEAL 公司(德国)AA3 连续流分析仪进行测定。

1.3 数据分析

采用单因素方差分析(One-way ANOVA)分析组间差异,检验不同围封年限土壤理化性质、碳通量及呼吸组分占比的差异,用 Sigma plot 14.0 完成绘制。利用 Origin 2021 对土壤温度和含水量与 NEE 及组分进行曲线拟合,土壤温度与 NEE、GPP 的关系采用二次曲线模型,土壤温度与 ER 以及其他呼吸组分的关系采用指数模型,土壤含水量与 NEE 及组分的关系均采用线性模型。利用 R(v2.15.3)中的 corplot 和 hmisc 软件包对有机碳、全氮、全磷、生物量、NEE 及其组分进行相关性分析。

2 结果与分析

2.1 土壤理化性质及生物量变化

围栏封育会显著改变土壤温度(T_s)和含水量(SWC, $P < 0.01$; 图 2)。随着围封年限的增加, T_s 先降后增, 而 SWC 先增后降。单因素方差分析结果表明, 围封均显著降低了 T_s , 增加了 SWC。围封 5 a 时的 T_s (21.44°C) 最低, 而 SWC (30.35%) 最高。与 ck 相比, 围封 5 a 后 T_s 显著降低了 21.93% , SWC 显著增加了 100.66% 。此外, 围封会显著改变土壤有机碳含量(SOC)、全氮含量(TN)、全磷含量(TP)、地上生物量(AGB)和总生物量(TB , $P < 0.01$; 图 2)。随着围封年限的增加, SOC、TN、TP 和 TB 先增后减, 在围封 5 a 时均达到最大值, AGB 随着围封年限的增加而增加。其中, 围封 2 a、5 a 和 11 a 的 SOC 显著高于 ck, 围封 2 a 和 5 a 的 TN 和 TP 显著高于 ck、围封 1 a 和 11 a, 围封 5 a 和 11 a 的 AGB 和 TB 显著高于 ck、围封 1 a 和 2 a。

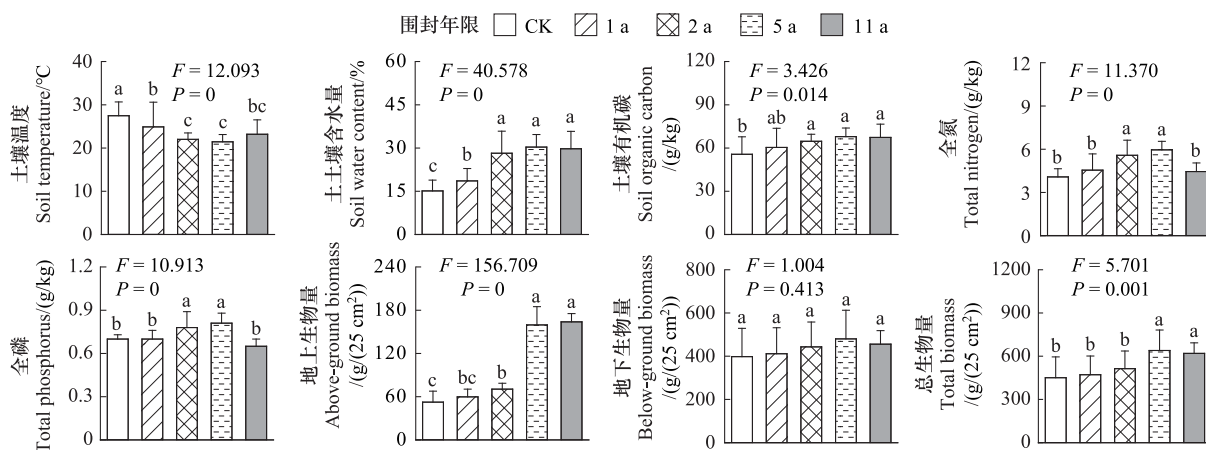


图2 土壤温度、含水量、土壤有机碳、全氮、全磷、地上生物量、地下生物量和总生物量

Fig.2 Soil temperature, soil water content, soil organic carbon, total nitrogen, total phosphorus, above-ground biomass, below-ground biomass and total biomass

ck, 正常放牧; 1 a, 围封 1 a; 2 a, 围封 2 a; 5 a, 围封 5 a; 11 a, 围封 11 a; 条形表示平均值 $\pm$ SE, 字母表示不同围封年限之间的显著差异

2.2 碳交换组分及占比变化

在 7—8 月生长高峰期, 随着围封年限的增加, 总初级生产力(GPP)增加, 最大值出现在围封 5 a 时, 围封 11 a 的样地 GPP 下降(图 3)。围封 5 a 的 GPP ($1.33 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) 显著高于 ck ($0.59 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$)、1 a ($0.91 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$)、2 a ($0.98 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) 和 11 a ($0.68 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$, $P < 0.01$)。同时, 围封 1 a 和 2 a 的 GPP 显著高于 ck 和围封 11 a。随着围封年限的增加, 生态系统呼吸(ER)最大值出现在围封 5 a, 不同围封年限间 ER 显著性差异结果和 GPP 表现一致。净生态系统碳交换(NEE)随着围封年限的增加, 表现为先增后减, 最小值出现在围封 5 a。围封 2 a ($-0.34 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) 和 5 a ($-0.42 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) 的 NEE 显著低于其他($P < 0.01$)。

植被冠层呼吸(R_{vc})、土壤呼吸(R_s)、植被自养呼吸(R_a)、根系呼吸(R_r)、异养呼吸(R_h)这些 ER 组分对围封的响应情况表现不同。其中, 随着围封年限的增加, R_{vc} 的变化规律和 GPP 一致, R_s 、 R_a 、 R_r 的变化规律

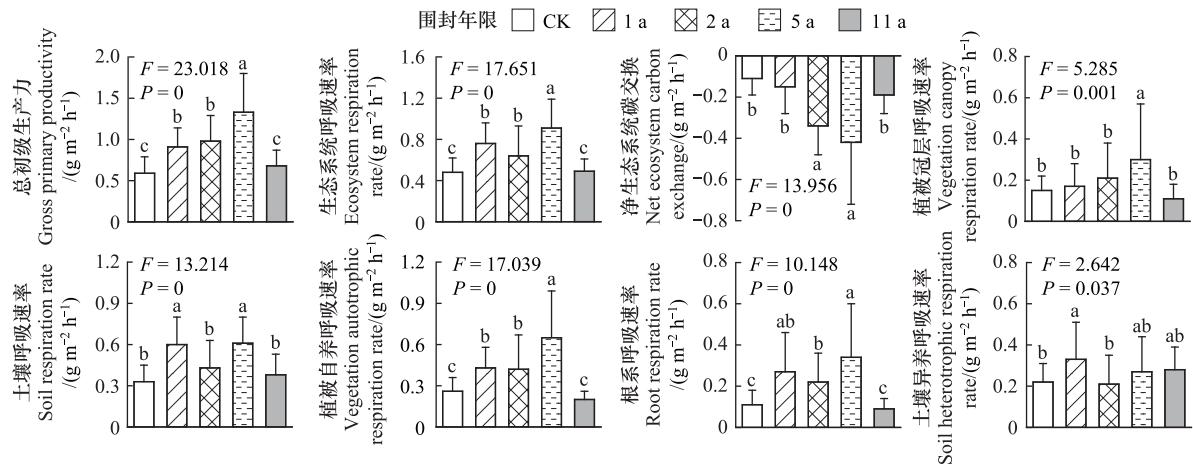


图3 总初级生产力、生态系统呼吸、净生态系统碳交换、植被冠层呼吸、土壤呼吸、植被自养呼吸、根系呼吸、异养呼吸

Fig.3 Total primary productivity, ecosystem respiration, net ecosystem carbon exchange, vegetation canopy respiration, soil respiration, vegetation autotrophic respiration, root respiration and heterotrophic respiration

ck,正常放牧;1 a,围封1 a;2 a,围封2 a;5 a,围封5 a;11 a,围封11 a;条形表示平均值 $\pm$ SE,字母表示不同围封年限之间的显著差异

和 ER 一致。此外,除 R_h 外,围封5 a时的 R_{vc} 、 R_s 、 R_a 、 R_r 最大。围封5 a的 R_{vc} 和 R_a 显著大于其他,围封1 a和5 a的 R_s 显著大于ck、围封2 a和11 a,而围封1 a、2 a和5 a的 R_r 显著大于ck和围封11 a的。

不同围封年限生态系统呼吸组分占比分析结果表明,土壤呼吸 R_s 占生态系统呼吸 ER 比例均高于60%, R_{vc} 在40%以下,但不同围封年限间 R_s 和 R_{vc} 所占 ER 的比例差异不显著(表2)。但是 R_a 、 R_r 和 R_h 占 ER 的比例在不同围封年限间差异显著($P < 0.01$)。其中, R_a 占比随着围封年限的增加,先增后减,在围封5 a时最大(67.64%),围封11 a(42.67%)后显著下降,且为最小值。 R_h 的占比变化表现相反,围封11 a的 R_h 占比显著大于其他。此外,围封1 a、2 a和5 a的 R_r 显著大于ck和围封11 a的。

表2 不同围封年限生态系统呼吸组分占比

Table 2 Proportion of components of ecosystem respiration in different enclosure years

ER 组分 Composition of ER	研究对象 Research objects					F	P
	ck	1 a	2 a	5 a	11 a		
土壤呼吸 Soil respiration, R_s	68.32 $\pm$ 12.70a	77.86 $\pm$ 13.23a	69.33 $\pm$ 15.87a	70.37 $\pm$ 20.99a	75.64 $\pm$ 15.78a	1.651	0.166
植被冠层呼吸 Vegetation canopy respiration, R_{vc}	31.68 $\pm$ 12.70a	22.14 $\pm$ 13.23a	30.67 $\pm$ 15.87a	29.63 $\pm$ 20.99a	24.36 $\pm$ 15.78a	1.651	0.166
植被自养呼吸 Vegetation autotrophic respiration, R_a	53.24 $\pm$ 14.49b	58.14 $\pm$ 17.18ab	66.51 $\pm$ 19.08a	67.64 $\pm$ 22.17a	42.67 $\pm$ 13.00c	8.285	0.000
根系呼吸 Root respiration, R_r	21.56 $\pm$ 11.48b	36.00 $\pm$ 23.44a	35.84 $\pm$ 17.97a	38.00 $\pm$ 28.01a	18.31 $\pm$ 8.54b	5.509	0.000
土壤异养呼吸 Soil heterotrophic respiration, R_h	46.76 $\pm$ 14.49b	41.86 $\pm$ 17.18bc	33.49 $\pm$ 19.08c	32.36 $\pm$ 22.17c	57.33 $\pm$ 13.00a	8.288	0.000

不同小写字母表示不同围封年限间 ER 组分占比的差异

2.3 相关性分析

土壤温度与 NEE 呈二次曲线的关系($P < 0.01$, 图4),与 ER 以及除 R_h 以外的其他呼吸组分呈指数关系($P < 0.01$)。土壤含水量与 NEE 、 GPP 、 ER 、 R_s 、 R_a 、 R_r 呈线性关系($P < 0.05$),土壤含水量和 NEE 的相关系数最大, R^2 为0.4969。而土壤含水量与 R_h 和 R_{vc} 没有显著的关系。通过决定系数 R^2 和 P 值可知,土壤含水量对 NEE 及组分的调控作用要大于土壤温度。此外,本研究发现 TN 、 TP 、 AGB 、 BGB 、 TB 和 GPP 显著正相关,它们与 NEE 显著负相关。 TN 、 TP 和 ER 、 R_a 、 TN 、 TP 、 AGB 和 R_{vc} 以及 TN 和 R_r 显著正相关($P < 0.05$, 图5)。

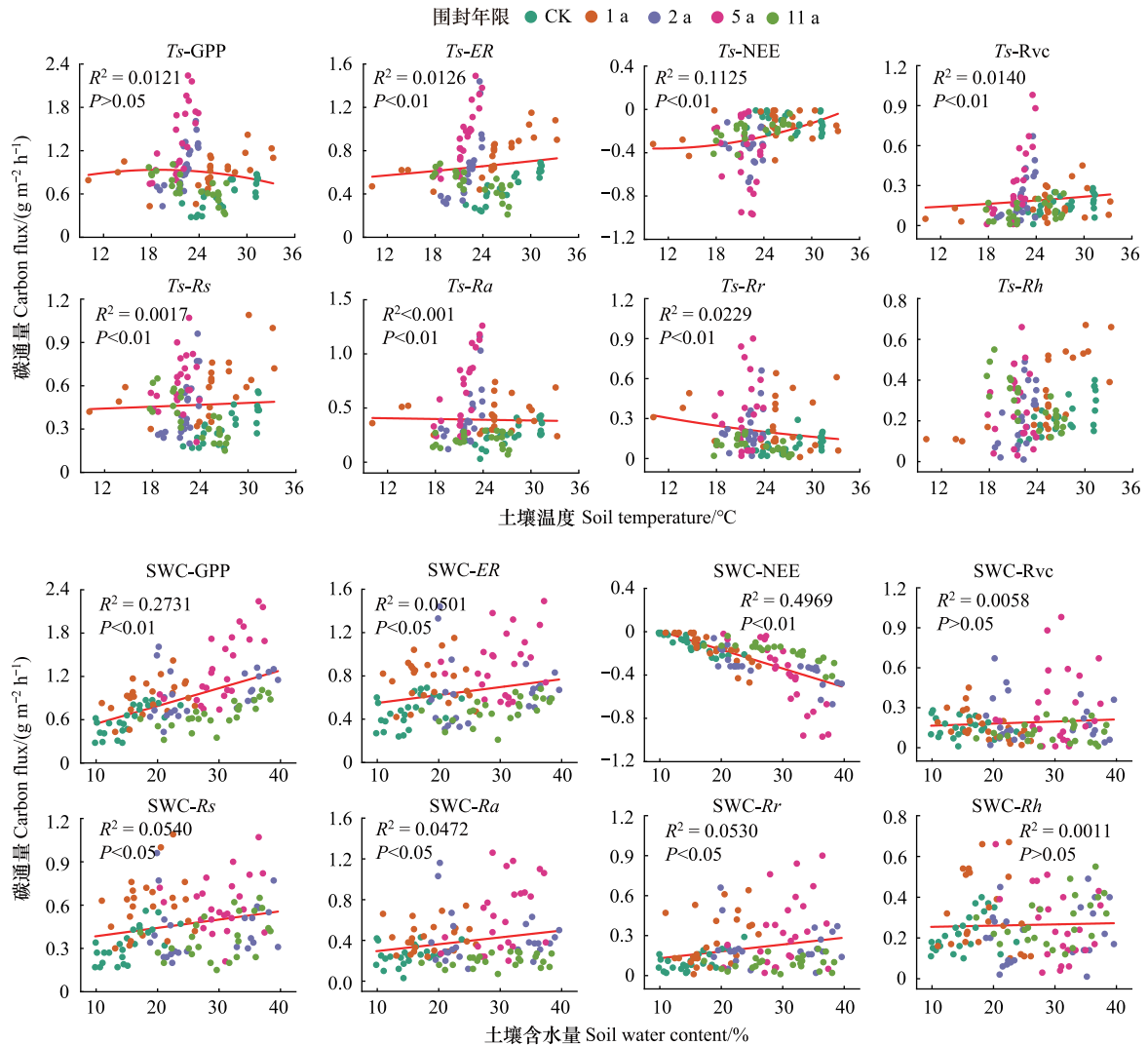


图4 土壤温度(T_s)、含水量(SWC)和 NEE 组分的关系

Fig.4 Relationship among soil temperature (T_s), water content (SWC) and NEE components

GPP, 总初级生产力; NEE, 净生态系统碳交换; ER, 生态系统呼吸; Rvc, 植被冠层呼吸; Rs, 土壤呼吸; Ra, 植被自养呼吸; Rr, 根系呼吸; Rh, 土壤异养呼吸; ck, 正常放牧; 1 a, 围封 1 a; 2 a, 围封 2 a; 5 a, 围封 5 a; 11 a, 围封 11 a; 条形表示平均值 $\pm$ SE, 字母表示不同围封年限之间的显著差异; T_s -Rh 指数关系拟合失败, 图中缺少 P 和 R^2

3 讨论

大量研究表明围封封育是恢复退化草地碳汇功能的有效措施^[29]。在本研究中, 围封会增加斑块化退化高寒草甸植被群落 GPP, 围封 1 a、2 a 和 5 a 草地的 GPP 显著增加。这是因为围封后植被得到了休养生息, 开始恢复^[30], 地上绿色植被是植物固定光能的唯一途径^[31], 地上生物量是生态系统的功能指标和植物光合作用获取能量能力的集中表现, 与碳通量的大小显著相关^[32]。植被恢复后, 光合作用也会增强^[33]。本研究发现地上生物量、地下生物量、总生物量和 GPP 显著正相关。GPP 是生态系统中所有光合产物的总和, 在光合作用过程中, 植物将光能转化为化学能, 用于合成有机物质, GPP 是生物量增长的主要来源。此外, 全氮、全磷和 GPP 显著正相关。这是因为土壤中的氮、磷等元素是植物生长所必需的营养元素, 当土壤养分含量较高时, 植物可以更好地吸收和利用这些养分, 从而增强光合效率, 促进植物生长和生产力的提高。反之, 当土壤养分含量较低时, 植物的生长和光合作用效率会受到限制, 从而影响 GPP。同时, 光合作用增强时, 有一部分

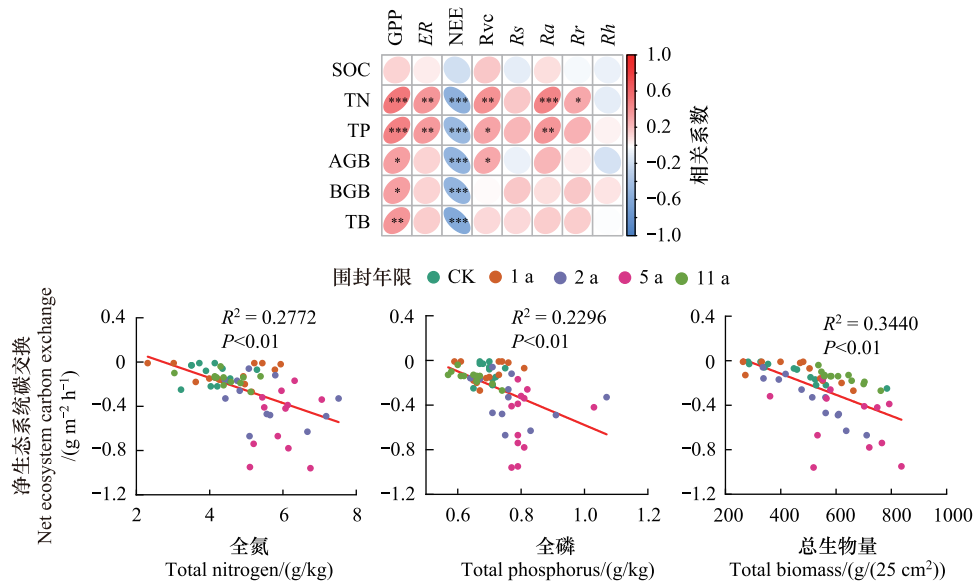


图5 有机碳(SOC)、全氮(TN)、全磷(TP)、地上生物量(AGB)、地下生物量(BGB)、总生物量(TB)和NEE及组分的关系

Fig.5 Relationship among organic carbon (SOC), total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), above-ground biomass (AGB), below-ground biomass (BGB), total biomass (TB), NEE and its components

GPP, 总初级生产力; NEE, 净生态系统碳交换; ER, 生态系统呼吸; Rvc, 植被冠层呼吸; Rs, 土壤呼吸; Ra, 植被自养呼吸; Rr, 根系呼吸; Rh, 异养呼吸。* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$ 。ck, 正常放牧; 1 a, 围封 1 a; 2 a, 围封 2 a; 5 a, 围封 5 a; 11 a, 围封 11 a

光合产物通过根系分泌, 输送到地下, 提高土壤养分状况, 增加土壤中的有机碳、全氮和全磷含量。长期围封至 11 a 时, 只会显著降低土壤全氮和全磷含量, 同时降低草地植被群落 GPP。这是因为随着围封时间的延长, 植被群落内的生态过程逐渐达到饱和状态。植物的生物量增长趋势减缓甚至停滞, 新的生长空间和资源变得有限。长期围封导致植物群落的结构发生变化, 有研究表明禁牧对植物多样性产生负面影响^[34], 植被群落结构较自由放牧简单, 长期围栏封育由于缺少家畜对牧草过腹还田作用使群落向均一化方向发展^[35], 还有毒杂草增加^[36], 对全氮和全磷需求较大的植物可能变为主导或者是土壤中的养分被植物长期吸收和利用, 对草地生态系统产生的负面影响, 从而使得土壤中营养元素的含量降低。同时, 长期围封可能导致植物群落的年龄结构变老, 老化的植物群落和增加的大量凋落物可能具有较低的生长速度和光合效率, 从而降低草地的固碳能力。

不同围封年限间 ER 显著性差异结果和 GPP 情况一致, 围封 5 a 时高寒草甸 ER 显著大于其他。在这里有两种组分来源变化可以解释围封 5 a 样地的 ER 最大。一方面, 依据碳排放来源的空间差别, 围封 5 a 时的地上部分植被冠层呼吸 Rvc 显著大于其他, 围封 1 a 和 5 a 地下部分土壤呼吸 Rs 显著大于 ck、围封 2 a 和 11 a。另一方面, 依据碳排放来源生物属性, 围封 5 a 时的植物体自养呼吸 Ra 显著大于其他, 围封 1 a、5 a 和 11 a 的异养呼吸 Rh 显著大于 ck 和围封 2 a。因此, 围封 5 a 时的 ER 最大。此外, Rvc 和 Rs 占 ER 的比例在不同围封年限间差异均不显著。而 Ra 占 ER 的比例随着围封年限的增加, 先增后减, Rh 占 ER 的比例随着围封年限的增加, 先减后增。这和围封后生物量的变化有关, 在生长季尺度上, 更高的生产力与呼吸通量的增加相吻合^[24]。

净生态系统碳交换 NEE 随着围封年限的增加, 先减后增, NEE 在围封 5 a 时最小, 围封 2 a 和 5 a 时的 NEE 显著小于其他。围封后植被开始恢复, 生物量增加, NEE 下降。NEE 是植物光合 GPP 增益和生态系统呼吸 ER 损失的函数差值, 它是由 GPP 和 ER 共同决定的。此外, 本研究发现围封均会显著降低土壤温度, 增加含水量, 这是因为围封使得植被得以恢复, 更高的植被覆盖和凋落物可以减少土壤的直射日照, 从而降低土壤温度影响土壤微生物分解作用。同时, 植被的恢复也有助于减少水分蒸发, 增加土壤含水量有利于种子繁

殖植物的快速生长发育。本研究也进一步证明了土壤含水量在生态系统碳收支的调控中起重要的作用,这是因为土壤含水量会显著影响土壤的物理性质和植被的生长以及土壤中的微生物活动^[37],因此,提高退化高寒草甸植被可利用的土壤含水量也可以促进高寒草甸生态系统碳交换,这与胡毅等在新疆天山北坡草甸草原围封试验结果相似^[33]。本研究的结果进一步强调了正确合理的草地利用方式不仅可以提高牧草产量,还有利于草地碳汇功能的发挥^[38]。需要注意的是,年际变化对草地碳通量的预算估计很重要^[39],未来的研究也将建立定位观测站点,进一步监测年际尺度上不同围封年限对黄河源区斑块化退化高寒草甸碳交换及其组分的影响,以提高预测和解释草地碳循环对未来全球变化的响应的能力。

4 结论

青藏高原黄河源区斑块化退化高寒草甸净生态系统碳交换及组分对不同围封年限的响应不同。基于本研究 7—8 月植物生长高峰期野外监测结果,发现围封 5 a 时的总初级生产力 ($1.33 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) 和生态系统呼吸 ($0.91 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) 以及固碳速率 ($0.42 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$) 最大,且与其他围封年限间差异显著。植被冠层呼吸、土壤呼吸、植被自养呼吸、根系呼吸、异养呼吸组分对围封的响应情况表现不同。随着围封年限的增加,植被自养呼吸、根系呼吸、异养呼吸所在生态系统呼吸的比例也会发生显著变化。土壤温度、含水量、全氮、全磷、生物量和净生态系统碳交换及组分存在显著相关关系。长期围封并不会带来更多生态和经济效益,应采用短期围封来修复退化的高寒草甸。

参考文献 (References):

- [1] Beer C, Reichstein M, Tomelleri E, Ciais P, Jung M, Carvalhais N, Rödenbeck C, Arain M A, Baldocchi D, Bonan G B, Bondeau A, Cescatti A, Lasslop G, Lindroth A, Lomas M, Luyssaert S, Margolis H, Oleson K W, Rouspard O, Veenendaal E, Viovy N, Williams C, Woodward F I, Papale D. Terrestrial gross carbon dioxide uptake: global distribution and covariation with climate. *Science*, 2010, 329(5993): 834-838.
- [2] Koehler A K, Sottocornola M, Kiely G. How strong is the current carbon sequestration of an Atlantic blanket bog? *Global Change Biology*, 2011, 17(1): 309-319.
- [3] Chapin F S III, Woodwell G M, Randerson J T, Rastetter E B, Lovett G M, Baldocchi D D, Clark D A, Harmon M E, Schimel D S, Valentini R, Wirth C, Aber J D, Cole J J, Goulden M L, Harden J W, Heimann M, Howarth R W, Matson P A, McGuire A D, Melillo J M, Mooney H A, Neff J C, Houghton R A, Pace M L, Ryan M G, Running S W, Sala O E, Schlesinger W H, Schulze E D. Reconciling carbon-cycle concepts, terminology, and methods. *Ecosystems*, 2006, 9(7): 1041-1050.
- [4] Warren C R, Taranto M T. Ecosystem respiration in a seasonally snow-covered subalpine grassland. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2011, 43(1): 137-146.
- [5] Meeran K, Ingrisch J, Reinthaler D, Canarini A, Müller L, Pötsch E M, Richter A, Wanek W, Bahn M. Warming and elevated CO_2 intensify drought and recovery responses of grassland carbon allocation to soil respiration. *Global Change Biology*, 2021, 27(14): 3230-3243.
- [6] 管晓祥, 刘翠善, 鲍振鑫, 金君良, 王国庆. 黄河源区植被 NDVI 演变及其与降水、气温的关系. *水土保持研究*, 2021, 28(5): 268-277.
- [7] Yang Y, Fang J, Tang Y, Ji C, Zheng C, He J, Zhu B. Storage, patterns and controls of soil organic carbon in the Tibetan grasslands. *Global change biology*, 2008, 14(7): 1592-1599.
- [8] Wischnewski J, Kramer A, Kong Z C, MacKay A W, Simpson G L, Mischke S, Herzsuh U. Terrestrial and aquatic responses to climate change and human impact on the southeastern Tibetan Plateau during the past two centuries. *Global Change Biology*, 2011, 17(11): 3376-3391.
- [9] 兰玉蓉. 青藏高原高寒草甸草地退化现状及治理对策. *青海草业*, 2004, 13(1): 27-30.
- [10] 李成阳, 张文娟, 赖焱敏, 彭飞, 陈小杰, 薛娴, 王涛, 尤全刚, 杜鹤强. 黄河源区不同退化程度高寒草原群落生产力、物种多样性和土壤特性及其关系研究. *生态学报*, 2021, 41(11): 4541-4551.
- [11] Wiesmair M, Otte A, Waldhardt R. Relationships between plant diversity, vegetation cover, and site conditions: implications for grassland conservation in the Greater Caucasus. *Biodiversity and Conservation*, 2017, 26(2): 273-291.
- [12] Niu Y J, Zhu H M, Yang S W, Ma S J, Zhou J W, Chu B, Hua R, Hua L M. Overgrazing leads to soil cracking that later triggers the severe degradation of alpine meadows on the Tibetan Plateau. *Land Degradation & Development*, 2019, 30(10): 1243-1257.
- [13] Li J X, Li X L, Gao J, Ma G L, Qi X Z. Micro-scale fragmentation of the alpine meadow landscape on the Qinghai-Tibet Plateau under external disturbances. *Catena*, 2021, 201: 105220.

- [14] Qin Y, Yi S H, Ding Y J, Xu G W, Chen J J, Wang Z W. Effects of small-scale patchiness of alpine grassland on ecosystem carbon and nitrogen accumulation and estimation in northeastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Geoderma*, 2018, 318: 52-63.
- [15] 杨鹏年, 李希来, 李成一, 段成伟. 黄河源区斑块化退化高寒草甸土壤微生物多样性对长期封育的响应. *环境科学*, 2023, 44(4): 2293-2303.
- [16] 牛伟玲, 陈辉, 侯慧新, 郭晨睿, 马娇林, 武建双. 10 年禁牧未改变藏西北高寒荒漠植物水氮利用效率. *草业学报*, 2022, 31(8): 35-48.
- [17] Li W J, Li J H, Knops J M H, Wang G, Jia J J, Qin Y Y. Plant communities, soil carbon, and soil nitrogen properties in a successional gradient of sub-alpine meadows on the eastern Tibetan Plateau of China. *Environmental Management*, 2009, 44(4): 755-765.
- [18] 秦丽萍, 白文丽, 郑廷杰. 围栏封育对草地土壤养分改良效果的研究进展. *中国牛业科学*, 2020, 46(6): 20-23.
- [19] 麦地娜·买买提, 闫虎. 草地不同利用方式对高寒草甸群落物种多样性和生物量的影响. *干旱环境监测*, 2010, 24(2): 99-102.
- [20] Bremer D J, Ham J M, Owensby C E, Knapp A K. Responses of soil respiration to clipping and grazing in a tallgrass prairie. *Journal of Environmental Quality*, 1998, 27(6): 1539-1548.
- [21] Du C J, Zhou G Y, Gao Y H. Grazing exclusion alters carbon flux of alpine meadow in the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2022, 314: 108774.
- [22] Wang J L, Liu Y Z, Cao W X, Li W, Wang X J, Zhang D G, Shi S L, Pan D F, Liu W L. Effects of grazing exclusion on soil respiration components in an alpine meadow on the north-eastern Qinghai-Tibet Plateau. *Catena*, 2020, 194: 104750.
- [23] 毛绍娟, 吴启华, 祝景彬, 李红琴, 张法伟, 李英年. 藏北高寒草原群落维持性能对封育年限的响应. *草业学报*, 2015, 24(1): 21-30.
- [24] Järveoja J, Nilsson M B, Gažovič M, Crill P M, Peichl M. Partitioning of the net CO₂ exchange using an automated chamber system reveals plant phenology as key control of production and respiration fluxes in a boreal peatland. *Global Change Biology*, 2018, 24(8): 3436-3451.
- [25] 王兵, 姜艳, 郭浩, 赵广东, 白秀兰. 土壤呼吸及其三个生物学过程研究. *土壤通报*, 2011, 42(2): 483-490.
- [26] 李积兰, 李希来, 马福俊. 黄河上游高寒草甸矮嵩草生理特征对流域不同生境的响应. *草业学报*, 2018, 27(1): 62-72.
- [27] Shi Y, Gao J, Li X L, Li J X, dela Torre D M G, Brierley G J. Improved estimation of aboveground biomass of disturbed grassland through including bare ground and grazing intensity. *Remote Sensing*, 2021, 13(11): 2105.
- [28] Li C Y, Li X L, Yang Y W, Shi Y, Li H L, Yang P N, Duan C W. The influence of degradation of alpine marshy wetland on ecosystem respiration and its components. *Wetlands*, 2022, 42(7): 1-13.
- [29] 梁潇洒, 张立奇, 闫庆忠, 张庆宏, 宋志永, 庄艳, 吴一鸣, 张自良, 王正文. 围栏封育恢复和提升辽西退化草地的碳固持功能. *中国草地学报*, 2019, 41(2): 65-70.
- [30] 杨阳, 韩国栋, 李元恒, 陈志芳, 王成杰. 内蒙古不同草原类型土壤呼吸对放牧强度及水热因子的响应. *草业学报*, 2012, 21(6): 8-14.
- [31] 邢鹏飞, 李刚, 陈晓鹏, 李德颖, 王常慧, 董宽虎, 赵祥. 放牧对晋北农牧交错带赖草草地生态系统碳交换的影响. *草业学报*, 2019, 28(10): 1-11.
- [32] 黄祥忠, 郝彦宾, 王艳芬, 周小奇, 韩喜, 贺俊杰. 极端干旱条件下锡林河流域羊草草原净生态系统碳交换特征. *植物生态学报*, 2006, 30(6): 894-900.
- [33] 胡毅, 朱新萍, 贾宏涛, 韩东亮, 胡保安, 李典鹏. 围栏封育对天山北坡草甸草原生态系统碳交换的影响. *植物生态学报*, 2018, 42(3): 372-381.
- [34] Li W, Liu Y Z, Wang J L, Shi S L, Cao W X. Six years of grazing exclusion is the optimum duration in the alpine meadow-steppe of the north-eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 2018, 8: 17269.
- [35] 石红霄, 范月君, 侯向阳, 杨玉平, 吴新宏, 杨婷婷, 李鹏. 三江源区围栏与放牧高山嵩草草甸植物群落特征分析. *中国草地学报*, 2014, 36(3): 67-72.
- [36] 刘岩, 李宝林, 袁烨城, 祁佳丽, 李影, 李睿. 基于三江源高寒草甸群落结构变化评估围栏封育对草地恢复的影响. *生态学报*, 2021, 41(18): 7125-7137.
- [37] Li X R, Ma F Y, Xiao H L, Wang X P, Kim K C. Long-term effects of revegetation on soil water content of sand dunes in arid region of Northern China. *Journal of Arid Environments*, 2004, 57(1): 1-16.
- [38] Houghton R A. Revised estimates of the annual net flux of carbon to the atmosphere from changes in land use and land management 1850—2000. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 2003, 55(2): 378.
- [39] Virkkala A M, Aalto J, Rogers B M, Tagesson T, Treat C C, Natali S M, Watts J D, Potter S, Lehtonen A, Mauritz M, Schuur E A G, Kochendorfer J, Zona D, Oechel W, Kobayashi H, Humphreys E, Goeckede M, Iwata H, Lafleur P M, Euskirchen E S, Bokhorst S, Marushchak M, Martikainen P J, Elberling B, Voigt C, Biasi C, Sonnentag O, Parmentier F J W, Ueyama M, Celis G, St Louis V L, Emmerton C A, Peichl M, Chi J S, Järveoja J, Nilsson M B, Oberbauer S F, Torn M S, Park S J, Dolman H, Mammarella I, Chae N, Poyatos R, López-Blanco E, Christensen T R, Kwon M J, Sachs T, Holl D, Luoto M. Statistical upscaling of ecosystem CO₂ fluxes across the terrestrial tundra and boreal domain: regional patterns and uncertainties. *Global Change Biology*, 2021, 27(17): 4040-4059.