



祁连山南麓高寒灌丛生态系统生长季CO₂通量动态年际特征及环境驱动

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

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院, 洛阳 471934;

4. 宿州学院环境与测绘工程学院, 宿州 234000;

5. 中国科学院高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001

* 联系人, E-mail: zhujingbin321@foxmail.com; mywing963@126.com

2021-06-28 收稿, 2021-10-14 修回, 2021-10-15 接受, 2021-10-15 网络版发表

国家自然科学基金(32001185, 41877547)、国家林业和草原局经济发展研究中心业务委托项目(JYFL-2021-00020)、国家重点研发计划(2017YFA0604801)、枣庄学院“青檀学者”人才项目和中国科学院和青海省人民政府三江源国家公园联合专项(YHZX-2020-07)资助

摘要 高寒生态系统对全球碳循环发挥着至关重要的作用, 然而对高寒生态系统长时间尺度上碳平衡动态及驱动机制的研究仍相对薄弱. 本文以青藏高原东北部高寒金露梅灌丛为研究对象, 分析了基于涡度相关系统观测的高寒灌丛2003~2016年生长季(5~9月)CO₂通量动态及影响机制. 结果表明, 总初级生产力(gross primary production, GPP)和生态系统呼吸(ecosystem respiration, Re)呈先增加后降低的单峰趋势, 净生态系统CO₂交换(net ecosystem exchange, NEE)呈先下降后上升的“V”型变化趋势. 高寒灌丛整个生长季总NEE、GPP和Re平均值分别为-143.8 ± 30.5、509.0 ± 65.1和365.2 ± 34.6 g C m⁻², 表现为碳汇. 在月尺度, 分类回归树分析(classification and regression trees, CART)表明, 生长季积温(agggregated growing season degree days, GDD)是月GPP和月NEE的最重要控制因素, 而土壤温度(soil temperature, T_s)是月Re的最主要控制因素. 线性回归分析表明, 高寒灌丛生长季的热量条件(GDD、T_a和T_s)是CO₂通量动态变化的关键控制因素. 在年际尺度上, 生长季总CO₂通量主要受到土壤含水量(soil water content, SWC)和GDD的影响. 生长季GDD与GPP呈显著正相关($P < 0.05$), 与生长季NEE呈显著负相关($P < 0.05$), 但生长季GDD与Re没有显著相关性($P < 0.05$), 说明高寒灌丛生态系统的生长季GPP相较于Re对温度的响应更加敏感. 该结果对预测高寒灌丛生态系统碳平衡对未来气候变化的响应具有重要参考价值.

关键词 青藏高原, 高寒灌丛, CO₂通量, 生长季, 驱动机制

草地是陆地生态系统重要的植被类型, 全球气候变化将会对草地生态系统碳循环产生重要影响^[1,2]. 根据IPCC第六次评估报告^[3], 自19世纪以来, 人类通过燃烧化石燃料获取能源, 导致全球温度比工业化前的温度高1.1°C, 而在未来20年则继续升温, 届时将比工业化前的水平高出1.5°C. 高寒生态系统土壤中含有大量

未分解的有机质, 同时又是全球气候变化的敏感区和脆弱区, 生态系统碳过程对持续的全球变暖响应极其敏感而复杂, 并通过各种过程与区域气候系统相耦合, 反馈于气候变化^[4,5]. 尽管高海拔草地生态系统受到越来越多的关注, 但基于长期数据碳过程的研究还比较匮乏, 由于草地生态系统碳收支的响应具有非线性和

引用格式: 贺慧丹, 李红琴, 符义稳, 等. 祁连山南麓高寒灌丛生态系统生长季CO₂通量动态年际特征及环境驱动. 科学通报, 2022, 67: 173–183

He H D, Li H Q, Fu Y W, et al. Interannual characteristics and driving mechanism of CO₂ fluxes in alpine shrubland ecosystem during growing season at the southern foot of Qilian Mountains (in Chinese). Chin Sci Bull, 2022, 67: 173–183, doi: [10.1360/TB-2021-0628](https://doi.org/10.1360/TB-2021-0628)

突变性,限制了气候变化背景下区域碳功能的预测和评估^[6,7]。

高寒草地所处环境高海拔、低温、强辐射的特殊条件,有利于植被的碳固定^[8],但由于生物和非生物因子的差异仍会对其碳源/汇动态产生重要影响,增大了预测未来气候变化背景下高寒草地碳平衡动态的不确定性^[9,10]。青藏高原气候温凉,温度是植物生长的重要限制因子。温度和CO₂浓度的升高一定程度上会促进植被光合生产能力的提高,从而促进高寒草地生态系统碳固持^[4,8];另一方面,温度升高也会刺激微生物对土壤有机质的分解和酶活性,从而促进了土壤碳的释放;此外,温度升高会导致土壤水分蒸发的增加,加剧植被受干旱胁迫的程度,导致植被生产力降低^[11]。这些相互对立的生物代谢过程之间的平衡决定了高寒生态系统对气候环境的反馈作用,气候变化对青藏高原不同植被类型生态系统源/汇动态的影响目前还不十分明确^[12]。

研究表明,高寒生态系统的CO₂通量主要受生长季碳平衡动态的控制^[7,9]。在全球气候变化背景下,气温的升高将会促进积雪融化和植被返青提前,致使生长季长度延长^[13],促进了高寒生态系统CO₂的同化和植被生产力的提高^[14]。不同时间尺度气候环境因子对高寒生态系统碳循环可能具有不同的影响^[15],但是过去关于高寒生态系统碳循环的研究主要限制在短时间内的,对于较长时间尺度(季节尺度和年际尺度)的研究相对薄弱^[16]。高寒灌丛生态系统是青藏高原东部高寒草地植被类型的重要组成部分,分布面积为0.106×10⁶ km²,其海拔高、生态系统脆弱,是对全球气候变暖响应最为敏感的生态系统类型之一,在区域乃至全球陆地生态系统碳循环中占有重要地位^[17]。该区域生态过程长期适应低温环境,随着全球温度的升高,高寒地区的低温限制效应将会减弱或消失,碳平衡过程势必发生明显变化^[8]。并且,气候变暖正在深刻改变和影响该区域植物群落结构和分布面积,高寒灌丛分布面积逐步扩张,不同高寒草地生态系统表现的碳排放和碳吸收的能力具有较大差异,对气候变化的响应也具有较高异质性,因此可能会导致土壤碳储量和区域碳平衡的变化^[4]。然而,对高寒灌丛生态系统长期碳平衡响应的了解仍然有限^[18]。所以,基于长期观测数据了解青藏高原高寒灌丛生态系统的CO₂动态及其对气候变化的响应,对有效预测全球碳循环对环境变化的响应极其重要^[8,19]。涡度相关系统是测量大气与各种生态系

统之间碳收支的最有用方法之一,本研究采用该系统测定了青藏高原祁连山南麓高寒灌丛生态系统2003~2016年生长季的CO₂通量数据。本研究的总体目标是:量化高寒灌丛生态系统在生长季CO₂通量的年际变异,并明晰主要环境因子的驱动过程,为预测未来气候变化背景下高寒灌丛生态系统碳平衡提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

研究地点位于青海海北高寒草地国家野外科学观测研究站(37°29′~37°45′N, 101°12′~101°23′E, 海拔为3200~3600 m)附近的高寒金露梅灌丛,位于青藏高原东北部。该研究区属于高原大陆性气候,没有明显的四季之分,只有冷热二季的区别。该地区年均气温约为-1.0°C,7月气温达到峰值,约为10°C,1月气温最低,约为-15°C。全年降水量约为480 mm,并且降水主要集中在生长季,生长季的降水量约占全年降水量的80%^[20]。高寒灌丛生态系统的植被冠层由灌木和禾本科两层组成。植被以金露梅(*Potentilla fruticosa*)为主要建群种,冠层高度约为30~60 cm,灌木覆盖度约为60%~80%。草本层由矮嵩草(*Kobersia humilis*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、异针茅(*Stipa aliena*)和麻花艽(*Gentiana straminea*)等组成。在生长高峰期(7~8月),植被冠层高度约为8~16 cm,植物覆盖度为70%~80%。土壤是一种黏性壤土,草地在4月底或5月初开始变绿,地上生物量从5~8月呈上升趋势,在7月下旬或8月达到最大值^[21]。

1.2 研究材料及分析方法

1.2.1 通量和相关监测

利用涡度相关系统对研究区CO₂通量进行长期连续的观测(2003~2016年)。研究区的通量塔安装在相当平坦的区域中心(坡度<1%),植被相同(灌木覆盖率为70%),覆盖面积约为12 km²。通量观测的主要仪器为开路式涡度相关观测系统和常规气象观测系统,其中涡度相关系统包括三维超声风速仪(CSAT3, Campbell Scientific, Logan, 美国)、红外气体分析仪(LI-7500, LI-COR Lincoln, 美国),距离地面高度为2.2 m,主要用于观测植被与大气界面的CO₂通量,数据采集频率为10 Hz,每30 min输出平均值。

常规气象观测系统主要用于连续气象要素采集,采集频率为30 min,观测项目主要包括温度、湿度、辐射、风向和风速等。光量子通量密度(photosynthetic photon flux density, PPFD)传感器(LI190SB, LI-COR, Lincoln, 美国)安装在高1.5 m的支架上。空气温度/湿度传感器(Model HMP45C, Vaisala, Helsinki, 芬兰)安装在防辐射罩内(Model 41002, RM Young Company, Michigan, 美国)。土壤温度(T_s)主要是利用热电偶温度传感器(107-L, Campbell Scientific, Logan, 美国)分别测定5、10、20、40和80 cm处的 T_s 。5、20和50 cm处的土壤含水量(soil water content, SWC)利用时域反射计(Model CS615-L, Campbell Scientific, Logan, 美国)测定。本研究分析的是生长季(5月1日~9月30日)的数据。

1.2.2 数据处理和插补

由于供电间断、探头结露或仪器异常等情况,涡度相关系统采集到的原始数据缺失或异常现象十分普遍^[22]。通量数据的处理按照ChinaFLUX推荐的通量数据处理标准流程进行^[23],在经过WPL(Webb, Pearman and Leuning)校正后^[24],以净生态系统 CO_2 交换(net ecosystem exchange) $|\text{NEE}| < 1.0 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 为阈值标准,再以10 d数据为窗口,3 δ (标准差)为标准进行数据的异常剔除^[25,26]。针对夜间(PPFD $< 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)湍流发展不充分,舍去摩擦速度 $u^* < 0.15 \text{ m s}^{-1}$ 所对应的通量数据^[18]。研究时段缺失的通量数据比例约为58%^[27],与ChinaFLUX的有效数据率持平^[28],主要出现在夜间和植被非生长季,一般通过建立环境因子与有效通量数据的非线性经验方程进行插补^[16]。本研究夜间通量数据($R_{\text{eco,n}}$)采用其与5 cm深处土壤温度(T_s)的Van't Hoff函数进行插补:

$$R_{\text{eco,n}} = R_{\text{eco,ref}} e^{\ln(Q_{10})(T_s - 10)/10}, \quad (1)$$

式中, $R_{\text{eco,ref}}$ 为生态系统在10°C时的参考呼吸速率, Q_{10} 是生态系统呼吸熵(呼吸随温度升高10°C所增加的倍数),反映了生态系统呼吸对温度的敏感性。生长季白天的碳通量数据利用与PPFD的Michaelis-Menten函数进行插补^[25,26]。

$$\text{NEE} = R_{\text{eco,d}} - \frac{a \times P_{\text{max}} \times \text{PPFD}}{P_{\text{max}} + a \times \text{PPFD}}, \quad (2)$$

式中, $R_{\text{eco,d}}$ 是生态系统白天的呼吸速率, a 和 P_{max} 分别为生态系统表观光量子效率和潜在最大 CO_2 同化速率(即PPFD趋向极大时生态系统净光合速率)。以上参数均为方程拟合值。

涡度相关系统观测的 CO_2 通量为NEE,将夜间呼吸函数结合白天土壤温度估算白天的生态系统呼吸($R_{\text{eco,d}}$),即可得生态系统的总呼吸量(ecosystem respiration, Re),进而可得生态系统总初级生产力(gross primary production, GPP),日GPP由Re减去NEE得到:

$$\text{GPP} = \text{Re} - \text{NEE} = R_{\text{eco,d}} + R_{\text{eco,n}} - \text{NEE}. \quad (3)$$

日Re为白天呼吸($R_{\text{eco,d}}$)和夜间呼吸($R_{\text{eco,n}}$)之和。负NEE和正NEE分别代表生态系统对 CO_2 的吸收和释放^[29]。

1.2.3 数据分析

分类回归树(classification and regression trees, CART)分析能够有效识别变量的相对重要性, CART是一种基于图形的非参数模型,与传统分析方法相比更易于被理解。本研究采用CART识别气候环境因素(空气温度 T_a 、土壤温度 T_s 、生长季积温(aggregated growing season degree days, GDD)、光量子通量密度PPFD、土壤含水量SWC、降水(precipitation, PPT)、水汽饱和亏(vapor pressure deficit, VPD))对 CO_2 通量变化的关键控制作用。线性回归和相关分析用来探究 CO_2 通量的变异特征以及对气候环境因子的响应机制。本研究所测定的数据利用SYSTAT 13.0(Systat Software Inc., San Jose, California, 美国)软件对数据进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 高寒灌丛在生长季的气候因子变化特征

由图1可见,高寒灌丛2003~2016年生长季的平均月GDD、 T_a 、 T_s 和PPT呈单峰变化趋势,但峰值出现的月份并不一致。月GDD和 T_a 的峰值出现在7月,分别为 $302.8 \pm 37.1^\circ\text{C d}$ 和 $19.7 \pm 1.2^\circ\text{C}$;月 T_s 、PPT的峰值出现在8月,分别为 $12.4 \pm 1.1^\circ\text{C}$ 和 $102.2 \pm 24.1 \text{ mm}$ (图1(a), (b))。在生长季的不同月份,高寒灌丛的 T_s 高于 T_a ,高寒灌丛生长季 T_s 和 T_a 的均值分别为 9.5 ± 0.4 和 $6.9 \pm 0.8^\circ\text{C}$,生长季GDD和PPT的均值分别为 $975.9 \pm 110.9^\circ\text{C d}$ 和 $401.6 \pm 58.0 \text{ mm}$ 。月PPFD在6月达到峰值 $413.6 \pm 57.7 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$,随后逐渐减小(图1(b))。月VPD在生长季初期较高,且6月的VPD($0.36 \pm 0.01 \text{ kPa}$)略高于5月($0.35 \pm 0.02 \text{ kPa}$),生长季旺盛期(7和8月)和生长季末期(9月)的VPD较低(图1(c))。高寒灌丛生长季的月SWC在5月($0.34 \pm 0.07 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$)最高,在8月最低($0.27 \pm 0.002 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$)(图1(c)),整个生长季的SWC均值

为 $0.20 \pm 0.03 \text{ cm}^3 \text{ cm}^{-3}$, 且生长季SWC与PPT并没有显著相关性($r^2=0.05$, $P=0.45$).

2.2 高寒灌丛在生长季的CO₂通量变化特征

由图2可见, 高寒灌丛在2003~2016年生长季的月平均GPP和Re表现为先升高后降低的单峰变化趋势, 月平均GPP($166.9 \pm 25.2 \text{ g C m}^{-2} \text{ month}^{-1}$)和Re($95.0 \pm 11.3 \text{ g C m}^{-2} \text{ month}^{-1}$)都在7月达到峰值. 月平均NEE在生长季表现为先下降后上升的“V”型变化趋势, 在5月($\text{NEE}=14.6 \pm 0.9 \text{ g C m}^{-2} \text{ month}^{-1}$)高寒灌丛生态系统表现为碳源($\text{NEE}>0$), 其他月份是碳汇($\text{NEE}<0$), 月平均NEE在7月达到最小值($-72.0 \pm 13.9 \text{ g C m}^{-2} \text{ month}^{-1}$). 此外, 线性回归分析表明, 月GPP与月Re呈极显著正相关($P<0.001$)(图3(a)), 而月NEE与月GPP和月Re都呈极显著负相关($P<0.001$)(图3(b), (c)); 并且, 与月Re

($r^2=0.47$)相比较, 月GPP($r^2=0.88$)对月NEE的控制作用更强.

高寒灌丛2003~2016年的生长季总GPP和Re的均值分别为 509.0 ± 65.1 和 $365.2 \pm 34.6 \text{ g C m}^{-2}$ (图4), 生长季总GPP(562.1 g C m^{-2})和Re(459.2 g C m^{-2})的最大值都出现在2014年, 生长季总GPP和Re的最小值分别为 406.2 g C m^{-2} (2003年)和 281.7 g C m^{-2} (2004年). 高寒灌丛2003~2016年的生长季总NEE的均值为 $-143.8 \pm 30.5 \text{ g C m}^{-2}$ (图4), 表现为碳汇, 其最大值和最小值分别为 -91.9 g C m^{-2} (2003年)和 $-191.4 \text{ g C m}^{-2}$ (2015年). 分析表明, 高寒灌丛在2003~2016年的生长季总GPP($r^2=0.61$, $P=0.001$)、Re($r^2=0.30$, $P=0.043$)呈逐渐增加趋势, 但是总NEE没有表现出明显的年际变化趋势($r^2=0.03$, $P=0.543$). 线性回归分析表明, 高寒灌丛生长季总GPP与Re呈极显著正相关($P<0.001$), 但高寒灌

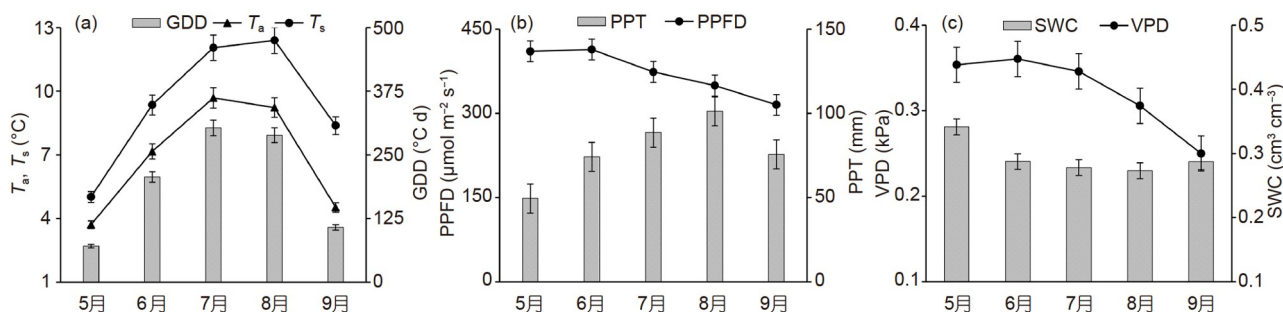


图1 高寒灌丛在2003~2016年生长季的气候因子均值. (a) 平均月气温(T_a , °C)、土壤温度(T_s , °C)、生长季积温(GDD, °C d); (b) 光子通量密度(PPFD, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)、降水(PPT, mm); (c) 水汽饱和和亏(VPD, kPa)、土壤含水量(SWC, $\text{cm}^3 \text{ cm}^{-3}$)

Figure 1 The average climatic factors of alpine shrubland in the growing season from 2003 to 2016. (a) Monthly air temperature (T_a , °C), soil temperature (T_s , °C), and aggregated growing season degree day (GDD, °C d); (b) photosynthetic photon flux density (PPFD, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) and precipitation (PPT, mm); (c) vapor pressure deficit (VPD, kPa) and soil water content (SWC, $\text{cm}^3 \text{ cm}^{-3}$)

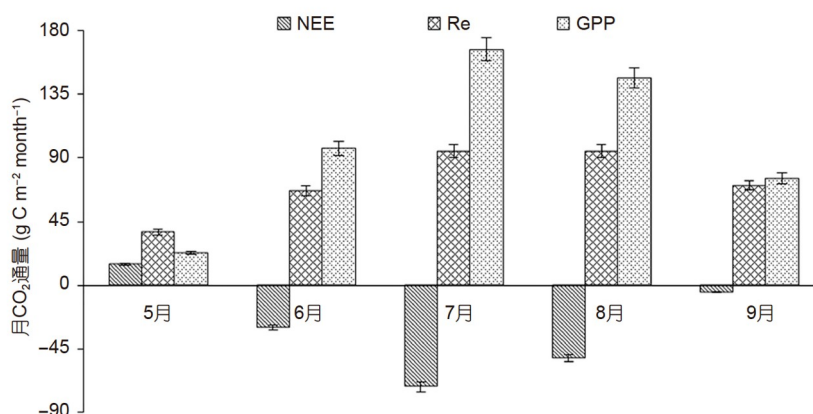


图2 高寒灌丛在2003~2016年生长季的月平均CO₂通量

Figure 2 The average value of monthly CO₂ fluxes of alpine shrubland in the growing season for the period 2003–2016

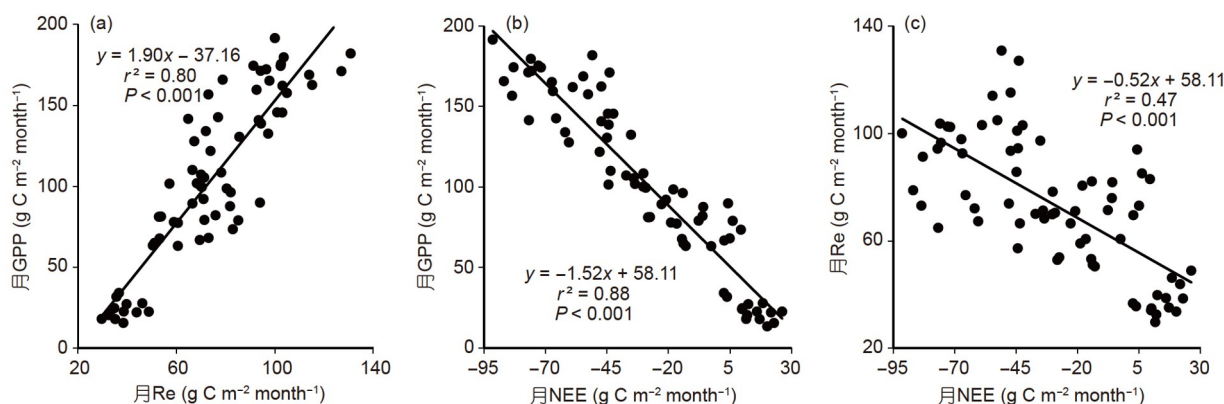


图3 高寒灌丛在2003~2016年生长季的月GPP与月Re(a)、月GPP与月NEE(b)、月Re与月NEE(c)的关系

Figure 3 The relationship between monthly GPP and monthly Re (a), the relationship between monthly GPP and monthly NEE (b), and the relationship between monthly Re and monthly NEE (c) of alpine shrubland in the growing season for the period 2003–2016

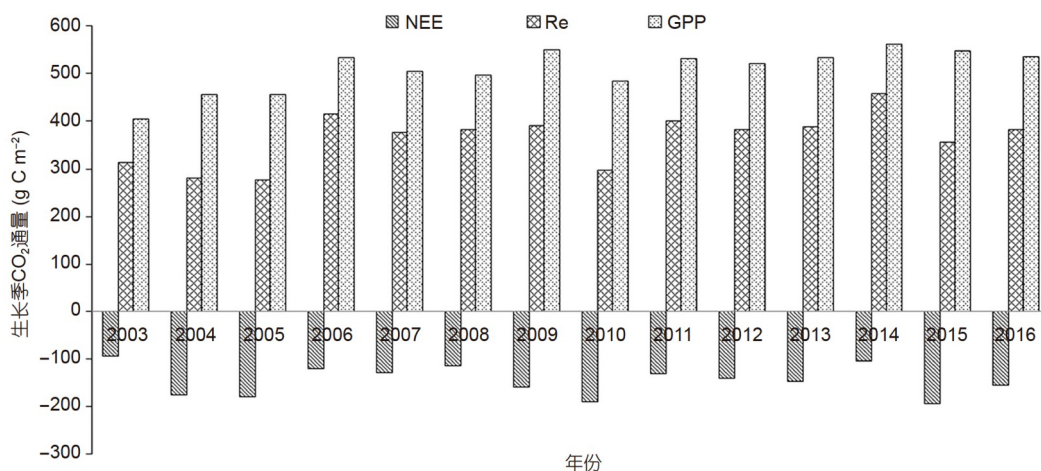


图4 高寒灌丛在2003~2016年生长季的年际CO₂通量

Figure 4 The annual CO₂ fluxes of alpine shrubland in the growing season for the period 2003–2016

从生长季总NEE与总GPP没有达到显著相关($P>0.05$), 生长季总NEE与总Re也没有达到显著相关($P>0.05$). 此外, 生长季总GPP、Re、NEE主要受到生长季旺盛期(7、8月)的GPP($r^2=0.906$, $P<0.001$)、Re($r^2=0.909$, $P<0.001$)和NEE($r^2=0.909$, $P<0.001$)控制. 综上所述, 高寒灌丛生态系统在生长季表现为碳汇, 并且植被生长旺盛期(7、8月)CO₂通量对生长季的总CO₂通量具有至关重要的影响.

2.3 月尺度上的气候因子对CO₂通量的影响

CART表明, 高寒灌丛在生长季的GDD是月GPP(图5(a))的最主要控制因素, GDD对月GPP的解释力为70.7%, 在植被生长旺盛期GPP主要受PPFD的控制.

CART表明, 在生长季的 T_s 是月Re(图5(b))的最主要控制因素, T_s 对月Re的解释力为51.8%, 在6月下旬至9月初, 月Re主要受GDD的影响. CART表明, 在生长季GDD是月NEE(图5(c))的最主要控制因素, GDD对月NEE的解释力为71.1%; 月NEE第一个根节点GDD为206.64°C d, 大约发生在5月底和9月初, 第二个右根节点的因子是 T_s , 说明在生长季初期(5月)和末期(9月), 月NEE的变化主要受 T_s 的影响, 暗示这个时期高寒灌丛生态系统的NEE更依赖于Re的变化; 月NEE第二个左根节点的因子是GDD, 说明在6~8月GPP比Re对NEE的控制作用更强.

线性回归分析表明, 在月尺度上高寒灌丛生长季的VPD对CO₂通量的影响较弱($P>0.27$); PPFD与月GPP

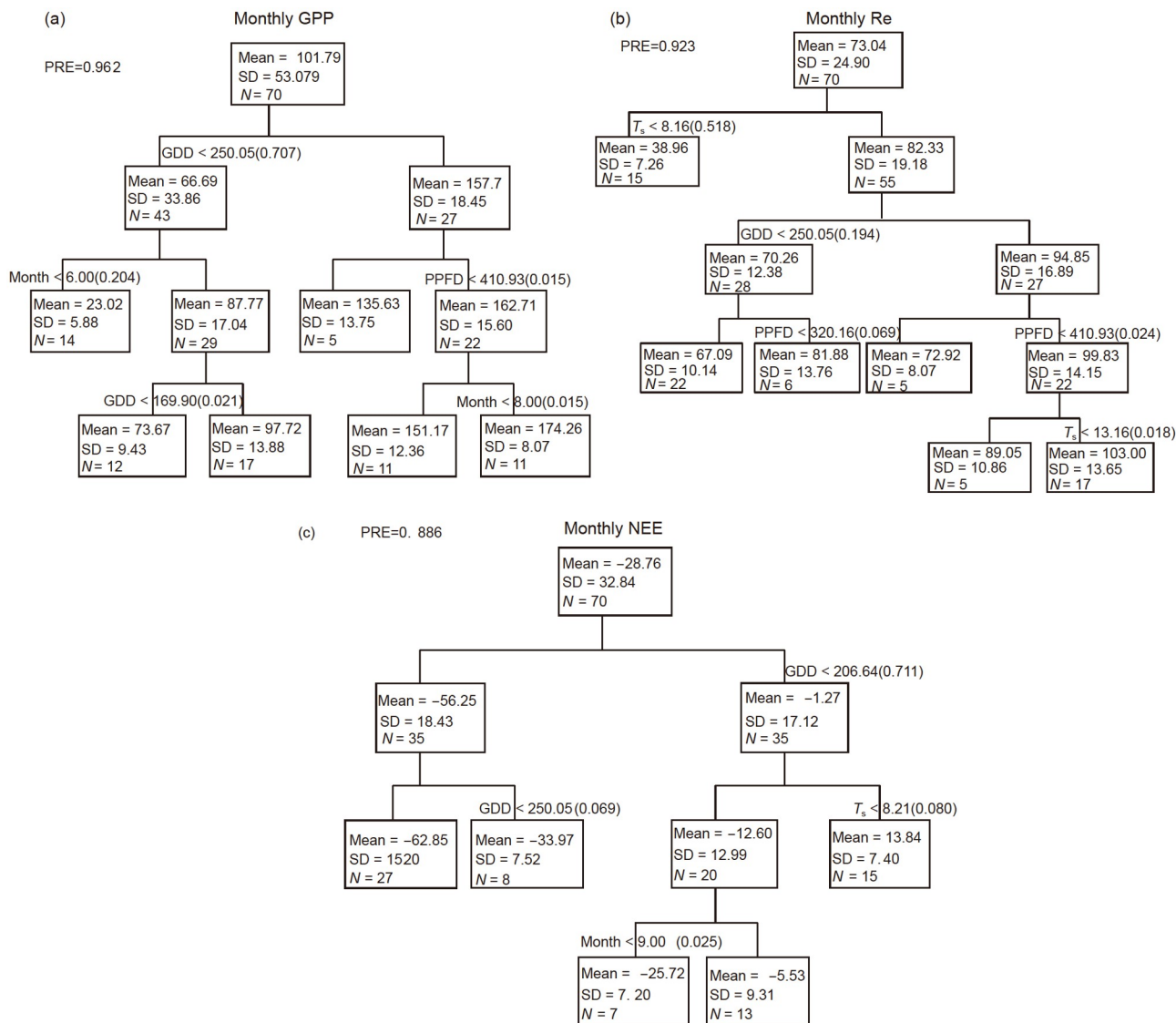


图5 分类回归树分析高寒灌丛生长季(5~9月)的月GPP(a)、Re(b)和NEE(c)($\text{g C m}^{-2} \text{ month}^{-1}$)与环境因子的关系
 Figure 5 Regression trees for monthly GPP (a), Re (b) and NEE (c) ($\text{g C m}^{-2} \text{ month}^{-1}$) from environmental variables of alpine shrubland in the growing season (May–September)

显著相关($P=0.022$), 与月Re极显著相关($P=0.001$), 但PPFD与月NEE没有显著相关性(表1). 其他环境因子(GDD、 T_a 、 T_s 、SWC和PPT)在月尺度上与高寒灌丛生长季的 CO_2 通量极显著相关($P<0.001$)(表1), 并且热量条件(GDD、 T_a 和 T_s)与 CO_2 通量的相关性相对更强, 其中月GPP和NEE相关性最强的因子为GDD, 月Re相关性最强的因子为 T_s (表1). 综上所述, 通过分类回归树分析和线性回归分析表明, 在月尺度上高寒灌丛生长季的热量条件(GDD、 T_a 和 T_s)是 CO_2 通量动态变化的关键控制因素.

2.4 年际尺度上的气候因子对 CO_2 通量的影响

在年际尺度上, 线性回归分析表明, 生长季 T_a 、 T_s 、VPD、PPT和PPFD与生长季总 CO_2 通量没有显著相关性($P>0.05$). 生长季总GPP、Re与生长季SWC呈显著正相关($P<0.05$)(图6(a)). 但是, 由于生长季SWC与生长季总GPP、Re线性关系的斜率相近, 导致生长季SWC与NEE没有显著相关性($P>0.05$)(图6(a)). 生长季GDD与GPP显著正相关($r^2=0.29$, $P<0.05$), 与生长季NEE呈显著负相关($r^2=0.30$, $P<0.05$), 但生长季GDD与

表 1 线性回归分析高寒灌丛生长季(5-9月)的月CO₂通量与环境因子的关系

Table 1 Linear regressions between monthly CO₂ fluxes and environmental variables of alpine shrubland in the growing season (May–September)

	GPP			Re			NEE		
	线性方程	r^2	P	线性方程	r^2	P	线性方程	r^2	P
$T_a(x_1)$	$y = 18.88x_1 - 30.24$	0.80	0.00	$y = 7.49x_1 + 20.64$	0.57	0.00	$y = -11.39x_1 + 50.89$	0.76	0.00
SWC(x_2)	$y = -807.67x_2 + 341.66$	0.34	0.00	$y = -337.87x_2 + 173.38$	0.35	0.00	$y = 469.80x_2 - 168.28$	0.23	0.00
PPFD(x_3)	$y = -0.24x_3 + 191.97$	0.07	0.022	$y = -0.16x_3 + 133.39$	0.15	0.001	$y = 0.08x_3 - 58.59$	0.02	0.23
$T_s(x_4)$	$y = 16.33x_4 - 55.14$	0.73	0.00	$y = 6.87x_4 + 7.04$	0.59	0.00	$y = -9.46x_4 + 62.18$	0.64	0.00
PPT(x_5)	$y = 0.93x_5 + 27.30$	0.24	0.00	$y = 0.41x_5 + 39.91$	0.21	0.00	$y = -0.52x_5 + 12.61$	0.19	0.00
VPD(x_6)	$y = 3.12x_6 + 100.73$	0.00	0.98	$y = -51.68x_6 + 90.64$	0.02	0.27	$y = -54.80x_6 - 10.09$	0.01	0.37
GDD(x_7)	$y = 0.49x_7 + 5.93$	0.84	0.00	$y = 0.19x_7 + 35.86$	0.57	0.00	$y = -0.30x_7 + 29.93$	0.82	0.00

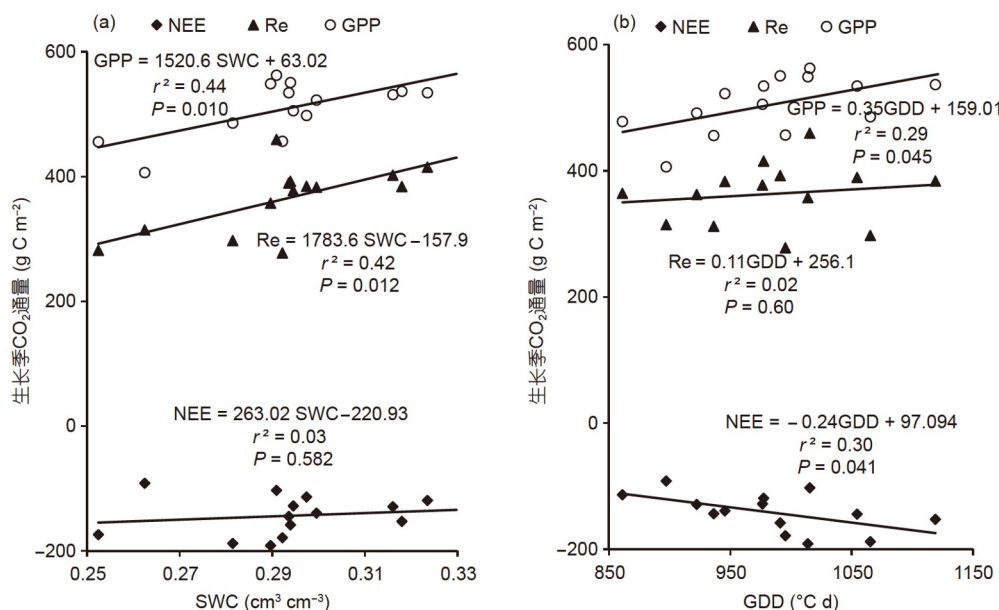


图 6 线性回归分析高寒灌丛生长季CO₂通量与SWC的关系(a)、高寒灌丛生长季CO₂通量与GDD的关系(b)

Figure 6 Linear regressions between seasonal CO₂ fluxes and SWC (a), and linear regressions between seasonal CO₂ fluxes and GDD (b)

Re没有显著相关性($r^2=0.02$, $P<0.05$)(图6(b)), 说明高寒灌丛生态系统的生长季GPP相较于Re对温度的变化响应更加敏感。

3 讨论

3.1 月GPP的环境驱动

分类回归树分析(图5(a))和线性回归分析表明(表1), 高寒灌丛在生长季的GDD是月GPP的最主要控制因素。这可能是由于高寒草地植被的地上生物量相对较高, 从而使得在生长季时期的热量条件对植被的光合

作用具有强烈影响^[4,30], 并且热量条件的累积效应是打破植被休眠的首要限制因素, 并对植被的物候发育和持续代谢生长至关重要^[25,30]。因此, 高寒灌丛生态系统植被的生长代谢对热量条件有充分的表型可塑性^[16,21]。此外, 高寒草地土壤微生物和酶活性对温度极其敏感, 在高寒灌丛生态系统水分不受限制的条件下, 热量条件可以通过影响微生物活动和酶活性来间接影响土壤对植被生长代谢的营养供应, 从而间接影响植被的光合生产能力^[31]。所以, 这使热量条件成为高寒生态系统光合生产能力最主要的控制因素。本研究地点附近高寒草甸、高寒灌丛和高寒湿地的研究表明, 生长季逐

日GPP主要受 T_a 和PPFD的控制, GPP随着PPFD的增加而增加, 在PPFD较低的情况下, GPP随PPFD的增大而增加, 而在PPFD相对较高的条件下, GPP几乎不受PPFD增加的影响, 两者是相互独立的^[8,18]. 在相同PPFD条件下, 3种植被类型GPP由高到低依次为高寒草甸、高寒灌丛和高寒湿地^[18,21]. 因此, 从光合能力来看, 高寒草甸的光合能力最高, 高寒灌丛次之, 高寒湿地的光合生产能力最低^[18,21]. 但是, 研究表明, 在不同的时间尺度上气候环境因子可能对植被光合生产能力具有不同的影响^[18], 由于PPFD在6月达到峰值, 然后开始下降, 因此导致月PPFD与月GPP相关性较弱.

3.2 月Re的环境驱动

通过回归分析表明, 在生长季(5~9月)的月尺度上, 高寒灌丛生态系统热量条件(GDD、 T_a 和 T_s)是月Re变化的最主要控制因素(表1), 且灌丛($r^2=0.59$) T_s 对月Re的控制作用更强. 分类回归树分析表明, 在高寒灌丛生态系统中, 月Re的变化主要受 T_s 的控制(图5(b)). 许多研究表明, 高寒草地生态系统土壤温度显著影响 CO_2 的释放和氮的矿化^[15,19], 高寒生态系统土壤微生物生物量受低温的限制^[9,13]. 因此, 土壤温度成为生态系统呼吸的主导因素. 这可能是因为较高的土壤温度刺激微生物活动和酶活性, 促进了土壤呼吸^[21], 而高寒草地生态系统由于高海拔、低温使土壤中含有大量未分解的有机质, 所以造成高寒生态系统较高的土壤呼吸, 并且对土壤温度极其敏感, 因此土壤温度成为高寒草地生态系统 CO_2 排放的首要控制因素^[32]. 此外, 在生长季旺盛期高寒灌丛的月Re主要受GDD的影响(图5(b)), 这是因为生态系统呼吸受植被自养呼吸和土壤呼吸共同影响^[16]. 在植被生长旺盛期, 植被的自养呼吸强烈, 可能导致在这一时期植被自养呼吸对生态系统呼吸的贡献率更大, 所以使得在生长季旺盛期高寒灌丛的月Re主要受GDD的影响^[6,7], 而在植被非生长季旺盛期, 植被的自养呼吸较弱, 高寒灌丛生态系统呼吸可能更依赖于土壤呼吸, 导致在非生长季旺盛期的月Re主要受 T_s 影响^[12,14,19,21].

3.3 月NEE的环境驱动

本研究中高寒灌丛草甸在2003~2016年生长季的NEE均值为 $-143.8 \pm 30.5 \text{ g C m}^{-2}$, 总体表现为碳汇, 这与前人的研究结果相似^[9,18]. 由于青藏高原特殊的气候, 生长季水热同期的有利条件使其草地植物具有很高的

初级生产能力^[6,20], 而且由于相对较低的温度, 尤其是较低的夜间温度, 植被呼吸作用和土壤呼吸处于相对较低的水平, 因此生态系统通过呼吸作用消耗的有机质相对较少, 所以青藏高原高寒灌丛生态系统成为一个明显的碳汇^[9,13]. 线性回归分析表明, 2003~2016年高寒灌丛在生长季的月NEE与月GPP和月Re都呈极显著负相关($P < 0.001$)(图3(b), (c)). 并且, 与月Re($r^2=0.47$)相比较, 月GPP($r^2=0.88$)对月NEE的控制作用更强, 这与前人的研究结果相似^[12,15,18], 说明高寒灌丛在生长季的碳固持更加依赖于植被的光合生产能力. 线性回归分析表明, 在生长季(5~9月)的月尺度上, 高寒灌丛的热量条件(GDD、 T_a 和 T_s)是月NEE变化的最主要控制因素, 其中GDD对月NEE的控制作用更强. 此外, 分类回归树分析也表明, GDD是对高寒灌丛生态系统月NEE影响最主要的控制因素, 说明热量条件是高寒灌丛的月NEE变化的最重要控制因素. 但是, 分类回归树分析表明, 在生长季初期(5月)和末期(9月), 月NEE的变化主要受 T_s 影响(图5(c)), 表明这个时期高寒灌丛生态系统的NEE更依赖于Re的变化; 在生长旺盛期GPP比Re对NEE的控制作用更强, 表明这个时期高寒生态系统的碳固持更依赖于植被的光合生产能力. 由此说明, 在生长季不同月份高寒灌丛可能通过不同的方式实现碳固持, 这是由不同月份的生物因子和非生物因子之间的差异造成的^[4,12,22], 在生长初期、末期植被光合生产能力较弱, 而青藏高原高寒草地土壤中含有大量未分解的有机质, 具有较强的土壤呼吸, 导致这个时期Re对NEE的控制作用更强; 而在植被生长-旺盛期, 雨热同期的条件使得植被具有较高水平的光合生产能力^[21,25], 致使GPP对NEE的控制作用更强.

3.4 年际尺度 CO_2 通量的环境驱动

在年际尺度上, 线性回归分析表明, 生长季总GPP、Re与生长季SWC呈显著正相关($P < 0.05$)(图6(a)), 说明在高寒灌丛生态系统的土壤含水量越高越有利于植被光合生产能力的提高和促进生态系统呼吸. 这是由于青藏高原高海拔、低温的特殊环境使得土壤中含有大量未分解的土壤有机质, 可能生长季SWC的提高更有利于有机质的分解, 从而有助于土壤对植被的营养供应和运输^[8,9,16,21], 间接促进了高寒灌丛植被的生长季总GPP和Re, 具体原因有待进一步深入分析. 但是, 由于生长季SWC与生长季总GPP、Re线性关系的斜率相近, 导致生长季SWC与NEE没有显著相关性

($P>0.05$)(图6(a)), 表明高寒灌丛生长季的SWC可能对植被的光合生产能力和生态系统呼吸的促进作用强度相近. 线性回归分析表明, 生长季总GPP与GDD显著正相关($P<0.05$), 生长季总NEE与GDD显著负相关($P<0.05$), 而生长季总Re与GDD没有显著相关性($P>0.05$)(图6(b)), 在一定程度上说明高寒灌丛生长季GPP对NEE的控制作用更强, 同时也表明在未来气候变化的背景下, 温度的升高将会增强高寒灌丛在生长季的光合生产能力和碳汇强度. 此外, 由于全球气候变暖会导致青藏高原的多年冻土、冰雪消融^[16,33], 因此可能会使青藏高原植被类型分布发生改变, 而不同生态系统的碳平衡可能会对未来气候变化产生不同的响应^[21,34], 因此需要在更多的生态系统中评估环境因子

对CO₂通量的影响, 以更加准确地预测未来气候变化对陆地生态系统碳收支的影响.

4 结论

基于涡度相关系统观测的青藏高原东北部高寒灌丛2003~2016年生长季(5~9月)CO₂通量显示, 高寒灌丛生态系统在生长季表现为碳汇. 并且, 与月Re相比较, 月GPP对月NEE的控制作用更强. 在月尺度上, 高寒灌丛生长季的热量条件(GDD、 T_a 和 T_s)是CO₂通量动态变化的关键控制因素, GDD是月GPP和NEE的最重要控制因素, 而 T_s 是月Re的最主要控制因素. 在年际尺度上, 生长季总CO₂通量主要受SWC和GDD的影响, 并且生长季GPP相较于Re对GDD的响应更加敏感.

参考文献

- Piao S, Tan K, Nan H, et al. Impacts of climate and CO₂ changes on the vegetation growth and carbon balance of Qinghai-Tibetan grasslands over the past five decades. *Glob Planet Change*, 2012, 98-99: 73-80
- He J H, Cai Y L, Qin P. Spatial and temporal variations of carbon dioxide and its influencing factors (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2020, 65: 194-202 [何江浩, 蔡玉林, 秦鹏. 二氧化碳的时空变化规律与影响因素分析. 科学通报, 2020, 65: 194-202]
- Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Climate Change 2021: 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, 2021
- Shen M, Piao S, Jeong S J, et al. Evaporative cooling over the Tibetan Plateau induced by vegetation growth. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2015, 112: 9299-9304
- Li Y Z, Fan J W, Hu Z M, et al. The impact of different land uses and management strategies on ecosystem carbon exchange and its components in a typical temperate grassland area (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2018, 38: 8194-8204 [李愈哲, 樊江文, 胡中民, 等. 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: 8194-8204]
- Luo C Y, Zhu X X, Wang S P, et al. Ecosystem carbon exchange under different land use on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Photosynthetica*, 2015, 53: 527-536
- Chai X, Shi P, Song M, et al. Carbon flux phenology and net ecosystem productivity simulated by a bioclimatic index in an alpine steppe-meadow on the Tibetan Plateau. *Ecol Model*, 2019, 394: 66-75
- Zhao L. Comparative study of the net exchange of CO₂ in 3 types of vegetation ecosystems on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Chin Sci Bull*, 2005, 50: 1767-1774
- Xi C, Peili S, Ning Z, et al. Biophysical regulation of carbon flux in different rainfall regime in a northern Tibetan alpine meadow. *J Resource Ecol*, 2017, 8: 30-41
- Ma S, Baldocchi D D, Xu L, et al. Inter-annual variability in carbon dioxide exchange of an oak/grass savanna and open grassland in California. *Agric For Meteorol*, 2007, 147: 157-171
- Baldocchi D, Ma S, Verfaillie J. On the inter- and intra-annual variability of ecosystem evapotranspiration and water use efficiency of an oak savanna and annual grassland subjected to booms and busts in rainfall. *Glob Change Biol*, 2021, 27: 359-375
- Chen N, Zhang Y, Zhu J, et al. Multiple-scale negative impacts of warming on ecosystem carbon use efficiency across the Tibetan Plateau grasslands. *Glob Ecol Biogeogr*, 2021, 30: 398-413
- Groendahl L, Friberg T, Soegaard H. Temperature and snow-melt controls on interannual variability in carbon exchange in the high Arctic. *Theor Appl Climatol*, 2007, 88: 111-125
- Street L E, Shaver G R, Williams M, et al. What is the relationship between changes in canopy leaf area and changes in photosynthetic CO₂ flux in arctic ecosystems? *J Ecol*, 2007, 95: 139-150
- Zhu J B, Zhang F W, Li H Q, et al. Seasonal and interannual variations of CO₂ fluxes over 10 years in an alpine wetland on the Qinghai-Tibet Plateau. *J Geophys Res Biogeosci*, 2020, 125: e2020JG006011
- Li H, Zhang F, Zhu J, et al. Precipitation rather than evapotranspiration determines the warm-season water supply in an alpine shrub and an alpine

- meadow. *Agric For Meteorol*, 2021, 300: 108318
- 17 Li H, Zhu J, Zhang F, et al. Growth stage-dependant variability in water vapor and CO₂ exchanges over a humid alpine shrubland on the northeastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Agric For Meteorol*, 2019, 268: 55–62
- 18 Li H, Zhang F, Li Y, et al. Seasonal and inter-annual variations in CO₂ fluxes over 10 years in an alpine shrubland on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Agric For Meteorol*, 2016, 228–229: 95–103
- 19 Wang N, Quesada B, Xia L, et al. Effects of climate warming on carbon fluxes in grasslands—A global meta-analysis. *Glob Change Biol*, 2019, 25: 1839–1851
- 20 Guo X W, Dai L C, Li Y K, et al. Major greenhouse gas fluxes in different degradation levels of alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau (in Chinese). *Res Soil Water Conserv*, 2019, 26: 188–194 [郭小伟, 戴黎聪, 李以康, 等. 不同退化程度下的高寒草甸主要温室气体通量. 水土保持研究, 2019, 26: 188–194]
- 21 Zhao L, Li Y, Xu S, et al. Diurnal, seasonal and annual variation in net ecosystem CO₂ exchange of an alpine shrubland on Qinghai-Tibetan Plateau. *Glob Change Biol*, 2006, 12: 1940–1953
- 22 Cao S K, Cao G C, Chen K L, et al. Characteristics of CO₂, water vapor, and energy exchanges at a headwater wetland ecosystem of the Qinghai Lake. *Can J Soil Sci*, 2019, 99: 227–243
- 23 Li C, He H L, Liu M, et al. The design and application of CO₂ flux data processing system at ChinaFLUX (in Chinese). *J Geo-inf Sci*, 2008, 10: 557–565 [李春, 何洪林, 刘敏, 等. ChinaFLUX CO₂通量数据处理系统与应用. 地球信息科学, 2008, 10: 557–565]
- 24 Webb E K, Pearman G I, Leuning R. Correction of flux measurements for density effects due to heat and water vapour transfer. *Q J R Meteorol Soc*, 1980, 106: 85–100
- 25 Kato T, Tang Y, Gu S, et al. Temperature and biomass influences on interannual changes in CO₂ exchange in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Glob Change Biol*, 2006, 12: 1285–1298
- 26 Yu G R, Zhang L M, Sun X M, et al. Environmental controls over carbon exchange of three forest ecosystems in eastern China. *Glob Change Biol*, 2008, 14: 2555–2571
- 27 Zhang F W, Li H Q, Zhao L, et al. An observation dataset of carbon, water and heat fluxes over an alpine shrubland in Haibei (2003–2010) (in Chinese). *China Sci Data*, 2020, 6: 60–69 [张法伟, 李红琴, 赵亮, 等. 2003–2010年海北高寒灌丛碳水热通量观测数据集. 中国科学数据, 2020, 6: 60–69]
- 28 Zhang L M, Luo Y W, Liu M, et al. Carbon and water fluxes observed by the Chinese Flux Observation and Research Network (2003–2005) (in Chinese). *China Sci Data*, 2019, 4: 18–34 [张雷明, 罗艺伟, 刘敏, 等. 2003–2005年中国通量观测研究联盟(ChinaFLUX)碳水通量观测数据集. 中国科学数据, 2019, 4: 18–34]
- 29 Song W, Wang H, Wang G, et al. Methane emissions from an alpine wetland on the Tibetan Plateau: Neglected but vital contribution of the nongrowing season. *J Geophys Res Biogeosci*, 2015, 120: 1475–1490
- 30 Ueyama M, Iwata H, Harazono Y, et al. Growing season and spatial variations of carbon fluxes of Arctic and boreal ecosystems in Alaska (USA). *Ecol Appl*, 2013, 23: 1798–1816
- 31 Wohlfahrt G, Anderson-Dunn M, Bahn M, et al. Biotic, abiotic, and management controls on the net ecosystem CO₂ exchange of European mountain grassland ecosystems. *Ecosystems*, 2008, 11: 1338–1351
- 32 Ganjurjav H, Gao Q, Zhang W, et al. Effects of warming on CO₂ fluxes in an alpine meadow ecosystem on the central Qinghai-Tibetan Plateau. *PLoS One*, 2015, 10: e0132044
- 33 Niu S, Sherry R A, Zhou X, et al. Ecosystem carbon fluxes in response to warming and clipping in a tallgrass prairie. *Ecosystems*, 2013, 16: 948–961
- 34 Peng F, You Q, Xu M, et al. Effects of warming and clipping on ecosystem carbon fluxes across two hydrologically contrasting years in an alpine meadow of the Qinghai-Tibet Plateau. *PLoS One*, 2014, 9: e109319

Summary for “祁连山南麓高寒灌丛生态系统生长季CO₂通量动态年际特征及环境驱动”

Interannual characteristics and driving mechanism of CO₂ fluxes in alpine shrubland ecosystem during growing season at the southern foot of Qilian Mountains

Huidan He^{1,2}, Hongqin Li³, Yiwen Fu⁴, Jingbin Zhu^{1,2*}, Fawei Zhang^{2,5*}, Yongsheng Yang^{2,5}, Chunyu Wang^{2,5}, Fanglin Luo^{2,5} & Yingnian Li^{2,5}

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 College of Environmental Mapping and Engineering, Suzhou University, Suzhou 234000, China;

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

* Corresponding authors, E-mail: zhujingbin321@foxmail.com; mywing963@126.com

It is speculated that the cold and relatively humid climate in alpine ecosystems can facilitate the storage of soil carbon. Besides, these ecosystems play an important role in the carbon cycle on a global scale. Alpine ecosystems are also considered highly sensitive to the ongoing trend of global warming and are coupled with the local climate system through various forms of feedback. In some recent short-term observational studies, it has been suggested that the role of alpine ecosystems can vary between carbon sink, carbon neutrality and carbon source, with significant interannual variability as well as confounding abiotic and biotic effects manifested. However, their long-term carbon balance remains unclear due to the non-linear metabolism processes and the plasticity responses of ecosystem to climate variability. The informed knowledge about the inter-annual variations in ground-based carbon fluxes for such ecosystems can be applied to assist our predictions of their potential responses to climate change. Here, we analyzed the continuous net ecosystem CO₂ exchange (NEE) measured with the eddy covariance technique over alpine shrubland on the northeastern Qinghai-Tibet Plateau (QTP) during the growing season (May–September) from 2003 to 2016. The purpose of this research is two-fold. On the one hand, it is aimed to reveal the pattern of changes in CO₂ fluxes (gross primary production (GPP), ecosystem respiration (Re), and NEE) during the growing season. On the other hand, it is purposed to identify the environmental drivers for the change in seasonal and annual CO₂ fluxes. According to the research results, monthly GPP and Re exhibited a single peak that increased and then decreased, whereas monthly NEE showed a V-shaped curve during the growing season from 2003 to 2016. With the alpine shrubland ecosystem as a carbon sink during the growing season, the annual NEE, GPP, and Re reached -143.8 ± 30.5 , 509.0 ± 65.1 , and 365.2 ± 34.6 g C m⁻², respectively. Moreover, the annual GPP and Re in alpine shrubland during the growing season showed a significant increase ($P < 0.05$), while the annual NEE showed no significant changes annually ($P > 0.05$). At the monthly scale, the classification and regression trees (CART) analysis showed that aggregated growing season degree days (GDD) were the predominant determinant on variations in monthly NEE and monthly GPP. The changes in monthly Re were determined largely by soil temperature (T_s). In addition, the linear regression analysis was also carried out to show that the thermal conditions (GDD, T_a , T_s) in the growing season of the alpine shrub played a crucial role in the dynamics of CO₂ fluxes. On an annual basis, the CO₂ fluxes in the growing season were affected mainly by soil water content (SWC) and GDD. Moreover, there was a significant positive correlation observed between seasonal GPP and GDD ($P < 0.05$) and a significant negative correlation found between seasonal NEE and GDD ($P < 0.05$), despite no significant correlation discovered between seasonal GDD and Re ($P < 0.05$). It indicates a greater sensitivity of GPP to temperature as compared to Re in the alpine shrub ecosystem during the growing season.

Qinghai-Tibet Plateau, alpine shrubland, CO₂ fluxes, growing season, driving mechanism

doi: [10.1360/TB-2021-0628](https://doi.org/10.1360/TB-2021-0628)