

温带草原不同土地利用方式下优势种植物和生态系统的 CO_2 气体交换

张梓瑜 龚吉蕊* 刘敏 黄永梅 晏欣 祁瑜 王忆慧

北京师范大学中药资源保护与利用北京市重点实验室, 北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京师范大学资源学院, 北京 100875

摘要 在内蒙古温带草原围封、放牧和割草3种处理下的样地内, 对生态系统尺度和大针茅(*Stipa grandis*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)、羊草(*Leymus chinensis*) 3种优势种植物叶片尺度上的气体交换和水分关系进行了测定, 对比研究了植物碳水对环境的响应。结果表明, 在优势种单株尺度和生态系统尺度上, 大气-植被 CO_2 交换因草地利用方式的不同而具有不同的表现。在生态系统层面, 放牧样地的群落净 CO_2 气体交换量和总初级生产力都与围封样地和割草样地有差异, 群落总初级生产力受生态系统呼吸的影响。在放牧处理下, 群落净 CO_2 气体交换量日变化表现为生态系统对碳的吸收, 而围封和割草则以碳释放为主。单叶光合速率出现负值并随时间推移而恢复的现象, 应是植物对干旱高温、高光照的特殊反应。生态系统水分利用效率没有明显不同, 但各样地的蒸散能力有趋势上的变化; 对于同种植物, 放牧样地植物单叶水分利用效率的日变化波动幅度最大, 围封样地最小。

关键词 优势种, 气体交换, 草地利用方式, 温带草原, 水分利用效率

Dominant species and ecosystem gas exchange in temperate grassland under different land use patterns

ZHANG Zi-Yu, Gong Ji-Rui*, LIU Min, HUANG Yong-Mei, YAN Xin, QI Yu, and WANG Yi-Hui

Key Laboratory of Traditional Chinese Medicine Protection and Utilization of Beijing City, Beijing Normal University, State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Beijing Normal University, College of Resources Science & Technology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract

Aims Ecosystem carbon uptake or release is influenced by land uses. However, few quantitative studies have been made to give accurate explanations. Based on field measurements of gas exchange and water relations at the leaf scale and the ecosystem scale in temperate grasslands locating in northern China, we aim to 1) clarify the difference in carbon exchange between the leaf scale and the ecosystem scale in different land uses; 2) understand how human activities influence the carbon pools at the ecosystem scale by analyzing changes in gross primary productivity (*GPP*) and ecosystem respiration (R_{eco}); and 3) explore whether water condition in semi-arid steppe restricts CO_2 absorption at the ecosystem level.

Methods We selected three dominant species, *Stipa grandis*, *Artemisia frigida* and *Leymus chinensis*, based on quadrat surveys. Some ecophysiological indexes were measured using a modified LI-6400 in the sample plots of three land use patterns: enclosed plots, mowed plots and grazed plots. We calculated net ecosystem CO_2 exchange (*NEE*), *GPP*, R_{eco} and water use efficiency (*WUE*) with the measured results. All data were analyzed using one-way ANOVA and *t*-test of SPSS.

Important findings By comparing the carbon exchange of dominant species at the ecosystem scale, we found that carbon exchange varies with change of land use. *NEE* and *GPP* of the ecosystem in the grazed plots are different from those in the enclosed plots and the mowed plots, and *GPP* is more dependent on R_{eco} . In grazed plots, the diurnal change of *NEE* shows C uptake, but in the other two plot types it appears to release C. The phenomenon that negative net photosynthetic rate (P_n) returns to positive values from midday to dusk should be a special reaction of plants living in grasslands to protect themselves under high light and temperature conditions. There is no difference in *WUE* at the ecosystem scale, but the tendency of evapotranspiration (*ET*) is not the same; nevertheless, the degree of fluctuation of *WUE* for the same species at the leaf scale is largest in the grazed plots and smallest in the enclosed plots.

Key words dominant species, gas exchange, grassland use pattern, temperate grassland, water use efficiency

人类活动的增加引起大气CO₂浓度的变化, 进而引起陆地生态系统碳(C)的吸收(Battle *et al.*, 2000)。理解生物圈和大气之间CO₂交换的控制因子以及C的吸收, 已成为一个非常重要并受到普遍关注的科学问题(Eronent *et al.*, 2010)。草地面积占全球陆地面积的40%以上, 储藏了大量的土壤C, 在全球C循环中占有至关重要的地位(White *et al.*, 2000; Soussana & Lüscher, 2007)。我国草地面积近400万km², 约占国土总面积的40%, 是我国面积最大的陆地生态系统(陈佐忠等, 2000; Akiyama & Kawamura, 2007)。地处欧亚大陆温带干旱、半干旱气候区的内蒙古草原是我国北方温带草原的主体, 储藏了大量的土壤C, 在我国草地C平衡中占据重要的地位(朴世龙等, 2004), 同时也是我国畜牧业发展的基地, 在生态环境和地区社会经济发展中起着重要作用。然而, 随着人口数量的急剧增加和人类活动的影响, 使得草地大面积退化, 进而引起草地利用方式的转化。土地利用方式影响C的储藏, 因此, 土地利用方式的转化是影响大气CO₂改变的一个重要过程, 显著影响土壤C的吸收(Grünzweig *et al.*, 2004; Ciais *et al.*, 2005; Zhou *et al.*, 2007)。

草地生态系统CO₂的交换和C的吸收是植物对C的光合固定, 异养和自养呼吸以及土壤C储存的结果, 所有这些过程对草地的不同利用方式(如放牧、割草等)都很敏感。草地的利用方式影响着植被群落的动态、植被的冠层结构以及水分和地热传递, 进而改变了草地的净辐射平衡和能量分配, 通过改变净第一性生产力、有机物的分解、营养物质循环, 以及植物种间的竞争关系而影响大气与陆地之间的C通量变化(Pacala *et al.*, 2001; Flerchinger *et al.*, 2003; Chen *et al.*, 2005; Li *et al.*, 2008; Zhao *et al.*, 2009; Zhao & Running, 2010)。尤其是对于半干旱草原, 水和CO₂的动态变化对其C库都有着重要的影响(Nagy *et al.*, 2007; Zhou *et al.*, 2007)。然而, 对于这些因素如何直接和间接地影响草地CO₂交换的程度和方式的认识, 目前还只是处于起步阶段, 需要进一步量化研究(Chimner & Welker, 2011)。

优势种通过生态系统CO₂交换、蒸发、自养呼吸、凋落物的分解、呼吸, 以及光合作用等生理过程影响着生态系统的碳循环(Yepez *et al.*, 2007), 其

生理生态反应机制主导着生态系统对环境变化的响应。优势种的C循环机理是理解草地群落和生态系统过程的关键(Anderson *et al.*, 2006), 在生态系统的研究中起着承上启下的作用, 是不同尺度生态系统研究的基础, 能真实地反映不同草地利用方式下优势种对气候环境因子变化的响应(Makhnev & Makhneva, 2010)。

鉴于此, 本文作者在内蒙古温带草原开展不同草地利用方式(围封、放牧和割草)下, 从优势种植物叶片尺度到生态系统尺度研究植物对环境的响应, 以期了解不同草地利用方式下优势种植物个体在不同尺度上(大气-植被CO₂交换层面)的响应是否受到人为影响; 在生态系统尺度下, 通过分析总初级生产力和生态系统呼吸的变化, 了解人类活动对C库的影响; 探讨半干旱草原的重要环境因子——水是否制约了生态系统层面的CO₂吸收。

1 实验设计

1.1 环境概况和样地选择

试验地位于距内蒙古锡林浩特市东部36 km的毛登牧场。该地属温带干旱大陆性气候, 年平均气温0–1℃, 年积温1 800℃, 年降水量300–360 mm, 降水多集中在6–8月, 无霜期90–115天, 具有光、热、水同期的特点。土壤以栗钙土为主, 有少量褐色土, 栗钙土层15–80 cm, 土壤有机质含量2%–3%, 土质比较肥沃。地带性植被的基本类型是大针茅(*Stipa grandis*)草原。分别选择围封、割草、放牧等3种不同的草地利用方式, 围封样地自2008年围封, 割草样地每年8月份割草1次, 放牧样地全年都有放牧, 放牧年限已超过50年, 放牧强度为36 667 m²·sheep⁻¹。每月在每个样地随机布设100 m宽样带, 每10 m设置一个1 m × 1 m的样方。3个实验样地的海拔均为1 055 m。样地基本情况见表1。

1.2 优势种生理生态过程的测量

在生长旺季8月2–7日无风的晴天, 使用LI-6400便携式光合作用测定仪(LI-COR, Lincoln, USA)进行生理生态学特性测定。在每种样地选择样方内生长良好的优势种, 选择完全展开的成熟叶片, 在同一枝条上夹住3片叶子的同一部位, 测定其生理生态学指标, 包括净光合速率(P_n)、蒸腾速率

表1 3种不同类型样地优势种的重要值(平均值±标准误差, $n = 5$)Table 1 Importance value of dominant species in three different types of plots (mean ± SE, $n = 5$)

优势种 Dominant species	围封样地 Enclosed plot	割草样地 Mowed plot	放牧样地 Grazed plot
冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	0.11 ± 0.08	0.16 ± 0.07	0.06 ± 0.01
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	0.08 ± 0.12	0.14 ± 0.04	0.22 ± 0.05
大针茅 <i>Stipa grandis</i>	0.07 ± 0.08	0.10 ± 0.02	0.15 ± 0.08

(E)、胞间CO₂浓度(C_i)变化。测定时间为8:00–18:00, 间隔为2 h, 每次测定重复3次。

1.3 生态系统净光合测量

在不同类型的实验样地内, 实验前, 首先在植物生长均匀的区域随机布设3个基座为5 cm高的正方形铁框(0.5 m × 0.5 m), 并将铁框打入土壤内约3 cm, 使之与土壤紧密结合(防止气体泄漏)。同化箱由一个自制的箱体式叶室(透明)与红外气体分析仪(LI-6400, LI-COR, Lincoln, USA)组装而成。测量时, 把同化箱扣在铁框上, 箱内有两个小风扇在持续地混匀气室内的空气, 待系统稳定后, 开始计数。测定结束后, 给箱体通风换气, 并用不透明的黑色绒布盖住, 30 s后开始测量生态系统呼吸R_{eco}。按上述步骤分别测量箱体在有光和黑暗条件下的通量值, 每个基座上重复3次测量操作。光下测量时, 因植物蒸腾较强, 箱体水汽较多, 需及时擦拭。具体测量方法主要依据Niu和Wan (2008)文献。

生态系统的净C交换量NEE、蒸散量ET、水分利用效率WUE, 以及生态系统总初级生产力GPP通过以下公式计算(李博等, 2005; 孙丽娜等, 2012):

$$NEE = \frac{50 \times K_1 \times Press}{8.314 \times (273.15 + Tsch)} \quad (1)$$

$$ET = \frac{50 \times K_2 \times Press}{8.314 \times (273.15 + Tsch)} \quad (2)$$

$$WUE = \frac{NEE}{ET} \quad (3)$$

$$GPP \approx NEE_{light} + NEE_{dark} \quad (4)$$

(1)式中, K_1 表示透明箱体中CO₂体积变化的速率, 是利用机器在箱体透光状态下90 s内连续测得并记录的9次CO₂数值求得的变化斜率。(2)式中, K_2 表示H₂O体积变化的速率, 是利用机器在90 s内连续测得并记录的9次H₂O数值求得的变化斜率; *Press*是大气压强(Pa); *Tsch*是箱室内的温度(°C)。

1.4 单株植物CO₂、H₂O贡献比较

在此引进区域经济学中的区位商概念(吴殿廷等, 2009):

$$Q = \frac{N_1/A_1}{N/A} \quad (5)$$

*Q*本意为区位商, 本文表示变化程度, *Q*取计算后的绝对值。 N_1 为单叶WUE最小时的CO₂或H₂O含量; A_1 为单叶WUE最小时CO₂与H₂O之和; *N*为所在单个样地内单株植物整个时间段的CO₂或H₂O之和; *A*为所在单个样地内单株植物整个时间段的CO₂与H₂O之和。*Q*越大, 说明该样地内该植物的CO₂或H₂O所占比例越高。

1.5 统计方法

试验数据利用SPSS 13.0进行ANOVA方差分析处理, 对不同草地利用方式之间的差异性多重比较采用*t*检验的最小显著差法(LSD)分析。所有的图都用Origin 6.1制作。

2 结果

2.1 优势种叶片尺度和生态系统尺度的碳吸收

2.1.1 围封状态下的碳吸收

围封样地生态系统中的CO₂变化在8:00时为负值, 其余时间点皆为正值; 其变化趋势随时间呈现出“双峰”特征, 峰值分别出现在12:00和16:00, 而最大值出现于12:00, 最小值出现于8:00, 测量时间段内CO₂平均值为0.34 μmol·m⁻²·s⁻¹ (图1A)。从CO₂绝对值变化来看, 其最大值与最小值之差是平均值的1.22倍。羊草(*Leymus chinensis*)单叶的*P_n*变化出现较多起伏, 整个测量时间段内的*P_n*变化平均值为5.58 μmol·m⁻²·s⁻¹, 其最大值与最小值之差是平均值的1.92倍, 接近围封样地NEE变化的倍数; 18:00时羊草的*P_n*出现上扬(图1Ac)。冷蒿(*Artemisia frigida*)单叶的*P_n*变化趋势为“M”型, 变化最大值为-16.8 μmol·m⁻²·s⁻¹, 出现于12:00, 最小值为-1.92 μmol·

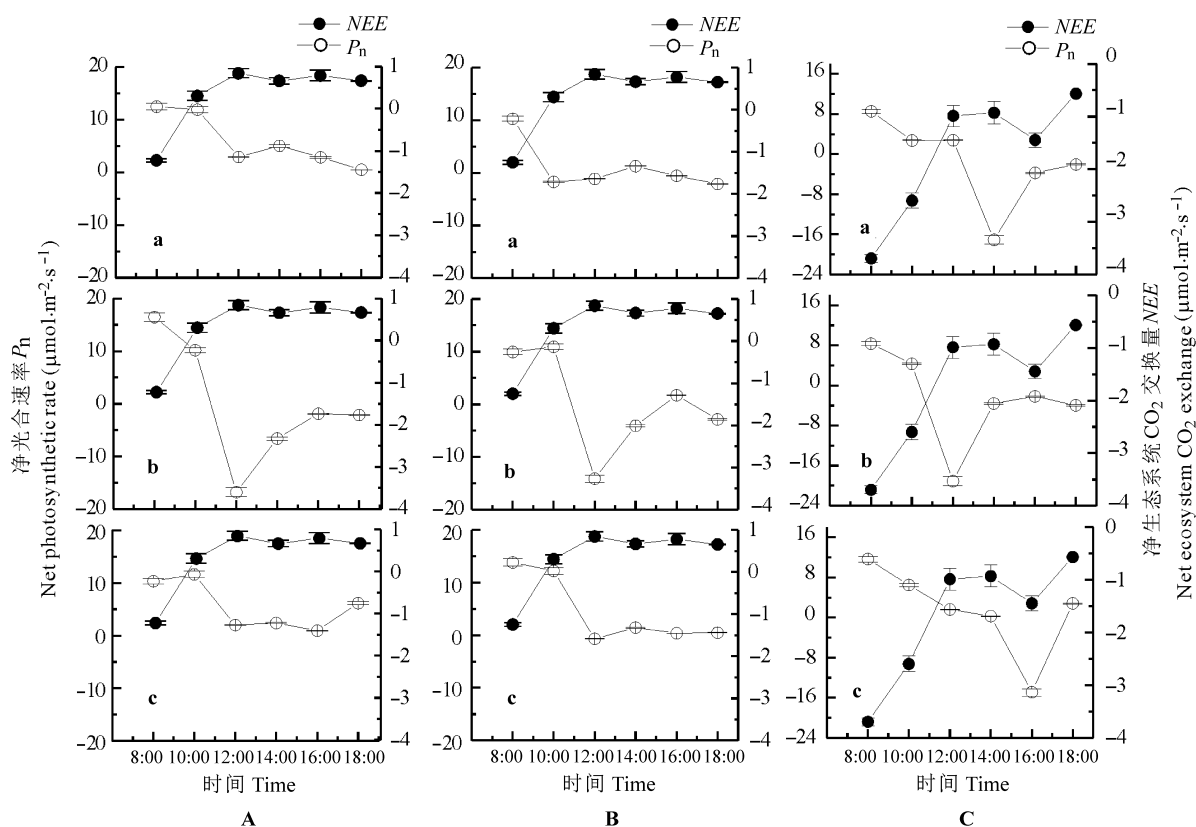


图1 生态系统与优势种植物CO₂交换的日变化(平均值±标准偏差)。A, 围封样地。B, 割草样地。C, 放牧样地。a, 大针茅。b, 冷蒿。c, 羊草。

Fig. 1 Diurnal changes of CO₂ exchange of dominant plants and ecosystem (mean ± SD). A, Enclosed plot. B, Mowed plot. C, Grazed plot. a, *Stipa grandis*. b, *Artemisia frigida*. c, *Leymus chinensis*.

$\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 出现于16:00, 其差值是各时间段绝对值平均后的1.65倍。从12:00到18:00, P_n 一直保持负值(图1Ab)。冷蒿单叶与生态系统的CO₂最大差异值与最小差异值出现的时间与羊草相同。大针茅单叶的CO₂变化趋势亦为“M”型, 最大值出现于8:00, 最小值出现于18:00, 其差值是平均值的2.01倍(图1Aa)。与生态系统CO₂变化量相比, 两者CO₂变化量差异最大值出现时间与冷蒿和羊草相同, 最小值出现于18:00。

2.1.2 割草状态下的碳吸收

割草样地生态系统中的CO₂变化趋势和围封样地近似, 也随时间呈现出“双峰”变化趋势(图1B)。测量时间内的CO₂平均值为 $0.33 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO₂绝对值变化的最大值与最小值之差是平均值的2.84倍。羊草单叶 P_n 于14:00和18:00出现峰值, 12:00出现负值(图2Bc); 整个测量时间段内的CO₂变化平均值为 $4.82 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 其最大值与最小值之差是平均值的2.79倍。冷蒿单叶 P_n 变化趋势为“M”型, 在

12:00到18:00之间除16:00外, P_n 一直保持负值(图1Bb)。大针茅单叶的 P_n 变化趋势是反“N”型, 10:00开始出现负值, 其后只在14:00出现正值(图1Ba); CO₂变化量最大值与最小值差值与平均值的比值与此生态系统下CO₂的变化情况相同。

2.1.3 放牧状态下的碳吸收

放牧样地生态系统的CO₂变化平均值为 $1.7 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, CO₂绝对值变化的最大值与最小值之差是平均值的1.83倍(图1C)。羊草 P_n 一直呈现下降趋势, 14:00开始出现负值并出现CO₂变化量的最大值 $-17.1 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 18:00时 P_n 有所回升, 并出现变化量的最小值。最大值与最小值之差是平均值的2.42倍, 接近于放牧条件下的NEE。与生态系统CO₂变化量相比, 单叶羊草CO₂变化量最大差异出现在16:00, 最小差异出现在14:00(图1Cc)。冷蒿单叶 P_n 负值出现于12:00, 至18:00一直没有恢复到正值, 最大值与最小值之差最大(图1Cb)。大针茅 P_n 从14:00起为负值, 单叶CO₂变化量的最大值出现于

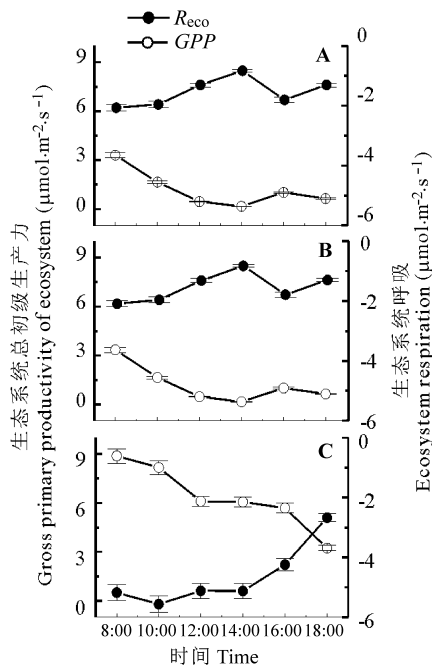


图2 生态系统总初级生产力(*GPP*)和呼吸(R_{eco})的日变化(平均值±标准偏差)。A, 围封样地。B, 割草样地。C, 放牧样地。

Fig. 2 Diurnal changes of gross primary productivity (*GPP*) and respiration (R_{eco}) of ecosystem (mean ± SD). A, Enclosed plot. B, Mowed plot. C, Grazed plot.

14:00, 最小值出现于18:00; 与生态系统 CO_2 变化量相比, 最大差异出现时间与羊草相同, 最小差异出现于10:00(图1Ca)。

2.2 不同草地利用方式下*GPP*、 R_{eco} 和*WUE*

2.2.1 不同样地的*GPP*和 R_{eco}

3个样地的 R_{eco} 都表现出与各自生态系统*GPP*相反的趋势。相关分析表明, 围封、割草和放牧条件下的*GPP*和 R_{eco} 显著负相关($p < 0.05$)。其中, 围封样地和割草样地*GPP* (R_{eco})的变化范围和变化趋势基本相近, 两个样地之间的*GPP*差异不显著($p = 0.05$), *GPP*曲线除16:00有所上升外, 总体表现出平稳的下降趋势(图2A, 图2B); 放牧样地的*GPP*下降趋势较明显(图2C)。放牧样地的*GPP*和围封样地、割草样地有差异($p < 0.05$), 围封、割草样地上的*GPP*平均值约 $1.2 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 是放牧样地*GPP*的18.9%, *GPP*吸收值14:00最低(图2A, 图2B), 该时刻放牧样地吸收的 CO_2 是另两个样地吸收 CO_2 总和的18倍多; 18:00围封样地和割草样地 CO_2 吸收能力接近于0, 放牧样地则保持 $3 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 的 CO_2 吸收能力。

2.2.2 不同样地生态系统*WUE*和*ET*

对于生态系统*WUE*, 放牧样地和围封样地有差异($p < 0.05$), 放牧样地和割草样地、围封样地和割草样地之间没有差异。围封样地和割草样地*WUE* 8:00为负值(图3Aa, 图3Ab); 而放牧样地*WUE*在整个过程中都为负值(图3Ac)。围封样地*WUE*最大值出现于18:00(图3Aa), 为 $9.13 \mu\text{mol } CO_2\cdot\text{mmol}^{-1} H_2O$, 而割草样地*WUE*在12:00和18:00均出现了最大值(图3Ab), 两个最大值相差达到4倍。围封样地18:00的蒸散是其他时间蒸散的1/10; 割草样地18:00的蒸散是12:00的1/5, 皆大于 CO_2 量的变化。围封样地和割草样地的生态系统蒸散量(*ET*)出现差异($p < 0.05$), 平均值的大小顺序为: 围封样地蒸散 < 割草样地蒸散 < 放牧样地蒸散。

2.3 不同草地利用方式下单叶和生态系统的*WUE*

2.3.1 单叶状态下*WUE*情况

在围封—割草—放牧样地, 3种植物的*WUE*日变化幅度和波动程度的总体趋势是由小到大(图4)。3种植物的*WUE*最大值都出现于8:00, 围封样地的*WUE*值是割草样地的60%、放牧样地的90%。在割草样地, 羊草*WUE*于12:00出现负值, 而在围封样地和放牧样地, 羊草*WUE*最小值出现于16:00, 此时放牧样地的*WUE*为 $-21.6 \mu\text{mol } CO_2\cdot\text{mmol}^{-1} H_2O$, 是放牧样地羊草单叶*WUE*平均值的21倍。冷蒿单叶*WUE*都是从12:00起出现负值, 围封样地的冷蒿单叶*WUE*是割草样地的2倍、放牧样地的1/4, 此时的单叶 CO_2 变化量不大。大针茅单叶*WUE*总体变化趋势相对平稳, 3类样地内单叶*WUE*最小值出现时间皆不相同, 围封样地、割草样地、放牧样地内大针茅单叶*WUE*最小值分别出现于18:00、12:00和14:00。对比大针茅在不同样地的*WUE*最小值, 得出围封样地*WUE*最小值是割草样地的14.2%、放牧样地的4.25%。在同一样地, 各植物单叶*WUE*皆有不同的趋势变化, 但在3个样地内, 3种植物都没有出现较稳定的状态。

2.3.2 生态系统和单叶状态下的*WUE*

3种不同样地生态系统的*WUE*在日变化趋势上并无明显差异, 但*ET*却各有不同(图3)。在围封样地, 大针茅单叶*WUE*较羊草和冷蒿更符合其生态系统的*ET*变化(图3B); 在割草样地, 冷蒿和大针茅单叶*WUE*的表现比羊草更接近割草样地生态系统的*ET*; 在放牧样地, 大针茅单叶*WUE*比羊草和冷蒿更符合

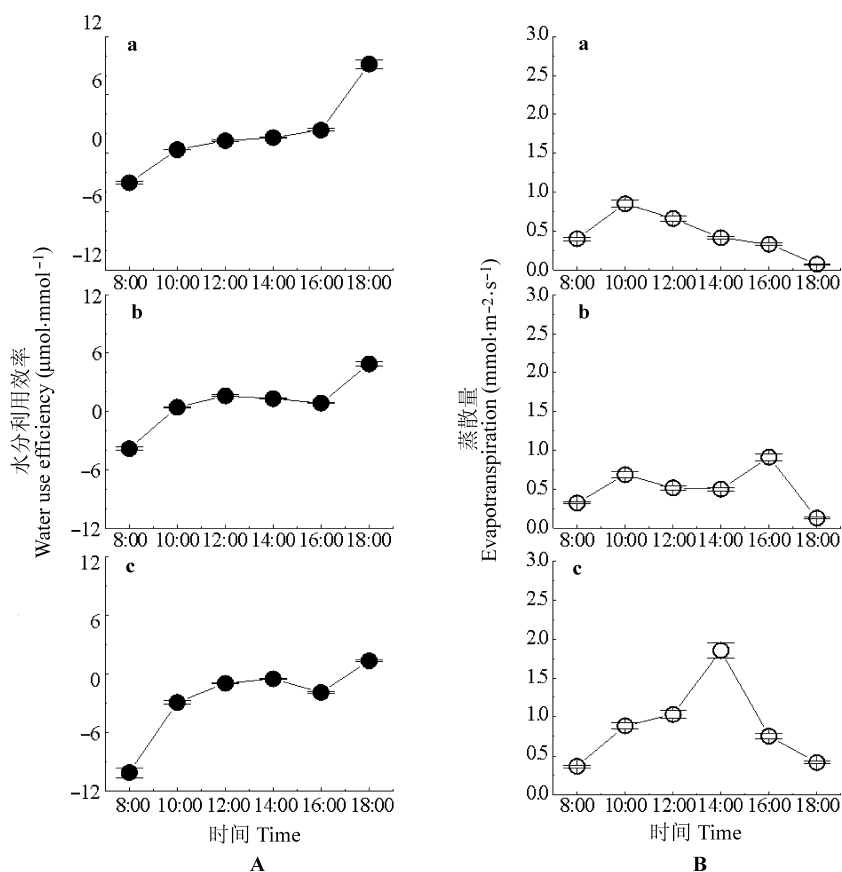


图3 生态系统水分利用效率(A)和蒸散量(B)的日变化(平均值±标准偏差)。a, 围封样地。b, 割草样地。c, 放牧样地。
Fig. 3 Diurnal changes of water use efficiency (A) and evapotranspiration (B) in ecosystem (mean ± SD). a, Enclosed plot. b, Mowed plot. c, Grazed plot.

其生态系统的 ET 值变化。

考虑到单叶 WUE 最小值在各样地上各植物都有比较明显的变化, 本文运用1.4节所表述的方法, 判断 H_2O 对 WUE 变化敏感性的作用。结果表明, 在围封样地和割草样地, 大针茅和羊草的 Q_{H_2O} 比 Q_{CO_2} 大; 放牧样地上3种植物皆为 Q_{CO_2} 更大(表2)。可见围封样地和割草样地 H_2O 的变化幅度大, 大针茅和羊草水分的贡献大于 CO_2 的贡献; 放牧样地则显示 CO_2 对 WUE 的贡献高于 H_2O 。前文针对整个 NEE 和生态系统 WUE 变化的分析表明, H_2O 是生态系统层面上 WUE 变化的主因。由此可见, 单叶和生态系统所体现的结果并不完全一致。

3 讨论

3.1 各样地生态系统 CO_2 和羊草、大针茅单叶的 CO_2 变化

3.1.1 生态系统 CO_2 变化

围封样地和割草样地的 NEE 近似为“M”型变化

趋势, 峰值出现于12:00和16:00, 除8:00外, NEE 为正值, 在12:00至16:00, 箱内温度都达到45 °C以上, 且 NEE 为谷值(14:00)时, 对应箱内温度为54.73 °C(箱内温度日变化最大值), 白天温度越高, NEE 值越大, 即生态系统吸收的能力越低(黄祥忠等, 2006)。14:00光合有效辐射最大, 对应的围封样地和割草样地上 NEE 出现“午休”, 属于午间强光和高温导致的午间光合作用抑制现象(张文丽等, 2008), 从而导致整个生态系统的 CO_2 下降。放牧样地的 NEE 平均值为 $-1.73 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 负值表明放牧样地呈现出“碳汇”功能(赵亮等, 2005; 李熙波等, 2008; 陈志芳等, 2012), 不同于围封样地和割草样地。2011年是研究区的少雨年份, 但8月仍有一定降雨量, Rodney的研究表明, 在湿润夏季, 轻度放牧会有较大的 NEE 和 R_{eco} (Chimner & Welker, 2011), 本文结论与其相同。由于放牧产生较高的微生物生物量、呼吸和N的矿化, 导致土壤有机碳和全N增加(Li *et al.*, 2008), 这在一定程度上可以解释放牧样地“碳汇”

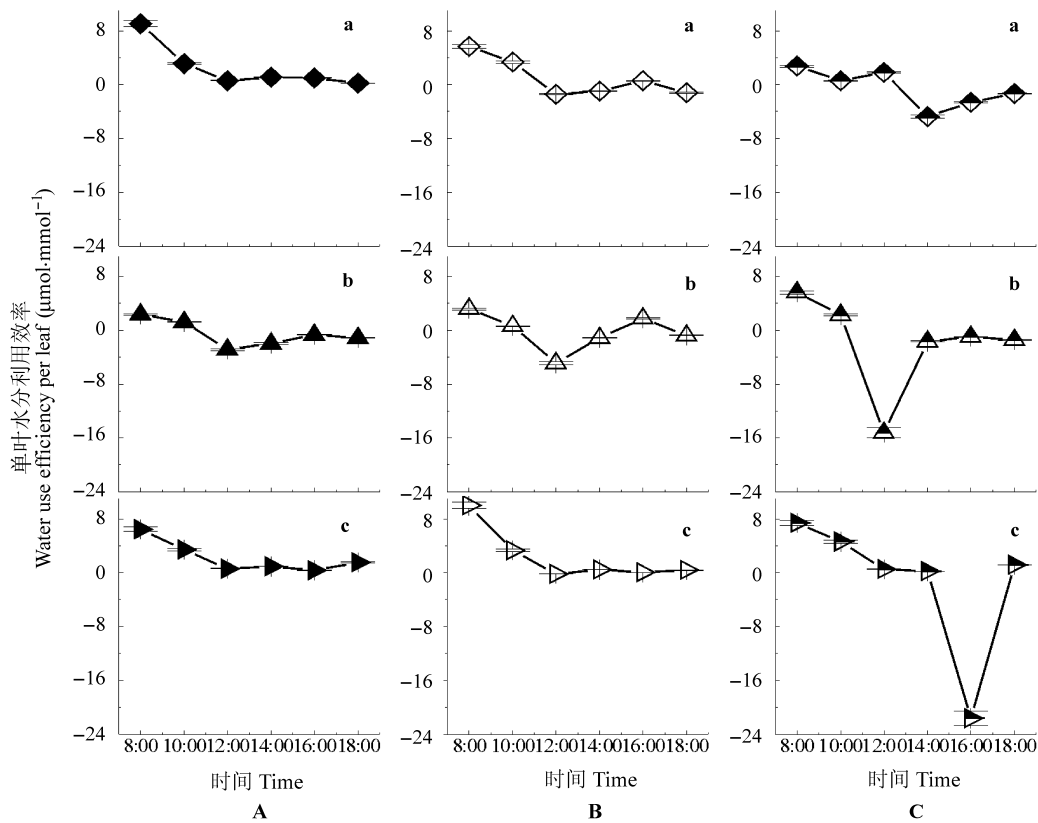


图4 优势种植物单叶水分利用效率的日变化(平均值±标准偏差)。A, 围封样地。B, 割草样地。C, 放牧样地。a, 大针茅。b, 冷蒿。c, 羊草。

Fig. 4 Diurnal change of water use efficiency per leaf of dominant plant species (mean ± SD). A, Enclosed plot. B, Mowed plot. C, Grazed plot. a, *Stipa grandis*. b, *Artemisia frigida*. c, *Leymus chinensis*.

表2 优势种CO₂和H₂O在生态系统水分利用效率为最小值时的差异

Table 2 Difference of CO₂ and H₂O of dominant species at minimum water use efficiency of ecosystem

样地类型 Plot type	植物 Plant	叶片CO ₂ 贡献值 Contribution of CO ₂ in leaves	叶片H ₂ O贡献值 Contribution of H ₂ O in leaves
围封 Enclosed plot	大针茅 <i>Stipa grandis</i>	0.27	2.31
	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	1.14	0.73
	羊草 <i>Leymus chinensis</i>	0.40	2.15
割草 Mowed plot	大针茅 <i>Stipa grandis</i>	0.94	1.09
	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	1.57	0.17
	羊草 <i>Leymus chinensis</i>	0.28	2.19
放牧 Grazed plot	大针茅 <i>Stipa grandis</i>	1.18	0.58
	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	1.20	0.28
	羊草 <i>Leymus chinensis</i>	1.22	0.21

现象。若放牧程度加剧,则会改变土壤理化性状,从而会影响根系生物量,使得根系在浅表土壤聚集(王长庭等, 2008; 范国艳等, 2010), 因C在土壤表层易被分解和氧化,会导致放牧样地出现CO₂的释放(Neff *et al.*, 2005)。

3.1.2 单叶P_n变化

在10:00–18:00的时间段内,单叶光合速率都有

负值出现,随着时间的延后又有所恢复。对于P_n为负值的现象,在野外出现的情况较少,这可能是温带草原高温生长季出现的一种特殊情况。10:00–18:00时间段内的P_n负值随时间推移而恢复为正值的现象,可能是强光呼吸所致,属于植物在高温、高光照下保护自身光合系统的一种适应机制(Jiang & Zhu, 2001)。因光损伤和光修复在植物体内一直

存在,且保持平衡,一旦光损伤大于光修复,植物就出现抑制情况。对于重要的光合器官光系统II,单线氧和P680⁺是光抑制产生的两个因素,负值的出现也可能与这两种物质的累积有关(Allahverdiyeva & Aro, 2012)。在3个不同类型的样地上,大针茅和羊草单叶 P_n 都呈现出围封样地>割草样地>放牧样地的特征,但LSD分析却没有差异显示;各样地上的NEE平均值同样是围封样地>割草样地>放牧样地,但放牧样地与其他两个样地有差异($p < 0.05$),围封样地和割草样地间没有差异。单叶羊草和大针茅与围封样地和割草样地上的CO₂交换在趋势上与其对应的生态系统类同,进一步表明在生态系统气体交换过程中,羊草和针茅优势种对生态系统的贡献较大。尽管冷蒿在围封样地和割草样地中的重要值高,数量多,但由于其吸收和释放CO₂幅度都较大,使得冷蒿对3个样地生态系统的CO₂总量的影响可能不及大针茅和羊草。

3.2 各样地生态系统碳水变化

围封样地和割草样地的GPP和WUE没有明显的差异,这可能是由于围封年限较短,且割草频率不大,不足以导致各自生态系统在环境上发生变化。有学者发现在年际变化的时间维度上, R_{eco} 对草原净生态系统CO₂交换量起着重要推动作用(Knapp *et al.*, 1998)。本文则显示在日变化上 R_{eco} 对GPP有影响。放牧样地的土壤含水量明显不同于其他两个样地,而土壤湿度的不同会导致 R_{eco} 发生变化(Zhao *et al.*, 2006),这从侧面印证了 R_{eco} 对环境的变化更为灵敏(Dhital *et al.*, 2010)。通过多重比较,割草样地和放牧样地的WUE出现差异($p < 0.05$),这可能源于两者ET在时间上呈相反的变化趋势。结合 R_{eco} 和ET可以发现,在放牧样地,18:00时 R_{eco} 较大,且ET并未接近于0(不同于围封样地和割草样地),说明放牧样地18:00释放的CO₂可能不是由植物引起的,同时放牧样地应以土壤蒸发为主。生态系统的呼吸包括植物自养呼吸、微生物异养呼吸和生物群系呼吸(于贵瑞等, 2011)。在本文实验地,8月份围封样地和割草样地植被覆盖度和植株高度大于放牧样地,因此,微生物异养呼吸和生物群系呼吸可能是放牧样地拥有较大生态系统呼吸的主要来源。放牧样地ET的平均值高达围封样地和割草样地平均值的近两倍,这是由于其地表植被少,白天随表土层温度升高,地表土壤蒸发增加(佟乌云等, 2000);而围封样

地和割草样地有较大的植被覆盖度,高温忍耐能力较强,因而具有较低的ET(包俊江和刘芳, 2005)。

3.3 单叶层面不同样地不同植物的WUE

大针茅单叶WUE在不同样地上都和对应的生态系统ET具有相似的变化趋势,符合大针茅为毛登牧场地带性植被这一现状。在不同类型的样地,放牧样地的羊草单叶WUE较低,Zhao等(2009)对长期放牧和围封处理下的羊草单叶WUE进行比较,也得出类似的结果。在锡林河流域,大针茅同样显示了放牧条件下的低WUE(Chen *et al.*, 2005)。对于同一类样地内大针茅、冷蒿和羊草的比较,则由于生境和植物种类等因素的限制,可供参考的文献不多,仅仅根据单叶WUE来比较又显牵强,因此需要进一步研究。关于单叶和生态系统WUE的比配问题,本文并没有得出两者有关系的结论;单叶WUE和生态系统ET的变化趋势近似,但两者之间是否存在一定的内在联系,仍需进一步深入研究。

4 结论

在优势种单株尺度和生态系统尺度上,大气-植被CO₂交换都会因草地利用方式的不同而具有不同的表现。放牧样地生态系统NEE和GPP都与围封样地和割草样地有差异,其中GPP受 R_{eco} 影响大。在放牧处理下,NEE的日变化表现为生态系统对C的吸收,而围封和割草处理以C释放为主。单叶光合速率出现负值并随时间推移而恢复为正值的现象,可能是温带草原植物在干旱、高温、高光照条件下的特殊反应。生态系统WUE没有明显不同,而各样地上的ET却有趋势上的变化;放牧样地内同种植物的单叶WUE日变化波动程度最大,割草样地次之,围封样地最小,表明碳水对人为活动环境的改变有所响应。关于水是否制约了生态系统层面的CO₂吸收以及同一样地上不同植物对环境的响应,还需要进行更深入的研究。个体和系统在碳水问题上仍受其他多方面的影响,在整体趋势上可能会有相关性,但如果细化到各自调节的机理上,个体变化还不足以衡量系统的整体表现。

基金项目 国家自然科学基金面上项目(41030535)和国家科技支撑计划资助项目(2011BAC07B01)。

参考文献

Akiyama T, Kawamura K (2007). Grassland degradation in

- China: methods of monitoring, management and restoration. *Grassland Science*, 53, 1–17.
- Allahverdiyeva Y, Aro EM (2012). Photosynthetic responses of plants to excess light: mechanisms and conditions for photoinhibition, excess energy dissipation and repair. *Photosynthesis*, 34, 275–297.
- Anderson TM, Dong Y, McNaughton SJ (2006). Nutrient acquisition and physiological responses of dominant Serengeti grasses to variation in soil texture and grazing. *Journal of Ecology*, 94, 1164–1175.
- Bao JJ, Liu F (2005). Research on the water-consuming values of evapotranspiration of plant communities. *Inner Mongolia Environmental Protection*, 17(1), 58–60. (in Chinese with English abstract) [包俊江, 刘芳 (2005). 植物群落蒸散耗水量研究进展. 内蒙古环境保护, 17(1), 58–60.]
- Battle M, Bender ML, Tans JWC, White JT, Ellis T, Conway RJ, Francey RJ (2000). Global carbon sinks and their variability inferred from atmospheric O₂ and C₁₃. *Science*, 287, 2467–2470.
- Chen SP, Bai YF, Lin GH, Liang Y, Han XG (2005). Effects of grazing on photosynthetic characteristics of major steppe species in the Xinlin River Basin, Inner Mongolia, China. *Photosynthetica*, 43, 559–565
- Chen ZF, Jia PY, Yang Y, Zhang J, Xi JL, Zhu SS, Zhao ML, Han GD, Wang CJ (2012). Effects of grazing intensity on ecosystem gas exchange of different grassland types in Inner Mongolia. *Acta Agrestia Sinica*, 20, 464–470. (in Chinese with English abstract) [陈志芳, 贾平洋, 杨阳, 张健, 希吉勒, 朱树声, 赵萌莉, 韩国栋, 王成杰 (2012). 放牧强度对不同草地类型生态系统气体交换影响的研究. 草地学报, 20, 464–470.]
- Chen ZZ, Wang SP, Wang YF (2000). *Typical Grassland Ecosystem of China*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [陈佐忠, 汪诗平, 王艳芬 (2000). 中国典型草原生态系统. 科学出版社, 北京.]
- Chimner RA, Welker JM (2011). Influence of grazing and precipitation on ecosystem carbon cycling in a mixed-grass prairie. *Pastoralism*, 1, 20.
- Ciais P, Reichstein M, Viovy N, Granier A, Ogee J, Allard V, Buchmann N, Aubinet M, Bernhofer C, Carrara A, Chevallier F, de Noblet N, Friend A, Friedlingstein P, Grünwald T, Heinesch B, Keronen P, Knohl A, Krinner G, Loustau D, Manca G, Matteucci G, Miglietta F, Ourcival JM, Pilegaard K, Rambal S, Seufert G, Soussana JF, Sanz MJ, Schulze ED, Vesala T, Valentini R (2005). Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437, 529–533.
- Dhital D, Muraoka H, Yashiro Y, Shizu Y, Koizumi H (2010). Measurement of net ecosystem production and ecosystem respiration in a *Zoysia japonica* grassland, central Japan, by the chamber method. *Ecological Research*, 25, 483–493.
- Eronen JT, Polly PD, Fred M, Damuth J, Frank DC, Mosbrugger V, Scheidegger C, Stenseth NC, Frotelius M (2010). Ecometrics: the traits that bind the past and present together. *Integrative Zoology*, 5, 88–101.
- Fan GY, Zhang JN, Zhang YS, Li G, Wang Q, Yang DL (2010). Effects of grazing on plant root distribution and soil physicochemical properties in *Stipa baicalensis* grassland. *Chinese Journal of Ecology*, 29, 1715–1721. (in Chinese with English abstract) [范国艳, 张静妮, 张永生, 李刚, 王琦, 杨殿林 (2010). 放牧对贝加尔针茅草原植被根系分布和土壤理化特征的影响. 生态学杂志, 29, 1715–1721.]
- Flerchinger GN, Sauerb TJ, Aikenc RA (2003). Effects of crop residue cover and architecture on heat and water transfer at the soil surface. *Geoderma*, 116, 217–223.
- Grünzweig JM, Sparrow SD, Yakir D, Chapin FS III (2004). Impact of agricultural land-use change on carbon storage in Boreal Alaska. *Global Change Biology*, 10, 452–472.
- Huang XZ, Hao YB, Wang YF, Zhou XQ, Han X, He JJ (2006). Impact of extreme drought on net ecosystem exchange from *Leymus chinensis* steppe in Xilin River Basin, China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 894–900. (in Chinese with English abstract) [黄祥忠, 郝彦宾, 王艳芬, 周小奇, 韩喜, 贺俊杰 (2006). 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, 30, 894–900.]
- Jiang GM, Zhu GJ (2001). Different patterns of gas exchange and photochemical efficiency in three desert shrub species under two natural temperatures and irradiances in Mu Us Sandy Area of China. *Photosynthetic*, 39, 257–262.
- Knapp AK, Conrad SL, Blair JM (1998). Determinants of soil CO₂ flux from a sub-humid grassland: effect of fire and fire history. *Ecological Applications*, 8, 760–770.
- Li B, Zhao B, Peng RH (2005). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. China Higher Education Press, Beijing. 125. (in Chinese) [李博, 赵斌, 彭容豪 (2005). 陆地生态系统生态学原理. 高等教育出版社, 北京. 125.]
- Li CL, Hao XY, Zhao ML, Han GD, Willms WD (2008). Influence of historic sheep grazing on vegetation and soil properties of a desert steppe in Inner Mongolia. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 128, 109–116.
- Li XB, Yang YS, Zeng HD, Xie JS, Zhang J, Zhu N (2008). Comparison of CO₂ net exchange rate by different methods in subtropical Manila grass lawn ecosystem. *Journal of Subtropical Resources and Environment*, 3, 16–22. (in Chinese with English abstract) [李熙波, 杨玉盛, 曾宏达, 谢锦升, 张静, 朱宁 (2008). 亚热带马尼拉草坪生态系统CO₂净交换量测定方法比较. 亚热带资源与环境学报, 3, 16–22.]
- Makhnev AK, Makhneva NE (2010). Landscape-ecological and population aspects of the strategy of restoration of disturbed lands. *Contemporary Problems of Ecology*, 3,

- 318–322.
- Nagy Z, Pintéra K, Czóbela S, Balogh J, Horváth L, Fótia S, Barczab Z, Weidinger T, Csintalana Z, Dinhe NQ, Grosz B, Tubaa Z (2007). The carbon budget of semi-arid grassland in a wet and a dry year in Hungary. *Agriculture, Ecosystem & Environment*, 121, 21–29.
- Neff JC, Reynolds RL, Belnap J, Lamothe P (2005). Multi-decadal impacts of grazing on soil physical and biogeochemical properties in Southeast Utah. *Ecological Applications*, 15, 87–95.
- Niu SL, Wan SQ (2008). Warming changes plant competitive hierarchy in a temperate steppe in northern China. *Journal of Plant Ecology*, 1, 103–110.
- Pacala SW, Hurtt GC, Baker D, Peylin P, Houghton RA, Birdsey RA, Heath L, Sundquist ET, Stallard RF, Ciais P, Moorcroft P, Caspersen JP, Shevliakova E, Moore B, Kohlmaier G, Holland E, Gloor M, Harmon ME, Fan SM, Sarmiento JL, Goodale CL, Schimel D, Field CB (2001). Consistent land- and atmosphere-based U.S. carbon sink estimates. *Science*, 292, 2316–2320.
- Piao SL, Fang JY, He JS, Xiao Y (2004). Spatial distribution of grassland biomass in China. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 491–498. (in Chinese with English abstract) [朴世龙, 方精云, 贺金生, 肖玉 (2004). 中国草地植被生物量及其空间分布格局. *植物生态学报*, 28, 491–498.]
- Soussana JF, Lüscher A (2007). Temperate grasslands and global atmospheric change: a review. *Grass and Forage Science*, 62, 127–134.
- Sun LN, Yan JX, Zeng ZX, Li HJ (2012). Response of diurnal variation of CO₂ and H₂O fluxes to different soil moisture treatments on alfalfa grassland ecosystems. *Journal of Shanxi Agricultural Sciences*, 40(3), 201–206. (in Chinese with English abstract) [孙丽娜, 严俊霞, 曾朝旭, 李洪建 (2012). 紫花苜蓿碳水通量日变化对土壤水分处理的响应. *山西农业科学*, 40(3), 201–206.]
- Tong WY, Chen YJ, Li SL, Li LM (2000). Effect of vegetation destruction by pasturing on soil moisture of typical grassland. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 14(4), 55–60. (in Chinese with English abstract) [佟乌云, 陈有君, 李绍良, 李立民 (2000). 放牧破坏地表植被对典型草原地区土壤湿度的影响. *干旱区资源与环境*, 14(4), 55–60.]
- Wang CT, Wang QL, Jing ZC, Feng BF, Du YG, Long RJ, Cao GM (2008). Vegetation roots and soil physical and chemical characteristic changes in *Kobresia pygmaea* meadow under different grazing gradients. *Acta Prataculturae Sinica*, 17(5), 9–15. (in Chinese with English abstract) [王长庭, 王启兰, 景增春, 冯秉福, 杜岩功, 龙瑞军, 曹广民 (2008). 不同放牧梯度下高寒小嵩草草甸植被根系和土壤理化特征的变化. *草业学报*, 17(5), 9–15.]
- White R, Murray S, Rohweder M (2000). *Pilot Analysis of Global Ecosystems: Grassland Ecosystems*. World Resources Institute, Washington, D.C.
- Wu DT, Song JP, Sun JW, Li YJ, Qin CL (2009). *Regional Economics* 2nd edn. Science Press, Beijing. 10. (in Chinese) [吴殿廷, 宋金平, 孙久文, 李玉江, 覃成林 (2009). *区域经济学*. 第二版. 科学出版社, 北京. 10.]
- Yepez EA, Scott RL, Cable WL, Williams DG (2007). Intrapersonal variation in water and carbon dioxide flux components in a semiarid riparian woodland. *Ecosystems*, 10, 1100–1115.
- Yu GR, Wang QF, Liu YC, Liu YH (2011). Conceptual framework of carbon sequestration rate and potential increment of carbon sink of regional terrestrial ecosystem and scientific basis for quantitative carbon authentication. *Progress in Geography*, 30, 771–787. (in Chinese with English abstract) [于贵瑞, 王秋风, 刘迎春, 刘颖慧 (2011). 区域尺度陆地生态系统固碳速率和增汇潜力概念框架及其定量认证科学基础. *地理科学进展*, 30, 771–787.]
- Zhang WL, Chen SP, Miao HX, Lin GH (2008). Effects on carbon flux of conversion of grassland steppe to cropland in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 1301–1311. (in Chinese with English abstract) [张文丽, 陈世莘, 苗海霞, 林光辉 (2008). 开垦对克氏针茅草地生态系统碳通量的影响. *植物生态学报*, 32, 1301–1311.]
- Zhao L, Li YN, Xu SX, Zhou HK, Gu S, Yu GR, Zhao XQ (2006). Diurnal, seasonal and annual variation in net ecosystem CO₂ exchange of an alpine shrubland on Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 12, 1940–1953.
- Zhao L, Li YN, Zhao XQ, Xu SX, Tang YH, Yu GR, Gu S, Du MY, Wang QX (2005). Variation in net ecosystem CO₂ exchange of 3 plants on Tibetan Plateau. *Chinese Science Bulletin*, 50, 926–932. (in Chinese) [赵亮, 李英年, 赵新全, 徐世晓, 唐艳鸿, 于贵瑞, 古松, 杜明远, 王勤学 (2005). 青藏高原3种植被类型净生态系统CO₂交换量的比较. *科学通报*, 50, 926–932.]
- Zhao MS, Running SW (2010). Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science*, 329, 940–943.
- Zhao W, Chen SP, Han XG, Lin GH (2009). Effects of long-term grazing on the morphological and functional traits of *Leymus chinensis* in the semiarid grassland of Inner Mongolia, China. *Ecological Research*, 24, 99–108.
- Zhou XH, Wan SQ, Luo YQ (2007). Source components and interannual variability of soil CO₂ efflux under experimental warming and clipping in a grassland ecosystem. *Global Change Biology*, 13, 761–775.

责任编辑: 王根轩 责任编辑: 王 葳