科学通报 2021 年 第 66 卷 第 1 期: 85 ~ 95
论 文
《中国科学》杂志社
SCIENCE CHINA PRESS

祁连山南麓高寒草甸2002~2016年生长季CO_2通量对气温日较差的响应

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

1. 枣庄学院旅游与资源环境学院, 枣庄 277160;
2. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001;
3. 洛阳师范学院生命科学学院, 洛阳 471934;
4. 中国科学院高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001

* 联系人, E-mail: hehuidan321@163.com; ynli@nwipb.cas.cn

2020-07-17 收稿, 2020-09-10 修回, 2020-09-11 接受, 2020-09-14 网络版发表
国家重点研发计划(2017YFA0604801)、青海省科技基础条件平台项目(2018-ZJ-T09)和国家自然科学基金(41877547)资助

摘要 全球气候变化背景下气温日较差(amplitude of diurnal temperature, ADT)的减小将会对高寒生态系统的碳收支产生重要影响. 基于涡度相关系统观测资料, 研究祁连山南麓高寒草甸2002~2016年生长季(6~9月)ADT在日、月、年尺度上对CO_2通量影响, 为预测高寒草甸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. 结果表明, 2002~2016年的生长季中, 最高气温(maximal air temperature, MaxTa)和最低气温(minimal air temperature, MinTa)呈先升高后降低的单峰变化趋势, ADT没有呈现明显的变化趋势. 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CO_2交换(net ecosystem exchange, NEE)呈先下降后上升的"V"型变化趋势. 高寒草甸整个生长季总NEE、GPP和Re平均值分别为–230.4±17.3、668.8±25.5、438.3±27.5 g C m^{-2}, 表现为较强的碳汇. 在月尺度和年尺度上, 高寒草甸生长季ADT对NEE没有显著影响(P>0.05). 在日尺度上, 整个生长季的逐日NEE与ADT呈显著的二次曲线关系(P<0.001), 阈值为19.8°C; 但是, 线性回归分析表明, 在6~9月的日NEE与日ADT呈极显著负相关(P<0.001). 整体上, 仍能说明高寒草甸ADT的增大有利于生态系统的碳固持, 暗示在未来气候变化背景下ADT的减小将会削弱高寒草甸生态系统的碳汇能力.

关键词 青藏高原, 高寒草甸, 日较差, CO_2通量

研究证实, 大气中温室气体浓度增加导致了明显的"温室效应", IPCC(The Intergovernmental Panel on Climate Change)第五次评估报告指出[1,2], 到2100年全球平均气温将升高0.3~4.8°C. 研究表明, 地处高海拔、低温特殊环境下的高寒生态系统碳循环主要受到热量条件的控制, 对气候变化反应敏感[3]. 由于高寒生态系统的土壤中含有大量未分解的土壤有机质, 并且土壤有机质的分解速率对温度变化极其敏感, 因此高寒生态系统碳平衡的研究已成为研究全球碳循环动态的焦点[4]. 过去大量的研究集中在环境因素(如温度、辐射、水和土壤营养)、生物因素等对高寒生态系统碳通量的影响[5,6]. 对高寒生态系统碳通量与日较差(amplitude of diurnal temperature, ADT)之间关系的研究相对较少.

引用格式: 祝景彬, 张法伟, 李红琴, 等. 祁连山南麓高寒草甸2002~2016年生长季CO_2通量对气温日较差的响应. 科学通报, 2021, 66: 85–95
Zhu J B, Zhang F W, Li H Q, et al. The response of CO_2 fluxes to the amplitude of diurnal temperature in alpine meadow during growing season from 2002 to 2016 at the southern foot of Qilian Mountains (in Chinese). Chin Sci Bull, 2021, 66: 85–95, doi: 10.1360/TB-2020-0896

© 2020《中国科学》杂志社

过去的研究认为，ADT主要通过较高的白天温度促进植被光合速率，较低的夜间温度降低生态系统呼吸来实现促进碳水化合物的积累[7]. 但不同生态系统由于地理位置、气候环境要素、群落结构的差异，ADT可能对CO_2通量具有不同的影响[8,9]. 大量的研究表明，大气温度的不对称增温会对生态系统生产力产生不同的影响[10,11]. 来自北美草原的研究表明，植被生物量与日最低气温呈显著的正相关关系，而与日最高气温和日平均气温没有显著的相关性[12]. 但在热带菲律宾的研究指出，植被生物量与日最低气温显著负相关[13].

有研究表明，较高的夜间温度会促使植被叶片通过呼吸作用消耗更多的碳水化合物，刺激植被加强次日的光合生产能力[14,15]，说明ADT的降低可能会导致光合作用的过度补偿[16]. 这些差异主要由不同研究地点的环境因素和水热条件的差异造成[8]. 然而，我国对草地碳通量的研究起步较晚，这些研究主要集中在低海拔地区[3,6]. 相较于低海拔地区，青藏高原的海拔较高、空气稀薄、云层少，白天太阳辐射强、升温快、温度高，夜晚的逆辐射很少、空气散温快、降温快、温度低，使得青藏高原具有相对更大的ADT. 此外，青藏高原高寒草地特殊的群落结构，使得ADT可能对低温、高海拔的青藏高原地区碳通量产生不同的影响[6,7].

目前，青藏高原正经历地表大气温度急剧增加以及日较差的显著改变[1]，这将会对全球气候变化背景下的陆地生态系统碳循环产生重要影响[17]. 近50年来所观测到的地表气温的增温并非均匀，在不同的地理位置和不同的时间框架内，气温变化存在很大差异[18]. 这种变暖趋势中存在昼夜增温不对称，夜间温度的上升比白天温度上升得更快，即ADT减小[19]. 然而，ADT的减小对青藏高原高寒生态系统碳通量的影响尚不清楚. 所以，了解青藏高原生态系统的CO_2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[6].

涡度协方差法(eddy covariance, EC)是测量大气与各种生态系统之间碳收支最有效的方法之一，本研究采用EC法测定了青藏高原祁连山南麓高寒草甸生态系统2002~2016年生长季的CO_2通量数据. 本研究的总体目标是：(1) 量化高寒草甸生态系统在生长季CO_2通量与ADT的变异特征；(2) 明确在不同时间尺度上(日、月、年)CO_2通量与日较差的关系，以预测未来气候变化背景下高寒草甸生态系统碳平衡对日较差的潜在响应特征.

1 材料与方法

1.1 试验地概况

采集数据的涡度相关系统位于青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站(海北站)附近的高寒草甸. 海北站地处青藏高原东北隅祁连山北支冷龙岭东段南麓坡地(37°29′~37°45′N，101°12′~101°23′E，海拔3200~3600 m). 该地区属高原大陆性气候，有明显的干冷(11月~翌年4月)和暖湿(5~10月)季节. 根据1980~2010年的气象资料，平均年气温约为–1.0°C，最温暖的月份在7月，约为10°C，最冷的月份在1月，约为–15°C. 年平均降水量约为480 mm，其中80%的降水集中在暖湿季节[20]. 植被建群种为矮嵩草(*Kobresia humilis*)，主要优势种为垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、异针茅(*Stipa aliena*)、麻花艽(*Gentiana straminea*)、甘肃棘豆(*Oxytropis kansuensis*)和紫羊茅(*Festuca rubra*)等[21]. 牧草生长低矮，群落结构简单，植物生长缓慢[22]. 土壤为草毡寒冻雏形土，具有发育年轻、土层浅薄、粗骨性强、有机质含量丰富等特征[23].

1.2 通量和相关监测

海北站涡度相关法观测系统(简称通量塔)于2001年8月建设，完整年份的数据从2002年开始，至2016年连续长达15年. 海北站通量塔安装在相当平坦的区域中心(坡度<1%)，通量塔高2.2 m，通量观测的主要仪器为开路式涡度相关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)和数据采集器(CR5000，Campbell Scientific, Logan, 美国)，主要用于观测植被与大气界面的CO_2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，数据采集(Model CR23X, Campbell Scientific, Logan, 美国)时段与通量数据相同，观测项目主要包括温度、湿度、辐射、风向、风速等. 光合有效辐射(photosynthetic photon flux density, PPFD)传感器(L1190SB, LI-COR, Lincoln, 美国)安装在高1.2 m的支架上. 空气温度/湿度传感器(Model HMP45C, Vaisala, Helsinki, Finland)安装在防辐射罩内(Model 41002, RM Young Company, Michigan, 美国). 土壤温度(T_s)主要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处的土壤含水量利用时域反射计(Model CS615-L, Campbell Scientific, Logan, 美国)测定.

依据长期地面群落物候的观测, 将该区域高寒草甸植被返青期(5月1日~5月31日)和枯黄期(10月1日~10月31日)定义为植被生长季(6月1日~9月30日)与非生长季(11月1日~翌年4月30日)的过渡期[6]. 本研究中分析的是生长季(6月1日~9月30日)的数据. 日最高温度(maximal air temperature, MaxTa)与日最低温度(minimal air temperature, MinTa)之差为当天的ADT. 月GPP (gross primary production)、Re(ecosystem respiration)、NEE(net ecosystem exchange)分别为当月的日GPP、Re、NEE的累加值, 生长季GPP、Re、NEE分别为当年整个生长季的日GPP、Re、NEE的累加值. 月MaxTa、MinTa、ADT分别为当月的日MaxTa、MinTa、ADT的累加值, 生长季MaxTa、MinTa、ADT分别为当年整个生长季的日MaxTa、MinTa、ADT的累加值.

1.3 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[24]. 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[25], 在经过WPL(Webb, Pearman and Leuning)校正后[26], 以|NEE|<1.0 mg CO_2 m^{-2} s^{-1}为阈值标准, 再以10 d数据为窗口, 3δ(标准差)为标准进行数据的异常剔除. 针对夜间(PPFD<10 μmol m^{-2} s^{-1})湍流发展不充分, 舍去摩擦速度u*<0.15 m s^{-1}所对应的通量数据. 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缺失的通量数据. 本研究夜间通量数据($R_{eco,n}$)采用其与5 cm深处土壤温度(T_s)的Van't Hoff函数(式(1))进行插补, 生长季白天的碳通量数据(NEE)则利用与PPFD的Michaelis-Menten函数(式(2))进行插补[27,28]:

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

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

式(1)中, $R_{eco,ref}$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. 式(2)中, $R_{eco,d}$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.

涡度相关系统无法直接测定生态系统总初级生产力(GPP)和生态系统呼吸(Re), 需利用公式外推得到. 涡度相关系统观测的CO_2通量为NEE, 将夜间呼吸函数外延至白天($R_{eco,d}$), 即可得生态系统的总呼吸量(Re), 进而可得生态系统总初级生产力(GPP):

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

式中, 日Re为白天呼吸($R_{eco,d}$)和夜间呼吸($R_{eco,n}$)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].

1.4 数据分析

分类回归树(classification and regression tree, CART)分析能够有效识别变量的相对重要性, 它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理解. 本研究中采用CART识别对日GPP、Re、NEE变化的主要控制因子(Month、MaxTa、MinTa和ADT). 此外, MaxTa、MinTa、ADT和CO_2通量的关系采用回归分析, 所测定的数据利用Excel和SYSTAT(Systat Software Inc., San Jose, California)软件对数据进行统计分析.

2 结果与分析

2.1 高寒草甸在生长季的气温日较差和CO_2通量变化特征

由图1可见, 高寒草甸2002~2016年生长季的日MaxTa和MinTa均值呈单峰变化趋势, 其在7、8月相对较高, 而在6、9月相对较低. 但日ADT的均值在生长季的波动较小, 没有表现出明显的变化趋势, 说明在青藏高原ADT的变化与气温的变化并不同步. 分析表明, 高寒草甸在2002~2016年的生长季总MaxTa、MinTa和ADT没有表现出明显的年际变化趋势(P>0.05). 此外, 线性回归表明, 整个生长季的日MinTa(r^2=0.51, P<0.001)比MaxTa(r^2=0.34, P<0.001)对日ADT的控制作用相对更强.

由图2可见, 在2002~2016年的生长季的日GPP和Re的均值呈单峰变化趋势, 日NEE的均值呈先下降后上升的"V"型变化趋势. 整个生长季总GPP、Re和NEE平均值分别为668.8±25.5、438.3±27.5、–230.4±17.3 g

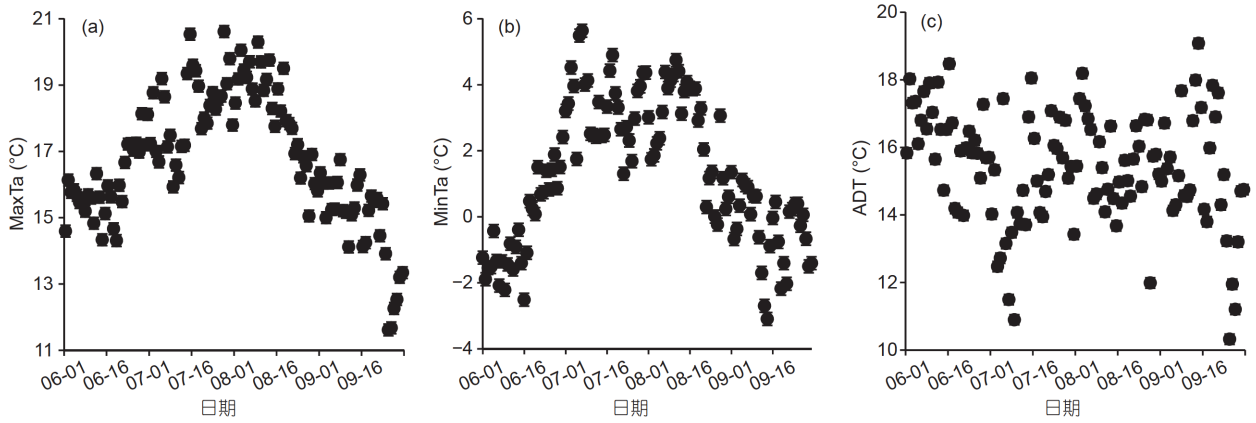


图 1 高寒草甸在2002~2016年生长季平均日最高气温(MaxTa, °C)(a)、日最低气温(MinTa, °C)(b)和日较差(ADT, °C)(c)
Figure 1 The average of diurnal maximum temperature (MaxTa, °C) (a), the diurnal minimum temperature (MinTa, °C) (b), and the amplitude of diurnal temperature (ADT, °C) (c) of alpine meadow in the growing season from 2002 to 2016

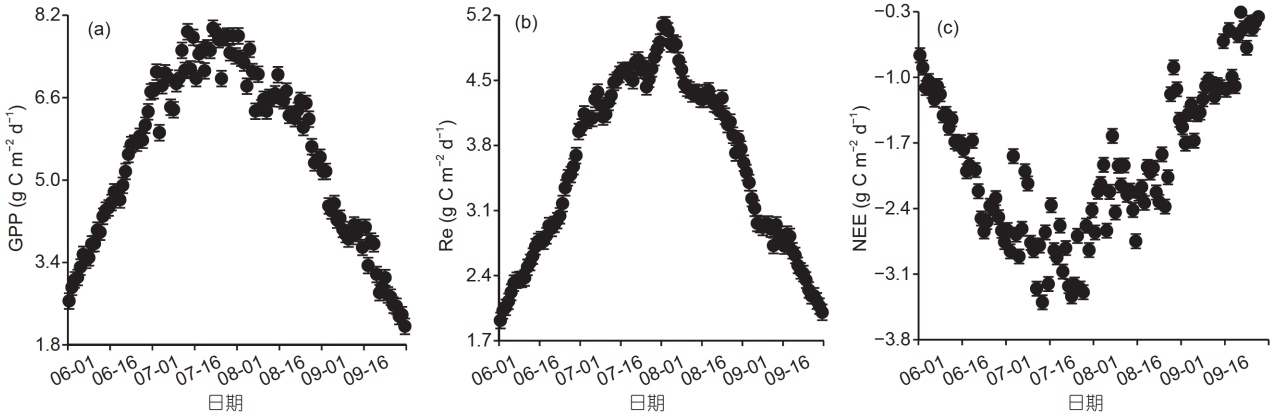


图 2 高寒草甸在2002~2016年生长季GPP(g C m^{-2} d^{-1})(a)、Re(g C m^{-2} d^{-1})(b)和NEE(g C m^{-2} d^{-1})(c)的平均值
Figure 2 The average of gross primary production (GPP, g C m^{-2} d^{-1})(a), ecosystem respiration (Re, g C m^{-2} d^{-1})(b), and net ecosystem CO_2 exchange (NEE, g C m^{-2} d^{-1})(c) of alpine meadow in the growing season from 2002 to 2016

C m^{-2}, 高寒草甸在生长季表现为碳汇. 分析表明, 高寒草甸在2002~2016年的生长季总GPP(r^2=0.30, P=0.034)、Re(r^2=0.50, P=0.003)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=0.08, P=0.319). 此外, 线性回归分析表明, 在日尺度(r^2=0.71 vs r^2=0.21)和月尺度(r^2=0.77 vs r^2=0.41)上, GPP对NEE有更强的控制作用, 暗示高寒草甸植被的碳固持更加依赖于植被的光合作用. 但是, 生长季总NEE与总GPP (r^2=0.073, P=0.329)、总Re(r^2=0.137, P=0.175)没有显著相关性.

2.2 日尺度上的日较差对CO_2通量的影响

回归分析发现, 在生长季的逐日MaxTa、MinTa、ADT分别与GPP、Re、NEE相关性最强, GPP、Re分别与MaxTa、MinTa呈极显著正相关(P<0.001, 图3(a), (b)), 但是NEE与ADT呈极显著的二次曲线关系(P<0.001, 图3(c)), 阈值为19.8°C, 暗示当日较差>19.8°C时, ADT越大越不利于植被有机质的积累. 此外, 分类回归树分析表明, 月份(month)对高寒草甸生长季的逐日CO_2通量具有重要影响, 也可发现在6月MinTa是CO_2通量最主要的控制因素(图4). 由此说明, 高寒草甸在生长季不同月份的CO_2通量具有较高变异性, 这是由不同时期的气候环境因素之间的差异造成的, 暗示在不同时间尺度上CO_2通量可能对ADT具有不同的响应. 因此, 线性回归分析生长季不同月份的日NEE与日ADT的关系表明, 在6~9月的日NEE与日ADT呈极显著负相关(P<0.001,图5), 并且在7月(r^2=0.16)、8月(r^2=0.12)的日NEE与日ADT相关性更

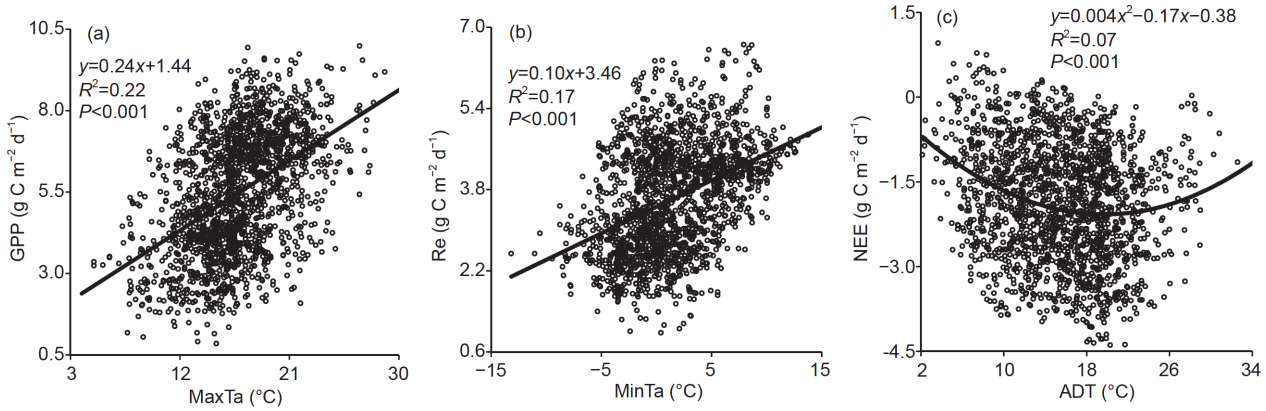


图 3 高寒草甸在生长季的逐日GPP与MaxTa(a)、Re与MinTa(b)、NEE与ADT(c)的关系

Figure 3 The relationship between GPP and MaxTa(a), the relationship between Re and MinTa(b), the relationship between NEE and ADT(c) of alpine meadow in the growing season

强. 整体上看, 仍能说明高寒草甸生态系统ADT的增大有利于植被光合产物的积累.

2.3 月尺度上的日较差对CO_2通量的影响

由图6可见, 在月尺度上, 月MinTa和MaxTa与CO_2通量显著相关(P<0.001). 进一步偏相关分析表明, 控制MaxTa时, MinTa与月NEE没有显著相关性(P=0.67), 而控制MinTa时, MaxTa与月NEE显著相关(P=0.001), 说明MaxTa对月NEE变化的控制作用相对更强; 控制MinTa时, MaxTa与月GPP(P<0.001)和月Re(P=0.003)显著相关, 暗示MaxTa对月GPP的控制作用更强; 控制MaxTa时, MinTa与月Re(P=0.02)显著相关, 但是MinTa与月GPP(P=0.08)没有显著相关性, 暗示MinTa对月Re的控制作用更强. 但是在月尺度上, 月ADT对CO_2通量的影响相对较小, 线性回归分析发现, 月ADT与CO_2通量没有显著相关性(P>0.05), 暗示在月尺度上日较差的增大并不能促进高寒草甸植被光合产物的积累.

2.4 年尺度上的日较差对CO_2通量的影响

由图7可见, 在年尺度上只有生长季总MaxTa与生长季总GPP(r^2=0.55, P=0.001)、Re(r^2=0.58, P=0.001)呈显著正相关, 生长季总MinTa和ADT与CO_2通量没有显著相关性(P>0.05). 并且由于生长季总MaxTa与生长季总GPP和Re线性方程的斜率相近, 生长季总MaxTa与生长季总NEE没有显著相关性(r^2=0.00, P=0.812). 整体上看, 在年际尺度上ADT的增大并不能促进高寒草甸植被光合产物的积累. 综上所述, 说明在不同时间尺度上高寒草甸植被的CO_2通量对ADT有不同的响应, 在生长季不同月份的日尺度上, ADT的增大有利于植被光合产物的积累, 但是在月尺度和年尺度上, ADT对NEE并没有显著的影响. 这可能是由不同月份气候环境因子的差异以及年际尺度较短造成的, 但综合以上分析整体上仍能说明ADT的增大有利于高寒草甸植被的固碳. 因此, 研究结果暗示, 在未来全球气候变化的背景下, ADT的减小将会削弱青藏高原高寒草甸的碳汇能力.

3 讨论

本研究中祁连山南麓高寒矮嵩草草甸在2002~2016年生长季的NEE均值为–230.4±17.3 g C m^{-2}, 总体表现为碳汇, 这与前人的研究结果相似[27]. 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, 生态系统通过呼吸作用消耗的有机质相对较少, 所以青藏高原高寒草甸生态系统成为一个明显的碳汇[9,13]. 本研究中的日MaxTa和日MinTa在生长季的逐日变化都表现为先增大后减小的单峰变化趋势, 这与气温变化趋势一致[6,20]. 此外, 日MaxTa和日MinTa在生长季的逐日变化趋势近乎一致(图1(a),(b)). 由于两者相似的变化趋势导致ADT在整个生长季的逐日变化没有明显的变化趋势(图1(c)), 说明在青藏高原日较差的变化与温度的变化并不同步.

研究结果表明, 在日、月、年的时间尺度上, 与高寒草甸在生长季的MinTa和ADT相比较, MaxTa对GPP具有更强的控制作用. 潜在的原因可能是生长季的热

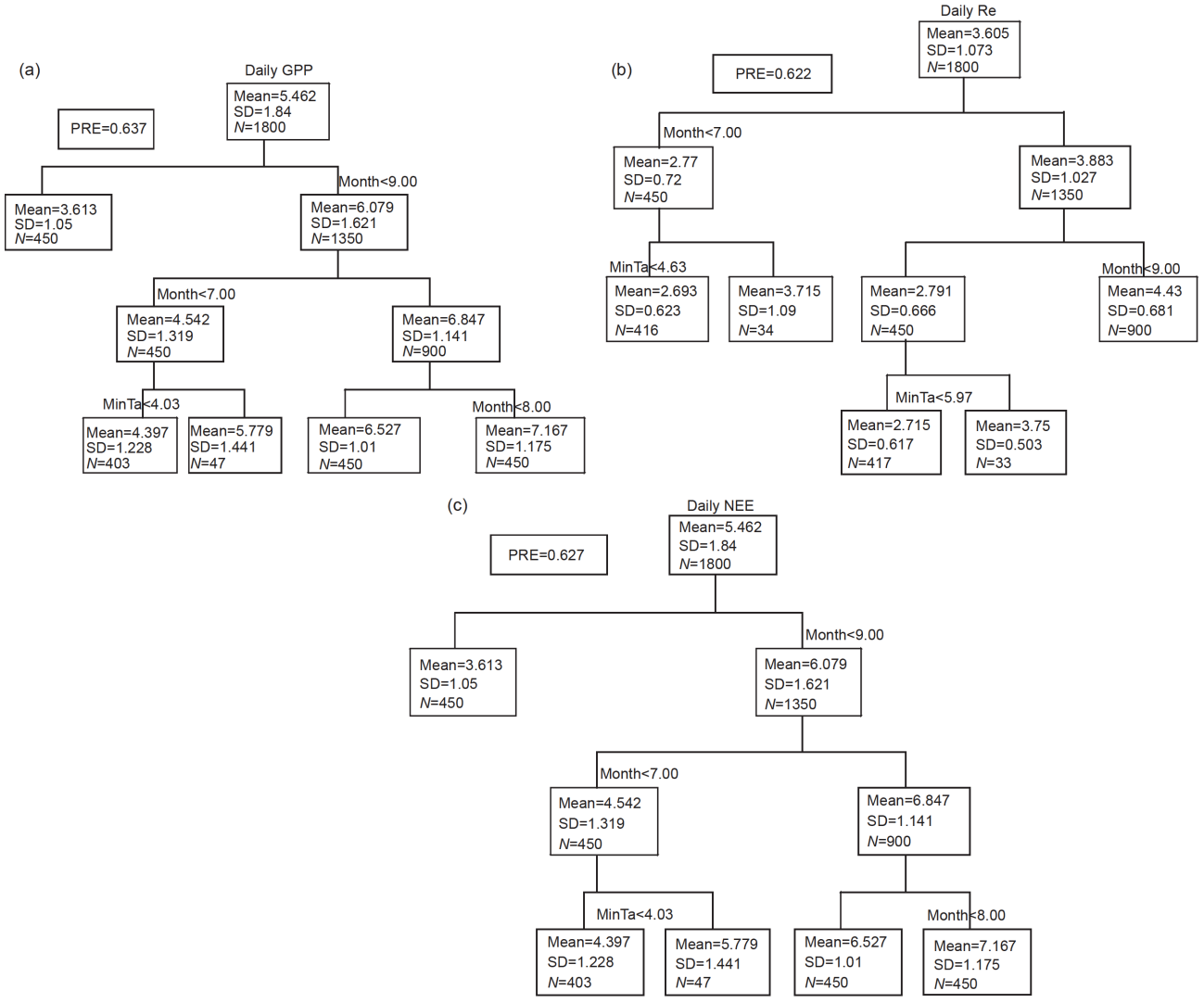


图 4 高寒草甸生长季(6~9月)逐日GPP(a)、Re(b)、NEE(c)与日最高气温(MaxTa,°C)、日最低气温(MinTa,°C)、日较差(ADT,°C)及月份(month)的关系

Figure 4 Regression trees for daily GPP(a), daily Re(b) and daily NEE(c) with the diurnal maximum temperature (MaxTa, °C), the diurnal minimum temperature (MinTa, °C), the amplitude of diurnal temperature (ADT, °C) and month of alpine meadow in the growing season (June–September)

量条件对高寒生态系统植物的光合性能有强烈的正向影响[30~32]，使高寒生态系统植被的代谢对温度波动具有充分的表型可塑性[3,6,33]. 此外, 温度能够影响土壤中微生物的生物量、酶活性. 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有机质[22]，并且微生物分解土壤有机质的过程对温度极其敏感, 较高的温度能够促进土壤有机质的分解, 进而为植被的生长提供更多的养分，间接刺激了植被提高其光合生产能力，所以在一定冠层叶面积指数的水平上, 温度对高寒生态系统植被的光合生产能力具有关键控制[7]. 此外, 研究发现, 在本研究地点附近的高寒草甸生态系统中，连续7 d极端高温造成的夏季热浪促进了正午GPP的提高，这个研究结果也能说明GPP与MaxTa的正相关关系[34]. 研究结果暗示, 在全球气候变化的背景下，气候变暖将有助于高寒草甸植被光合生产能力的提高.

此外, 先前研究表明, 较高的夜间气温会促使植物夜间消耗更多的碳水化合物，刺激植物在接下来的几天光合作用得到加强，也就是“光合补偿”[14,16]. 这个结论暗示ADT的减小可以间接促进GPP的提高. 但是本研究结果在不同时间尺度上并没有发现高寒草甸生长季ADT对GPP的显著影响. 这是由于青藏高原海拔较

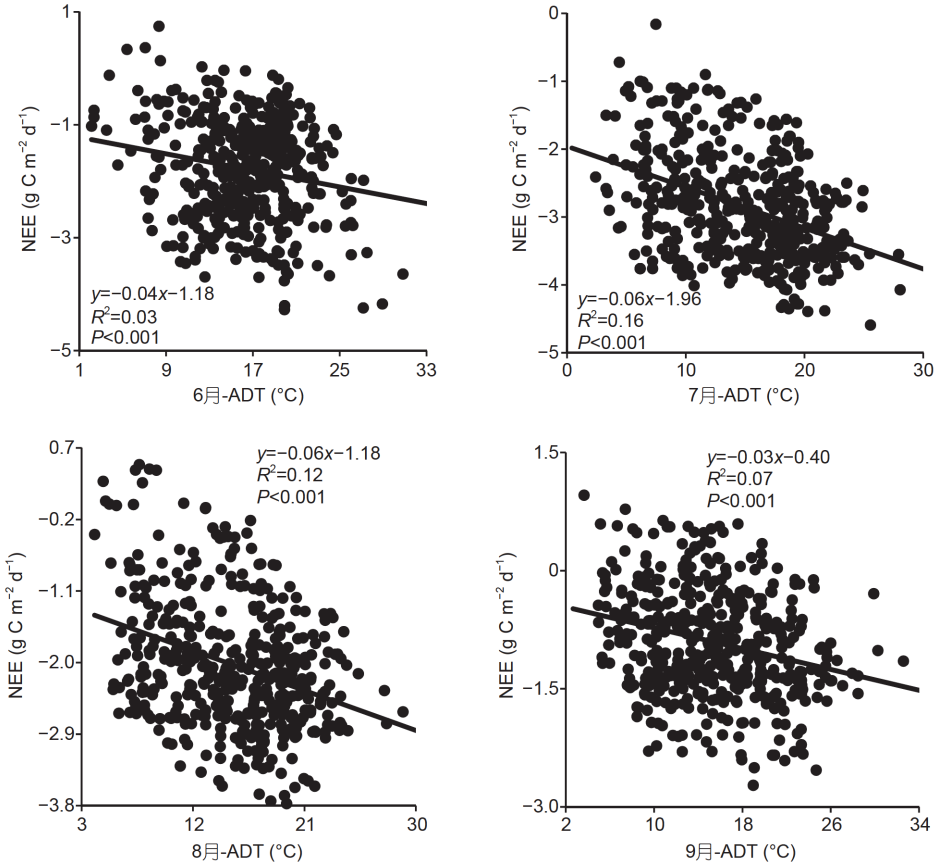


图 5 生长季每个月的日NEE与ADT的线性回归
Figure 5 Linear regression between daily NEE and ADT of each month in growing season

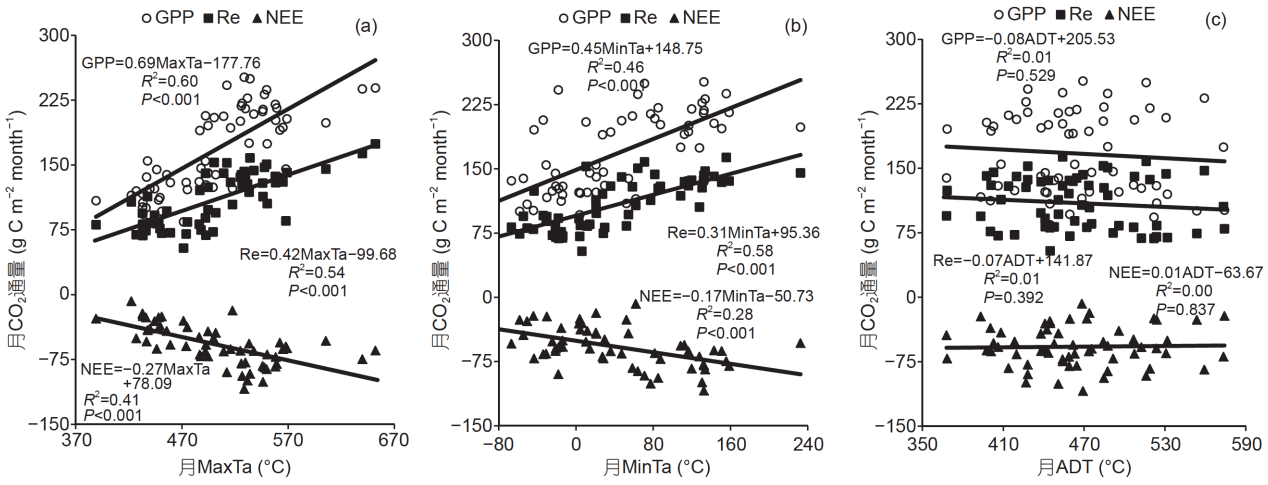


图 6 月CO_2通量(g C m^{-2} $month^{-1}$)与月MaxTa(°C)(a)、MinTa(°C)(b)、ADT(°C)(c)的关系
Figure 6 The relationship between monthly CO_2 fluxes (g C m^{-2} $month^{-1}$) and MaxTa (°C) (a), MinTa (°C) (b), ADT (°C) (c)

高、空气稀薄, 导致夜间温度相对较低, 因此使得植被呼吸作用较弱, 所以植被叶片在夜间通过呼吸作用消耗的有机质相对较少, 可能不足以使植被产生光合作用的过度补偿[6,16]. 因此, 使得高寒草甸生长季GPP并没有表现出对ADT的显著响应. 由此说明, 不同生态系统可能由于地理位置、气候条件、群落结构和土壤理

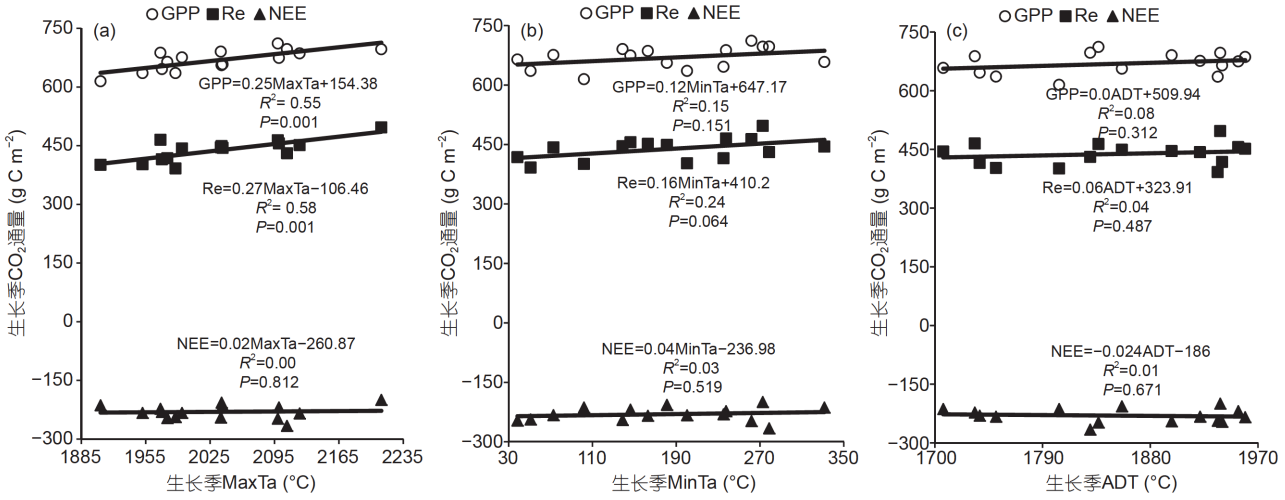


图 7 生长季总CO_2通量(g C m^{-2})与生长季总MaxTa(°C)(a)、MinTa(°C)(b)、ADT(°C)(c)的关系
Figure 7 The relationship between seasonal CO_2 fluxes (g C m^{-2}) and MaxTa (°C) (a), MinTa (°C) (b), ADT (°C) (c)

化性质的差异，导致植被光合生产能力对ADT具有不同的响应[6,14,16].

Re是陆地上最大的碳通量之一，因此Re的微小波动会导致大气中CO_2浓度的显著变化[35]. 但是, 由于植被类型、土壤水分状况、植被生长状态的差异，Re对温度具有不同的响应[36]. 许多研究表明，增温显著增强了自养呼吸，但抑制了异养呼吸，导致温度变化对Re没有显著影响，表明Re通过调节其内源成分的响应具有抵御气候变暖的潜力[37]. Re由自养呼吸和异养呼吸共同决定，由于在不同生态系统自养呼吸和异养呼吸对气候变化的响应存在差异，导致Re对气候变暖响应的不确定性[37]. 但过去的研究往往忽略了气候变化引起MaxTa和MinTa的变化对Re的影响. 本研究结果表明, 在日尺度和月尺度上, 高寒草甸在生长季的MinTa较MaxTa对Re具有更强的控制作用，暗示高寒草甸在夜间的呼吸作用可能比在白昼的呼吸作用对Re的变化具有更强的解释作用. 同时, 也能反映高寒草甸的温度敏感性(Q_{10}，温度变化10°C时呼吸的相对变化)和基础呼吸更倾向于依赖夜间气温的变化[6,20]. 低温限制了青藏高原生态系统土壤有机质的分解，导致土壤中含有大量的土壤有机质[6,21]. 因此，夜间土壤呼吸可能对温度极其敏感，MinTa与Re存在显著的正相关关系，说明高寒草甸生态系统的夜间呼吸对生态系统呼吸具有至关重要的作用. 但是, 在年际尺度上, Re与MaxTa显著正相关(P=0.001)，而Re与MinTa没有显著相关性(P>0.05)，这可能是由于整个生长季的生态系统光合产物主要受到MaxTa的控制，而Re最终也要受到生态系统光合产物的控制，因此导致在年尺度上Re受到MaxTa的控制.

研究结果表明, 在不同时间尺度上, 高寒草甸生长季NEE对ADT具有不同的响应. 此外, 由于不同月份降水、温度等因素之间的差异，导致不同月份的ADT与NEE差异较大，导致整个生长季的ADT与NEE的关系相对复杂[19,28]，所以整个生长季的逐日ADT与逐日NEE呈极显著二次曲线关系(P<0.001，图3(c)). 但是线性回归分析表明, 在6~9月的ADT与NEE都呈极显著的负相关(P<0.001). 由此也说明, 讨论ADT对NEE的影响必须在相似的温度、降水等环境条件下. 因此整体上, 研究结果仍能说明，青藏高原高寒草甸在生长季ADT的增大有利于生态系统碳的积累，这与Gu等人[7]和Zhao等人[20]的研究结果一致. 此外，研究也发现，在7、8月ADT与NEE的相关性更强，这可能是由于这个时期雨热同期现象最为明显，相对较高的温度和降水量导致植被光合作用在这个时期最强[6~8]，因此导致7、8月ADT与NEE的相关性更强.

目前大多数地球系统模型表明，陆地生态系统会因气候变暖而出现净碳损失，从而可能加剧气温上升[38,39]. 大量研究表明，全球气候变暖背景下的MinTa的增长速度快于MaxTa，即未来ADT将会减小[18,19]，暗示青藏高原高寒草甸生态系统在未来气候变化的背景下，ADT的减小可能会间接促进气候变化造成的碳损失. 此外, 在不同的水热条件下, ADT可能对不同生态系统的碳通量产生不同的影响，因此需要在更多的生态系统中评估ADT对CO_2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

(1) MaxTa和MinTa在生长季呈单峰变化趋势, ADT没有呈现出明显的变化趋势, 暗示在青藏高原高寒草甸ADT的变化与温度的变化并不同步.

(2) 在不同时间尺度上, 高寒草甸在生长季NEE对ADT有不同响应, 但整体上仍能说明高寒草甸ADT的增大有利于生态系统的碳固持.

(3) 未来气候变暖的背景下, MinTa的增长速度快于MaxTa, 即ADT的减小将会间接削弱高寒草甸生态系统的碳汇能力.

参考文献

1 The Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2013

2 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]

3 Xu S X, Zhao X Q, Li Y N, et al. Diurnal and monthly variation characteristics of CO_2 flux in alpine shrubs on Qinghai-Tibet Plateau (in Chinese). Chin Sci Bull, 2005, 50: 481–485 [徐世晓, 赵新全, 李英年, 等. 青藏高原高寒灌丛CO_2通量日和月变化特征. 科学通报, 2005, 50: 481–485]

4 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]

5 Shen M, Tang Y, Chen J, et al. Influences of temperature and precipitation before the growing season on spring phenology in grasslands of the central and eastern Qinghai-Tibetan Plateau. Agric For Meteorol, 2011, 151: 1711–1722

6 Li H, Zhang F, Li Y, et al. Seasonal and inter-annual variations in CO_2 fluxes over 10 years in an alpine shrubland on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. Agric For Meteorol, 2016, 228-229: 95–103

7 Gu S, Tang Y H, Du M Y, et al. Short-term variation of CO_2 flux in relation to environmental controls in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. J Geophys Res-Atmos, 2003, 108: 4670

8 Zhou L M, Chen H S, Dai Y J. Stronger warming amplification over drier ecoregions observed since 1979. Environ Res Lett, 2015, 10: 064012

9 Yang Z Y, Shen M G, Jia S G, et al. Asymmetric responses of the end of growing season to daily maximum and minimum temperatures on the Tibetan Plateau. J Geophys Res-Atmos, 2017, 122: 13278–13287

10 Lobell D B, Ortiz-Monasterio J I. Impacts of day versus night temperatures on spring wheat yields: A comparison of empirical and CERES model predictions in three locations. Agron J, 2007, 99: 469–477

11 Nicholls N. Increased Australian wheat yield due to recent climate trends. Nature, 1997, 387: 484–485

12 Alward R D, Detling J K, Milchunas D G. Grassland vegetation changes and nocturnal global warming. Science, 1999, 283: 229–231

13 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

14 Griffin K L, Turnbull M, Murthy R, et al. Leaf respiration is differentially affected by leaf vs. stand-level night-time warming. Glob Change Biol, 2002, 8: 479–485

15 Turnbull M H, Tissue D T, Murthy R, et al. Nocturnal warming increases photosynthesis at elevated CO_2 partial pressure in *Populus deltoides*. New Phytol, 2004, 161: 819–826

16 Wan S, Xia J, Liu W, et al. Photosynthetic overcompensation under nocturnal warming enhances grassland carbon sequestration. Ecology, 2009, 90: 2700–2710

17 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

18 Davy R, Esau I, Chernokulsky A, et al. Diurnal asymmetry to the observed global warming. Int J Climatol, 2017, 37: 79–93

19 Sharma N, Yadav A, Khetarpal S, et al. High day-night transition temperature alters nocturnal starch metabolism in rice (*Oryza sativa* L.). Acta Physiol Plant, 2017, 39: 1–9

20 Zhao L, Li Y, Xu S, et al. Diurnal, seasonal and annual variation in net ecosystem CO_2 exchange of an alpine shrubland on Qinghai-Tibetan Plateau. Glob Change Biol, 2006, 12: 1940–1953

21 Li Y N, Zhao X Q, Cao G M, et al. Analysis of climate and vegetation productivity background of alpine Kobresia meadow in Haibei station (in Chinese). Plateau Meteorol, 2004, 23: 558–567 [李英年, 赵新全, 曹广民, 等. 海北嵩草草甸生态系统定位站气候、植被生产力背景的分析. 高原气象, 2004, 23: 558–567]

22 Cao G M, Lin L, Zhang F W, et al. A review of maintenance, loss and recovery of stability of alpine Kobresia humilis meadow on Tibetan Plateau

(in Chinese). Pratacultural Sci, 2010, 27: 34–38 [曹广民, 林丽, 张法伟, 等. 青藏高原高寒矮嵩草草甸稳定性的维持、丧失与恢复. 草业科学, 2010, 27: 34–38]

23 Zhang F W, Wang J B, Lin L, et al. Response of plant community of alpine Kobresia meadow to degradation succession in Qinghai-Tibetan Plateau (in Chinese). Chin J Agrometeorol, 2014, 35: 504–510 [张法伟, 王军邦, 林丽, 等. 青藏高原高寒嵩草草甸植被群落特征对退化演替的响应. 中国农业气象, 2014, 35: 504–510]

24 Cao S K, Cao G C, Chen K L, et al. Characteristics of CO_2, water vapor, and energy exchanges at a headwater wetland ecosystem of the Qinghai Lake. Can J Soil Sci, 2019, 99: 227–243

25 Li C, He H L, Liu M, et al. The design and application of CO_2 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 CO_2通量数据处理系统与应用. 地球信息科学, 2008, 10: 557–565]

26 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

27 Kato T, Tang Y, Gu S, et al. Temperature and biomass influences on interannual changes in CO_2 exchange in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. Glob Change Biol, 2006, 12: 1285–1298

28 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

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 Saito M, Kato T, Tang Y. Temperature controls ecosystem CO_2 exchange of an alpine meadow on the northeastern Tibetan Plateau. Glob Change Biol, 2013, 15: 221–228

31 Chai X, Li Y N, Duan C, et al. CO_2 flux dynamics and its limiting factors in the alpine shrub-meadow and steppe-meadow on the Qinghai-Xizang Plateau (in Chinese). Chin J Plant Ecol, 2018, 42: 6–19 [柴曦, 李英年, 段呈, 等. 青藏高原高寒灌丛草甸和草原化草甸CO_2通量动态及其限制因子. 植物生态学报, 2018, 42: 6–19]

32 Zhao L. Comparative study of the net exchange of CO_2 in 3 types of vegetation ecosystems on the Qinghai-Tibetan Plateau. Chin Sci Bull, 2005, 50: 1767–1774

33 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

34 Zhang F, Cao G. Resilience of energy and CO_2 exchange to a summer Heatwave in an alpine humid grassland on the Qinghai-Tibetan Plateau. Pol J Environ Stud, 2017, 26: 385–394

35 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

36 Fu G, Shen Z, Zhang X, et al. Response of ecosystem respiration to experimental warming and clipping at daily time scale in an alpine meadow of Tibet. J Mt Sci, 2013, 10: 455–463

37 Chen J, Luo Y, Xia J, et al. Differential responses of ecosystem respiration components to experimental warming in a meadow grassland on the Tibetan Plateau. Agric For Meteorol, 2016, 220: 21–29

38 Friedlingstein P, Cox P, Betts R, et al. Climate-carbon cycle feedback analysis: Results from the C^4MIP model intercomparison. J Clim, 2006, 19: 3337–3353

39 Luo Y. Terrestrial carbon-cycle feedback to climate warming. Annu Rev Ecol Evol Syst, 2007, 38: 683–712

Summary for “祁连山南麓高寒草甸2002~2016年生长季CO_2通量对气温日较差的响应”

The response of CO_2 fluxes to the amplitude of diurnal temperature in alpine meadow during growing season from 2002 to 2016 at the southern foot of Qilian Mountains

Jingbin Zhu[1], Fawei Zhang[2,4], Hongqin Li[3], Yongsheng Yang[2,4], Chunyu Wang[2,4], Guangru Zhang[2,4], Fanglin Luo[2,4], Huidan He[1*] & Yingnian Li[2,4*]

[1] *College of Tourism, Resources and Environment, Zaozhuang University, Zaozhuang 277160, China;*
[2] *Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China;*
[3] *College of Life Sciences, Luoyang Normal University, Luoyang 471934, China;*
[4] *Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China*
* Corresponding authors, E-mail: hehuidan321@163.com; ynli@nwipb.cas.cn

Known as the “Third Pole” and “Early-warning region” of the world, the Qinghai-Tibetan Plateau (QTP) had an intense increase in surface temperature and marked change in the amplitude of diurnal temperature (ADT), which could have significant influences on the ecosystem carbon cycle. The increasing rate of the mean daily minimum temperature (MinTa) was about two times higher than that of maximum temperature (MaxTa) in the last five decades, and this asymmetric pattern has resulted in a smaller ADT, which substantially affected the plant phenology and vegetation productivity. The reduction in the ADT caused by global climate change would have a profound impact on the carbon balance of alpine ecosystems. However, the response of carbon budgets to the ADT over the QTP remained unclear. Here, we analyzed the 15-a growing seasonal (June−September) carbon fluxes (measured by the eddy covariance [EC] technique) in alpine meadow at the southern foot of Qilian Mountains, which is one of the most extensive vegetation types on the QTP. This study aimed to clarify how carbon fluxes respond to ADT at different temporal (daily, monthly and annual) scales in alpine meadow and to understand their potential response to future climate change. The results indicated that both the MaxTa and MinTa showed bell-shaped seasonal patterns, whereas the ADT failed to show an obvious trend during the growing season from 2002 to 2016. Besides, there was a non-significant increase in annual MaxTa, MinTa and ADT (P>0.05). Meanwhile, daily gross primary productivity (GPP) and ecosystem respiration (Re) exhibited a single-peaked trend that increased and then decreased, whereas daily net ecosystem CO_2 exchange (NEE) showed a v-shaped trend. The alpine meadow ecosystem is a carbon sink during the growing season, and the annual NEE, GPP, and Re were −230.4±17.3, 668.8±25.5, 438.3±27.5 g C m^{-2}, respectively. Moreover, the annual GPP and Re of alpine meadow in the growing season showed a significant increase trend (P<0.05), but the annual NEE showed no significant inter-annual change trend (P>0.05). Annual CO_2 fluxes were not related annual ADT. Only annual MaxTa exerted significant influence on variations in annual GPP and Re. Interestingly, the slopes of GPP and Re with respect to MaxTa were similar, also indicating the little impact of MaxTa on annual NEE. On a monthly scale, ADT exerted a negligible influence on CO_2 fluxes (P>0.05), but there were significant correlations between MinTa and MaxTa with CO_2 fluxes. On a daily scale, there was a significant quadratic relationship between daily NEE and ADT during the whole growing season (P<0.001), with a threshold of 19.8°C. However, linear regression analysis showed that there was a significant negative correlation (P<0.001) between daily NEE and daily ADT in June, July, August and September, respectively. On the whole, the increase in ADT is beneficial to carbon sequestration of the alpine meadow ecosystem. Therefore, the results suggest that the decrease in ADT in the future will cripple the carbon sink of the alpine meadow ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau.

Qinghai-Tibetan Plateau, alpine meadow, amplitude of diurnal temperature, CO_2 fluxes

doi: 10.1360/TB-2020-0896