

文章编号: 1008-2786-(2020)2-190-11

DOI:10.16089/j.cnki.1008-2786.000501

裸斑对青藏高原多年冻土区高寒草甸生态系统呼吸和甲烷吸收的影响

李 阳^{1,2}, 王根绪¹, 芮鹏飞³, 杨 祎^{1,2}, 常瑞英^{1*}

(1. 中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所 山地表生过程与调控重点实验室, 成都 610041;

2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 青藏高原北麓河冻土工程与环境综合观测研究站, 兰州, 730000)

摘 要: 研究裸斑对青藏高原多年冻土区高寒草甸生态系统呼吸和甲烷通量的影响, 对准确评估多年冻土区小流域和区域尺度碳交换具有重要意义。本文以青藏高原风火山高寒草甸中裸斑和高植被覆盖斑块为研究对象, 通过对比不同地形条件下(不同坡向和海拔)二者生态系统呼吸和甲烷通量的差异来研究裸斑对高寒草甸生态系统呼吸和甲烷通量的影响。结果表明:(1)裸斑显著减少了高寒草甸的生态系统呼吸, 裸斑和高植被覆盖斑块生长季生态系统呼吸的平均速率分别为 2.26 和 $6.17 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, 这主要是二者微生物量碳和蔗糖酶活性差异造成的;(2)裸斑和高植被覆盖斑块在生长季内均表现为甲烷的汇, 二者生长季甲烷吸收的平均速率分别为 25.4 和 $6.61 \text{ } \mu\text{g CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$; 在坡中和坡顶, 裸斑的甲烷吸收速率显著大于高植被覆盖斑块, 而在坡底, 二者的甲烷吸收速率相近; 土壤湿度是调控高寒草甸甲烷吸收空间变异的主要因素。研究结果深化了裸斑对青藏高原多年冻土区高寒草甸碳交换影响的认识, 可为小流域以及区域尺度碳交换的准确评估提供科学依据。

关键词: 碳交换; 地形; 土壤湿度; 方差分解法; 青藏高原

中图分类号: Q948

文献标志码: A

高纬度和高海拔的多年冻土区储存了约 1700 Pg ($1 \text{ Pg} = 10^{15} \text{ g}$) 碳, 是陆地生态系统碳库的重要组成部分^[1]。生态系统呼吸和甲烷的排放(或吸收)是陆地和大气之间碳交换的重要方式和途径, 二者微小的变化也会对全球气候产生较大的影响。多年冻土分布区生态环境敏感脆弱。受气候变化、人类活动和其它因素的影响, 该地区原生植被群落正经历着退化和破碎化过程, 其中裸斑的形成和扩张是植被退化的重要特征^[2-3]。裸斑的形成加剧了地表的空间异质性, 直接影响原有生态系统的生产力及

其与大气之间的水热交换过程, 从而影响了生态系统呼吸和甲烷交换的过程与强度^[2]。

在丘陵和山区, 坡向和海拔是造成土壤温湿度、植被类型和盖度变化的主要原因^[4]。因此, 不同地形条件下裸斑对原有植被群落生态系统呼吸和甲烷交换的影响可能存在差异。例如, 有研究发现青藏高原不同地形条件下裸斑对高寒草甸生态系统呼吸的影响存在较大差异, 这可能与不同地形条件下水热条件、植被类型和碳氮储量的差异有关^[2]。然而, 目前研究较少关注多年冻土区地形起伏条件下

收稿日期(Received date): 2019-12-02; 改回日期(Accepted date): 2020-03-12

基金项目(Foundation item): 国家自然科学基金项目(41671206); 中国科学院青年创新促进会项目(2018406)。[National Natural Science Foundation of China General Program (41671206); Youth Innovation Promotion Association, CAS (2018406)]

作者简介(Biography): 李阳(1995-), 男, 河北邯郸人, 硕士研究生, 主要研究方向: 寒区生态学。[LI Yang (1995-), male, born in Handai, Hebei province, M. Sc. candidate, research on ecology in cold regions] E-mail: LiYang@imde.ac.cn

* 通讯作者(Corresponding author): 常瑞英(1982-), 男, 内蒙古兴和人, 博士, 副研究员, 主要研究方向: 土壤碳氮循环。[CHANG Ruiying (1982-), male, born in Xinghe, Inner Mongolia, associate professor, research on soil carbon and nitrogen cycle] E-mail: changruiying@imde.ac.cn

裸斑对甲烷通量的影响,这限制了该地区陆—气碳交换的全面和准确评估。

青藏高原是全球中低纬度地区面积最大的多年冻土分布区,在其0~3 m的土壤中储存了约36.6 Pg的碳^[6]。高寒草甸是青藏高原多年冻土区主要的植被类型,约占多年冻土区面积的52.77%^[7]。受气候变化、过度放牧和啮齿类动物活动的影响,青藏高原多年冻土区高寒草甸存在严重的退化过程,裸斑和高植被覆盖斑块的相间分布成为最常见的景观格局^[2,8]。青藏高原地形起伏较大,丘陵和山地占总面积的60.58%^[9]。因此,有必要在青藏高原多年冻土分布的丘陵和山区研究裸斑对高寒草甸生态系统呼吸和甲烷通量的影响,为该区陆—气之间碳交换量的准确评估提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况和试验设计

研究区位于青海省三江源的风火山典型多年冻

土区(92°50′~93°3′E, 34°40′~34°48′N; 4580~4920 m),该区气候为半干旱高原季风气候,常年寒冷干燥,年平均气温为-5.2℃,平均年降水量为328.93 mm。观测年份2017和2018年的平均气温为-4.37℃和-4.8℃,年降水量为330.52 mm和436.67 mm。典型高寒草甸是研究区主要的植被类型,面积约占70%,主要分布于排水较好的坡面上。典型高寒草甸的优势种为小嵩草(*Kobresia pygmaea*)和矮嵩草(*K. humilis*),伴生种为棘豆(*Oxytropis* sp.)、鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina* L.)和矮小火绒草(*Leontopodium himalayanum*)等。此外,在河谷底、湖畔和积水洼地分布着高寒沼泽草甸,面积约占6.3%,优势种为藏嵩草(*K. tibetica*),伴生种包括青藏苔草(*Carex atrofusca*)和棘豆等^[10]。土壤类型为砾质沙壤土(国际制),呈碱性。

本研究在风火山两个山谷内的不同坡向(北坡和南坡)和不同海拔(坡底、坡中和坡顶)上共设置18个原位试验区(图1c)。在每个试验区植被盖度小于5%的裸斑和植被盖度大于80%的高植被覆盖

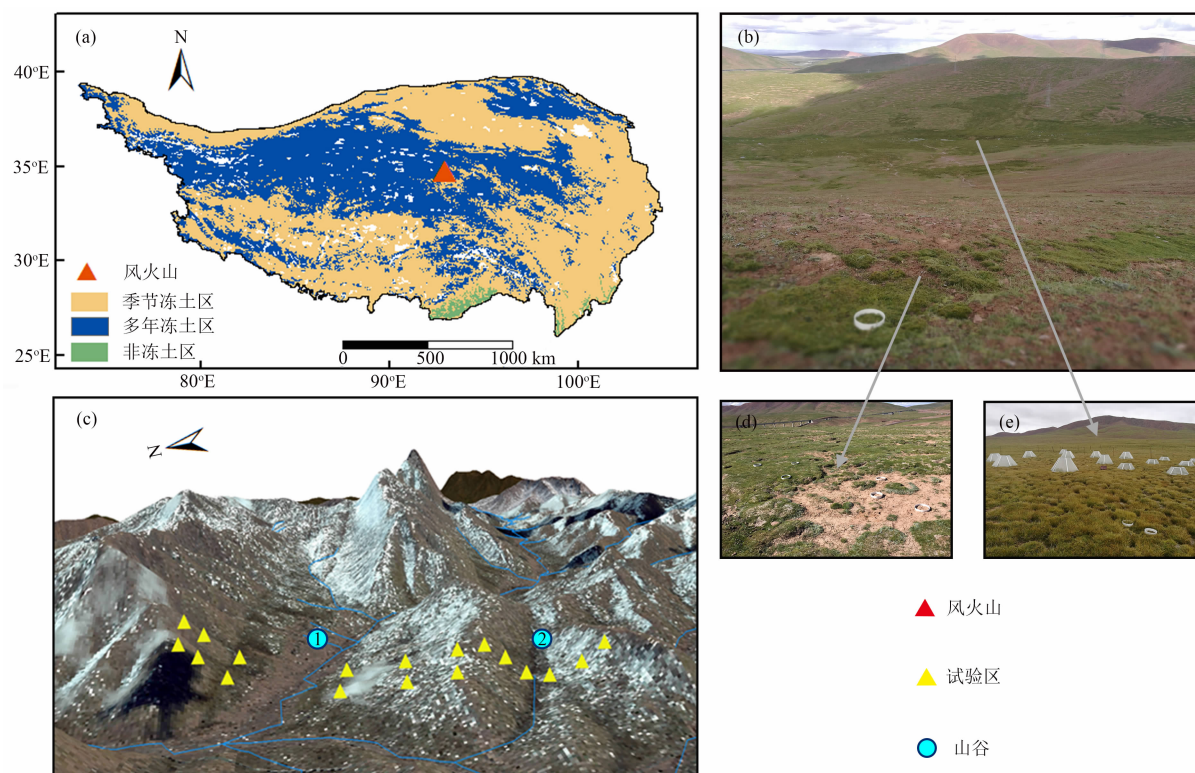


图1 研究区地图: (a) 青藏高原冻土分布图^[11]; (b) 研究区不同地形条件下植被覆盖图;

(c) 试验区布设图; (d) 坡中和坡顶; (e) 坡底

Fig. 1 Map of the study area: (a) distribution of permafrost in the Qinghai-Tibet Plateau, China^[11];

(b) vegetation coverage map in the study area under different terrain conditions; (c) distribution map of experimental areas;

(d) middle and upper of the slopes; (e) bottom of the slopes

斑块上各设置 3 个重复的 PVC 环,用以定期测定二者的生态系统呼吸和甲烷通量。因此,同一地形条件(同一坡向和海拔)下有 3 个重复的试验区,并且每个试验区的裸斑和高植被覆盖斑块上各有 3 个重复。试验区海拔高度间于 4745 ~ 4875 m。不同地形条件下的裸斑和高植被覆盖斑块的土壤水热条件以及面积比例存在差异(表 1)。

1.2 生态系统呼吸和甲烷通量的测定

生态系统呼吸和甲烷通量使用便携式二氧化碳和甲烷分析仪(Li-UGGA,美国理加联合公司)进行测定。2017 年 6 月初,在每一个试验区的裸斑和高植被覆盖斑块上分别随机插入 3 个 PVC 环(直径 20.3 cm,高 10 cm,露出地表 4 cm)。2017 和 2018 年 6 月到 10 月(生长季)期间大约每隔 30 d,尽量选择晴天,在上午 10:00 ~ 11:30(北京时间)进行测定以代表一天的平均值。每次测定选取一个坡面上 3 个不同海拔的试验区,一个星期之内完成分布在两个山谷内不同地形条件试验区的一次测定。同时,利用 Li-UGGA 自带的传感器测定 PVC 环旁土壤表层 5 cm 的温湿度。

1.3 土壤和植被样品采集与分析

2018 年 8 月,使用直径 3 cm 的土钻在每个试验区的裸斑和高植被覆盖斑块分别随机采集 3 钻 0 ~ 10 cm 土壤样品,并分别混合成一份样品。所有土壤样品过 2 mm 筛后分为 2 份,一份自然风干,一

份冷藏于 4 ℃ 的冰箱。自然风干的样品用来测量土壤有机碳和土壤 pH。冷藏的土样用来测定土壤蔗糖酶活性、微生物量碳、溶解性有机碳、溶解性全氮、铵态氮和硝态氮含量。风干土样研磨过 0.15 mm 筛后,通过 HCl 去除无机碳,再利用元素分析仪(Elementar, Vario TOC, Germany)测定土壤有机碳含量;利用 pH 计(PS-3S)测定土壤 pH。土壤蔗糖酶活性采用比色法测定^[12]。微生物量碳采用氯仿熏蒸法提取^[13],未熏蒸组中有机碳和全氮含量为溶解性有机碳和溶解性全氮含量。铵态氮和硝态氮含量采用 50 ml 的 1 mol 的 KCl 溶液混合 10 g 鲜土离心震荡 60 分钟后使用流动分析仪测定^[14]。

2018 年 9 月初,对试验区植物生物量进行采集。地上的植物生物量采用收割法测定,在每个样方框(50 cm × 50 cm)内齐地面剪草,每个试验区的裸斑和高植被覆盖斑块上分别设置 2 个重复样方。地下植物生物量通过根钻法采集,使用直径 5 cm 的根钻在每个样方框内沿 0 ~ 10 cm, 10 ~ 20 cm, 20 ~ 30 cm 和 30 ~ 40 cm 分层取样。地上植物样和地下根系样放置烘箱,在 60 ℃ 烘 48 h 至恒重。

1.4 数据分析

采用混合线性模型(R lme 4 包)对不同地形条件下裸斑和高植被覆盖斑块的生态系统呼吸和甲烷通量进行比较,在混合线性模型中把植被覆盖类型、坡向和坡位作为固定因子,把每一个 PVC 环(重复)

表 1 不同地形条件下试验区概况 ($n=3$, 平均值 ± 标准标准误差)

Tab. 1 Overview of the experimental areas under different terrain conditions ($n=3$, mean ± SE)

坡向	坡位	海拔/m	植被覆盖	土壤温度/℃	土壤湿度/%	面积占比/%
北坡	坡底	4745	高植被覆盖	7.86 ± 0.02a	39.38 ± 1.63a	约 85
			裸斑	8.24 ± 0.12b	33.67 ± 2.37a	约 10
	坡中	4810	高植被覆盖	7.43 ± 0.05a	30.17 ± 0.60a	约 60
			裸斑	7.97 ± 0.10b	21.24 ± 0.21b	约 25
	坡顶	4875	高植被覆盖	7.18 ± 0.31a	26.26 ± 2.43a	约 50
			裸斑	7.09 ± 0.16a	19.19 ± 0.62b	约 35
南坡	坡底	4745	高植被覆盖	8.14 ± 0.03a	44.64 ± 1.65a	约 90
			裸斑	8.47 ± 0.13a	42.16 ± 4.14a	约 10
	坡中	4810	高植被覆盖	8.02 ± 0.01a	26.33 ± 0.77a	约 50
			裸斑	8.49 ± 0.08b	17.97 ± 2.03b	约 35
	坡顶	4875	高植被覆盖	7.71 ± 0.01a	24.52 ± 1.29a	约 35
			裸斑	7.90 ± 0.31a	18.05 ± 0.57b	约 45

注:土壤温度和土壤湿度为生长季平均的土壤温度和湿度,土壤湿度指土壤体积分含水率;不同小写字母表示同一地形条件的裸斑和高植被覆盖斑块之间该指标的差异显著($P < 0.05$)。

和采样日期作为随机因子。使用线性回归来量化生态系统呼吸与驱动因子的关系。采用回归分析(线性回归、指数回归、对数回归、多项式回归)来阐明甲烷通量与驱动因子的关系,选择 AIC (Akaike Information Criterion) 较小的作为拟合方程。采用单因素方差分析比较相同地形条件下裸斑和高植被覆盖斑块的土壤温湿度差异;通过成对 t 检验比较裸斑和高植被覆盖斑块之间土壤理化性质和植被的差异。为了更好的阐明不同驱动因子对生态系统呼吸空间变化的影响,将其划分为土壤因子(土壤湿度、土壤 pH、土壤有机碳和土壤溶解性有机碳)、微生物因子(微生物量碳和蔗糖酶活性)和植物因子(植物生物量)三类,并采用方差分解法(R vegan 包)来量化三者对生态系统呼吸的作用^[15-16]。若一组因子的解释方差为负值代表其对生态系统呼吸的解释为 0,这表明解释变量比随机正态变量对生态系统呼吸解释更少。分析和作图均采用 R 语言完成。

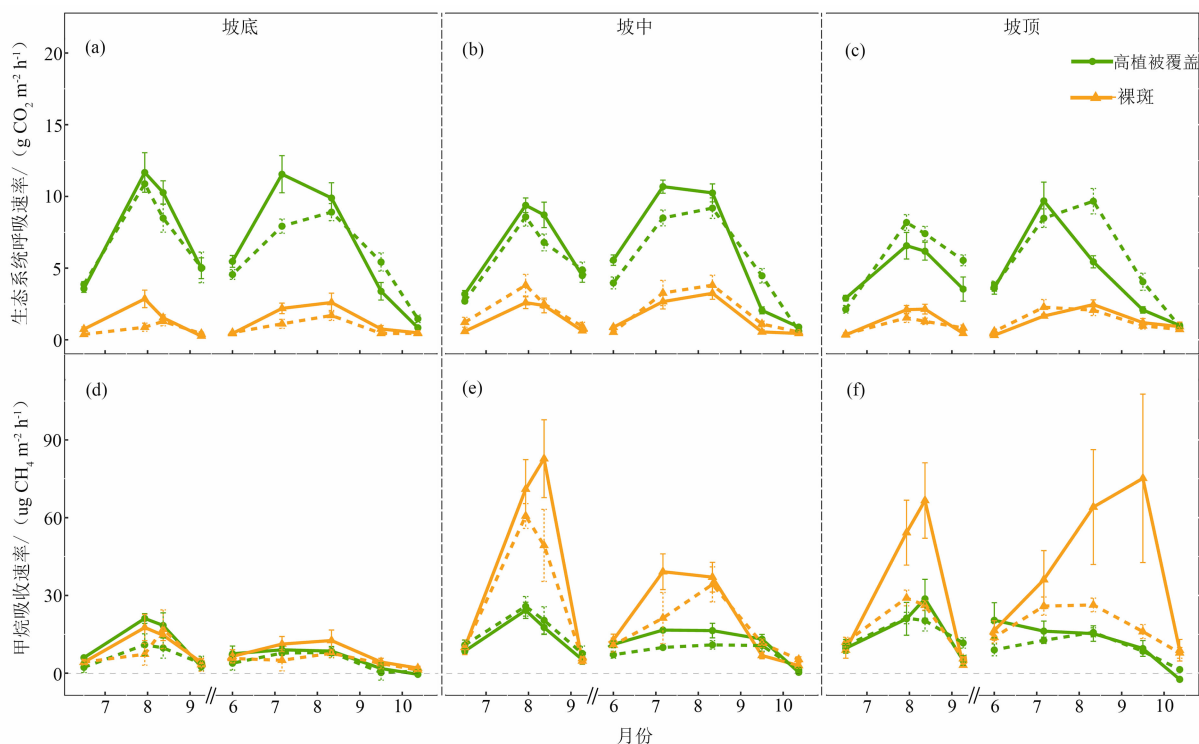
2 研究结果

2.1 裸斑对高寒草甸生态系统呼吸的影响

裸斑和高植被覆盖斑块生态系统呼吸的季节

动态相似:从生长季初期(6月)至生长季旺期(7月和8月)呈增加趋势,并达到一年最大值,此后至生长季末期(9月和10月)呈下降趋势(图 2a-c)。裸斑对高寒草甸生态系统呼吸的影响具有季节性差异,在生长季末期(10月),裸斑对高寒草甸生态系统呼吸的影响较弱(图 2a-c)。裸斑和高植被覆盖斑块生态系统呼吸的平均速率分别为 2.26 和 $6.17 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, 范围分别为 $1.12 \sim 3.59 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 和 $4.80 \sim 7.32 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 。在不同地形条件下,裸斑均显著减小了高寒草甸的生态系统呼吸(图 3a-b, $P < 0.01$)。

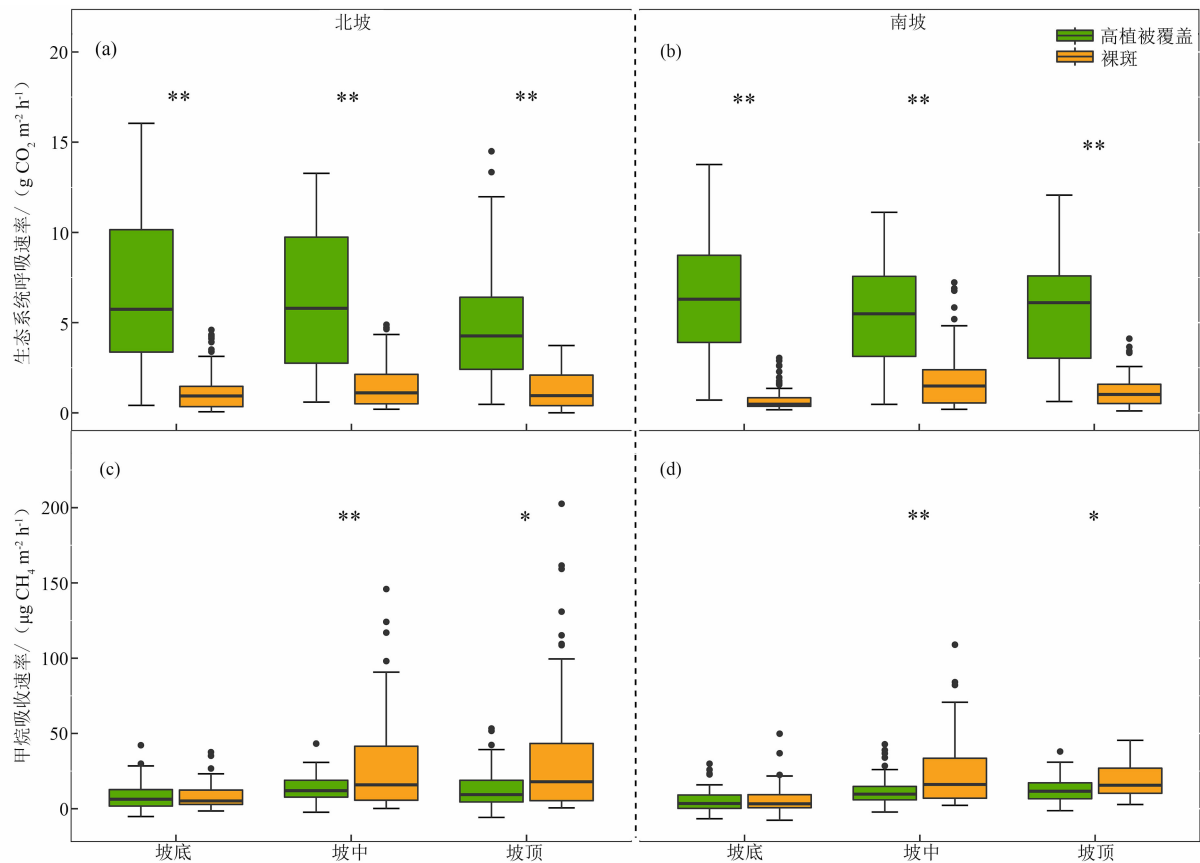
每个试验区生长季平均的生态系统呼吸随土壤湿度、土壤有机碳、溶解性有机碳、微生物量碳、蔗糖酶活性和植物生物量的增加而增加,随土壤 pH 增加而降低(图 4)。裸斑土壤中的有机碳含量、溶解性有机碳含量、微生物量碳、蔗糖酶活性和植物生物量均显著小于高植被覆盖斑块(图 4d-h),而裸斑的土壤 pH 却显著大于高植被覆盖斑块(图 4c)。方差分解的结果表明土壤因子、微生物因子和植物生物量可以解释高寒草甸(裸斑和高植被覆盖斑块)生态系统呼吸 88.82% 的空间变异性



注:实线表示北坡,虚线表示南坡。The solid lines indicate the northerly slope, and the dotted lines indicate the southerly slope.

图2 裸斑和高植被覆盖斑块生态系统呼吸和甲烷吸收的动态变化规律

Fig. 2 Dynamics variation of ecosystem respiration and methane uptake in bare patches and high vegetation coverage patches



注: ** 代表裸斑和高植被覆盖斑块之间差异极显著 $P < 0.01$; * 代表差异显著 $0.01 < P < 0.05$ 。

** represents extremely significant difference $P < 0.01$; * represents significant difference $0.01 < P < 0.05$.

图3 不同地形条件下裸斑和高植被覆盖斑块生态系统呼吸及甲烷吸收的空间模式

Fig. 3 Spatial patterns of ecosystem respiration and methane uptake in bare patches and high vegetation coverage patches under different terrain conditions

(图5)。其中,微生物因子是控制生态系统呼吸空间变化的最主要因素,解释了其空间变异的88.92% (B + BC + AB + ABC),土壤因子次之(解释了76.36%的变异,A + AB + AC + ABC),植物生物量解释相对较少(57.05%, C + AC + BC + ABC)。土壤因子和植物生物量的独立作用(A和C)对生态系统呼吸变化的解释很小,然而土壤因子、微生物因子和植物生物量三者的交互作用对生态系统呼吸影响较大(57.72%, ABC)。

2.2 裸斑对高寒草甸甲烷吸收的影响

高寒草甸的裸斑和高植被覆盖斑块均表现为甲烷汇,其季节规律与生态系统呼吸类似:生长季旺期的甲烷吸收速率最高,生长季初期和末期甲烷吸收速率较低(图2d-f)。裸斑和高植被覆盖斑块生长季的甲烷吸收平均速率分别为25.4和6.61 $\mu\text{g CH}_4 \text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$,范围分别为7.32 ~ 54.31 $\mu\text{g CH}_4 \text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$ 和1.6 ~ 10.48 $\mu\text{g CH}_4 \text{m}^{-2} \text{h}^{-1}$ 。在不

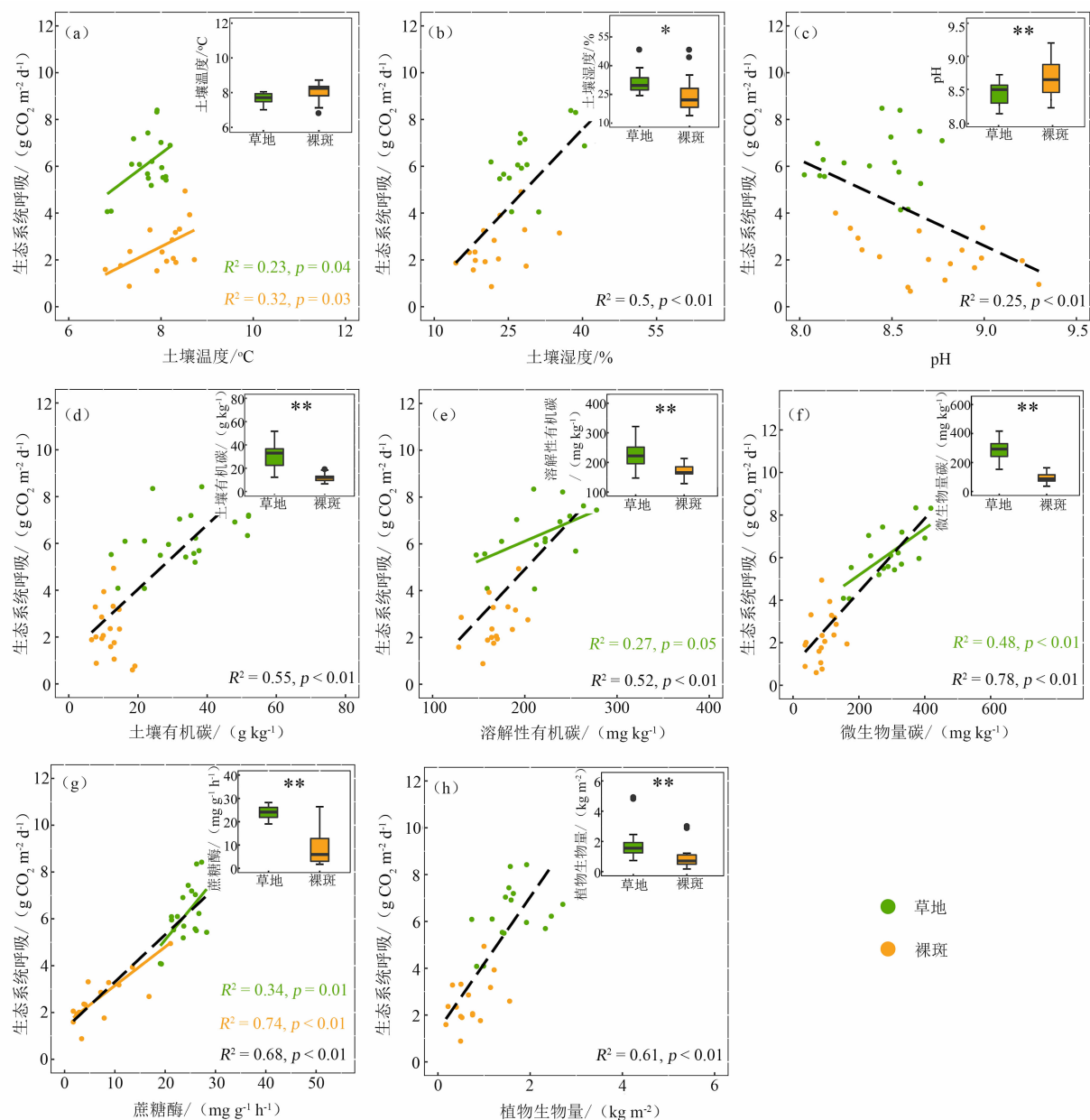
同坡位裸斑对高寒草甸甲烷吸收的影响不同,在坡底,裸斑与高植被覆盖斑块甲烷吸收速率相近;而在坡中和坡顶,裸斑的甲烷吸收速率显著大于高植被覆盖斑块(图3c和d)。

通过回归分析得到裸斑与高植被覆盖斑块土壤湿度及植物生物量的不同是造成二者甲烷吸收差异的主要原因,裸斑的土壤湿度和植物生物量均显著小于高植被覆盖斑块(图6a和b)。不同地形条件下裸斑的甲烷吸收速率与土壤湿度和植物生物量呈负相关(图6a和b),而与土壤硝态氮和溶解性全氮含量呈正相关(图6d和e)。

3 讨论

3.1 生态系统呼吸

裸斑显著减小了高寒草甸的生态系统呼吸(图3a和b),这与青藏高原疏勒河及当雄高寒草地的



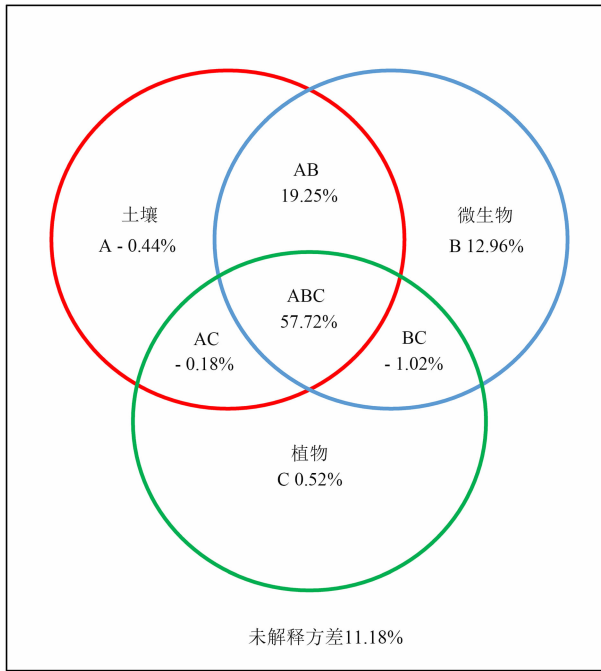
注:黑色虚线表示综合考虑裸斑和高植被覆盖斑块时生态系统呼吸与驱动因子显著相关;绿色实线表示高植被覆盖斑块生态系统呼吸与驱动因子显著相关;黄色实线表示裸斑的生态系统呼吸与驱动因子显著相关;无显著关系的,未在图中标出。在小图中,**代表裸斑和高植被覆盖斑块之间差异极显著 $P < 0.01$; * 代表差异显著 $0.01 < P < 0.05$ 。The black dotted lines indicate that the ecosystem respiration is significantly related to the driving factors when the bare patches and high vegetation coverage patches are not distinguished; the green solid lines indicate that ecosystem respiration of high vegetation coverage patches is significantly related to the driving factors; the yellow solid lines indicate that ecosystem respiration of bare patches is significantly related to driving factors; If there is no significant relationship, not mark in the figure. In the inset panel, ** represents extremely significant difference $P < 0.01$; * represents significant difference $0.01 < P < 0.05$.

图4 试验区生长季平均的生态系统呼吸速率和影响因素的线性分析

Fig. 4 Linear analysis of the average ecosystem respiration rate of the growing season and influencing factors at the experimental areas

研究结果一致^[5, 17]。裸斑和高植被覆盖斑块生态系统呼吸的差别与二者的土壤环境、微生物因子和植物生物量的差异密切相关(图4)。大量研究表明土壤温度和湿度是影响生态系统呼吸的两个重要环

境因子^[18-19]。裸斑较低的土壤湿度(比高植被覆盖斑块低18%~42%)可能是抑制其生态系统呼吸的重要因素,因为较少的土壤水分不利于底物的扩散,降低了胞外酶活性(裸斑的蔗糖酶活性显著低



注:生态系统呼吸空间变化与土壤、微生物和植物因子有关。土壤因子包括土壤湿度、土壤 pH、土壤有机碳和土壤溶解性有机碳;微生物因子包括微生物量碳、蔗糖酶;植物因子为植被生物量。变量差分为 8 个部分:土壤因子的独立作用(A);微生物因子的独立作用(B);植物因子的独立作用(C);土壤和微生物的共同作用(AB);土壤和植物的共同作用(AC);微生物和植物的共同作用(BC);土壤、微生物和植物共同作用(ABC);和未解释的方差。Variation in the R_e is explained by three groups of explanatory variables: soil, microbe, and plant. Soil includes the soil moisture, soil pH, soil organic carbon and soil dissolved organic carbon; microbe includes microbial biomass carbon and saccharase; plant refers to the plant biomass. The variation partitioning analysis result in eight fractions: the independent effect of soil (A); the independent effect of microbe (B); the independent effect of plant (C); the interactive effects of soil and microbe (AB), soil and plant (AC), micorobe and plant (BC), and the three groups of explanatory variables (ABC); and unexplained variation.

图 5 生态系统呼吸的方差分解

Fig. 5 Variation partitioning analyses for ecosystem respiration

于高植被覆盖斑块),从而影响生态系统呼吸^[20-21](图 4b)。然而,裸斑和高植被覆盖斑块的土壤温度之间并没有显著差异,因此土壤温度可能不是造成二者生态系统呼吸差异的主要原因(图 4a)。风火山土壤呈碱性,而且裸斑土壤的 pH 显著大于高植被覆盖斑块(图 4c)。有研究发现土壤 pH 大于 7 时,生态系统呼吸和土壤 pH 呈负相关^[22],所以较高的土壤 pH 可能是造成裸斑生态系统呼吸低于高植被覆盖斑块的原因之一。此外,有研究表明土壤有机碳和溶解性有机碳作为重要的碳底物,与生态系统呼吸密切相

关^[23]。因此,裸斑较低的土壤有机碳和溶解性有机碳含量也是抑制其生态系统呼吸的重要因素(图 4d 和 e)。

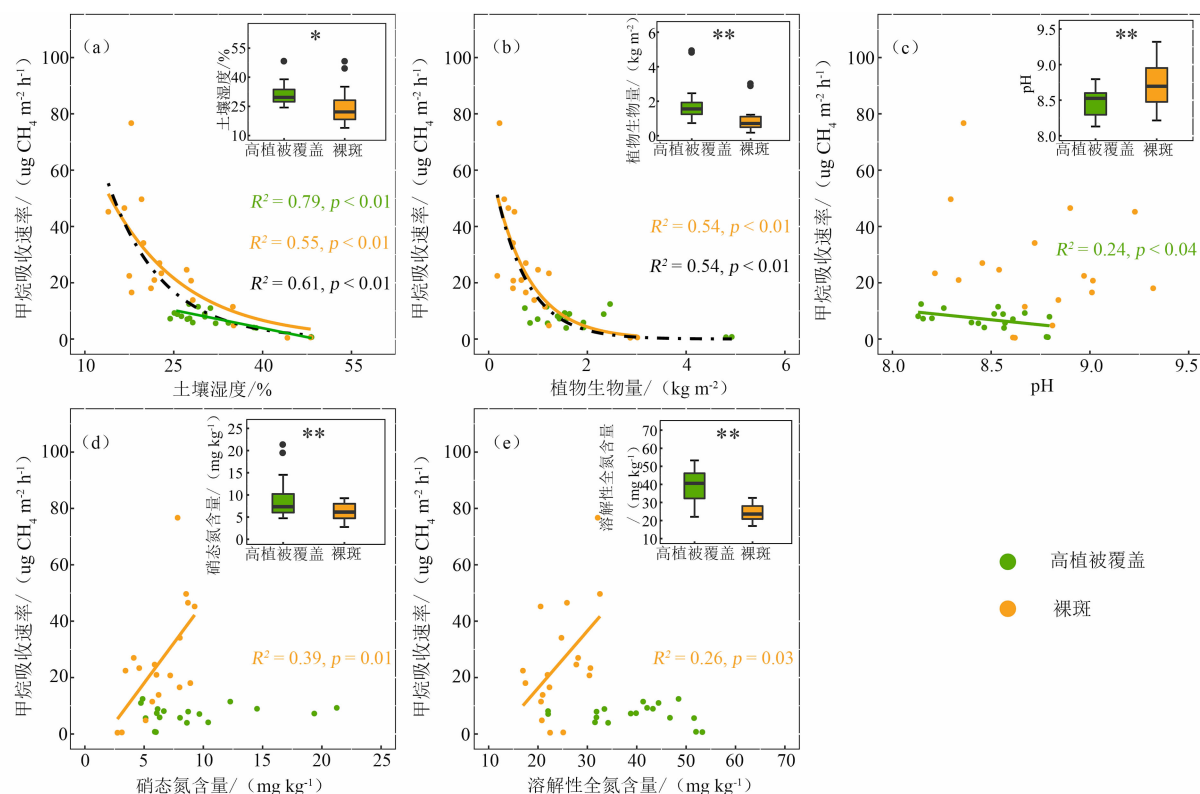
微生物因子的差异是造成裸斑生态系统呼吸较低的另一个重要因素。微生物量碳可以反映土壤养分的有效性和微生物的活性,也可以反映生态系统呼吸的潜在速率^[24-25]。土壤酶主要来自于土壤微生物的胞外分泌物,是有机质分解和矿化的重要中介物质,蔗糖酶的活性可直接反映土壤中的碳的转化与呼吸强度^[26]。裸斑较低的微生物量碳和蔗糖酶活性,表明其异养呼吸速率较低。同时,裸斑较少的地上和地下的植物生物量降低了其自养呼吸速率。因此,裸斑较低的生态系统呼吸速率与其较少的微生物量和植物生物量相关(图 4f-h)。

裸斑地表缺少植被层(地上植物和地下根系)的覆盖,不仅加剧了土壤表面水分的损失,也使其土壤温度的日变化和年变化更剧烈^[2, 27]。裸斑较少的植物生物量,一方面造成较少的凋落物归还土壤,另一方面加剧了侵蚀(风蚀和水蚀)对土壤的影响,因此裸斑土壤中有有机碳和溶解性有机碳含量较低。较少的土壤水分、较大的土壤 pH 和较少的底物供应导致裸斑土壤中微生物量碳和蔗糖酶的活性较低。这表明土壤因子、微生物因子和植物生物量三者之间是相互关联,共同驱动了生态系统呼吸的空间变化(57.72%, ABC)(图 5)。微生物因子对高寒草甸生态系统空间变化的解释性最强(88.92%),这表明裸斑较少的微生物量碳和蔗糖酶活性是造成其生态系统呼吸较低的主要原因(图 5)。

3.2 甲烷吸收

研究区裸斑生长季平均的甲烷吸收速率大于高植被覆盖斑块,这与青藏高原海北高寒草甸站的研究结果相近^[28-30]。裸斑较高的甲烷吸收速率与其较少的土壤湿度和植物生物量有关(图 6a 和 b)。土壤湿度对甲烷吸收的作用主要是通过影响土壤通透性和甲烷氧化菌活性^[31]。裸斑较少的土壤水分会增加土壤和大气之间的通透性,提高土壤中氧气含量,从而促进甲烷氧化菌的数量和活性,增加甲烷吸收速率^[31]。在青藏高原纳木错高寒草地生态系统,有研究通过对比高寒沼泽草甸、典型高寒草甸和高寒草原的甲烷通量,发现随着土壤湿度的降低,甲烷吸收逐渐增加^[31-32]。

此外,植物在调控生态系统的甲烷通量中也发



注:黑色虚线表示综合考虑裸斑和高植被覆盖斑块时甲烷吸收与驱动因子显著相关;绿色实线表示高植被覆盖斑块的甲烷吸收呼吸与驱动因子显著相关;黄色实线表示裸斑的甲烷吸收与驱动因子显著相关;无显著关系的,未在图中标出。在小图中,**代表裸斑和高植被覆盖斑块之间差异极显著 $P < 0.01$; *代表差异显著 $0.01 < P < 0.05$ 。The black dotted lines indicate that the CH_4 uptake is significantly related to the driving factors when the bare patches and high vegetation coverage patches not are distinguished; the green solid lines indicate that CH_4 uptake of high vegetation coverage patches is significantly related to the driving factors; the yellow solid lines indicate that CH_4 uptake of bare patches is significantly related to driving factors; If there is no significant relationship, not mark in the figure. In the inset panel, ** represents extremely significant difference $P < 0.01$; * represents significant difference $0.01 < P < 0.05$

图6 试验区生长季平均的甲烷吸收速率与影响因素的回归分析

Fig. 6 Regression analysis of average methane uptake rate of the growing seasons and influencing factors at the experimental areas

挥着重要作用,但对其机制的认识仍存在较大不足。有研究认为,裸斑与高植被覆盖斑块甲烷吸收的差异主要是高寒草地植被层释放甲烷造成的^[28]。尽管植物可以通过维管束将土壤深层(厌氧环境下)的甲烷运输到大气^[33],但除高寒沼泽草甸外高寒草地的土壤湿度较低,目前仍未发现高寒草地的植被层可以通过其通气组织将深层甲烷运输到大气的证据。与此相反,其它的研究则认为裸斑和高植被覆盖斑块甲烷通量的差异主要是受植被层对土壤温湿度的间接影响,而不是植物直接释放甲烷导致的^[29]。

不同地形条件下裸斑对高寒草甸甲烷吸收的影响不同(图3d和e),这可能是由于不同地形条件下裸斑和高植被覆盖斑块土壤湿度的差异性不同。坡底裸斑和高植被覆盖斑块的土壤湿度没有显著差

异,二者的甲烷吸收速率相近(表1)。而在坡中和坡顶,裸斑的土壤湿度显著小于高植被覆盖斑块,因而造成裸斑的甲烷吸收速率显著大于高植被覆盖斑块。

裸斑的甲烷吸收速率与土壤中硝态氮和溶解性全氮含量显著正相关,这可能是因为青藏高原的高寒生态系统存在氮限制,尤其是在土壤氮含量更低的裸斑,氮素供给的增加提高了甲烷氧化菌的活性进而促进了甲烷吸收的速率^[34-36](图6d和e)。在青藏高原高寒草地的氮添加试验以及全球草地生态系统甲烷吸收对氮添加的meta分析的结果表明,草地生态系统的甲烷吸收速率与氮添加量具有单峰曲线的关系,在氮添加量较低时,草地生态系统的甲烷吸收呈增加趋势^[14]。

4 结论

通过对青藏高原多年冻土区高寒草甸中裸斑和高植被覆盖斑块生态系统呼吸及甲烷通量的对比研究,可得出如下结论:

(1)裸斑和高植被覆盖斑块生长季生态系统呼吸的平均速率分别为 2.26 和 $6.17 \text{ g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ 。裸斑显著减少了高寒草甸的生态系统呼吸,这主要由于裸斑降低了高寒草甸的微生物活性。因此,在研究青藏高原多年冻土区高寒草甸的生态系统呼吸时,应考虑裸斑对陆—气之间二氧化碳交换的影响。

(2)裸斑和高植被覆盖斑块生长季甲烷吸收的平均速率分别为 25.4 和 $6.61 \text{ } \mu\text{g CH}_4 \text{ m}^{-2} \text{ h}^{-1}$;在不同坡位,裸斑对高寒草甸甲烷吸收的影响不同。水分是调控甲烷吸收空间变异以及裸斑对高寒草甸影响的主要因素。因此,在评估多年冻土区高寒草甸甲烷吸收时,不能忽视裸斑以及土壤水分变化对甲烷吸收的影响。

参考文献 (References)

- [1] SCHUUR E A G, MCGUIRE A D, SCHÄDEL C, et al. Climate change and the permafrost carbon feedback [J]. *Nature*, 2015, **520** (7546): 171–179.
- [2] YU Qin, YI Shuhua, DING Yongjian, et al. Effects of small-scale patchiness of alpine grassland on ecosystem carbon and nitrogen accumulation and estimation in northeastern Qinghai–Tibetan Plateau [J]. *Geoderma*, 2018, **318**: 52–63.
- [3] CHE Rongxiao, WANG Yanfen, LI Kexin, et al. Degraded patch formation significantly changed microbial community composition in alpine meadow soils [J]. *Soil and Tillage Research*, 2019, **195**: 104426.
- [4] WANG Genxu, LIU Guangsheng, LI Chunjie, et al. The variability of soil thermal and hydrological dynamics with vegetation cover in a permafrost region [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2012, **162–163**: 44–57.
- [5] YU Qin, YI Shuhua, DING Yongjian, et al. Effect of plateau pika disturbance and patchiness on ecosystem carbon emissions in alpine meadow in the northeastern part of Qinghai–Tibetan Plateau [J]. *Biogeosciences*, 2019, **16** (6): 1097–1109.
- [6] DING Jinzhi, WANG Tao, PIAO Shilong, et al. The paleoclimatic footprint in the soil carbon stock of the Tibetan permafrost region [J]. *Nature Communications*, 2019, **10**: 4195.
- [7] WANG Zhiwei, WANG Qian, ZHAO Lin, et al. Mapping the vegetation distribution of the permafrost zone on the Qinghai–Tibet Plateau [J]. *Journal of Mountain Science*, 2016, **13**(6): 1035–1046.
- [8] WANG Zhaoqi, ZHANG Yanzhen, YUE Yang, et al. Quantitative assess the driving forces on the grassland degradation in the Qinghai–Tibet Plateau, in China [J]. *Ecological Informatics*, 2016, **33**: 32–44.
- [9] 曹伟超,陶和平,孔博,等. 青藏高原地貌形态总体特征的 GIS 识别分析[J]. *水土保持通报*, 2011, **31**(4): 163–167. [CAO Weichao, TAO Heping, KONG Bo, et al. Recognition of General Topographic Features in Qinghai–Tibet Plateau Based on GIS [J]. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2011, **31**(4): 163–167.
- [10] LI Na, WANG Genxu, YANG Yan, et al. Plant production, and carbon and nitrogen source pools, are strongly intensified by experimental warming in alpine ecosystems in the Qinghai–Tibet Plateau [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, **43**(5): 942–953.
- [11] ZOU Defu, ZHAO Lin, SHENG Yu, et al. A new map of permafrost distribution on the Tibetan Plateau [J]. *The Cryosphere*, 2017, **11**(6): 2527–2542.
- [12] 关松荫,张德生,张志明. 土壤酶及其研究方法[M]. 北京:农业出版社,1986: 291–294. [GUAN Songyin, ZHANG Desheng, ZHANG Zhiming. *Soil enzymes and their research methods* [M]. Beijing: Agriculture Press, 1986: 291–294]
- [13] WU J, JOERGENSEN R G, POMMERENING B, et al. Measurement of soil microbial biomass by fumigation extraction – an automated procedure [J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 1990, **22**(8): 1167–1169.
- [14] PENG Yunfeng, WANG Guanqin, FEI Li, et al. Unimodal response of Soil methane consumption to increasing Nitrogen additions [J]. *Environmental Science & Technology*, 2019, **53** (8): 4150–4160.
- [15] YANG Guibiao, PENG Yunfeng, MARUSHCHAK M E, et al. Magnitude and pathways of increased nitrous oxide emissions from uplands following permafrost thaw [J]. *Environmental Science & Technology*, 2018, **52**(16): 9162–9169.
- [16] KAI Fang, QIN Shuqi, CHEN Lei, et al. Al/Fe Mineral Controls on Soil Organic Carbon Stock Across Tibetan Alpinegrasslands [J]. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 2019, **124**(2): 247–259
- [17] ZHAO Jingxue, TIAN Lihua, WEI Haixia, et al. Impact of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) burrowing-induced microtopography on ecosystem respiration of the alpine meadow and steppe on the Tibetan plateau [J]. *Plant and Soil*, 2019. DOI: 10.1007/s11104-019-04122-w.
- [18] LIN Xingwu, ZHANG Zhenhua, WANG Shiping, et al. Response of ecosystem respiration to warming and grazing during the growing seasons in the alpine meadow on the Tibetan plateau [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, **151**(7): 792–802.
- [19] DING Jinzhi, CHEN Lei, ZHANG Beibei, et al. Linking temperature sensitivity of soil CO₂ release to substrate,

- environmental, and microbial properties across alpine ecosystems [J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2016, **30**(9): 1310–1323.
- [20] LINN D M, DORAN J W. Effect of water-filled pore-space on carbon-dioxide and nitrous-oxide production in tilled and nontilled soils [J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1984, **48**(6): 1267–1272.
- [21] YUSTE J C, JANSSENS I A, CARRARA A, et al. Interactive effects of temperature and precipitation on soil respiration in a temperate maritime pine forest [J]. *Tree Physiology*, 2003, **23**(18): 1263–1270.
- [22] KOWALENKO C G, IVARSON K C, CAMERON D R. Effect of moisture content, temperature and nitrogen fertilization on carbon dioxide evolution from field soils [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 1978, **10**(5): 417–423.
- [23] CHEN Xiaopeng, WANG Genxu, ZHANG Tao, et al. Effects of warming and nitrogen fertilization on GHG flux in an alpine swamp meadow of a permafrost region [J]. *Science of The Total Environment*, 2017, 601–602: 1389–1399.
- [24] DORAN J W, JONES A J, RICE C W et al. Role of microbial biomass carbon and nitrogen in soil quality [J]. *Methods For Assessing Soil Quality*, 1997, **49**: 203–215.
- [25] BOND-LAMBERTY B, VANESSA L B, MIN Chen, et al. Globally rising soil heterotrophic respiration over recent decades [J]. *Nature*, 2018, **560**(7716): 80–83.
- [26] BURNS R G, DEFOREST J L, MARXSEN J, et al. Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, **58**: 216–234.
- [27] Ma Y J, Wu Y N, Liu W L, et al. Microclimate response of soil to plateau pika's disturbance in the northeast Qinghai–Tibet Plateau [J]. *European Journal of Soil Science*, 2018, **69**(2): 232–244.
- [28] CAO Guangmin, XU Xinglian, LONG Ruijun, et al. Methane emissions by alpine plant communities in the Qinghai–Tibet Plateau [J]. *Biology Letters*, 2008, **4**(6): 681–684.
- [29] WANG Shiping, YANG Xiaoxia, LIN Xingwu, et al. Methane emission by plant communities in an alpine meadow on the Qinghai–Tibetan Plateau: a new experimental study of alpine meadows and oat pasture [J]. *Biology Letters*, 2009, **5**(4): 535–538.
- [30] 郭小伟, 杜岩功, 李以康, 等. 高寒草甸植被层对于草地甲烷通量的影响 [J]. *水土保持研究*, 2015, **22**(1): 146–152. [GUO Xiaowei, DU Yangong, LI Yikang et al. Effects of vegetation layers on methane flux in alpine meadow on the Tibetan Plateau [J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2015, **22**(1): 146–152]
- [31] DA Wei, XU Ri, TARCHEN T, et al. Considerable methane uptake by alpine grasslands despite the cold climate: in situ measurements on the central Tibetan Plateau, 2008–2013 [J]. *Global Change Biology*, 2015, **21**(2): 777–788.
- [32] DA Wei, XU Ri, TARCHEN T, et al. Revisiting the role of CH₄ emissions from alpine wetlands on the Tibetan Plateau: Evidence from two in situ measurements at 4758 and 4320m above sea level [J]. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, 2015, **120**(9): 1741–1750.
- [33] NISBET R E R, FISHER R, NIMMO R H, et al. Emission of methane from plants [J]. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2009, **276**(1660): 1347–1354.
- [34] KOU Yongping, LI Jiaobao, WANG Yansu, et al. Scale-dependent key drivers controlling methane oxidation potential in Chinese grassland soils [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, **111**: 104–114.
- [35] BODELIER P E, HENDRIKUS J L. Nitrogen as a regulatory factor of methane oxidation in soils and sediments [J]. *FEMS Microbiology Ecology*, 2004, **47**(3): 265–277.
- [36] BODELIER P E, ROSLEV P, HENCKEL T, et al. Stimulation by ammonium-based fertilizers of methane oxidation in soil around rice roots [J]. *Nature*, 2000, **403**(6768): 421–424.

Effects of Bare Patches on Ecosystem Respiration and Methane Uptake of Alpine Meadow in a Permafrost Region of the Qinghai–Tibet Plateau

LI Yang^{1,2}, WANG Genxu¹, RUI Pengfei³, YANG Yi^{1,2}, CHANG Ruiying^{1*}

(1. Key Laboratory of Mountain Surface Processes and Ecological Regulation, Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3. Beiluhe Observation and Research Station on Frozen Soil Engineering and Environment in Qinghai–Tibet Plateau, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China)

Abstract: It is of great significance to study the effects of bare patches on ecosystem respiration (Re) and methane

(CH₄) flux of alpine meadow in the Qinghai – Tibet Plateau for accurate assessment of small watershed and regional scale carbon exchange. In this paper, the bare patches and high vegetation coverage patches in an alpine meadow on the Mountain Fenghuo were studied, and the effect of bare patches on the Re and CH₄ flux in alpine meadow by comparing the difference in Re and CH₄ flux between bare patches and high vegetation coverage patches different terrain conditions (different slope aspects and elevations). The results showed that: (1) The bare patches significantly reduced Re in alpine meadow, and the average Re rates of bare patches and high vegetation coverage patches were 2.26 and 6.17 g CO₂m⁻² d⁻¹ during the growing seasons, which was mainly caused the difference in their microbial biomass carbon and saccharase activity. (2) During the growing season, both the bare patches and high vegetation coverage patches functioned as CH₄sinks, and the average CH₄ uptake rates of two were 25.4 and 6.61 μg m⁻² h⁻¹, respectively. The CH₄ uptake rate of bare patches was significantly greater than that of high vegetation coverage patches at the middle and upper of the slopes, but their CH₄ uptake rate were similar at the bottom of the slopes. Soil moisture was the main factor regulating the spatial variation of CH₄ uptake in alpine meadow. These results deepened the understanding of the impact of bare patches on carbon exchange in alpine meadow on the region, and provided scientific basis for accurate assessment of carbon exchange in small watershed and regional scale.

Key words: carbon exchange; terrain; soil moisture; variation partitioning analysis; the Qinghai – Tibet Plateau