

青藏高原高寒草地植物光合与土壤呼吸研究进展

田玉强*, 高琼, 张智才, 张勇, 朱锴

北京师范大学资源学院/地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京 100875

摘要: 青藏高原是全球变化研究的热点地区之一, 而高寒草地碳过程研究一直都是全球变化研究中的重要课题。简要综述了近年来青藏高原高寒草地的重要碳过程-植物光合与土壤呼吸的研究进展和不足, 并展望未来的研究热点。主要包括高寒草地植物叶片光合生理特征及其对强太阳辐射、低 CO_2 分压、低温等高寒生境特征的适应, 植物群落光合生理特征, 植物生产力与植被碳库状况; 高寒草地土壤呼吸日变化与季节变化特征及其影响因子分析, 土壤有机碳 (SOC) 储量及其周转研究等。目前高寒草地的植物光合生理研究多基于叶片水平, 群落和生态系统水平研究较少; 已有的土壤呼吸研究多为对总土壤呼吸的研究, 而将总呼吸区分为根呼吸、根际微生物呼吸、植物凋落物的微生物呼吸、有根区的土壤有机质分解以及无根区的土壤有机质分解等仍然是目前的研究难点。并且目前高寒草地植物光合与土壤呼吸研究缺乏学科交叉, 多为相互独立、单一的植物生理学、生态学或土壤学研究, 因此有关植物光合与土壤呼吸的整合性研究将是未来该区域碳循环研究的一个新方向。有关这一独特地域单元碳过程整合研究的大量开展, 必将进一步提高人们对青藏高原区域碳循环机理的认知水平。

关键词: 青藏高原; 高寒草地; 植物光合; 土壤呼吸

中图分类号: S154.4

文献标识码: A

文章编号: 1674-5906 (2009) 02-0711-11

近来的研究表明: 工业革命以来的人类活动引起的温室气体 (CO_2 , CH_4 , N_2O 等) 向大气中的持续排放^[1-4], 已经导致过去 100 年间全球平均气温上升了 $0.6\text{ }^\circ\text{C}$ 左右^[5-6], 到 21 世纪末还将升高 $2\text{ }^\circ\text{C}\sim 6\text{ }^\circ\text{C}$ 左右^[5]。人为因素引起的温室效应约占全球总温室效应的 70% 以上, 而其中 CO_2 的贡献又居首位^[7]。因此与温室气体排放密切相关的碳循环研究正成为国际地圈生物圈计划、世界气候研究计划以及全球碳计划等重大科学计划的主题^[5-7], 成为生态学家与土壤学家共同关注的研究热点。

平均海拔在 4000 m 以上的青藏高原约占全国面积的 26.8%^[8-9]。它是目前全球唯一仍在活动的大陆碰撞区^[10-11]。其上垂直分布的植被带几乎浓缩了北半球从热带到寒带的各种地带性植被。这种植被带比较狭窄, 对环境变化极敏感, 在温湿度方面的微小变化都可能导致植被地带性以及生态系统结构与功能的巨大变化^[12-13]。青藏高原这种独特的地理环境为各种自然科学研究的开展提供了天然的“实验室”, 尤其是近来成为热点的陆地碳循环研究。总体而言, 陆地碳循环研究主要包括植物光合固碳与土壤呼吸释碳这两个重要的生态学过程^[14]。 CO_2 通过植物光合的固碳作用从大气进入到生态系统, 再通过土壤呼吸的释碳作用进入大气而退出生态系统。这两者自始至终都伴随着碳的输入和输出, 因此有关植物光合与土壤呼吸的研究可以说是目

前陆地碳循环研究中最具体和重要的研究内容^[14]。随着研究手段的不断进步, 近年来在青藏高原分布面积较大的高寒草地中已经开展了大量这方面的研究工作, 这有力的推进了人们对青藏高原高寒生态系统碳循环机理的认知水平。

据统计, 青藏高原高寒草地主要有高寒草甸和高寒草原这两种类型^[14-15]。其面积为 $1.6\times 10^8\text{ hm}^2$, 约占全国草地面积的 40% 左右, 及全国陆地面积的 16.9% 以上^[14-15]。它不仅在亚欧大陆具有一定的区域代表性, 而且在世界高寒地区也极具代表性^[17]。低温、高海拔、强辐射和低气压的地理气候环境, 造就了该地区高寒植物在形态解剖和生理功能等方面具有某些特殊的适应方式^[18-21], 它们是经过长期低温适应和进化形成的特殊种群, 是高寒草地中最为重要的初级生产者。下面将简要综述近年来青藏高原高寒草地植物光合与土壤呼吸相关的研究进展, 总结研究不足, 展望研究未来。

1 研究进展

1.1 与植物光合相关的研究

受研究手段的限制, 传统的植物光合生理研究大都存在于植物的叶片水平, 属于较为微观的机理研究^[22-23], 揭示的是叶片尺度植物个体的光合生理特征。叶片尺度是一个可控制的理想的试验尺度, 也是植物光合作用发生的最基本尺度^[18]。所以近年来, 植物叶片的净光合作用^[24-28]一直是植物生理生

基金项目: 国家自然科学基金重大项目 (30590384); 中国博士后科学基金项目 (20080430322); 国家自然科学基金-青年科学基金项目 (30600070; 30600090)

作者简介: 田玉强 (1974 年生), 男, 博士, 主要从事陆地碳循环与全球变化研究。通讯作者, E-mail: tyq276811@163.com

收稿日期: 2009-02-08

态学家研究的重点。光强、CO₂浓度、温度和水分等环境因子对植物叶片光合的影响研究多基于这一尺度,从而为光合生理生态模型的构建提供实验基础^[29-31]。

本部分主要包括:光合作用机理、高寒植物叶片光合及其影响因子、高寒植物群落光合及高寒植物生产力与植被碳库等研究内容。微观尺度植物光合作用机理^[22-23, 32-34]的理论研究工作已经相当成熟(本文不加赘述),为今后较宏观尺度植物光合固碳研究提供了必要的理论支持。

1.1.1 高寒植物叶片光合及其对高寒环境的适应

除了受物种差异的直接影响之外,植物光合还受到各种环境因子的间接影响。经过长期的演化适应,高寒植物已经对青藏高原强太阳辐射、低CO₂分压、低温以及土壤水分胁迫等环境因素产生了相应的适应性变化,在植物的光合生理方面也形成了一定的适应机制^[35]。光合作用日进程午休现象的出现^[36-37]以及光呼吸强度较高^[38]等特点也是高寒植物对其生境的一种积极适应。

1.1.1.1 高寒植物光合及其对强太阳辐射的适应

经过对高寒地区强太阳辐射的长期适应,高寒植物叶片多具阳生叶的结构特点^[35]。譬如叶片栅栏组织发达;细胞内叶绿体较小、数量较多,使得光合膜面积增加而更有利于更多光合产物的合成等特点^[35]。青藏高原不同海拔的矮嵩草(*Kobresia humilis*)^[39-40]和珠芽蓼(*Polygonum viviparum* L.)^[41]的研究表明,叶绿素含量与海拔呈负相关^[39-41],类胡萝卜素与类黄酮含量与海拔呈正相关^[39,42]。较低的叶绿素含量能减少对可见光的吸收^[43],较高的类胡萝卜素和类黄酮含量则有利于植物对强UV-B辐射的吸收^[42],这正是植物对高海拔强太阳辐射的积极适应。高海拔矮嵩草较低海拔同种植物净光合速率偏高,光合作用时间偏长,光合最适温度偏低,光饱和点和光补偿点偏高^[35,42,44],这表明矮嵩草已形成了强光低温型的光合响应特征。

近30 a来大气臭氧层的不断破坏,导致到达地球表面的UV-B辐射不断增强^[45-46]。因此有关UV-B辐射增强对植物生长的影响研究就成为植物光合生理研究的一个重要内容^[45-48]。这种影响主要分为:破坏性影响和光形态建成影响^[44]。破坏性影响指的是对植物光合作用器官的破坏及其相关酶形成的破坏或抑制;光形态建成影响指的是对植物叶片厚度、叶片角度和冠层结构等光形态建成方面的影响^[49-50],而目前对光形态建成的影响研究还较少。研究表明^[51]自然条件下长期增强的UV-B辐射,对青藏高原矮嵩草、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)和钉柱委陵菜(*Potentilla saundersiana*)的净光合速率

并没有显著影响;植物体内谷胱甘肽含量与过氧化酶活性的显著增高,减轻了氧化胁迫对光合器官的损伤,这说明UV-B辐射增强条件下植物的抗逆境能力不但没有降低反而有所提高。同区域的研究^[47]也表明随UV-B辐射的增强,高寒植物美丽风毛菊(*Saussurea superba*)和麻花苳(*Gentiana straminea*)的叶片光合速率并没有降低,较厚的叶片降低了UV-B辐射对光合器官的损坏^[47]。这些结果揭示了植物体内保护性色素的积累和抗氧化系统的内部协同作用可能是高寒植物光合在UV-B辐射增强条件下仍能够顺利进行的重要原因^[47]。但也有研究^[44,47]表明UV-B辐射增强会造成植物光合作用降低、蛋白质合成受阻、叶绿体功能受损、DNA损伤以及膜脂过氧化等不利反应。

1.1.1.2 高寒植物光合及其对低CO₂分压的适应

较低的CO₂分压通常被认为是限制植物光合作用的主要因素^[35]。然而CO₂扩散速率会随海拔的升高不断增加,从而弥补了低CO₂分压的缺陷^[53]。叶片气孔导度随海拔升高不断增大,有利于光合作用的气体交换^[54-56]。高寒植物在适应青藏高原较低CO₂分压大气特征的进程中,其组织解剖结构也发生了相应的适应性变化。单位叶面积气孔数目增多^[54],发达的通气组织和营养贮存组织^[54]等,这些结构均有利于高寒植物光合作用在低CO₂分压条件下对CO₂的有效捕获。高寒植物适应低CO₂分压的另一个特点是其光合作用的CO₂补偿点较低^[35]。据报道高海拔植物具有较高的潜在光合能力^[39]。在饱和光强或饱和CO₂浓度条件下,高海拔植物的光合能力明显高于低海拔的同种植物^[39],而在低光强或自然条件下,高海拔植物的光合效率并不高^[57]。低气压被认为是导致高寒植物光合效率低下的主要原因^[42]。但也有学者发现矮嵩草的CO₂饱和点随海拔升高而升高^[39]。

量子效率反映的是光合作用光化学变化的效率,是指每吸收一个光子所固定CO₂或释放O₂数量^[35]。降低大气O₂或提高CO₂浓度都可提高量子效率^[58]。研究表明青藏高原矮嵩草的表观量子效率随海拔升高在降低^[39];师生波等(2006)^[21]等也发现相比低海拔植物菰蓝(*Isatis indigotica*),高山植物唐古特大黄(*Rheum tanticum*)、山茛菪(*Arsodutanticus*)和麻花苳的表观量子效率偏低。高海拔植物较低海拔同种植物的净光合速率和表观量子效率都偏低^[59]。表明即使高海拔植物具有较高的光合潜能,而高海拔地区大气相对匮乏的CO₂供应也会导致自然状态下植物净光合速率的低下^[35]。

1.1.1.3 高寒植物光合及其对低温的适应

经过对低温胁迫的长期适应,青藏高原植物已

经形成了相应的低温适应机制^[35,44]。低温胁迫条件下,植物的抗氧化酶及其活性、非酶抗氧化物质等都会发生一定的生化反应以提高植物的抗寒特性^[20,60]。植物体内的生理活性物质、抗氧化物质等抗寒物质的多少是表征植物能否适应逆境的重要生理指标^[61],抗寒物质越多表征植物越能适应逆境,反之则表征植物越不适应逆境。

植物抗寒物质的含量及活性随植物的生长进程表现出有规律的变化趋势。对青藏高原矮嵩草、垂穗披碱草和黑褐苔草抗寒物质的研究^[20]表明:叶可溶性糖含量随生长进程以及气温降低而增加;垂穗披碱草叶脯氨酸含量随生长进程均高于矮嵩草和黑褐苔草;叶丙二醛含量随生长进程而增加;叶超氧化物歧化酶和过氧化物酶活性随生长进程先增后减。植物体内这些抗寒物质不同的变化方式揭示了生长进程不同阶段,高寒植物的抗寒生理反应和低温适应方式是多途径的^[20,41,60]。可溶性糖和脯氨酸等抗寒物质不但为植物的再生和萌芽提供营养和能量^[61],而且还为植物的抗寒低温适应提供了比低海拔植物更重要的保护作用。

植物抗寒物质的活性会随海拔的变化呈有规律的变化,且不同的组织器官内的变化趋势不同。对青藏高原多年生植物珠芽蓼的研究^[41]发现,随海拔的升高叶的超氧化物歧化酶和过氧化物酶的活性显著降低,而根中相应酶的活性却反而升高;对高山植物大车前(*Plantago major*)的研究^[62]也有类似报道,叶和根的抗氧化酶活性随海拔的变化趋势相反。这可能源于叶片和根具有不同的抗氧化机制^[63]。随海拔的升高,珠芽蓼叶和根的丙二醛含量在增加,表征叶片和根都出现了膜脂过氧化反应。同时随海拔的升高,叶和根的抗坏血酸含量也都在增加,它是珠芽蓼即使发生了细胞膜损伤,其仍能正常进行光合作用的最重要原因^[41]。所有这些揭示了植物抗氧化酶和非酶抗氧化物质之间存在着一定的协同作用,一些抗氧化酶活性的降低可能作为一种胁迫信号而激活另外的抗氧化保护机制^[64]。有关青藏高原矮嵩草叶片的研究^[40]也发现其过氧化物酶活性随海拔升高在升高,这是植物对低温胁迫适应的一种保护性反应。

最重要的是,高寒植物的光合作用明显表现出对低温的适应,甚至在冰点温度下都能进行光合作用^[35,44]。这是由于高寒植物的非结构性碳水化合物,尤其是可溶性糖含量较高,降低了冰点,保护了光合膜系统免遭低温损伤^[65]。高寒植物对低温适应的另一特点是其光合最适温度随海拔的升高而降低^[35]。研究^[39]表明海拔 3 200 m 的青藏高原矮嵩草光合适温为 25 ℃左右,而海拔 3 985 m 的同种植

物光合适温为 15 ℃左右。原产地海拔越高的矮嵩草光合最适温度越低,抗寒能力越强,较低的光合最适温度更有利于高海拔植物光合作用的顺利进行。

1.1.1.4 土壤水分对高寒植物光合的影响

土壤水分影响着植物的生长,并与植物的光合作用密切相关^[44]。充足的土壤水分能够为植物光合作用提供足够的物质和能量运输保障,而土壤水分胁迫却会抑制植物光合作用的顺利进行。水分胁迫对植物光合作用的影响分为气孔和非气孔因素两种影响^[44]。前者指引起气孔关闭而导致 CO₂ 供应受阻的影响;后者指光合器官受损而导致叶片光合能力下降的影响。轻度干旱引起的净光合速率降低主要受气孔因素的限制;中度干旱引起的净光合速率降低主要受气孔和非气孔因素的共同限制;严重干旱引起的净光合速率降低主要受非气孔因素的限制。实验观测表明^[41,55,66]生长季(5—9月)青藏高原高寒草地表层土壤水分含量相对较高,很少发生干旱胁迫。但也有研究表明青藏高原矮嵩草群落^[37],正午时分会发生一定程度的土壤水分干旱胁迫而导致植物光合日进程午休现象(午间降低现象)的发生。

1.1.1.5 高寒植物光合日进程的午休现象

很多学者一直都认为高寒植物不存在光合作用日进程的午休现象^[37,67-69],并认为这是青藏高原植物的独特之处。后来学者^[37]却发现青藏高原矮嵩草群落优势种的光合日进程存在午休现象,并认为植物蒸腾造成的根区土壤水分暂时亏缺和植物水势的午间降低是主要原因^[55]。对该群落主要伴生种麻花苳和美丽风毛菊的研究^[36]同样发现有光合午休现象,正午时分较强的太阳辐射是引起午休的主要原因,遮光实验可以消除午休现象证明发生了光抑制。这两种光合午休形成的原因不同,追根溯源在于植物本身的生理适应性存在差异^[36-37,70]。矮嵩草属于浅根植物,容易受到水分亏缺的胁迫^[37];而麻花苳和美丽风毛菊则属于阔叶深根植物,叶片大且接近水平生长,易于截获过量太阳辐射而发生光抑制^[36,55]。高寒植物虽然经过了对强太阳辐射的长期演化适应,光合午休现象的出现表明高寒植物的适应是相对的,对其的各种胁迫仍然经常发生。进一步的研究表明^[59]青藏高原的高寒植物,水分充足时植物净光合速率日变化多呈典型单峰曲线,水分亏缺时植物净光合日变化会出现午间降低而呈典型双峰曲线。

1.1.1.6 高寒植物光合的其它影响因子

植物的光呼吸某种程度上也会对植物的光合作用产生影响,但是它对植物光合生理的具体意义目前仍然还不明确^[21,23]。通常认为在干旱或强辐射

条件下,植物叶片气孔关闭导致 CO_2 不能进入叶肉细胞,此时植物通过光呼吸消耗叶片中过剩的光能以保护植物光合器官免遭损伤^[71]。研究^[39,72]显示植物的光呼吸强度随海拔升高而降低,且与光合细胞的 CO_2/O_2 值密切相关,而温度对 CO_2/O_2 值的影响最显著^[35]。低海拔处高温下 CO_2 溶解度比 O_2 溶解度降低的更快,从而减小了 CO_2 的有效浓度,提高了光呼吸强度。

另外,植物光合能力与叶氮含量也紧密相关^[73-75]。氮是构成植物各种光合酶以及 NADP+ 和 ATP 的重要组成成分,叶氮的一半要用于光合酶的合成^[14]。另外叶氮含量的增加会显著提高植物的光合能力^[73]。然而氮素缺乏会抑制光合酶的合成而间接影响植物光合作用的正常进行^[14],因此叶氮也是影响植物光合作用非常重要的因子之一。

1.1.2 高寒植物群落光合以及植物生产力与植被碳库

随着人们对植物光合生理特征了解的不断深入,植物叶片水平的光合生理研究^[24-28,59,69,76]已经不能满足人们认识尺度转换的要求。而目前群落水平的植物光合特征研究^[37-38,77]鲜有报道。现有的研究大都是单一的植物生理、生态学研究,缺乏从整合研究的角度认识光合固碳过程在碳循环研究中的角色和地位。光合固碳过程与呼吸释碳过程本身就是碳循环研究中相辅相成不可分割的部分^[23],这种不足正是今后开展整合研究的新方向。

1.1.2.1 高寒植物群落光合研究

受研究手段的限制,目前对青藏高原群落水平光合的研究仍很少。有关青藏高原矮嵩草草甸的群落光合^[38]的研究表明:群落光合日变化不是典型的单峰曲线,6月的群落光合日变化为近平坦型,7月和8月为近午间降低型。受较低叶面积指数及冠层叶片受光态势的影响,群落光合速率存在明显的光饱和现象,全日照辐射条件下的光补偿点及光饱和点均较低,与单叶的光响应特性类似^[35,38]。群落平均及最大净光合速率均随生长进程而增大,但是差异不显著。强太阳辐射、较低的光合面积指数和致密的草皮结构层是影响草甸群落光合的主要因素。

植物的群落光合与叶片光合特征具有多大的相似性和差异性,到目前为止青藏高原这方面的对比研究还未见报道。植物叶片光合的群体行为(群落光合)毕竟不同于单个叶片的光合行为,它较叶片光合更接近真实的植被光合状况,但是对它的生理特征仍然了解还很少,因此今后应该加强这方面的研究工作。

1.1.2.2 高寒植物生产力与植被碳库研究

植物生产力的高低能表征一段时间内植物光

合固碳能力的强弱,是变化率的表示;而植被碳库则能揭示一段时间内植物光合固碳能力的累积效应,是累积量的表示^[14,23]。到目前为止对高寒草地植物生产力的研究工作还比较充分。有学者^[78-81]利用实测数据结合草地资源调查资料研究发现,青藏高原高寒草甸总生物量为 $2\sim6\text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}$,地上生物量为 $0.25\sim0.55\text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}$,根茎比为 $8\sim20$,地下生物量约占总生物量的90%以上。高寒草甸的 NPP ($0.4\sim0.9\text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$) 显著高于高寒草原的 NPP ($0.12\sim0.23\text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)。还有学者^[82]对青藏高原高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)、矮嵩草、藏嵩草(*Kobresia tibetica*) 沼泽化草甸等3种草甸的研究表明:它们的 NPP 介于 $0.37\sim0.52\text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 之间,地下生物量介于 $2.58\sim11.18\text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}$ 之间^[82]。并且矮嵩草草甸地下生物量沿剖面呈倒金字塔形分布,表层 $0\sim10\text{ cm}$ 土层大约分布着地下总生物量的80%左右^[82-85]。

对植物生产力的研究除了野外实测之外,有学者^[86]还利用 TEM 模型结合 MODIS 数据进行了研究(表1)。估算出青藏高原高寒草地的总 NPP 为 $0.103\text{ Pg C}\cdot\text{a}^{-1}$,约占青藏高原总 NPP (草原、草甸、灌丛、森林及农田等5种植被的总 NPP 为 $0.302\text{ Pg C}\cdot\text{a}^{-1}$)^[86]的 34.11%,其中 13.6%来自高寒草原,86.4%来自高寒草甸。这说明青藏高原高寒草地的植物固碳能力较强,在整个青藏高原植被净初级生产中占有较大比重(表1);高寒草甸较高寒草原的植物固碳能力要大的多。而基于模型模拟的青藏高原高寒草地的平均植物固碳能力(平均 NPP)约为 $278.59\text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 。

表1 青藏高原高寒草地净初级生产力

Table 1 Net Primary Production of alpine grasslands on the Tibetan Plateau

植被类型	平均 NPP $\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$	总 NPP $\text{Pg C}\cdot\text{a}^{-1}$
高寒草原	63.95	0.014
高寒草甸	214.64	0.089
高寒草地	278.59	0.103

注:本数据来自周才平等(2004)^[86]的模型结果,将原研究中高寒草原和高寒草甸植被合并为高寒草地。

另外,本文基于倪健(2001)^[87]碳密度法对全国草地碳密度和碳储量的估算,重新进行了统计(表2)表明,高寒草地植被碳储量为 1.06 Pg ,约占全国总植被碳储量(3.05 Pg)^[87]的 30.82%,其中 61.32%来自高寒草甸,38.68%来自高寒草原。这说明青藏高原高寒草地的植被光合固碳潜力较高,光合固碳的累积效应明显。统计还显示高寒草甸植被碳密度($1\text{ kg}\cdot\text{C}\cdot\text{m}^{-2}$)高于高寒草原植被碳密度($0.9\text{ kg}\cdot\text{C}\cdot\text{m}^{-2}$)。在应对将来全球变暖和减缓温

表2 青藏高原高寒草地碳密度和碳储量
Table 2 The soil carbon densities and storages of
alpine grasslands on the Tibetan Plateau

植被类型	碳密度/(kg·C ⁻¹ ·m ⁻²)		碳储量(Pg)		
	植被	土壤	植被	土壤	植被+土壤
高寒草原	0.9	17	0.41	7.34	7.75
高寒草甸	1	18.2	0.65	11.8	12.45
高寒草地	0.95	17.6	1.06	19.14	20.20

注：本数据基于倪健（2001）^[87]模型输出结果；将原研究中高寒草甸草原并入高寒草甸；高寒荒漠草原并入高寒草原。

室效应方面，进一步增强青藏高原高寒草地植被的碳汇功能是一个很好的选择。

1.2 与土壤呼吸相关的研究

相对于地上部分而言，人们对地下土壤呼吸动态（通量）与土壤碳库（储量）的研究还相当薄弱，其研究程度与其重要地位相比极不相称^[88-89]。目前对全球碳收支平衡重要性的争论均强调缺乏对土壤有机碳(SOC)动态和分布的了解^[88-89]，造成这一困难的很大原因在于土壤的复杂性^[90]。土壤是由不同周转时间的碳库组成的，它们交织在一起增加了地下土壤碳循环研究的难度^[90-92]。本部分主要包括：青藏高原土壤碳研究现状、高寒草地土壤呼吸及其影响因子、高寒草地 SOC 储量及其周转研究等。

1.2.1 青藏高原土壤碳研究现状

上世纪 50 年代初对青藏高原和横断山区的综合考察，可以说是对青藏高原土壤碳研究的开拓阶段^[93]。西藏解放之后，国家组织了三次土壤地理考察。1951—1952 年，西藏农业队在昌都、拉萨、日喀则、山南等地区进行了土壤调查。1966—1968 年在珠穆朗玛峰及其邻近地区和林芝一带进行了土壤调查。这一阶段大都是线路性调查和断续的专题考察，为今后的相关科学研究工作提供了珍贵资料^[10,93]。大规模的研究开始于 1973 年，中科院组织专家对青藏高原进行了多学科的综合考察。这期间获得的土壤资料成为今后区域尺度土壤碳循环研究的重要数据来源。自 1988 年中国生态系统研究网络的建立至今，已经获得了部分有关青藏高原生态系统分布及植被土壤的基本资料^[10]。

1.2.2 高寒草地土壤呼吸及其影响因子

目前有关青藏高原高寒草地土壤呼吸的研究，多为用静态箱法对土壤总呼吸的研究^[16,66,94-105]。缺陷是将整个土体看作一个同质性实体，未考虑土壤的异质性问题。随着研究的深入，人们对土壤的异质性问题有了新的认识，逐渐又开展了将总土壤呼吸区分为土壤根呼吸与微生物呼吸的工作^[16,102]。然而目前土壤呼吸研究的难点在于，如何从土壤根呼吸中区分出土壤根际微生物呼吸，区分有根区的土壤有机质分解以及无根区的土壤有机质分解等

^[108]，此部分研究工作在青藏高原目前几乎无人涉及。除了静态箱法之外，还有学者利用 ¹⁴C 示踪技术研究了高寒草甸土壤呼吸的 CO₂ 通量^[109]。而利用涡度相关技术对植被-土壤系统与大气界面间的碳通量研究，本文不加赘述。

1.2.2.1 高寒草地土壤呼吸动态特征研究

（1）高寒草地土壤呼吸的日动态

青藏高原生长季矮嵩草草甸土壤呼吸速率呈明显的单峰日变化动态^[66,77,96]。日最大土壤呼吸速率（681.06 mg·m⁻²·h⁻¹）出现于下午14:00—16:00，最小土壤呼吸速率（176.65 mg·m⁻²·h⁻¹）出现于早晨6:00—8:00。白天土壤呼吸速率大于夜间，约为夜间呼吸速率的1.53—1.94倍。生长季不同物候期的土壤呼吸速率依次为：草盛期（7—8月）>枯黄期（9月）>返青期（5—6月）^[66,98]。草盛期的土壤呼吸较其它时期偏高，与该时期矮嵩草强大的光合固碳能力以及较高的土壤微生物活性等密切相关。生长季土壤呼吸速率介于(441.72±155.29)mg m⁻²·h⁻¹之间，这与已有生长季高寒草甸土壤呼吸研究（450~810 mg·m⁻²·h⁻¹）的结果^[95]较为一致。对青藏高原紫花针茅(*Stipa purea*)为优势种的高寒草原研究^[99-100]发现，土壤呼吸日变化为明显的单峰曲线。日最大呼吸速率出现在下午16:00，日最小呼吸速率出现在清晨；且白天土壤呼吸速率大于夜间。

对青藏高原矮嵩草草甸不同组分土壤呼吸特征的研究^[102]表明：植被-土壤系统呼吸、土壤呼吸以及土壤微生物呼吸速率都具有明显的日变化规律，为典型的单峰曲线。日最大释放速率出现在13:00左右，最小释放速率出现在4:00前后，且白天的释放速率均大于夜间。对生长季高山嵩草的研究^[16]表明，土壤异氧呼吸日变化为单峰曲线。其排放最高峰出现在当地时间中午12:00—14:00点左右，而最低点则出现在凌晨6:00点左右。在生长季中，雨季土壤异养呼吸速率为100 mg·m⁻²·h⁻¹，异养呼吸总量为219.6 g·m⁻²，Q₁₀为3.8；旱季土壤异养呼吸速率为75 mg·m⁻²·h⁻¹，异氧呼吸总量为160.2 g·m⁻²，Q₁₀为2.5。这说明土壤异养呼吸在降水集中的雨季对土壤温度反应更敏感，在生长季的不同时期由于降水格局的不同，土壤水分对土壤微生物异养呼吸对温度的响应有调节作用。

（2）高寒草地土壤呼吸的季节动态

青藏高原矮嵩草草甸的土壤呼吸也表现出明显的季节动态^[66,77,96]。生长季土壤呼吸速率明显高于非生长季（10—次年4月），约为非生长季土壤呼吸速率的2.37—2.68倍。夏季土壤呼吸速率最高，而冬季土壤呼吸速率最低。这些皆与生长季植物旺盛的光合固碳等生理活动密切相关。

对紫花针茅高寒草原的研究^[99-100]同样发现,土壤呼吸也呈明显的季节动态。春季土壤呼吸增强,秋季土壤呼吸减弱;生长季土壤呼吸约占全年总土壤呼吸的90%,显著高于非生长季。年均土壤呼吸速率($26.93 \text{ mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$)显著低于高寒草甸的有关研究^[66,77,96]。

对矮嵩草土壤呼吸不同组分的研究^[102]表明:植被-土壤系统呼吸、土壤呼吸以及土壤微生物呼吸速率都有明显的季节变化特征,植物生长季土壤呼吸速率明显高于枯黄期,均表现为正排放;且其最高值均出现在8月,最低值出现在1月。观测期间平均土壤呼吸速率顺序为:植被-土壤系统呼吸,土壤呼吸,土壤微生物呼吸;矮嵩草草甸植物-土壤系统呼吸速率为 $(438.34\pm 264.12)\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$,土壤呼吸速率为 $(313.20\pm 189.74)\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$,土壤微生物呼吸速率为 $(230.34\pm 145.46)\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$,植物根呼吸约占土壤呼吸的26.5%。

利用 ^{14}C 示踪技术研究^[109]认为青藏高原高寒草甸土壤呼吸的年均 CO_2 通量为 $191.23 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$;土壤有机质分解产生的 CO_2 通量介于 $73.3\sim 181 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 之间。其中矮嵩草草甸30%以上的SOC贮存在0-10 cm土层的活动碳库中,该层土壤有机质更新产生的 CO_2 约占整个剖面产生 CO_2 总量的72%以上。

1.2.2.2 高寒草地土壤呼吸的影响因子

(1) 温度对高寒草地土壤呼吸的影响

研究^[66,77,96,98]表明青藏高原高寒草甸的土壤呼吸日变化与气温、地表温度及5 cm地温等均呈显著相关关系,这说明5 cm以上地温等是影响土壤呼吸日变化的最重要环境因子,而下层地温的影响相对较小。回归分析^[66,96,98]表明退化草甸土壤呼吸的季节变化与气温、地表温度和30 cm以上各层地温都呈显著相关性,这揭示了土壤呼吸季节变化主要受30 cm以上各层地温的控制。此处可以看出控制土壤呼吸日变化与季节变化动态的主要因子有所不同,日变化受表层土壤温度控制明显,而季节变化则受下层各层土壤温度的共同影响。原因在于在日变化中表层(5 cm及以上)土壤升温较快,它能够在短时间内迅速影响表层土壤微生物及土壤酶的活性而显著影响土壤呼吸速率的日变化。下层土壤的升温受土壤热传导及热容量的影响而存在滞后效应,其变化不如表层剧烈,因此它对土壤呼吸的日变化影响较小;而土壤呼吸的季节变化则淡化了这种滞后效应,主要受各层土壤日均温变化的共同影响。各层土壤温度的变化制约着土壤微生物和酶的活性,而直接影响于土壤呼吸的季节动态。诸多研究还表明气温和表层土壤温度也是影响青藏高

原高寒草原土壤呼吸的重要环境因子^[94,99-101]。青藏高原主要生态系统的土壤呼吸动态与表层地温,尤其是5 cm地温表现出较好的相关性^[107],对青藏高原矮嵩草土壤呼吸不同组分的研究^[102]表明:植物、植物根系以及土壤微生物呼吸速率均与5 cm土壤温度呈极显著正相关关系,这揭示了高寒草甸土壤呼吸的不同组分都同时受到表层地温的显著控制。对生长季高山嵩草土壤异氧呼吸的研究^[16]表明,土壤异氧呼吸动态强烈受5 cm土壤温度的控制。而学者多用指数模型描述青藏高原高寒草地土壤呼吸对温度变化的动态响应^[16,96,98,102]。

总之,高寒地区的热量条件是增强土壤生命活动以及提高生化反应速率的主要因素^[96],生长季充足的降水降低了土壤水分对土壤呼吸的限制作用,使得温度成为影响土壤呼吸的最重要环境因子^[110],土壤呼吸动态对它的敏感性较其它环境因子而言要高的多^[16]。较干旱的非生长季,土壤温度和土壤水分对土壤呼吸的协同作用比较明显^[16]。

(2) 土壤水分对高寒草地土壤呼吸的影响

土壤水分不仅影响植物体内的有效水分,也影响土壤通气状况、土壤 CO_2 扩散路径的长短以及土壤微生物活性等,从而会影响土壤呼吸的进行^[96]。在青藏高原,日出前土壤较为湿润,日出后随植物蒸腾和地表蒸发的进行,表层和亚表层的土壤水分迅速降低^[95]。湿润土壤较干燥土壤的呼吸速率高,日出后随土温的升高土壤呼吸速率迅速上升,日落前土壤呼吸速率则出现降低。这说明土壤呼吸在日出前受土壤湿润状况的影响较大,之后随土壤逐渐变干而受温度的影响更加明显^[38]。降雨后土壤的含水量迅速增高,雨水占据了草皮层空隙,导致土壤微生物活性和土壤 CO_2 扩散速率降低,同时降雨致使土壤温度的降低也引起植物根系等活动的减弱,所以导致土壤呼吸速率显著降低^[38,66]。但也有研究^[96]发现降雨未对土壤呼吸产生显著影响,土层较薄,土壤质地较粗,使得土壤水分渗漏较快而对土壤呼吸影响较小。最近还有研究^[105]发现生长季青藏高原不同退化程度高寒沼泽草甸的土壤呼吸除了受气温、5 cm土壤温度控制外,还同时受土壤水分的显著控制。

(3) 土壤理化因子对高寒草地土壤呼吸的影响

土壤质地会影响土壤的呼吸强度。随土壤粒度变细其表面积也增加,这不仅改变了土粒表面吸附与离子交换的能力,同时也改变了土壤本身的物理结构^[112]。它还会影响土壤通透性和土壤含水量,进而间接影响土壤的呼吸速率^[113]。

土壤pH会通过影响土壤微生物的数量和活性以及土壤酶的活性,而间接影响土壤呼吸的强度。

研究表明^[113]自然土壤的盐基饱和度会随pH的升高而增加,从而提高了土壤细菌和真菌等微生物的异质性,同时也提高了土壤酶的活性,对土壤呼吸产生正反馈。

(4) 其它因子对高寒草地土壤呼吸的影响

有研究^[96]表明真菌微生物是高寒草地暗沃寒冻锥形土土壤有机物质分解的主体,其数量和活性会直接影响土壤呼吸速率;并发现土壤呼吸速率与真菌菌丝生物量具有相似的季节动态,且与0~20 cm真菌菌丝生物量呈极显著相关性。暗沃寒冻锥形土有机质含量丰富,为微生物提供了丰富的食物来源^[66]。土壤微生物总生物量和土壤呼吸速率有良好的相关性,各种微生物的数量及纤维素分解的峰值均出现在7—9月。真菌生物量的季节动态也是7—8月达到峰值,与土壤呼吸速率动态一致。在植物生长季5月份草地返青期时气温回升,冻土层内水分开始融化并向地表迁移,保持了土壤水分,这时根系分泌物也逐渐增多。死根生物量在牧草返青期开始增加,为微生物提供了足够的能源。随着气温和土壤温度的升高,土壤中生物代谢活性增强,土壤呼吸也增强;随着气温和地温下降,土壤微生物数量和活性降低,土壤呼吸减弱。不同高寒草甸类型的土壤微生物量都与土壤水分存在显著相关^[113]。这表明土壤水分是调节高寒草甸土壤微生物代谢以及物质转化的关键因子。土壤水分和温度都会对土壤微生物生命活动产生影响而间接影响土壤呼吸。

放牧会导致退化高寒草地土壤的呼吸速率降低^[66,96,98,105]。放牧强度的增加会造成土壤容重增大,土壤孔隙度和SOC含量减小,植物地上地下生物量都显著减少^[96];进而导致草地的退化更加严重,土壤肥力进下降,土壤微生物(嫌气性细菌除外)数量、种类以及活性进一步降低^[66,98,105],最终导致土壤呼吸速率降低。青藏高原未退化矮嵩草草甸年均土壤呼吸速率($663 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)明显高于退化草甸($462 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)^[77],这与生长季植被退化的草毡寒冻锥形土的土壤呼吸研究^[98]结论类似,土壤呼吸速率($(276.27 \pm 85.64) \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)较未退化草毡寒冻锥形土($451 \sim 807 \text{ mg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$)的结果^[95]偏低。对青藏高原生长季不同退化程度高寒沼泽草甸的研究^[105]表明,土壤呼吸速率表现为未退化>中度退化>严重退化,气温、5 cm土壤温度和水分是控制土壤呼吸的主要环境因子。

1.2.3 高寒草地 SOC 储量与周转研究

SOC 储量及其周转等都会对高寒草地的土壤呼吸产生影响。相同的温湿度条件,SOC 含量越高则土壤呼吸速率越高;反之则越低^[96]。而土壤周转时间的长短则某种程度上表征了土壤呼吸的强弱

^[90]。基于倪健(2001)^[87]的模型估算(表2),青藏高原高寒草地的SOC储量为19.14 Pg,约占高寒草地总碳储量(植被+土壤)的95%,其中38.35%来自高寒草原,61.65%来自高寒草甸。有学者^[114]利用1:100万土壤图结合实测数据,估算出整个青藏高原总SOC储量约为18.37 Pg。本文作者同时估算了青藏高原高寒草地SOC储量为13.61 Pg,约占青藏高原总SOC储量的74%左右(尚未发表)。这说明了高寒草地是青藏高原SOC的巨大潜在碳库,在区域土壤碳循环研究中占有举足轻重的地位。较大的分布面积是青藏高原高寒草地具有较高SOC储量的一个主要原因,而最直接的原因在于青藏高原常年低温的气候特征以及高寒草地较高的植物生产力。低温极大的抑制了土壤微生物以及土壤酶的活性,减弱了它们对SOC的分解,较高的地上植物输入以及较低的分解速率致使驻留在高寒草地中的SOC较多。研究^[108]认为青藏高原高寒草甸平均SOC储量为 $26.86 \times 10^3 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$;SOC周转时间从表层的45~73 a随剖面深度增加到数百年甚至数千年或更长。这说明了高寒草甸表层SOC的周转时间较短而底层SOC的周转时间较长。SOC周转时间与土壤碳库的活性密切相关,活动碳库的SOC周转时间要远小于惰性碳库。因此SOC周转时间长短某种程度上表征了土壤呼吸速率的高低,而目前有关高寒草原SOC周转的研究仍未见报道。

2 研究不足与展望

随着近年来全球变暖问题的日益加剧,作为自始至终伴随着碳输入和输出的植物光合与土壤呼吸的这两个重要的生态学过程,已经成为植物生理学家、生态学家和土壤学家共同关注的课题。但是由于受到本学科研究内容差异限制以及学者探讨问题的角度差异,最初的碳循环研究多为纯粹的植物生理学、生态学以及土壤学等单一学科研究,缺乏学科交叉,严重阻碍了碳循环研究的发展。但这向我们揭示了未来碳循环研究发展的重要方向。巨大的分布面积及其所独有的地理气候特征,使得青藏高原高寒草地在未来的碳循环研究中将一直处于极其重要的位置。然而目前有关青藏高原高寒草地光合生理的研究多集中在高寒草甸生态系统(譬如对矮嵩草草甸的研究尤其充分),而有关高寒草原生态系统植物光合生理的研究鲜有报道;另外目前有关青藏高原高寒草甸土壤呼吸的研究工作也远多于高寒草原生态系统。究其原因在于已有研究多基于定位站(譬如海北站)的周围区域(高寒草甸分布区),而没有定位站的大部分区域相关研究则较少,缺乏必备的研究条件是影响该区域相关科学研究的主要障碍。

目前研究中的不足正是将来研究的新热点。在高寒草地生态系统中同时开展植物光合与土壤呼吸的整合性研究,不但可以弥补目前青藏高原这方面数据的不足,同时又可以通过学科交叉研究进一步促进该区域的碳循环研究;最重要的一点在于这项工作能为量化高寒草地不同组分对净生态系统碳交换(NEE)的贡献率以及不同组分的碳通量提供实测数据,弥补群落或生态系统水平植物光合与土壤呼吸关系研究数据相对匮乏的不足。这必将会在更高层次上提高人们对青藏高原这一独特地域单元陆地碳循环机理的认知水平,同时为完善青藏高原高寒生态系统的碳循环研究工作提供必要的技术支持。

参考文献:

- [1] FRIEDLI H, LOTSCHER H, OESCHGR H, et al. Ice core record of $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio of atmospheric CO_2 in the past two centuries[J]. *Nature*, 1986, 324: 237-238.
- [2] FANS S, GLOOR M, MAHLMAN J, et al. A large terrestrial carbon sinks in North America implied by atmospheric and oceanic carbon dioxide data and models[J]. *Science*, 1998, 282, 442-446.
- [3] KAISER J. Panel estimates possible carbon sinks[J]. *Science*, 2000, 288: 942-943.
- [4] MONNIN E, INDERMUHEL A, DALLENBACH A, et al. Atmospheric CO_2 concentrations over the last glacial termination[J]. *Science*, 2001, 291: 112-114.
- [5] SCHNEIDER S H. The greenhouse effect, science and policy[J]. *Science*, 1989, 43: 771-781.
- [6] PARKER D E, JONES P D, FOLLAND C K, et al. Interdecadal changes of surface temperature since late nineteenth century[J]. *Journal of Geophysical Research*, 1994, 99: 14373-14399.
- [7] LASHOF D A, AHUJA D R. Relative contributions of greenhouse gas emissions to global warming[J]. *Nature*, 1990, 344: 529-531.
- [8] 李炳元. 青藏高原的范围[J]. *地理研究*, 1987, 6(3): 57-63.
LI Bingyuan. The boundary and area of the Tibetan Plateau in China [J]. *Geographical Research*, 1987, 6(3): 57-63.
- [9] 张德铨, 李炳元, 郑度. 论青藏高原范围与面积[J]. *地理研究*, 2002, 21(1): 1-8.
ZHANG Yili, LI bingyuan, ZHENG Du. A discussion on the boundary and area of the Tibetan Plateau in China[J]. *Geographical Research*, 2002, 21(1): 1-8.
- [10] 孙鸿烈, 刘东生, 程国栋, 等. 对我国青藏高原研究的评述[J]. *中国科学院院刊*, 1997, 4: 283-285.
SUN Honglie, LIU Dongsheng, CHENG Guodong, et al. The progress in the study of the Tibetan Plateau[J]. *Bulletin of the Chinese Academy of Sciences*, 1997, 4: 283-285.
- [11] 牛亚菲. 青藏高原生态环境问题研究[J]. *地理科学进展*, 1999, 18(2): 163-171.
NIU Yafei. The study of environment in the Tibetan Plateau[J]. *Progress in Geography*, 1999, 18(2): 163-171.
- [12] 刘晓东, 侯萍. 青藏高原及其临近地区近 30 年气候暖化与海拔高度的关系[J]. *高原气象*, 1998, 17(3): 245-249.
LIU Xiaodong, HOU Ping. Relationship between the climatic warming over the Tibetan Plateau and its surrounding areas in recent 30 years and the elevation[J]. *Plateau Meteorology*, 1998, 17(3): 245-249.
- [13] 郑度, 林振耀, 张雪芹. 青藏高原与全球变化研究进展[J]. *地学前缘*, 2002, 9(1): 95-102.
ZHENG Du, LIN Zhenyao, ZHANG Xueqin. Progress in studies of Tibetan Plateau and global environmental change[J]. *Earth Science Frontiers*, 2002, 9(1): 95-102.
- [14] CHAPIN III F S, MATSON P A, MOONEY H A. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology[M]. New York: Springer-Verlag, 2002: 83-144.
- [15] 王根绪, 程国栋, 沈永平. 青藏高原草地土壤有机碳库及其全球意义[J]. *冰川冻土*, 2002, 24(6): 693-700.
WANG Genxu, CHENG Guodong, SHEN Yongping. Soil organic carbon pool of grasslands on the Tibetan Plateau and Its global implication[J]. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2002, 24(6): 693-700.
- [16] 张东秋, 石培礼, 何永涛, 等. 西藏高原草甸小嵩草草甸生长季土壤微生物呼吸测定[J]. *自然资源学报*, 2006, 21(3): 458-464.
ZHANG Dongqiu, SHI Peili, HE Yongtao, et al. Quantification of soil heterotrophic respiration in the growth period of alpine steppe-meadow on the Tibetan Plateau[J]. *Journal of Natural Resources*, 2006, 21(3): 458-464.
- [17] 孙鸿烈. 青藏高原的形成与演化[M]. 上海: 上海科技出版社, 1996: 168-192.
SUN Honglie. Formation and Evolution of the Qinghai-Xizang Plateau[M]. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press, 1996: 168-192.
- [18] 卢存福, 简令成, 贲桂英. 高山植物短管兔儿草光合作用特性及其对冰冻胁迫的反应[J]. 2000, 17(6): 559-564.
LU Cunfu, JIAN Lingcheng, BEN Guiying. Photosynthesis in alpine plant *lagotis breviflora* and its response to freezing stress[J]. 2000, 17(6): 559-564.
- [19] 周兴民, 赵新全, 曹广民, 等. 中国嵩草草甸[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
ZHOU Xingming, ZHAO Xinquan, CAO Guangmin, et al. Kobresia Meadow in China[M]. Beijing: Science Press, 2001.
- [20] 韩发, 岳向国, 师生波, 等. 青藏高原几种高寒植物等抗寒生理特性[J]. *西北植物学报*, 2005, 25(12): 2502-2509.
HAN Fa, YUE Xiangguo, SHI Shengbo, et al. Physiological characteristics in cold resistance of several alpine plants in Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25(12): 2502-2509.
- [21] 师生波, 李惠梅, 王学英, 等. 青藏高原几种典型高山植物的光合特性比较[J]. *植物生态学报*, 2006, 30(1): 40-46.
SHI Shengbo, LI Huimei, WANG Xueying, et al. Comparative studies of photosynthetic characteristics in typical alpine plants of the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(1): 40-46.
- [22] 沈允钢. 地球上最重要的化学反应-光合作用[M]. 北京: 清华大学出版社, 2000: 32-93.
SHEN Yungang. The Photosynthesis-the Most Important Chemical Reaction on the World[M]. Beijing: Qinghua University Press, 2000: 32-93.
- [23] 潘瑞炽. 植物生理学[M]. 4 版. 北京: 高等教育出版社, 2001: 55-89.
PAN Ruizhi. Plant Physiology[M]. 4th ed. Beijing: High Education Press, 2001: 55-89.
- [24] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, 33, 317-345.
- [25] 杜占池, 杨宗贵. 十种草原植物光合速率与光照的关系[J]. *生态学报*, 1988, 8(4): 319-323.

- DU Zhanchi, YANG Zonggui. The relations between the light and the 10 plants of grassland[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1988, 8(4): 319-323.
- [26] 阎秀峰, 孙国荣, 肖玮. 不同生长年数星星草光合能力的比较研究[J]. *植物生态学报*, 1998, 22(3): 231-236.
- YAN Xiufeng, SUN Guorong, XIAO Wei. A comparative study on photosynthetic abilities of *Puccinellia tenuiflora* of different grown years[J]. *Journal of Plant Ecology*, 1998, 22(3): 231-236.
- [27] 蒋跃林, 张仕定, 张庆国. 大气 CO₂ 浓度升高对茶树光合生理特性的影响[J]. *茶叶科学*, 2005, 25(1): 43-48.
- JIANG Yuelin, ZHANG Shiding, ZHANG Qingguo. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on photo-physiological characteristics of tea plant[J]. *Journal of Tea Science*, 2005, 25(1): 43-48.
- [28] 赵天宏, 王美玉, 张巍巍, 等. 大气 CO₂ 浓度升高对植物光合作用的影响[J]. *生态环境*, 2006, 15(5): 1096-1100.
- ZHAO Tianhong, WANG Meiyu, ZHANG Weiwei, et al. Effects of elevated atmospheric CO₂ concentration on plant photosynthesis[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2006, 15(5): 1096-1100.
- [29] YANG X, WANG M X, HUANG Y. Modeling study of terrestrial carbon flux response to climate change I. Past century[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(2): 270-277.
- [30] GAO Q, LI X, YANG X. Responses of primary production and vegetation structure to climate change under land use constraint[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(11): 1274-1284.
- [31] GAO Q, YU M, WANG J, et al. Relationships between regional primary production and vegetation patterns[J]. *Ecological Modeling*, 2004, 172: 1-12.
- [32] 沈胤琳. 近年来关于光合作用二氧化碳固定问题研究的一些进展[J]. *植物生理学通报*, 1964, 2: 19-25.
- SHEN Gongmao. The progress in study of CO₂ fixation of plant photosynthesis in recent years[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1964, 2: 19-25.
- [33] 沈允钢. 光合作用研究进展[J]. *生物科学信息*, 1989, 1(1): 1-3.
- SHEN Yungang. The progress in the study of photosynthesis[J]. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, 1989, 1(1): 1-3.
- [34] 杜林方. 光合作用研究的一些进展[J]. *世界科技研究与发展*, 1999, 21(1): 58-62.
- DU Linfang. Progress in the study of plant photosynthesis[J]. *World Sci-tech R & D*, 1999, 21(1): 58-62.
- [35] 卢存福, 贲桂英. 高海拔地区植物的光合特性[J]. *植物学通报*, 1995, 12(2): 38-42.
- LU Cunfu, BEN Guiying. Photosynthetic characteristics of plants at high altitudes[J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1995, 12(2): 38-42.
- [36] 师生波, 韩发, 李红彦, 等. 高寒草甸麻花艽和美丽风毛菊的光合速率午间降低现象[J]. *植物生理学报*, 2001, 27(2): 123-128.
- SHI Shengbo, HAN Fa, LI Hongyan, et al. Midday depression of photosynthesis of *Gentiana straminea* and *Saussurea superba* in alpine *Kobresia humilis* meadow[J]. *Acta Phytophysiological Sinica*, 2001, 27(2): 123-128.
- [37] 师生波, 韩发, 贲桂英. 高寒矮嵩草草甸群落光合作用的“午休”现象[J]. *植物生理学报*, 1997, 23(4): 405-409.
- SHI Shengbo, HAN Fa, BEN Guiying. Midday depression in net photosynthesis of plant community in alpine *Kobresia humilis* Meadow[J]. *Acta Phytophysiological Sinica*, 1997, 23(4): 405-409.
- [38] 师生波, 贲桂英, 韩发. 矮嵩草草甸植物群落的光合特性研究[J]. *植物生态学报*, 1996, 20(3): 225-234.
- SHI Shengbo, BEN Guiying, HAN Fa. The photosynthesis of plant community in *Kobresia humilis* meadow[J]. *Journal of Plant Ecology*, 1996, 20(3): 225-234.
- [39] 卢存福. 矮嵩草光合作用与环境因素关系的比较研究[J]. *植物生态学报*, 1995, 19(1): 72-78.
- LU Cunfu. A comparative study of photosynthetic response of *Kobresia Humilis* to different environmental factors[J]. *Journal of Plant Ecology*, 1995, 19(1): 72-78.
- [40] 韩发, 贲桂英, 师生波. 青藏高原不同海拔矮嵩草抗逆性的比较研究[J]. *生态学报*, 1998, 18(6): 654-659.
- HAN Fa, BEN Guiying, SHI Shengbo. Comparative study on the resistance of *Kobresia humilis* grown at different altitudes in Qinghai-Xizang Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1998, 18(6): 654-659.
- [41] 周党卫, 朱文琰, 滕中华, 等. 不同海拔珠芽蓼抗氧化系统的研究[J]. *应用与环境生物学报*, 2003, 9(5): 489-492.
- ZHOU Dangwei, ZHU Wenyan, TENG Zhonghua, et al. Antioxidative compounds of *Polygonum viviparuml.* from different altitudes[J]. *Chin J Appl Environ Bio*, 2003, 9(5): 489-492.
- [42] 许大全. 光合作用效率[J]. *植物生理学通讯*, 1988, 5: 1-7.
- XU Daquan. Photosynthetic efficiency [J]. *Plant Physiology Communications*, 1988, 5:1-7.
- [43] 余叔文. 植物生理与分子生物学[M]. 北京: 科学出版社, 1992: 236-243.
- YU Shuwen. *Plant Physiology and Molecular Biology*[M]. Beijing: Science Press, 1992: 236-243.
- [44] 高丽楠. 青藏高原东缘高寒草甸优势植物光合作用日变化的比较研究[D]. 成都: 四川师范大学, 2008: 7-9.
- GAO Linan. A comparative study on diurnal course of photosynthetic of dominant plants of alpine meadow at Eastern Qinghai-Tibetan Plateau[D]. Chengdu: Sichuan Normal University, 2008: 8-9.
- [45] 师生波, 贲桂英, 韩发. 不同海拔地区紫外线-B 辐射状况及植物叶片紫外线吸收物质含量的分析[J]. *植物生态学报*, 1999, 23(6): 529-535.
- SHI Shengbo, BEN Guiying, HAN Fa. Analysis of the solar UV-B radiation and plant UV-B-absorbing compounds in different regions[J]. *Journal of Plant Ecology*, 1999, 23: 529-535.
- [46] 师生波, 韩发. 紫外光源及太阳 UV-B 辐射的模拟实验[J]. *生物技术通报*, 2006(增刊): 161-166.
- Shi Shengbo, Han Fa. Light sources for ultraviolet research and simulation of solar ultraviolet B radiation [J]. *Biotechnology bulletin*, 2006 (Supp): 161-166.
- [47] 师生波, 贲桂英, 赵新全, 等. 增强 UV-B 辐射对高山植物麻花艽净光合速率的影响[J]. *植物生态学报*, 2001, 25(5): 520-524.
- SHI Shengbo, BEN Guiying, ZHAO Xinquan, et al. Effects of supplementary UV-B radiation on net photosynthetic rate in the alpine plant *Gentiana straminea* [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2001, 25(5): 520-524.
- [48] 岳向国, 韩发, 师生波, 等. 不同强度的 UV-B 辐射对高山植物麻花艽光合作用及暗呼吸的影响[J]. *西北植物学报*, 2005, 25(2): 231-235.
- YUE Xiangguo, HAN Fa, SHI Shengbo, et al. Effects of UV-B radiation of different intensity on the photosynthesis and the dark respiration of alpine plant *Gentiana straminea*[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2005, 25(2): 231-235.
- [49] CALDWELL M, TERAMURA A H, TEVINI M, et al. Effects of increased solar UV radiation on terrestrial plants[J]. *Ambio*, 1995, 24: 166-173.
- [50] JOHANSON U, GEHRKE C, BJORN L O, et al. The effects of enhanced UV-B radiation on a subarctic heath ecosystem[J]. *Ambio*, 1995, 24: 106-111.
- [51] 吴兵, 韩发, 岳相国, 等. 长期增强 UV-B 辐射对高寒草甸植物光

- 合速率和抗氧化系统的影响[J]. 西北植物学报, 2005, 25(10): 2010-2016.
- WU Bing, HAN Fa, YUE Xiangguo, et al. Effects of long-term intensified UV-B radiation on the photosynthetic rates and antioxidative systems of three plants in alpine meadows[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2005, 25(10): 2010-2016.
- [52] CALLOW J A. Advances in Botanical Research Incorporating Advances in Plants Pathology[M]. Academic Press, 1996: 97-162.
- [53] GALE J. Availability of carbon dioxide for photosynthesis at high altitudes: theoretical consideration[J]. Ecology, 1972, 53: 494-497.
- [54] KORNER C H. Plant and Their Atmospheric Environment, 21st Symposium of the British Ecology Society[M]. Nork York Black and Well Scientific Publication, Oxford London Edinburg Boston Melbourne, 1981: 205.
- [55] 黄桂英, 韩发, 师生波. 高寒草甸植物叶扩散度、蒸腾作用与水分[J]. 生态学报, 1993, 13: 369.
- BEN Guiying, HAN Fa, SHI Shengbo. Studies of leaf conductance, transpiration and water potential of plants in alpine *Kobresia humilis* meadow[J]. Acta Ecologica Sinica, 1993, 13: 369.
- [56] LEDIG F T, KORBOBO D R. Adaptation of sugar maple populations along altitudinal gradient photosynthesis, respiration and specific leaf weight[J]. Amer J Bot, 1983, 70(2): 256-265.
- [57] 许大全. 青海高原春小麦光合效率的研究[M]. 全国高原植物生理学术讨论会论文摘要汇编. 1992: 2-3.
- XU Daquan. The Study of Photosynthetic Efficiency of Spring Wheat on the Qinghai Plateau[M]. The Abstracts Compilation of Papers on National Plateau Plant Physiology, 1992: 2-3.
- [58] OSMOND C B, ZIEGLER H. Physiological Progress in Plant Ecology[M]. Springer-verlag Berlin, 1980: 251.
- [59] 张树源, 武海, 陆国泉. 青海高原植物生理生态学研究: II 高寒草甸植物的光合作用[J]. 西北植物学报, 1993, 13(4): 302-307.
- ZHANG Shuyuan, WU Hai, LU Guoquan. The physiological ecology, ecology studies on plants in Qinghai Plateau I. the photosynthesis of plants in alpine Plateau[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 1993, 13(4): 302-307.
- [60] 滕中华, 韩发, 师生波, 等. 青藏高原黑褐苔草的抗寒物质季节变化动态研究[J]. 中国草地, 2003, 25(4): 36-40.
- TENG zhonghua, HAN Fa, SHI Shengbo, et al. Seasonal changes of substances related with cold resistance in *Carex atrofusca* in Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Chinese Journal of Grassland, 2003, 25(4): 36-40.
- [61] 赵福庚, 何龙飞, 罗庆云. 植物逆境生理生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2004: 1-216.
- ZHAO Fugeng, HE Longfei, LUO Qingyun. Plant Resistance Physiology[M]. Beijing: Science Press, 2004: 1-216.
- [62] CHEN Xiong, WANG Zongling, REN Hongdi, et al. Effects of altitude on antioxidative system in leaves and roots of *plantago major*[J]. Journal of Integrative Plant Biology, 1999, 41(8): 846-850.
- [63] 周瑞莲, 程国栋. 高寒山区牧草根丙二醛、渗透调节物、多胺季节动态与抗冻力关系的研究[J]. 植物生态学报, 2000, 24(5): 554-559.
- ZHOU Ruilian, CHENG Guodong. Changes in the roots in the alpine grasses in relation to late fall, winter and spring freezing tolerance[J]. Journal of Plant Ecology, 2000, 24(5): 554-559.
- [64] FOYER C H, HALLIWELL B. The presence of glutathione and glutathione reductase in chloroplasts: A proposed role in ascorbic acid metabolism[J]. Planta, 1976, 133: 21-25.
- [65] 李文华, 周兴民. 青藏高原生态系统及优化利用模式[M]. 青藏高原研究丛书. 广州: 广东科技出版社, 1998, 39: 183-270.
- LI Wenhua, ZHOU Xingmin. The Series Of Studies on Qinghai-Xizang Plateau, Ecosystems of Tibetan Plateau and Approach for their Sustainable Management[M]. Guangzhou: Guangdong Science & Technology Press, 1998, 39: 183-270.
- [66] 张金霞, 曹广民, 周党卫, 等. 退化草地暗沃寒冻锥形土 CO₂ 释放的日变化和季节动态[J]. 土壤学报, 2001, 38(1): 32-39.
- ZHANG Jinxia, CAO Guangmin, ZHOU Dangwei, et al. Diel and seasonal changes of carbon dioxide emission from mollic-cryic cambisols on degraded grassland[J]. Acta Pedologica Sinica, 2001, 38(1): 32-39.
- [67] 黄庆榴, 王祝华, 黄卓辉, 等. 1960 年青海德令哈农场春小麦高产原因的初步分析[C]// 夏镇澳, 余叔文. 小麦丰产论文集. 上海: 上海科学技术出版社, 1962: 179.
- HUANG Qingliu, WANG Zhuhua, HUANG Zhuohui, et al. An analysis of the higher yielding ability of spring wheat in the Xiangride farm in 1960 year, Qinghai Province[C]// XIA Zhenao, YU Shuwen. The compilation of the papers on higher yielding. Shanghai: Shanghai Science & Technology Press, 1962: 179.
- [68] 苏梯之, 潘锦珊. 青海香日德地区春小麦高产的生理特性分析[J]. 作物学报, 1981, 1: 19.
- SU Tizhi, PAN Jinshan. An analysis of the physiological features of the higher yielding ability of spring wheat in the Xiangride farm, Qinghai Province[J]. Acta Agronomica Sinica, 1981, 1: 19.
- [69] 张树源. 矮嵩草草甸植物净光合速率变化的研究[M]. 高原生物学报, 1988, 8: 135.
- ZHANG Shuyuan. The Variations of Net Photosynthetic Rate of Plants in *Kobresia humilis* Meadow[M]. The Compilation of Plateau Biology, 1988, 8: 135.
- [70] XU Daquan, SHEN Yungang. Diurnal variations in the photosynthetic efficiency in plants[J]. Acta Phytophysiological Sinica, 1997, 23(4): 410-416.
- [71] XU Daquan. Progress in photosynthesis research: from molecular mechanisms to green revolution[J]. Acta Phytophysiological Sinica, 2001, 27(2): 97-108. (文中无此项)
- [72] 李存信, 林德辉. 不同海拔地区种植的水稻叶片光合作用特征的比较[J]. 云南植物研究, 1986, 8(40): 459-466.
- LI Cunxin, LIN Dehui. Comparisons of photosynthetic characteristics of the leaf blade of rice grown at the different altitude localities[J]. Acta Botanica Yunnanica, 1986, 8(40): 459-466.
- [73] FIELD C, MOONEY H A. The photosynthesis-nitrogen relationship between the wild plants[C]// GIVINSH T J. On the economy of plant form and function. Cambridge: Cambridge University Press, 1986: 25-53.
- [74] REICH P B, et al. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes[J]. Ecology, 1999, 80: 1955-1969.
- [75] REICH P B, WALTERS J M, ELLSWORTH M B, et al. From Tropics to Tundra: Global Convergence in Plant Functioning[M]. USA: Proceedings of the National academy of Science, 1997, 94: 13730-13734.
- [76] 易现峰, 黄桂英, 师生波, 等. 高寒草甸矮嵩草种群光合作用及群落生长季节变化[J]. 中国草地, 2000, 1: 12-15.
- YI Xianfeng, BEN Guiying, SHI Shengbo, et al. Seasonal variation in photosynthesis of *Kobresia humilis* population and community growth at Haibei alpine meadow[J]. Grassland of China, 2000, 1: 12-15.
- [77] 张金霞, 曹广民, 周党卫, 等. 高寒矮嵩草草甸大气-土壤-植被-动物系统碳素储量及碳素循环[J]. 生态学报, 2003, 23(4): 627-633.
- ZHANG Jinxia, CAO Guangmin, ZHOU Dangwei, et al. The carbon storage and carbon cycle among the atmosphere, soil, vegetation and animal in the *Kobresia humilis* alpine meadow ecosystem[J]. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(4): 627-633.

- [78] 罗天祥, 李文华, 罗辑, 等. 青藏高原主要植被类型生物生产量的比较研究[J]. 生态学报, 1999, 19(6): 823-831.
LUO Tianxiang, LI Wenhua, LUO Ji, et al. A comparative study on biological production of major vegetation types on the Tibetan Plateau [J]. Acta Ecologica Sinica, 1999, 19(6): 823-831.
- [79] 罗天祥, 石培礼, 罗辑, 等. 青藏高原植被样带地上部分生物量的分布格局[J]. 植物生态学报, 2002, 26(6): 668-676.
LUO Tianxiang, LI wenhua, LUO Ji, et al. Distribution patterns of aboveground biomass in Tibetan alpine vegetation transects[J]. Journal of Plant Ecology, 2002, 26(6): 668-676.
- [80] LUO Tianxiang, LI Wenhua, ZHU Huazhong. Estimated biomass and productivity of natural vegetation on the Tibetan Plateau[J]. Ecological Application, 2002, 12(4): 980-997.
- [81] LUO Tianxiang, PAN Yude, OUYANG Hua, et al. Leaf area index and net primary productivity along subtropical to alpine gradients in the Tibetan Plateau[J]. Global Ecology and Biogeography, 2004, 13, 345-358.
- [82] 王启基, 王文颖, 邓自发. 青海海北地区高山嵩草甸植物群落生物量动态及能量分配[J]. 植物生态学报, 1998, 22(3): 222-230.
WANG Qiji, WANG Wenying, DENG Zifa. The dynamics of biomass and the allocation of energy in alpine *Kobresia* meadow communities, Haibei region of Qinghai Province[J]. Journal of Plant Ecology, 1998, 22(3): 222-230.
- [83] 王长庭, 王启基, 龙瑞军, 等. 高寒草甸群落植物多样性和初级生产力沿海拔梯度变化的研究[J]. 植物生态学报, 2004, 28 (2): 240-245.
WANG Changting, WANG Qiji, LONG Ruijun, et al. Changes in plant species diversity and productivity along an elevation gradient in an alpine meadow[J]. Journal of Plant Ecology, 2004, 28(2): 240-245.
- [84] 蒲继延, 李英年, 赵亮, 等. 矮嵩草甸生物量季节动态及其与气候因子的关系[J]. 草地学报, 2005, 13(3): 68-71.
PU Jiyan, LI Yingnian, ZHAO Liang, et al. The relationship between seasonal changes of *Kobresia Humilis* meadow biomass and the meteorological factors[J]. Acta Agrestia Sinica, 2005, 13(3): 68-71.
- [85] 李月梅, 曹广民, 徐仁海. 植物群落生物量和有机碳对高寒草甸土地利用变化的响应[J]. 草业科学, 2007, 24(6): 4-8.
LI Yue mei, CAO Guangmin, XU Renhai. Effect of different land use on the biomass and organic carbon of plant communities in alpine meadow[J]. Pratacultural Science, 2007, 24(6): 4-8.
- [86] 周才平, 欧阳华, 王勤学, 等. 青藏高原主要生态系统净初级生产力的估算[J]. 地理学报, 2004, 59(1): 74-79.
ZHOU Caiping, OUYANG Hua, WANG Qinxue, et al. Estimated net primary productivity in Tibetan Plateau[J]. Acta Geographica Sinica, 2004, 59(1): 74-79.
- [87] NI Jian. Carbon storage in terrestrial ecosystems of china: estimates at different spatial resolutions and their responses to climate change[J]. Climatic Change, 2001, 49: 339-358.
- [88] SCHLESINGER W H. Evidence from chronosequence studies for a low carbon-storage potential of soil[J]. Nature, 1990, 348, 232-234.
- [89] OADES J M. The retention of organic matter in soils[J]. Biogeochemistry, 1994, 5: 35-70.
- [90] TRUMBORE S E, VOGEL J S, SOUTHON J R. AMS ^{14}C measurements of fractionated soil organic matter, an approach to deciphering the soil carbon cycle[J]. Radiocarbon, 1989, 31: 644-654.
- [91] HARRISON K G. Using bulk soil radiocarbon measurements to estimate soil organic matter turnover times, Implications for atmospheric CO_2 levels[J]. Radiocarbon, 1996, 38(2): 181-190.
- [92] GAUDINSKI J B, TRUMBORE S E, DAVIDSON E A, et al. Soil carbon cycling in a temperate forest, radiocarbon-based estimates of residence times, sequestration rates and partitioning of fluxes[J]. Biogeochemistry, 2000, 51: 33-69.
- [93] 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 西藏土壤[M]. 北京: 科学出版社, 1985.
The Comprehensive Scientific Investigation Team on the Qinghai-Tibet Plateau, Chinese Academy of Sciences. Tibetan Soils[M]. Beijing: Science Press, 1985.
- [94] 林清, 金会军, 程国栋, 等. 青藏高原五道梁冻土活动层表面二氧化碳和甲烷的排放[J]. 冰川冻土, 1996, 18(4): 325-330.
LIN Qing, JIN Huijun, CHENG Guodong, et al. CH_4 and CO_2 emission from permafrost surface in Wudaoliang in the Tibetan Plateau[J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 1996, 18(4): 325-330.
- [95] 王在模, 乐炎舟, 张金霞. 高山土壤呼吸强度的初步研究[C]// 夏武平. 高寒草甸生态系统. 兰州: 甘肃人民出版社, 1982: 174-183.
WANG Zaimo, YUE Yanzhou, ZHANG Jinxia. Preliminary studies on respiratory intensity of alpine soil[C]// XIA Wuping. Alpine meadow ecosystem. Lanzhou: Gansu People's Press, 1982: 174-183.
- [96] 曹广民, 李英年, 张金霞, 等. 环境因子对暗沃寒冻锥形土土壤 CO_2 释放速率的影响[J]. 草地学报, 2001, 9(4): 307-312.
CAO Guangmin, LI Yingnian, ZHANG Jinxia, et al. Effect of soil circumstances biogeochemical factors on carbon dioxide emission from Mollic-Gryic Cambisols[J]. Acta Agrestia Sinica, 2001, 9(4): 307-312.
- [97] 刘允芬, 欧阳华, 曹广民, 等. 青藏高原东部生态系统土壤碳排放[J]. 自然资源学报, 2001, 16(2): 152-160.
LIU Yunfen, OUYANG Hua, CAO Guangmin, et al. Soil carbon emission from ecosystems of eastern Qinghai-Tibet Plateau[J]. Journal of Natural Resources, 2001, 16(2): 152-160.
- [98] 周党卫, 曹广民, 张金霞, 等. 植物生长期退化草毡寒冻锥形土 CO_2 释放特征[J]. 应用生态学报, 2003, 14(3): 367-371.
ZHOU Dangwei, CAO Guangmin, ZHANG jinxia, et al. CO_2 flux characteristics from degenerated mat cryo-sod soil during plant growing period[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2003, 14(3): 367-371.
- [99] 裴志永, 欧阳华, 周才平. 青藏高原高寒草原碳排放及其迁移过程研究[J]. 生态学报, 2003, 23, (2): 231-236.
PEI Zhiyong, OUYANG Hua, ZHOU Caiping. A study on carbon fluxes from alpine grassland ecosystem on Tibetan Plateau[J]. Acta Ecologica Sinica, 2003, 23(2): 231-236.
- [100] 裴志永, 欧阳华, 周才平, 等. 青藏高原高寒草原生态系统 CO_2 , CH_4 和 N_2O 排放通量研究[J]. 地理学报, 2003, 13(1): 27-34.
PEI Zhiyong, OUYANG Hua, ZHOU Caiping, et al. Fluxes of CO_2 , CH_4 and N_2O from alpine grassland in the Tibetan Plateau[J]. Acta Geographica Sinica, 2003, 13(1): 27-34.
- [101] 张宪洲, 石培礼, 刘允芬, 等. 青藏高原高寒草原生态系统土壤 CO_2 排放及其碳平衡[J]. 中国科学: D 辑. 地球科学, 2004, 34(增刊 II): 193-199.
ZHANG Xianzhou, SHI Peili, SHEN Yunfen, et al. The CO_2 emission and carbon balance in ecosystem of alpine steppe on the Tibetan Plateau[J]. Science in China, Series D-Earth Sciences, 2004, 34 (SuppII): 193-199.
- [102] 吴琴, 曹广民, 胡启武, 等. 矮嵩草甸植被-土壤系统 CO_2 的释放特征[J]. 资源科学, 2005, 27(2): 96-102.
WU Qin, CAO Guangmin, HU Qiwu, et al. A primary study on CO_2 emission from Soil-Plant systems of *Kobresia Humilis* meadow[J]. Resources Science, 2005, 27(2): 96-102.
- [103] 赵拥华, 赵林, 武天云, 等. 冬春季青藏高原北麓河多年冻土活动层中气体 CO_2 浓度分布特征[J]. 冰川冻土, 2006, 28(2): 183-190.
ZHAO Yonghua, ZHAO lin, WU Tianyun, et al. Variation of CO_2 con-

- centration in active layer in Beiluhe permafrost region of the Tibetan Plateau[J]. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2006, 28(2): 183-190.
- [104] 孙步功, 龙瑞军, 孔邦, 等. 青海果洛黄河源区高寒草甸 CO₂ 释放速率研究[J]. *草地学报*, 2007, 15(5): 449-453.
- SUN Bugong, LONG Ruijin, KONG Zheng, et al. A study on CO₂ emission rate from alpine meadow in the source region of Yellow River in Guoluo, Qinghai Province[J]. *Acta Agretr Sinica*, 2007, 15(5): 449-453.
- [105] 王俊峰, 王根绪, 王一博, 等. 青藏高原沼泽与高寒草甸草地退化对生长期 CO₂ 排放的影响[J]. *科学通报*, 2007, 52(13): 1554-1560.
- WANG Junfeng, WANG Genxu, WANG Yibo, et al. The effects of degradation on the CO₂ emission from swamp and alpine meadow during the growing seasons on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Bulletin of Science and Technology*, 2007, 52(13): 1554-1560.
- [106] 郑度, 姚檀栋. 青藏高原隆升及其环境效应[J]. *地球科学进展*, 2006, 21(5): 451-457.
- ZHENG Du, YAO Tandong. Uplifting of Tibetan Plateau with its environmental effects[J]. *Advances in Earth Science*, 2006, 21(5): 451-457.
- [107] KUZUYAKOV Y. Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2006, 38: 425-448.
- [108] 陶贞, 沈承德, 高全洲, 等. 高寒草甸土壤有机碳储量和 CO₂ 通量[J]. *中国科学: D 辑. 地球科学*, 2007, 37(4): 553-563.
- TAO Zhen, SHEN Chengde, GAO Quanzhou, et al. The soil organic carbon storage and CO₂ fluxes in alpine meadow soils[J]. *Science in China, Series D-Earth Sciences*, 2007, 37(4): 553-563.
- [109] SUSAN. Rapid exchange between soil carbon and atmospheric carbon dioxide driven by temperature change[J]. *Science*, 1996, 272(19): 393-396.
- [110] MIKO. The temperature dependence of soil organic matter decomposition and the effect of global warming on soil organic C storage[J]. *Soil Bio Biochem*, 1995, 27: 753-760.
- [111] GREGORICH, E G, VORONEY R P, KACHANOSKI R G. Turnover of carbon through the microbial biomass in soils with different textures[J]. *Soil Bio Biochem*, 1991, 23: 799-805.
- [112] BOTTNER P, AUSTRUI F, CORTEZ J. Decomposition of ¹⁴C- and ¹⁵N-labelled plant material, under controlled condition, in coniferous forest soils from a north-south climatic sequence in Western Europe[J]. *Soil Bio Biochem*, 1998, 30: 597-610.
- [113] 王启兰, 曹广民, 王长庭. 高寒草甸不同植被土壤微生物数量及微生物生物量的特征[J]. *生态学杂志*, 2007, 26(7): 1002-1008.
- WANG Oilan, CAO Guangmin, WANG Changting. Quantitative characters of soil microbes and microbial biomass under different vegetations in alpine meadow[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2007, 26(7): 1002-1008.
- [114] 田玉强, 欧阳华, 徐兴良, 等. 青藏高原土壤有机碳储量与密度分布[J]. *土壤学报*, 2008, 45(5): 933-942.
- TIAN Yuqiang, OUYANG Hua, XU Xingliang, et al. Distribution characteristics of soil organic carbon storage and density on the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2008, 45(5): 933-942.

The advances in study on plant photosynthesis and soil respiration of alpine grasslands on the Tibetan Plateau

Tian Yuqiang*, Gao Qiong, Zhang Zhicai, Zhang Yong, Zhu Kai

State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract: The Tibetan Plateau has been a hotspot of the world in study the global climate change, and carbon processes in the alpine grasslands are always the key issue of the projects related to global climate change. In this paper, we briefly summarized the progresses and shortcomings in study the important carbon processes in the alpine grasslands, the plant photosynthesis and soil respiration, on the Tibetan Plateau in recent years; and then we discuss the new direction in study of future. Firstly, we explore the progresses in study the plant photosynthesis, included the photosynthetic and physiological characteristics of plant leaves in the alpine grasslands, the acclimation of plant leaf photosynthesis to the environmental factors of strong solar radiation, lower CO₂ partial pressure, and lower temperature, the photosynthetic and physiological characteristics of plant community, as well as the plant productivity and carbon pool of plants in the alpine grasslands; then we discuss the progresses in study the soil respiration, included the diurnal and seasonal variations of soil respiration, the analysis of relevant controlling factors to soil respiration, and the storage and turnover of soil organic carbon(SOC). Up to date, most studies on photosynthetic and physiological characteristics in the alpine grasslands were based on plant leaf, and scarcely based on plant community or ecosystem; furthermore, most studies on soil respiration were merely concentrated on the total soil respiration without considering the soil heterogeneity, and it remains the most difficult part to partition the total soil respiration into different components of root respiration, rhizomicrobial respiration, microbial respiration of dead plant residues, additional SOM derived CO₂ and the SOM-derived CO₂. It is only the independent study of plant physiology, ecology or pedology for majority of the present studies on plant photosynthesis and soil respiration in the alpine grasslands, so it will be a new direction to carry out the integrative study of plant photosynthesis and soil respiration. Based on much integrative studies on carbon processes accomplished on the Tibetan Plateau, it would have to improve our understandings of the regional carbon cycle mechanisms in this special regional area.

Key words: Tibetan Plateau; alpine grasslands; plant photosynthesis; soil respiration