

DOI: 10.5846/stxb201504170794

徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 薛娴, 彭飞, 尤全刚. 青藏高原高寒草甸生物量动态变化及与环境因子的关系——基于模拟增温实验. 生态学报, 2016, 36 (18): - .

Xu M H, Liu M, Zhai D T, Xue X, Peng F, You Q G. Dynamic changes in biomass and its relationship with environmental factors in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau, based on simulated warming experiments. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(18): - .

青藏高原高寒草甸生物量动态变化及与环境因子的关系

——基于模拟增温实验

徐满厚^{1,*}, 刘敏¹, 翟大彤¹, 薛娴², 彭飞², 尤全刚²

1 太原师范学院 地理科学学院, 晋中 030619

2 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所 沙漠与沙漠化重点实验室, 兰州 730000

摘要:以青藏高原高寒草甸为研究区,设置模拟增温实验样地,于2010年开始持续增温,2012和2013年调查植被地上-地下生物量,探讨气候变暖背景下高寒草甸生物量的动态变化及其与环境因子的关系。结果表明:(1)增温处理下地上-地下生物量与根冠比的中值和平均值大于对照,其中地下生物量(变异系数为0.30)的增加幅度大于地上生物量(变异系数为0.27),根冠比的变异系数(0.33)大于地上-地下生物量,这表明增温可导致高寒草甸植被生物量分配出现差异。(2)地上-地下生物量呈极显著的幂指数函数关系($R^2=0.147, P<0.001$),表现为异速生长,但在增温处理下异速生长出现减缓($R^2=0.102, P<0.05$)。(3)地上生物量受深层土壤水分和浅层土壤温度影响较大,地下生物量受深层土壤水分和深层土壤温度影响较大;土壤温度对地上-地下生物量的影响强于土壤水分,表现为20 cm深度土壤温度对地上生物量($R=0.582, P<0.01$)和根冠比($R=-0.238, P<0.05$)影响较大,60 cm深度土壤温度对地下生物量影响较大($R=0.388, P<0.01$),100 cm深度土壤水分对地上生物量($R=0.423, P<0.01$)和地下生物量($R=0.245, P<0.05$)影响较大,这说明增温导致浅层土壤温度对生物量分配产生影响,使生物量更多分配到地上部分,而冻土融化致使深层土壤水分对生物量产生影响。

关键词:青藏高原;高寒草甸;生物量;环境因子;模拟增温

Dynamic changes in biomass and its relationship with environmental factors in an alpine meadow on the Qinghai - Tibetan Plateau, based on simulated warming experiments

XU Manhou^{1,*}, LIU Min¹, ZHAI Datong¹, XUE Xian², PENG Fei², YOU Quangang²

1 Taiyuan Normal University, Jinzhong 030619, China

2 Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, University of Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

Abstract: The Qinghai-Tibetan Plateau (QTP) is considered to be an ideal region in which to study the responses of terrestrial ecosystems to climate warming. Alpine meadows, a common ecosystem on the QTP, are extremely fragile and highly sensitive to increasing temperatures, and, once destroyed, are very unlikely to recover quickly, potentially leading to desertification of the site. It is therefore extremely important that we gain a full understanding of the changes in the floral communities of alpine meadows that will occur in response to climate warming on the QTP. In previous research, we established 20 experimental plots based on a randomized-block design in an alpine meadow on the QTP, which included five

基金项目:国家自然科学基金项目(41501219)

收稿日期:2015-04-17; 网络出版日期:2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xumh@tynu.edu.cn

replicates of four treatments: control, warming alone, clipping alone, and interaction of warming and clipping. In the present study, we focused on the control and warming-alone plots and surveyed aboveground biomass (AGB), and belowground biomass (BGB) of vegetation in the 2012 and 2013 growing seasons (from May to September) in the two types of plots. The aim of this study was to examine the variations in biomass allocation and the relationship between biomass and environmental factors. The biomass indexes we focused on included AGB, BGB, and root-to-shoot ratio (RSR), with the environmental factors consisting of soil temperature and soil moisture at various depths (10, 20, 40, 60, and 100 cm). We found the followings. (1) The AGB, BGB, and RSR data fitted to normal distributions, where the frequency range of BGB was greater than that of RSR, which was in turn greater than that of AGB. Median and mean values of AGB, BGB, and RSR were all higher in the warming-alone treatment than in the control, where the increased amplitude of BGB with a coefficient of variation of 0.30 was larger than that of AGB (0.27). The coefficient of variation of RSR (0.33) was larger than that of both AGB and BGB in different treatments, illustrating that biomass variation resulted from the considerable difference between the above- and belowground environment. (2) AGB and BGB exhibited a highly significant functional relationship of the power exponent ($R^2 = 0.147$, $P < 0.001$), behaving as an allometric correlation, but with the allometry slowing in the warming-alone treatment ($R^2 = 0.102$, $P < 0.05$). (3) AGB was primarily influenced by deep-soil moisture and shallow-soil temperature, whereas BGB was most highly influenced by deep-soil moisture and deep-soil temperature. However, the effect of soil temperature on both AGB and BGB was greater than that of soil moisture. Soil temperature at a depth of 20 cm had a considerable effect on AGB ($R = 0.582$, $P < 0.01$) and RSR ($R = -0.238$, $P < 0.05$), whereas soil temperature at a depth of 60 cm had a considerable effect on BGB ($R = 0.388$, $P < 0.01$). Soil moisture at a depth of 100 cm had a substantial effect on both AGB ($R = 0.423$, $P < 0.01$) and BGB ($R = 0.245$, $P < 0.05$). Based on these results, we conclude that shallow-soil temperature in warming conditions influences biomass allocation and induces a higher allocation of biomass to aboveground vegetation communities, whereas deep-soil moisture influences biomass production as a result of the thawing of frozen soil by the warming conditions.

Key Words: Qinghai-Tibetan Plateau; alpine meadow; biomass; environmental factors; simulated warming

草地作为陆地上分布最为广泛的生态系统类型之一,在全球碳循环和气候调节中起着重要作用^[1,2]。草地生物量既能反映草地能流、物流和第一性生产力,也可反映草地群落或生态系统功能强弱^[3]。准确测定草地生物量大小,揭示其地上与地下分配关系及其与环境因子关系,对于评估其 CO₂源汇功能,预测草地生态系统与全球变化动态关系具有重要意义^[4]。草地生物量的地上-地下分配关系反映了植物的生存策略,可影响植物个体生长、植被结构和生态系统土壤碳输入^[5,6]。地下-地上生物量比(R/S)是许多陆地生态系统碳循环模型的重要参数,但由于根系采样等诸多困难使 R/S 的测算存在很大不确定性^[7,8]。目前,中国主要草地生态系统类型中的地上-地下生物量在群落和个体水平上均有较为系统研究^[2,9-11]。群落水平上青藏草地生物量地上-地下分配符合等速生长假说,但并未观察到 R/S 随年均温或者年降水呈显著变化趋势^[7,8,12];个体水平上中国草地的地上-地下生物分配不支持等速生长假说,R/S 随年均温和年降水同样无明显变化趋势^[5]。总体上无论是内蒙温带草原还是青藏高寒草地,其 R/S 都大于全球草地^[7,8]。

草地生物量与环境因子的关系是草地生态学研究的热点和重要内容之一。围绕草地生物量的动态变化及其与环境因子的关系,国内外学者开展了大量研究工作^[1,13-19]。Scurlock 等^[1]通过综合分析世界各地野外实测的主要草地类型生物量及相关环境因子数据,建立了全球净初级生产力综合数据库。Bai 等^[16]对内蒙古草地进行了 24 年的研究,发现 1—7 月份的降水是引起群落生物量产生波动的主要气候因子;而蔡学彩等^[13]对内蒙古草地的研究表明,群落生物量的年际变化与年降水、月降水以及 1—7 月份降水量的变化无显著相关性。对高寒草地的研究,李凯辉等^[15]得到 7—8 月份的平均气温是决定禾本科和莎草科功能群地上生物量的主导因子;王长庭等^[14]研究也发现,温度对高寒草甸植物群落初级生产力(地上生物量)的作用最大,

是决定不同海拔梯度植物群落初级生产力的主要环境因子。然而,以往的研究尚有不足之处:(1)研究方法和数据来源等方面的不同使结果存在很大差异;(2)通常采用草地资源清查数据或者已经发表的生物量数据,缺少采用统一调查方法获得的实测数据;(3)我国草地地上生物量受降水影响较为显著,但地下生物量对环境因子的响应特征尚不明确^[5]。因此,有必要进一步在同一个地点、相同的草地类型中进行个体水平或群落水平调查,从而探究草地生物量的变化趋势及其与环境因子的关系。

青藏高原作为全球冰冻圈的重要区域,广泛发育着多年冻土。由于多年冻土环境对气候变暖响应剧烈,使得该地区高寒草地生态系统表现出异常的脆弱性^[3, 20]。作为青藏高原的一种典型草地类型,高寒草甸是适应高原隆起与长期低温环境形成的特殊产物,是典型的高原地带性和山地垂直地带性植被^[21, 22]。但高寒草甸生态系统极其脆弱,对气候变暖和人类活动影响极为敏感,一旦遭受破坏很难在短期内得到恢复,甚至导致草地退化和沙漠化发生^[23, 24]。因此,本研究以青藏高原高寒草甸为研究对象,从群落水平上探讨气候变暖背景下高寒草甸生物量的动态变化及其与环境因子的关系,以期为高海拔地区植被的保护和合理利用,防止草地退化和沙漠化发生提供理论参考和科学依据。

1 研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国科学院冻土工程国家重点实验室青藏高原研究基地,坐标为 34°49′34″—34°49′37″ N、92°55′57″—92°56′06″ E,海拔在 4620—4640 m 之间^[25-27]。该地属青藏高原干寒气候区,年均气温-5.9℃,年均降水量 267.6 mm,年均潜在蒸发量 1316.9 mm。试验地位于青藏高原北麓河多年冻土区,该区冻土活动层厚度一般为 2—3m,冻结期为 9 月至翌年 4 月。在高寒草甸生长季(5—9 月),研究区的植物群落组成以莎草科和菊科的物种居多,植被盖度达 83%。其中,以莎草科的高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)为建群种,并伴生有莎草科的青藏苔草(*Carex moorcroftii*)、豆科的细小棘豆(*Oxytropis pusilla*)、报春花科的垫状点地梅(*Androsace tapete*),以及菊科的矮火绒草(*Leontopodium nanum*)和美丽风毛菊(*Saussurea pulchra*)等,蓼科的珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)也较为常见。

1.2 样地设置

实验采用随机区组设计,设置对照、增温(使地面温度约增加 3℃)、刈割(留茬高度约 1 cm)及增温+刈割交互作用 4 种处理(图 1)^[27]。每种处理 5 个重复(即 5 个区组),共 20 个样地,每个样地面积 2 m×2 m,相邻样地间隔 4—5 m。本研究采用的数据来自该实验设计的对照和增温样地。对照样地设置:该样地内不进行增温、刈割处理,保持植被自然状态。增温样地设置:增温装置采用红外线辐射器,灯体为 165 cm 长、15 cm 宽的三棱形,灯管为 150 cm 长、8 mm 直径的圆柱体,将其架设在样地正上方距地面 1.5 m 高度处,于 2010 年 7 月开始全年不间断增温。每一区组样地外围都用铁丝网围栏,以防破坏。

1.3 植被生物量测定

于 2012 和 2013 年高寒草甸生长季进行植被群落特征调查(5—9 月,每月中旬调查一次),测定方法详见参考文献^[25-27]。在实验样地(对照、增温)周围选取临时性样方,通过建立临时性样方植被地上生物量与高度、盖度的回归方程间接推导出实验样地生长季植被的地上生物量。根系获取采用土钻法,即每个样地用内径为 7 cm 的土钻分不同土层钻取根系样品(为减少样地破坏,钻数确定为 1),土层分为 5 层:0—10 cm、10—20 cm、20—30 cm、30—40 cm 和 40—50 cm。土样密封后运回实验室进行风干,然后用 60 目标准土壤筛(0.28 mm 孔径)将根系与土壤分离。根系部分冲洗风干后,根据根的颜色、柔韧性及是否附着毛根辨别出活根,将活根放进 75℃ 的烘箱中烘干至恒重,然后称量作为地下生物量。

1.4 土壤水热测定

观测设备由美国 Campbell 公司生产(Campbell Scientific, Lincoln, USA),传感器选择国际认证并符合国家标准的型号。土壤温度由 109SS-L 型温度探头分 4 个深度测定,分别为 20 cm、40 cm、60 cm 和 100 cm;土

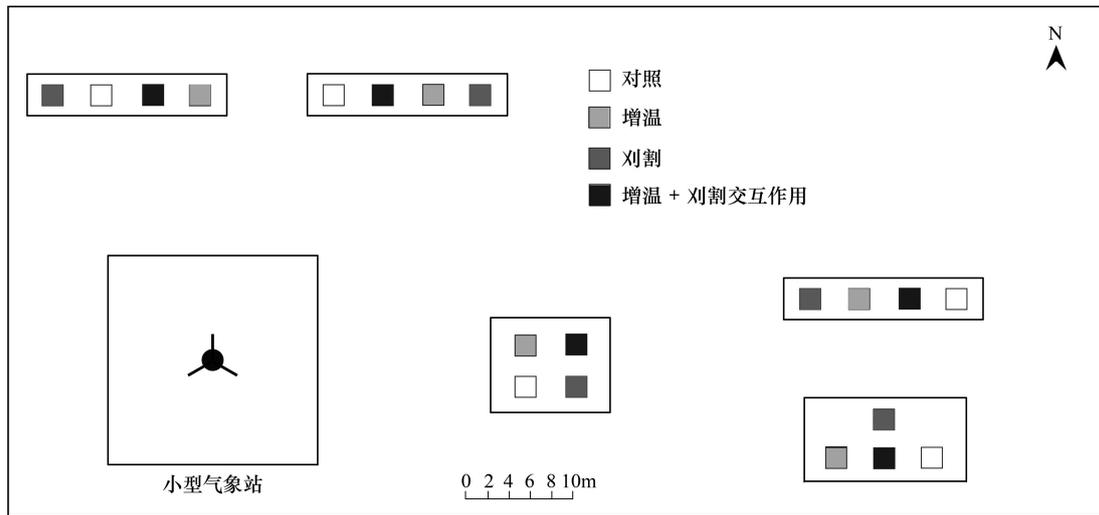


图1 增温、刈割实验样地分布图

Fig.1 The distribution schematic diagram of warming and clipping plots

壤水分由 FDR (Envior SMART 型) 水分探头分 5 个深度测定, 分别为 10 cm、20 cm、40 cm、60 cm 和 100 cm^[25, 26]。所用传感器均连接到 CR1000 型数据采集仪, 以 10 min 为间隔自动记录数据, 分析计算时将 24 h 内的数据取平均值作为日数据。

1.5 数据分析

(1) 利用 2010—2013 年不同月份临时性样方的 100 组数据进行多元回归分析^[27], 通过 SPSS17.0 软件构建植被地上生物量与高度、盖度的回归方程:

$$ab = 308.26c + 22.764h - 121.801 \quad (R^2 = 0.737, P < 0.001, N = 100)$$

式中, c 为盖度、 h 为高度/cm、 ab 为地上生物量/(g/m²)。

通过实测实验样地内植被的盖度和高度, 由此回归方程间接推导出实验样地植被的地上生物量。

(2) 选择 2012 和 2013 年生长季实验样地的 80 组数据(2012 年每个处理取了 5 个重复, 5 个月份共获得 50 组数据; 2013 年每个处理取了 3 个重复, 5 个月份共获得 30 组数据) 进行相关、回归分析。地上生物量与地下生物量的关系, 先由 SPSS17.0 软件进行曲线拟合以得到最佳方程, 再由 Origin8.1 软件绘图完成。地上生物量、地下生物量和根冠比与不同深度土壤温度、水分的关系, 先由 SPSS17.0 软件进行相关分析, 择其显著者再由 Origin8.1 软件绘制回归关系图。

2 结果与分析

2.1 生物量的数量特征

地上生物量、地下生物量和根冠比数据经 Kolmogorov-Smirnov 检验均符合正态分布($P > 0.05$), 可直接用于相关、回归分析(表 1)。然而, 在增温处理下, 地上生物量、地下生物量和根冠比的数据变异较大。其中, 地上生物量的数据范围略有缩小, 变异系数小于对照, 数据更加集中; 地下生物量的数据范围呈扩大趋势, 变异系数大于对照, 数据更加离散; 根冠比的数据范围虽略有扩大, 但变异系数与对照相等, 数据波动趋于平衡。增温处理下地上生物量、地下生物量和根冠比的中值/平均值均大于对照, 数据呈增大趋势, 且地下生物量(变异系数为 0.30)的增加幅度大于地上生物量(变异系数为 0.27)。增温处理下根冠比的变异系数(0.33)大于地上生物量(0.27)和地下生物量(0.30)。以上分析表明, 增温可导致高寒草甸生物量地上-地下分配出现变异。

表 1 青藏高原高寒草甸生物量统计

Table 1 Statistics of biomass in an alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau

指标 Index	处理 Treatment	样本数 Sample	范围 Range	中值 Median	标准差 Standard deviation	平均值 Average value	变异系数 Coefficient of variation	K-S P 值 K-S P value
地上生物量	对照 Control	40	143.35—417.17	239.83	75.60	245.64	0.31	0.78
AGB/(g/m ²)	增温 Warming	40	157.34—410.53	256.32	70.15	257.21	0.27	0.54
	全部 Total	80	143.35—417.17	247.57	72.70	251.43	0.29	0.57
地下生物量	对照 Control	40	1201.80—4898.99	3472.64	944.96	3371.70	0.28	0.67
BGB/(g/m ²)	增温 Warming	40	1308.70—5718.44	3710.19	1088.53	3653.82	0.30	0.95
	全部 Total	80	1201.80—5718.44	3531.00	1022.70	3512.76	0.29	0.92
根冠比 RSR	对照 Control	40	6.64—23.17	13.58	4.80	14.48	0.33	0.35
	增温 Warming	40	6.14—23.29	14.13	4.96	14.87	0.33	0.91
	全部 Total	80	6.14—23.29	13.59	4.86	14.67	0.33	0.39

AGB: Aboveground biomass, BGB: Belowground biomass, RSR: Root-to-shoot ratio, K-S P 值: Kolmogorov-Smirnov 检验的显著性

2.2 生物量间的关系

对地上生物量与地下生物量进行曲线拟合,显示二者呈极显著的幂指数函数关系($N=80, R^2=0.147, P<0.001$) (图 2)。其中,对照处理下的幂指数函数同样达到极显著水平($N=40, P<0.01$),而增温处理下的显著性略有下降,只达到显著水平($N=40, P<0.05$)。同时,增温处理下幂指数函数方程的决定系数(0.102)也略有下降,低于对照处理的 0.188。

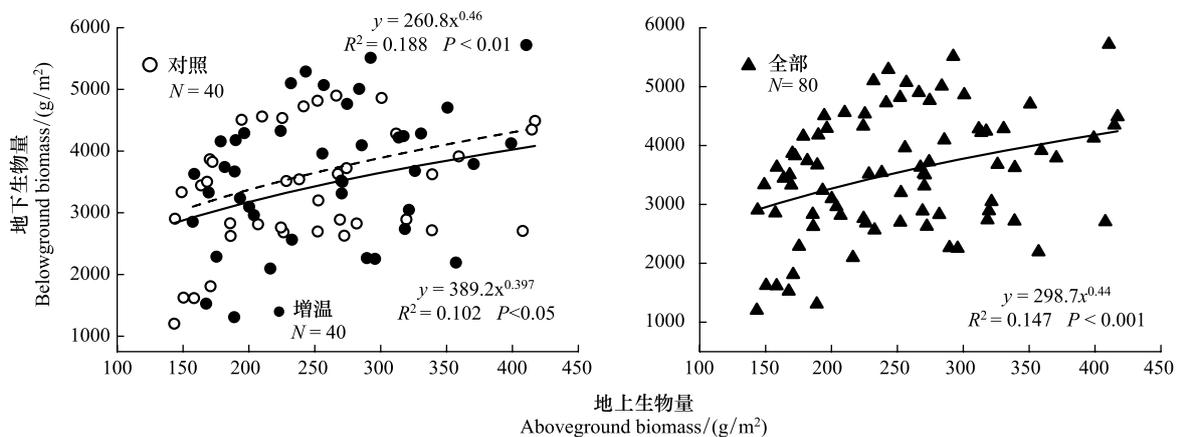


图 2 青藏高原高寒草甸地上生物量与地下生物量的曲线拟合

Fig.2 Curve fitting between aboveground biomass and belowground biomass in an alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau

对地上生物量与地下生物量取 Lg 对数转换,然后进行线性相关分析,显示二者的相关性达到极显著水平($P<0.001$) (表 2)。其中,对照处理下的相关性达到极显著水平($P=0.005<0.01$),而增温处理下的相关性达到显著水平($P=0.044<0.05$)。同时,增温处理下线性方程的截距略有增大,斜率略有减小,表明地上生物量与地下生物量的线性关系减弱。对照、增温处理下线性方程的斜率均小于 1,表明地上生物量与地下生物量呈异速生长关系,但在增温处理下相关性减弱,异速生长出现减缓。

表 2 青藏高原高寒草甸地上生物量与地下生物量对数转换后的线性关系

Table 2 Linearity between Lg-transformed aboveground biomass and belowground biomass in an alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau

Lg	R ²	P	截距 Intercept	斜率 Slope
对照 Control	0.188	0.005	2.416	0.461
增温 Warming	0.102	0.044	2.59	0.397
全部 Total	0.147	<0.001	2.475	0.44

2.3 生物量与环境因子的关系

对生物量与不同深度土壤温度、水分进行相关分析,择其显著者绘制回归关系图(图3)。地上生物量与60、100 cm 土壤水分及20、40、60、100 cm 土壤温度呈显著正相关($P<0.05$)。其中,100 cm 土壤水分与地上生物量的相关性达到极显著水平($P<0.01$),而60 cm 土壤水分与地上生物量只达到显著水平($P<0.05$),且前者相关系数(0.423)大于后者(0.223),二者相关系数平均为0.323;100 cm 土壤温度与地上生物量的相关性只达到显著水平($P<0.05$),而20、40、60 cm 土壤温度与地上生物量达到极显著水平($P<0.01$),且随深度增加各土壤温度的相关系数减小,平均为0.46,大于土壤水分。

地下生物量与100 cm 土壤水分及20、40、60、100 cm 土壤温度呈显著正相关($P<0.05$)。其中,100 cm 土壤水分与地下生物量的相关性达到显著水平($P<0.05$),而各深度土壤温度与地下生物量均达到极显著水平($P<0.01$),且随着深度增加各土壤温度的相关系数略有增加,平均为0.354,大于土壤水分(0.245)。以上分析表明,深层土壤水分和浅层土壤温度对地上生物量影响较大,深层土壤水分和深层土壤温度对地下生物量影响较大,且土壤温度对地上-地下生物量的影响强于土壤水分。然而,根冠比只与20 cm 土壤温度呈显著负相关($R=-0.238, P<0.05$),表明浅层土壤温度还对生物量分配产生影响,可促进生物量更多的分配到地上部分,使地上生物量增大。

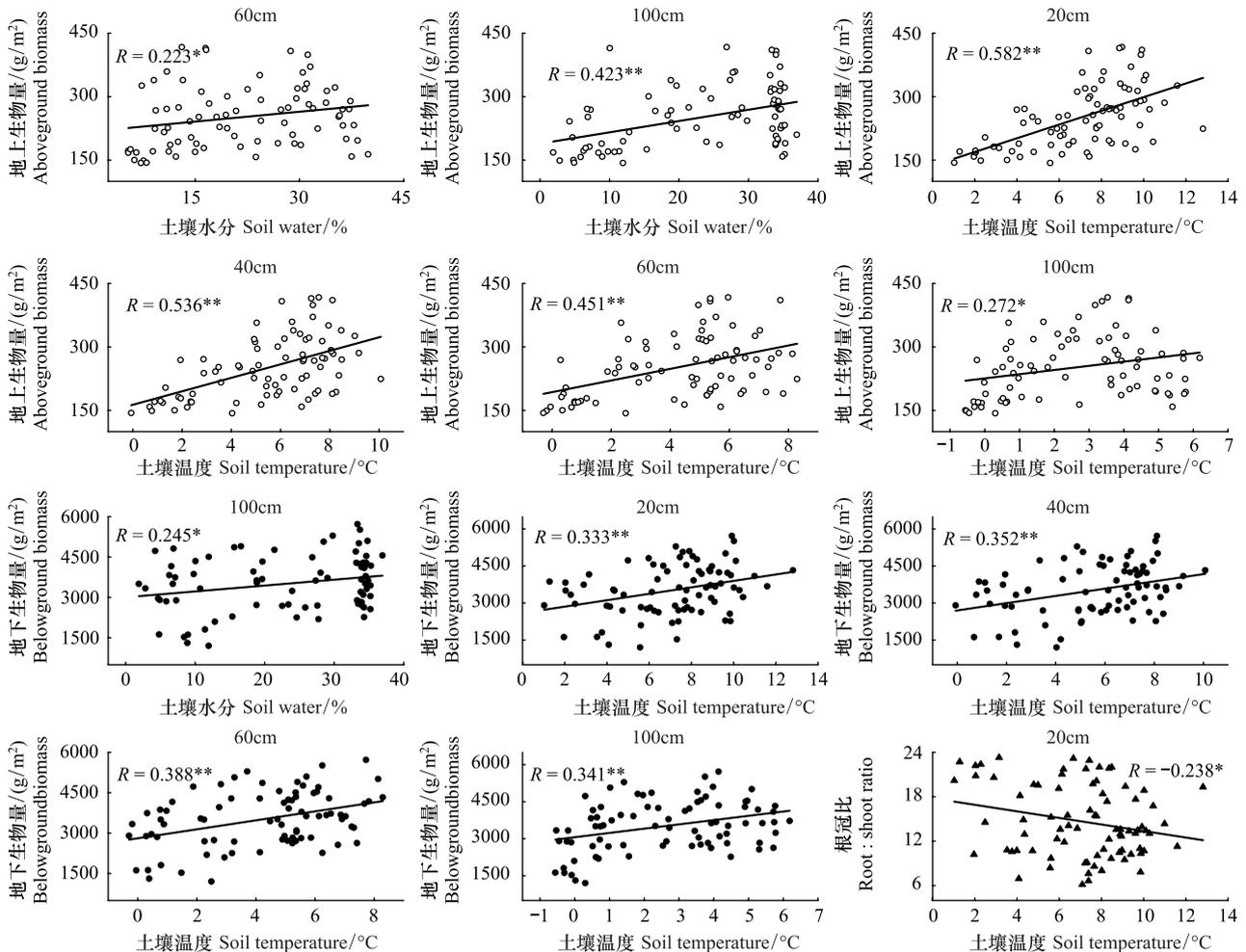


图3 青藏高原高寒草甸生物量与土壤温度、水分的相关分析

Fig.3 Correlation analysis between biomass and soil temperature and moisture in an alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau

SW₆₀、SW₁₀₀:60、100 cm 土壤水分/%;ST₂₀、ST₆₀、ST₁₀₀:20、60、100 cm 土壤温度/°C; * : $P<0.05$, * * : $P<0.01$

另外,将地上生物量、地下生物量和根冠比分别作为因变量,将不同深度的土壤温度和土壤水分同时作为自变量,进行逐步回归分析,显示各方程的显著性检验均达到极显著水平($P < 0.001$),说明回归方程构建成立(表3)。从进入方程的自变量可以看出,地上生物量由20、100 cm土壤温度决定($R^2 = 0.393$),地下生物量由60 cm土壤温度决定($R^2 = 0.151$),根冠比由20、100 cm土壤温度和10、20、60 cm土壤水分决定($R^2 = 0.349$)。可见,土壤温度对地上生物量和地下生物量产生影响,土壤温度和土壤水分共同对根冠比产生影响,进一步证明土壤温度对生物量的影响强于土壤水分。

表3 青藏高原高寒草甸生物量与土壤温度、水分的逐步回归方程

Table 3 Stepwise regression between biomass and soil temperature and moisture in an alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau

因变量 Dependent variable	自变量 Independent variable	R^2	P	表达式 Expression
AGB	ST_{20}, ST_{100}	0.393	<0.001	$119.615 + 23.272ST_{20} - 12.525ST_{100}$
BGB	ST_{60}	0.151	<0.001	$2807.311 + 166.721ST_{60}$
RSR	$ST_{20}, ST_{100}, SW_{10}, SW_{20}, SW_{60}$	0.349	<0.001	$26.787 - 1.769ST_{20} + 1.829ST_{100} - 0.784SW_{10} + 0.391SW_{20} + 0.151SW_{60}$

AGB:地上生物量/(g/m^2), BGB:地下生物量/(g/m^2), RSR:根冠比; $ST_{20}, ST_{60}, ST_{100}$:20、60、100 cm土壤温度/ $^{\circ}C$; $SW_{10}, SW_{20}, SW_{60}$:10、20、60 cm土壤水分/%

3 讨论

3.1 生物量的分配关系

异速生长规律通常以幂函数形式表示,用于描述生物个体大小和其它属性之间的非线性数量关系,也可表示生物体两个不同器官大小或不同属性之间的相关关系^[28]。本研究得到高寒草甸地上生物量与地下生物量呈极显著的幂指数函数关系,通过Lg对数转换后,该表达式的线性斜率远小于1,表明地上生物量与地下生物量呈异速生长关系。前期研究也表明,由于高寒草甸地上-地下环境差异较大,植被地上部分近似等速生长,地下部分表现为异速生长,但整体呈现异速生长^[25]。Yang等^[7, 8]研究结果却表明,高寒草地地上生物量与地下生物量虽符合极显著的幂指数函数关系,但经对数转换后线性关系的斜率为0.94,说明在群落水平上青藏高原高寒草地地上-地下生物量分配符合等速生长理论;但在植物个体水平上,高寒草地地下-地上生物量分配关系并不支持等速生长假说,且青藏高原高寒草地植物个体地上生物量与地下生物量相关生长关系的斜率(0.71)显著低于内蒙温带草地植物(0.84)^[5]。

可见,虽为同一植被类型,但由于研究尺度和采样方法不同,结果往往存在较大差异。这主要体现在:一方面,个体水平上由于选择成熟且完整的植物,因而地上部分较准确,但采样过程中还是会不可避免地损失一部分根^[5];群落水平上虽然通过颜色、形态等方法区分了死根和活根,但由于草地群落中植物的种类众多,根的颜色、形态多样,增加了区分死根和活根的难度^[5],使测得的地下生物量存在很大误差。另一方面,还与研究区植被的生长特点有关。青藏高原高寒草地植物的分形结构并不像木本植物那样清楚,许多多年生草本物种为莲座状叶基生植物,其茎主要是繁殖器官的支持结构,而非起到向叶运输营养的通道作用;地下部分也不都是吸收营养和水分的器官,它们常常异化出具有储藏或者其他功能的结构,如块茎、块根、地下茎等^[5]。所以,很多高寒草地植物不能完全满足Enquist等的理论假设,特别是关于植物茎长度与根长度大致按比例增长的假设^[29]。为此,我们在研究生物量分配结构时,还需进一步在同一地点、相同的植被类型中,同时进行个体水平和群落水平调查,明确从个体-群落到生态系统的生物量分配差异。

3.2 生物量分配与环境因子的关系

生物量分配主要受气候因素影响,植物通过改变对不同器官的生物量分配来达到在变化环境中最大限度提高获取各种资源的能力,从而增加生长速率^[5]。Mokany等^[30]利用全球R/S数据分析得到,草地生态系统R/S与年均温和年降水呈显著负相关;而王亮等^[5]和Yang等^[7, 8]分别从植物个体水平和群落水平对中国草

地 R/S 的研究却发现, R/S 随年均温和年降水未呈明显的变化趋势。因此, 环境因子的异质性对植被生物量分配结构产生重要影响^[31-33]。

温度控制着生态系统中许多生物化学反应速率, 且几乎影响所有生物学过程^[34]。温度升高在一定程度上满足了植物正常生长所需的热量供应, 但也改变了植物群落的小气候环境, 从而通过多种途径影响植物生物量生产及分配^[35]。1 年的增温实验表明, 深层土壤温度和水分对高寒草甸植被生物量产生一定影响^[26]。本研究使用 3 年的增温实验数据, 得到地上生物量受深层土壤水分和浅层土壤温度影响较大, 地下生物量受深层土壤水分和深层土壤温度影响较大, 且土壤温度对地上-地下生物量的影响强于土壤水分。以上研究结果可能与增温后冻土融化改变了土壤温度、土壤水分及其他土壤因素的含量和分布有关。前期研究发现, 增温 3 年后, 土壤水分在表层减少、深层增加, 且在 60、100 cm 深度处水分增加达到显著水平, 这说明增温可导致高寒草甸冻土融化^[36]。另外, Boeck 等^[37]研究表明, 增温导致土壤含水量下降, 使植被地上-地下生物量分别降低了 18% 和 23%; 李英年等^[38]研究也显示, 增温造成水分效应胁迫, 导致高寒草甸植被总生物量和牧草产量降低。因此, 植被地上-地下生物量不仅受温度影响, 还受土壤水分限制。

在温度升高的情况下, 植物生物量的分配模式受多种因素影响。以岷江冷杉为例, 65 个月的增温实验发现, 增温增加了幼苗茎重比, 减少了叶重比, 说明长期增温使幼苗将更多生物量分配到茎^[39]; 而 10 个月不同光照条件的增温实验表明, 全光条件下增温促使幼苗将更多生物量分配到根, 低光情况下增温使生物量主要分配到叶^[40]。在本研究中, 增温导致浅层土壤温度对生物量分配产生影响, 促使生物量更多地分配到地上部分, 增加地上生物量。可见, 植物生物量分配结构对增温的响应不仅取决于植物种类和水热环境, 还与增温的持续时间有关。短期和长期增温效应往往存在较大差异, 短期增温有利于草甸区禾本科植物的生长, 而长期增温不仅影响植物的生长发育, 还可能改变由短期增温引起的生物量分配结构^[41]。研究表明, 增温对高寒草甸地上植被生长的影响初期并不显著, 但随着时间推移, 影响开始加强^[27]。因此, 增温实验的不同时间尺度对生物量分配结构的研究结果具有很大影响。

4 结论

青藏高原高寒草甸地上生物量与地下生物量表现为异速生长模式, 但由于草甸地上-地下环境差异较大及物种独特的生物学特性, 在气候变暖背景下该生长模式略有减缓。高寒地区发育着丰富的多年冻土, 在温度升高的条件下导致浅层土壤温度对生物量分配产生影响, 使生物量更多地分配到地上部分, 而冻土融化致使深层土壤水分对生物量产生促进作用。高寒植被生物量分配对温度升高的响应不仅取决于植物种类和水热环境, 还与增温的持续时间有关。短期增温有利于草甸区禾本科植物的生长, 而长期增温不仅影响植物的生长发育, 还可能改变由短期增温引起的生物量分配结构, 因此需注意增温实验的时间效应。

致谢:衷心感谢太原师范学院的杨蕊、何晋娜老师, 伊犁职业技术学院的刘忠权老师, 以及石河子大学的孙钦明博士在百忙之中抽出时间对本论文的文字表达进行的研读和修改。

参考文献 (References):

- [1] Scurlock J M O, Johnson K, Olson R J. Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamics measurements. *Global Change Biology*, 2002, 8(8): 736-753.
- [2] 马文红, 方精云. 中国北方典型草地物种丰富度与生产力的关系. *生物多样性*, 2006, 14(1): 21-28.
- [3] 陈生云, 赵林, 秦大河, 岳广阳, 任贾文, 李元寿, 赵拥华. 青藏高原多年冻土区高寒草地生物量与环境因子关系的初步分析. *冰川冻土*, 2010, 32(2): 405-413.
- [4] Garnett M H, Ineson P, Stevenson A C, Howard D C. Terrestrial organic carbon storage in a British moorland. *Global Change Biology*, 2001, 7(4): 375-388.
- [5] 王亮, 牛克昌, 杨元合, 周鹏. 中国草地生物量地上-地下分配格局: 基于个体水平的研究. *中国科学: 生命科学*, 2010, 40(7): 642-649.
- [6] Litton C M, Raich J W, Ryan M G. Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology*, 2007, 13(10): 2089-2109.
- [7] Yang Y H, Fang J Y, Ma W H, Guo D L, Mohammad A. Large-scale pattern of biomass partitioning across China's grasslands. *Global Ecology and*

- Biogeography, 2010, 19(2): 268-277.
- [8] Yang Y H, Fang J Y, Ji C J, Han W X. Above- and belowground biomass allocation in Tibetan grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 2009, 20(1): 177-184.
- [9] Ni J. Carbon storage in terrestrial ecosystems of China: estimates at different spatial resolutions and their responses to climate change. *Climate Change*, 2001, 49(3): 339-358.
- [10] Ni J. Forage yield-based carbon storage in grasslands of China. *Climate Change*, 2004, 67(2-3): 237-246.
- [11] 朴世龙, 方精云, 郭庆华. 利用 CASA 模型估算我国植被净第一性生产力. *植物生态学报*, 2001, 25(5): 603-608.
- [12] Fan J W, Wang K, Harris W, Zhong H P, Hu Z M, Han B, Zhang W Y, Wang J B. Allocation of vegetation biomass across a climate-related gradient in the grasslands of Inner Mongolia. *Journal of Arid Environments*, 2009, 73(4-5): 521-528.
- [13] 蔡学彩, 李镇清, 陈佐忠, 王义凤, 汪诗平, 王艳芬. 内蒙古草原大针茅群落地上生物量与降水量的关系. *生态学报*, 2005, 25(7): 1657-1662.
- [14] 王长庭, 龙瑞军, 王启基, 景增春, 尚占环, 丁路明. 高寒草甸不同海拔梯度土壤有机质氮磷的分布和生产力变化及其与环境因子的关系. *草业学报*, 2005, 14(4): 15-20.
- [15] 李凯辉, 胡玉昆, 王鑫, 范永刚, 吾买尔·吾守. 不同海拔梯度高寒草地地上生物量与环境因子关系. *应用生态学报*, 2007, 18(9): 2019-2024.
- [16] Bai Y F, Han X G, Wu J G, Chen Z Z, Li L H. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature*, 2004, 431(7005): 181-184.
- [17] 王根绪, 李元首, 吴青柏, 王一博. 青藏高原冻土区冻土与植被的关系及其对高寒生态系统的影响. *中国科学: 地球科学*, 2006, 36(8): 743-754.
- [18] 郭正刚, 牛富俊, 湛虎, 吴青柏. 青藏高原北部多年冻土退化过程中生态系统的变化特征. *生态学报*, 2007, 27(8): 3294-3301.
- [19] 郭正刚, 刘慧霞, 王彦荣. 刈割对紫花苜蓿根系生长影响的初步分析. *西北植物学报*, 2004, 24(2): 215-220.
- [20] 金会军, 李述训, 王绍令, 赵林. 气候变化对中国多年冻土和寒区环境的影响. *地理学报*, 2000, 55(2): 161-173.
- [21] 张新时. 西藏植被的高原地带性. *植物学报*, 1978, 20(2): 140-149.
- [22] 崔树娟, 布仁巴音, 朱小雪, 白玲, 汪诗平. 不同季节适度放牧对高寒草甸植物群落特征的影响. *西北植物学报*, 2014, 34(2): 349-357.
- [23] 王建兵, 张德罡, 曹广民, 田青. 青藏高原高寒草甸退化演替的分区特征. *草业学报*, 2013, 22(2): 1-10.
- [24] 刘艳书, 樊江文, 李愈哲, 张良侠. 三江源地区不同剥蚀退化高寒草甸群落生物量与多样性特征. *草业学报*, 2014, 23(3): 1-7.
- [25] 徐满厚, 薛娟. 青藏高原高寒草甸夏季植被特征及对模拟增温的短期响应. *生态学报*, 2013, 33(7): 2071-2083.
- [26] 徐满厚, 薛娟. 青藏高原高寒草甸植被特征与温度、水分因子关系. *生态学报*, 2013, 33(10): 3158-3168.
- [27] 徐满厚, 刘敏, 薛娟, 翟大彤, 彭飞, 尤全刚, 刘洋. 增温、刈割对高寒草甸地上植被生长的影响. *生态环境学报*, 2015, 24(2): 231-236.
- [28] 韩文轩, 方精云. 幂指数级速生机制模型综述. *植物生态学报*, 2008, 32(4): 951-960.
- [29] Enquist B J, Niklas K J. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science*, 2002, 295(5559): 1517-1520.
- [30] Mokany K, Raison R J, Prokushkin A S. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, 2006, 12(1): 84-96.
- [31] Yuan Z Y, Chen H Y H. Fine root biomass, production, turnover rates, and nutrient contents in boreal forest ecosystems in relation to species, climate, fertility, and stand age: literature review and meta-analyses. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 2010, 29(4): 204-221.
- [32] Hollingsworth T N, Schuur E A G, Chapin F S III, Walker M D. Plant community composition as a predictor of regional soil carbon storage in Alaskan boreal black spruce ecosystems. *Ecosystems*, 2008, 11(4): 629-642.
- [33] Kokfelt U, Rosén P, Schoning K, Christensen T R, Förster J, Karlsson J, Reuss N, Rundgren M, Callaghan T V, Jonasson C, Hammarlund D. Ecosystem responses to increased precipitation and permafrost decay in subarctic Sweden inferred from peat and lake sediments. *Global Change Biology*, 2009, 15(7): 1652-1663.
- [34] 徐振锋, 胡庭兴, 张力, 张远彬, 鲜骏仁, 王开运. 模拟增温对川西亚高山林线交错带绵穗柳生长、叶物候和叶性状的影响. *应用生态学报*, 2009, 20(1): 7-12.
- [35] Aerts R. The freezer defrosting: global warming and litter decomposition rates in cold biomes. *Journal of Ecology*, 2006, 94(4): 713-724.
- [36] Xu M H, Peng F, You Q G, Guo J, Tian X F, Xue X, Liu M. Year-round warming and autumnal clipping lead to downward transport of root biomass, carbon and total nitrogen in soil of an alpine meadow. *Environmental and Experimental Botany*, 2015, 109: 54-62.
- [37] De Boeck H J, Lemmens C M H M, Gielen B, Bossuyt H, Malchair S, Carnol M, Merckx R, Ceulemans R, Nijs I. Combined effects of climate warming and plant diversity loss on above-and below-ground grassland productivity. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 60(1): 95-104.
- [38] 李英年, 赵亮, 赵新全, 周华坤. 5 年模拟增温后矮高草草甸群落结构及生产量的变化. *草地学报*, 2004, 12(3): 236-239.
- [39] 杨兵, 王进闯, 张远彬. 长期模拟增温对岷江冷杉幼苗生长与生物量分配的影响. *生态学报*, 2010, 30(21): 5994-6000.
- [40] Yin H J, Liu Q, Lai T. Warming effects on growth and physiology in the seedlings of the two conifers *Picea asperata* and *Abies faxoniana* under two contrasting light conditions. *Ecological Research*, 2008, 23(2): 459-469.
- [41] 侯彦会, 周广胜, 许振柱. 基于红外增温的草地生态系统响应全球变暖的研究进展. *植物生态学报*, 2013, 37(12): 1153-1167.