

DOI: 10.5846/stxb201604260793

马维伟,王辉,李广,石万里,赵锦梅,罗永忠,聂志刚,薛景文.甘南尕斯湖湿地退化过程中植被生物量变化及其季节动态.生态学报,2017,37(15): 5091-5101.

Ma W W, Wang H, Li G, Shi W L, Zhao J M, Luo Y Z, Nie Z G, Xue J W. Changes in plant biomass and its seasonal dynamics during degradation succession in the Gahai wetland. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(15): 5091-5101.

甘南尕斯湖湿地退化过程中植被生物量变化及其季节动态

马维伟¹, 王 辉¹, 李 广^{1,2,*}, 石万里¹, 赵锦梅¹, 罗永忠¹, 聂志刚³, 薛景文⁴

1 甘肃农业大学林学院, 兰州 730070

2 兰州大学草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730020

3 甘肃农业大学信息科学技术学院, 兰州 730070

4 甘肃则岔自然保护区管理局, 碌曲 747200

摘要:为探讨尕斯湖湿地退化过程中植被生物量变化规律,以尕斯湖泥炭沼泽和沼泽化草甸为例,采用定位样地调查方法,研究了不同退化程度湿地植被生物量的时空分布格局。结果表明,1)随着湿地退化演替,两类湿地植被地上生物量逐渐减小,泥炭沼泽未退化(PI)、退化阶段(PII)地上生物量依次为 334.19, 290.72 g/m²,沼泽化草甸未退化(SI)、轻度退化(SII)、中度退化(SIII)地上生物量依次为 378.40, 308.07, 261.21 g/m²;地上生物量季节动态规律均为单峰型,8 月中下旬达到峰值;同一湿地类型各退化阶段地上生物量绝对增长率(AGR)和相对增长率(RGR)在同一年份变化趋势基本相同,但不同年份间存在差异,而同一湿地类型不同阶段 AGR 和 RGR 的大小存在差异。2)地下生物量也随退化程度加剧显著减小($P<0.05$),PI,PII 地上生物量依次为 23081.46, 12607.72 g/m²,SI,SII,SIII 地下生物量依次为 4583.16, 3008.63, 1290.73 g/m²;地下生物量季节变化均表现出愈接近生长季始末值愈大;地下生物量由土壤表层向深层显著下降($P<0.05$),总体呈“T”形分布,0—10cm 土层,泥炭沼泽、沼泽化草甸地下生物量都最大,分别占各自总地下生物量 50% 和 70% 以上。3)尕斯湖 2 类高寒湿地 5—9 月平均根冠比均表现未退化高于退化,根冠比季节动态为越接近生长季始末值越大,生长旺盛季值越小。

关键词:湿地退化;植物生物量;根冠比;季节动态

Changes in plant biomass and its seasonal dynamics during degradation succession in the Gahai wetland

MA Weiwei¹, WANG Hui¹, LI Guang^{1,2,*}, SHI Wanli¹, ZHAO Jinmei¹, LUO Yongzhong¹, NIE Zhigang³, XUE Jingwen⁴

1 College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

2 State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

3 College of Information Science and Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

4 Gahai Zecha Nature Reserve Administration, Luqu 747200, China

Abstract: Wetlands are important contributors to the global carbon (C) cycle because they store large quantities of C in their vegetation and soil and exchange CO₂ actively with the atmosphere through photosynthesis and respiration. Plant

基金项目:国家自然科学基金项目(41561022, 31260155, 31560343);甘肃省自然科学基金(1506RJZA015);甘肃省高等学校科研项目(2015A-067, 2014A-058);高等学校博士学科点专项科研基金(20126202110006);草地农业生态系统国家重点实验室开放课题资助(SKLGAE201408);林学院中青年科技基金资助项目

收稿日期:2016-04-26; 网络出版日期:2017-03-22

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lig@gsau.edu.cn

biomass is a critical part of the primary production in wetland ecosystem that maintains the wetland health and quality. It also provides many ecosystem functions, such as C sequestration in alpine wetland. Therefore, biomass is the main link that relates aboveground and belowground ecosystem processes. We used the peatlands and swamp meadows areas in the Gahai wetland of south Gansu province to investigate changes to plant biomass during degradation succession in an alpine wetland. The time-space distribution pattern of the area at different stages of wetland degradation was analyzed using the sample-plot survey method. Significance testing was conducted using one-way variance analysis (One-way ANOVA) and the Schaffer method. The results showed that 1) the aboveground biomass decreased gradually in the peatlands and swamp meadows as degradation succession progressed. The reduction in aboveground biomass followed the order non-degraded peatlands (PI) (334.19 g/m^2) > degraded peatlands (PII) (290.72 g/m^2), and was non-degraded swamp meadows (SI) (378.40 g/m^2) > lightly degraded swamp meadows (SII) (308.07 g/m^2) > moderately degraded swamp meadows (SIII) (261.21 g/m^2). The curves for the aboveground biomass seasonal dynamics for the two sites were seasonal dynamics of aboveground biomass was single apex types, the variation trends were the same, and they reached a peak value in August. The changes in the absolute growth rate and relative growth rate of aboveground biomass at each degradation stage on the same wetland types were consistent for each degradation stage on the same wetland types over the years the survey took places, but the values were different between years. The values for absolute growth rate and relative growth also varied depending on the degradation stage in the same wetland type. 2) The belowground biomass decreased significantly in the two wetland types as degradation succession ($P < 0.05$). The belowground biomass in PI was 23081.46 g/m^2 and was 12607.72 g/m^2 for PII in the peatlands, and followed the order SI (4583.16 g/m^2) > SII (3008.63 g/m^2) > SIII (1290.73 g/m^2) in the swamp meadow. The seasonal variations in belowground biomass for each wetland type were different, but the earlier the growing season began and ended, the greater was the amount of belowground biomass. Belowground biomass decreased significantly ($P < 0.05$) with soil depth and had a “T” shape distribution. The peat and swamp meadow belowground plant biomass was greatest in the 0—10 cm soil layer, and occupied more than 50% and 70% of their total belowground biomasses, respectively. 3) The average root-shoot ratio for non-degraded wetland was higher than for degraded wetland between May and September. The root-shoot ratio seasonal dynamics showed that the earlier the growing season began and ended, the greater was the ratio, and the shorter the period of vigorous growth. These results provide a scientific basis for wetland planning and management and an accurate estimation of C balances in alpine wetland ecosystems.

Key Words: wetland degradation; plant biomass; root-shoot ratio; seasonal dynamics

作为一种特殊生态系统,湿地系统有机碳储量、分布及其动态在全球碳循环和气候变化研究计划中受到密切关注^[1-2]。其中,植物生物量作为湿地的重要组成部分,是湿地生态系统生产力最基本的数量特征,也是湿地生态系统物质循环和能量流动的一个重要方面,其微小变化都会引起湿地生态系统结构和功能的改变,因此研究湿地生物量格局变化,不仅对了解湿地的健康状况有重要意义,而且对深入分析湿地生态系统固碳能力与碳循环提供重要科学依^[3]。

尕斯库勒湖位于全球气候变化最为敏感的地区——青藏高原的东部,是我国独有青藏高原湿地重要组成部分,是维系甘南高原生态安全的重要屏障,已被列入国际重要湿地名录,属于国家重点保护湿地。因地处高寒区域、常年冷湿环境使得湿地生态系统积累了大量有机物质,成为青藏高原自然生态系统最为重要的碳库之一,对区域碳循环以及大气温室气体平衡有着重要的功能和作用^[4]。近年来,受气候变暖、过度放牧及湿地排水疏干等作用,尕斯库勒湖出现不同程度退化^[5-6]。在湿地退化条件下,湿地植物生物量将如何响应对于估算本区域湿地碳库潜力十分重要。此外,高寒湿地生态系统比较脆弱,一旦遭到破坏,会引起湿地土壤退化,成为“黑土滩”,其退化速度惊人,且往往是不可逆的,而恢复却很困难缓慢。因而,详细了解高寒湿地退化过程中植被生物量变化特征,有助于对湿地发生退化过程的认识及防止湿地退化的发生。因此,本文从湿地退

化过程中植被生物量动态变化、生物量垂直分布和生物量增长速率等方面,对尕斯湖高寒湿地退化过程中植被生物量变化规律进行了 3a 定位研究,以期为高寒湿地退化的治理与恢复以及湿地生产力的提高,湿地的可持续利用提供科学依据,也为准确评估高寒湿地植物碳汇功能及其贡献奠定基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

位于青藏高原东北边缘甘肃省碌曲县尕斯湖-则岔国家级自然保护区内(33°58′12″—34°32′16″N,102°05′00″—102°05′00″—102°47′39″E),海拔 3430—4300 m,区内湿地面积 57846 hm²,主要为河流湿地、沼泽化草甸和泥炭沼泽,其中沼泽化草甸 51160 hm²,泥炭沼泽 10429 hm²,泥炭沼泽的泥炭层平均厚度约为 1.94 m,储量较大^[6]。在气候分区中被划分为青藏高原带、高寒湿润气候区,该区气候类型为大陆性季风气候类型区。年均气温 1.2 ℃,无绝对无霜期,年均降水量 781.8 mm,主要集中在 7—9 月,年蒸发量 1150.5 mm。土壤类型主要包括暗色草甸土、沼泽土和泥炭土等,植物种类以乌拉苔草(*Carex meyeriana*)、唐松草(*Thalictrum aquilegifolium* L.var. *sibiricum* Regel)、线叶蒿(*Artemisia subulata* Nakai)、问荆(*Equisetum arvense* L.)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum* L.)、蕨麻(*Potentilla anserina* L.)、散穗早熟禾(*Poa subfastigiata* Trin.)、青藏苔草(*Carex moorcroftii*)、棘豆(*Oxytropis* sp.)等。

1.2 样地设置

2013 年 5 月,通过对尕斯湖生态环境和植被特征实地调查及相关资料论证分析,选择刘惠斌等^[7]确定的退化泥炭沼泽调查区贡巴点和退化沼泽化草甸调查区尕斯湖周边,采用空间序列代替时间序列生态学方法,参照《天然草地退化分级指标》的国家标准以及相关湿地分级指标研究^[8-9],在研究区选择地势相对平缓坡向一致的地段,进行定点样地样方调查。主要依据植被组成、植被总覆盖度、地表裸露面积和地下水位等特征,将泥炭沼泽划分为未退化(PI)、退化(PII)类型(按照调查区泥炭沼泽退化梯度实际布设为未退化和退化两种类型),沼泽化草甸划分为未退化(SI)、轻度退化(SII)、中度退化(SIII)及重度退化(SIV)4 种退化类型,每个退化阶段设立 10m×10m 定位研究样地(重复 3 次),样地基本情况见表 1。泥炭沼泽植物地上、地下生物量于 2013—2014 年连续 2a 每年 5—9 月进行采样测定,沼泽化草甸于 2013—2015 年连续 3a 每年 5—9 月进行采样测定。上述实验均在冬季牧场(6—9 月初未放牧,其他时段放牧)进行,尕斯湖湿地多年平均降水量和平均温度如图 1 所示。

表 1 样地基本情况

Table 1 General information of sampling sites

湿地类型 Wetland type	退化阶段 Degradation stage	海拔 Altitude /m	植被盖度 Vegetation coverage/%	平均均高 Mean height/cm	基本情况 Basic conditions
泥炭沼泽 Peatlands	未退化(PI)	3612	>90	9.42	沼泽植物为优势种,几乎无裸斑,常年积水,地下水位 15—20 cm
	退化(PII)	3590	40—70	8.66	沼泽植物为主要伴生种,地表裸露面积 10%—20%,无积水,地下水位 30—50 cm
沼泽化草甸 Swamp meadows	未退化(SI)	3477	>90	16.31	湿生植物为优势种,枯落物和根系较多,几乎无裸斑,有较浅的季节性积水,地下水位 20—40 cm
	轻度退化(SII)	3478	75—90	13.33	湿生植物为主要伴生种,地表裸露面积 5%—10%,无积水,地下水位 40—70 cm
	中度退化(SIII)	3484	30—70	7.61	湿生植物为一般伴生种或偶见种,且出现一些毒草,地表裸露面积 10%—30%,无积水,地下水位 70 cm 以下
	重度退化(SIV)	3486	植被很稀疏,仅有零星的旱生植物出现,地表裸露面积 90%以上		

1.3 植被生物量测定

试验期间每年 5—9 月的中旬左右在定位研究样地内随机选取 5 个 50 cm×50 cm 的小样方,用剪刀将样方内的植物齐地面剪下,装袋带回实验室,并置于烘箱内,在 80℃ 温度下烘至恒重,计算每个样方的地上生物量。

地下生物量在地下生物量调查的样方内进行。随机选取上述 3 个样方,采用挖土块法取样,土块面积大小为 20 cm×20 cm,高度为 10 cm,按照 10 cm 为 1 层,分层进行采集,采集深度为 30 cm(研究区主要以草地为主,而草地根系主要分布在 30 cm,且随湿地退化程度增加,30 cm 层植物根系量减小幅度最为显著)。野外采集的地下植物根系土样带回室内,用细筛(孔径 1 mm,泰勒标准 16 目)筛去土,再用细纱布包好根系,用清水洗净,并拣出石块和其他杂物,在 80℃ 恒温箱烘干至恒重。以上生物量最后都换算成单位面积地上干物质量(g/m^2)。在沼泽化草甸重度退化阶段,植被非常稀疏,实验中未对其进行生物量调查。

1.4 地上生物量累积量和增长率计算

地上生物量累积量用 5—8 月份测定地上干物质量差值的累积量估算,即:

$$\Delta W = \sum_{i=5}^8 (W_{i+1} - W_i)$$

生物量的增长率采用生长分析方法中的绝对增长速率(AGR)和相对增长速率(RGR)用于分析和解释单位时间内生物量的净积累值。计算公式如下^[10]:

$$\text{AGR} = (W_{i+1} - W_i) / (t_{i+1} - t_i);$$

$$\text{RGR} = (\ln W_{i+1} - \ln W_i) / (t_{i+1} - t_i)$$

式中, W_i 、 W_{i+1} 分别表示 W_i 、 W_{i+1} 月份的地上生物量。

1.5 数据处理与分析

本文采用 Excel 2003 制图,用 SPSS 17.0 软件进行数据统计分析,采用单因素方差分析和 LSD 多重比较法进行差异显著性检验,文中泥炭沼泽生物量为 2013、2014 年两年每月生物量均值,沼泽化草甸为 2013、2014、2015 年 3 年每月生物量均值,地下生物量垂直分布是 2015 年 5—9 月测定的均值。

2 结果与分析

2.1 植物地上生物量

2.1.1 地上生物量及其季节动态

随着甘南尕海高寒湿地退化,植物群落发生了显著变化,植物盖度和地上生物量明显下降,其变化规律如图 2 所示。泥炭沼泽未退化阶段年均植被地上生物量($334.19 \text{ g}/\text{m}^2$) > 退化阶段($290.72 \text{ g}/\text{m}^2$),沼泽化草甸未退化($378.40 \text{ g}/\text{m}^2$) > 轻度退化($308.07 \text{ g}/\text{m}^2$) > 中度退化($261.21 \text{ g}/\text{m}^2$)。各湿地随退化演替,最大累积量降低幅度存在一定差异。其中,泥炭沼泽生长季(5—8 月)最大累积量从未退化 $505.56 \text{ g}/\text{m}^2$ 降低到退化的 $453.08 \text{ g}/\text{m}^2$,降低了 10.38%;而沼泽化草甸 5—8 月累积量从未退化 $641.47 \text{ g}/\text{m}^2$ 分别降低到轻度、中度退化的 471.85 、 $398.38 \text{ g}/\text{m}^2$,分别降低了 26.47% 和 37.92%。说明湿地退化显著降低了高寒湿地植被地上生产力。

尕海泥炭沼泽和沼泽化草甸不同退化阶段植被地上生物量的季节变化也异常明显。2 类湿地各退化阶段地上生物量季节变化趋势相同,均表现为单峰型生长曲线。各退化阶段均在 5 月中下旬开始返青,而后随气温及水分条件的改善生物量逐渐增加,峰值出现在 8 月份。到 9 月份,随生长季结束,尕海湿地气温、地温显著降低(图 2),植物光合能力逐渐减弱,植物生长期逐渐结束,营养物质开始溶失并向地下根系转移,且转移能力日益增强,致使地上生物量开始减少,到 10 月中下旬左右,植物完全停止生长,地上部分完全枯死,呈

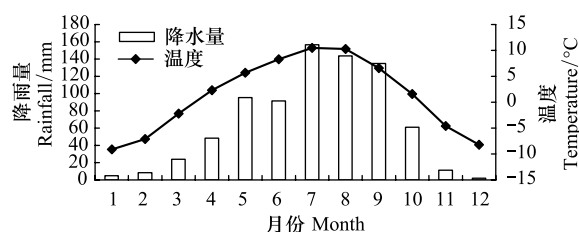


图 1 尕海湿地多年月平均温度和降水分布

Fig. 1 Mean monthly precipitation and temperature of Gahai wetland, Gansu Province

立枯状或枯落归还地下,说明 2 类湿地各退化阶段植物生长节律与该区降雨和温度密切相关。

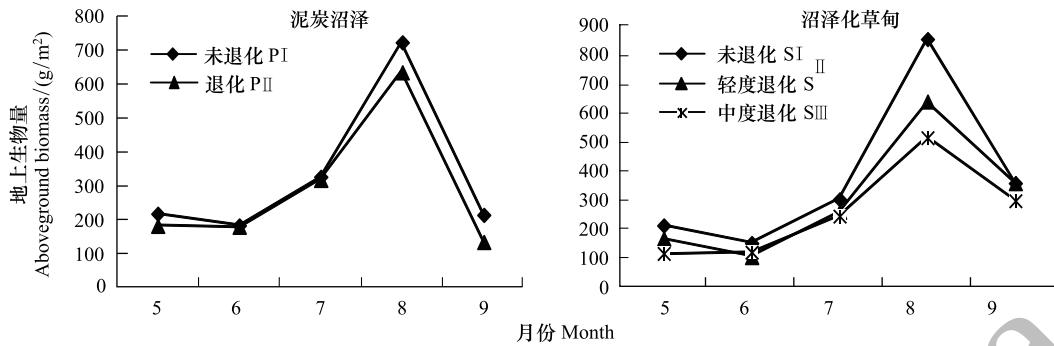


图 2 不同退化阶段地上生物量变化及其季节动态

Fig.2 Seasonal dynamics and Changes of above ground biomass in different degeneration types

2.1.2 地上生物量增长速率季节与年际变化

为分析尕斯湖湿地各退化阶段在不同年份植被地上生物量累计过程,计算了绝对增长速率(AGR)和相对增长速率(RGR)。泥炭沼泽不同退化阶段植被地上生物量 AGR 在 2013,2014 年季节动态相同,均在生物量达到高峰期前是正增长,而后呈负增长变化(表 2)。但两年最快生长期出现时间并不一致,其中,2013 年未退化和退化的绝对增长速率最大值出现在 7—8 月,峰值分别为 30.14,22.17 $\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$;2014 年最大值出现在 5—6 月,而 7—8 月仍属于较快增长期,仅比前一时间段降低了 0.60 $\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$ 和 0.11 $\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$ 。沼泽化草甸各退化阶段绝对增长速率最大值 2013,2014 年相同,均出现在 7—8 月,且 2013 年明显高于 2014 年。在 2013 年,未退化、轻度退化和中度退化峰值为 54.27,43.38,31.57 $\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$,但在 2014 年,仅为 3.26,3.42,1.23 $\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$,2013 年显著高于 2014 年。在 2015 年,沼泽化草甸未退化、轻度退化和中度退化阶段峰值均出现在 6—7 月,值分别为 9.78,9.45,9.52 $\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$;同时,在 2013 和 2014 年的 5—6 月期间,沼泽化草甸各退化阶段上生物量 AGR 均为负值,这是由于沼泽化草甸样地位于尕斯湖湖边,在 5—6 月湖边经常会受到放牧干扰,样地可能受到放牧干扰引起。总体上,从 8 月下旬开始,随着气温下降和植物衰退、枯黄及营养物质转移,引起各湿地退化阶段植被地上生物量绝对增长速率逐渐降低,AGR 出现负值。由此可见,尕斯湖泥炭沼泽各湿地退化阶段 AGR 为缓慢增长—快速积累—快速折损减少等 3 个不同阶段,尕斯湖沼泽化草甸为缓慢减少—缓慢增长—快速积累—快速折损减少等 4 个不同阶段,这与地上生物量的动态规律基本一致。

表 2 地上生物量增长速率的季节与年际变化

Table 2 Seasonal and interannual variation of the growth rate of the above ground biomass

年份 Year	退化阶段 Degradation stage	5—6 月 Month		6—7 月 Month		7—8 月 Month		8—9 月 Month	
		AGR/ ($\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	RGR	AGR/ ($\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	RGR	AGR/ ($\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	RGR	AGR/ ($\text{g m}^{-2} \text{d}^{-1}$)	RGR
2013	PI	1.17	0.019	4.29	0.030	30.34	0.054	-27.56	-0.043
	PII	0.96	0.019	5.62	0.040	22.17	0.043	-23.17	-0.048
	SI	-2.57	-0.010	1.27	0.006	54.27	0.068	-49.18	-0.051
	SII	-4.41	-0.025	3.97	0.026	43.80	0.063	-32.94	-0.034
	SIII	-1.62	-0.011	0.94	0.007	31.57	0.066	-17.28	-0.021
2014	PI	1.71	0.032	1.10	0.011	0.22	0.002	-3.15	-0.040
	PII	1.06	0.020	0.95	0.013	0.30	0.003	-3.08	-0.055
	SI	-0.21	-0.002	2.71	0.014	3.26	0.020	-1.52	-0.008
	SII	-0.44	-0.006	1.30	0.014	3.42	0.024	-0.39	-0.004
	SIII	-0.33	-0.007	1.08	0.019	1.23	0.013	-1.00	-0.010
2015	SI	—	—	9.78	0.036	0.93	0.002	-1.21	-0.003
	SII	—	—	9.45	0.035	-7.10	-0.021	2.87	0.010
	SIII	—	—	9.52	0.028	-7.35	-0.018	-2.93	-0.011

AGR: 绝对增长速率 Absolute growth rate; RGR 相对增长速率 Relative growth rate

RGR 能够反映植物的生产效率,这与 AGR 不同。2 类湿地各退化阶段植物群落地上生物量的 RGR 与 AGR 的季节动态变化趋势上大致相同,但年际变化存在一定差异。在 2013 年,2 类湿地各退化阶段 RGR 最大值出现在 7—8 月,在 2014 年,最大值却出现在 6—7 月,而沼泽化草甸各退化阶段地上生物量 RGR 最大值 2015 年出现在 6—7 月,出现这种变化的原因是由于不同年份气候条件不同,特别是降水发生变化引起。但当 RGR 到最大值后,均变为负值,说明在植物生长旺盛后,植物 RGR 与湿地植物生长发育节律有关,受环境因子影响相对较少。

2.2 植物地下生物量

2.2.1 地下生物量及其季节动态

随着退化程度加剧,湿地植被地下生物量呈明显下降趋势,未退化明显高于退化(图 3)。具体为:在泥炭沼泽中,未退化、退化地 5—9 月平均地下生物量分别为 23081.46 g/m² 和 12607.72 g/m²,退化地下生物量呈极显著减少 ($P < 0.01$),减少了约 1 倍;但在沼泽化草甸中,未退化、轻度退化、中度退化湿地植被地下生物量 5—9 月平均值分别为 4583.16, 3008.63 g/m² 和 1290.73 g/m²。轻度退化、中度退化分别为未退化的 65.65% 和 28.16%,地下生物量显著减少 ($P < 0.05$)。

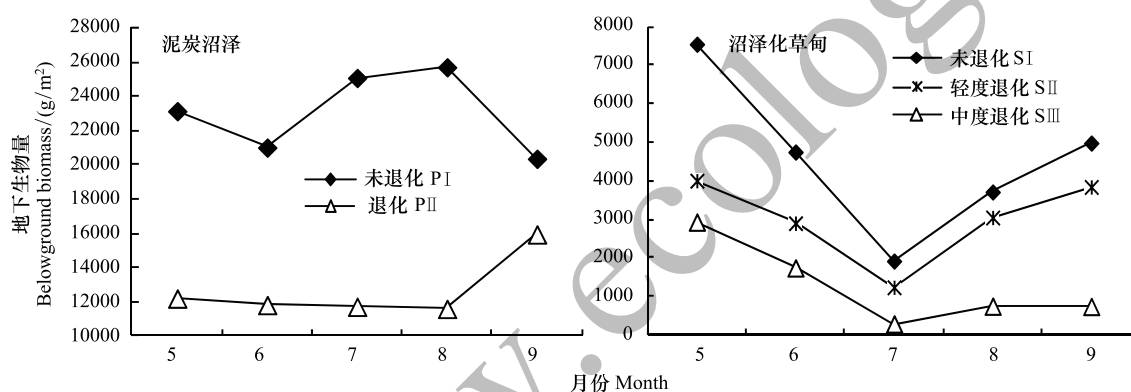


图 3 不同退化阶段地下生物量变化及其季节动态

Fig.3 Seasonal dynamics and Changes of below ground biomass in different degeneration types

两类典型湿地不同退化阶段植被地下生物量季节变化明显(图 3),两类湿地不同退化阶段植被地下生物量季节变化存在一定差异,但均表现为生长季初期,地下生物量较大,然后逐渐下降,到 7 月达到最低值,而后逐渐升高,并于生长季末达到最大值(除泥炭沼泽未退化外)。泥炭沼泽未退化阶段植被地下生物量季节变化趋势基本表现为“N”型变化规律,且变化幅度较大,峰值出现在 8 月份,为 25727.17 g/m²,最小值在 9 月份,为 20380.33 g/m²;受湿地退化影响,退化泥炭沼泽植被地下生物量季节变化趋势呈“V”型变化规律,这是由于随着植物快速生长,地上部生长消耗开始高于地下部贮存量,致使地下生物量减少,到 8 月份以后,随着生长季末期到来,地上生长逐渐变慢,多余营养转化到地下,地下生物量逐渐增大。

沼泽化草甸各退化阶段植被地下生物量与泥炭沼泽明显不同,这可能是两类湿地植物优势种类及所处环境条件不同所致。总体来看,沼泽化草甸各退化阶段植被地下生物量季节变化基本表现为“V”型变化趋势,未退化、轻度退化、中度退化地下生物量分别在生长季初期和末期达到最大值,但初期明显高于末期,初期分别为 7549.12, 4006.69, 2932.34 g/m²,而末期为 4983.04, 3844.41, 740.77 g/m²,最低值均出现在 7 月份,值分别为 1914.94, 1238.38, 287.71 g/m²,说明在生长初期,沼泽化草甸受低温影响,植物地上发育比较缓慢,主要营养物质主要转移到地下部,使得地下生物量较高。

2.2.2 地下生物量垂直分布特征

甘南尕斯两类型湿地各退化阶段植被地下生物量在不同土层均值如表 3。在泥炭沼泽中,各退化阶段表层(0—10 cm)植被地下生物量值最大,占其总地下生物量 54% 以上,未退化、退化阶段植被地下生物量分

别为 8262.67, 4267.28 g/m², 退化阶段显著降低 ($P < 0.05$); 到 10—20 cm 土层, 地下生物量逐渐减小, 值为 3825.68, 3119.50 g/m², 未退化显著减小 ($P < 0.05$), 幅度为 53.7%, 退化为 26.9%; 20—30 cm 土层地下生物量分别为 2970.66, 434.32 g/m², 退化阶段显著降低 ($P < 0.05$), 幅度为 86.1%。在沼泽化草甸, 各退化阶段表层 (0—10 cm) 地下生物量也最大, 占总地下生物量 75% 以上, 未退化地下生物量显著高于轻度、中度退化 ($P < 0.05$), 未退化、轻度退化和中度退化地下生物量分别为 2076.81, 1123.67, 653.57 g/m²; 10—20 cm 土层植被地下生物量分别为 523.09, 208.41, 98.96 g/m², 生物量迅速减小, 其中未退化减少幅度在 70% 以上, 其他退化阶段在 80% 以上; 各退化阶段 20—30 cm 土层地下生物量差异不显著 ($P > 0.05$), 分别为 157.21, 111.29, 38.81 g/m², 生物量也相应减少。地下生物量 0—30 cm 各土层变化趋势与总地下生物量变化趋势基本相同, 均随湿地退化加剧, 地下生物量逐渐降低。在泥炭沼泽, 除 10—20 cm 外, 其他两层未退化生物量都显著高于退化 ($P < 0.05$)。沼泽化草甸各退化阶段 0—10 cm 地下生物量间均存在显著差异 ($P < 0.05$); 10—20 cm 地下生物量未退化显著高于轻度和中度 ($P < 0.05$), 轻度与中度退化地下生物量差异不显著 ($P > 0.05$); 20—30 cm 地下生物量未退化显著高于中度退化, 但与轻度退化差异不显著 ($P > 0.05$)。从地下生物量垂直分布看, 随土层深度增加生物量逐渐减小, 总体表现为“T”字形下降的锯齿状分布 (图 4)。两类湿地各退化阶段植被地下生物量均在表层 0—10 cm 最大, 随着土层增加逐渐减小, 泥炭沼泽各退化阶段 70% 以上的地下生物量主要集中在 0—20 cm 土层, 而沼泽化草甸 70% 以上的地下生物量主要集中在 0—10 cm 土层。

表 3 不同土壤深度地下生物量及占总根量的比例

Table 3 Belowground biomass in different soil depth and percentage of total roots

湿地类型 Wetland types	退化类型 Degeneration types	0—10 cm		10—20 cm		20—30 cm	
		生物量 Biomass/ (g/m ²)	%	生物量 Biomass/ (g/m ²)	%	生物量 Biomass/ (g/m ²)	%
泥炭沼泽 Peat	PI	8262.67Aa	54.87%	3825.68Ab	25.40%	2970.66Ab	19.73%
	PII	4267.28Ba	54.56%	3119.50Aa	39.89%	434.32Bb	5.55%
沼泽化草甸 Swamp meadow	SI	2076.81Aa	75.33%	523.09Ab	18.97%	157.21Abc	5.70%
	SII	1123.67Ba	77.85%	208.41Bb	14.44%	111.29ABb	7.71%
	SIII	653.57Ca	82.59%	98.96Bb	12.50%	38.81BCb	4.90%

标有不同小写字母 (同一阶段) 或大写字母 (同一土层) 表示有显著性差异 ($P < 0.05$), 否则无显著差异

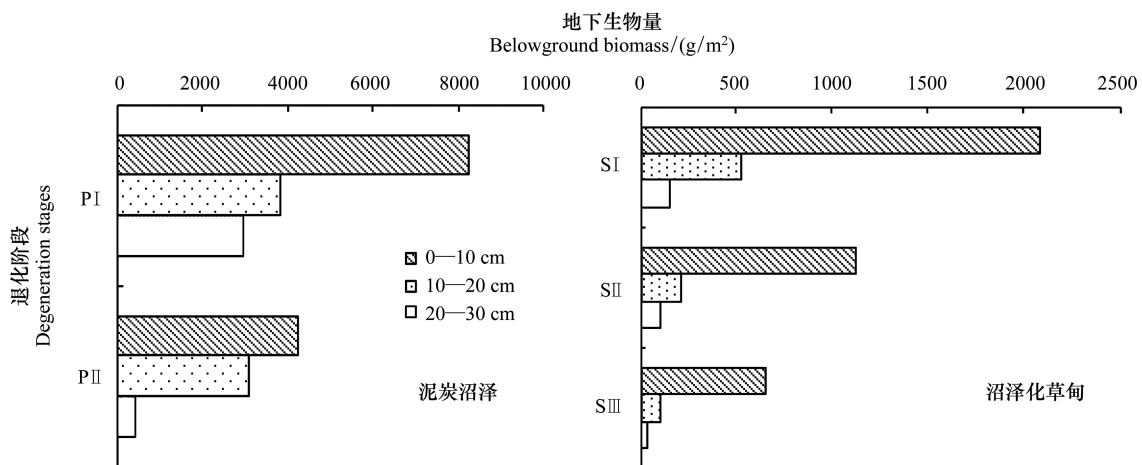


图 4 不同退化阶段地下生物量垂直分布

Fig.4 Vertical distribution of the belowground biomass in different degeneration types

2.3 植物地下、地上生物量分配关系及其季节动态

甘南尕斯湖两类典型湿地不同退化演替阶段的地下与地上物量比值 (根冠比) 差异较大, 且季节变化明显

如图 5 具体为:在泥炭沼泽中,未退化、退化地 5—9 月平均根冠比为 85.33 和 61.05,统计分析表明差异不显著 ($P>0.05$);在沼泽化草甸中,未退化、轻度退化、中度退化湿地平均根冠比分别为 18.06,14.21 和 8.79,统计分析表明差异不显著 ($P>0.05$)。

从季节变化来看,两类湿地各退化阶段变化趋势存在一定差异。在泥炭沼泽中,未退化样地最大值出现在生长季的第 2 月,而退化样地最大值在生长末期,总体趋势在生长初期较大,根冠比随着植物生长旺盛时间的到来,开始减小,到 8 月份达到最低值,然后迅速回升,方差分析显示,除 8,9 月份两种退化类型根冠比差异不显著外 ($P>0.05$),其他月份存在显著差异 ($P<0.05$)。在沼泽化草甸中,除轻度退化在 6 月份异常外,其他时间各退化阶段变化趋势基本一致,均在生长季初期的返青时期最大,到 8 月出现最小,而后又逐渐增加的趋势,经方差分析,未退化和中度退化根冠比在 7,8 差异不显著 ($P>0.05$),其他各月均差异显著 ($P<0.05$)。

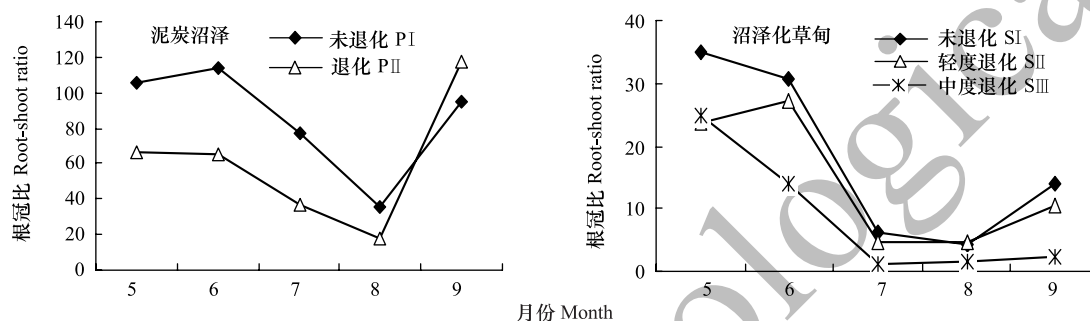


图 5 不同退化阶段根冠比季节动态

Fig.5 Seasonal dynamics of root-shoot ratio in different degeneration types

3 讨论

3.1 尕斯库勒湖湿地退化对植被地上生物量的影响

湿地退化已成为我国重大的资源环境问题之一,尕斯库勒湖生态系统脆弱、抗干扰能力差,湿地退化尤为突出,这与其所在的青藏高原生态系统环境具有一致性。湿地退化会改变湿地植被地上初级生产力,进而影响本区域湿地碳汇能力,也进一步加速湿地土壤发生退化^[6]。受全球气候变暖、湿地排水修路,特别近年来过度放牧的影响,尕斯库勒湖出现一定程度退化^[5],致使湿地生态系统植被地上生产力显著下降。本研究显示,随着尕斯库勒湖退化程度的加剧,植被地上生物量显著减少。在草地生态系统研究表明,放牧一方面通过伤害植物的正常组织、形态,抑制植物生长,另一方面通过移去植物顶端组织和衰老组织,刺激植物生长^[11],而植物受损程度在其阈值范围以内可以通过自身的生理机制进行恢复,若超过该阈值则会发生退化,引起生产力下降^[12],这说明尕斯库勒湖湿地生态系统植物受损程度已经超过了其受损程度所在的阈值范围。此外,尕斯库勒湖退化过程主要是过度利用植被而导致其生产力降低乃至完全丧失过程,有研究已表明这一过程能使土壤板结、物质循环放慢、地表覆盖物和土壤的枯枝落叶减少^[13]。

尕斯库勒湖湿地植被由于受低温的影响,植物的返青期都比较晚,一般在 5 月中旬湿地植被才陆续返青,但在初期由于受外界放牧和环境因素影响,生物量并未显著增加,到 6 月中旬,随着牧场转移,各湿地地上生物量开始积累,并随着植物生长发育节律、气温回升和降水量增加而逐步增长,呈单峰型生长曲线,生物量峰值出现在降雨和温度最佳的 8—9 月份,揭示了水分、温度等环境因子对湿地植物生活史的影响。这与祁连山北坡天然草地^[14]、青海高寒草甸^[15]生长规律一致。生长高峰期过后,受气温下降,湿地群落植物光合作用减弱,加之植物个体逐渐衰老,枯落量增加,营养物质不断流失并向地下根系转移,导致地上生物量日趋减少,这与三江平原典型湿地生态系统生物量变化规律一致,但是衰退期晚于三江平原^[16],可能是由于两湿地所处地理位置不同引起。对地上生物量绝对增长速率 (AGR) 和相对增长速率 (RGR) 季节动态分析表明尕斯库勒湖湿地植物生物量积累大致可分为 3 个阶段缓慢增长—快速积累—快速折损减少,这与生物量动态变化具有一致性。但不

同年份 AGR 和相对 RGR 存在一定差异,在 2013 年和 2014 年变化基本相同,而 2015 年差别较大。在 2015 年 7—8 月,AGR 和 RGR 均为负值,这可能于 2015 年降水量较少有关。研究发现,AGB 与降水量有显著正相关关系,并且认为除降水外,AGB 还与上一年地上生产力变化有关^[17];也有研究认为,地上生产力与年际降水量有密切关系,地上生产力随着年降水量增加而增大^[18],本研究结果与上述学者研究结果基本一致;但在自然状态下湿地群落 AGB 受温度的影响显著,而扰动状态下湿地群落 AGB 受温度影响规律不明显,说明湿地退化过程中植被地上部分生长节律发生改变,致使地上部分与温度之间的关系变得更复杂。

3.2 尕斯湖湿地退化对植被地下生物量的影响

地下生物量是湿地植被碳蓄积的重要组成部分,是联系地上和地下生态系统过程的主要纽带^[19],准确测定地下生物量是确定湿地植被碳源汇功能的基础。受气候变暖、长期超载过牧等人为活动的影响,青藏高原湿地生物多样性逐渐降低、湿地植被严重退化^[5],湿地生产力急剧下降,致使其地下生物量的研究存在较大不确定性。同时,由于目前对地下生物量研究缺乏统一的采样标准和方法^[20],导致对湿地地下生物量生态过程的研究存在一些偏差。在关于地下生物量研究报道中,主要研究集中在天然未退化生态系统的地下生物量^[21-22],或者对不同草地类型、不同干扰强度地下生物量分布规律进行分析^[23-26],但青藏高原湿地已发生一定程度退化,以未退化湿地植被地下生物量结果对湿地生态系统物质循环和功能分析,有时会带来较大偏差,不能很好地反映真实情况。为此,本研究针对湿地不同退化程度高寒湿地,分析了湿地演替各阶段的植被地下生物量季节动态及垂直分布格局,为准确估算湿地地下生物量提供了有效的数据基础和参考价值。

在尕斯湖湿地,随着湿地退化程度的加剧,植被地下生物量呈明显下降趋势,未退化明显高于退化,这是由于湿地退化程度加剧,引起地上植被数量减少,致使植物光合面积降低,尤其在植物返青生长期,其光合产物不能满足其自身生长发育,需要地下根系提供营养物质,这不仅显著影响植物根系生长发育,而且制约地上、地下干物质积累,久而久之,有些植物种不能完成其生命全过程,逐渐衰退和消失,最终导致地下生物量减少,这与西藏那曲地区高寒矮嵩草草甸植被退化过程中地下生物量变化一致^[24]。

地下生物量也是时间函数,研究地下生物量在时间序列上变化具有十分重要的理论和现实意义^[20,27]。本研究中尕斯湖两类湿地各退化阶段植被地下生物量季节变化存在差异,但均表现出愈接近生长季的始末其值愈大(除未退化泥炭沼泽外)。泥炭沼泽各未退化阶段植被地下生物量季节变化趋势基本表现为“N”型变化曲线,与祁连山山地草甸、山地草甸草原、山地草原和山地荒漠草原地下生物量季节动态颇为相似^[14],而沼泽化草甸各退化阶段植被地下生物量表现为“V”型变化曲线,曲线最低值出现在 7 月,表明同一地区,不同湿地类型各植被退化阶段地下生物量动态趋势存在差异。与地上生物量相比,其动态趋势变化较为复杂。

此外,前人对草原地下生物量研究表明,草原地下生物量主要集中在土壤表层,随着深度的增加,生物量急剧降低,呈“T”形分布^[14,24,27-29],本研究也表明,不同退化程度湿地植被地下生物量由表层向下逐渐降低,垂直分布也呈“T”形分布。各退化阶段植物根系主要集中在 0—10 cm 土壤表层,泥炭沼泽占总地下生物量 50% 以上,而沼泽化草甸占 70% 以上。随湿地退化程度加剧,引起土壤质地粗化,土壤肥力降低,进而影响植被生长发育,导致植被地下生物量大幅下降。未退化湿地植被生长有充足地下土壤养分补给,而退化湿地植被生存的土壤环境已发生一定程度恶化,土壤养分匮乏^[17],植物根系获取养分越来越少。由于湿地类型不同,致使 2 类湿地各退化阶段植被地下生物量垂直分布变化幅度存在一定差异。特别指出的是,高寒湿地地下生物量往往是由土壤质地、温度、水分和养分等多因子相互关联综合作用,随着湿地退化程度加剧,环境因素影响植被地下生物量的大小及其生态系统功能将明显增强。

3.3 湿地退化对植被地下、地上生物量分配的影响

植物体的各部分是一个统一的整体,地上部分对地下部分的生长发育有重要影响,地上和地下生物量分配关系支持等速生长模式^[30]。地下生物量与地上生物量的比值(根冠比)反映了光合作用物质在植物体内的分布^[31]。尕斯湖湿地未退化阶段根冠比显著高于退化阶段,并随退化程度加剧根冠比降低幅度逐渐增大,这是由于植物体在受到生长限制因素限制时,生长策略往往是将受限制的资源优先分配给受限制因素影响最大

的器官或组织。随尕斯海湿地退化程度加剧,湿地水分含量显著降低,植物会将更多的水分和生物量分配给地下部分^[32]。2类湿地各退化阶段根冠比季节动态均为越接近生长季始末值越大,这与柴曦等人研究结果一致^[33]。植物在生长季末,地下生物量要远大于地上生物量,根系中积累的营养物质用于维持植物冬天呼吸消耗,进入返青期(5—6月份)后,随着温度和降雨升高,植物地上冠层逐渐恢复生长,光合产物积累越来越多地上部生长速率超过了地下部生长速率,根冠比开始减小,但是2类湿地根冠比峰值出现时间不同,泥炭沼泽出现在生长季末9月,沼泽化草甸出现在生长季开始5月,由于泥炭沼泽样地属于公共放牧地,牛羊在生长季末期、早期的大量啃食致使地上现存生物量较低,引起根冠比较大。

4 结论

(1)随着甘南尕斯海高寒湿地退化程度的加剧,植物盖度和地上生物量明显下降,最大累积量也逐渐降低,但降低幅度趋于减小。2类湿地各退化阶段植被地上生物量的季节动态均为单峰型曲线,峰值出现在8月份,地上生物量生长节律与该区降雨和温度密切相关。2类湿地各退化阶段地上生物量绝对增长速率和相对增长速率季节动态相同,均在达到高峰期前是正增长,而后呈负增长变化,但不同年份最快生长期出现时间不同,泥炭沼泽2013年在7—8月,2014年在5—6月,而沼泽化草甸2013,2014年均在7—8月,2015年在5—6月。

(2)随着尕斯海2类湿地退化程度加剧,植被地下生物量呈明显下降趋势,表现为未退化显著高于其他退化阶段($P < 0.05$)。但2类湿地不同退化阶段植被地下生物量季节变化存在差异,泥炭沼泽未退化阶段植被地下生物量季节变化趋势表现为“N”型变化规律,且变化幅度较大,地下生物量峰值出现在8月份,为 25727.17 g/m^2 ,最小值在9月份,为 20380.33 g/m^2 ;沼泽化草甸各退化阶段植被地下生物量季节变化趋势基本表现为“V”型变化规律,未退化、轻度退化、中度退化地下生物量分别在生长季初、末期达到最大值,最低值均出现在7月份,分别为 $1914.94, 1238.38, 287.71 \text{ g/m}^2$ 。2类湿地地下生物量随土层深度的增加逐渐减小,总体表现为“T”字形下降趋势的锯齿状分布,且地下生物量在0—10 cm层最大。

(3)尕斯海2类高寒湿地5—9月平均根冠比均表现未退化高于退化,2类湿地根冠比的季节变化存在差异,泥炭沼泽值,未退化样地最大值出现在生长季的第2月,而退化样地最大值生长末期9月;沼泽化草甸为生长季初期的返青时期最大,到8月出现最小,而后又逐渐增加。

参考文献 (References):

- [1] Lund M, Lindroth A, Christensen T R, Ström L. Annual CO_2 balance of a temperate bog. *Tellus B*, 2007, 59(5): 804-811.
- [2] Sutton-Grier A E, Megonigal J P. Plant species traits regulate methane production in freshwater wetland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(2): 413-420.
- [3] 谢长永, 陈波, 徐同凯. 杭州西溪湿地植物生物量和有机碳季节变化及碳的积累. *杭州师范大学学报: 自然科学版*, 2015, 14(3): 285-291.
- [4] 马维伟, 王辉, 李广, 赵锦梅, 王跃思. 尕斯海湿地 CH_4 、 CO_2 和 N_2O 通量特征初步研究. *草业学报*, 2015, 24(8): 1-10.
- [5] 刘帆, 刘晖, 徐凌翔, 程玉, 李伟. 青藏高原东部尕斯海湿地种子库沿水位梯度的分布格局. *科学通报*, 2013, 58(14): 1332-1339.
- [6] 马维伟, 王辉, 李广, 石万里. 甘南尕斯海湿地不同植被退化阶段土壤有机碳含量及动态. *水土保持学报*, 2015, 29(5): 254-259.
- [7] 刘惠斌, 李俊臻. 甘肃尕斯海湿地退化泥炭地恢复技术评价. *湿地科学与管理*, 2010, 6(2): 26-29.
- [8] 张晓龙, 李培英. 湿地退化标准的探讨. *湿地科学*, 2004, 2(1): 36-41.
- [9] 刘育红, 李希来, 李长慧, 孙海群, 芦光新, 潘根兴. 三江源区高寒草甸湿地植被退化与土壤有机碳损失. *农业环境科学学报*, 2009, 28(12): 2559-2567.
- [10] 郭雪莲, 吕宪国, 戴国华. 三江平原不同水位梯度湿地地上生物量动态特征. *生态环境*, 2008, 17(5): 1739-1742.
- [11] Huhta A P, Hellström K, Rautio P, Tuomi J. Grazing tolerance of *Gentianella amarella* and other monocarpic herbs: why is tolerance highest at low damage levels?. *Plant Ecology*, 2003, 166(1): 49-61.
- [12] 方楷, 宋乃平, 魏乐, 安慧. 不同放牧制度对荒漠草原地上生物量及种间关系的影响. *草业学报*, 2012, 21(5): 12-22.
- [13] 高雪峰, 韩国栋, 张功, 赵萌莉, 卢萍. 放牧对荒漠草原土壤微生物的影响及其季节动态研究. *土壤通报*, 2007, 38(1): 145-148.

- [14] 黄德青, 于兰, 张耀生, 赵新全. 祁连山北坡天然草地地下生物量及其与环境因子的关系. 草业学报, 2011, 20(5): 1-10.
- [15] 刘文辉, 周青平, 颜红波, 梁国玲. 青海扁茎早熟禾种群地上生物量积累动态. 草业学报, 2009, 18(2): 18-24.
- [16] 杨永兴, 王世岩, 何太蓉, 田昆, 杨波. 三江平原典型湿地生态系统生物量及其季节动态研究. 中国草地, 2002, 24(1): 1-7.
- [17] 金云翔, 徐斌, 杨秀春, 李金亚, 马海龙, 高添, 于海达. 不同沙化程度草原地下生物量及其环境因素特征. 草业学报, 2013, 22(5): 44-51.
- [18] Fang J Y, Piao S L, Tang Z Y, Peng C H, Ji W, Knapp A K, Smith M D. Interannual variability in net primary production and precipitation. Science, 2001, 293(5536): 1723-1723.
- [19] 吴琴, 尧波, 朱丽丽, 幸瑞新, 胡启武. 鄱阳湖典型苔草湿地生物量季节变化及固碳功能评价. 长江流域资源与环境, 2012, 21(2): 215-219.
- [20] 宇万太, 于永强. 植物地下生物量研究进展. 应用生态学报, 2001, 12(6): 927-932.
- [21] 周华坤, 周立, 赵新全, 沈振西, 李英年, 周兴民, 严作良, 刘伟. 金露梅灌丛地下生物量形成规律的研究. 草业学报, 2002, 11(2): 59-65.
- [22] 何池全. 毛果苔草湿地枯落物及其地下生物量动态. 应用生态学报, 2003, 14(3): 363-366.
- [23] 余欣超, 姚步青, 周华坤, 金艳霞, 杨月娟, 王文颖, 董世魁, 赵新全. 青藏高原两种高寒草甸地下生物量及其碳分配对长期增温的响应差异. 科学通报, 2015, 60(4): 379-388.
- [24] 鄢燕, 张建国, 张锦华, 范建容, 李辉霞. 西藏那曲地区高寒草地地下生物量. 生态学报, 2005, 25(11): 2818-2823.
- [25] Molyneux D E, Davies W J. Rooting pattern and water relations of three pasture grasses growing in drying soil. Oecologia, 1983, 58(2): 220-224.
- [26] 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.
- [27] 胡中民, 樊江文, 钟华平, 韩彬. 中国草地地下生物量研究进展. 生态学杂志, 2005, 24(9): 1095-1101.
- [28] 李凯辉, 王万林, 胡玉昆, 高国刚, 公延明, 尹伟. 不同海拔梯度高寒草地地下生物量与环境因子的关系. 应用生态学报, 2008, 19(11): 2364-2368.
- [29] 王艳芬, 汪诗平. 不同放牧率对内蒙古典型草原地下生物量的影响. 草地学报, 1999, 7(3): 198-203.
- [30] Cheng D L, Niklas K J. Above- and below-ground biomass relationships across 1534 forested communities. Annals of Botany, 2007, 99(1): 95-102.
- [31] 沈禹颖, 阎顺国, 朱兴运, 赵银. 河西走廊几种盐化草地第一性生产力的研究 I: 地上生物量与地下生物量季节动态及分配. 草业学报, 1995, 4(2): 44-50.
- [32] 王敏, 苏永中, 杨荣, 杨晓. 黑河中游荒漠草地地上和地下生物量的分配格局. 植物生态学报, 2013, 37(3): 209-219.
- [33] 柴曦, 梁存柱, 梁茂伟, 韩伟华, 李智勇, 苗百岭, 王炜, 王立新. 内蒙古草甸草原与典型草原地下生物量与生产力季节动态及其碳库潜力. 生态学报, 2014, 34(19): 5530-5540.