

DOI: 10.5846/stxb201808301852

戴黎聪, 郭小伟, 张法伟, 柯 浔, 曹莹芳, 李以康, 李茜, 林丽, 朋措吉, 舒 锴, 曹广民, 杜岩功. 青藏高原两种植被类型净初级生产力与气候因素关系及周转值分析. 生态学报, 2019, 39(14): - .

Dai L C, Guo X W, Zhang F W, Ke X, Cao Y F, Li Y K, Li Q, Lin L, Peng C J, Su K, Cao G M, Du Y G. The response of net primary productivity of two different vegetation types to climatic factors and root turnover analysis on the Qinghai-Tibet Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(14): - .

青藏高原两种植被类型净初级生产力与气候因素关系及周转值分析

戴黎聪^{1,2}, 郭小伟¹, 张法伟¹, 柯 浔^{1,2}, 曹莹芳^{1,2}, 李以康¹, 李 茜¹, 林 丽¹, 朋措吉^{1,2}, 舒 锴^{1,2}, 曹广民¹, 杜岩功^{1,*}

1 中国科学院西北高原生物研究所 西宁 810008

2 中国科学院大学 北京 100049

摘要: 基于 2008—2016 年青海海北站 9 年净初级生产力及气候因子监测数据, 分析了青藏高原高寒小嵩草草甸和高寒金露梅灌丛两种植被净初级生产力年际动态, 并探讨了气候因子对其影响及其不同土层深度根系周转值特征。结果表明: (1) 年际尺度上, 小嵩草草甸地上净初级生产力表现为显著增加趋势, 增幅为 $7.02 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, 而金露梅灌丛地上净初级生产力相对较为稳定; 对于其地下净初级生产力和总生产力, 小嵩草草甸和金露梅灌丛均表现为增加趋势 ($P > 0.05$), 9 年间小嵩草草甸地上、地下和总净初级生产力平均值分别为 (217.55 ± 9.95) 、 $(1882.75 \pm 161.33) \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 和 $(2100.30 \pm 163.38) \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$, 金露梅灌丛地上、地下和总净初级生产力 9 年间平均值分别为 (256.27 ± 11.4) 、 $(1614.31 \pm 173.03) \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 和 $(1870.58 \pm 177.93) \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 。 (2) 不同植被类型地上净初级生产力对气候因素响应不同, 金露梅灌丛地上净初级生产力主要受温度影响, 而温度对小嵩草草甸地上净初级生产力无显著影响。此外, 降水不是限制高寒生态系统草地地上净初级生产力主要因子, 相比于降水影响, 高寒生态系统地上净初级生产力更受温度调控。 (3) 年均温和年降水对金露梅灌丛和小嵩草草甸地下净初级生产力均无显著影响 ($P > 0.05$), 表明高寒生态系统, 其地下生产力受外界气候条件变化影响微弱, 是一个稳定的碳库。 (4) 两种植被类型其根系周转值均随着土壤深度的增加呈逐渐增加趋势, 且高寒灌丛根系周转值明显高于高寒草甸根系周转值。研究表明, 在全球气候变暖背景下将会增加金露梅灌丛地上净初级生产力, 而对小嵩草草甸地上净初级生产力无显著影响。

关键词: 青藏高原; 高寒矮嵩草草甸; 高寒金露梅灌丛; 净初级生产力; 气候因子

The response of net primary productivity of two different vegetation types to climatic factors and root turnover analysis on the Qinghai-Tibet Plateau

DAI Licong^{1,2}, GUO Xiaowei¹, ZHANG Fawei¹, KE Xun^{1,2}, CAO Yingfang^{1,2}, LI Yikang¹, LI Qian¹, LIN Li¹, PENG Cuoji^{1,2}, SU Kai^{1,2}, CAO Guangmin¹, DU Yangong^{1,*}

1 Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810008, China

2 University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China

Abstract: Based on nine years (from 2008 to 2016) of monitoring data of net primary productivity (NPP) and climatic factors at Haibei Station, the interannual NPP dynamics of alpine *Kobresia pygmaea* meadow and alpine *Potentilla fruticosa* shrubs were analyzed. In addition, the effects of climatic factors on NPP and the characteristics of root turnover across different soil layers were also assessed. The results showed that (1) on an interannual scale, the aboveground net primary

基金项目: 国家自然科学基金项目 (41730752, 31770530); 青海省基础科学研究计划自然科学基金青年项目 (2016-ZJ-918Q; 2016-J-923Q)

收稿日期: 2018-08-30; **网络出版日期:** 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: ygdu@nwipb.cas.cn

productivity (ANPP) of *Kobresia pygmaea* meadow showed a significant increasing trend ($7.02 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$), but the ANPP of *Potentilla fruticosa* shrubs remained relatively stable. Both belowground net primary productivity (BNPP) and total net primary productivity (NPP) of the two vegetation types showed a slight increase ($P>0.05$). The average ANPP, BNPP, and NPP for the *Kobresia pygmaea* meadow were (217.55 ± 9.95) g/m^2 , (1882.75 ± 161.33) g/m^2 and (2100.30 ± 163.38) g/m^2 , respectively. The average ANPP, BNPP, and NPP for *Potentilla fruticosa* shrubs were (256.27 ± 11.4) g/m^2 , (1614.31 ± 173.03) g/m^2 , and (1870.58 ± 177.93) g/m^2 , respectively. (2) The ANPP of the vegetation types responded differently to climatic factors. The mean annual air temperature had a significant effect on ANPP for *Potentilla fruticosa* shrubs, but no significant impact on the ANPP of *Kobresia pygmaea* meadow. Furthermore, precipitation was not a key factor limiting the NPP of grassland in alpine ecosystems; temperature exerted a stronger effect on the ANPP of alpine ecosystems compared with precipitation. (3) The mean annual air temperature and mean annual precipitation showed no notable effect on the BNPP, indicating that the BNPP was less affected by external climatic factors than the ANPP. (4) Root turnover increased with soil depth and the root turnover of *Potentilla fruticosa* shrubs was higher than that of *Kobresia pygmaea* meadow. Our study implies that the ANPP of *Potentilla fruticosa* shrubs will increase with climate change, but no significant change is expected for the ANPP of *Kobresia pygmaea* meadow.

Key Words: Qinghai-Tibet plateau; alpine *Potentilla fruticosa* shrubs; *Kobresia pygmaea*; net primary productivity; climate factors

植被净初级生产力(Net primary productivity, NPP)不仅是碳循环和陆地生态系统过程的一个重要组成部分,同时也是评价陆地生态系统健康程度的一个重要指标^[1-2]。准确评估草地净初级生产力及其年际变异对于预测未来气候变化对草地生产力影响具有重要意义。

草地作为陆地生态系统分布最广的生态系统类型之一,其分布面积约占全球陆地面积的 25%,我国草地面积约为 $4\times10^8 \text{ hm}^2$,其碳储量约占世界草地总储量的 9%—16%^[3]。因此,草地在全球气候调节和碳循环中发挥重要作用^[4]。以往研究表明,草地净初级生产力具有明显的年际变异且对外界气候变化较为敏感,比如温度的上升,降水的多少都对草地的生产力具有重要的影响^[5]。近年来,关于草地生产力的时间变异及其与气候关系已有较多报道^[6-9]。此外,很多方法被用于探究草地净生产力对气候变化响应研究,如长期监测法^[10]、遥感法^[11]和控制实验法^[12]。大量研究表明,温带草原生产力主要受降水影响较大,过去研究者通过以内蒙古草原为研究对象,发现降水的时空变化是影响内蒙古草原生产力的主要限制因子,而温度对其生产力影响微弱^[13-14];还有研究表明,草地生产力主要受前年降水影响,而当年降水对草地生产力影响较小^[15]。尽管过去关于草地生产力及其与气候因素关系已经做了大量研究,但总的来说,以往研究主要是集中于温带草原和热带草原研究,且过去研究由于地下生物量获取较为困难,多是集中于地上生产力研究,而对地下生产力的评估较为匮乏,成为高寒草地生产力对全球气候变化响应过程及碳评估研究的瓶颈。

高寒草甸是青藏高原的主体植被类型,在发挥高原屏障功能方面具有重要作用,且相比于其他生态系统,高寒草甸对气候变化更为敏感,尤其在全球气候变暖背景下,其植被生产力如何响应气候变化仍不清楚^[16]。尽管在区域尺度上,植被生产力主要受降水调控^[17],但在不同生态系统中其对气候因素响应不同,如在干旱和半干旱地区,草地生产力主要受水分限制^[18],而在湿润生态系统中主要受温度限制,水分则不是影响其生产力的主要因子^[19]。青藏高原是我国高寒草甸主要分布区域。由于其气候环境条件恶劣,生物量获取较为困难,过去研究多为单一植被类型,而对不同植被类型生产力估测及其对气候响应研究较为薄弱,且过去多是基于遥感法估测草地生产力,而基于长期实地调查数据探究高寒生态系统生产力及其周转率研究十分匮乏。本研究基于 2008—2016 年 9 年青海海北站两种植被类型(即小嵩草草甸和金露梅灌丛)净初级生产力及其气候数据,分析了它们生产力的年际变异及其影响因子,同时探究了两种植被类型周转值的差异。本研究对于揭示高寒生态系统不同植被类型草地生产力的年际动态以及预测其未来气候变化的响应具有重要意义。

1 研究区域概况

本研究区域位于中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站(37°37'N,101°19'E)(简称海北站),其地处青藏高原东北隅,平均海拔为 3200 m,该区域为典型的高原大陆性季风气候,年均温为-1.7℃,年降水为 570 mm,且 80%降水集中在 5—9 月(即植被生长季),该区域无明显四季之分,一年只有冷暖两季,冬季寒冷干燥,平均气温-14.8℃;夏季温暖多雨,7 月份最暖,平均气温 9.8℃(该区域植被类型有小嵩草草甸和金露梅灌丛,小嵩草草甸优势种主要是小嵩草(*Kobresia humilis*),总盖度约为 70%—90%,伴生种主要有异针茅(*Stipa aliena* Keng)、早熟禾(*Poa annua* L)、麻花艽(*Gentiana straminea* Maxim)、美丽风毛菊(*Saussurea superba*)、婆婆纳(*Veronica polita* Fries),土壤类型为暗沃寒冻锥形土(*Mat Cry-gelic Cambisols*),土壤厚度约为 60 cm,主要物种多为禾本科和莎草科;金露梅灌丛优势种主要是金露梅(*Potentilla fruticosa*),总覆盖度约 50%—90%,伴生种主要有矮嵩草(*Kobresia humilis*)、线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)、藏异燕麦(*Helictot richon tibeticum*)、紫羊茅(*Festuca rubra*)、高山唐松草(*Thalictrum alpinum*)和雪白委陵菜(*Potent illanivea*)等,主要物种多为杂类草;该区域土壤类型为草毡寒冻锥形土(*Mat-cryosod Soil*),土层厚度约为 50 cm。两种植被根系主要分布在 0—40 cm 土层中,具体土壤理化性质见表 1。

表 1 两种植被不同土层深度土壤养分特征
Table 1 The soil nutrient properties of different soil layers among the two vegetation types

植被类型 Vegopetation types	土层深度 Soil depth/cm	土壤养分特征 Soil nutrient characteristics				
		土壤有机质 SOM/(g/kg)	土壤速效磷 AP/(mg/kg)	土壤速效钾 AK/(mg/kg)	土壤有效氮 AN/(mg/kg)	土壤全氮 TN/(g/kg)
小嵩草草甸 <i>Kobresia pygmaea</i> meadow	0—10	149.01±3.04	10.94±2.43	261.84±14.63	19.35±1.83	6.76±0.42
	10—20	101.57±2.62	7.66±1.93	150.64±11.37	15.26±1.60	5.05±0.29
	20—30	71.37±2.78	4.57±1.13	121.36±9.25	13.38±1.66	3.64±0.24
	30—40	48.59±3.31	2.30±0.78	94.52±11.61	9.84±2.22	2.37±0.27
金露梅灌丛 <i>Potentilla fruticosa</i> shrubs	0—10	138.61±6.98	8.46±1.86	292.78±22.43	24.60±2.85	6.22±0.53
	10—20	112.21±5.69	5.82±1.49	156.20±12.92	18.78±1.81	4.97±0.49
	20—30	91.27±5.30	4.41±1.21	99.69±6.09	15.33±1.87	4.17±0.39
	30—40	73.61±4.29	3.35±1.19	91.27±10.03	13.14±1.61	3.51±0.34

SOM: Soil organic carbon; AP: Available phosphorus; AK: Available potassium; AN: Available nitrogen; TN: Total nitrogen

2 研究方法

2.1 野外取样

该区域两种植被类型生物量(地上生物量和地下生物量)于 2008—2016 年的 5—9 月 25 日左右每月测量一次。地上生物量采用标准收获法,通过在 100 m×10 m 样地按照 10 m 间隔随机选取 10 个样方,鉴于地上生物量较为丰富,样方面积采用 50 cm×50 cm 大小^[20],重复 5—8 次。地下生物量现存量采用根钻法(Φ 为 7 cm)测定,按 0—10、10—20、20—30 cm 和 30—40 cm 分层采集,重复 5 次,然后以水洗法进行根系的洗涤,分别将地上生物量和地下生物量现存量放置 65℃ 下烘干至恒重称重。

2.2 净初级生产量和周转值数据

本研究中,每年生长季地上生物量的最大值作为地上净初级生产力,一般在八月末左右;地下净初级生产量采取地下根系最大现存量与最小现存量的差值来计算。根系周转值可用以下公式计算^[21]:

$$TR = AI / BBP$$

式中,TR 为根系周转值;AI 为地下生物量的每年净增量;BBP 为每年根系现存量的最大值。

2.3 气象数据

气象因子包括年降水和年均温,数据来源于青海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站气象观测

站。数据获取时段为 2008—2016 年,其中降水由于翻斗式雨量计敏感性较差,采用人工观测数据,年均温采用 MAWS (vaisala) 进行观测。所有数据分析和作图均采用 Origin 9.0 软件完成。

3 结果

3.1 年均温和年降水年际动态

2008—2016 年,年均气温呈现波动式上升趋势,上升幅度约为 $0.8^{\circ}\text{C}/(10\text{a})$,相比于年均温,年降水年际波动较大,但总体较为平稳,9 年间平均降水为 477.71 mm (图 1)。

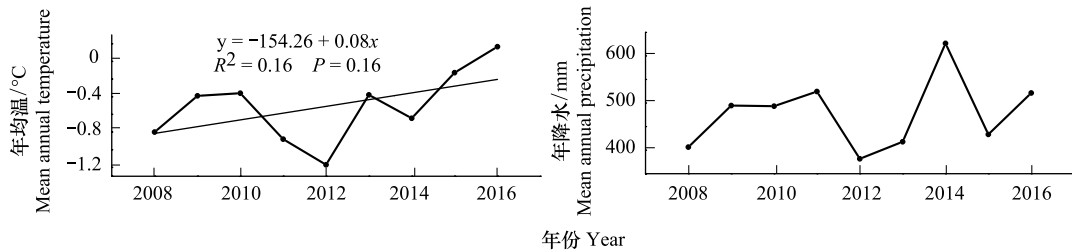


图 1 年均温和年降水年际波动

Fig.1 The interannual variation of mean annual air temperature and mean annual precipitation

3.2 两种植被地上和地下生物量季节动态

两种植被地上生物量季节动态存在一定差异(图 2),金露梅灌丛地上生物量动态变化总体呈单峰曲线,5—7 月为地上生物量快速累积时期,8 月达到其峰值,为 $(245.74 \pm 10.74)\text{ g/m}^2$,之后 8—9 月,其地上生物量快速下降;而小嵩草草甸地上生物量动态变化总体呈逐渐增加趋势,且于 9 月份达其峰值,为 $(199.61 \pm 10.07)\text{ g/m}^2$ 。对于地下生物量而言,5—7 月金露梅灌丛和小嵩草草甸地下生物量表现为逐渐增加趋势,且在 7 月达到一个峰值,分别为 $(3498.66 \pm 161.43)\text{ g/m}^2$ 、 $(6151.18 \pm 321.37)\text{ g/m}^2$,之后 7—8 月,其地下生物量均呈快速下降趋势,于 8 月达到一个谷值,分别为 (2913.11 ± 175.52) 、 $(5597.73 \pm 323.00)\text{ g/m}^2$,随着植物的枯黄,养分向地下转移,8—9 月地下生物量快速累积。

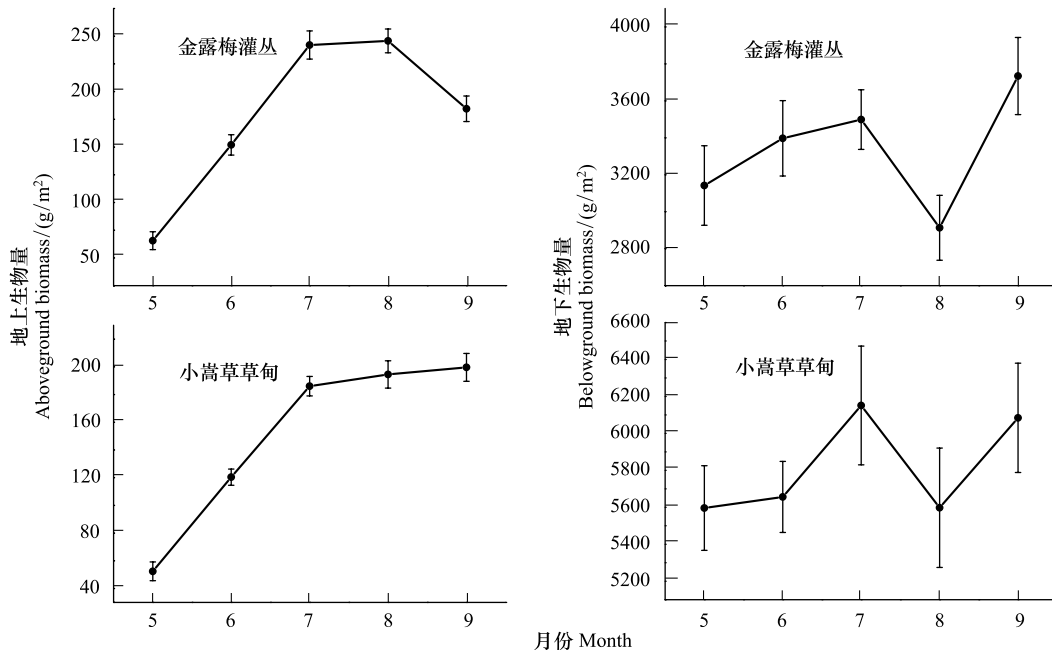


图 2 两种植被地上、地下生物量季节动态

Fig.2 The seasonal dynamic of above-belowground biomass among two vegetation types

3.3 两种植被净初级生产力和根系周转值年际动态

对于小嵩草草甸而言,2008—2016 年地上净初级生产力表现为显著增加趋势 ($P<0.05$),增幅为 $7.02 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$,而地下净初级生产力和总净初级生产力呈波动式上升趋势,但没有达到显著性水平 ($P>0.05$),9 年间地上、地下和总净初级生产力平均值分别为 (217.55 ± 9.95) 、 $(1882.75 \pm 161.33) \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 和 $(2100.30 \pm 163.38) \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$,其中地下净初级生产力约占总净初级生产力的 89.64%,表明小嵩草净初级生产力主要分布于地下部分(图 3)。相比于小嵩草草甸,金露梅灌丛地上净初级生产力、地下净初级生产力和总净初级生产力年际波动较小,2008—2016 年 9 年间地上净初级生产力、地下净初级生产力和总净初级生产量平均值为 (256.27 ± 11.4) 、 $(1614.31 \pm 173.03) \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 和 $(1870.58 \pm 177.93) \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$,其中地下净初级生产力约占总净初级生产力的 86.30%(图 3)。此外,两种植被类型根系周转值均呈逐渐增加趋势,但没有达到显著性水平 ($P>0.05$) (图 4)。

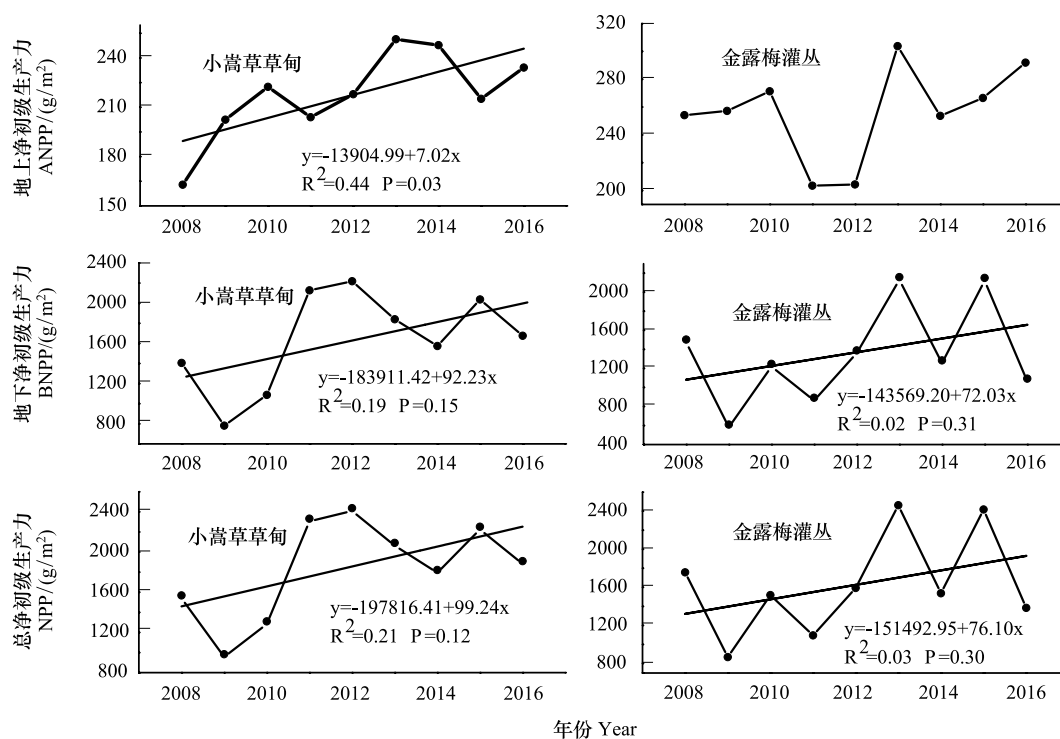


图 3 两种植被地上、地下和总净初级生产力年际动态

Fig.3 The interannual dynamic of aboveground net primary production (ANPP), belowground net primary production (BNPP) and total net primary production (NPP) among two vegetation types

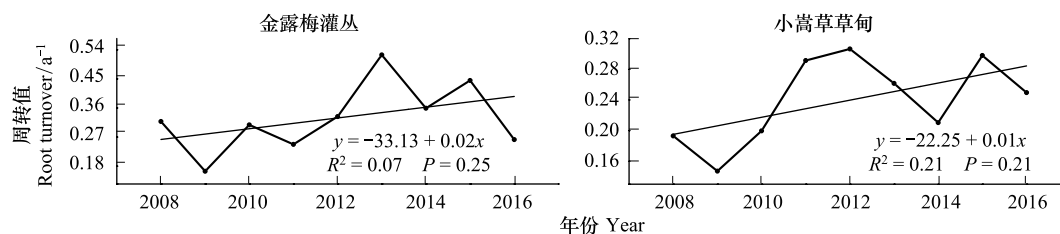


图 4 两种植被根系周转值年际动态

Fig.4 The interannual dynamic of root turnover across two vegetation types

总的来说,金露梅灌丛地上净初级生产力显著高于小嵩草草甸地上净初级生产力 ($P<0.05$),而金露梅灌丛地下和总净初级生产力与小嵩草草甸无显著差异 ($P>0.05$) (图 5)。

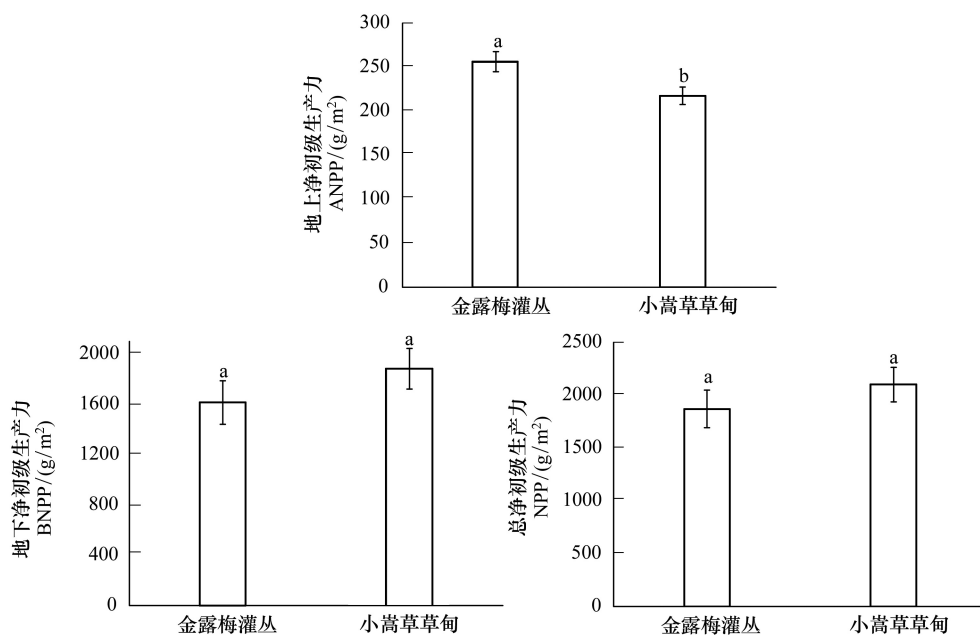


图5 两种植被净初级生产力比较

Fig.5 The comparison of net primary productivity among two vegetation types

3.4 气候因子对两种植被净初级生产力的影响

如图6可知,不同植被对气候条件响应不同,对于金露梅灌丛而言,其地上净初级生产力与年均气温呈显

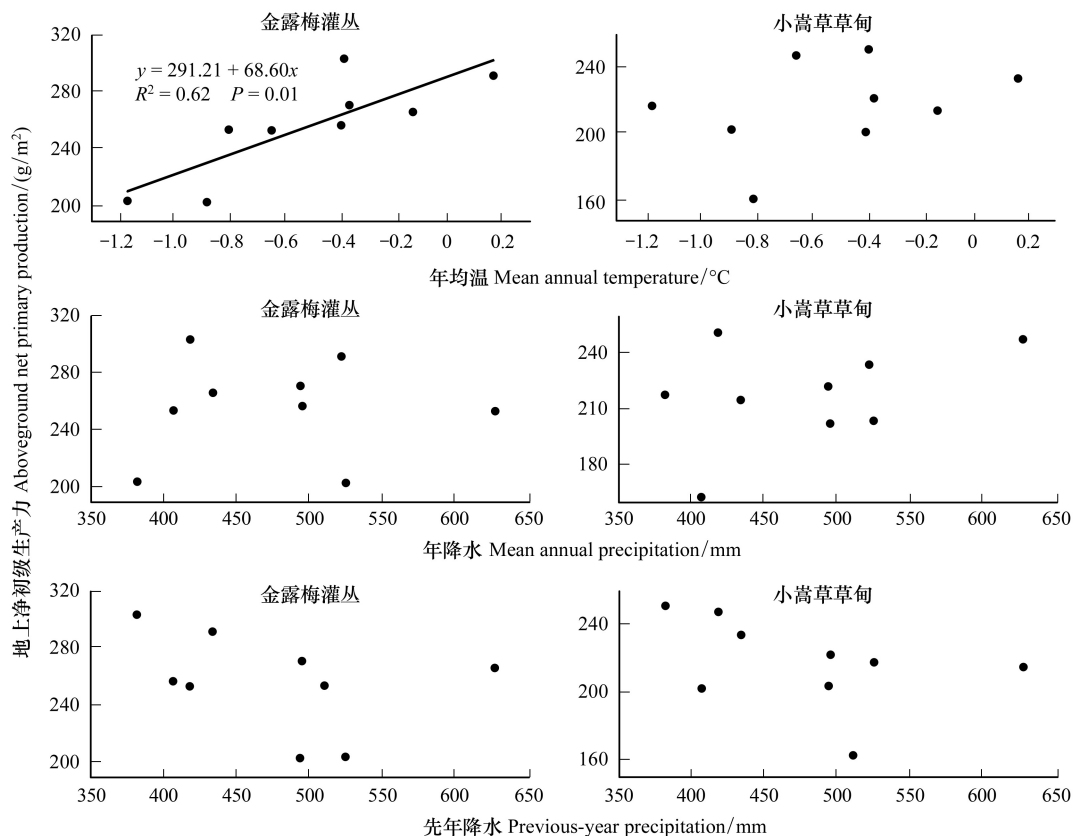


图6 两种植被类型地上净初级生产力与气候因素关系

Fig.6 The relationship between aboveground net primary production (ANPP) and climate factors among two vegetation types

著正相关($P<0.05$),而小嵩草草甸地上净初级生产力与年均气温无显著相关,表明金露梅对温度较为敏感,而小嵩草草甸则对低温具有一定的适应性。此外,降水对两种植被类型地上净初级生产力均影响较小,表明降水不是高寒植被生长主要限制因子,相比于降水,温度对高寒植被净初级生产力影响更大。对于地下净初级生产力和总净初级生产力,年均温和年降水均无显著影响(图 7),表明地下净初级生产力受外界气候因素影响较小。

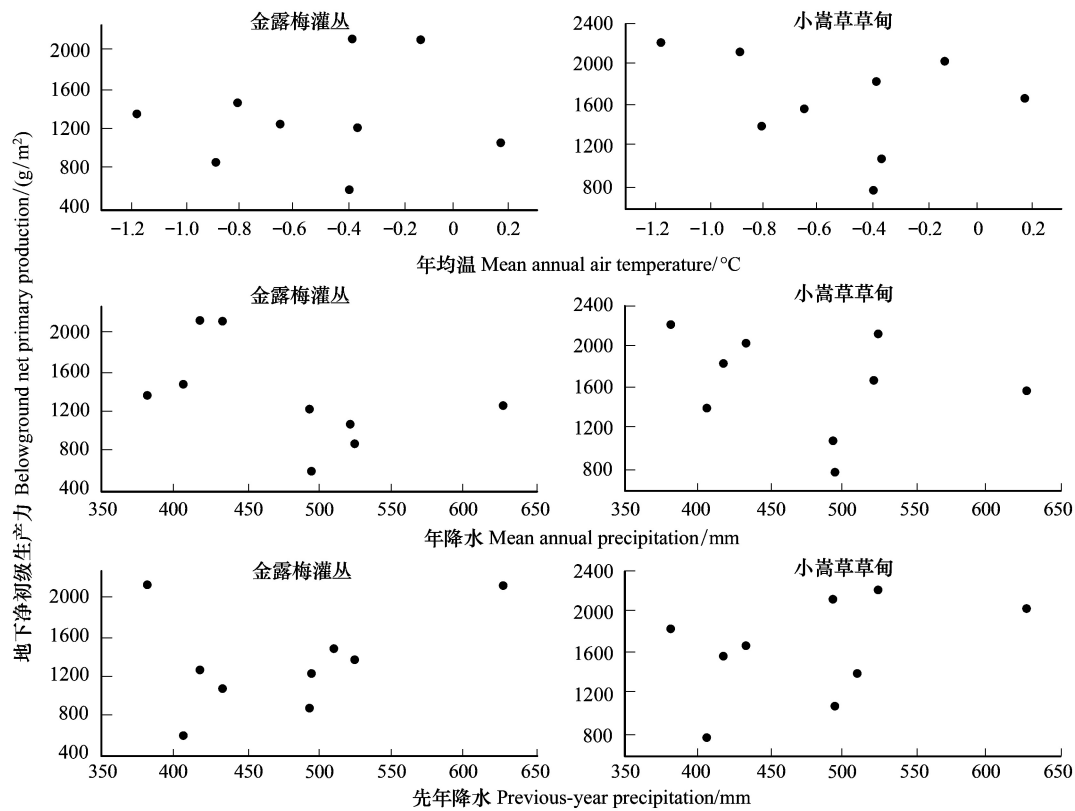


图 7 两种植被类型地下净初级生产力与气候因素关系

Fig.7 The relationship between belowground net primary production (BNPP) and climate factors among two vegetation types

3.5 两种植被根系周转值特征

对于金露梅灌丛而言(表 2),不同土层地下净初级生产力差异较大,随着土层深度的增加,地下净初级生产力逐渐减小,其中 0—10 cm 根系净初级生产量约占总地下净初级生产力的 52.10%,10—20,20—30 cm 和 30—40 cm 地下净初级生产力分别占总地下初级生产力的 23.92%、16.64%和 7.34%;而地下根系周转值随着土层深度的增加呈逐渐增大趋势,其中 0—10、10—20,20—30 cm 和 30—40 cm 根系周转值分别为 0.35 a⁻¹、

表 2 2008—2016 年金露梅灌丛不同土层深度地下净初级生产力和周转值

Table 2 Belowground net primary and root turnover of *Potentilla fruticosa* shrubs across different soil layers

土层深度 Soil depth/cm	最大值 Maximum/(g/m ²)	最小值 Minimum/(g/m ²)	地下净初级生产力 Belowground net primary/(g/m ²)	周转值 Turnover/a ⁻¹
0—10	2384.16	1543.10	841.06	0.35
10—20	946.54	560.33	386.21	0.40
20—30	594.29	325.71	268.57	0.43
30—40	307.45	188.98	118.47	0.37
0—40	4232.44	2618.12	1614.31	0.38

0.40 a⁻¹、0.43 a⁻¹和 0.37 a⁻¹。对于小嵩草草甸而言,其地下净初级生产力亦呈逐渐较小趋势,且主要分布于 0—10 cm 土层中,约占总地下净初级生产力的 66.69%,而 10—20, 20—30 cm 和 30—40 cm 地下净初级生产力分别仅占总地下初级生产力的 21.16%、8.58%和 3.57%,与金露梅灌丛类似,其地下根系周转值随着土层深度的增加逐渐增加,30—40 cm 地下根系周转率最大,为 0.47 a⁻¹(表 3)。

总体而言,两种植被地下根系周转值均随着土层深度的增加呈逐渐增加趋势,而地下净初级生产力随着土层深度的增加逐渐减小,且金露梅灌丛 0—40 cm 地下根系周转值高于小嵩草草甸。

表 3 2008—2016 年小嵩草草甸地下净初级生产力和周转值

Table 3 Belowground net primary and root turnover of *Kobresia pygmaea* meadow across different soil layers

土层深度 Soil depth/cm	最大值 Maximum/(g/m ²)	最小值 Minimum/(g/m ²)	地下净初级生产力 Belowground net primary/(g/m ²)	周转值 Turnover/a ⁻¹
0—10	5318.60	4062.93	1255.67	0.23
10—20	1033.44	635.12	398.31	0.37
20—30	374.80	213.31	161.48	0.42
30—40	141.82	74.53	67.29	0.47
0—40	6868.66	4985.89	1882.75	0.27

4 讨论

4.1 气候因子对两种植被地上净初级生产力影响

近年来,关于气候因素对草地生产力已经做了大量研究,以往研究表明,温度和降水是影响草地净初级生产力的主导因子^[22]。此外,还有研究表明当年草地生产力主要受前年降水影响,即前年降水越多,当年草地生产力越高^[15]。然而本研究中发现,不同植被类型对气候条件响应不同,如金露梅灌丛地上净初级生产力主要受温度调控,而降水对其地上净初级生产力影响较小;对于小嵩草草甸而言,其地上净初级生产力受温度和降水较小。总的来说,两种植被类型其地上净初级生产力均不受降水限制,无论是当年降水还是前年降水均对该区域植被地上净初级生产力无显著影响,这与过去研究存在一定的差异^[8]。这主要归咎以下两个方面:一方面是气候条件,尽管在区域尺度上,草地生产力主要受降水影响,降水的丰寡在一定程度上决定草地生产力的高低,然而对于某一研究地点而言,则需要考虑气候条件的差异,由于本研究区域属于湿润高寒生态系统,低温和较短的生长季是限制该区域植被生长的主要因子。因此,相比于水分条件,该区域植被生长更受温度限制。此外,该区域分布季节性冻土,由于生长季季节性冻土的消融,在一定程度补给了植被生长季所需的水分,从而减小了植被对降水的敏感性。另一方面是由于土壤质地的不同,本研究区域土壤质地为壤土,且表层土壤分布丰富的有机质,加之其致密的草毡层,使得表层土壤具有较强的持水能力,从而缓解干旱季节水分对植被的胁迫。

至于金露梅灌丛和小嵩草草甸对温度响应不同,则可能是由于不同植被类型对温度适应不同,过去研究表明,相比于高寒灌丛,高寒草甸植被对于极端低温和较大的温差具有较强的适应性^[23]。此外,由于小嵩草草甸独特的生物学特征,即致密和草毡层,该草毡层具有一定的保暖作用,能够缓解低温对植被生长的胁迫^[24]。另一方面则可能是物种组成的不同,由于小嵩草草甸优势种主要由禾本科和莎草科组成,以往基于海北站长期的水热控制实验发现,增温能够增加禾本科丰富度,而减小莎草的丰富度^[12],由于物种丰富度与地上净初级生产力具有较好的相关关系。因此,禾本科地上净初级生产力的增加量抵消了莎草科地上净初级生产力的减少量,从而导致温度对整个群落地上净初级生产力没有显著影响。而金露梅灌丛主要以金露梅为优势物种,其盖度达 50%—90%,温度的增加一方面可以延长植被的生长季,另一方面能够促进植被的代谢和土壤氮的矿化^[25],从而增加植被地上净初级生产力。

此外,本研究还发现,高寒生态系统两种植被类型地下净初级生产力受外界气候条件影响较小,年均温和

年降水对其地下净初级生产力均无显著影响,表明高原生态系统其地下净初级生产力相对较稳定,是一个稳定的碳库。由此可推测,在全球气候变化背景下,温度和降水的改变对高原生态系统地下净初级生产力影响较小,且相比于气候因素,则可能更受制于人类干扰和其他因素影响。

4.2 两种植被地下根系周转值特征

根系周转值作为陆地生态系的一个重要参数,对于养分的循环和碳的周转具有重要意义^[26]。过去研究发现,高寒生态系统根系周转值介于 $0.26\text{--}0.46\text{ a}^{-1}$ 范围内^[27],平均值约为 0.35 a^{-1} ^[28]。在本研究中金露梅灌丛地下 $0\text{--}40\text{ cm}$ 根系周转值为 0.38 a^{-1} ,这与过去在金露梅灌丛研究结果基本一致^[28],而小嵩草草甸地下 $0\text{--}40\text{ cm}$ 根系周转值为 0.27 a^{-1} ,该值低于过去研究界定的范围。此外,该区域高寒灌丛根系周转值高于高寒草甸根系周转值,由于根系周转值越大,植被利用营养元素的能力就越强^[29]。因此,相比于小嵩草草甸,金露梅灌丛利用营养元素的能力更强。总的来说,本研究根系周转值低于全球草地平均根系周转值 (0.53 a^{-1})^[26]。这主要来源于以下两个方面,一方面是计算地下净初级生产力方法的不同。目前为止主要有 3 种计算地下净初级生产力的方法:方法 I 是用最大地下生物量与最小地下生物量之差法表示,方法 II 是决策矩阵法,方法三是用相邻采样间隔生物量的增量之和表示^[15]。然而,最大地下生物量与最小地下生物量之差和决策矩阵法经常低估了真实地下净初级生产力值,且不同计算方法所算的地下净初级生产力常相差达一个数量级。而本研究地下净初级生产力计算方法是采用最大生物量与最小生物量之差,所得结果可能低于真实地下净初级生产力,致使本研究地下根系周转值低于全球平均值。另一方面可能是由于气候条件和土壤养分条件的不同。过去研究表明,随着海拔的不断上升,温度逐渐减小,植被根系周转值呈减小趋势^[26]。温度对根系周转值的影响主要是通过影响土壤养分的矿化和凋落物的分解,如温度的升高促进了有机质的矿化和凋落物的分解,从而加快了根系的呼吸速率和根系碳水化合物消耗,致使根系周转速度加快^[30]。同时,养分的条件也是调控根系周转值另一重要影响因素,如在养分匮乏的生态系统中,植物为了增加土壤养分的吸收,植物根系往往会具有较长的寿命^[29],根系周转速度较慢,从而导致养分匮乏的生态系统比养分丰富的生态系统地下根系周转值小。由于本研究区域属于高寒生态系统,年均气温基本处于零度以下,加之该生态系统养分匮乏,致使该生态系统地下根系周转值低于其他生态系统。

此外,本研究还发现,无论是小嵩草草甸还是金露梅灌丛,其地下根系周转值均表现为随土层深度的增加呈逐渐增大趋势,这与过去研究者不一致^[22]。通常认为,根系的周转值主要受土壤养分、土壤温度和土壤水分调控,且土壤养分、土壤温度和土壤水分随着土壤深度的增加呈逐渐减小趋势。因此,植被根系周转值亦呈逐渐减小趋势^[22],而本研究并没有发现这一结果。以上研究结果不同,在一定程度上说明,植被根系周转值不仅受土壤养分和土壤水热条件影响,可能还受其他因素调控,如根系粒径和以植物根系为食物的动物数量影响,以往研究表明,植物根系的粒径对于根系的周转值具有重要影响,且细根系 ($\leq 2\text{ mm}$) 的周转值明显高于比粗根系 ($> 2\text{ mm}$) 的周转值,这主要是由于细根系具有较强的生理活性,如较强的呼吸作用和较高的养分吸收作用,从而导致细根的使用寿命较短,周转值较大^[31]。由于该研究区域其根系粒径随着土层深度的增加呈逐渐较小趋势^[32],致使该研究区域植被根系周转值随着土壤深度的增加呈逐渐增大趋势,而土壤动物对根系周转值的影响主要是通过啃食植物的根系,从而加快植物根系的分解速率。

5 结论

本文基于 2008—2016 年青藏高原小嵩草草甸和金露梅灌丛净初级生产力与气候数据,分析得出以下结论:

(1) 不同植被类型地上净初级生产力对气候条件响应不同,温度的上升能够显著增加金露梅地上净初级生产力,而对小嵩草草甸地上净初级生产力无显著影响。对于湿润的高寒生态系统,降水不是限制植被生长的主要因子,相比于降水影响,温度对其影响更大。

(2) 高寒生态系统地下净初级生产力受外界气候因素影响较小,鉴于地净初级生产力占总净初级生产力 70% 以上,是陆地生态系统重要的碳库。因此,在全球气候变化背景下,其地下净初级生产力是一个较为稳定

的碳库。

(3) 对于金露梅灌丛和小嵩草草甸,其根系周转值均随着土壤深度的增加呈逐渐增大趋势,且金露梅灌丛平均周转值(0—40 cm) 高于小嵩草草甸平均周转值,表明金露梅灌丛利用营养元素的能力高于小嵩草草甸。

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] Peng J, Shen H, Wu W H, Liu Y X, Wang Y L. Net primary productivity (NPP) dynamics and associated urbanization driving forces in metropolitan areas: a case study in Beijing City, China. *Landscape Ecology*, 2016, 31(5): 1077-1092.
- [3] Ni J. Estimating net primary productivity of grasslands from field biomass measurements in temperate northern China. *Plant Ecology*, 2004, 174(2): 217-234.
- [4] 陈晓鹏, 尚占环. 中国草地生态系统碳循环研究进展. *中国草地学报*, 2011, 33(4): 99-110.
- [5] Zhang F Y, Quan Q, Song B, Sun J, Chen Y J, Zhou Q P, Niu S L. Net primary productivity and its partitioning in response to precipitation gradient in an alpine meadow. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 15193.
- [6] Zhang M L, Lal R, Zhao Y Y, Jiang W L, Chen Q G. Spatial and temporal variability in the net primary production of grassland in China and its relation to climate factors. *Plant Ecology*, 2017, 218(9): 1117-1133.
- [7] Zhang Y L, Qi W, Zhou C P, Ding M G, Liu L S, Gao J G, Bai W Q, Wang Z F, Zheng D. Spatial and temporal variability in the net primary production of alpine grassland on the Tibetan Plateau since 1982. *Journal of Geographical Sciences*, 2014, 24(2): 269-287.
- [8] Shi Y, Wang Y, Ma Y, Ma W, Liang C, Flynn D F B, Schmid B, Fang J, He J S. Field-based observations of regional-scale, temporal variation in net primary production in Tibetan alpine grasslands. *Biogeosciences*, 2014, 11(7): 2003-2016.
- [9] Knapp A K, Smith M D. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 2001, 291(5503): 481-484.
- [10] Mao D H, Wang Z M, Li L, Ma W H. Spatiotemporal dynamics of grassland aboveground net primary productivity and its association with climatic pattern and changes in northern China. *Ecological Indicators*, 2014, 41: 40-48.
- [11] 白永飞, 李凌浩, 王其兵, 张丽霞, 张焱, 陈佐忠. 锡林河流域草原群落植物多样性和初级生产力沿水热梯度变化的样带研究. *植物生态学报*, 2000, 24(6): 667-673.
- [12] Liu H Y, Mi Z R, Lin L, Wang Y H, Zhang Z H, Zhang F W, Wang H, Liu L L, Zhu B, Cao G M, Zhao X Q, Sanders N J, Classen A T, Reich P B, He J S. Shifting plant species composition in response to climate change stabilizes grassland primary production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(16): 4051-4056.
- [13] 戴诚, 康慕谊, 纪文瑶, 江源. 锡林郭勒草原地下生产力对生物量及环境因子的响应. *中国草地学报*, 2012, 34(3): 54-60.
- [14] 龙慧灵, 李晓兵, 黄玲梅, 王宏, 魏丹丹. 内蒙古草原生态系统净初级生产力及其与气候的关系. *植物生态学报*, 2010, 34(7): 781-791.
- [15] 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.
- [16] Cui X F, Graf H F. Recent land cover changes on the Tibetan Plateau: a review. *Climatic Change*, 2009, 94(1/2): 47-61.
- [17] Sala O E, Parton W J, Joyce L A, Lauenroth W K. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, 1988, 69(1): 40-45.
- [18] Oesterheld M, Loreti J, Semmartin M, Sala O E. Inter-annual variation in primary production of a semi-arid grassland related to previous-year production. *Journal of Vegetation Science*, 2001, 12(1): 137-142.
- [19] Li H, Zhang F, Li Y, Zhao X, Cao G. Thirty - year variations of above - ground net primary production and precipitation - use efficiency of an alpine meadow in the north - eastern Qinghai - Tibetan Plateau. *Grass and Forage Science*, 2016, 71(2): 208-218.
- [20] Liu S L, Zhang F W, Du Y G, Guo X W, Lin L, Yi L K, Li Q, Cao G M. Ecosystem carbon storage in alpine grassland on the Qinghai Plateau. *PLoS One*, 2016, 11(8): e0160420.
- [21] 陈佐忠, 黄德华. 内蒙古锡林河流域羊草草原与大针茅草原地下部分生产力和周转值的测定//草原生态系统研究(第二集). 北京: 科学出版社, 1988: 132-138.
- [22] Hu Y G, Chang X F, Lin X W, Wang Y F, Wang S P, Duan J C, Zhang Z H, Yang X Y, Luo C Y, Xu G P, Zhao X Q. Effects of warming and grazing on N₂O fluxes in an alpine meadow ecosystem on the Tibetan plateau. *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(6): 944-952.
- [23] Elmendorf S C, Henry G H R, Hollister R D, Björk R G, Boulanger-Lapointe N, Cooper E J, Cornelissen J H C, Day T A, Dorrepaal E, Elumeeva T G, Gill M, Gould W A, Harte J, Hik D S, Hofgaard A, Johnson D R, Johnstone Jill F, Jónsdóttir I S, Jorgenson J C, Klanderud K,

- Klein J A, Koh S, Kudo G, Lara M, Lévesque E, Magnússon B, May J L, Mercado-Díaz J A, Michelsen A, Molau U, Myers-Smith I H, Oberbauer S F, Onipchenko V G, Rixen C, Martin Schmidt N, Shaver G R, Spasojevic M J, Órhallsdóttir E, Tolvanen A, Troxler T, Tweedie C E, Villareal S, Wahren C H, Walker X, Webber P J, Welker J M, Wipf S. Plot-scale evidence of tundra vegetation change and links to recent summer warming. *Nature Climate Change*, 2012, 2(6): 453-457.
- [24] 曹广民, 杜岩功, 梁东营, 王启兰, 王长庭. 高寒嵩草草甸的被动与主动退化分异特征及其发生机理. *山地学报*, 2007, 25(6): 641-648.
- [25] Nemani R R, Keeling C D, Hashimoto H, Hashimoto H, Jolly W M, Piper S C, Tucker C J, Myneni R B, Running S W. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science*, 2003, 300(5625): 1560-1563.
- [26] Gill R A, Jackson R B. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems. *New Phytologist*, 2000, 147(1): 13-31.
- [27] 李英年. 高寒草甸植物地下生物量与气象条件的关系及周转值分析. *中国农业气象*, 1998, 19(1): 36-38, 42-42.
- [28] 蒲继延, 李英年, 赵亮, 杨时海. 矮嵩草草甸生物量季节动态及其与气候因子的关系. *草地学报*, 2005, 13(3): 238-241.
- [29] 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.
- [30] 孙元丰, 万宏伟, 赵玉金, 陈世苹, 白永飞. 中国草地生态系统根系周转的空间格局和驱动因子. *植物生态学报*, 2018, 42(3): 337-348.
- [31] Gill R A, Burke I C, Lauenroth W K, Milchunas D G. Longevity and turnover of roots in the shortgrass steppe: influence of diameter and depth. *Plant Ecology*, 2002, 159(2): 241-251.
- [32] Wu Y B, Wu J, Deng Y C, Tan H C, Du Y G, GU S, Tan Y H, Cui X Y. Comprehensive assessments of root biomass and production in a *Kobresia humilis* meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Plant and Soil*, 2011, 338(1/2): 497-510.