

DOI: 10.5846/stxb202004080830

刘美, 马志良. 青藏高原东部高寒灌丛生物量分配对模拟增温的响应. 生态学报, 2021, 41(4): 1421-1430.

Liu M, Ma Z L. Responses of biomass allocation to simulated warming in an alpine scrubland of eastern Qinghai-Tibetan Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(4): 1421-1430.

青藏高原东部高寒灌丛生物量分配对模拟增温的响应

刘美¹, 马志良^{2,*}

¹ 绵阳师范学院, 生态安全与保护四川省重点实验室, 绵阳 621000

² 西华师范大学生命科学院, 南充 637009

摘要: 植物生物量分配特征的变化反映了不同环境条件下植物的适应策略, 全球气候变暖正在改变青藏高原高寒生态系统植被动态和生物量分配格局。然而, 到目前为止, 有关青藏高原高寒灌丛生物量分配特征对气候变暖的响应研究较少。为了探究气候变暖对高寒灌丛生物量分配的影响, 以青藏高原东部典型的窄叶鲜卑花高寒灌丛为研究对象, 分析了高寒灌丛灌木层、草本层和群落水平生物量分配特征对开顶式生长室 (OTC) 模拟增温的响应。研究表明: 整个生长季节, 模拟增温使空气温度和表层土壤温度分别升高 0.6℃ 和 1.2℃, 使表层土壤水分含量下降 2.7%。模拟增温使草本层和群落地上生物量显著增加 57.8% 和 7.2%, 使灌木层、草本层和群落根系生物量显著增加 42.5%、105.6% 和 45.6%。然而, 模拟增温没有显著影响灌木层地上生物量。同时, 模拟增温使灌木层、草本层和群落总生物量显著增加 25.6%、85.7% 和 28.4%, 使灌木层、草本层和群落根冠比显著增加 33.2%、30.4% 和 36.0%。由此可见, 模拟增温在促进高寒灌丛生物量生产的同时将显著提高向地下根系部分的分配比例。Pearson 相关分析表明, 高寒灌丛生物量分配与空气温度、土壤温度和土壤硝态氮含量呈显著正相关关系; 多元线性回归分析结果也表明, 空气温度、土壤温度和土壤硝态氮含量解释了高寒灌丛生物量分配变异的 50.8% 以上。这些结果表明, 青藏高原东部高寒灌丛植被能够通过调节生物量分配模式应对未来气候变暖。

关键词: 模拟增温; 高寒灌丛; 生物量分配; 地上生物量; 根系生物量; 根冠比

Responses of biomass allocation to simulated warming in an alpine scrubland of eastern Qinghai-Tibetan Plateau

LIU Mei¹, MA Zhiliang^{2,*}

¹ Ecological Security and Protection Key Laboratory of Sichuan Province, Mianyang Normal University, Mianyang 621000, China

² College of Life Science, China West Normal University, Nanchong 637009, China

Abstract: The changes of plant biomass allocation patterns reflect the adaptation strategies of plants under different environmental conditions. Under the future climate warming, plant production and biomass allocation will change significantly in the alpine ecosystems of the Qinghai-Tibet Plateau. However, up to date, little information has been available on the plant biomass allocation and its responses to climate warming in the alpine scrubland on the eastern Qinghai-Tibet Plateau. In order to investigate the effects of climate warming on plant biomass allocation patterns of the alpine scrubland, open top chambers (OTC) were employed to simulate warming in this study. We examined the effects of the simulated warming on the plant biomass allocation patterns of shrub, herbaceous layer and community level of the typical *Sibiraea angustata* alpine scrubland on the eastern Qinghai-Tibet Plateau. The results showed that the simulated warming increased the air temperature and soil surface temperature by 0.6 °C and 1.2 °C, respectively, but decreased soil surface water contents by 2.7% throughout the whole growing season. Simulated warming significantly increased the aboveground

基金项目: 西华师范大学博士科研启动基金项目 (18Q047)

收稿日期: 2020-04-08; 网络出版日期: 2020-12-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: feng281@126.com

biomass of herbaceous layer and community level by 57.8% and 7.2%, respectively, as well as significantly increased the root biomass of shrub, herbaceous layer and community level by 42.5%, 105.6% and 45.6%, respectively. However, the simulated warming did not significantly affect the aboveground biomass of shrub layer. Simultaneously, the simulated warming not only significantly increased the total biomass of shrub, herbaceous layer and community level by 25.6%, 85.7% and 28.4%, respectively, but also significantly increased the root:shoot ratios of those by 33.2%, 30.4% and 36.0%, respectively. The results implied that the simulated warming promoted plant biomass production, and also significantly increased the proportion of plant biomass allocation to belowground roots in these alpine scrub ecosystems. Moreover, Pearson correlation analysis revealed that plant biomass allocation of alpine scrubland was significantly and positively correlated with air temperatures, soil temperatures and soil nitrite nitrogen contents. Multiple linear regression analysis also showed that air temperatures, soil temperatures, and soil nitrate nitrogen contents explained more than 50.8% of the variation of plant biomass allocation in the alpine scrubland. The results indicated that plants in these alpine scrubland could adapt to future climate warming by modulating their biomass allocation patterns on the eastern Qinghai-Tibet Plateau.

Key Words: simulated warming; alpine scrubland; biomass allocation; aboveground biomass; root biomass; root:shoot ratio

植物生物量在地上与地下器官之间的分配不仅反映了地上资源(光辐射和 CO₂等)和地下资源(水分和养分等)的平衡关系,而且反映了植物对不同环境变化的响应策略^[1],是生态系统物质循环、能量流动和初级生产的具体体现,同时也是研究陆地生态系统碳收支、碳循环和生态适应性的重要环节^[2]。植物生物量分配与植物器官发育、个体生长和群落结构密切相关,其分配模式对外界环境条件变化的响应非常敏感^[3]。温度是影响植物生产过程的一个关键环境因子,全球气候变暖导致的空气温度升高可直接影响植物地上部分初级生产以及光合产物在地上部分和地下根系之间的分配模式。同时,气候变暖也可通过提高土壤温度、改变土壤水分和养分有效性以及土壤微生物群落结构与活性等影响植物根系对水分和养分的吸收、利用,从而间接影响植物生物量分配格局^[4-5]。有研究表明,增温可显著提高青藏高原高寒草甸生物量向地上部分的分配比例,同时使深层土壤中(10—50 cm)根系生物量显著增加 2.06%—2.13%,而使浅层土壤中(0—10 cm)根系生物量显著降低 8.23%—8.52%^[6]。在青藏高原北部的草原生态系统中,增温在生长季使根系生物量显著增加 27.6%,而对非生长季根系生物量影响不显著^[7]。宗宁等^[8]的研究则表明,增温使青藏高原高寒草甸生态系统地上生物量显著降低 61.5%—108.8%,而对地下生物量的影响不显著,因而显著提高了植物根冠比,且增温对植物地上和地下生物量的影响依赖于土壤氮素有效性。这些研究结果表明,受植物群落类型、物种组成和环境因子不同的影响,不同生态系统植物生物量分配模式对气候变暖的响应存在很大差异^[9]。因此,未来气候变暖背景下,陆地生态系统植物生物量分配格局将出现很多未知的变化,清楚地认识气候变暖情景下植物生物量分配格局将有利于丰富陆地生态系统植物群落动态及其适应策略。

高寒灌丛是青藏高原东部第二大植被类型,在区域乃至全球陆地生态系统碳循环中发挥着非常重要的作用^[10],同时也是响应全球气候变暖最为敏感的生态系统类型之一^[11]。气候变暖正在深刻地改变该区域高寒灌丛植物群落结构和分布面积,主要表现为高寒灌丛分布上线明显上升,分布区域仍在逐步扩张,同时物种组成多样性也发生明显变化^[12]。气候变暖及其导致的土壤水分、养分有效性和土壤微生物群落等环境条件变化将会对该区域高寒灌丛植物生产和生物量分配过程产生深刻影响,从而改变区域生态系统碳循环和周转过程,但相关机制仍缺乏必要关注。目前,已有学者对青藏高原灌丛生态系统灌木层^[13]、草本层^[14]生物量现存量及其分配特征开展了相关研究,并且揭示了灌丛生物量分配与气候因子(年平均温度和年平均降水量)之间具有显著的相关关系。同时,近年来我国生态学者依托中国科学院战略性先导科技专项“应对气候变化碳收支认证及相关问题”中的子课题“中国灌丛生态系统的固碳现状、变化和机制”,对青藏高原区域典型高寒灌丛生态系统生物量开展了较为详尽的研究^[15]。然而,这些研究多单独关注高寒灌丛生态系统灌木层和草

本层生物量大小与分布格局以及地上生物量与根系生物量之间的相关关系^[13,16],从而忽略了群落水平上生物量分配模式,并且很少涉及高寒灌丛生态系统生物量分配特征对气候变暖的响应等方面的研究。这在一定程度上限制了我们对未来气候变暖情景下青藏高原高寒灌丛生态系统碳循环过程变化趋势的认识。因此,有必要进一步开展青藏高原高寒灌丛生态系统生物量分配格局对气候变暖的响应研究。

窄叶鲜卑花(*Sibiraea angustata*)灌丛是青藏高原特有的、具有代表性的典型高寒灌丛类型,垂直分布于海拔 3000—4000 m,在川西岷江源区具有较高的群落稳定性^[17]。目前,在该研究区域已经开展了窄叶鲜卑花高寒灌丛生态系统碳、氮库和植物生物量分配对短期氮添加的响应研究^[10],而关于增温对高寒灌丛生态系统灌木层、草本层和群落生物量分配的影响研究较少。未来气候变暖背景下,青藏高原高寒灌丛生态系统生物量及其分配格局将发生怎样的变化,我们仍不清楚。因此,本研究以青藏高原东部典型的高寒灌丛类型—窄叶鲜卑花灌丛为对象,开展模拟增温和对照试验,研究高寒灌丛生态系统灌木层、草本层和群落生物量分配对模拟增温的响应及其与环境因子之间的关系,以期为更清楚地认识全球气候变暖情景下青藏高原高寒灌丛生态系统植被变化过程提供基础理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国科学院设在四川省阿坝州松潘县川主寺镇卡卡沟的高寒灌丛定位研究场(32°58' N, 103°40' E,海拔 3300 m),距离岷江源 3.5 km,坡度约为 20°。气候类型为典型的高原山地气候,昼夜温差大。年均温 4.8℃。年降水量 693 mm,且主要集中于 5—8 月。季节冻结期长达 5 个月。土壤类型为锥形土。研究区域灌木层植物主要有窄叶鲜卑花、山生柳(*Salix oritrepha*)、高山绣线菊(*Spiraea alpina*)、金露梅(*Potentilla fruticosa*)、刺黑珠(*Berberis sargentiana*)等;草本层植物主要有矮蒿草(*Kobresia humilis*)、羊茅(*Festuca ovina*)、红花绿绒蒿(*Meconopsis punicea*)、条纹龙胆(*Gentiana striata*)、蓝玉簪龙胆(*Gentiana veitchiorum*)、黄花野青茅(*Deyeuxia flavens*)、钟花报春(*Primula sikkimensis*)等。其中,窄叶鲜卑花植株平均高度(1.5±0.1) m,丛径(0.5±0.2) m,平均盖度 72%,分枝数 15—20。土壤 pH 5.79,土壤容重 0.67 g/cm³,土壤有机碳和全氮含量分别为 89.24 g/kg 干土和 7.73 g/kg 干土。

1.2 试验设计

本研究采用配对实验设计,设置变量为是否增温。于 2015 年 10 月初,选择物种组成、群落结构和生境相对均匀的窄叶鲜卑花灌丛群落,采用开顶式生长室(Open top chambers, OTC)对环境进行持续增温。模拟增温处理中,选择一株窄叶鲜卑花植株生长于每个 OTC 装置的中央,基于窄叶鲜卑花灌丛的平均高度和盖度,选用高、宽各 160 cm、厚度为 5 mm 的有机玻璃板制作 OTC,有机玻璃板的透光率达 95% 以上(生产厂家:成都天中广告材料有限公司)。将 4 块有机玻璃板连接成正立方体型,OTC 下端插入土壤 1 cm,地表增温面积为 2.56 m²。然后,在每个 OTC 的附近随机设置一个对照(不增温)样方。本研究所选择的所有窄叶鲜卑花植株具有一致的高度、盖度和相似的生长势。增温和对照处理均设置 4 个重复。

1.3 微环境监测

2016 年 5 月初,增温和对照处理地下 5 cm 表层土壤温度和地上 70 cm 空气温度使用纽扣式温度传感器(DS1921G-F5#, Maxim/Dallas semiconductor, Sunnyvale, California, USA)进行连续动态监测。纽扣式温度传感器埋设在样方的中央,设置为每 2 h 自动记录试验期间土壤温度和空气温度变化,用于计算月平均土壤温度和空气温度。5 cm 表层土壤含水量从 2016 年生长季节(5—10 月)于每月下旬使用便携式土壤水分测定仪(TRIME TDR, IMKO, Germany)监测 1 次。其中,2018 年生长季节内(5—10 月)70 cm 空气温度、5 cm 表层土壤温度和土壤水分含量动态如图 1 所示。

1.4 植物样品采集与生物量计算

植物生物量测定采用收获法。于 2018 年生长季中期(8 月中旬)在每个增温和对照样方下设置一个 1 m

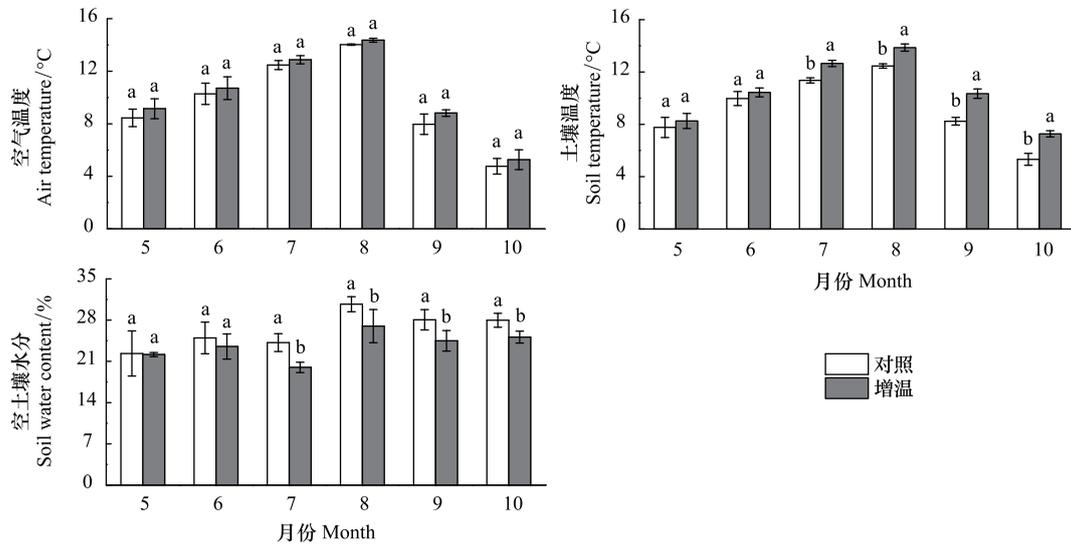


图1 模拟增温对高寒灌丛空气温度、表层土壤温度和水分含量的影响

Fig. 1 The effects of simulated warming on air temperature, soil surface temperature and soil surface water content in the alpine scrubland

图中不同小写字母表示增温和对照处理之间具有显著差异 ($P < 0.05$)

× 1 m 的收获样方,分别对灌木层和草本层地上部分进行齐地面收割,分别标记后装入信封带回实验室。群落根系生物量收集采用直径为 10 cm 的根钻随机在增温和对照样方内钻取 0—30 cm 土柱,每个样方内重复取 3 个土柱带回实验室,将土柱放置于小孔径的尼龙网袋内,用自来水将所有植物根系冲洗干净,根据根系的直径、外形、颜色和厚度并借助显微镜,仔细区分出灌木层和草本层根系并分别标记^[10]。然后,所有灌木层和草本层地上部分与根系生物量均在 65°C 下烘干至恒重,以单位面积干物质重作为灌木层和草本层地上部分与根系生物量 (kg/m^2)。群落生物量则为灌木层和草本层地上部分与根系生物量之和,并以灌木层、草本层和群落根系与地上部分生物量之比作为根冠比。

1.5 土壤样品采集与指标分析

在植物生物量采集的同时,在增温和对照样方内沿对角线用土钻收集 0—30 cm 土层土壤样品,每个样方内取 5 钻,然后将 5 个土样混合均匀作为一个混合土壤样品。所有样品于 4°C 下保存,并迅速带回实验室。清除石块和动植物残体后,用于土壤含水量、硝态氮和铵态氮含量等指标的测定。其中,土壤含水量采用烘干法测定,以用于土壤硝态氮和铵态氮含量的换算。土壤硝态氮含量采用紫外比色法测定,土壤铵态氮含量采用靛酚蓝比色法测定^[18]。土壤硝态氮和铵态氮含量以 mg/kg 干土计。

1.6 数据统计分析

采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 进行增温与对照处理间空气温度、土壤温度和土壤水分及高寒灌丛灌木层、草本层和群落地上部分和根系生物量及根冠比的差异显著性检验 ($\alpha = 0.05$)。采用 Pearson 相关分析检验高寒灌丛灌木层、草本层和群落地上部分和根系生物量及根冠比与环境因子之间的相关性。采用多元线性回归分析检验高寒灌丛灌木层、草本层和群落地上部分和根系生物量及根冠比与环境因子之间的关系。所有统计分析均在 SPSS 20.0 中进行,采用 Origin 8.5 软件作图。图表中的数据均为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 空气温度、表层土壤温度和水分含量动态

由图 1 可知,空气温度、表层土壤温度和水分含量随生长季表现出先升高后降低的动态趋势,均在生长季中期(8 月)达到最大值。与对照相比,模拟增温在整个生长季节使窄叶鲜卑花高寒灌丛空气温度平均升高了

0.6℃,使表层土壤温度显著升高了1.2℃($P < 0.05$)。与空气温度和土壤温度相反,模拟增温使表层土壤水分含量显著下降了2.7%($P < 0.05$)。

2.2 模拟增温对高寒灌丛植物生物量及其分配的影响

由图2可见,对照处理下青藏高原东缘窄叶鲜卑花高寒灌丛灌木层、草本层和群落地上生物量分别为3.61、0.16、3.77 kg/m²,其中灌木层贡献了群落地上生物量的绝大部分,占比95.6%。模拟增温分别使草本层和群落地上生物量显著增加了57.8%和7.2%($P < 0.05$),然而模拟增温对灌木层地上生物量的影响不显著($P > 0.05$)。对照处理下窄叶鲜卑花高寒灌丛灌木层、草本层和群落根系生物量分别为4.40、0.23、4.63 kg/m²,其中灌木层贡献了群落根系生物量的95.1%。模拟增温对灌木层、草本层和群落根系生物量均具有显著影响,分别使灌木层、草本层和群落根系生物量显著增加了42.5%、105.6%和45.6%($P < 0.05$)。对照处理下灌木层、草本层和群落总生物量分别为8.01、0.39、8.40 kg/m²,模拟增温分别使灌木层、草本层和群落

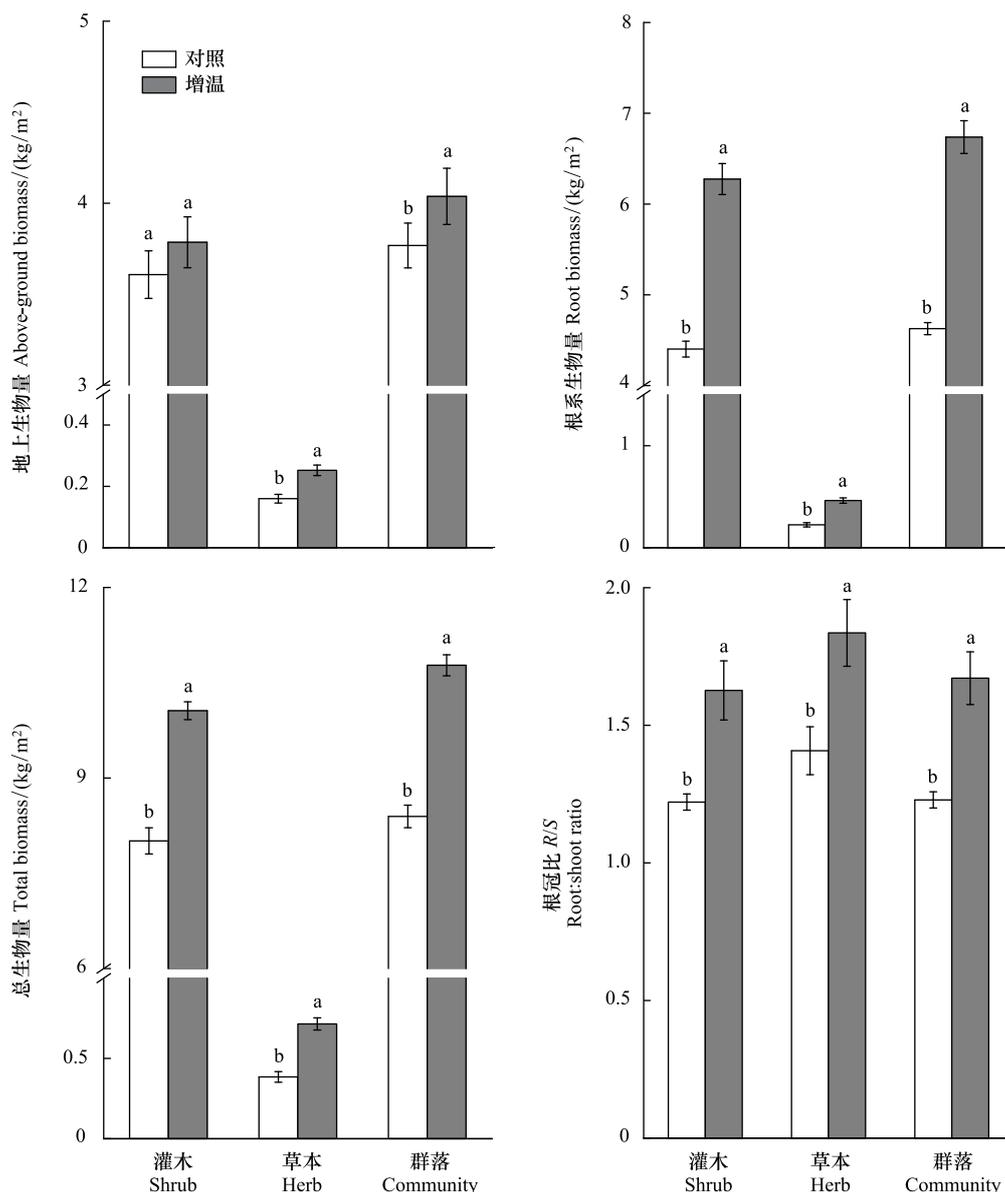


图2 模拟增温对高寒灌丛生物量分配的影响

Fig.2 The effects of simulated warming on biomass allocation in the alpine scrubland

图中不同小写字母表示增温和对照处理之间具有显著差异($P < 0.05$)

总生物量显著增加了 25.6%、85.7% 和 28.4% ($P < 0.05$)。对照处理下灌木层、草本层和群落根冠比分别为 1.22、1.41、和 1.23, 模拟增温对灌木层、草本层和群落根冠比均具有显著影响, 分别使灌木层、草本层和群落根冠比显著增加了 33.2%、30.4% 和 36.0% ($P < 0.05$)。

2.3 高寒灌丛植物生物量分配与环境因子之间的关系

高寒灌丛植物生物量分配与环境因子之间的关系见表 1。由表 1 可知, 除灌木层地上生物量以外, 高寒灌丛灌木层、草本层和群落生物量各指标均与空气温度和土壤温度之间呈显著正相关关系 ($P < 0.05$); 土壤硝态氮含量与高寒灌丛所有生物量指标之间均呈显著正相关关系 ($P < 0.05$); 土壤水分含量和土壤铵态氮含量与高寒灌丛生物量各指标之间无显著相关关系 ($P > 0.05$)。同时, 高寒灌丛生物量分配与环境因子之间的多元线性回归分析结果也表明, 空气温度、土壤温度和土壤硝态氮含量对高寒灌丛灌木层、草本层和群落生物量分配变异的解释度均达到 50.8% 以上(表 2)。

表 1 高寒灌丛生物量分配与环境因子的相关性

Table 1 Correlation between biomass allocation and environmental factors in the alpine scrubland

指标 Index	S_{AC}	S_R	$S_{R/S}$	S_T	G_{AC}	G_R	$G_{R/S}$	S_T	C_{AC}	C_R	$C_{R/S}$	C_T
Air _T	0.687	0.959 **	0.932 **	0.971 **	0.946 **	0.975 **	0.920 **	0.972 **	0.809 *	0.963 **	0.906 **	0.975 **
Soil _T	0.661	0.978 **	0.939 **	0.984 **	0.956 **	0.975 **	0.902 **	0.974 **	0.791 *	0.980 **	0.933 **	0.987 **
Soil _M	0.608	0.472	0.430	0.516	0.686	0.568	0.304	0.604	0.675	0.484	0.365	0.530
NH ₄ ⁺ -N	0.256	-0.099	-0.126	-0.054	0.065	-0.021	-0.209	0.004	0.225	-0.091	-0.184	-0.046
NO ₃ ⁻ -N	0.815 *	0.989 **	0.942 **	0.988 **	0.963 **	0.985 **	0.918 **	0.983 **	0.755 *	0.991 **	0.957 **	0.911 **

S_{AC} , 灌木层地上生物量 Aboveground biomass of shrub layer; S_R , 灌木层根系生物量 Root biomass of shrub layer; $S_{R/S}$, 灌木层根冠比 Root:shoot ratio of shrub layer; S_T , 灌木层总生物量 Total biomass of shrub layer; G_{AC} , 草本层地上生物量 Aboveground biomass of herbaceous layer; G_R , 草本层根系生物量 Root biomass of herbaceous layer; $G_{R/S}$, 草本层根冠比 Root:shoot ratio of herbaceous layer; G_T , 草本层总生物量 Total biomass of herbaceous layer; C_{AC} , 群落地上生物量 Aboveground biomass of community level; C_R , 群落根系生物量 Root biomass of community level; $C_{R/S}$, 群落根冠比 Root:shoot ratio of community level; C_T , 群落总生物量 Total biomass of community level; Air_T, 空气温度 Air temperature; Soil_T, 土壤温度 Soil temperature; Soil_M, 土壤水分含量 Soil water content; NH₄⁺-N, 土壤铵态氮含量 Soil ammonium nitrogen content; NO₃⁻-N, 土壤硝态氮含量 Soil nitrite nitrogen content; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$.

表 2 高寒灌丛生物量分配与环境因子之间的回归分析

Table 2 Regression analysis of plant biomass allocation and environmental factors in the alpine scrubland

回归方程 Regression equation	R^2	回归方程 Regression equation	R^2
$S_{AC} = 0.478 \text{ Air}_T + 0.188 \text{ Soil}_T + 0.282 \text{ NO}_3^- \text{-N}$	0.508	$G_{R/S} = 1.049 \text{ Air}_T + 0.007 \text{ Soil}_T + 0.024 \text{ NO}_3^- \text{-N}$	0.895
$S_R = 1.043 \text{ Air}_T + 0.049 \text{ Soil}_T + 0.088 \text{ NO}_3^- \text{-N}$	0.988	$G_T = 0.974 \text{ Air}_T + 0.068 \text{ Soil}_T + 0.036 \text{ NO}_3^- \text{-N}$	0.982
$S_{R/S} = 0.977 \text{ Air}_T + 0.032 \text{ Soil}_T + 0.061 \text{ NO}_3^- \text{-N}$	0.905	$C_{AC} = 0.615 \text{ Air}_T + 0.619 \text{ Soil}_T + 0.286 \text{ NO}_3^- \text{-N}$	0.689
$S_T = 1.107 \text{ Air}_T + 0.071 \text{ Soil}_T - 0.040 \text{ NO}_3^- \text{-N}$	0.982	$C_R = 1.037 \text{ Air}_T + 0.051 \text{ Soil}_T + 0.074 \text{ NO}_3^- \text{-N}$	0.991
$G_{AC} = 0.853 \text{ Air}_T + 0.063 \text{ Soil}_T + 0.218 \text{ NO}_3^- \text{-N}$	0.973	$C_{R/S} = 1.106 \text{ Air}_T + 0.007 \text{ Soil}_T + 0.186 \text{ NO}_3^- \text{-N}$	0.953
$G_R = 0.974 \text{ Air}_T + 0.068 \text{ Soil}_T + 0.036 \text{ NO}_3^- \text{-N}$	0.979	$C_T = 1.011 \text{ Air}_T + 0.071 \text{ Soil}_T + 0.022 \text{ NO}_3^- \text{-N}$	0.988

3 讨论

3.1 模拟增温对高寒灌丛植物生物量的影响

植物生物量生产与分配是植物群落适应外界环境变化的重要策略之一, 植物群落在不同的环境条件中可能采取不同的生物量生产和分配模式^[19]。全球气候变暖通过升高温度、促进初级生产的直接作用和调节土壤水分、养分有效性等间接作用, 正在深刻地影响陆地生态系统植物群落生物量生产和分配过程。特别是在青藏高原等高寒区域, 气候变暖对植物群落生物量生产与分配的影响将更加显著^[20]。有研究表明, 在不受水分条件限制的生态系统中, 增温可使植物群落生产力显著提高, 从而增加地上部分和根系生物量。而在水分条件受限的生态系统中, 增温将加剧植物群落生产的水分限制, 而使植物生物量显著降低或不变^[21]。然而本研究结果显示, 模拟增温除了对灌木层地上生物量的影响不显著以外, 使灌木层根系生物量、草本层地上部分

和根系生物量以及群落地上部分和根系生物量均显著增加(图2)。这表明,在相对湿润的青藏高原东部高寒灌丛生态系统,土壤水分含量不是限制植物群落生产的主要因子。增温导致土壤水分含量较小程度的降低不足以抑制植物群落生产过程(图1)。然而,在藏北高寒草原、高寒草甸草原和高寒草甸的研究结果发现,植物地下生物量与土壤水分含量呈显著正相关关系^[22]。究其原因可能为藏北地区土壤水分含量明显低于本研究区域,且其降水更集中在生长季节。本研究还发现,模拟增温没有显著影响灌木层地上部分生物量(图2),灌木层地上部分生物量对增温的响应可能不如其根系生物量和草本层生物量敏感或其响应时间相对滞后,这些结果表明模拟增温对高寒灌丛生态系统植物地上生物量积累的影响存在明显的物种差异,高寒灌丛生态系统草本层地上生物量对增温的响应比灌木层敏感。刘小飞等^[23]在亚热带杉木(*Cunninghamia lanceolata*)人工林生态系统中也发现,林下草本层生物量对增温的响应比灌木层更敏感。然而,李晓杰等^[24]却发现,在亚热带森林更新初期土壤增温(+5℃)显著增加木本植物地上、地下和总生物量,而使林下草本植物地上、地下和总生物量显著降低。这可能是由于不同植物物种对增温的响应不同以及不同的林下微气候环境所导致的。奚晶阳等^[25]在青藏高原长江源区高寒草甸生态系统中发现,虽然高寒草甸地上生物量和根系生物量均受土壤增温(1.5—2.5℃和3.0—5℃)的促进作用,但增温对地上生物量的促进作用随增温幅度增加而增加。而根系生物量在增温幅度较小时表现为促进作用,而当温度增幅较大时,根系生物量随温度升高的促进作用则受到抑制。这同时说明了高寒区域土壤增温对植物不同部位生物量的影响可能存在一个阈值,植物地上生物量和根系生物量生产与分配过程对增温的响应不同,其温度阈值可能存在明显差异。同一植物的不同器官对温度变化的敏感性和温度阈值也可能存在明显差异,吕晓敏等^[26]在内蒙古荒漠草原开展的短花针茅(*Stipa breviflora*)生物量分配对不同增温梯度(0, 1.5, 2.0, 4.0, 6.0℃)的响应研究表明,增温使短花针茅总生物量、叶和根系生物量增加,而茎和根冠比分别在1.5℃和4.0℃后随增温而减小。在亚热带森林生态系统中,土壤增温能显著提高木本植物枝生物量比,却显著降低干生物量比,而对叶生物量比和根生物量比没有显著影响^[24]。增温使高寒灌丛生态系统生物量增加的原因也可能与模拟增温条件下土壤养分有效性显著提高有关。前期研究结果表明,与对照相比,模拟增温显著加速了窄叶鲜卑花高寒灌丛生长季土壤氮矿化过程,土壤硝态氮含量显著提高^[27]。同时,模拟增温也使土壤微生物生物量^[28]和胞外酶活性^[29]显著提高,较高的土壤微生物和土壤分解酶活性使土壤养分有效性显著提高,满足了生长季植物生产所必需营养元素的供应,从而促进植物群落生产和生物量积累。但也有研究结果显示,在青藏高原高寒草甸生态系统中,增温加速了土壤氮素的流失,使土壤有效氮含量显著降低,限制了植物群落的光合作用,从而导致植物群落生产力和生物量积累降低^[8]。由此可见,增温对高寒区域土壤氮过程的影响是双重的,从而加剧了植物生物量生产与分配过程的不确定性。

3.2 模拟增温对高寒灌丛植物生物量分配的影响

根冠比反映了植物地上-地下生物量之间的分配关系,表征了植物在不同环境条件下的生存策略,其大小对环境变化的响应非常敏感^[30]。本研究,窄叶鲜卑花高寒灌丛灌木层和草本层根冠比分别为1.22和1.41(图2),均处于青藏高原高寒灌丛灌木层和草本层根冠比的范围之内^[13-14]。模拟增温使灌丛灌木层、草本层以及群落根冠比均显著增加(图2),本研究与李娜等^[31]和徐满厚等^[16]的研究结果一致。石福孙等^[32]的研究结果也表明,虽然川西北高寒草地3种主要植物的根冠比差异较大,但是增温使植物根冠比均显著增加。这说明增温对具有不同根冠比的植物生物量分配的影响是趋同的。然而,Xu等^[6]的研究则发现,在青藏高原高寒草甸生态系统中,虽然增温使地上生物量和根系生物量均增加,但是地上生物量增加的幅度大于根系生物量,最终导致植物根冠比降低。这主要与增温导致土壤温度升高引起深层冻土融化,从而改变了土壤水分有效性的空间分布有关。与此不同的是,本研究中,模拟增温虽然也使窄叶鲜卑花灌丛灌木层、草本层和群落地上生物量和根系生物量均增加,但是增温使根系生物量增加的幅度远远高于地上生物量,因而导致了灌木层、草本层和群落根冠比均显著增加(图2)。以上这些结果表明,模拟增温使高寒灌丛灌木层和草本层植物生物量向地下根系部分的分配比例显著提高,这有利于植物根系拓展地下空间和获取更多的土壤水分和养分资

源,以更好地适应外界环境温度的升高^[19]。同时,由增温导致的土壤水分含量较小幅度的降低也可能促使植物根系向深层次土壤中发展,这也可能导致植物生物量向地下根系部分的分配比例增加^[33]。然而,也有研究表明,植物生物量分配对温度变化的响应随物种、群落组成、地理区域和研究尺度而不同。例如,Monkany等^[34]利用全球草地根冠比数据分析发现,全球尺度上草地生态系统根冠比与年平均气温和年均降水量呈显著负相关关系。Wang等^[35]通过分析比较内蒙古和青藏高原草地植物生物量数据发现,草地生态系统植物生物量分配均与年平均气温无显著相关性。Yang等^[36]通过研究青藏高原高寒草甸和高寒草原 114 个采样点植物生物量数据也发现,两种高寒草原生态系统植物的根冠比均不受年平均气温的影响。而聂秀青等^[14]的研究则发现,青藏高原东北部高寒灌丛生态系统草本层根冠比随年平均气温的增加没有发生显著变化,灌木层根冠比则随年平均气温增加而显著降低^[13]。以上结果表明,青藏高原东部高寒灌丛生物量分配过程同时受到气候、植物群落、土壤环境因子等的综合影响。

3.3 高寒灌丛植物生物量与环境因子之间的关系

气候因素(温度、降水)和土壤养分条件等环境条件变化可直接或间接地影响植物生产力,从而改变植物生物量积累与分配^[37-38]。以往的研究表明,青藏高原高寒生态系统植物地上和地下生物量积累均受到年平均气温和年平均降水量的调控,地上和地下生物量大小随年平均气温和年均降水量升高而增加^[35]。本研究结果发现,窄叶鲜卑花高寒灌丛灌木层、草本层和群落地上生物量和根系生物量大小均与空气温度和表层土壤温度呈显著正相关关系,而与表层土壤水分含量相关性不显著(表 1)。本研究与 Dai 等^[3]在青藏高原北部高寒草甸开展的一项长达 13 年的植物生物量调查研究结果相似。他们发现,受年降水量变化较小且气候较为湿润的影响,蒿草(*Kobresia*)草甸根系生物量随年平均气温的升高而显著增加,而与年均降雨量没有显著相关关系。而在本研究区域,灌丛生长季土壤水分含量始终维持在一个较高的水平,且增温仅使土壤水分含量降低了 2.7%(图 1)。因此,植物生长不受土壤水分含量的制约,土壤水分含量不是影响青藏高原东部高寒灌丛植物生物量生产与积累的主要因素。Wang 等^[10]在本研究区域开展的相关研究也说明这一点。以上这些结果表明,高寒灌丛植物群落主要受空气温度和土壤温度升高、促进初级生产的直接影响。有关研究表明,土壤氮素有效性也是影响高寒区域植物生长的重要环境因子^[39]。宗宁等^[8]的研究发现,在青藏高原高寒草甸区,增温对植物生物量的影响依赖于氮添加水平,施氮可以补偿增温造成的土壤氮损失,从而抵消了增温对植物生物量积累的负效应。王玲等^[40]的研究结果也表明,施用外源氮肥和磷肥可显著提高环青海湖区域高寒草原植物群落高度、盖度和地上生物量。在本研究区域开展的前期研究结果也发现,随着氮添加浓度的增加,窄叶鲜卑花高寒灌丛灌木层根系生物量和草本层地上部分和根系生物量均显著增加^[10]。本研究中,高寒灌丛灌木层、草本层和群落生物量各指标与土壤硝态氮含量之间呈显著正相关关系,而与土壤铵态氮含量的相关性不显著(表 1)。这也进一步说明土壤氮素有效性可以显著影响高寒灌丛植物生物量,且与氮素形态显著相关。前期研究也表明,窄叶鲜卑花灌丛植物对土壤不同形态氮素的吸收利用不同,生长季节灌木层和草本层偏好对土壤硝态氮的吸收,而对土壤铵态氮的吸收较少。并且窄叶鲜卑花高寒灌丛在整个生长季节土壤氮矿化过程主要以硝化作用为主,这将可以满足生长季植物群落对土壤有效氮素的大量需求^[27]。对高寒灌丛生物量与环境因子进行多元线性回归分析也发现,空气温度、土壤温度和土壤硝态氮含量对灌木层、草本层和群落生物量分配变异的解释度较高,均达到 50.8% 以上,而土壤水分含量和土壤铵态氮含量对高寒灌丛生物量分配的解释度不高。这也进一步说明了模拟增温可能通过促进植物生产和提高土壤养分有效性直接或间接地影响高寒灌丛生物量分配过程。

4 结论

综上所述,青藏高原东部窄叶鲜卑花高寒灌丛灌木层、草本层和群落生物量及其分配对模拟增温的响应较为一致。除灌木层地上生物量轻微增加以外,模拟增温使灌木层、草本层和群落地上部分和根系生物量均显著增加,而且模拟增温使灌木层和草本层生物量对地下根系部分的分配比例显著提高。空气温度、土壤温

度和土壤硝态氮含量是影响高寒灌丛植物生物量分配的主要环境因子。本研究结果表明,未来气候变暖背景下,青藏高原东部高寒灌丛将可能通过改变生物量分配策略,提高对地下根系部分的分配比例,以更好地适应外界环境温度提高。

参考文献 (References):

- [1] Fan L L, Ding J X, Ma X X, Li Y M. Ecological biomass allocation strategies in plant species with different life forms in a cold desert, China. *Journal of Arid Land*, 2019, 11(5): 729-739.
- [2] Dai L C, Ke X, Guo X W, Du Y G, Zhang F W, Li Y K, Li Q, Peng C J, Shu K, Cao G M. Responses of biomass allocation across two vegetation types to climate fluctuations in the northern Qinghai-Tibet Plateau. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(10): 6105-6115.
- [3] Dai L C, Guo X W, Du Y G, Ke X, Cao Y F, Li Y K, Cao G M, Zhang F W. Thirteen-year variation in biomass allocation under climate change in an alpine *Kobresia* meadow, northern Qinghai-Tibetan Plateau. *Grass and Forage Science*, 2019, 74(3): 476-485.
- [4] Hollister R D, Flaherty K J. Above- and below-ground plant biomass response to experimental warming in northern Alaska. *Applied Vegetation Science*, 2010, 13(3): 378-387.
- [5] Fu G, Sun W, Li S W, Zhong Z M. Response of plant growth and biomass accumulation to short-term experimental warming in a highland barley system of the Tibet. *Journal of Resources and Ecology*, 2018, 9(2): 203-208.
- [6] Xu M H, Liu M, Xue X, Zhai D T. Warming effects on plant biomass allocation and correlations with the soil environment in an alpine meadow, China. *Journal of Arid Land*, 2016, 8(5): 773-786.
- [7] Ma X X, Yan Y, Hong J T, Lu X Y, Wang X D. Impacts of warming on root biomass allocation in alpine steppe on the north Tibetan Plateau. *Journal of Mountain Science*, 2017, 14(8): 1615-1623.
- [8] 宗宁, 段呈, 耿守保, 柴曦, 石培礼, 何永涛. 增温施氮对高寒草甸生产力及生物量分配的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(1): 59-67.
- [9] Jiang Y T, Wang L M. Pattern and control of biomass allocation across global forest ecosystems. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(14): 5493-5501.
- [10] Wang D, He H L, Gao Q, Zhao C Z, Zhao W Q, Yin C Y, Chen X L, Ma Z L, Li D D, Sun D D, Cheng X Y, Liu Q. Effects of short-term N addition on plant biomass allocation and C and N pools of the *Sibiraea angustata* scrub ecosystem. *European Journal of Soil Science*, 2017, 68(2): 212-220.
- [11] IPCC. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 2013: 95-123.
- [12] Miede G, Schleuss M P, Seeber E, Babel W, Biermann T, Braendle M, Chen F, Coners H, Foken T, Gerken T, Graf H F, Guggenberger G, Hafner S, Holzapfel M, Ingrisch J, Kuzyakov Y, Lai Z P, Lehnert L, Leuschner C, Li X G, Liu J Q, Liu S B, Ma Y M, Miede S, Mosbrugger V, Noltie H J, Schmidt J, Spielvogel S, Unteregelsbacher S, Wang Y, Willinghöfer S, Xu X L, Yang Y P, Zhang S R, Opgenoorth L, Wesche K. The *Kobresia pygmaea* ecosystem of the Tibetan highlands-origin, functioning and degradation of the world's largest pastoral alpine ecosystem: *Kobresia* pastures of Tibet. *Science of the Total Environment*, 2019, 648: 754-771.
- [13] Nie X Q, Yang Y H, Yang L C, Zhou G Y. Above- and belowground biomass allocation in shrub biomes across the northeast Tibetan Plateau. *PLoS One*, 2016, 11(4): e0154251.
- [14] 聂秀青, 熊丰, 李长斌, 杨路存, 肖元明, 周国英. 青藏高原高寒灌丛生态系统草本层生物量分配格局. *生态学报*, 2018, 38(18): 6664-6669.
- [15] 谢宗强, 唐志尧. 中国灌丛生态系统碳储量的研究. *植物生态学报*, 2017, 41(1): 1-4.
- [16] 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): 5759-5767.
- [17] 张诗羽, 张毅, 王昌全, 曾志超. 岷江上游流域植被覆盖度及其与地形因子的相关性. *水土保持通报*, 2018, 38(1): 69-75.
- [18] 鲁如坤. *土壤农业化学分析方法*. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [19] Wang P, Heijmans M M P D, Mommer L, van Ruijven J, Maximov T C, Berendse F. Belowground plant biomass allocation in tundra ecosystems and its relationship with temperature. *Environmental Research Letters*, 2016, 11(5): 055003.
- [20] 马丽, 徐满厚, 翟大彤, 贾燕燕. 高寒草甸植被-土壤系统对气候变暖响应的研究进展. *生态学杂志*, 2017, 36(6): 1708-1717.
- [21] Sardans J, Peñuelas J, Prieto P, Estiarte M. Drought and warming induced changes in P and K concentration and accumulation in plant biomass and soil in a Mediterranean shrubland. *Plant and Soil*, 2008, 306(1/2): 261-271.
- [22] 马星星, 鄢燕, 鲁旭阳, 王小丹. 藏北高寒草地地下生物量特征及其与土壤水分的关系. *生态环境学报*, 2016, 25(2): 189-195.
- [23] 刘小飞, 林廷武, 熊德成, 林伟盛, 林成芳, 杨玉盛. 土壤增温及降雨隔离对杉木幼林林下植被生物量的影响. *亚热带资源与环境学报*,

- 2014, 9(3): 92-95.
- [24] 李晓杰, 刘小飞, 林成芳, 陈仕东, 熊德成, 林伟盛, 胥超, 谢锦升, 杨玉盛. 土壤增温调节中亚热带森林更新初期植物生物量分配格局. 生态学报, 2017, 37(1): 25-34.
- [25] 奚晶阳, 白炜, 尹鹏松, 刘永万. 模拟增温对长江源区高寒沼泽草甸土壤有机碳组分与植物生物量的影响研究. 生态科学, 2019, 38(1): 92-101.
- [26] 吕晓敏, 王玉辉, 周广胜, 许振柱, 陈军, 谭丽萍, 刘涛. 温度与降水协同作用对短花针茅生物量及其分配的影响. 生态学报, 2015, 35(3): 752-760.
- [27] 马志良, 赵文强, 赵春章, 刘美, 朱攀, 刘庆. 青藏高原东缘窄叶鲜卑花灌丛生长季土壤无机氮对增温和植物去除的响应. 植物生态学报, 2018, 42(1): 86-94.
- [28] Ma Z L, Zhao W Q, Zhao C Z, Wang D, Liu M, Li D D, Liu Q. Plants regulate the effects of experimental warming on the soil microbial community in an alpine scrub ecosystem. PLoS One, 2018, 13(4): e0195079.
- [29] 马志良, 赵文强, 刘美, 朱攀, 刘庆. 高寒灌丛生长季土壤转化酶与脲酶活性对增温和植物去除的响应. 应用生态学报, 2018, 29(7): 2211-2216.
- [30] Carrión-Prieto P, Hernández-Navarro S, Martín-Ramos P, Sánchez-Sastre L F, Garrido-Laurnaga F, Marcos-Roble J L, Martín-Gil J. Mediterranean shrublands as carbon sinks for climate change mitigation; New root-to-shoot ratios. Carbon Management, 2017, 8(1): 67-77.
- [31] 李娜, 王根绪, 杨燕, 高永恒, 柳林安, 刘光生. 短期增温对青藏高原高寒草甸植物群落结构和生物量的影响. 生态学报, 2011, 31(4): 895-905.
- [32] 石福孙, 吴宁, 吴彦. 川西北高寒草地3种主要植物的生长及物质分配对温度升高的响应. 植物生态学报, 2010, 34(5): 488-497.
- [33] Ma X X, Yan Y, Hong J T, Lu X Y, Wang X D. Impacts of warming on root biomass allocation in alpine steppe on the north Tibetan Plateau. Journal of Mountain Science, 2017, 14(8): 1615-s.
- [34] 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.
- [35] Wang L, Niu K C, Yang Y H, Zhou P. Patterns of above-and belowground biomass allocation in China's grasslands; Evidence from individual-level observations. Science China Life Sciences, 2010, 53(7): 851-857.
- [36] 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.
- [37] Zhang J, Zuo X A, Zhao X Y, Ma J X, Medina-Roldán E. Effects of rainfall manipulation and nitrogen addition on plant biomass allocation in a semiarid sandy grassland. Scientific Reports, 2020, 10: 9026.
- [38] Liu Q, Yin H J, Chen J S, Zhao C Z, Cheng X Y, Wei Y Y, Lin B. Belowground responses of *Picea asperata* seedlings to warming and nitrogen fertilization in the eastern Tibetan Plateau. Ecological Research, 2011, 26(3): 637-648.
- [39] Xu X T, Liu H Y, Wang W, Song Z L. Patterns and determinants of the response of plant biomass to addition of nitrogen in semi-arid and alpine grasslands of China. Journal of Arid Environments, 2018, 153: 11-17.
- [40] 王玲, 施建军, 董全民, 尹亚丽, 王晓丽, 俞喆, 张春平. 氮、磷添加对高寒草原群落多样性和生物量的影响. 草地学报, 2019, 27(6): 1633-1642.