#### DOI: 10.20103/j.stxb.202211013116

吴江航,李洋,王迎新,刘向,孙建.高寒草地植物群落地上-地下净初级生产力权衡.生态学报,2024,44(2):793-804. Wu J H, Li Y, Wang Y X, Liu X, Sun J.Trade-off between aboveground and belowground net primary productivity of plant communities in alpine grassland.Acta Ecologica Sinica,2024,44(2):793-804.

# 高寒草地植物群落地上-地下净初级生产力权衡

吴江航<sup>1,2</sup>,李 洋<sup>2,3</sup>,王迎新<sup>2</sup>,刘 向<sup>1</sup>,孙 建<sup>2,4,\*</sup>

1 兰州大学生态学院,草种创新与草地农业生态系统全国重点实验室,兰州 730000

2 中国科学院青藏高原研究所,青藏高原地球系统与资源环境全国重点实验室,北京 100101

3 内蒙古农业大学草原与资源环境学院,草地资源教育部重点实验室,呼和浩特 010018

4 中国科学院地理科学与资源研究所,生态网络观测与模拟重点实验室,北京 100101

摘要:植物生产力分配和权衡是植物生态学研究中的热点,反映植物对环境的适应性,是了解植物响应全球气候变化的关键。 青藏高原作为气候变化敏感区,研究其植物地上与地下部分权衡对了解高寒草地植被生存策略和生态系统可持续发展具有重 要意义。目前,生物量分配调控机制已被广泛研究,但主要使用植物根冠比和地上-地下生物量比等方法来表征植物分配模式, 缺乏考虑因植物生长周期导致的差异。使用青藏高原高寒草地 103 个样点的地上和地下净初级生产力数据,分析高寒草甸和 高寒草原两种主要草地类型的地上-地下净初级生产力权衡关系。利用气候因素和土壤因素等相关数据,结合方差分析、相关 分析、相对重要性分析和结构方程模型的方法,探究环境因素对两种草地类型地上-地下净初级生产力权衡的影响机制。研究 发现:(1)高寒草甸的地上净初级生产力、地下净初级生产力和土壤养分含量显著高于高寒草原(P<0.05);(2)高寒草地植被生 产力均向地下权衡(0.0199),且高寒草原(0.0354)的权衡值高于高寒草甸(0.0173);(3)结构方程模型发现,年平均降水量、土 壤容重和土壤速效氮含量是影响高寒草甸生产力权衡的主导因子,而年平均温度和年平均降水量是影响高寒草原生产力权衡 的主导因子。研究表明高寒草甸的生产力权衡主要受气候和土壤因素共同影响,而高寒草原主要受气候因素调节。研究为理 解植物地上-地下生物量分配调控机制提供了新的视角和方法,对系统了解高寒草地生物量分配模式和准确预测高寒草地植被 动态过程具有指导意义。

关键词:净初级生产力;权衡;气候因素;土壤性质;高寒草地

# Trade-off between aboveground and belowground net primary productivity of plant communities in alpine grassland

WU Jianghang<sup>1,2</sup>, LI Yang<sup>2,3</sup>, WANG Yingxin<sup>2</sup>, LIU Xiang<sup>1</sup>, SUN Jian<sup>2,4,\*</sup>

1 State Key Laboratory of Herbage Improvement and Grassland Agro-ecosystems, College of Ecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

- 2 State key Laboratory of Earth System Resources and Environment of Tibetan Plateau, Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China
- 3 Key Laboratory of Grassland Resources of the Ministry of Education, College of Grassland, Resources and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China

4 Key Laboratory of Observation and Simulation of Ecological Networks, Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

**Abstract**: The allocation and trade-off of plant productivity are hot topics in plant ecology. They could reflect the adaptability of plant to the environment, and also are the key to understand the response of plant to global climate change. To study the trade-off between of aboveground and belowground of plants is crucial to understand the survival strategies of

基金项目:国家自然科学基金面上项目(41871040)

收稿日期:2022-11-01; 网络出版日期:2023-10-18

<sup>\*</sup> 通讯作者 Corresponding author.E-mail: sunjian@ itpcas.ac.cn

vegetation and the sustainable developments of alpine grassland ecosystem on the Qinghai-Tibet Plateau, where are more sensitive to climate change. At present, the driving mechanisms of biomass allocation have been widely studied. Plant allocation patterns are generally characterized by plant root-shoot ratio and aboveground-belowground biomass ratio. However, these mainstream methods probably ignored the fact that belowground biomass of vegetation are accumulated over many years. Using aboveground and belowground net primary productivity data from 103 sample sites of alpine grassland on the Qinghai-Tibet Plateau, this study analyzed the trade-off between aboveground and belowground net primary productivity of two main grassland types, alpine meadow and alpine grassland. The influence mechanism of environmental factors on the trade-off of aboveground and belowground net primary productivity of two grassland types was explored by using relevant data such as climate factors and soil factors, combined with variance analysis, correlation analysis, dominance analysis and structural equation model. The results showed that: (1) The aboveground net primary productivity (ANPP), belowground net primary productivity (BNPP), and soil properties of the alpine meadow were significantly higher than that in alpine steppe (P<0.05); (2) In general, the trade-off of plant net primary productivity in alpine grassland tend to below ground (0.0199), and the trade-off to below ground in alpine steppe (0.0354) was higher than that in alpine meadow (0.0173); (3) The structural equation model showed that annual mean precipitation (AMP), soil bulk density (SBD), and soil available nitrogen (SAN) were the dominant factors affecting the trade-off in alpine meadow, and annual mean temperature (AMT) and AMP were the dominant factors in alpine steppe. The research showed that the productivity trade-off of alpine meadow was mainly affected by climate and soil factors, while alpine grassland was mainly regulated by climate factors. The findings of our study will provide a new insight and statistical approach for understanding the allocation between aboveground and belowground biomass of plants. In addition, our study will contribute to comprehending systematically the biomass allocation model, and predicting accurately the dynamic process of alpine grassland vegetation.

Key Words: net primary productivity; trade-off; climatic factors; soil properties; alpine grassland

植物净初级生产力(NPP)对生态系统结构和功能的塑造以及生物化学循环过程至关重要<sup>[1-2]</sup>。地上净 初级生产力(ANPP)和地下净初级生产力(BNPP)的分配和权衡是生态系统碳循环和全球变化生态学领域的 研究热点。植物作为一个完整的有机体,为适应环境变化将有限的资源进行合理分配,称为权衡<sup>[3]</sup>。植物净 初级生产力的权衡可以反映地上和地下植物器官对资源的空间配置,是植物应对不同气候、光照和土壤等生 境条件的权衡策略<sup>[4-5]</sup>。一般而言,植物会以最佳生物量分配模式来适应周边环境,并在环境改变的条件下 获取有限资源,进而影响了 ANPP 和 BNPP 的权衡模式<sup>[6]</sup>。了解 ANPP 和 BNPP 之间的权衡机制,有助于解 释环境变化下植物的表型特征和生存策略<sup>[7]</sup>。

之前的研究表明,降雨、温度和土壤养分是草地生态系统中植物生长的主要影响因子<sup>[8-9]</sup>。最优分配假 说认为,植物生物量分配受环境因素影响,而非植物自身调节<sup>[10]</sup>。例如,在干旱和营养贫乏条件下,植物会分 配给根部更多生物量,以便获得深层土壤水分和养分<sup>[4]</sup>。变暖<sup>[11]</sup>和干旱<sup>[12]</sup>增加植物地下生物量分配,导致 干旱对植物的胁迫降低,帮助植物更好适应环境。降水量可能抑制土壤微生物活性和养分矿化,增加土壤淋 溶和养分流失,进而使植物生物量分配倾向于地上部分<sup>[13]</sup>。也有研究表明,退化草地植被重建期间,生物量 分配具有高度变异性,且与土壤理化性质相关<sup>[14]</sup>。上述结果均支持最优分配假说。相反,异速分配假说认为 生物量在各器官间分配与环境变化无关,是在异速生长理论基础上预测植物根、茎和叶生物量间的比例关 系<sup>[15]</sup>。例如,区域尺度上,植物倾向在不同环境中保持特定异速生长关系,而非根据环境变化直接调整各器 官间的生物量分配<sup>[16]</sup>。干旱环境下,尽管植物生物量分配比例会发生变化,但干旱胁迫并未改变不同植物组 织间异速生长关系<sup>[17]</sup>。

青藏高原高寒草地生物量对气候变化具有重要指示意义<sup>[18-20]</sup>,探究高寒草地的生产力权衡机制有助于 解析未来气候变化下植被适应策略。当前已有许多学者使用地上生物量(AGB)和地下生物量(BGB)来探究 植被生产力地上-地下分配模式<sup>[21-22]</sup>。但是青藏高原高寒草地主要以多年生草本植物为主,如火绒草 (*Leontopodium nanum*)和紫花针茅(*Stipa purpurea*)等,其 BGB 是多年累积的结果,且不同植物生长周期存在 很大差异,所以用 BGB 替代 BNPP 这种方法还有待考究<sup>[23-25]</sup>。使用 BNPP 更能准确反应植被当年的地下生 长情况。因此,本研究以青藏高原为研究区,基于高寒草地 103 个样点(高寒草甸 46 个,高寒草原 57 个)调查 分析,利用 NPP 计算 ANPP-BNPP 权衡,拟解决两个科学问题:(1)高寒草甸和高寒草原 ANPP-BNPP 权衡有 何差异?(2)高寒草甸和高寒草原 ANPP-BNPP 权衡的驱动机制是什么?

#### 1 材料与方法

1.1 研究区概况

青藏高原(79°44′—102°57′E, 29°9′—38°29′N)位于中国西南部(图1),平均海拔在 4000m 以上<sup>[26]</sup>。受 地势格局和大气环流的制约,青藏高原东南暖热温湿、西北寒冷干旱,从东南到西北,年平均温度(AMT)由 20℃降低至-5℃,年平均降水量(AMP)从 992mm 降到 144mm。主要草地类型为高寒草甸和高寒草原,主要 土壤类型包括高山草甸土和高山草原土等<sup>[27—28]</sup>。高寒草甸的植被建群种为嵩草属(*Kobresia spp.*)和薹草属 (*Carex spp.*),如西藏嵩草(*Kobresia tibetica*)和扁囊薹草(*Carex coriophora*);高寒草原的植被建群种为针茅属 (*Stipa spp.*),如紫花针茅(*Stipa purpurea*)<sup>[29—30]</sup>。



国 I 別九四件点示意図 Fig.1 Sample sites in the study area of Qinghai-Tibet Plateau

# 1.2 样品采集与指标测定

本研究在高寒草地开展样带调查,收集 103 个样点(高寒草甸 46 个,高寒草原 57 个)植物和土壤样品。 在每个样点随机选择 10 m×10 m 的样方,在其对角线上设置三个小样方(50cm×50cm)<sup>[29]</sup>。2020 年剪取地上 部分用于测定地上净初级生产力(ANPP)。本实验的地下净初级生产力(BNPP)采用根系内生长土芯法测 定。具体操作为 2019 年在样方框内使用直径 3.6cm 的土钻进行取土,然后把无根的土壤回填原位,并用全站 仪记录点位。2020 年于同样的位置钻取土壤(0—30cm),获得的地下生物量为 BNPP,土壤用于土壤理化性 质测定。土壤含水量(SWC)和土壤温度(ST)使用土壤温湿度检测记录仪,土壤容重(SBD)用环刀法测量,并 及时记录。所有样品采集完毕后,样品均按照标准处理方式严格保存并带回实验室进行测定。

地上植物样品晾干后,65℃烘干至恒重测量 ANPP。使用网筛将土壤样品分为植物根系和土壤,植物根 系经过淘洗、晾干和烘干等步骤测量 BNPP。土壤用于测量土壤理化性质,采用 Vario MICRO Cube 元素分析 仪(Elementar,哈瑙,德国)测量土壤全氮(STN)和土壤全碳(STC);使用重铬酸钾氧化法测量土壤有机碳 (SOC);土壤速效氮含量(SAN)采用碱解还原扩散法测定;土壤速效磷含量(SAP)用奥尔森法测定;用钼锑抗 比色法测定土壤全磷(STP)<sup>[31-32]</sup>。

# 1.3 气候数据

2020 年平均温度(AMT)和年平均降水量(AMP)的数据来源于中国气象数据网(http://data.cma.cn/),依据 1km 分辨率的栅格数据,使用 Anusplin 4.2(澳大利亚国立大学,堪培拉,澳大利亚)进行空间插值。利用 ArcGIS 10.4 软件从气候数据库中提取研究区 103 个样点的数据。

# 1.4 3σ 准则

在数据处理时,为避免野外实验过程中由于人为、外界等因素造成数据结果的较大偏差,本研究采用 3σ 准则对测量中出现的偏差较大的异常数据进行检验。检验公式如下<sup>[33-34]</sup>:

$$\alpha = \sqrt{\frac{1}{n-1}} \sum_{i=1}^{n} (A_i - \overline{A})^2$$
(1)

$$\boldsymbol{\beta}_i = \boldsymbol{A}_i - \overline{\boldsymbol{A}} \tag{2}$$

$$|\beta_i| > 3\alpha \tag{3}$$

式中,n是数据的样本量; $\alpha$ 代表标准差; $A_i$ 代表样本值的百分数;A代表样本值百分数的平均值。 **1.5** 权衡计算

单个对象(ANPP 或 BNPP)的效益定义为给定观测值相对于平均值的相对偏差。给定单个对象 X 的观测值,计算对象 X 的效益大小(B<sub>x</sub>, ANPP 或 BNPP)为<sup>[35]</sup>:

$$B_x = \frac{X_{\text{OBS}} - X_{\min}}{X_{\max} - X_{\min}} \tag{4}$$

式中, X<sub>OBS</sub>是 ANPP 或 BNPP 的观测值, X<sub>max</sub> 和 X<sub>min</sub> 是 ANPP 或 BNPP 观察值中的最大值和最小值。权衡的范围从 0 到 1,可以概念化为对象 X 可能受益的比例。如果该对象被认为比其他对象更有价值或更重要,则可以对其进行加权,以将这些差异纳入总体效益和权衡的计算中。通过计算个体收益的均方根误差来量化 ANPP 和 BNPP 之间的权衡,权衡总是倾向于两个维度之一(ANPP 或 BNPP)。均方根误差近似于平均收益的平均偏差和零权衡"1:1 线"的距离,并代表 ANPP 或 BNPP 的整体受益程度<sup>[36]</sup>。

1.6 数据分析

在 Excel 2019 上进行数据整理,基于 SPSS 25.0 进行单因素方差分析,以比较高寒草甸和高寒草原地上-地下净初级生产力和土壤养分的差异(P<0.05 表示差异显著);使用 R 4.2.0 的"ggplot2""ggpubr"和 "ggpmisc"包做回归分析探讨 ANPP-BNPP 权衡与气候因子、土壤理化性质之间的关系;"gbm"包分析土壤理 化性质(pH、ST、SWC、SBD、SAP、SAN、SOC、STP、STN 和 STC)对 ANPP-BNPP 权衡的相对重要性。使用 ArcGIS 10.4(ESRI,Redlands,USA)绘制研究区点位图,R 4.2.0 的"ggplot2""ggforce"和"ggpubr"包频率分布 图、箱线图、小提琴图和线性拟合图,Origin 2019 绘制相对重要性图。

最后根据相对重要性选择的关键因素,通过 Amos Graphics(IBM SPSS Amos 24.0)建立结构方程模型,明确这些关键因素与 ANPP-BNPP 权衡的关系。结构方程模型是多元统计模型,包括因素、路径和最大似然分析。结构方程模型的配适度评价选用卡方自由度比大于 2 小于 5、卡方统计量的概率水平大于 0.05 和渐进残差均方和平方根小于 0.05。

# 2 结果与分析

2.1 地上-地下净初级生产力及土壤理化性质特征

高寒草甸 ANPP 和 BNPP 平均值分别为 98.38、3201.14g m<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup>,高寒草原 ANPP 和 BNPP 平均值分别为 42.33、1655.53g m<sup>-2</sup>a<sup>-1</sup>,高寒草甸地上和地下净初级生产力均显著高于高寒草原(P<0.01,图 2)。

高寒草甸和高寒草原 STC、STN、STP、SOC、SAN 和 SAP 含量平均值分别为 51.08、23.34g/kg、4.22、 1.26g/kg、0.46、0.28g/kg、97.30、41.57g/kg、12.53、7.18mg/kg、23.68、19.58mg/kg。高寒草甸土壤养分含量总体 水平均高于高寒草原,且高寒草原的各土壤养分含量分布相对稳定,而高寒草甸的土壤养分含量分布相对离



# 散。不同草地类型土壤养分含量均差异显著(P<0.05,图3)。



**Fig.2** Frequency distribution of aboveground and belowground net primary productivity in alpine meadow and alpine steppe 图中 \*\* 表示 ANPP 和 BNPP 在高寒草甸和高寒草原差异极显著(*P*<0.01), ANPP:地上净初级生产力; BNPP:地下净初级生产力; AM:高寒 草甸; AS:高寒草原





#### Fig.3 Soil physical and chemical properties of alpine meadow and alpine steppe

图中 \* 表示高寒草甸和高寒草原土壤养分含量差异显著(P<0.05), \*\*表示土壤养分含量差异极显著 (P<0.01);图中阴影部分为概率 密度

# 2.2 ANPP-BNPP 权衡

总体上,高寒草地生态系统植被生产力均向地下权衡,综合权衡值为0.0199,且高寒草原(0.0354)权衡值 高于高寒草甸(0.0173)(图4)。



**Fig.4 ANPP-BNPP trade-off** 图中括号内为权衡值

# 2.3 气候因子对高寒草甸和高寒草原 ANPP-BNPP 权衡的影响

与高寒草甸相比,高寒草原的 ANPP-BNPP 权衡与气候因子关系密切。具体而言,与 AMT 呈显著负相关 关系(*R*<sup>2</sup>=0.10,*P*<0.05),与 AMP 呈显著正相关关系(*R*<sup>2</sup>=0.10,*P*<0.05)。AMT 和 AMP 与高寒草地的 ANPP-BNPP 权衡均无显著关系(*P*>0.05)(图 5)。

2.4 土壤因子对 ANPP-BNPP 权衡的影响

土壤速效氮(SAN)和土壤容重(SBD)与高寒草甸 ANPP-BNPP 权衡呈显著正相关(P<0.05),与高寒草甸 无显著关系。土壤含水量(SWC)与高寒草原 ANPP-BNPP 权衡呈显著正相关(P<0.01),与高寒草甸影响不 显著。土壤速效磷(SAP)和土壤全磷(STP)与高寒草甸和高寒草原 ANPP-BNPP 权衡均呈显著负相关(P<0.05),且 STP 对高寒草原的负效应大于高寒草甸(图 6)。

土壤速效氮(SAN)与高寒草地 ANPP-BNPP 权衡呈显著正相关(P<0.05)。土壤速效磷(SAP)和土壤全磷(STP)与高寒草地 ANPP-BNPP 权衡均呈显著负相关(P<0.05)。土壤容重(SBD)和土壤含水量(SWC)与高寒草地 ANPP-BNPP 权衡无显著相关性(P>0.05)(图7)。

**2.5** ANPP-BNPP 权衡影响因素分析

SBD、STP、SAP和 SAN 对高寒草甸植被 ANPP-BNPP 权衡的相对贡献率较高,分别为 43%、32%、31%和 19%; STC、SBD、SOC和 SAN 对高寒草原植被 ANPP-BNPP 权衡的相对贡献率较高,分别为 34%、30%、21%和 18% (图 8)。

在高寒草甸中,AMP、SAN和SBD对 ANPP-BNPP 权衡表现为正效应(P<0.05),效应系数分别为0.50、0.47和0.66;而在高寒草原中,AMP和AMT对 ANPP-BNPP 权衡分别表现为正效应和负效应(P<0.05),效应 系数分别为0.43和-0.32(图9)。

# 3 讨论

**3.1** 高寒草地 ANPP-BNPP 权衡模式

由于根系取样困难等原因,以往研究大多只分析植物地上或地下生物量,对于青藏高原高寒草地 ANPP-



 Fig.5 Relationship between ANPP-BNPP trade-off and climatic factors

 图中红色、绿色和蓝色线条为回归分析的拟合线

BNPP 权衡模式及其驱动因子鲜有研究。青藏高原海拔高、气温低,大部分地区年均温在 0℃以下,低温情况 下土壤微生物种类和数量少、活力低,导致土壤有效养分积累少,草地生产力低于其他地区<sup>[37-38]</sup>。因此,本文 综合考虑植物地上、地下净初级生产力的权衡关系及其随环境因子的变化规律,从植物地上与地下部分分配 关系的角度进一步阐明植物响应环境变化的生存策略。

植物生产力权衡模式是其生长过程中对环境变化的适应策略。植物可以优化分配光合产物,进而提高其 在异质环境中的适应性<sup>[39]</sup>。根据最优分配假说,高寒草地植被为了自身结构的稳定,会向地下部分分配较多 生物量以提高植物获取资源的能力。在高寒草地中也得到了类似的结果,ANPP-BNPP 向地下部分权衡 (图 3)。增加根系投入会提高植被获得土壤资源和水分的能力,但通常以牺牲地上部分光合作用和生长水平 为代价<sup>[40]</sup>。

对不同草地类型而言,高寒草原(0.0354)植被生产力比高寒草甸(0.0173)表现出更大的权衡。以往研究 普遍认为不同草地类型植物的生产力分配模式存在差异<sup>[41]</sup>,这与本研究结果一致。上述不同草地类型生产 力权衡的差异可能归因于气候差异:高寒草甸降水较多,植物地上、地下净初级生产力和土壤养分显著高于高 寒草原(图2,图3),且土壤养分是地下生产力的重要限制因子,与生物量之间的权衡高度相关<sup>[42]</sup>;高寒草原 土壤贫瘠,降水少,地上植被稀疏,根系竞争比地上竞争激烈,植物将生产力转移到根部用来竞争资源<sup>[43]</sup>。同 时,由于高寒草甸物种丰富,可能会减少其生物量对地下部分的分配,并增加对地上的投资<sup>[14]</sup>;而高寒草原植 被稀疏矮小,区系组成简单,因此高寒草原表现出更高的地下权衡(图4)。

3.2 高寒草地 ANPP-BNPP 权衡的调节机制

高寒草甸, ANPP-BNPP 权衡主要受年均降水量影响, 而与温度无显著关系(P>0.05), 原因是植被生长密





集且覆盖度高,热量不易散失,温度稳定。而 ANPP-BNPP 权衡对降雨变化的响应主要归因于土壤因子。高 寒草甸降雨多,在潮湿条件下,土壤微生物活性增加,土壤氮的矿化率变高<sup>[44]</sup>,土壤容重降低,这些变化均会 影响生产力权衡。降水量增加导致植物可获取的水分增多,进而影响植物自身生理生态过程,可为生产力累 积创造一定条件<sup>[45]</sup>。高寒草甸土壤水分充足,容易形成厌氧环境,不利于土壤养分周转和对植物根系的养分 供给<sup>[46]</sup>。另外,高寒草甸气候寒冷,植被根系能量和碳水化合物消耗低,根系更替缓慢,导致根冠比较高<sup>[47]</sup>。 本研究发现,高寒草甸的土壤容重与权衡显著相关,这是因为高寒草甸降水多导致土壤孔径增大、土壤容重偏 低,植物根系容易吸收土壤中的水分和养分,植物地上生物量增加,降低其 ANPP-BNPP 向地下的权衡值。 ANPP-BNPP 权衡也受到土壤速效氮的影响,由于植被地上部分对氮元素的敏感性更高<sup>[48-51]</sup>,所以增加施氮 量通常会刺激高寒草甸植被地上生物量,加剧 ANPP-BNPP 权衡。随着土壤速效氮含量的增加,植物对根系





的分配会减少<sup>[52]</sup>。也有研究表明高寒草甸根系分布比高寒草原根系分布浅,土壤养分分布在表层土壤,根系 靠近土壤表层可以吸收养分<sup>[47]</sup>。

高寒草原,降水是其植被地上-地下净初级生产力权衡的首要驱动因子,其次是温度(图4,图9)。一方面,高寒草原降水量少,土壤含水量会随着降水量的减少而降低,且土壤物理和化学特性复杂,导致持水能力变化,进而影响水分利用效率<sup>[53]</sup>。当土壤含水量偏低时,植物会采取关闭气孔等方式防止自身水分的过度散失,从而影响植被生产力<sup>[46]</sup>。植物需要吸收充足的水分来满足自身生长,促使生产力向地下分配,根部向土壤深处生长<sup>[47]</sup>。高寒草原植被稀疏,土壤贫瘠,含水量低,土壤微生物种群数量少,植物对地下资源的竞争尤为激烈,导致根冠比高的植物成为群落中的优势种<sup>[54]</sup>。另一方面,温度增强微生物活性的同时也改变了土壤养分的分布,使土壤养分向深处转移<sup>[55]</sup>。另外,本研究结果表明高寒草原植被生产力偏低(图2),因此有机残体和腐殖质积累少,转化到土壤中的养分含量低,植被不仅需要吸收水分也需要汲取更深层的土壤养分用

2期

http://www.ecologica.cn



图 8 土壤理化性质对 ANPP-BNPP 权衡的相对重要性分析

#### Fig.8 Analysis of the relative importance of soil physicochemical properties on ANPP-BNPP trade-off

ST:土壤温度;SWC:土壤水分;SBD:土壤容重;SAP:土壤速效磷;SAN:土壤速效氨;SOC:土壤有机碳;STP:土壤全磷;STN:土壤全氮;STC: 土壤全碳



#### 图 9 气候和土壤因子对高寒草甸和高寒草原 ANPP-BNPP 权衡的效应

#### Fig.9 Effects of climate and soil factors on ANPP-BNPP trade-off between alpine meadow and alpine steppe

图中的黑色和红色直线箭头分别表示显著的正相关和负相关(P<0.05),线条越宽表明效应越大;AMP:年降水量;AMT:年均温;Trade-off: 地上-地下净初级生产力权衡;图中的 Chi-square 和 Probability level 分别表示卡方检验值和卡方统计量的概率水平

以适应恶劣环境。综上所述,高寒草原植被会向根系分配更多的光合作用产物,以提高自身对地下资源的竞争力。

#### 4 结论

青藏高原高寒草地植被会向地下分配更多的光合产物以适应其所处的恶劣环境。高寒草甸 ANPP-BNPP 权衡受气候因子和土壤因子共同调控,而高寒草原 ANPP-BNPP 权衡主要由气候因子驱动。本研究结果有助 于理解植物表型可塑性和复杂的动态生态系统过程,可为预测全球变化下植被动态提供理论参考。

#### 参考文献(References):

- Ma J M, Yuan C, Zhou J Y, Li Y, Gao G Y, Fu B J.Logistic model outperforms allometric regression to estimate biomass of xerophytic shrubs. Ecological Indicators, 2021, 132: 108278.
- [2] Wang G X, Bai W, Li N, Hu H C.Climate changes and its impact on tundra ecosystem in Qinghai-Tibet Plateau, China. Climatic Change, 2011, 106(3): 463-482.
- [3] 乌仁,秦小静,孙健.放牧对藏北高寒草地优势种和伴生种生物量分配的影响.草地学报,2018,26(6):1313-1321.
- [4] Niklas K J. A phyletic perspective on the allometry of plant biomass-partitioning patterns and functionally equivalent organ-categories. New Phytologist, 2006, 171(1): 27-40.
- [5] Sun J, Niu S L, Wang J N.Divergent biomass partitioning to aboveground and belowground across forests in China. Journal of Plant Ecology, 2018, 11(3): 484-492.
- [6] Wang Y, Sun J, Liu M, Zeng T, Tsunekawa A, Mubarak A A, Zhou H K. Precipitation-use efficiency may explain net primary productivity allocation under different precipitation conditions across global grassland ecosystems. Global Ecology and Conservation, 2019, 20: e00713.
- [7] Sun J, Ma B B, Lu X Y.Grazing enhances soil nutrient effects: trade-offs between aboveground and belowground biomass in alpine grasslands of the Tibetan Plateau. Land Degradation & Development, 2018, 29(2): 337-348.
- [8] Gugerli F, Bauert M. Growth and reproduction of *Polygonum viviparum* show weak responses to experimentally increased temperature at a Swiss Alpine site. Botanica Helvetica, 2001, 111: 169-180.
- [9] 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.
- [10] McCarthy M C, Enquist B J. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. Functional Ecology, 2007, 21(4): 713-720.
- [11] Mueller K E, LeCain D R, McCormack M L, Pendall E, Carlson M, Blumenthal D M.Root responses to elevated CO<sub>2</sub>, warming and irrigation in a semi-arid grassland; integrating biomass, length and life span in a 5-year field experiment. Journal of Ecology, 2018, 106(6); 2176-2189.
- [12] Hong J T, Wang X D, Wu J B. Variation in carbon, nitrogen and phosphorus partitioning between above- and belowground biomass along a precipitation gradient at Tibetan Plateau. Journal of Mountain Science, 2016, 13(4): 661-671.
- [13] 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: 15193.
- [14] Gao X X, Dong S K, Xu Y D, Fry E L, Li Y, Li S, Shen H, Xiao J N, Wu S N, Yang M Y, Zhang J, Zhi Y L, Liu S L, Shang Z H, Yeomans J C. Plant biomass allocation and driving factors of grassland revegetation in a Qinghai-Tibetan Plateau chronosequence. Land Degradation & Development, 2021, 32(4): 1732-1741.
- [15] 左有璐, 王振孟, 习新强, 向双, 孙书存.川西北高寒草甸优势植物生物量分配对策. 应用与环境生物学报, 2018, 24(6): 1195-1203.
- [16] Liu R, Yang X J, Gao R R, Hou X Y, Huo L P, Huang Z Y, Cornelissen J H C. Allometry rather than abiotic drivers explains biomass allocation among leaves, stems and roots of Artemisia across a large environmental gradient in China. Journal of Ecology, 2021, 109(2): 1026-1040.
- [17] Eziz A, Yan Z B, Tian D, Han W X, Tang Z Y, Fang J Y.Drought effect on plant biomass allocation: a meta-analysis. Ecology and Evolution, 2017, 7(24): 11002-11010.
- [18] 杨元合.全球变化背景下的高寒生态过程. 植物生态学报, 2018, 42(1): 1-5.
- [19] He Y C, Sun J, Xiong J N, Shang H, Wang X.Patterns, dynamics, and drivers of soil available nitrogen and phosphorus in alpine grasslands across the QingZang Plateau. Remote Sensing, 2022, 14(19): 4929.
- [20] Qin X J, Sun J, Wang X D.Plant coverage is more sensitive than species diversity in indicating the dynamics of the above-ground biomass along a precipitation gradient on the Tibetan Plateau. Ecological Indicators, 2018, 84: 507-514.
- [21] Wang L M, Li L H, Chen X, Tian X, Wang X K, Luo G P.Biomass allocation patterns across China's terrestrial biomes. PLoS One, 2014, 9(4): e93566.
- [22] Wu J B, Hong J T, Wang X D, Sun J, Lu X Y, Fan J H, Cai Y J.Biomass partitioning and its relationship with the environmental factors at the alpine steppe in Northern Tibet. PLoS One, 2013, 8(12): e81986.
- [23] Barrat-segretain M H.Biomass allocation in three macrophyte species in relation to the disturbance level of their habitat. Freshwater Biology, 2001, 46(7): 935-945.
- [24] Jongejans E, de Kroon H, Berendse F. The interplay between shifts in biomass allocation and costs of reproduction in four grassland perennials under simulated successional change. Oecologia, 2006, 147(2): 369-378.

- [25] Gaitán J J, Oliva G E, Bran D E, Maestre F T, Aguiar M R, Jobbágy E G, Buono G G, Ferrante D, Nakamatsu V B, Ciari G, Salomone J M, Massara V.Vegetation structure is as important as climate for explaining ecosystem function across Patagonian rangelands. Journal of Ecology, 2014, 102(6): 1419-1428.
- [26] Sun J, Liu M, Fu B J, Kemp D, Zhao W W, Liu G H, Han G D, Wilkes A, Lu X Y, Chen Y C, Cheng G W, Zhou T C, Hou G, Zhan T Y, Peng F, Shang H, Xu M, Shi P L, He Y T, Li M, Liu S L.Reconsidering the efficiency of grazing exclusion using fences on the Tibetan Plateau. Science Bulletin, 2020, 65(16): 1405-1414.
- [27] 孙建, 王毅, 刘国华.青藏高原高寒草地地上植物碳积累速率对生态系统多功能性的影响机制.植物生态学报, 2021, 45(5): 496-506.
- [28] 洛桑·灵智多杰,胡自治.青藏高原的草业发展与生态环境.北京:中国藏学出版社,2000.
- [29] 李洋, 王毅, 韩国栋, 孙建, 汪亚峰.青藏高原高寒草地土壤微生物量碳氮含量特征及其控制要素. 草业学报, 2022, 31(6): 50-60.
- [30] 郑梦娜, 贾傲, 陈之光, 廣田充, 唐艳鸿, 杜明远, 古松.青藏高原矮火绒草(Leontopodium nanum) 叶片性状对海拔高度变化的响应. 生态 学报, 2022, 42(24): 10305-10316.
- [31] 查同刚. 土壤理化分析. 北京: 中国林业出版社, 2017.
- [32] 孙乐, 王毅, 李洋, 孙建.青藏高原高寒草地群落叶片功能性状对降水的非线性响应. 生态学报, 2023, 43(2): 756-767.
- [33] 林马震,黄勇,李洋,孙建.高寒草地植物生存策略地理分布特征及其影响因素.植物生态学报, 2023, 47(1):41-50.
- [34] 马百兵,孙建,朱军涛,罗广祥.藏北高寒草地植物群落 C、N 化学计量特征及其影响因素. 生态学杂志, 2018, 37(4): 1026-1036.
- [35] Zhou T C, Sun J, Zong N, Hou G, Shi P L.Community species diversity mediates the trade-off between aboveground and belowground biomass for grasses and forbs in degraded alpine meadow, Tibetan Plateau. Ecology and Evolution, 2021, 11(19): 13259-13267.
- [36] Bradford J B, D'Amato A W.Recognizing trade-offs in multi-objective land management. Frontiers in Ecology and the Environment, 2012, 10(4): 210-216.
- [37] Yang Y H, Fang J Y, Ma W H, Guo D L, Mohammat A.Large-scale pattern of biomass partitioning across China's grasslands. Global Ecology and Biogeography, 2010, 19(2); 268-277.
- [38] 戴黎聪,柯浔,曹莹芳,张法伟,杜岩功,李以康,郭小伟,李茜,林丽,马建军,曹广民.青藏高原矮嵩草草甸地下和地上生物量分配格 局及其与气象因子的关系.生态学报,2019,39(2):486-493.
- [39] 宋清华.高寒退化草地西北针茅生物量分配和根系功能性状的环境适应性.[D]. 兰州;西北师范大学, 2016.
- [40] Wang X D, Ma X X, Yan Y. Effects of soil C: N: P stoichiometry on biomass allocation in the alpine and arid steppe systems. Ecology and Evolution, 2017, 7(5): 1354-1362.
- [41] Dai L C, Guo X W, Ke X, Lan Y T, Zhang F W, Li Y K, Lin L, Li Q, Cao G M, Fan B, Qian D W, Zhou H K, Du Y G.Biomass allocation and productivity-richness relationship across four grassland types at the Qinghai Plateau. Ecology and Evolution, 2020, 10(1): 506-516.
- [42] 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.
- [43] Kiær L P, Weisbach A N, Weiner J.Root and shoot competition: a meta-analysis. Journal of Ecology, 2013, 101(5): 1298-1312.
- [44] Sun Y F, Yang Y H, Zhao X, Tang Z Y, Wang S P, Fang J Y. Global patterns and climatic drivers of above- and belowground net primary productivity in grasslands. Science China Life Sciences, 2021, 64(5): 739-751.
- [45] 贾鹏.青藏高原高寒草地群落物种多样性、生产力及其影响因素的研究.[D]. 兰州: 兰州大学, 2019.
- [46] 孙建.西藏高寒草地植被生物量及其分配机制研究.[D].北京:中国科学院大学, 2013.
- [47] Dai L C, Ke X, Guo X W, Du Y G, Zhang F W, Li Y K, Li Q, Lin L, 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.
- [48] Yue K, Fornara D A, Li W, Ni X Y, Peng Y, Liao S, Tan S Y, Wang D Y, Wu F Z, Yang Y S.Nitrogen addition affects plant biomass allocation but not allometric relationships among different organs across the globe. Journal of Plant Ecology, 2021, 14(3): 361-371.
- [49] Wang J, Gao Y Z, Zhang Y H, Yang J J, Smith M D, Knapp A K, Eissenstat D M, Han X G.Asymmetry in above- and belowground productivity responses to N addition in a semi-arid temperate steppe. Global Change Biology, 2019, 25(9): 2958-2969.
- [50] Li C B, Zheng Z, Peng Y F, Nie X Q, Yang L C, Xiao Y M, Zhou G Y. Precipitation and nitrogen addition enhance biomass allocation to aboveground in an alpine steppe. Ecology and Evolution, 2019, 9(21): 12193-12201.
- [51] 毛晋花, 邢亚娟, 闫国永, 王庆贵.陆生植物生物量分配对模拟氮沉降响应的 Meta 分析. 生态学报, 2018, 38(9): 3183-3194.
- [52] Sun J, Wang H M.Soil nitrogen and carbon determine the trade-off of the above- and below-ground biomass across alpine grasslands, Tibetan Plateau. Ecological Indicators, 2016, 60: 1070-1076.
- [53] 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.
- [54] Lau J A, Lennon J T.Rapid responses of soil microorganisms improve plant fitness in novel environments. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2012, 109(35): 14058-14062.
- [55] 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.