

DOI: 10.20103/j.stxb.202311022383

匡苗苗, 周广胜, 周梦子. 西藏高寒草地物种多样性和生产力的环境驱动机制. 生态学报, 2024, 44(14): 6254-6264.

Kuang M M, Zhou G S, Zhou M Z. Environmental driving mechanism of species diversity and productivity in Tibetan alpine grasslands. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(14): 6254-6264.

西藏高寒草地物种多样性和生产力的环境驱动机制

匡苗苗^{1,2}, 周广胜^{2,3,*}, 周梦子^{2,3}

1 郑州大学地球科学与技术学院, 郑州 450001

2 中国气象科学研究院郑州大学生态气象联合实验室, 郑州 450001

3 中国气象科学研究院灾害天气国家重点实验室, 北京 100081

摘要: 全球变暖影响物种多样性和生产力及其关系。关于全球和区域的物种多样性与生产力关系已有许多研究, 但气候变暖背景下西藏高寒草地物种多样性与生产力的关系及其环境驱动机制研究仍然很少。基于西藏高寒草地实测的 35 个样点调查数据, 利用回归分析、Pearson 相关性分析、方差分解和结构方程模型等方法, 探究了物种多样性和生产力的关系及其影响机制。研究发现: (1) 高寒草地的物种丰富度指数和香农-威纳指数与地上植被净初级生产力 (ANPP) 呈显著正相关关系, 且 ANPP 对物种丰富度指数的变化更为敏感; (2) 物种丰富度指数与经度、土壤有效氮、土壤有效磷、年降水量呈显著正相关; Shannon-Wiener 指数与海拔和纬度呈显著负相关, 与年均温度呈显著正相关; ANPP 与经度、土壤有效氮、年降水量和年均温度呈显著正相关, 与海拔、纬度和土壤有效钾呈显著负相关; (3) 地理因子、土壤养分和气候因子的交互作用对物种丰富度指数和 ANPP 的贡献率最大, 分别为 10.99% 和 32.91%, 地理因子和气候因子的交互作用对 Shannon-Wiener 指数的贡献率最大, 为 13.61%; (4) 地理因子通过调控土壤养分和气候因子间接影响物种多样性和 ANPP, 土壤养分和气候因子均直接影响物种多样性和 ANPP。研究结果揭示了环境因子对物种多样性和生产力的综合调控机制, 为西藏高寒草地生态系统科学应对气候变化提供了依据。

关键词: 高寒草地; 生产力; 物种多样性; 地理因子; 土壤养分; 气候因子

Environmental driving mechanism of species diversity and productivity in Tibetan alpine grasslands

KUANG Miaomiao^{1,2}, ZHOU Guangsheng^{2,3,*}, ZHOU Mengzi^{2,3}

1 School of Earth Science and Technology, Zhengzhou University, Zhengzhou 450001, China

2 Joint Laboratory of Eco-Meteorology, Chinese Academy of Meteorological Sciences, Zhengzhou University, Zhengzhou 450001, China

3 State Key Laboratory of Disaster Weather, Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081, China

Abstract: Global warming affects species diversity and productivity and their relationships. Lots of studies on relationships between species diversity and productivity have been done at the global and regional scales, but few studies have been done in the alpine grassland of Tibetan Plateau under the background of climate warming. This study explored the relationship between species diversity and productivity and its influencing mechanism by using measured data from 35 sample sites in alpine grasslands, combined with regression analysis, Pearson correlation analysis, variance partitioning analysis and structural equation model. The results showed that: (1) The species richness index and the Shannon-Wiener index of alpine grassland were significantly positively correlated with the net primary productivity of aboveground vegetation (ANPP), and the ANPP was more sensitive to the change of the species richness index. (2) The species richness index was positively correlated with longitude, soil available nitrogen, soil available phosphorus and mean annual precipitation. The Shannon-

基金项目: 第二次青藏高原综合科学考察研究项目 (2019QZKK0106)

收稿日期: 2023-11-02; **网络出版日期:** 2024-05-11

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhousg@cma.gov.cn

Wiener index was negatively correlated with altitude and latitude, but positively correlated with mean annual temperature. The ANPP was positively correlated with longitude, soil available nitrogen, mean annual precipitation and mean annual temperature, but negatively correlated with altitude, latitude and soil available potassium. (3) The interaction of geographic factors, soil nutrient and climatic factors had the largest contribution on the species richness index and ANPP with 10.99% and 32.91%, respectively, while the interaction of geographic factors and climatic factors had the largest contribution on the Shannon-Wiener index with 13.61%. (4) Geographic factors indirectly affected species diversity and ANPP through the regulation of soil nutrient and climatic factors while soil nutrient and climatic factors directly affected species diversity and ANPP. The results reveal the comprehensive regulation mechanism of environmental factors on species diversity and productivity, and provide a basis for the scientific response to climate change in the alpine grassland ecosystem of Tibet.

Key Words: alpine grasslands; productivity; species diversity; geographical factors; soil nutrient; climatic factors

草地生态系统是陆地生态系统的重要组成部分,在防风固沙、涵养水源、陆地碳循环和气候调节等方面发挥重要作用^[1]。物种多样性和生产力是评价草地生态系统结构和功能的重要指标^[2]。在全球气候变暖的大背景下,草地物种多样性和生产力及其关系受到显著影响,未来或将会有更多的物种逐渐消失,生态系统保护面临严峻挑战^[3-4]。因此,亟需加强对草地生态系统物种多样性和生产力变化机制的研究,为科学应对气候变化、维持草地生态系统稳定提供理论依据。

多样性与生产力之间的关系一直是全球科学家关注的热点问题^[5-6]。针对中国草地生态系统中关于物种多样性和生产力的研究,发现其关系多表现为正相关,比如阿尔泰山草地^[7]、宁夏温带草原^[8]、内蒙古短花针茅草原^[9]以及青藏高原东部地区典型高寒草甸^[10]等,但负相关^[11]、单峰关系^[12]或不相关^[13]也有研究报道。可见,在不同区域的草地生态系统中,物种多样性与生产力的关系尚未得到一致的结论,尤其是针对青藏高原的研究还比较缺乏,仍需进一步验证。

大量研究表明,植物物种多样性和生产力的变化是地理、土壤和气候等环境因子共同作用的结果^[14-16]。地理因子中的经度、纬度和海拔是影响物种多样性的关键因子。一般认为,在大尺度上,物种多样性随纬度的增加而下降,而与海拔梯度的关系主要表现为中间高度膨胀现象,即在中海拔地区物种多样性达到峰值,而在低海拔和高海拔处物种多样性降低^[17-18]。同样地,经度、纬度和海拔对草地生产力的影响因植被类型和区域差异等表现也不尽相同,可表现为正相关、负相关等多种不同的复杂关系^[19-21]。

同时,土壤是植被生存的重要物质基础。土壤环境的差异,尤其是氮、磷和钾等土壤养分的变化将对植被物种多样性和生产力产生重要影响^[18]。研究发现,氮素增加后物种多样性增加^[22]、减少^[23]或维持不变^[24];磷的添加则会显著减少物种多样性^[18];钾的添加对草地物种多样性的影响则取决于样地的资源约束条件^[25]。对于生产力而言,氮、磷、钾等养分含量的增加对草地生产力具有促进作用^[26-29],但是养分添加对植被生产力的影响可能存在阈值,即土壤养分含量增加到一定程度后,植被生产力将不再增加^[30]。

除土壤因素外,温度、降水等气候因子也是影响物种多样性和生产力的重要环境因子^[31]。研究表明,增温会显著降低高纬地区草地物种多样性^[32],而对温带草地物种多样性的影响并不明显^[33];降水的增加可以优化植被的群落结构,使得藏北高原高寒草地的物种多样性呈现指数型增长^[34],内蒙古典型草原则为线性增长^[35]。对于生产力而言,适当的增温有利于高寒草地生产力的提高^[36-37],但却抑制了温带草地生产力的增加^[38-39]。水分是草原生态系统植被生长发育的主要限制因素。研究发现,草地生产力与降水多表现为显著的正相关关系,比如在欧亚大陆草原^[40]、青藏高原高寒草原^[41]、黄土高原草本群落^[42],降水的增加都能够促进当地草地生产力的提高。

综上,不同区域的草地类型、水热分布、土壤养分等因素存在较大差异,对物种多样性和生产力影响的方向和程度不尽相同,尤其,环境因子对物种多样性和生产力的影响并不是单一的,而是多个因子相互作用的结果,而目前的很多研究只针对气候或土壤单一要素探讨其影响机制,将气候、土壤和地理因子进行综合分析的

研究仍然不多,如何全面认识物种多样性和生产力与环境因子的关系还需要进行深入研究。

西藏地区占据青藏高原的绝大部分区域,是生态脆弱区和气候变化的敏感区,高寒草地是该地区陆地生态系统的主体,在维持自然生态系统格局、功能和过程中具有重要的生态意义^[43]。现有研究或基于模型估算,如巴桑参木决等利用 CASA 模型模拟西藏地区生产力并探究气温和降水对其影响^[44];或基于控制试验,如通过添加养分^[45]、降水控制^[46]等研究土壤养分、降水等环境因子对物种多样性和生产力的影响,但针对野外较大区域自然草原开展的实地调查研究还相对较少。基于此,本研究以西藏高寒草地生态系统为研究对象,沿水热梯度自东向西开展样带调查,探究物种多样性和生产力的关系,揭示环境因子对物种多样性和生产力的影响机制,旨在加深对物种多样性、生产力和环境因子之间关系的理解,为当地草地的保护管理提供科学依据,为未来高寒草地应对气候变化提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

西藏自治区位于青藏高原西南部,地处 78°25′—99°06′E, 26°50′—36°53′N 之间,平均海拔 4000m 以上,且海拔高度变化较大(图 1)。西藏地区受复杂地形地貌和西风季风的影响,呈现出西北地区严寒干燥和东南地区温暖湿润的气候特征,具有明显的由西北到东南方向的降水变化梯度和温度变化梯度。该地区降水量南北差异较大,雨季(5—9 月)降水量占全年降水量的 90%,年均降水量低于 900mm;年平均气温自东南向西北呈现明显的下降变化趋势,东南地区年平均气温为 8℃,西北地区年平均气温在 0℃ 以下^[47]。研究区域草地面积有 0.82 亿 hm^2 ,草地资源类型丰富,包括高寒草原、高寒草甸、荒漠草原等;植物物种主要有紫花针茅(*Stipa purpurea*)、青藏薹草(*Carex moorcroftii*)、高山嵩草(*Carex parvula*)、矮生嵩草(*Carex alatauensis*)等;土壤类型主要有寒钙土、草毡土、寒冻土和黑毡土等^[48]。

1.2 样品采集与测定

2019—2020 年 8 月中下旬,在植物生长旺季进行野外样带调查,样带覆盖地理范围为 80.06°—93.83° E, 28.81°—32.42°N,海拔 3116.2—5249.3m。样带上共布设 35 个样点(高寒草甸 10 个,高寒草原 25 个),110 个样方。每个样点样方均远离城镇、村庄和道路等人为活动频繁和放牧区域 20 公里左右,以尽量减少人为活动和牲畜放牧的干扰,尽可能的选取接近自然状态的野外草原进行样点样方布设。在每个样点,随机布设 3 到 5 个 1m×1m 的样方,首先,记录该样点的经度、纬度和海拔信息,然后对样方内的物种进行基本信息调查,具体指标包含物种名称、各物种数量、盖度以及植株高度,调查完群落特征后对样方内不同种类植物地上部分齐地收割,进行封装保存,带回实验室,放入烘箱中设置 65℃ 烘干至恒重,随后测定草地地上生物量(Aboveground biomass, AGB)。群落生产力用样方地上生物量干重的平均值代替^[49]。因本次调查处于草地生长旺季,植物生物量达到峰值,所以将草地地上生物量视作地上净初级生产力(Aboveground net primary productivity, ANPP)^[50]。其中,AGB 的单位是 g/m^2 ,ANPP 的单位是 $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ 。

同时,在每个调查样点样方内使用 3.5cm 直径土钻沿地表表层向下每隔 10cm 进行 0—30cm 深度的地下土壤样品的采集,将采集后进行冷藏储存的土壤样品带回实验室处理。土壤有效氮(Soil nitrogen availability, AVN)含量使用氯化钾溶液对鲜土样进行提取,然后浸取液通过流动分析仪测定;土壤有效磷(Soil phosphorus availability, AVP)含量使用碳酸氢钠溶液提取,通过紫外分光光度计比色测定;土壤有效钾(Soil potassium availability, AVK)含量使用乙酸铵溶液提取,通过电感耦合等离子体发射光谱仪测定。其中,土壤有效氮、土壤有效磷和土壤有效钾的单位是 mg/kg 。

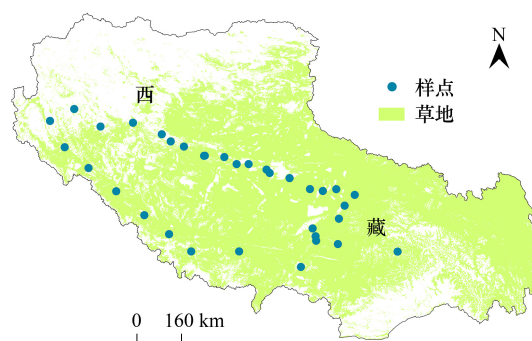


图 1 研究区和采样点分布

Fig.1 Survey and sampling points of the study area

1.3 物种多样性指标计算

描述物种多样性的指数很多,不同指数侧重的维度不同^[51],本研究主要使用了以下两个指标,分别为物种丰富度指数(R)和 Shannon-Wiener 指数(H)。物种丰富度指数指群落中物种的数目,它的大小体现了植物种类的丰富程度;Shannon-Wiener 指数指不同植物物种分布的丰富程度,它的高低反映了植物分布的多样化格局^[52—53]。计算方法如下:

$$R = N \quad (1)$$

$$P_i = \frac{RD + RDF + RF}{3} \quad (2)$$

$$H = - \sum P_i \ln P_i \quad (3)$$

式中, N 为样方内植物物种种类的总数, P_i 为对应于样方内植物物种 i 的重要值, RD , RDF , RF 分别为样方内每种植物物种的相对密度、相对盖度和相对频度。

1.4 气候数据

从中国气象数据网(<http://data.cma.cn/>)获取 2019—2020 年的气温、降水月度数据,根据各站点的经纬度及高程信息,采用 ArcGIS 10.8 的 Geostatistical Analyst 模块对气象数据进行空间克里金插值,得到研究区空间分辨率为 1km 的年均温度(Mean annual temperature, MAT)和年降水量(Mean annual precipitation, MAP),再用 ArcGIS 10.8 提取采样点的气候数据。其中,年均温度的单位是℃,年降水量的单位是 mm。

1.5 数据处理与分析

基于 Excel 2021 整理的西藏高寒草地 35 个样点调查数据,首先,利用回归分析探讨物种多样性和生产力之间的关系,通过 R 4.2.2 中的 ggplot2 包实现。其次,物种多样性和生产力与环境因子之间的相关性分析采用 Pearson 相关分析方法,通过 R 4.2.2 中的 corrplot 包实现。然后,采用方差分解分析环境因子对物种多样性和生产力的相对贡献。方差分解是一种确定属于不同类别的 2 组或 2 组以上解释变量共同解释一组响应变量的方法,为综合分析不同类别因子对物种多样性和生产力影响,我们将环境因子划分为 3 大类,分别为地理因子(包含经度、纬度和海拔)、土壤养分(包含土壤有效氮、土壤有效磷和土壤有效钾)和气候因子(包含年均温度和年降水量)。该部分在 R 4.2.2 中的 vegan 包完成。最后,基于结构方程模型量化地理因子、土壤养分和气候因子对物种多样性和生产力的直接和间接影响。本文使用了偏最小二乘路径模型,模型的核心是一组交替的最小二乘算法。它属于结构方程模型的一类,是一种非参数分析方法,因此对变量的数据分布没有严格要求,无需对变量做出分布假设。最终模型是根据拟合优度(GoF)指标衡量模型整体预测能力^[54]。该部分在 R 4.2.2 中的 plspm 包完成。本研究的数据图表的绘制利用 Origin 2021 和 ArcGIS 10.8 软件完成。

2 结果与分析

2.1 物种多样性和生产力的变化特征

如表 1 所示,西藏高寒草地物种丰富度指数平均值为 6.97,变化范围为 3—16,与杨元合等^[55]基于样方调查研究结果基本一致,其研究发现 1m²样方内的物种数量为 2—18 种;Shannon-Wiener 指数为 1.14±0.37,略低于 Wu 等^[56]对藏北高原高寒草原的样方调查结果(1.39);ANPP 约为(43.75±25.98) g m⁻² a⁻¹,略低于羌塘高寒草地^[57]。西藏高寒草地物种丰富度指数、Shannon-Wiener 指数和 ANPP 的变异系数分别为 0.40、0.32 和 0.59,即相对于物种多样性而言,ANPP 的变异程度更大,分布更不稳定。从空间分布来看(图 2),高寒草地物种丰富度指数和 Shannon-Wiener 指数没有表现出明显的空间分布规律,而 ANPP 在空间分布上则表现出一定的规律性,即沿着经度增加方向,ANPP 呈现增加趋势;沿着海拔和纬度增加方向,ANPP 呈现减少趋势。

2.2 物种多样性和生产力的关系

物种多样性和生产力关系的研究是探讨物种多样性对生物群落功能作用的重要途径^[58],为探讨西藏地区 ANPP 对物种多样性的响应关系,将 ANPP 分别与物种丰富度指数和 Shannon-Wiener 指数进行回归拟合,

结果如图 3 所示,ANPP 与物种丰富度指数和 Shannon-Wiener 指数呈显著的线性正相关,拟合度分别为 0.18 ($P<0.05$) 和 0.12($P<0.05$),具体表现为随着物种丰富度指数和 Shannon-Wiener 指数的增加,ANPP 呈显著的增加趋势,这可能是因为在较大的空间尺度下,随着物种多样性的增加,不同群落结构中的物种对有限资源利用方式的转变使得资源最大化,从而提高了草地生态系统的生产力^[59]。进一步基于标准化的回归方程分析发现,物种丰富度指数增加一个标准差,ANPP 增加 43%,而 Shannon-Wiener 指数增加一个标准差,ANPP 增加 34%,即 ANPP 对物种丰富度指数的变化更为敏感。

表 1 物种多样性和生产力的数字特征
Table 1 Digital characteristics of species diversity and productivity

变量 Variable	平均值 Mean value	最小值 Minimum value	最大值 Maximum value	标准差 Standard deviation	变异系数 Coefficient of variation
物种丰富度指数 R	6.97	3.00	16.00	2.78	0.40
Shannon-Wiener 指数 H	1.14	0.22	1.96	0.37	0.32
地上净初级生产力 ANPP/(g m ⁻² a ⁻¹)	43.75	13.90	116.67	25.98	0.59

R : 物种丰富度指数 Species richness index; H : Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index; ANPP: 地上净初级生产力 Aboveground net primary productivity

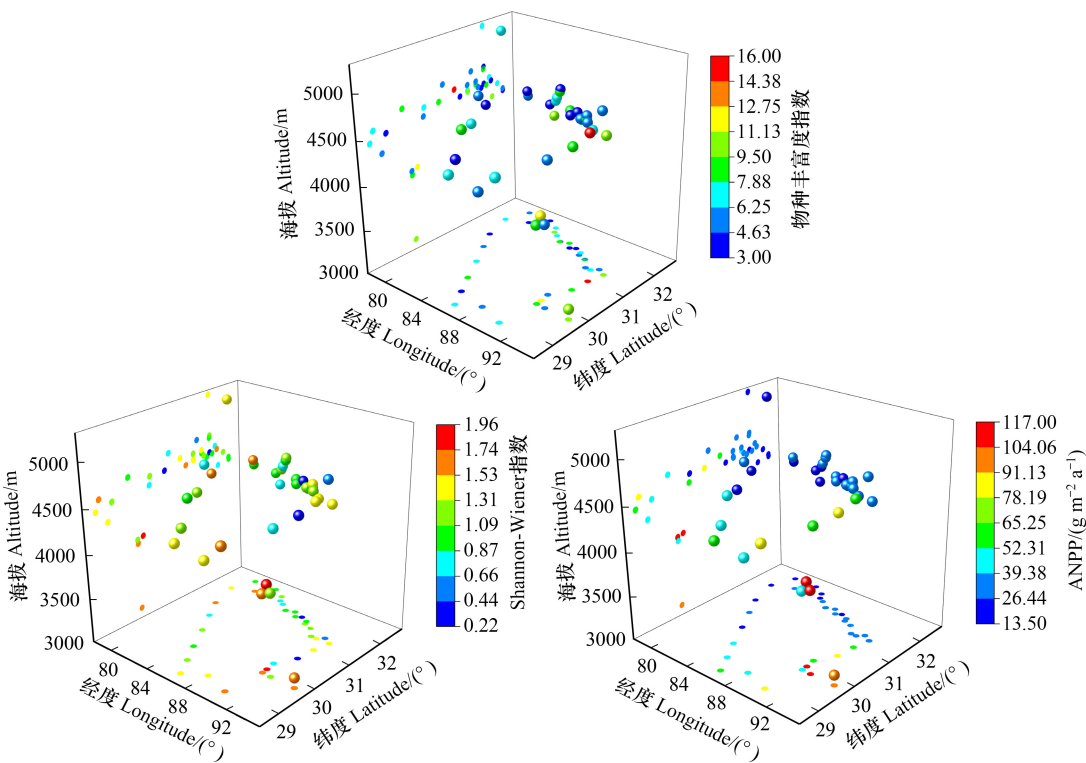


图 2 物种多样性和生产力的空间分布特征
Fig.2 Spatial distribution characteristics of species diversity and productivity
ANPP: 地上净初级生产力 Aboveground net primary productivity

2.3 物种多样性和生产力与环境因子的关系

物种丰富度指数、Shannon-Wiener 指数、ANPP 与各环境因子之间的 Pearson 相关分析表明(图 4),物种丰富度指数与经度($P<0.01$)、土壤有效氮($P<0.05$)、土壤有效磷($P<0.01$)、年降水量($P<0.01$)呈显著正相关关

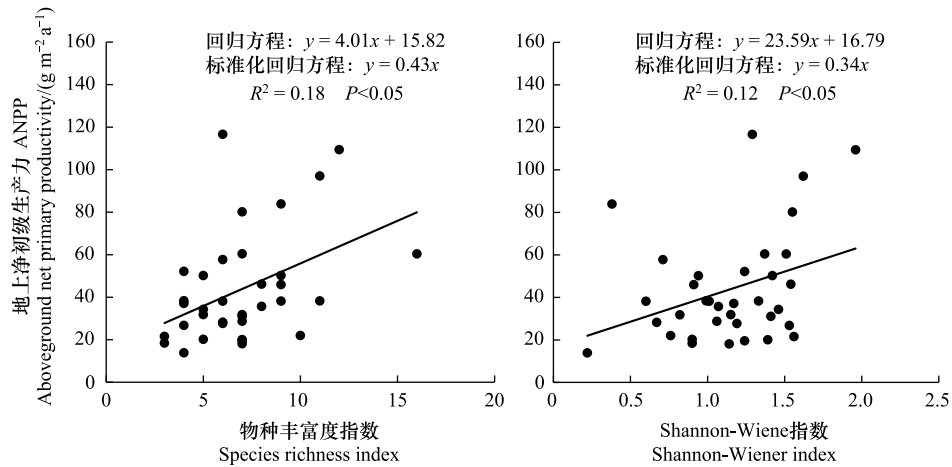


图3 物种多样性和生产力的关系

Fig.3 Relationship between species diversity and productivity

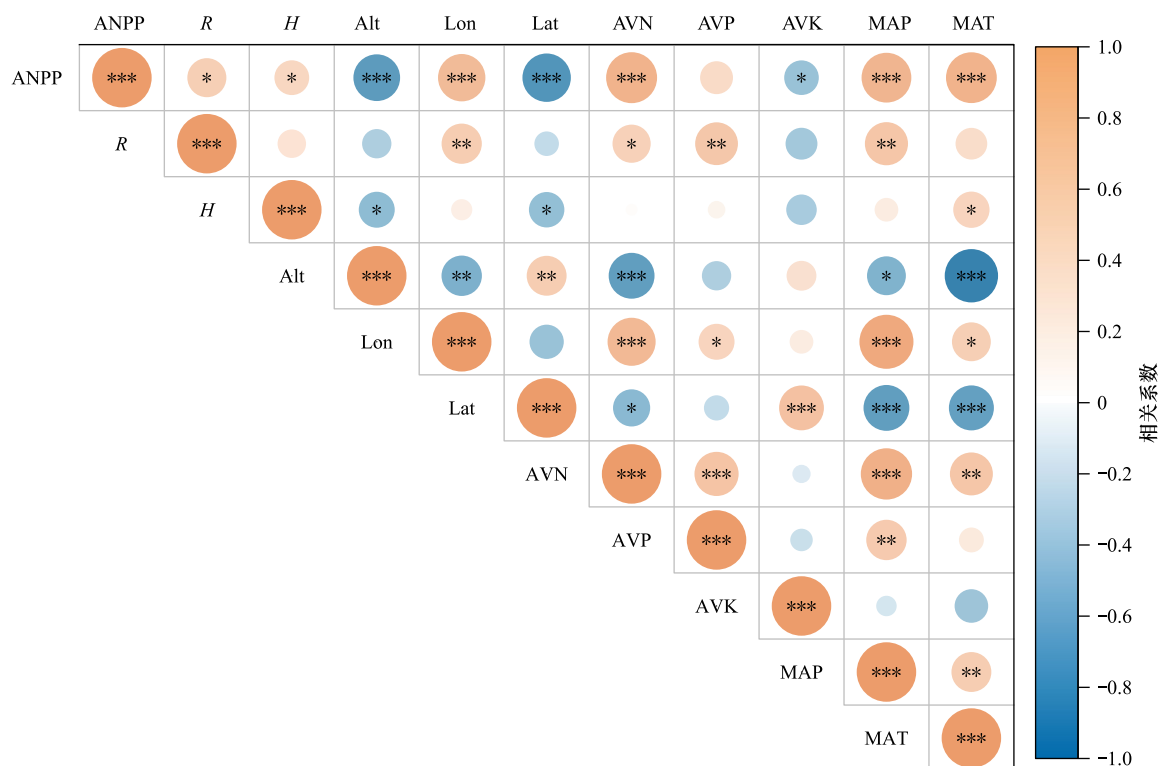


图4 环境因子与物种多样性和生产力的相关分析

Fig.4 Correlation analysis of environmental factors with species diversity and productivity

* 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$; *** 表示 $P < 0.001$

系;Shannon-Wiener 指数与海拔 ($P < 0.05$) 和纬度 ($P < 0.05$) 呈显著负相关关系,与年均温度 ($P < 0.05$) 呈显著正相关关系,而与土壤因子的相关性都未通过显著性检验 ($P > 0.05$);ANPP 与地理因子、土壤养分(土壤有效磷除外)和气候因子均呈显著相关,并与经度 ($P < 0.001$)、土壤有效氮 ($P < 0.001$)、年降水量 ($P < 0.001$) 和年均温度 ($P < 0.001$) 表现为显著的正相关关系,而与海拔 ($P < 0.001$)、纬度 ($P < 0.001$) 和土壤有效钾 ($P < 0.05$) 表现为显著的负相关关系。

2.4 环境因子对物种多样性和生产力的相对贡献

为进一步探究地理因子、土壤养分和气候因子对西藏高寒草地物种多样性和生产力的解释程度并区分不同环境因子的单独及其交互作用的相对贡献,进行方差分解,结果如图 5 所示,地理因子、土壤养分和气候因子共同解释了物种丰富度指数变化的 33.92%,其中三者的交互作用对物种丰富度指数变化的解释率最大,为 10.99%,而地理因子、土壤养分和气候因子则分别解释了物种丰富度指数变化的 3.37%、6.27%和 9.46%;地理因子、土壤养分和气候因子对 Shannon-Wiener 指数的总贡献率为 13.75%,并以地理因子和气候因子的交互作用的解释率最大,为 13.61%,地理因子和土壤养分分别解释了 Shannon-Wiener 指数变化的 2.94%和 2.50%;地理因子、土壤养分、气候因子和物种多样性对 ANPP 变化的总贡献率为 66.08%,并以地理因子、土壤养分、气候因子三者的交互作用的解释率最大,为 32.91%,地理因子、土壤养分、气候因子和物种多样性分别解释了 ANPP 变化的 3.98%、7.05%、3.77%和 0.43%。

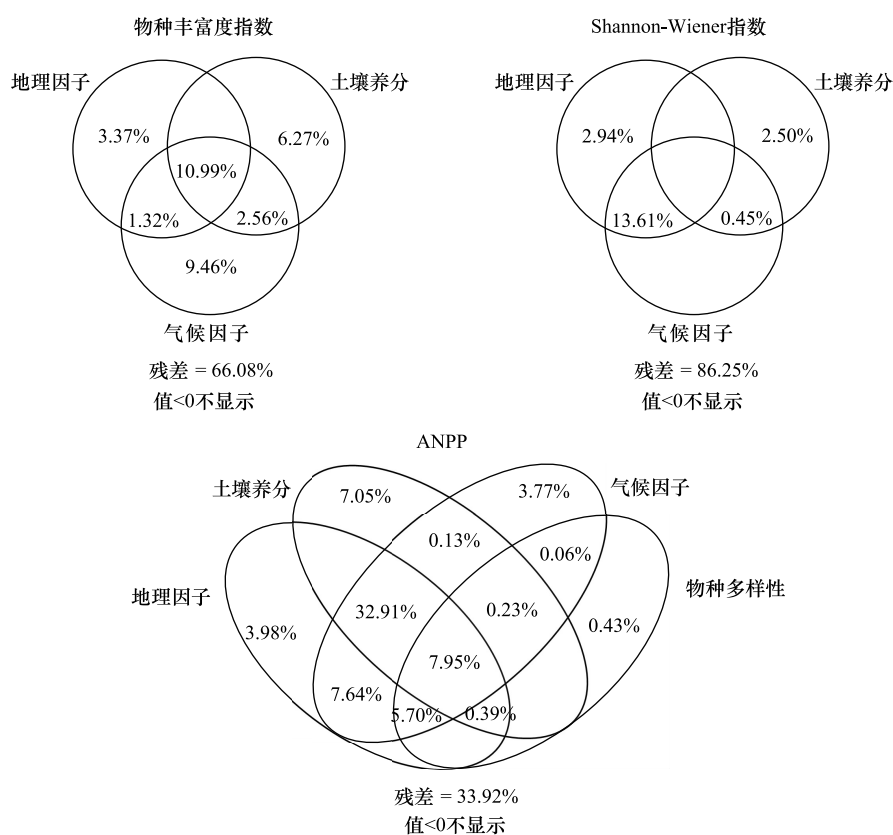


图 5 环境因子对物种多样性和生产力的方差分解结果

Fig.5 Variation partitioning analysis results of environmental factors on species diversity and productivity

2.5 环境因子对物种多样性和生产力的直接和间接影响

基于方差分解探究了不同环境因子对物种多样性以及环境因子和物种多样性对生产力变化的相对贡献,但是不同因子对物种多样性和生产力的作用路径仍不清楚。因此,进一步利用结构方程模型探究不同影响因子之间的相互关系及影响程度,更加全面地揭示不同环境因子对物种多样性和生产力的影响机制。考虑到物种丰富度指数和 Shannon-Wiener 指数分别参与模型构建时对结果影响不大,故用物种多样性综合表示物种丰富度指数和 Shannon-Wiener 指数的作用。

结构方程模型结果如图 6 所示,地理因子通过气候因子对物种多样性有显著的间接影响,路径系数为 -0.38 ($P < 0.001$) (表 2),土壤养分虽能直接影响物种多样性,但其反映作用大小的路径系数并未通过显著性检验 ($P > 0.05$),而气候因子能对物种多样性产生显著的直接的影响,其路径系数为 0.41 ($P < 0.001$)。地理因子

通过气候因子对 ANPP 产生显著的间接影响,路径系数为 $-0.56(P<0.001)$ (表 3),而土壤养分和气候因子则直接对 ANPP 产生显著的影响,其路径系数分别为 0.19 ($P<0.05$)和 0.61($P<0.001$)。综上所述,地理因子通过影响气候因子间接影响物种多样性和 ANPP,土壤养分对物种多样性的影响并不显著,但能直接且显著地影响 ANPP,而气候因子能够直接影响物种多样性和 ANPP,是植被物种多样性和生产力变化的重要影响因素。

3 讨论和结论

3.1 物种多样性和生产力的关系

基于野外样带调查发现,西藏高寒草地物种多样性和生产力之间呈现显著的正相关关系(图 3),这与已有研究结论一致^[60–61]。生态位互补效应可以解释二者的正相关作用,即由于物种的不同,其对资源的需求存在一定差异,物种多样性增加能够通过物种冗余和功能互补更好地适应环境,优化生态系统功能,从而维持较高的草地生产力^[62]。除此之外,空白生态位的占有与利用以及种间正相互作用也能解释物种多样性和生产力的线性正相关关系^[63]。

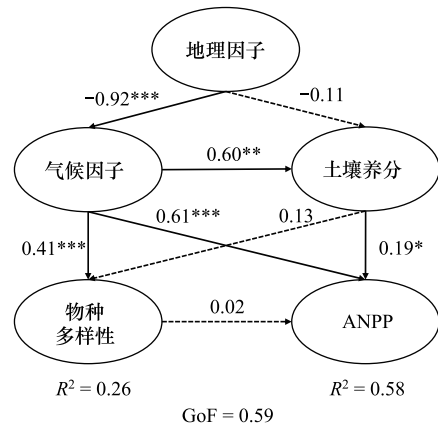


图 6 环境因子对物种多样性和 ANPP 影响的结构方程模型
Fig.6 Structural equation model of the effect of environmental factors on species diversity and ANPP

实线和虚线分别表示显著和不显著的路径,箭头上的数字表示标准化的路径系数, R^2 值表示模型所解释的变化比例,GoF 表示模型拟合优度;*表示 $P<0.05$; **表示 $P<0.01$; ***表示 $P<0.001$

表 2 环境因子对物种多样性的影响路径

Table 2 Effect paths of environmental factors on species diversity

因子 Factor	影响路径 Effect paths to species diversity	影响 Effect
地理因子 Geographic factors	间接影响 地理因子→气候因子→物种多样性	-0.38 ***
	间接影响 地理因子→气候因子→土壤养分→物种多样性	-0.07
	间接影响 地理因子→土壤养分→物种多样性	-0.01
气候因子 Climatic factors	直接影响 气候因子→物种多样性	0.41 ***
	间接影响 气候因子→土壤养分→物种多样性	0.08
土壤养分 Soil nutrient	直接影响 土壤养分→物种多样性	0.13

*表示 $P<0.05$; **表示 $P<0.01$; ***表示 $P<0.001$

表 3 环境因子和物种多样性对 ANPP 的影响路径

Table 3 Effect paths of environmental factors and species diversity on ANPP

因子 Factor	影响路径 Effect paths to ANPP	影响 Effect
地理因子 Geographic factors	间接影响 地理因子→气候因子→ANPP	-0.56 ***
	间接影响 地理因子→气候因子→土壤养分→ANPP	-0.10 *
	间接影响 地理因子→土壤养分→ANPP	-0.02
气候因子 Climatic factors	直接影响 气候因子→ANPP	0.61 ***
	间接影响 气候因子→土壤养分→ANPP	0.11
土壤养分 Soil nutrient	直接影响 土壤养分→ANPP	0.19 *
物种多样性 Species diversity	直接影响 物种多样性→ANPP	0.02

*表示 $P<0.05$; **表示 $P<0.01$; ***表示 $P<0.001$

3.2 环境因子对物种多样性和生产力的影响

西藏高寒草地物种丰富度指数与经度呈现显著正相关,Shannon-Wiener 指数和 ANPP 与海拔和纬度呈显著负相关关系(图 4)。地理因子与区域的水热资源和土壤养分分布有着密切关系^[64],通常地理因子主要是

通过影响其他环境因子的变化,比如温度、水分等影响物种多样性和植被生产力,与已有研究结论一致^[18,65],本研究发现地理因子影响了西藏高寒草地的土壤养分和气候因子,进而导致了物种多样性和生产力的变化(图6)。

土壤可为植物生长提供营养元素,从而促进植物更好的生长^[66]。西藏高寒草地物种丰富度指数与土壤有效氮和土壤有效磷呈现显著的正相关,ANPP 主要受土壤有效氮和土壤有效钾的调控,而土壤养分对 Shannon-Wiener 指数的影响并不是很大(图4)。在草地生态系统中,氮是限制植物生长的重要元素,适当的氮素添加有利于提高土壤有效 N 含量并被植被吸收,从而显著提高植物生产力^[29]。但土壤养分对物种多样性的影响较为复杂,比如 N 的添加有利于羊草等资源获取型物种的快速生长,而抑制了光竞争力较弱和不耐酸的物种的生存^[67],从而使得物种多样性表现出增加^[22]或减少^[23]。当然,除土壤养分,土壤温湿度和 pH 也会对植被生长产生影响。对于高寒地区,适宜的土壤增温可延缓土壤冻结和加快土壤解冻,在一定程度上延长了植物的生长期,并有利于土壤微生物的繁殖,促进植物吸收更多营养,进而增加生物量的积累^[68]。土壤 pH 值是土壤不同化学性质的综合体现,pH 值的变化会改变土壤的理化性质和生物学过程,影响植被的生长发育,同时 pH 值的改变还会导致有害物质的产生,影响土壤养分的有效性,改变土壤肥力,进一步导致物种多样性和生产力的变化^[18]。未来可进一步加强土壤温湿度和 pH 对物种多样性和生产力的影响研究。

物种多样性和生产力与气候因子密切相关,大尺度上水热因子的变化是导致陆地生态系统植被变化的重要原因。西藏高寒草地物种丰富度指数与年降水量呈显著的正相关,而 Shannon-Wiener 指数与年均温度呈显著正相关,ANPP 则与年均温度和年降水量均呈显著的正相关(图4),说明气候因子在决定高寒草地植物群落特征方面具有重要作用,这与已有的研究结果一致^[36-37]。这可能是由于在研究区内,降水与气温呈显著的正相关关系。降水和气温的增加,一方面,提供了草地生长所需的水热资源^[69],另一方面,加速了土壤有效养分的溶解和流动,提高了草地对养分的吸收效率^[70],进而引起草地物种多样性和生产力的增加。相比于地理和土壤因子,气候因素对物种多样性和生产力的影响更大,可认为,气候因子是主导西藏高寒草地物种多样性和生产力变化的影响因子(图6)。

值得注意的是,通常植被对降水的响应存在一定的滞后性,前期降水的多寡也将对植被的生长发育产生影响。除降水量外,降水格局的变化也会影响植被的生长发育,从而影响物种多样性和生产力的变化,Swemmer 等^[71]研究发现,对于半干旱草地而言,生长季内的降雨次数和单次降水量对地上植被生产力的影响远大于总降水量。尤其是全球变暖背景下,极端事件增加,由于草地生态系统的脆弱性和对气候变化的敏感性,高温、干旱等极端气候频发可通过影响植被的生理过程,从而导致草地生产力的下降^[72-73]。另外,光照是植被生命活动的能量来源,光照通过资源限制、改变种间关系和更新限制等方式调节植被群落的物种组成,从而影响物种多样性和植被生产力^[74]。而以上这些,本研究中都未涉及,这可能在一定程度上解释了方差分解和结构方程模型的贡献率相对较低的原因。未来随着研究的深入,应该关注植物生理特性和环境因子相互作用的影响,这对更好解释物种多样性和生产力变化具有重要意义。同时,有必要开展长时间序列、标准统一、覆盖更大区域的试验研究,以丰富对区域尺度物种多样性和生产力及其关系的准确理解。

参考文献 (References):

- [1] 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.
- [2] 李想, 于红博, 刘月璇, 常帅. 锡林郭勒不同草原类型群落生物量及多样性研究. 草地学报, 2022, 30(1): 196-204.
- [3] Bellard C, Bertelsmeier C, Leadley P, Thuiller W, Courchamp F. Impacts of climate change on the future of biodiversity. *Ecology Letters*, 2012, 15(4): 365-377.
- [4] Yang Y S. The impacts of global environmental changes on typical ecosystems: status, challenges and trends. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, 37(1): 1-11.
- [5] 贺金生, 方精云, 马克平, 黄建辉. 生物多样性与生态系统生产力: 为什么野外观测和受控实验结果不一致?. 植物生态学报, 2003, 27(6): 835-843.
- [6] Whittaker R J. Meta-analyses and mega-mistakes: calling time on meta-analysis of the species richness-productivity relationship. *Ecology*, 2010, 91(9): 2522-2533.

- [7] 潘晓婷, 叶茂, 曹攀琦, 贺清智, 张凯丽. 阿尔泰山布尔津林区不同草地类型物种和生产力关系及随海拔变化特征. 草业科学, 2023, 40(3): 627-637.
- [8] 刘万弟, 李小伟, 黄文广, 马惠成, 马红英, 王文晓. 宁夏草原针茅属植物群落物种多样性和生产力格局及影响因素研究. 草业学报, 2021, 30(1): 12-23.
- [9] 马文静, 张庆, 牛建明, 康萨如拉, 刘朋涛, 何欣, 杨艳, 张艳楠, 郭建国. 物种多样性和功能群多样性与生态系统生产力的关系——以内蒙古短花针茅草原为例. 植物生态学报, 2013, 37(7): 620-630.
- [10] 杜国祯, 覃光莲, 李自珍, 刘正恒, 董高生. 高寒草甸植物群落中物种丰富度与生产力的关系研究. 植物生态学报, 2003, 27(1): 125-132.
- [11] 周华坤, 赵新全, 温军, 陈哲, 姚步青, 杨元武, 徐维新, 段吉闯. 黄河源区高寒草原的植被退化与土壤退化特征. 草业学报, 2012, 21(5): 1-11.
- [12] 郭铁瑞, 赵哈林, 赵学勇, 左小安, 云建英. 科尔沁沙质草地物种多样性与生产力的关系. 干旱区研究, 2007, 24(2): 198-203.
- [13] 王增如, 王成, 董晓红, 高丙民. 环境因子影响下疏勒河上游高寒草甸物种丰富度与生物量间的关系. 冰川冻土, 2016, 38(6): 1710-1717.
- [14] 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.
- [15] 雷石龙, 廖李容, 王杰, 张路, 叶振城, 刘国彬, 张超. 高寒草地植物多样性与 Godron 群落稳定性关系及其环境驱动因素. 草业学报, 2023, 32(3): 1-12.
- [16] 石红霄, 侯向阳, 师尚礼, 吴新宏, 李鹏, 杨婷婷. 高山嵩草草甸初级生产力、多样性与土壤因子的关系. 草业学报, 2015, 24(10): 40-47.
- [17] 贺金生, 陈伟烈. 陆地植物群落物种多样性的梯度变化特征. 生态学报, 1997(1): 93-101.
- [18] 刘冠成, 黄雅曦, 王庆贵, 邢亚娟. 环境因子对植物物种多样性的影响研究进展. 中国农学通报, 2018, 34(13): 83-89.
- [19] 崔夺, 李玉霖, 王新源, 赵学勇, 张铜会. 北方荒漠及荒漠化地区草地地上生物量空间分布特征. 中国沙漠, 2011, 31(4): 868-872.
- [20] 郭建兴, 叶茂, 殷锡凯, 张凯丽. 阿尔泰山两河源草地地上生物量和物种多样性的空间格局. 西北农林科技大学学报: 自然科学版, 2022, 50(12): 87-96.
- [21] 吴红宝, 水宏伟, 胡国铮, 王学霞, 干珠扎布, 严俊, 何世丞, 谢文栋, 高清竹. 海拔对藏北高寒草地物种多样性和生物量的影响. 生态环境学报, 2019, 28(6): 1071-1079.
- [22] 宁志英, 李玉霖, 杨红玲, 张子谦, 张建鹏. 沙化草地土壤碳氮磷化学计量特征及其对植被生产力和多样性的影响. 生态学报, 2019, 39(10): 3537-3546.
- [23] 常继方. 氮磷添加对呼伦贝尔草地植物群落物种多样性与稳定性的影响[D]. 密山: 黑龙江八一农垦大学, 2020.
- [24] 李长斌, 彭云峰, 赵殿智, 宁伟, 周国英. 降水变化和氮素添加对青藏高原高寒草原群落结构和物种多样性的影响. 水土保持研究, 2016, 23(6): 185-191.
- [25] Guo X X, Zuo X A, Medina-Roldán E, Guo A X, Yue P, Zhao X Y, Qiao J J, Li X Y, Chen M, Wei C Z, Yang T, Ke Y G, Yu Q. Effects of multi-resource addition on grassland plant productivity and biodiversity along a resource gradient. Science of the Total Environment, 2023, 857(Pt 1): 159367.
- [26] 陈丽, 田新民, 任正炜, 董六文, 谢晨笛, 周小龙. 养分添加对天山高寒草地植物多样性和地上生物量的影响. 植物生态学报, 2022, 46(3): 280-289.
- [27] Xu D H, Fang X W, Zhang R Y, Gao T P, Bu H Y, Du G Z. Influences of nitrogen, phosphorus and silicon addition on plant productivity and species richness in an alpine meadow. AoB PLANTS, 2015, 7: plv125.
- [28] 周娟娟, 刘云飞, 王敬龙, 魏巍. 短期养分添加对西藏沼泽化高寒草甸地上生物量、植物多样性和功能性状的影响. 草业学报, 2023, 32(11): 17-29.
- [29] 杨晓霞, 任飞, 周华坤, 贺金生. 青藏高原高寒草甸植物群落生物量对氮、磷添加的响应. 植物生态学报, 2014, 38(2): 159-166.
- [30] 邱波, 罗燕江. 不同施肥梯度对甘南退化高寒草甸生产力和物种多样性的影响. 兰州大学学报, 2004, 40(3): 56-59.
- [31] Yang H J, Wu M Y, Liu W X, Zhang Z, Zhang N L, Wan S Q. Community structure and composition in response to climate change in a temperate steppe. Global Change Biology, 2011, 17(1): 452-465.
- [32] 姜风岩, 位晓婷, 康漪月, 邵新庆. 模拟增温对高寒草甸植物物种多样性与初级生产力的影响. 草地学报, 2019, 27(2): 298-305.
- [33] 何远政, 黄文达, 赵昕, 吕朋, 王怀海. 气候变化对植物多样性的影响研究综述. 中国沙漠, 2021, 41(1): 59-66.
- [34] 武建双, 李晓佳, 沈振西, 张宪洲, 石培礼, 余成群, 王景升, 周宇庭. 藏北高寒草地样带物种多样性沿降水梯度的分布格局. 草业学报, 2012, 21(3): 17-25.
- [35] 李瑞新. 内蒙古草原群落多样性格局及其与生产力的关系——基于物种与功能性状维度[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2017.
- [36] 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.
- [37] 朱桂丽, 李杰, 魏学红, 何念鹏. 青藏高原高寒草地植被生产力与生物多样性的经度格局. 自然资源学报, 2017, 32(2): 210-222.
- [38] 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.
- [39] 蒋丽, 祝廷成, 马略耕, 石连旋, 侯文娟, 郭继勋. 松嫩草地碳和水通量对全球变化的响应. 科技导报, 2011, 29(6): 35-42.
- [40] 焦翠翠, 于贵瑞, 何念鹏, 马安娜, 葛剑平, 胡中民. 欧亚大陆草原地上生物量的空间格局及其与环境因子的关系. 地理学报, 2016, 71(5): 781-796.
- [41] Sun J, Cheng G W, Li W P. Meta-analysis of relationships between environmental factors and aboveground biomass in the alpine grassland on the

- Tibetan Plateau. *Biogeosciences*, 2013, 10(3): 1707-1715.
- [42] 姜基春, 王国强, 郭宁, 焦峰. 黄土高原 4 种植被带草本群落特征及其对降水变化的响应. *西北植物学报*, 2019, 39(10): 1861-1867.
- [43] 凡晚晴, 吴华, 樊风雷. 近 20 年来西藏地区 NPP 时空变化及影响因素. *水土保持通报*, 2022, 42(6): 378-386.
- [44] 巴桑参木决, 温仲明, 刘洋洋, 周荣磊, 任涵玉, 林子琦, 张志新, 王亦波, 张格语. 西藏草地净初级生产力的时空格局演变及其驱动力机制分析. *草地学报*, 2022, 30(4): 778-789.
- [45] 段敏杰, 干珠扎布, 郭佳, 高清竹, 万运帆. 施肥对藏北高寒草地植物多样性及生产力的影响. *西北农业学报*, 2016, 25(11): 1696-1703.
- [46] 孙岩, 何明珠, 王立. 降水控制对荒漠植物群落物种多样性和生物量的影响. *生态学报*, 2018, 38(7): 2425-2433.
- [47] 宋柯馨, 蒋馥根, 胡宗达, 吕云兵, 龙依, 邓目丽, 陈松, 孙华. 西藏自治区草地地上生物量遥感反演研究. *生态学报*, 2023, 43(13): 5600-5613.
- [48] 高小源, 鲁旭阳. 休牧对西藏高寒草原和高寒草甸植被与土壤特征的影响. *草业科学*, 2020, 37(3): 486-496.
- [49] 孙小丽, 康萨如拉, 张庆, 常昌明, 马文静, 牛建明. 荒漠草原物种多样性、生产力与气候因子和土壤养分之间关系的研究. *草业学报*, 2015, 24(12): 10-19.
- [50] Wu J S, Li M, Sebastian Fiedler, Ma W L, Wang X T, Fiedler S, Ma W L, Wang X T, Zhang X Z, Tietjen B. Impacts of grazing exclusion on productivity partitioning along regional plant diversity and climatic gradients in Tibetan alpine grasslands. *Journal of Environmental Management*, 2019, 231: 635-645.
- [51] 牛钰杰, 杨思维, 王贵珍, 刘丽, 花立民. 放牧干扰下高寒草甸物种多样性指数评价与选择. *应用生态学报*, 2017, 28(6): 1824-1832.
- [52] 李江文, 何邦印, 张晓曦, 回虹燕, 李彩, 韩国栋. 荒漠草原异常降水对不同载畜率植物群落物种组成及多样性的影响. *生态学报*, 2023, 43(15): 6433-6442.
- [53] González-Hernández M, Mouronte V, Romero R, Rigueiro-Rodríguez A, Mosquera-Losada M. Plant diversity and botanical composition in an Atlantic heather-gorse dominated understory after horse grazing suspension: Comparison of a continuous and rotational management. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 23 (prepublish): e01134.
- [54] 李紫晶. 蒙古高原草原与旱生灌丛生态系统生物多样性与生产力关系研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2020.
- [55] 杨元合, 饶胜, 胡会峰, 陈安平, 吉成均, 朱彪, 左闻韵, 李轩然, 沈海花, 王志恒, 唐艳鸿, 方精云. 青藏高原高寒草地植物物种丰富度及其与环境因子和生物量的关系. *生物多样性*, 2004, 12(1): 200-205.
- [56] Wu J S, Zhang X Z, Shen Z X, Shi P L, Yu C Q, Song M H, Li X J. Species Richness and Diversity of Alpine Grasslands on the Northern Tibetan Plateau: Effects of Grazing Exclusion and Growing Season Precipitation. *Journal of Resources and Ecology*, 2012, 3(3): 236-242.
- [57] 熊定鹏, 赵广帅, 武建双, 石培礼, 张宪洲. 羌塘高寒草地物种多样性与生态系统多功能关系格局. *生态学报*, 2016, 36(11): 3362-3371.
- [58] 赵丽娅, 高丹丹, 熊炳桥, 陈涛, 李艳蕾, 李锋瑞. 科尔沁沙地恢复演替进程中群落物种多样性与地上生物量的关系. *生态学报*, 2017, 37(12): 4108-4117.
- [59] 张锦涛, 赵峰侠, 陈俊合, 李洋, 孙建. 青藏高原不同类型高寒草地物种多样性与生物量的关系及影响要素. *草业科学*, 2023, 40(3): 616-626.
- [60] Bai Y F, Wu J G, Pan Q M, Huang J H, Wang Q B, Li F S, Buyantuyev A, Han X G. Positive linear relationship between productivity and diversity: evidence from the Eurasian Steppe. *Journal of Applied Ecology*, 2007, 44(5): 1023-1034.
- [61] 公婷婷, 冯金朝, 薛达元, 马帅, 石莎, 冯亚磊, 李昱娟. 呼伦贝尔草原群落生产力与物种多样性关系分析. *云南大学学报: 自然科学版*, 2015, 37(6): 922-929.
- [62] 郭梦昭, 高露双, 范春雨. 物种多样性与生产力研究进展. *世界林业研究*, 2019, 32(3): 18-23.
- [63] 蒋斌. 环境变化对生物多样性与生产力关系的影响[D]. 广州: 中山大学, 2016.
- [64] Liu Z G, Chen Z, Yu G R, Yang M, Zhang W K, Zhang T Y, Han L. Ecosystem carbon use efficiency in ecologically vulnerable areas in China: Variation and influencing factors. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 1062055.
- [65] Zhang T Y, Yu G R, Chen Z, Hu Z M, Jiao C C, Yang M, Fu Z, Zhang W K, Han L, Fan M M, Zhang R Y, Sun Z Y, Gao Y N, Li W H. Patterns and controls of vegetation productivity and precipitation-use efficiency across Eurasian grasslands. *Science of the Total Environment*, 2020, 741: 140204.
- [66] 崔梦莹, 周荣磊, 郑诚, 魏嘉琪, 万锦枫, 赵一帆, 温仲明. 黄土丘陵区草地上生物量及土壤水分养分对微地形变化的响应. *水土保持研究*, 2023, 31(1): 1-9.
- [67] 王玉冰, 孙毅寒, 丁威, 张恩涛, 李文怀, 迟永刚, 郑淑霞. 长期氮添加对典型草原植物多样性与初级生产力的影响及途径. *植物生态学报*, 2020, 44(1): 22-32.
- [68] 贾文雄, 陈京华, 张禹舜, 曹文侠. 祁连山北坡草地植物群落特征与土壤水热因子的关系. *生态学杂志*, 2016, 35(3): 661-667.
- [69] Wu Z T, Dijkstra P, Koch G W, Peñuelas J, Hungate B A. Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis of experimental manipulation. *Global Change Biology*, 2011, 17(2): 927-942.
- [70] 杜忠毓, 安慧, 文志林, 王波, 张馨文. 荒漠草原植物群落结构及其稳定性对增水和增氮的响应. *生态学报*, 2021, 41(6): 2359-2371.
- [71] Swemmer A M, Knapp A K, Snymen H A. Intra-seasonal precipitation patterns and above-ground productivity in three perennial grasslands. *Journal of Ecology*, 2007, 95(4): 780-788.
- [72] 栗文瀚. 气候变化对中国主要草地生产力和土壤有机碳影响的模拟研究[D]. 北京: 中国农业科学院, 2018.
- [73] 张彬, 朱建军, 刘华民, 潘庆民. 极端降水和极端干旱事件对草原生态系统的影响. *植物生态学报*, 2014, 38(9): 1008-1018.
- [74] 赵慧颖. 呼伦贝尔市天然牧草生物量与气候条件的定量关系. *内蒙古气象*, 2006(4): 30-32.