

典型高寒植物生长繁殖特征对模拟气候变化的短期响应*

李英年^{1,4*} 薛晓娟^{1,2} 王建雷^{1,2} 朱志红³ 张法伟¹ 李婧梅^{1,2} 汪诗平¹ 周华坤¹

(¹中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001; ²中国科学院研究生院, 北京 100039; ³陕西师范大学, 西安 710062;

⁴中国科学院高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001)

摘要 高寒植物的生长繁殖策略对气候变化的响应十分敏感但研究较少。在青藏高原东北的祁连山南麓坡地,于2007年沿3200~3800 m海拔进行了植被的等距双向移栽实验并研究了典型高寒植物的生长繁殖策略对模拟气候变化的响应。结果表明,移栽样线年平均气温随海拔升高的递减率为0.51 °C/100m。高寒植物移栽到高海拔后,其株高、基叶数、最大(小)叶面积等生长性状指标均发生显著变化,呈现出在3400 m海拔处最高,其余3海拔处较低的趋势;而生殖枝数、花数和有性繁殖投入等生殖策略的响应则不明显,但具有随海拔升高而降低,最后在3800 m处升高的变化。结果印证了气候变化对高寒植物生长性状的影响比生殖策略快速的假说。

关键词 双向移栽试验;模拟气候变化;高寒植物;生长繁殖特征

中图分类号 Q142, Q948 **文献标识码** A **文章编号** 1000 - 4890(2010)4 - 0624 - 06

Short-term responses of typical alpine plant species growth and reproductive characteristics to simulated climate change. LI Ying-nian^{1,4}, XUE Xiao-juan^{1,2}, WANG Jian-lei^{1,2}, ZHU Zhi-hong³, ZHANG Fa-wei¹, LI Jing-mei^{1,2}, WANG Shi-ping¹, ZHOU Hua-kun¹ (¹Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; ²Graduate University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; ³College of Life Science, Shannxi Normal University, Xi'an 710062, China; ⁴Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 29(4): 624 - 629.

Abstract: Alpine plant species are very sensitive to the climate change in their growth and reproductive characteristics, but few studies are made on it. In this paper, a reciprocal transplanted experiment was conducted along an altitude gradient from 3200 m to 3800 m at the south slope of Qilian Mountains in the northeast of Qinghai-Tibetan Plateau, aimed to understand the responses of typical alpine plant species growth and reproductive characteristics to simulated climate change. With the increase of the altitude, the mean annual air temperature decreased at a rate of 0.51 °C/100 m, and the plant height, base leaf number, and maximum (minimum) leaf area had the peak values at 3400 m but lowered at other three altitudes. The responses of reproductive strategies such as reproductive branch number, flower number, and reproductive input were not obvious, but had a decreasing trend with increasing altitude. The results confirmed the hypothesis that climate change had more obvious effects on plant growth than on its reproductive characteristics.

Key words: reciprocal transplanted experiment; simulated climate change; alpine plant; growth and reproductive characteristics

*中国科学院西部行动计划项目(KZCX2-XB2-06-01)、国家自然科学基金项目(30671490, 30700563)、中日合作“温暖化影响的早期监测网络系统建设”项目、中国科学院西北高原生物研究所百人计划项目、国家重点基础研究发展计划项目(2009CB421102)和中国科学院“十二五”预研重要方向资助项目(KSCX2-YW-Z-1020-02)。

**通讯作者 E-mail: ynli@nwipb.ac.cn

收稿日期: 2009-10-27 接受日期: 2010-01-12

全球变化是当今生态学研究热点之一,而陆地生态系统的结构和功能对气候变化的响应是研究的重点(Walther *et al*, 2002)。高海拔、高纬度地带的高寒陆地生态系统对全球变化最为敏感(Grabherr *et al*, 1994; Walker *et al*, 2006),是生态学家关注的焦点,并取得了研究成果(Melillo *et al*, 1993; Zhang & Welker, 1996; Wookey *et al*, 2009)。在高原和高山极端环境影响下所形成的高寒草甸生态系统极其脆弱,对人类干扰和气候变化十分敏感,因而具有一定的预警能力。高寒草甸是广布于青藏高原上的主要植被类型,约占青藏高原草场面积的50%,该区域降水相对丰富,温度较低,气候多呈湿润或半湿润状况,植物进化出独特的生长繁殖策略(周兴民等, 1987)。

高寒植物对气候微小变化的响应十分敏感(Theurillat & Guisan, 2000, 2001; Klanderud *et al*, 2004; Walther *et al*, 2004; Rammig *et al*, 2009)。有研究发现,植被带的迁移(Walther *et al*, 2004),物种优势区的上升(Theurillat & Guisan, 2000, 2001),物种之间的交互作用和多样性的波动(Klanderud *et al*, 2004; Klein *et al*, 2004; Rammig *et al*, 2009),物候与生长期的改变(Wookey *et al*, 2009)等具有相似或相异的现象。但以上大部分结论是多基于数学模拟或开顶室温室,难以获取生态系统全部而真实的响应信息。双向移栽实验由于对样地的扰动较少,是研究气候变化对生态系统影响的较好方法之一(Ineson, 1998; Hart, 2006)。在青藏高原东北隅祁连山南麓坡地,选择从山体稀疏植被带(3800 m)到平缓滩地(3200 m)自然的温度变化梯度为实验平台,在稀疏高寒植被(3800 m)、杂草草甸(3600 m)、灌丛草甸(3400 m)和嵩草草甸(3200 m)之间进行植被+土壤的整体双向移地实验,通过调查几种典型植物的生长繁殖策略,探讨高寒植物对模拟增温(降温)的响应,为预测全球气候变化对高寒草甸植被的影响以及高寒草甸的响应提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站(海北站)进行。海北站位于青藏高原东北隅祁连山北支冷龙岭东段南麓坡地的大通河河谷西段,隶属青海省海北藏族自治州门源回族自治县,地理坐标为 37°29' N—37°45' N, 101°12' E—101°23'

E。该区高原大陆性气候明显,东南季风及西南季风微弱。海拔高,气温低,无四季之分,仅有冷暖二季之别,干湿季分明;地区年平均气温 -1.7℃;年平均降水量 560 mm (李英年等, 2004)。

海北站地区植被类型较为丰富,主要有金露梅(*Potentilla fruticosa*)灌丛,矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸,小嵩草(*K. pygmaea*)草原化草甸和藏嵩草(*K. tibetica*)沼泽化草甸等(杨福国, 1982;周兴民和李健华, 1982;杨时海等, 2006)。本实验设在自海北站(3200 m)附近至海拔 4300 m的山顶(距海北站直线距离约 9 km)范围内。随海拔升高,植物种数减少,群落优势种及主要物种的优势度发生明显变化,可将移栽样地划分为 4种植被类型。海拔 3200 m处嵩草草甸的群落优势种为矮嵩草,主要植物种为异针茅(*Stipa aliena*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)和早熟禾(*Poa* sp.)等;海拔 3400 m处为金露梅灌丛草甸,优势种为金露梅,主要植物为垂穗披碱草、异针茅、青藏苔草(*Carex moorcroftii*)、早熟禾等;海拔 3600 m处杂草草甸群落的优势种为苔草,其他主要植物为矮嵩草和异针茅等;海拔 3800 m处稀疏植被无明显的群落优势种,多为裸露地表,常见种为苔草、异针茅、早熟禾、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)和矮嵩草等。海拔 3900 m以上基本为高山流石坡,植被稀疏,多分布点地梅(*Androsace* sp.)等高山冰雪带植物,土层极薄。在 3200 m处的土壤类型为草毡寒冻锥形土,其余均为暗沃寒冻锥形土(周兴民等, 2001)。

1.2 样地设置

以海拔每升高 200 m为一梯度,建立 8 m ×40 m样地,共 7个(山顶 4300 m增设 1个)。每样地架设简易微气象自动观测仪,观测项目包括 10 cm、20 cm、50 cm的土壤温度和湿度,地面以上 1.5 m高处的空气温度和湿度。观测始于 2006年 7月底,每 0.5 h记录 1次数据。

2007年 5月,在 3200~3800 m的 4个样地,按主要植被类型进行样地间的双向移地试验,即将 4处不同海拔的植被和土体按长 1 m、宽 1 m、厚 0.3~0.4 m挖掘,移栽到其他 3海拔处,每种植被类型 3个重复。为了消除移地挖掘对植被生长的影响,将 4海拔处的植被类型进行了相同的挖掘并放回原处。

1.3 取样方法

2008年 8月在植物生长旺盛期对移地样方内

普遍存在的典型植物的生长状况进行调查。每样方同种植物测定 3 株。由于样方设置的随机性,几种典型植物并非在所有样方中都存在。根据植物生活型的不同,调查指标也有所不同。美丽凤毛菊 (*Saussurea superba*) 只在 3200 m 移地到各个海拔高度样方内存在,调查了株高、最大和最小叶长及叶宽、花数和基叶数;麻花苳 (*Gentian straminea*) 仅在 3200 m 移到各海拔高度的样方内存在,调查了其株高、最大和最小叶长及叶宽、基叶数、花数和分枝数;垂穗披碱草仅在 3200、3400 m 海拔高度样方内存在,调查株高、营养枝数和生殖枝数;矮嵩草在各移地样方内都存在,调查了叶丛高、茎高、营养枝数和生殖枝数。将几种典型植物整株挖出,洗净,分为非克隆繁殖器官(花、花轴或花茎和果实)和克隆繁殖器官(除花、花轴或花茎和果实以外的营养茎、叶、根茎、根系)两部分,置于 65 °C 恒温下烘 24 h,称量(0.0001 g)。以非克隆繁殖器官生物量占植株总干重的比例计算有性繁殖投入(Bergamini & Peintinger, 2002)。以最大(最小)叶长与叶宽的乘积近似表示最大(小)叶面积。叶面积测定采用 Li-3000A 测定。

1.4 数据处理

采用 SPSS 16.0 (SPSS Inc, USA) 的 One-Way ANOVA 模块进行单因素方差分析,比较所测性状在海拔间的差异,多重比较分析采用 LSD 进行。

2 结果与分析

2.1 温度要素沿海拔高度的变化

祁连山东段南麓气温随海拔升高逐渐降低。从 3200 ~ 4400 m 气温递减,并与海拔高度呈显著的负相关关系(图 1)。年平均气温从 3200 m (-0.43 °C) 到 4400 m (-6.15 °C) 共下降 5.72 °C,其随海拔升高的递减率为 0.51 °C/100 m。气温随海拔升高下降的速率因季节有所不同,如 1 月份平均气温

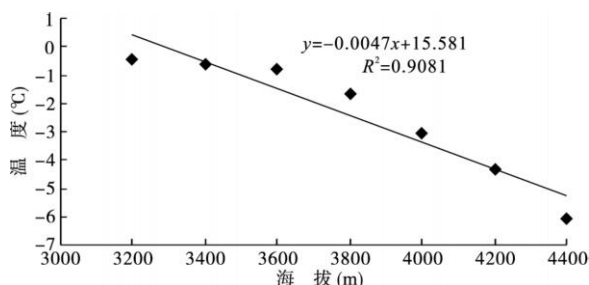


图 1 祁连山东段南麓年平均气温随海拔高度的变化

Fig 1 Changes of the annual average temperature along the elevation on the southern slope of Qilian Mountains

递减率约为 0.26 °C/100 m, 4 月为 0.75 °C/100 m, 7 月为 0.42 °C/100 m, 表现出春季高, 夏季次低, 冬季最低的趋势, 这与冬季大气层结构稳定, 易形成逆温有关。从图 1 可见, 年平均气温在随海拔升高而降低的过程中, 在 3200 ~ 3600 m 下降缓慢, 从 3600 ~ 4300 m 气温下降迅速, 说明在 3200 ~ 3600 m 存在较强的逆温层。

2.2 典型高寒植物的营养生长特征对气候变化的响应

2.2.1 美丽凤毛菊和麻花苳的营养生长状况 由表 1 可知, 从 3200 m 移地到同海拔及更高海拔的美丽凤毛菊在株高、最大和最小叶面积特性上存在显著差异, 而基叶数在不同海拔间无差异。株高在海拔间的变化为: 3400 m > 3200 m > 3600 m > 3800 m, 到 3800 m 时, 株高仅为 3400 m 的 35%; 最大叶面积在 3800 m 处显著小于其他 3 个海拔, 且仅为 3400 m 处的 49%, 其他海拔间无显著差异; 最小叶面积在 3400 m 处显著高于其他海拔, 3800 m 处的最小叶面积值最低, 仅为 3400 m 处的 27%, 最小叶面积在 3200、3600 和 3800 m 之间无差异。这些结果说明美丽凤毛菊的生长对模拟气候变化的短期响应较为敏感, 尤其是植株高度和最小叶面积。而株高、最大和最小叶面积特性的变化趋势表明美丽凤毛菊在 3400 m 处生长最好。

麻花苳对模拟气候变化的响应和美丽凤毛菊有所不同(表 1)。从 3200 m 移往各海拔麻花苳的株高、最大叶面积在同高度(3200 m)平移时最大。最小叶面积和基叶数在 4 个海拔高度之间差异均不显著; 株高随海拔增加而降低, 至 3600 ~ 3800 m 时无显著差异; 最大叶面积在 3200 m 处与其他海拔之间差异显著, 而其他 3 个海拔间差异不显著。表明麻花苳的植株高度和最大叶面积对气候因子短期变化最为敏感, 而其他 2 项指标则无甚变化。

2.2.2 垂穗披碱草和矮嵩草的营养生长状况 由表 2 可知, 移地后垂穗披碱草株高随海拔的变化趋势与美丽凤毛菊等是一致的, 即在 3400 m 最高, 其余海拔处的差异则随植被原生地的不同而有所差异。嵩草草甸的垂穗披碱草在 3200 m 处植株高度显著高于其移栽至 3600 和 3800 m 处。而灌丛草甸内垂穗披碱草在 3200、3600 和 3800 m 则无显著差异。

矮嵩草株高的变化较为复杂。除从海拔 3400 m 移往各处的矮嵩草株高差异不显著外, 移自

表 1 3200 m 海拔植被移地到 4 个海拔梯度美丽风毛菊和麻花苳的生长状况

Tab 1 Growth status of *Saussurea superba* and *Gentian straminea* along four altitude gradient translocated from 3200 m

植物种	海拔 (m)	高度 (cm)	基叶数 (个)	最大叶面积 (cm ²)	最小叶面积 (cm ²)
美丽风毛菊	3200	7.333 ±0.516 b	7.000 ±0.471 a	18.497 ±1.891 a	4.924 ±0.697 c
	3400	8.956 ±0.528 a	6.556 ±0.530 a	24.543 ±3.046 a	10.877 ±1.711 a
	3600	5.144 ±0.314 c	6.667 ±0.500 a	22.914 ±2.081 a	7.503 ±0.797 bc
	3800	2.567 ±0.348 d	7.889 ±0.920 a	12.073 ±1.581 b	2.999 ±0.610 cd
麻花苳	3200	15.689 ±0.996 a	6.889 ±0.455 a	25.972 ±3.004 a	8.771 ±1.711 a
	3400	13.089 ±1.071 b	6.556 ±0.626 a	14.976 ±2.527 b	7.161 ±0.957 a
	3600	8.989 ±0.822 c	6.556 ±0.556 a	17.170 ±2.195 b	6.229 ±1.442 a
	3800	9.667 ±0.434 c	8.111 ±1.532 a	16.856 ±1.576 b	5.830 ±0.917 a

数据为平均值 ±标准差,同列相同字母表示差异不显著 ($P > 0.05$),不同字母表示差异显著 ($P < 0.05$)。下同。

表 2 不同梯度垂穗披碱草和矮嵩草的植株高度状况对模拟气候的响应

Tab 2 Height status of *Elymus nutans* and *Kobresia humilis* along four altitude gradient from translocated from 3200, 3400, 3600 and 3800 m

植物种	移入地海拔 (m)	移出地海拔 (m)			
		3200	3400	3600	3800
垂穗披碱草	3200	47.100 ±3.922 b	21.000 ±3.150 b	-	-
	3400	59.622 ±3.766 a	46.956 ±4.833 a	-	-
	3600	14.489 ±1.017 c	12.389 ±0.937 b	-	-
	3800	16.111 ±1.568 c	14.217 ±1.869 b	-	-
矮嵩草	3200	11.844 ±1.878 b	6.697 ±1.184 a	8.700 ±1.040 b	6.778 ±0.870 a
	3400	15.733 ±1.191 a	9.200 ±0.968 a	12.889 ±1.196 a	6.411 ±0.799 a
	3600	11.333 ±1.170 b	6.383 ±0.701 a	6.278 ±0.740 b	4.111 ±0.633 b
	3800	8.311 ±1.975 b	7.033 ±0.694 a	6.344 ±0.301 b	5.289 ±0.366 ab

其他海拔的矮嵩草的株高均存在显著差异。从高海拔 (3800 和 3600 m) 移向低海拔 (3200 和 3400 m) 的矮嵩草株高均有增加,但从低海拔移向高海拔时,只有从 3200 m 移至 3400 m 的灌丛群落时株高出现增加,其余均与原移出地的株高无显著差异。同时,尽管从 3400 m 移至其他海拔后株高无统计学差异,但其数值均比原移出地的高度低。

2.3 典型高寒植物有性繁殖投入对气候变化的响应

2.3.1 美丽风毛菊和麻花苳的有性繁殖 由表 3 可知,从 3200 m 移到各个海拔高度的美丽风毛菊的生殖枝数、花数和有性繁殖投入无显著差异。表 3 数据显示,向高海拔移地后,生殖枝数和花数比移出地减少了约 33% ~ 44%,减少不甚显著,可能与采样样本数少有关,有待进一步观测研究。

从 3200 m 移地到各海拔高度的麻花苳的生殖枝数和花数均在原移出地最高,而在移向高海拔生境后显著减少,特别是移至 3400 m 的灌丛群落后,其生殖枝数和花数仅分别相当于原移出地的 9.5% 和 7.2% (表 3)。有性繁殖投入比例在 4 个海拔之间虽未达到显著差异,但在 3200 m 处略大于其他 3 个海拔,而 3400 m 的繁殖投入最小。

表 3 从 3200 m 海拔植被移地到 4 个海拔梯度美丽风毛和麻花苳生殖状况

Tab 3 Reproduction status of *Saussurea superba* and *Gentian straminea* along four altitude gradient translocated from 3200 m

植物种	海拔	生殖枝数	花数	繁殖投入 (%)
美丽风毛菊	3200	1.000 ±0.167 a	1.000 ±0.167 a	44.56 ±2.11 a
	3400	0.556 ±0.176 a	0.556 ±0.176 a	45.51 ±4.19 a
	3600	0.667 ±0.167 a	0.667 ±0.167 a	36.27 ±5.42 a
	3800	0.667 ±0.167 a	0.667 ±0.167 a	41.86 ±13.93 a
麻花苳	3200	2.333 ±0.287 a	12.222 ±4.065 a	49.06 ±1.58 a
	3400	0.222 ±0.150 bc	0.889 ±0.611 b	38.55 ±7.8 a
	3600	0.667 ±0.289 b	3.889 ±2.245 b	44.94 ±10.66 a
	3800	1.333 ±0.408 b	2.556 ±0.956 b	46.06 ±1.23 a

2.3.2 垂穗披碱草 从 3200 m 移至各海拔生境的垂穗披碱草的繁殖投入均高于从 3400 m 移出的,但移地后繁殖投入随海拔的变化趋势是一致的 (图 2)。繁殖投入在 3200 和 3400 m 之间无显著差异,但移向更高海拔后均降低,在 3600 m 时最低。在 3600 m 处垂穗披碱草、矮嵩草的繁殖投入数值没有标准偏差,数值在 3600 m 处最低。

2.3.3 矮嵩草 在 3400、3600 和 3800 m 处移出的样方中,因为具有生殖枝的矮嵩草个体较少 (一般小于 3 株),故无法统计其繁殖投入。从 3200 m 向更高海拔生境移地后,矮嵩草的有性繁殖投入显著

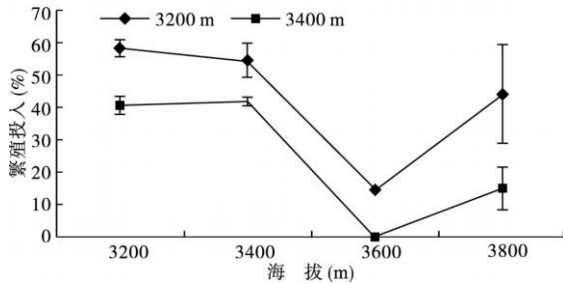


图 2 植被从 3200 和 3400 m 海拔移地到 4 个海拔梯度后垂穗披碱草的繁殖投入状况

Fig 2 Reproductive effort of *Elymus nutans* along four altitude gradient translocated from 3200 and 3400 m

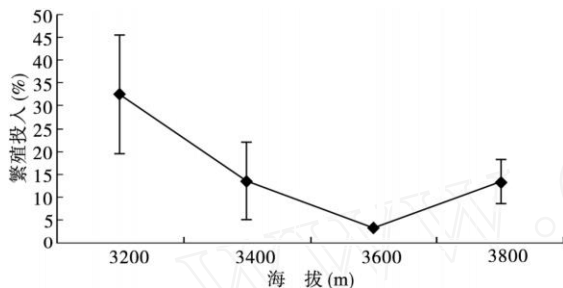


图 3 从 3200 m 海拔植被移地到 4 个海拔梯度矮嵩草的繁殖投入状况

Fig 3 Reproductive effort of *Kobresia humilis* along four altitude gradient translocated from 3200 m

减少 (图 3)。从 3200、3400、3600 和 3800 m 海拔植被移地到其他海拔高度的矮嵩草的有生殖枝和无生殖枝的株丛平均比例分别是 19/17、1/13、5/31 和 0, 即从 3800 m 海拔移地到低海拔的矮嵩草株丛没有生殖枝。说明矮嵩草有性繁殖投入随海拔升高而降低。

3 讨论

表型可塑性是生物适应环境的一种被动表现, 即生物通过改变其形态、生理或发育性状以适应变化环境的能力 (Hiroyuki *et al*, 1996; de Kroon *et al*, 2005), 是生物器官在复杂环境中产生一系列不同的、相对适合的表型的潜能 (de Witt *et al*, 1998)。植物的许多性状都普遍存在可塑性, 如高度、叶展幅、分枝数、叶面积等生长性状以及花数、结实数、种子大小、繁殖分配等生殖性状。这些可塑性性状决定着植物对气候变化的短期响应方式。在一定范围内, 水热状况的改变将逐步影响植物的生长繁殖策略 (Rammig *et al*, 2009)。如本实验中, 几种植物在移向高海拔 (3600 和 3800 m) 后, 由于受低温的影响, 其株高、基叶数和叶面积显著降低而生殖策

略变化较小, 表明高寒植物对气候变化的适应多从生长性状改变开始 (Theurillat & Guisan, 2001)。

高寒植物移栽至 3400m 后表现出较强的生长能力, 可能与研究区山地逆温层的存在有关, 导致植物生长季内积温较高, 而积温则显著影响植物生长 (Theurillat & Guisan, 2001)。高寒生态系统一般为营养限制系统 (Klein *et al*, 2004; Wookey *et al*, 2009), 较高的积温能加速土壤微生物的代谢活动, 从而产生较多的植物可利用营养, 利于植物生长 (Theurillat & Guisan, 2001)。同时, 3400 m 处为金露梅灌丛群落, 较高的灌丛引起较强的光竞争, 致使移入的植物高度和叶面积等生长性状改变, 这种变化与盆栽试验 (薛晓娟等, 2008) 的结果一致。

与生长特性的快速变化相比, 生殖特性对环境变化的响应可能较慢, 并需要更长的时间 (Theurillat & Guisan, 2001; Wookey *et al*, 2009)。本实验中, 移地到各海拔的典型植物在繁殖投入上的变化相对较小, 这与植物对气候适应的优先方式有关 (Guisan & Theurillat, 2000; Walther *et al*, 2009)。尽管如此, 不同植物繁殖特性对移地后气候变化的响应仍有差异, 美丽凤毛菊和麻花苻的有性繁殖投入在不同海拔间无差异, 响应较慢; 而垂穗披碱草和矮嵩草的繁殖投入则随海拔升高而显著降低, 响应较快, 说明丛生型的禾草和莎草可能具有更高的表型可塑性, 这也与后两者属于早花植物有关 (de Witt *et al*, 1998; Klein *et al*, 2004), 对资源的利用策略与莲座状杂类草不同有关。同时也验证了气候变化对高寒植物生长性状的影响比生殖策略快速的假说 (Theurillat & Guisan, 2001; Wookey *et al*, 2009)。

由于高寒生态系统对气候变化的短期和长期响应存在相异行为 (Wookey *et al*, 2009), 本实验虽然是移地后 2 年的初步观测结果, 但在生态系统短期响应上存在一定参考价值。但由于生态系统物种和环境要素乃至利用方式之间存在交互作用 (Theurillat & Guisan, 2001; Klanderud, 2005), 要获得有关高寒草甸植物和群落以及高寒草甸生态系统对气候变化的长期响应的直接证据, 还有待进一步深入研究。

参考文献

- 李英年, 赵新全, 曹广民, 等. 2004. 海北高寒草甸生态系统定位站气候、植被生产力背景的分析. 高原气象, 23 (4): 558 - 566
- 薛晓娟, 李英年, 杜明远, 等. 2008. 祁连山坡地垂直带三种牧草的生长试验. 中国农业气象, 29 (3): 312 - 315.

- 杨福国, 沙渠, 张松林. 1982. 青海高原海北高寒灌丛和高寒草甸初级生产量 // 夏武平. 高寒草甸生态系统. 兰州: 甘肃人民出版社.
- 杨时海, 李英年, 蒲继延, 等. 2006. 三种高寒草甸植被类型植物群落结构及其土壤环境因子研究. *草地学报*, **14** (1): 77 - 83.
- 周兴民, 李健华. 1982. 海北高寒草甸生态系统定位站的主要植被类型及其地理分布规律 // 夏武平. 高寒草甸生态系统. 兰州: 甘肃人民出版社.
- 周兴民, 王质彬, 杜庆. 1987. 青海植被. 西宁: 青海人民出版社.
- 周兴民. 2001. 中国嵩草草甸. 北京: 科学出版社.
- Bergamini A, Peintinger M. 2002. Effects of light and nitrogen on morphological plasticity of the moss *Calliergonella cuspidata*. *Oikos*, **96**: 355 - 363.
- de Kroon H, Huber H, Stuefer JF, et al. 2005. A molecular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, **166**: 73 - 82.
- de Witt TJ, Sih A, Wilson DS. 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**: 77 - 81.
- Graherr G, Gottfried M, Pauli H. 1994. Climate effects on mountain plants. *Nature*, **369**: 448.
- Guisan A, Theurillat JP. 2000. Assessing alpine plant vulnerability to climate change: A modeling perspective. *Integrated Assessment*, **1**: 307 - 320.
- Hart SC. 2006. Potential impacts of climate change on nitrogen transformations and greenhouse gas fluxes in forests: A soil transfer study. *Global Change Biology*, **12**: 1032 - 1046.
- Hirokyu S, Yoshio I, Schoichi K. 1996. Plastic responses to nutrient and light intensity gradients in populations of *Oxalis comiculata* L. (Oxalidaceae). *Plant Species Biology*, **11**: 213 - 223.
- Ineson P, Taylor K, Harrison AF, et al. 1998. Effects of climate change on nitrogen dynamics in upland soils. I. A transplant approach. *Global Change Biology*, **4**: 143 - 152.
- Klanderud K. 2005. Climate change effects on species interactions in an alpine plant community. *Journal of Ecology*, **93**: 127 - 137.
- Klein JA, Harte J, Zhao XQ. 2004. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecology Letters*, **7**: 1170 - 1179.
- Melillo J, McGuire A, Kicklighter D, et al. 1993. Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, **363**: 234 - 240.
- Rammig A, Jonas T, Zimmermann NE, et al. 2009. Changes in alpine plant growth under future climate conditions. *Bio-geosciences Discussions*, **6**: 10817 - 10847.
- Theurillat JP, Guisan A. 2001. Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: A review. *Climatic Change*, **50**: 77 - 109.
- Walker MD, Wahren CH, Hollister RD, et al. 2006. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**: 1342 - 1346.
- Walther GR, Beier S, Burga CA. 2009. Trends in the upward shift of alpine plants. *Journal of Vegetation Science*, **16**: 541 - 548.
- Wookey PA, Aerts R, Bardgett RD, et al. 2009. Ecosystem feedbacks and cascade processes: Understanding their role in the responses of Arctic and alpine ecosystems to environmental change. *Global Change Biology*, **15**: 1153 - 1172.
- Zhang YQ, Welker MJ. 1996. Tibetan alpine tundra response to simulated changes in climate: Aboveground biomass and community responses. *Arctic and Alpine Research*, **128**: 203 - 209.

作者简介 李英年,男,1962年生,研究员,主要从事全球变化生态学研究。E-mail: ynli@mwipb.ac.cn

责任编辑 王伟