

文章编号: 1000-4025 (2006) 12-2533-07 *

模拟增温效应对矮嵩草生长特征的影响

赵建中^{1,2}, 刘伟^{1*}, 周华坤¹, 张毓¹, 于龙^{1,2}, 许庆民^{1,2}

(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)

摘要: 基于国际冻原计划 (ITEX) 模拟增温效应对植物影响的研究方法, 将温棚按从小到大的顺序设为 A、B、C、D、E 5 个梯度水平, 研究了矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 植株的分蘖数、叶片数、高度、生物量以及重要值对温度升高的响应。结果表明: 温度 (地表温度和地温) 随温棚的减小而升高, 最高的 A 温棚内地表温度和地温分别比对照提高 2.35 和 2.13; 分蘖数在 E 温棚中增加最多, 且分别与 B、A 温棚间差异分别达到显著水平和极显著水平, A ~ E 温棚间分蘖数的变化与棚内温度呈负相关, 且与地温呈显著相关; 叶片数的变化趋势与分蘖数一致, A ~ E 温棚间叶片数与温度呈极显著负相关; 叶片高度随温度的增加而升高, A 温棚极显著高于 E 温棚和对照, 处理间叶片高度变化与温度呈极显著正相关; 生物量、重要值与温度呈显著负相关。

关键词: 矮嵩草; 增温效应; 生长特征; 生物量; 重要值

中图分类号: Q945.79 文献标识码: A

Effects of Simulated Greenhouse Effect on Growth Characteristics of *Kobresia humilis*

ZHAO Jian-zhong^{1,2}, LIU Wei^{1*}, ZHOU Hua-kun¹, ZHANG Yu^{1,2}, YU Long^{1,2}, XU Qing-min^{1,2}

(1 Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810001, China; 2 Graduate School of the Chinese Academy of Science, Beijing 100039, China)

Abstract: The method that the International Tundra Experiment (ITEX) adopted to simulate greenhouse effect was adopted to study the responses of *Kobresia humilis* in tiller number, leaf number, plant height, and biomass and importance value to temperature increase by means of the greenhouses that have five sizes that were labeled A, B, C, D and E in the increasing order. It was shown that the temperatures (soil surface temperature and soil temperature) increased as the sizes of the greenhouses increased and Greenhouse A had the highest earth temperature and soil temperature, which were 2.35 and 2.13 higher than those in the control greenhouse, respectively; Greenhouse E had the highest tiller number, and significantly and extremely significantly differed in tiller number from Greenhouses B and E, respectively, and the changes among greenhouses A ~ E appeared negatively correlated with the temperatures in the greenhouses and correlated with the earth temperatures in the greenhouses; the leaf numbers varied in the same manner as the tiller numbers and the changes among greenhouse A ~ E appeared extremely significantly negatively correlated with the temperature in the greenhouses; the leaf height above ground increased as the temperature increased and the leaf height aboveground in Greenhouse A was extremely significantly higher than those in Greenhouse E and control greenhouse, and the change among the treatments appeared extremely significantly correlated with the temperatures in the greenhouses; the biomass, importance values appeared nega-

* 收稿日期: 2006-07-20; 修改稿收到日期: 2006-12-04

基金项目: 国家“十五”重大科技攻关项目 (2001BA606A-02); 中国科学院“西部之光”人才培养计划项目 (cjc050175); 青海省 2005 年重点科技攻关项目 (2005-1v117)

作者简介: 赵建中 (1980 -), 男 (汉族), 硕士研究生。

* 通讯联系人。Correspondence to: LIU Wei. E-mail: liuwei@nwipb.ac.cn

tively correlated with the temperature.

Key words: *Kobresia humilis*; temperature-increasing effect; growth character; biomass; importance value

全球变化与陆地生态系统(GCTE)是全球变化研究的重要内容,而气候变化对陆地生态系统的影响及其反馈是GCTE研究的热点^[1]。根据大气环流模型(GCMs)的预测,21世纪全球温度将升高1.5~4.5^[2],这必将影响植物的生理生态特征,进而对植物个体、群落、生态系统乃至整个生物圈产生巨大影响^[3]。已有的大量证据表明,全球变暖将影响到植被净第一生产力(简称NPP)及其分布格局^[4,5],地表生态系统的结构和功能也会随之发生变化^[6]。目前有关植物对全球变暖响应的研究,大多数是通过研究植物群落对全球变暖的响应进而探讨对植物的影响,而对植物进行定株定量的研究相对较少,对高寒草甸植物种在全球变暖方面的定株定量研究尚未见报道。因此,为了准确认识陆地生态系统对全球变暖的响应,预测陆地生态系统的变化趋势,在不同温度梯度上对植物进行定株定量的研究显得非常必要。

有“中华水塔”之称的青藏高原属于气候变化的敏感区和生态脆弱带,是研究陆地生态系统对气候变化响应机制的理想场所^[7]。从1982~1999年18a的气象数据来看,青藏高原生长季温度平均每年增加0.071,高于全国的0.046^[8]。冻土退化的研究结果也证实了青藏高原气温转暖的事实^[9]。有关研究表明青藏高原草地植被活动在增强,并且植被活动的变化与气候变化(尤其是温度上升)密切相关^[10]。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,对人类干扰和由于温棚效应引起的全球气候变化极其敏感,对这些干扰和变化的响应具有超前性。因此,近年来气候变化对高寒草甸植被的影响,已引起众多科学工作者的广泛关注^[11~13]。已有的研究表明,生态系统动态变化常常与气候变化密不可分,并以优势物种的变化为特征^[14]。

由典型的寒冷中生植物矮嵩草为建群种所组成的植物群落矮嵩草草甸是青藏高原高寒草甸的重要植被类型之一。对矮嵩草的相关研究,在微观上主要集中在矮嵩草抗氧化性、抗逆性、种子特性、蛋白质、脂肪、淀粉含量等方面^[15~18],在宏观上主要集中在刈割、放牧干扰、模拟降水、施氮对矮嵩草的影响和不同退化草地矮嵩草的生长特性等方面^[19~24]。然而,将温度变化作为干扰因子,对矮嵩草个体影响

的研究尚未见报道。为此,本实验通过温度梯度处理,对矮嵩草进行定株定量观测,试图揭示矮嵩草草甸主要建群种对气候变暖的响应规律。

1 研究区概况

本项研究在青海省果洛藏族自治州玛沁县大武乡格多牧委会进行。地理位置为34°17'~34°25'N,100°26'~100°43'E,平均海拔3900m。该地区气候具有典型的高原大陆性气候特点,无四季之分,仅有冷暖季之别,冷季漫长、干燥而寒冷,暖季短暂、湿润而凉爽。温度年差较小而日差较悬殊,太阳辐射强烈。土壤为高山草甸土和高山灌丛草甸土,土壤表层和亚表层中的有机质含量丰富^[25]。

矮嵩草(*Kobresia humilis*)属寒冷中生型多年生莎草科草本植物,属于青藏高原代表性优质牧草,株高3~15cm,植株密丛生,是密丛状草类,具短的木质根壮茎,以营养繁殖为主^[22]。

矮嵩草草甸是由典型的寒冷中生植物矮嵩草为建群种所组成的植物群落,常见的伴生种类有:高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)、二柱头薹草(*Scirpus distigmaticus*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、早熟禾(*Poa* spp.)、异针茅(*Stipa aliena*)、短穗兔耳草(*Lagotis brachystachya*)、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)、细叶亚菊(*Ajania tenuifolia*)、兰石草(*Lancea tibetica*)、美丽凤毛菊(*Saussurea superba*)、三裂叶碱毛茛(*Halerpestes tricuspis*)等主要牧草^[25]。

2 研究方法

2.1 样地设置

2004~2005年在典型的矮嵩草草甸建立增温试验样地,并用围栏封闭。在试验样地内设置开顶式温棚(图1),使用材料为聚氯乙烯塑料,圆台型框架用细钢筋制作。开顶式温棚设5个大小梯度,温棚底部直径依次为0.85、1.15、1.45、1.75、2.05m,顶部直径依次为0.40、0.70、1.00、1.30、1.60m,圆台高度0.4m,随机设置6×4个样圆,按温棚从小到大依次分为A、B、C、D、E和对照(CK)6个处理,每个处理4次重复。

2.2 定株观测

矮嵩草为典型密集型构型,其构件等级包括基

株、分株片断和分株 3 个层次;分株片断由短根茎相连,每个片断内含有数目不等的分株(或称分蘖)^[26]。

在 6 个处理中分别标定矮蒿草 20 株(以基株计),从 5 月植物返青起,每月下旬观测基株分蘖总数(以分株计)、基株叶片总数(以完全展开的绿叶为准)和基株叶片高度等指标的观测与记录,至 9 月植物干枯为止。

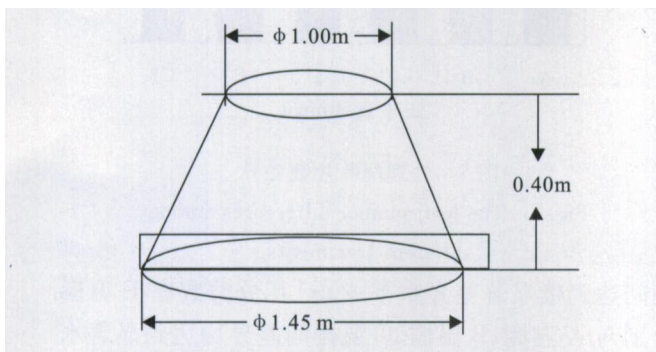


图 1 圆台形开顶式温棚示意图

Fig. 1 The sketch of the Open Top greenhouses

2.3 温度测定

用 HOBO-H8 4 通道温湿度数据采集器(6 套)记录地表(10 cm)和地下(10 cm)温度。从 5 月份起每隔 2 h 时自动记录 1 次,到 9 月份植物干枯为止,计算日平均气温和地温。

2.4 群落调查

2005 年 8 月份进行植物群落调查和生物量测定,各选随机样方 6 个(25 cm × 25 cm),其中百分比盖度用目测法^[27],高度按 20 次重复的均值计。调查完毕后齐地面剪草,在 70 °C 的恒温箱中烘干至恒重,并称重,归类并进行有关分析。

2.5 数据处理

试验数据用 Excel 和 DPS 统计软件进行处理。重要值 = (平均高度 + 平均盖度 + 平均生物量) / 3 × 100 %。

3 结果与分析

3.1 温棚平均温度变化

模拟增温结果表明:温棚内的地表温度和地下温度明显升高,与对照相比,2004 年、2005 年 A 温棚地表温度分别平均升高了 2.551、2.153,地温分别平均升高了 2.153、2.110(图 2、3)。地表和地下温度呈现一定的季节性变化规律,在 5、6 月份低,8 月份最大,9 月份又开始降低。相对于地温而言,地表受到诸多气象要素的直接干扰,地表温度波动较大。

不同处理间温度变化不一致,但总体来看是随温棚从大到小而逐渐降低的(图 4、5)。本模拟增温试验温室的增温量,在大气环流模型(GCMs)预测的 21 世纪全球温度将升高 1.5~4.5 的范围内(IPCC,1994)^[21],而且各温棚间的温度变化和温棚大小显著或极显著相关(表 1)。说明各处理间的模拟增温效应是比较理想的。

3.2 矮蒿草生长特征变化

3.2.1 分蘖数变化

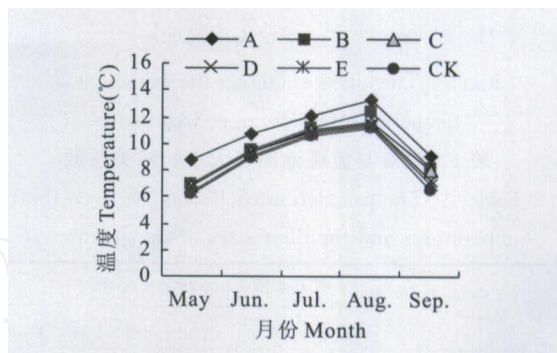


图 2 月间平均地表温度变化

Fig. 2 The monthly changes among the average monthly earth surface temperatures

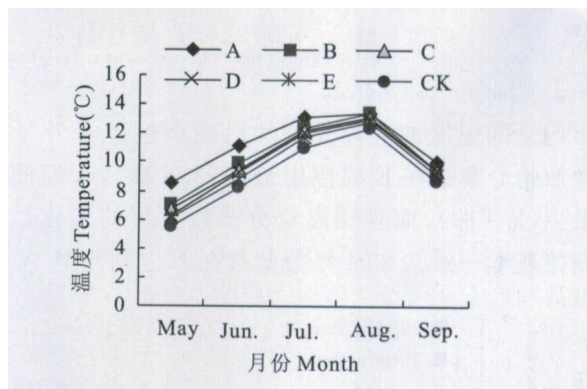


图 3 月间平均地温变化

Fig. 3 The changes among the average monthly soil temperatures

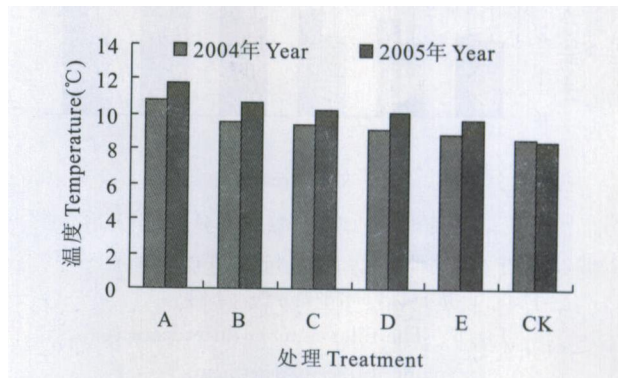


图 4 处理间平均地表温度变化

Fig. 4 The change of the average earth surface temperatures in different treatments

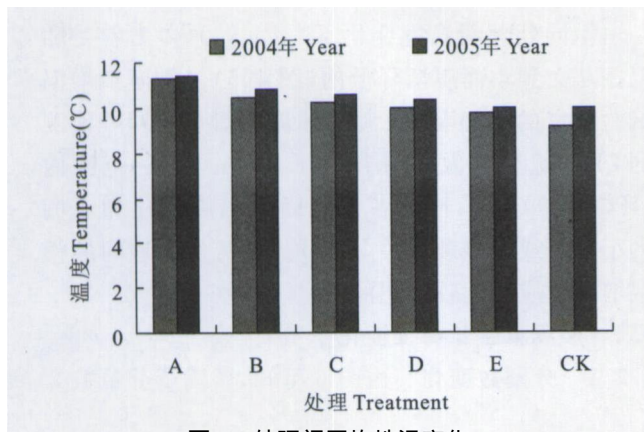


图 5 处理间平均地温变化

Fig. 5 The changes among the average soil temperatures in different treatments

表 1 温度与温棚地面积大小的相关系数

Table 1 The correlation coefficient between the temperatures and the floor sizes of the greenhouse

年份 Year	相关系数 Correlation coefficient	
	r _{地表温度}	r _{地温}
2004	- 0.913 *	- 0.942 *
2005	- 0.945 *	- 0.989 **

注: *和 ** 分别表示相关系数在 0.05 和 0.01 水平的显著性。

Note: * and ** mean significances of coefficient correlation at = 0.05 and 0.01, respectively.

年均呈随温度的升高先增加后减小趋势, 2 年平均增加的分蘖数在 E 温棚中最多 (3.6 株), A 温棚中最多 (1.9 株), 而且矮蒿草分蘖数 2 年的变化趋势规律基本一致。2004 年分蘖数在 E 温棚与 B、A 温

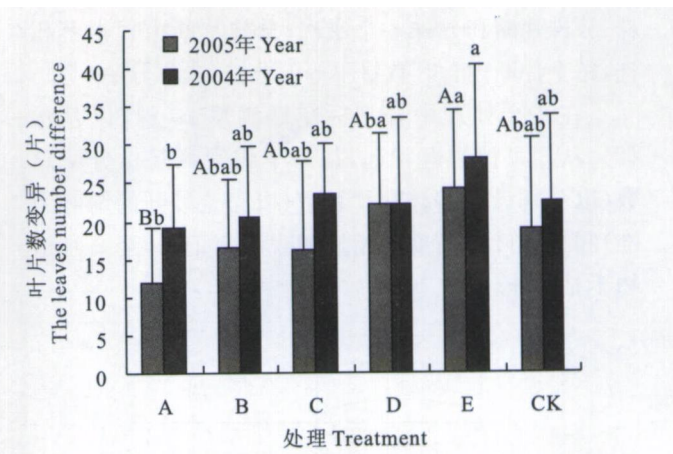


图 7 处理间叶片数变异

Fig. 7 The leaf number differences among different treatments

棚间达到极显著差异水平; 2005 年分蘖数在 E 温棚分别与 A 温棚、B 温棚、C 温棚间差异均达到显著水平。矮蒿草的分蘖数与各温棚温度 (平均地表温度和平均地温) 呈负相关关系, 2004 年各温棚间分蘖数与地温相关性不显著, 而 2005 年达到显著水平 ($r = - 0.939$)。说明: 地温对矮蒿草分蘖数的影响比较大, E 温棚的地温 (2004、2005 年平均地温分别为: 9.7、9.9) 在矮蒿草生长的最适温度附近。因此, 温度稍微升高有利于矮蒿草分蘖数的增加, 如果继续升高分蘖数却受到抑制。

3.2.2 叶片数变化 叶片数的变化和分蘖数的变化趋势基本一致, 由图 7 可看出, 2 年平均增加叶片数在 E 温棚中最多 (26.1 片), 在 A 温棚中最多 (15.6 片)。但 Duncan 多重比较分析发现, 叶片数变异与分蘖数变异有所不同。2004 年叶片数变异只有在 E 温棚与 A 温棚间达到显著水平 ($P < 0.05$), 而 2005 年 E 温棚和 D 温棚分别与 A 温棚相比, 达到显著水平, 而且 E 温棚与 A 温棚相比, 达到极显著水平。在 A 温棚到 E 温棚间叶片与平均温度呈负相关关系, 2004 年各温棚间相关性不显著, 而 2005 年各温棚间的相关性则达到极显著水平 ($r_{地表} = - 0.994^{**}$; $r_{地温} = - 0.995^{**}$)。由此看出: 矮蒿草叶片数的变化主要受分蘖数的影响, 同时与地表温度和地温关系密切。

3.2.3 叶片高度变化 矮蒿草叶片平均高度随温度的升高而增高, 2 年平均增加高度在 A 温棚中最大 (2.6 cm), E 温棚中最小 (1.3 cm)。Duncan 多重比较结果显示: 2004 年, A 温棚与 E 温棚和对照相比, 高度发生极显著变化; 2005 年, A 温棚高度比 C 温棚、D 温棚、E 温棚和对照增加显著 (图 8)。矮蒿

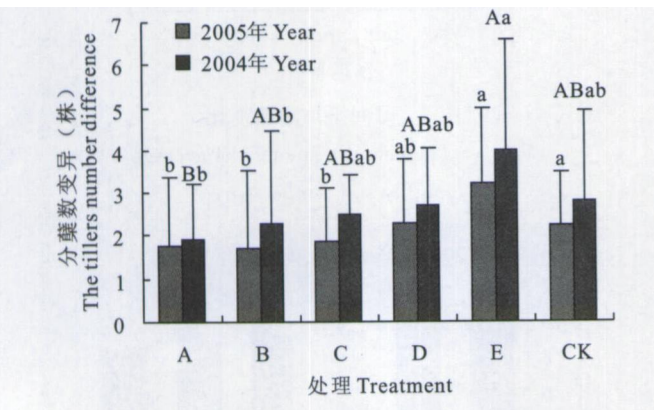


图 6 处理间分蘖数变异

图中小写字母表示 0.05 水平差异性; 大写字母表示 0.01 水平差异性。下同

Fig. 6 The tiller number differences among different treatments

Normal letters in the fig. indicate significant difference at = 0.05; Capital letters in the fig. indicate significant difference at = 0.01. The same below

草的平均高度与温度(地表温度和地温)呈显著正相关(2004: $r_{\text{地表}} = 0.9958^*$; $r_{\text{地温}} = 0.871^*$; 2005: $r_{\text{地表}} = 0.808^*$; $r_{\text{地温}} = 0.884^*$)。

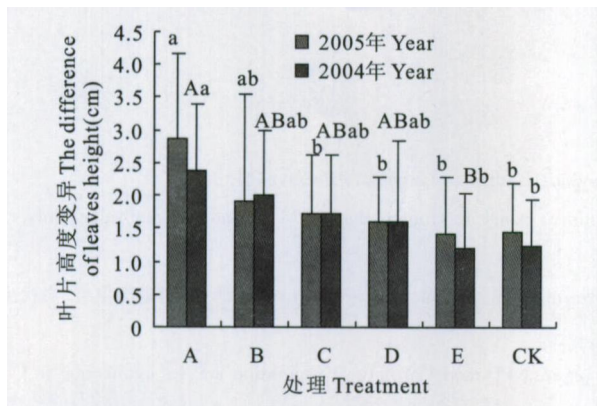


图8 处理间高度变异

Fig. 8 The difference among the leaf height in different treatments

3.3 生物量和重要值变化

群落调查结果显示(图9),生物量的变化在各处理间没有达到显著水平,但总体变化趋势与分蘖数和叶片数变化一致;重要值与植物生长特征参数(分蘖数、叶片数)的变化也基本一致,在E温棚均达最大值(3.59 g, 9.98%)、A温棚最小(2.62 g, 6.94%)。统计结果表明:在A~E温棚间,生物量与温度(地表温度和地温)呈显著的负相关,相关系数分别为-0.958^{*}、-0.982^{*}; -0.958^{*}、-0.972^{*}。可见,矮嵩草生物量的变化主要取决于分蘖数和叶片数的变化;少量增温有利于矮嵩草的整体生长发育,如果持续增温则不利于矮嵩草的生长发育。

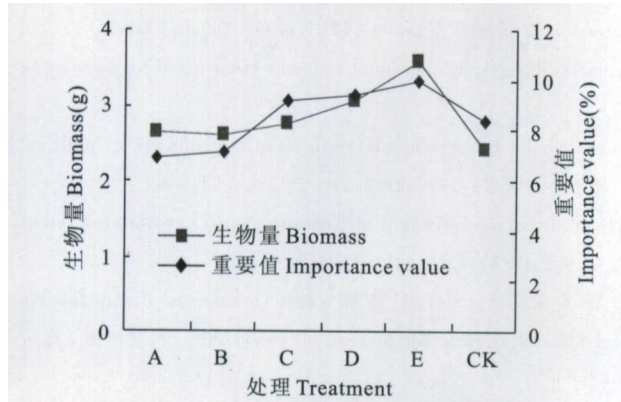


图9 生物量和重要值变化

Fig. 9 The change among the biomass and the importance values in different treatments

4 讨论

克隆繁殖是矮嵩草的主要繁殖方式,以分株和分株片断数量的增加以及直径的扩大为特征^[26]。

而温度作为重要的生态因子之一,对植物的生长和发育起着至关重要的作用。Mavstrom等^[28]对南极不同地区植物进行研究发现,在温度较低的区域温度是植物生长的主要限制因子,而温度较高的地区营养成分则是植物生长的主要限制因子。Stuart Chapin等^[29]对*Eriophorum vaginatum*的研究表明,如果在增温的同时增加营养,*E. vaginatum*的分蘖数增加显著;在单一因素控制时分蘖数增加不显著。在本研究中,矮嵩草分蘖数的生长与地温密切相关,而且地温大约在9.8℃时有利于矮嵩草克隆繁殖(分蘖数增加),如果温度继续降低或增加都不利于矮嵩草的克隆繁殖(分蘖数减少)。因此,在温度继续升高的趋势下对矮嵩草草甸适量增肥可能更有利于矮嵩草的生长发育,但矮嵩草生长的最适温度和阈值温度还有待于进一步研究。

温度变化往往是通过影响植物根温来影响植物的生长和发育,有关研究发现,地温变化1℃就能引起植物生长和养分吸收的明显变化^[30],而叶片生长对根温的反应最为明显^[31]。Stuart Chapin^[29]对*Polygonum*的研究也认为,增温使叶片总量减少,而且有关研究表明增温还可以使叶片干重和长度增加^[28]。本试验结果与其相似。

温度的变化将改变群落小环境,而特殊小生境将影响植物冠层高度、光合速率、养分的吸收和生长率等^[32-35]。在不同温度梯度上进行模拟增温研究结果显示,随着温棚的减小,即随温度的升高,形成明显的群落层片结构,上层以禾草为主,下层以莎草科和杂类草为主。禾草占据上层空间形成郁闭环境,因此下层植物矮嵩草等为了争取更多的阳光和生存空间,植株高度整体增加。

矮嵩草的生物量主要与分蘖数、叶片数和植物个体的大小有关,因此,它的变化趋势与分蘖数和叶片数基本一致。Stuart Chapin等^[29]通过模拟增温对南极苔原植物的研究表明,增温初期,群落中有些植物的生产力增加,而有些在减少,群落总体生产力未明显变化,这可能是对群落中种间竞争的特殊反应;而竞争可能是在那些物种生存的环境条件(如温度、降雨等)受到限制而被另一种物种所替代的原因之一。当禾草占据群落上层时,形成郁闭的环境,同时,矮嵩草是根茎地下芽植物,与禾草竞争吸收氮的能力不高^[36];而且增温效应在实验初期对植物的影响比较明显,如果时间较长可能会受到营养等资源的限制^[37],种间竞争更加激烈,因此,持续增温将会使矮嵩草在群落中的功能和作用发生改变,生物

量和重要值降低。

需要说明的是,处理后的温棚其微气象特征均会发生变化,本文仅讨论了温度的变化情况,更多的

微气象因素包括光照、CO₂ 通量、水分等有待进一步观测和分析。

参考文献:

- [1] IPCC. Climate Change. Impact, Adaptation, and Vulnerability[M]. London: Cambridge University Press, 2001.
- [2] IPCC. Climate changeradiative forcing of climate change inter-government panel on climate change[M]. London: Cambridge University Press, 1994.
- [3] LIU J G(刘建国). Impacts of the rising CO₂ concentration and global warming on six biological levels: a review[A]. 刘建国主编. 当代生态学博论[C]. 北京: 中国科学技术出版社, 1992: 369 - 380.
- [4] ZHOU G SH(周广胜), ZHENG Y R(郑元润), CHEN S Q(陈四清), et al. NPP model of natural vegetation and its application in China[J]. *Scientia Silvae Sinicae*(林业科学), 1998, **34**(5): 2 - 11(in Chinese).
- [5] XU X(胥 晓). Response of net primary productivity (NPP) of Sichuan vegetations to global climate changes[J]. *Chinese Journal of Ecology*(生态学杂志), 2004, **23**(6): 19 - 24(in Chinese)
- [6] ZHOU Q(周 勤), LIU Q P(刘钦普), LIN ZH SH(林振山). Effects of global warming on constructive species of *Leymus chinensis* grassland in Inner Mongolia of China[J]. *Chinese Journal of Ecology*(生态学杂志), 2006, **25**(1): 24 - 28(in Chinese).
- [7] 孙鸿烈, 郑 度. 青藏高原形成演化与发展[M]. 广州: 广东科学技术出版社, 1998.
- [8] PIAO S L, FANGJ Y, YI W, GUO Q H, KEJ H, TAO S. Variation in a satellite based vegetation index in relation to climate in China[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2004, **15**(3): 219 - 226.
- [9] NAN ZH T(南卓铜), GAO Z SH(高泽深), LI SH X(李述训), WU T H(吴通华). Permafrost changes in the northern limit of Permafrost on the Qinghai-Tibet Plateau in the last 30 years[J]. *Acta Geographica Sinica*(地理学报), 2003, **58**(6): 817 - 823(in Chinese).
- [10] YANG Y H(杨元合), PIAO SH L(朴世龙). Variations in grassland vegetation cover in relation to climatic factors on the Tibetan Plateau[J]. *Journal of Plant Ecology*(植物生态学报), 2006, **30**(1): 1 - 8(in Chinese).
- [11] ZHANG X SH(张新时). The classified system of vegetation-climate on global change[J]. *Fourth Research*(第四纪研究), 1993, **2**: 157 - 169.
- [12] ZHOU H K(周华坤), ZHOU X M(周兴民), ZHAO X Q(赵新全). A preliminary study of the influence of simulated greenhouse effect on a *Kobresia humilis* meadow[J]. *Acta Phytocologica Sinica*(植物生态学报), 2000, **24**(5): 547 - 553(in Chinese).
- [13] LI Y N(李英年), ZHAO L(赵 亮), ZHAO X Q(赵新全), ZHOU H K(周华坤). Effects of a 5-year smimic temperature increase to the structure and productivity of *Kobresia humilis* meadow[J]. *Acta Agrestia Sinica*(草地学报), 2004, **12**(3): 236 - 239(in Chinese).
- [14] GOSZJ R, SHARPE P J H. Broad-scale concepts for interactions of climate, topography, and biota at biome transitions[J]. *Landscape Ecol.*, 1989, **3**: 229 - 243.
- [15] HAN F(韩 发), BEN G Y(贲桂英), SHI SH B(师生波). Contents of protein, fat and starch of *Kobresia humilis* plants grown at different altitudes in Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Acta Phytocologica Sinica*(植物生态学报), 1997, **21**(2): 105 - 114(in Chinese).
- [16] HAN F(韩 发), BEN G Y(贲桂英), SHI SH B(师生波). Comparative study on the resistance of *Kobresia humilis* grown at different altitudes in Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 1998, **18**(6): 654 - 659(in Chinese).
- [17] HAN F(韩 发), ZHOU D W(周党卫), TENG ZH H(滕中华), ZHU W Y(朱文琰), SHI SH B(师生波). Comparison of antioxidative system in *Kobresia humilis* grown at different altitudes on Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.*(西北植物学报), 2003, **23**(9): 1 491 - 1 496(in Chinese).
- [18] LI X L(李希来), LIU W(刘 伟). Study on ramet on modular of *Kobresia humilis* clonal and different stocking intensity in alpine meadow[J]. *Chinese Qinghai Journal of Animal and Veterinary Sciences*(青海畜牧兽医杂志), 2001, **31**(3): 9 - 11(in Chinese).
- [19] SHEN ZH X(沈振西), YANG F D(杨福国). Preliminary studies on water content and degree of required water of main plants in *Kobresia humilis* meadow[J]. *Acta Agrestia Sinica*(草地学报), 1991, **1**(1): 133 - 141(in Chinese).
- [20] SHEN ZH X(沈振西), ZHOU X M(周兴民), CHEN Z ZH(陈佐忠), ZHOU H K(周华坤). Response of plant groups to simulated rainfall and nitrogen supply in Alpine *Kobresia humilis* meadow[J]. *Acta Phytocologica Sinica*(植物生态学报), 2002, **26**(3): 288 - 294(in Chinese).

- [21] LI H N(李海宁), LI X L(李希来), YANG Y W(杨元武), MA G H(马桂花), MA G X(马桂祥). Changes of plant biomass and seed productivity in *Kobresia humilis* and *K. pygmaea* under different degenerative gradations in alpine meadow[J]. *Hubei Agricultural Science* (湖北农业科学), 2003, (5): 84 - 87(in Chinese).
- [22] LI X L(李希来). Study on germination and anatomy characteristics of *Kobresia humilis* seed in different region[J]. *Seed*(种子), 2002, (6): 12 - 13(in Chinese).
- [23] ZHU ZH H(朱志红), WANG G(王刚), ZHAO S L(赵松岭). Dynamics and regulation of clonal ramet population in *Kobresia humilis* under different stocking intensities[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 1994, 14(1): 40 - 50(in Chinese).
- [24] ZHU ZH H(朱志红), WANG G(王刚), WANG X A(王孝安). Grading responses of clonal *Kobresia humilis* to grass cutting[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2005, 25(9): 1 833 - 1 839(in Chinese).
- [25] LIU W(刘伟), ZHOU H K(周华坤), ZHOU L(周立). Biomass distribution pattern of degraded grassland in alpine meadow[J]. *Grassland of China*(中国草地), 2005, 27(2): 9 - 15(in Chinese).
- [26] ZHU ZH H(朱志红), WANG G(王刚), WANG X A(王孝安). Hierarchical responses to grazing defoliation in a clonal plant *Kobresia humilis*[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 2006, 26(1): 282 - 290(in Chinese).
- [27] 杨 持. 生态学实验与实习[M]. 北京:高等教育出版社, 2003:169 - 171.
- [28] MAVSTROM M, CQOOQTYQH T V, JONASSON S. Differential growth responses of *Cassiope tetragona*, an arctic dwarf-shrub, to environmental perturbations among three contrasting high and subarctic sites[J]. *Oikos*, 1993, 66: 389 - 402.
- [29] STUART CHAPIN F. Individualistic growth response of tundra plant species to environmental manipulations in the field[J]. *Ecology*, 1985, 66(2): 564 - 576.
- [30] WAL KER J M. One degree increment in soil temperature affects maize seeding behavior[J]. *Pro. Soc. Soil Sci. Am.*, 1969, 33: 729 - 736.
- [31] FENG Y L(冯玉龙), LIU E J(刘恩举), SUN G B(孙国斌). Influence of temperature of root system on plant (I) —Influence of root temperature on plant growth and photosynthesis[J]. *Journal of Northeast Forestry University*(东北林业大学学报), 1995, 23(3): 63 - 69(in Chinese).
- [32] BILLINGS W D, MOONEY H A. The ecology of arctic and alpine plants[J]. *Biological Reviews*, 1968, 43: 481 - 529.
- [33] TIESZEN L L. Photosynthesis in the principal Barrow, Alaska, species: a summary of field and laboratory responses[A]. In: Tieszen L L. Vegetation and production ecology of an Alaskan arctic tundra[C]. New Jersey, USA, 1978: 241 - 268.
- [34] CHAPIN F S, TRYON P R. Phosphate absorption and root respiration of different plant growth forms from northern Alaska[J]. *Holarctic Ecology*, 1982, 5: 164 - 171.
- [35] JOHNSON D A, TIESZEN L L. Aboveground biomass allocation, leaf growth, and photosynthesis patterns in tundra plant forms in arctic Alaska[J]. *Oecologia*(Berlin), 1976, 24: 159 - 173.
- [36] BLACK R A, RICHARD J R, MANWARING J H. Nutrient uptake from enriched microsites by three great basin perennials[J]. *Ecology*, 1994, 75: 110 - 122.
- [37] SHAVER T, KUMMEROW J. Phenology, resource allocation and growth of arctic vascular plants[A]. In: CHAPIN F S, JEFFRIES R L, REYNOLDS J F, SHAVER G R, SVOBODA J. Arctic ecosystems in a changing climate[M]. Academic Press, San Diego, California, USA. 1992: 193 - 211.