

长期模拟增温对矮嵩草草甸土壤理化性质与植物化学成分的影响*

杨月娟^{1,4} 周华坤^{1**} 姚步青¹ 王文颖² 董世魁³ 余欣超^{1,4} 赵新全¹ 张灏⁵

(¹中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008; ²青海师范大学, 西宁 810008; ³北京师范大学, 北京 100875; ⁴中国科学院大学, 北京 100049; ⁵山西农业大学, 山西太谷 030801)

摘要 采用国际冻原计划(ITEX) 长期模拟增温试验装置, 研究了退化和未退化的矮嵩草草甸上植物化学成分(粗灰分、中性洗涤纤维、酸性洗涤纤维、木质素、粗脂肪、粗蛋白和无氮浸出物) 含量、土壤环境因子(速效氮、速效钾、速效磷、全氮、全磷、全钾、有机质和土壤含水量) 的变化及其相互关系。结果表明: 长期模拟增温明显影响了土壤理化性质和 3 个功能群植物的化学成分含量($P < 0.05$); 在退化的矮嵩草草甸上长期模拟增温, 两者存在明显的交互效应($P < 0.05$)。增温增加了植物可直接利用的土壤养分含量, 但土壤中有有机质、全氮、全磷、全钾和含水量均低于其各自对照, 增温降低了优良牧草(禾草和莎草) 粗脂肪、粗蛋白和无氮浸出物的含量, 增加了粗灰分、中性洗涤纤维、酸性洗涤纤维和木质素含量, 降低了牧草消化率; 长期模拟增温条件下, 土壤理化性质对植物化学成分的贡献大小依次是: 速效氮 > 有机质 > 含水量 > 速效钾。典型对应分析表明, 长期模拟增温进一步巩固了未退化矮嵩草草甸禾草类和莎草类优势牧草的地位, 杂类草逐渐衰退; 而在退化矮嵩草草甸样地上长期模拟增温, 群落优势种的优势度下降, 加剧了草地退化。

关键词 长期增温; 退化; 功能类群; 交互作用; 典型对应分析

中图分类号 Q142 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2015)3-0781-09

Effects of long-term simulated warming on soil physicochemical properties and plant chemical components of *Kobresia humilis* meadow. YANG Yue-juan^{1,4}, ZHOU Hua-kun^{1**}, YAO Bu-qing¹, WANG Wen-ying², DONG Shi-kui³, YU Xin-chao^{1,4}, ZHAO Xin-quan¹, ZHANG Hao⁵ (¹ Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; ² Qinghai Normal University, Xining 810008, China; ³ Beijing Normal University, Beijing 100875, China; ⁴ Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049; ⁵ Shanxi Agricultural University, Taigu 030801, Shanxi, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34(3): 781-789.

Abstract: By employing the long-term simulation temperature experimental test device recommended by the International Tundra Experiment (ITEX), the responses of plant chemical components (crude ash , neutral detergent fiber , acid detergent fiber , lignin , crude fat , crude protein and nitrogen free extract) and soil physicochemical properties (available nitrogen , available potassium , available phosphorus , total nitrogen , total phosphorus , total potassium , organic matter , and moisture content) to warming on degraded and undegraded *Kobresia humilis* meadows were studied. The results showed that long-term simulated warming significantly affected soil physicochemical properties , and plant chemical components of three functional groups ($P < 0.05$). There were obvious interactive effects between plant chemical components and soil physicochemical properties in degraded *K. humilis* meadow under long-term simulated warming ($P < 0.05$). The simulated warming increased soil available nutrients which could be directly used by plants , but

* 国家自然科学基金项目(31172247 ,31201836 ,31472135)、青海省自然科学基金项目(2013-Z-916)、中国科学院战略性先导科技专项(XDA05070202)、国家科技支撑专项(2011BAC09B06-02 ,2014BAC05B03) 和青海省重点实验室发展专项(2013-Z-Y07 ,2014-Z-Y01) 资助。

** 通讯作者 E-mail: 729492987@qq.com

收稿日期: 2014-10-13 接受日期: 2014-10-24

decreased soil organic matter, total nitrogen, total phosphorus, total potassium and moisture contents in the degraded meadow, compared with the control. Meanwhile, warming decreased the contents of crude fat, crude protein and nitrogen free extract of high-quality herbage (Gramineae and Cyperaceae), while increased the contents of some indigestible ingredients such as crude ash, neutral detergent fiber, acid detergent fiber, lignin, consequently, resulting in a decrease in ruminant assimilation ability. Under long-term simulated warming conditions, the contributions of soil environmental factors to plant chemical composition were as follows: available nitrogen > organic matter > moisture content > available potassium. Canonical correspondence analysis showed that long-term warming further increased the advantages of Gramineae and Cyperaceae species in the non-degraded *K. humilis* meadow, while forbs gradually declined. In the degraded meadow, the dominance of dominant species declined, intensifying the degradation of grassland.

Key words: long-term simulated warming; degradation; functional group; interaction; canonical correspondence analysis.

DOI:10.13292/j.1000-4890.2015.0106

全球气候变化对全球生态系统造成了负面和潜在的影响,其主要特征是温室气体浓度持续上升和全球气候变暖(陈建国等,2011)。植物是陆地生态系统的重要组成部分,能够突出和显著地响应气候变化(李明财等,2008)。青藏高原作为独立的地理单元在全球气候变化中起着重要的作用,是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(尹华军等,2008;李娜等,2010),草地退化尤为突出(董锁成等,2002;董全民等,2005)。当前,已经有许多对青藏高原高寒草甸生态系统响应模拟增温的研究,结果表明,温度升高能够显著影响植物物候、生长、凋落物分解、生殖、生理及物种组成(Havstor *et al.*, 1993; Grabher *et al.*, 1994; Henry *et al.*, 1997; Arft *et al.*, 1999; Liu *et al.*, 2000; Ron, 2002; 郭春爱等, 2006; Walker *et al.*, 2006),同时模拟温度也能够影响草甸化草原土壤养分的矿化释放(Malhi *et al.*, 1990; Jonasson *et al.*, 1993; Stark *et al.*, 1996; Hart *et al.*, 1999)。但目前国内外的研究多侧重于模拟增温对植物群落结构功能和群落物种多样性的影响(Marchand *et al.*, 2005; Walker *et al.*, 2006; Cornelissen *et al.*, 2007; 赵新全等, 2009),而缺乏对两者关系的综合研究,特别是植物营养品质与土壤养分之间的响应关系。近年来,典型对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)能同时结合多个环境因子,将属种、环境指标同时表示在一个低维的空间中,对植被分异有明确的环境解释,分析过程简单,结果明确、直观等优点,而受到重视(Hall *et al.*, 1995; Jongman *et al.*, 1995; 贾晓妮等, 2007; Teixeira *et al.*, 2008; 隋珍等, 2010)。

本研究结合植被生态学、数量生态学和生物数

学的理论,采用植被生态学中排序的方法,在青藏高原退化和未退化的矮嵩草草甸上通过长期模拟增温试验研究土壤理化性质(速效氮、速效钾、速效磷、土壤含水量、全氮、全磷、全钾和有机质)和植物化学成分(粗灰分、中性洗涤纤维、酸性洗涤纤维、木质素、粗脂肪、粗蛋白和无氮浸出物)含量的关系,分析矮嵩草草甸植物的化学成分含量与土壤理化性质的关系,探求植物响应长期模拟增温的机制,为退化植被的生态恢复和自然植被的有效保护提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 样地设置

试验样地设置在海北高寒草甸生态系统定位研究站(海北站),地处青藏高原东北隅的青海海北藏族自治州门源县境内,地理位置为 $37^{\circ}29'N-37^{\circ}45'N$, $101^{\circ}12'E-101^{\circ}23'E$ (李英年等, 2004),该区的自然条件和植被已有大量报道(皮南林等, 1985; 周华坤等, 2000),不再赘述。在1997年时,分别在地势平坦、植被分布均匀的未退化和退化的矮嵩草草甸内设置两块增温试验样地,2样地面积大小均为 $30\text{ m} \times 30\text{ m}$,以铁丝网围栏作保护,各样地内随机设置8个样圆(Klein *et al.*, 2004)。试验处理为未退化草甸+增温、未退化草甸+不增温、退化草甸+增温和退化草甸+不增温4种,其中温室外未作任何处理的为对照,即未退化草甸+不增温和退化草甸+不增温。开顶式增温小室(open top chamber, OTC),使用材料为美国产玻璃纤维,圆台型框架用细钢筋制作,圆台基面积 1.66 m^2 ,顶面积 0.77 m^2 ,高度 0.4 m ,底脚 60° ,模拟增温效应比较理想,研究表明,温室内(地上 $5\sim 20\text{ cm}$)气温、地表(地上 0 cm)温度、土壤

表层(地下 5~20 cm) 温度可分别提高 1.47、1.54、1.00 °C(周华坤等 2000; Klein *et al.* 2005)。

1.2 功能群

2013 年 9 月 根据 OTC 内经济类群和植物的分布情况,分别在 2 样地 OTC 内外选取 3 个经济类群植物的地上部分进行研究:

(1) 禾草类功能群: 包括的植物为垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、高原早熟禾(*Poa alpigena*)、青海中华羊茅(*Festuca sinensis*)和紫羊茅(*F. rubra*)。

(2) 莎草类功能群: 包括的植物为矮蒿草(*Kobresia humilis*)、二柱头蘆草(*Scirpus distigmaticus*)、黑褐薹草(*Carex atrofusca*)和线叶蒿草(*K. capillifolia*)。

(3) 杂类草功能群: 包括的植物为鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)、二裂委陵菜(*P. bifurca*)、兰石草(*Lancea tibetica*)、麻花苳(*Gentiana straminea*)、美丽凤毛菊(*Saussurea superba*)和圆萼刺参(*Morina chinensis*)。

1.3 样品采集与处理

(1) 土壤样品采集与处理。用土钻采集 0~10 cm、10~20 cm 和 20~30 cm 的土壤样品,剔除植物残体、石块及其他杂物后,用塑封袋分装。

(2) 植物样品采集与处理。在未退化/退化草甸,均以每种植物大约鲜重 50 g 的标准取样,即每在一个 OTC 内采集一种植物(为避免和降低水分差异的影响,尽可能在 OTC 内的中间取样),同时在此 OTC 外附近也采集同种植物,将同一处理下的同种植物混合,装入信封袋待测。各样品于 65 °C 干燥至恒重,对于采集到的样品量较少的植物种,用研钵进行研磨,对于采集到的样品量较多的植物种,直接用植物样品粉碎机粉碎,过 40 目分样筛待测。

1.4 测定项目及方法

土壤样品的测定: 土壤样品在 105 ± 2 °C 的烘箱内将土样烘 6~8 h 至恒重时的失重,即为土壤含水量;全氮采用 KDY-9820 凯氏定氮法测定;速效氮采用碱解扩散法测定;全磷采用高氯酸-浓硫酸消解,钼锑抗比色法测定;速效磷采用氟化铵-盐酸溶液提取-钼锑抗比色法测定;全钾采用氢氧化钠熔融-原子吸收分光光度法测定;速效钾采用乙酸铵溶液提取-原子吸收分光光度法测定;土壤有机碳测定采用重铬酸钾氧化容量法测定,土壤有机质 = 土壤有机

碳 $\times 1.724$ (鲍士旦,2001)。每个样品均重复测量 3 次,取平均值。

植物样品的测定: 按照 GB/T 6438-2007 中规定的方法测定粗灰分含量;按照 GB/T 20806-2006 中规定的方法测定中性洗涤纤维含量;按照 NY/T 1459-2007 中规定的方法测定酸性洗涤纤维含量;按照 GB/T 20805-2006 中规定的方法测定木质素含量;按照 GB/T 6433-2006/ISO 6492: 1999 中规定的方法测定粗脂肪含量;按照 GB/T 6432-94 中规定的方法测定粗蛋白含量;按照 GB/T 6434-2006 中规定的方法测定粗纤维含量;按照 GB/T 6435-2006/ISO6496: 1999 规定的方法测定植物中水分含量;其中,无氮浸出物(%) = $100\% - (\text{粗灰分} + \text{粗蛋白} + \text{粗脂肪} + \text{粗纤维} + \text{水分})\%$ 。每个样品均重复测量 3 次,取平均值。

1.5 数据处理

将土壤速效氮、速效钾等 8 个土壤理化性质指标作为 Canoco 环境数据源(*.env),以粗灰分、中性洗涤纤维等 14 种草甸植物的 7 个化学成分指标作为 Canoco 物种数据源(*.spe),为减少分析误差,将环境数据换算成百分含量(Lepš *et al.* 2003)。在本研究中,环境数据所对应的资料为 2 因素析因设计八元定量资料,采用 2 因素析因设计定量资料方差分析予以处理。在本研究中,物种数据所对应的资料为含区组因素析因设计七元定量资料,统计分析方法为含区组因素析因设计定量资料方差分析。以上多元方差分析均在 SAS 9.2 中实现。

对物种和环境数据进行 $\lg(X+1)$ 转换处理后,为了选择合适的模型进行数据分析,先对物种数据源进行除趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA)(Hall *et al.*, 1995),以消除弓形效应(arch effect),得到物种的单峰响应值,即梯度长度(SD)为 4.1,表明物种数据源相对于前 2 个环境轴均具有明显的单峰响应关系,适合用单峰模型中的直接梯度分析(约束性排序)——典型对应分析(CCA),进行数据分析(Jongman *et al.*, 1995)。经 CCA 测试没有异常物种数据,环境指标对物种数据未造成过度影响(<5 倍的杠杆值),环境指标的方差膨胀因子(VIF)均小于正常值 20,即环境指标与轴的典型相关系数较稳定,适宜作进一步解释(Teixeira *et al.*, 2008)。以上排序均在 Canoco For Windows 4.5 软件上实现。

2 结果与分析

2.1 长期模拟增温对矮嵩草草甸土壤理化性质的影响

土壤有机质和氮、磷、钾等养分不仅是土壤肥力的重要物质基础,也是评价土壤质量或土壤肥力的关键性指标(吴金水,1994; Savoizzi *et al.*,1994; Hountin *et al.*,1997; Richards *et al.*,1998)。从表1可以看出,在0~10 cm、10~20 cm和20~30 cm土层深度,海北站矮嵩草草甸退化与未退化草地的土壤养分和含水量均具有极显著差异, P 值分别为0.0057、 <0.0001 和 <0.0001 ;温度是高寒草地主要的环境限制因子,增温会显著促进土壤养分循环的速率,在0~10 cm、10~20 cm和20~30 cm土层深度,长期模拟增温对土壤养分和含水量的影响具有统计学意义, P 值分别为0.0191、 <0.0001 和 <0.0001 ;在0~10 cm、10~20 cm和20~30 cm土层深度,模拟增温和退化之间的交互效应对土壤养分和含水量的影响具有统计学意义, P 值分别为0.0312、 <0.0001 和 <0.0001 。增温可引起土壤中植物可利用的营养成分增加,但是若土壤中有有机质、全氮、全磷和全钾平均含量下降,长期模拟增温使速效氮、速效磷和速效钾等植物可直接利用营养成分在退化、未退化样地中均明显高于其未模拟增温处理,但在退化、未退化样地中长期进行模拟增温后,土壤中有有机质、全氮、全磷、全钾和含水量均低于其未模拟增温处理。

表1 长期模拟增温对矮嵩草草甸土壤理化性质的影响

Table 1 Long-term effects of simulated warming on soil physicochemical properties of *Kobresia humilis* meadow

土层 (cm)	处理	速效氮 (mg·kg ⁻¹)	速效钾 (mg·kg ⁻¹)	速效磷 (mg·kg ⁻¹)	含水量 (%)	全氮 (g·kg ⁻¹)	全磷 (g·kg ⁻¹)	全钾 (g·kg ⁻¹)	有机质 (g·kg ⁻¹)
0~10	退化,增温	888.35±21.98	610.51±56.94	22.21±3.05	1.36±0.78	7.73±0.96	0.68±0.15	18.61±2.08	98.21±13.95
	退化,未温	803.68±35.64	456.30±46.72	21.04±2.39	1.50±0.31	8.25±1.36	0.79±0.21	18.76±3.75	110.19±36.81
	未退化,增温	1140.10±59.75	630.09±67.52	30.83±5.73	1.62±0.57	6.34±1.83	0.47±0.11	17.70±5.06	123.76±28.47
	未退化,未增温	914.45±67.89	625.01±78.37	25.64±6.67	1.79±0.13	6.89±2.01	0.61±0.25	21.95±4.87	130.45±39.75
A: $F=6.71$ $P=0.0057$; B: $F=4.56$ $P=0.0191$; A×B: $F=4.45$ $P=0.0312$									
10~20	退化,增温	798.74±59.87	251.80±47.02	14.10±3.93	1.58±0.35	3.16±0.73	0.27±0.04	19.86±3.89	23.40±4.53
	退化,未增温	710.62±79.77	209.68±51.55	12.64±2.79	1.74±0.63	4.01±0.58	0.29±0.13	20.22±5.79	42.02±7.45
	未退化,增温	962.72±75.91	281.60±80.79	18.76±7.93	1.95±0.81	3.74±0.26	0.28±0.17	18.48±6.92	70.12±9.15
	未退化,未增温	864.07±101.97	277.10±69.82	15.22±4.78	2.20±0.27	4.26±0.88	0.39±0.09	22.41±6.77	78.76±11.29
A: $F=5.23$ $P<0.0001$; B: $F=19.01$ $P<0.0001$; A×B: $F=4.90$ $P<0.0001$									
20~30	退化,增温	386.95±50.67	194.32±34.85	10.04±3.63	2.55±0.21	3.47±0.93	0.20±0.09	19.71±5.09	20.03±9.45
	退化,未增温	365.51±71.67	162.25±36.87	9.37±3.01	2.67±0.63	3.96±0.79	0.29±0.05	19.80±8.73	39.51±5.18
	未退化,增温	511.93±78.64	208.71±35.88	15.33±4.85	3.18±0.19	3.08±0.91	0.18±0.07	18.35±4.14	47.39±12.35
	未退化,未增温	465.82±79.59	205.09±67.93	10.90±3.02	3.55±0.89	3.35±1.32	0.29±0.11	21.80±5.98	70.39±16.71
A: $F=5.61$ $P<0.0001$; B: $F=16.46$ $P<0.0001$; A×B: $F=5.23$ $P<0.0001$									

A. 试验因素1 退化与未退化, B. 试验因素2 增温与未增温, A×B. 退化与增温的交互作用, 下同。

2.2 长期模拟增温对矮嵩草草甸植物化学成分的影响

以每个经济类群内每种植物作为区组因素,分析长期模拟增温对海北站矮嵩草草甸植物化学成分的影响。从表2可以看出,区组因素在3个经济类群内植物化学成分均不具有统计学意义,其 P 值分别为0.694、0.228和0.315,这说明同一经济类群内的粗灰分、中性洗涤纤维等7个化学成分指标没有显著差异;而海北站矮嵩草草甸退化与未退化草地的3个经济类群内的植物化学成分有显著差异,其 P 值分别 <0.0001 ;长期模拟增温可以显著影响每个经济类群内植物的化学成分,其 P 值分别 <0.0001 ;且退化和长期模拟增温的交互效应对矮嵩草草甸植物化学成分的影响具有统计学意义,其 P 值分别为 <0.0001 、0.0029和 <0.0001 。结果表明,长期模拟增温引起牧草营养品质的变化,在退化和未退化矮嵩草草甸上,优良牧草(禾草和莎草)粗脂肪、粗蛋白和无氮浸出物含量降低,粗灰分、中性洗涤纤维、酸性洗涤纤维和木质素含量增加,牧草消化率降低,不利于反刍动物对牧草的消化利用。

2.3 矮嵩草草甸土壤理化性质与植物化学成分的CCA排序

排序的原理是降维,把高维数据用综合的低维数据表示。降维后的坐标轴是信息的综合体现,轴1保留的信息量最多,轴2其次,轴3、轴4(常欣,2002)。从表3可以看出,前2个排序轴的特征值分别为0.610和0.382,物种和环境因子排序轴的相关

表 2 长期模拟增温对矮嵩草草甸植物化学成分的影响(%)

Table 2 Long-term effects of simulated warming on plant chemical components of *Kobresia humilis* meadow

处理	编号	种名	粗灰分	中性洗涤纤维	酸性洗涤纤维	木质素	粗脂肪	粗蛋白	无氮浸出物
退化 增温	1	垂穗披碱草	9.55±0.91	63.75±3.84	39.83±2.62	12.50±1.69	2.23±0.69	5.03±1.05	35.61±4.03
	2	高原早熟禾							
	3	青海中华羊茅							
	4	紫羊茅							
退化 未增温	15	垂穗披碱草	8.45±0.75	62.29±1.70	37.39±3.88	9.86±0.46	3.06±0.52	7.79±0.91	36.84±2.55
	16	高原早熟禾							
	17	青海中华羊茅							
	18	紫羊茅							
未退化 增温	29	垂穗披碱草	5.24±2.11	57.07±3.88	33.98±0.68	8.36±1.82	3.21±0.84	8.08±0.42	37.36±0.62
	30	高原早熟禾							
	31	青海中华羊茅							
	32	紫羊茅							
未退化 未增温	43	垂穗披碱草	4.45±0.63	34.61±1.67	21.98±2.27	7.29±0.98	3.69±0.11	9.01±1.46	44.31±2.66
	44	高原早熟禾							
	45	青海中华羊茅							
	46	紫羊茅							
Block: $F=0.78, P=0.6939$; A: $F=41.51, P<0.0001$; B: $F=73.10, P<0.0001$; A×B: $F=104.34, P<0.0001$									
退化 增温	5	矮嵩草	9.64±0.34	64.51±3.57	43.32±2.10	11.30±1.70	2.16±0.71	3.52±0.75	33.92±2.77
	6	二柱头藨草							
	7	黑褐囊草							
	8	线叶蒿草							
退化 未增温	19	矮嵩草	7.02±0.24	56.30±0.94	40.32±0.44	9.64±0.26	2.54±0.15	4.59±0.63	37.21±3.86
	20	二柱头藨草							
	21	黑褐囊草							
	22	线叶蒿草							
未退化 增温	33	矮嵩草	5.75±0.89	51.27±5.01	31.81±1.62	8.10±1.14	2.89±0.33	7.80±0.60	41.85±1.82
	34	二柱头藨草							
	35	黑褐囊草							
	36	线叶蒿草							
未退化 未增温	47	矮嵩草	4.68±0.35	35.03±3.07	23.91±3.28	7.22±0.49	3.54±0.56	9.41±1.95	44.29±1.35
	48	二柱头藨草							
	49	黑褐囊草							
	50	线叶蒿草							
Block: $F=1.62, P=0.2281$; A: $F=593.83, P<0.0001$; B: $F=59.48, P<0.0001$; A×B: $F=13.15, P=0.0029$									
退化 增温	9	鹅绒委陵菜	9.25±0.91	63.85±3.38	40.01±4.08	13.62±2.81	2.41±0.36	4.67±0.83	30.45±4.17
	10	二裂委陵菜							
	11	兰石草							
	12	麻花苻							
退化 未增温	13	美丽凤毛菊	6.32±1.26	53.03±3.74	36.96±3.89	9.13±0.69	2.76±0.46	5.16±0.51	36.29±3.24
	14	圆萼刺参							
	23	鹅绒委陵菜							
	24	二裂委陵菜							
未退化 增温	25	兰石草	5.25±0.42	47.42±7.42	30.23±4.45	8.17±0.58	2.91±0.71	7.82±0.52	39.22±1.89
	26	麻花苻							
	27	美丽凤毛菊							
	28	圆萼刺参							
未退化 未增温	37	鹅绒委陵菜	4.41±0.43	40.17±6.40	22.10±4.31	6.25±1.40	3.57±0.40	8.06±0.44	44.56±2.49
	38	二裂委陵菜							
	39	兰石草							
	40	麻花苻							
	41	美丽凤毛菊							
	42	圆萼刺参							
	51	鹅绒委陵菜							
	52	二裂委陵菜							
	53	兰石草							
	54	麻花苻							
	55	美丽凤毛菊							
	56	圆萼刺参							
Block: $F=1.17, P=0.3148$; A: $F=136.96, P<0.0001$; B: $F=15.15, P<0.0001$; A×B: $F=14.44, P<0.0001$									

Block 表示区组因素。

表 3 海北站矮嵩草草甸土壤理化性质与植物营养成分 CCA 分析的统计信息

Table 3 Summary statistics for the first two axes of CCA performed on soil physicochemical properties and plants chemical composition of *Kobresia humilis* meadow at Haibei Station

项目	轴 1	轴 2	轴 3	轴 4
特征值	0.610	0.382	0.145	0.109
物种-环境相关系数	0.939	0.923	0.411	0.343
百分比	47.6	23.7	17.5	11.2
累计百分比	47.6	71.3	88.8	100.0
全部特征值总和	9.157			
所有典范特征值总和	2.216			

表 4 前两个排序轴和环境因子间的相关系数

Table 4 Correlation coefficients of environmental factors with the first two axes of CCA

环境因子	轴 1	轴 2
速效磷	0.143	-0.136
速效钾	0.210	-0.112
有机质	0.257	-0.151
全氮	0.109	-0.027
全磷	0.097	-0.101
速效氮	0.502	-0.214
含水量	0.226	-0.099
全钾	0.130	-0.032

系数高达 0.939 和 0.923,说明这 2 个排序轴的排序图能反映长期模拟增温后草甸植物化学成分与土壤理化性质的关系。第 1 排序轴起的作用比较大,可单独解释植物种营养-土壤关系的 47.6%,第 2 排序轴可单独解释植物种营养-土壤关系的 23.7%。

在 CCA 中,环境变量被限定为轴的线性组合,在某个轴上的重要性则由变量与轴的相关系数来衡量(羊向东等,2001)。表 4 列出了 CCA 排序轴 1、轴 2 与土壤养分环境因子相关系数,从表 4 可以看出,第 1 排序轴与速效氮、有机质、含水量和速效钾有着显著的正相关关系,其中与速效氮相关系数为 0.502;第 2 排序轴与速效氮、有机质和含水量有较强的负相关性;总体来说,土壤理化性质是影响草甸植物化学成分较主要的环境因子,其贡献大小依次是:速效氮>有机质>含水量>速效钾。

在排序图中,环境因子用带有箭头的线段表示,3 个经济类群的分布格局在图中以点的形式表示出来,种类点与环境因子箭头共同反映出植物种类的分布沿每一环境因子的梯度方向的变化特征(张元明等,2004)。性质相似的环境物种彼此相邻,差异大的则彼此远离(王霞等,2007)。

根据 8 个土壤环境因子的分布特征(图 1),

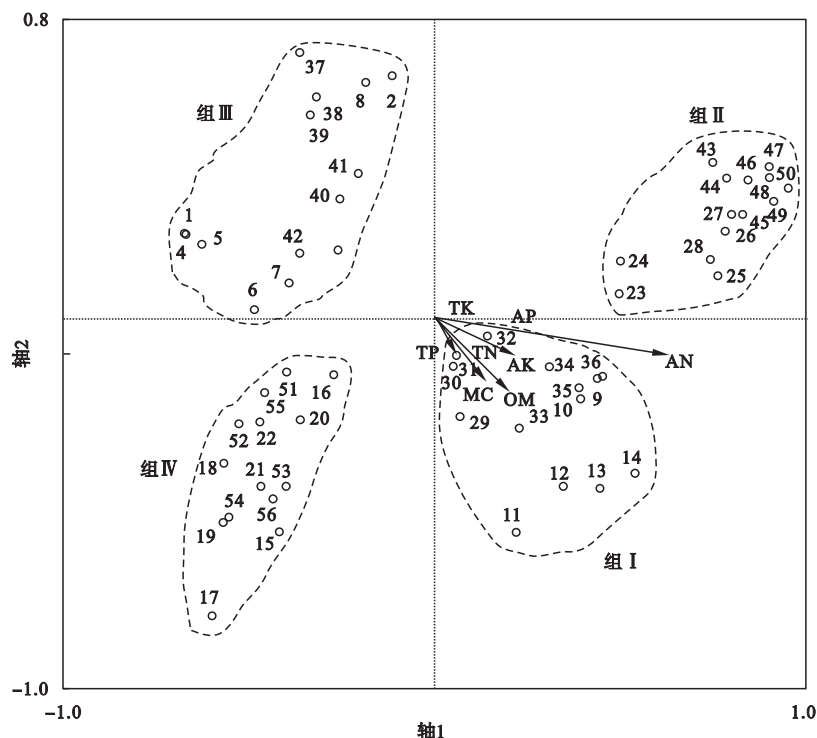


图 1 矮嵩草草甸土壤理化性质和植物化学成分的 CCA 二维排序图

Fig.1 CCA biplot of soil physicochemical properties and plant chemical components of *Kobresia humilis* meadow

AN.速效氮,AK.速效钾,AP.速效磷,MC.含水量,TN.全氮,TP.全磷,TK.全钾,OM.有机质。

CCA 排序分析可将植物分成 4 个组,各组的植物种对应的土壤养分和环境因子各不相同。组 I 包括未退化+增温的禾草类(垂穗披碱草、高原早熟禾、青海中华羊茅和紫羊茅,即编号 29-32)、莎草类(矮嵩草、二柱头蔗草、黑褐藁草、线叶蒿草,即编号 33-36)和退化+增温的杂类草(鹅绒委陵菜、二裂委陵菜、兰石草、麻花苳、美丽凤毛菊和圆萼刺参,即编号 9-14),对应于高的可利用土壤养分(速效氮、速效钾、速效磷和有机质)和较高的土壤含水量;组 II 包括未退化+未增温的禾草类(垂穗披碱草、高原早熟禾、青海中华羊茅和紫羊茅,即编号 43-46)、莎草类(矮嵩草、二柱头蔗草、黑褐藁草、线叶蒿草,即编号 47-50)和退化+未增温的杂类草(鹅绒委陵菜、二裂委陵菜、兰石草、麻花苳、美丽凤毛菊和圆萼刺参,即编号 23-28),对应于较低水平的土壤养分和土壤含水量,但均在其正向延长线上;组 III 包括未退化+增温的杂类草(鹅绒委陵菜、二裂委陵菜、兰石草、麻花苳、美丽凤毛菊和圆萼刺参,即编号 37-42)、退化+增温的禾草类(垂穗披碱草、高原早熟禾、青海中华羊茅和紫羊茅,即编号 1-4)和莎草类(矮嵩草、二柱头蔗草、黑褐藁草、线叶蒿草,即编号 5-8),与速效氮、速效钾、速效磷和土壤含水量呈显著的负相关;组 IV 包括未退化+未增温的杂类草(鹅绒委陵菜、二裂委陵菜、兰石草、麻花苳、美丽凤毛菊和圆萼刺参,即编号 51-56)、退化+未增温的禾草类(垂穗披碱草、高原早熟禾、青海中华羊茅和紫羊茅,即编号 15-18)和莎草类(矮嵩草、二柱头蔗草、黑褐藁草、线叶蒿草,即编号 19-22),其分布格局与较低的土壤养分和含水量相关。

3 讨论

OTC 在一定程度上改变了下垫面,改善了小室内的水热等微气候状况(Klein *et al.*, 2005)。多元方差分析表明(表 1),长期模拟增温显著促进了土壤养分循环的速率,但土壤中有有机质、全氮、全磷、全钾等含量减少,这说明随着模拟增温时间的延长,增温效应逐渐减弱。长期模拟增温引起牧草营养品质的变化(表 2)在退化和未退化矮嵩草草甸上,优良牧草(禾草和莎草)粗脂肪、粗蛋白和无氮浸出物含量降低,粗灰分、中性洗涤纤维、酸性洗涤纤维和木质素含量增加,不利于反刍动物对牧草的消化利用。

模拟增温在较长时间尺度上,对植物的影响不仅局限在功能上,更表现在组成和格局上(齐晔,

1999)。禾草是海北站矮嵩草草甸的建群种(周兴民等,1987),而高寒草甸是营养限制的生态系统(Jagerbrand *et al.*, 2009; 李东等,2010)。从图 1 可以看出,速效氮是高寒生态系统响应的主要控制因子(Read *et al.*, 2004)。模拟增温提高了土壤养分的矿化率,禾草类具有菌根共生体和根瘤菌,可以相对高效的获取营养资源,在 CCA 二维排序图上(图 1)表现为几乎完全分布在代表环境因子的线段上(编号 29-32);而莎草类是海北站矮嵩草草甸的优势牧草,当禾草植物占据群落上层时,形成郁闭的环境,且莎草类植物一般为短根茎地下芽植物,与禾草竞争吸收土壤养分的能力不高(Black *et al.*, 1994),所以莎草类植物相比禾草而言,距土壤养分因子较远,但总体表现为对增温的正响应(编号 33-36),这与之前的试验研究结果一致(Wu *et al.*, 2008);在禾草和莎草过分竞争光照和养分的情况下,杂类草的生长受到抑制,在 CCA 二维排序图上(图 1)表现为在土壤养分和土壤含水量的反向延长线上(编号 37-42),与之呈显著的负相关。

退化草地最主要的表现为氮素和碳素养分的缺乏,尤其是土壤有效养分的缺乏,优良牧草比例下降,杂类草逐渐成为优势物种(赵新全等,2011)。本研究表明,在退化草地上,长期模拟增温使矮嵩草草甸的群落结构发生了很大变化,杂类草对土壤有效养分的获取能力提高,在图 1 表现为与土壤养分和土壤含水量呈显著的正相关(编号 9-14);而禾草和莎草类植物逐渐失去与杂类草竞争土壤养分的能力,优势牧草营养品质下降,如长期增温下去,甚至会造成一些优势牧草物种的消失,在图 1 表现为与土壤养分和土壤含水量呈显著的负相关性(编号 1-8),矮嵩草草甸的退化导致禾草和莎草的优势度下降,造成生长受到抑制-土壤有机质等养分减少-土壤碳损失加速-退化加剧的恶性循环(曹生奎等,2014)。

而在未退化草地上,OTC 外矮嵩草草甸的成层结构未发生大的变化,上层以禾草为主(编号 43-46),下层为莎草科(编号 47-50)和杂类草(编号 51-56),禾草类和莎草类植物仍为优势牧草,在图 1 中表现为禾草和莎草与土壤养分和土壤含水量具有较强的相关性,而杂类草距其较远。在退化草地上未模拟增温,虽然仍是杂类草占据优势地位,但是没有在退化草地+模拟增温处理中 3 个经济类群的竞争激烈,在 CCA 二维排序图上(图 1)表现为杂类草较

靠近土壤养分和土壤含水量(编号23-28)禾草(编号15-18)和莎草(编号19-22)虽然较杂类草而言,距土壤养分和土壤含水量较远,但未像退化草地+模拟增温处理使禾草(编号1-4)和莎草(编号5-8)完全处在环境因子的反向延长线上。

4 结 论

本研究表明:长期增温增加了植物可直接利用的土壤养分含量,但土壤中有有机质、全氮、全磷、全钾和含水量均低于其各自对照;增温降低了优良牧草(禾草和莎草)粗脂肪、粗蛋白和无氮浸出物的含量,粗灰分、中性洗涤纤维、酸性洗涤纤维和木质素含量增加,降低了牧草消化率;长期模拟增温条件下,土壤理化性质对植物化学成分的贡献大小依次是:速效氮>有机质>含水量>速效钾,长期模拟增温进一步巩固了未退化矮嵩草草甸禾草类和莎草类优势牧草的地位,杂类草逐渐衰退;而在退化矮嵩草草甸样地上长期模拟增温,群落的优势度发生倾斜,加剧了草地退化。在未来气候变暖的情景下,如果不注重保护草地、没有合理的放牧管理制度,将会造成持续的草地退化和草地生态系统服务功能的衰退。

参考文献

- 鲍士旦. 2005. 土壤农化分析(第3版). 北京: 中国农业出版社.
- 曹生奎, 陈克龙, 曹广超, 等. 2014. 青海湖流域矮嵩草草甸土壤有机碳密度分布特征. 生态学报, 34(2): 482-490.
- 常欣. 2002. 黄土高原丘陵沟壑区土地持续利用方法研究: 以陕西安塞县纸坊沟为例(博士学位论文). 北京: 中国农业大学: 11-19.
- 陈建国, 杨扬, 孙航. 2011. 高山植物对全球气候变暖的响应研究进展. 应用与环境生物学报, 17(3): 435-446.
- 董全民, 赵新全, 马玉寿, 等. 2005. 牦牛放牧率和放牧季节对小嵩草高寒草甸土壤养分的影响. 生态学杂志, 24(7): 729-735.
- 董锁成, 周长进, 王海英. 2002. “三江源”地区主要生态环境问题与对策. 自然资源学报, 17(6): 713-720.
- 郭春爱, 刘芳, 许晓明. 2006. 叶绿素 b 缺失与植物的光合作用. 植物生理学通讯, 42(5): 967-973.
- 贾晓妮, 程积民, 万惠娥. 2007. DCA、CCA 和 DCCA 三种排序方法在中国草地植被群落中的应用现状. 中国农学通报, (12): 391-395.
- 李东, 黄耀, 吴琴, 等. 2010. 青藏高原高寒草甸生态系统土壤有机碳动态模拟研究. 草业学报, 19(2): 160-168.
- 李娜, 王根绪, 高永恒, 等. 2010. 模拟增温对三江源区高寒草甸土壤养分状况和生物学特性的影响研究. 土壤学报, 47(6): 1214-1224.
- 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): 558-567.
- 李明财, 罗天祥, 朱教君, 等. 2008. 高山林线形成机理及植物相关生理生态学特性研究进展. 生态学报, 28(4): 5583-5591.
- 皮南林, 周兴民, 赵多琥, 等. 1985. 青海高寒草甸矮嵩草草场放牧强度初步研究. 家畜生态, (1): 26-31.
- 齐晔. 1999. 北半球高纬度地区气候变化对植被的影响途径与机制. 生态学报, 19(4): 474-478.
- 隋珍, 常禹, 李月辉, 等. 2010. 牛蒡群落分布、物种组成与生态环境因子的关系. 生态学杂志, 29(2): 215-220.
- 王霞, 杨晓晖, 张建军, 等. 2007. 西鄂尔多斯高原植被与环境间的关系研究. 中国水土保持科学, 5(3): 84-89, 104.
- 吴金水. 1994. 土壤有机质及其周转动力学. 北京: 科学出版社.
- 羊向东, 王苏民, 夏威夷, 等. 2001. 典型对应分析在青藏高原现代湖泊硅藻与环境研究中的应用. 中国科学(D辑): 地球科学, (S1): 273-279.
- 尹华军, 赖挺, 程新颖, 等. 2008. 增温对川西亚高山针叶林内不同光环境下红桦和岷江冷杉幼苗生长和生理的影响. 植物生态学报, 32(5): 1072-1083.
- 张元明, 陈亚宁, 张小雷. 2004. 塔里木河下游植物群落分布格局及其环境解释. 地理学报, 59(6): 903-910.
- 赵新全, 曹广民, 李英年, 等. 2009. 高寒草甸生态系统与全球变化. 北京: 科学出版社.
- 赵新全, 马玉寿, 王启基, 等. 2011. 三江源区退化草地生态系统恢复与可持续管理. 北京: 科学出版社.
- 周华坤, 师燕, 周兴民, 等. 2001. 矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸内架设开顶式增温小室对微气候的影响. 青海草业, 10(3): 1-5.
- 周华坤, 周兴民, 赵新全. 2000. 模拟增温效应对矮嵩草草甸影响的初步研究. 植物生态学报, 24(5): 547-553.
- 周兴民, 王启基, 张堰青, 等. 1987. 不同放牧强度下高寒草甸植被演替规律的数量分析. 植物生态学与地植物学学报, 11(4): 276-285.
- Arft AM, Walker MD, Gurevitch J, et al. 1999. Responses of tundra plants to experimental warming: Meta-analysis of the international tundra experiment. *Ecological Monographs*, 69: 491-511.
- Black JA, Boal KB. 1994. Strategic resources: Traits, configurations and paths to sustainable competitive advantage. *Strategic Management Journal*, 15: 131-148.
- Cornelissen JHC, Van Bodegom PM, Aerts R, et al. 2007. Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecology Letters*, 13: 619-627.
- Grabher G, Gottfried M, Pauli H. 1994. Climate effects of mountain plants. *Nature*, 369: 448-450.
- Hall IH, Smol AJ. 1995. A weighted-averaging regression and calibration model for inferring total phosphorus concentra-

- tion from diatoms in British Columbia (Canada) lakes. *Freshwater Biology* , **27**: 417–434.
- Hart SC , Perry DA. 1999. Transferring soils from high-to low-elevation forests increases nitrogen cycling rates: Climate change implications. *Global Change Biology* , **5**: 23–32.
- Havstor MM , Callaghan TV , Jonasson S. 1993. Differential growth responses of *Cassiope tetragona* , an arctic dwarf-shrub , to environmental perturbations among three contrasting high and sub-arctic sites. *Oikos* , **66**: 389–402.
- Henry GHR , Molau U. 1997. Tundra plants and climate change , the international tundra experiment (ITEX) . *Global Change Biology* , **3**: 1–9.
- Hountin JA , Couillard D , Karam A. 1997. Soil carbon , nitrogen and phosphorus contents in maize plots after 14 years of pig slurry applications. *Journal of Agricultural Science* , **129**: 187–191.
- Jagerbrand AK , Alatalo JM , Chrimes D , et al. 2009. Plant community responses to 5 years of simulated climate change in meadow and heath ecosystems at a subarctic-alpine site. *Oecologia* , **161**: 601–610.
- Jonasson S , Havstrom M , Jensen M , et al. 1993. In situ mineralization of nitrogen and phosphorus of arctic soils after perturbations simulating climate change. *Oecologia* , **95**: 179–186.
- Jongman RHG , Ter Braak CJF , Van Tongeren OFR. 1995. Data Analysis in Community and Landscape Ecology. Cambridge: Cambridge University Press: 91–164.
- 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.
- Klein JA , Harte J , Zhao XQ. 2005. Dynamic and complex microclimate responses to warming and grazing manipulations. *Global Change Biology* , **11**: 1440–1451.
- Lepš J , Šmilauer P. 2003. Multivariate Analysis of Ecological Data Using Canoco. Cambridge: Cambridge University Press: 25–82.
- Liu XD , Chen BD. 2000. Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades. *International Journal of Climatology* , **20**: 1729–1742.
- Malhi SS , McGill WB , Nyberg M. 1990. Nitrate losses in soils: Effect of temperature , moisture and substrate concentration. *Soil Biology and Biochemistry* , **22**: 733–737.
- Marchand FL , Mertens S , Kockelbergh F. 2005. Performance of high arctic tundra plants improved during but deteriorated after exposure to a simulated extreme temperature event. *Global Change Biology* , **11**: 2078–2089.
- Read DJ , Leake JR , Perez-Moreno J. 2004. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes. *Canadian Journal of Botany* , **82**: 1243–1263.
- Richards IR , Clayton CJ , Reve AJK. 1998. Effects of long term fertilizer phosphorus application on soil and crop phosphorus and cadmium contents. *Journal of Agricultural Science* , **131**: 87–195.
- Ron M. 2002. Oxidative stress , antioxidants and stress tolerance. *Trends in Plant Sciences* , **7**: 405–410.
- Savoizzi A , Levi Minzi R , Riffaldi R. 1994. The effect of forty years of continuous corn cropping on soil organic matter characteristics. *Plant and Soil* , **160**: 139–145.
- Stark JM , Firestone MK. 1996. Kinetic characteristics of ammonium-oxidizer communities in California oak woodland-annual grassland. *Soil Biology and Biochemistry* , **28**: 1307–1317.
- Teixeira AP , Assis MA , Siqueira FR , et al. 2008. Tree species composition and environmental relationships in a Neotropical swamp forest in Southeastern Brazil. *Wetlands Ecology and Management* , **16**: 451–461.
- 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.
- Wu FZ , Bao WK , Li LF , et al. 2008. Effects of water stress and nitrogen supply on leaf gas exchange and fluorescence parameters of *Sophora davidii* seedlings. *Photosynthetica* , **46**: 40–48.

作者简介 杨月娟,女,1988年生,硕士研究生,主要从事高寒草地气候变化生态学方面的研究。E-mail: yangyuejuan198907@163.com

责任编辑 王伟
