

DOI: 10.5846/stxb201711172050

戴黎聪 柯浚 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.

Dai L C, Ke X, Cao Y F, Zhang F W, Du Y G, Li Y K, Guo X W, Li Q, Lin L, Ma J J, Cao G M. Allocation patterns of above- and belowground biomass and its response to meteorological factors on an alpine meadow in Qinghai-Tibet Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(2): 486–493.

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

戴黎聪^{1,2} 柯浚^{1,2} 曹莹芳^{1,2} 张法伟¹ 杜岩功¹ 李以康¹ 郭小伟¹ 李茜¹ 林丽¹,
马建军³ 曹广民^{1,*}

1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 青海省门源种马场, 门源 810305

摘要: 基于 2006—2015 年青海海北站 10 年生物量及气候因子监测数据, 分析了青藏高原高寒矮嵩草草甸生物量的季节及年际动态, 并探讨了气候因子对其影响。结果表明: (1) 季节尺度上, 高寒矮嵩草草甸地上生物量表现为单峰变化曲线, 8 月为其峰值点, 为(345.72±27.01) g/m², 代表了高寒草甸的地上净初级生产力。而地下根系的现存量变化较为复杂, 其中 5—7 月呈现持续上升趋势, 8 月快速下降, 之后 9 月份急剧, 且各月份之间未达到显著水平 ($P>0.05$); 年际尺度上, 10 年间高寒矮嵩草草甸地上生物量整体呈现波动增加趋势, 2014 年为其峰值点, 达(437.12±32.01) g/m²。地下生物量呈现波动性变化, 变异较大, 10 年间平均值为(2566.99±138.11) g/m²; (2) 高寒草甸光合产物分配主要分布在地下, 80% 地下根系生物量分布于地表 0—10 cm 土层, 且不同土层根系生物量占总地下生物量的比值在不同月份较为稳定。(3) 气候因子中, 大气相对湿度是影响高寒草甸地上生物量大小的主要因素; 而气候因子对地下根系生物量的影响极为微弱。研究表明, 高寒矮嵩草草甸对环境变化具有较高的自我调节能力, 且高寒草甸的演化受制于人类干扰, 而非气候变化。

关键词: 青藏高原; 高寒矮嵩草草甸; 生物量; 季节动态; 年际动态; 气候因子

Allocation patterns of above- and belowground biomass and its response to meteorological factors on an alpine meadow in Qinghai-Tibet Plateau

DAI Licong^{1,2}, KE Xun^{1,2}, CAO Yingfang^{1,2}, ZHANG Fawei¹, DU Yangong¹, LI Yikang¹, GUO Xiaowei¹,
LI Qian¹, LIN Li¹, MA Jianjun³, CAO Guangmin^{1,*}

1 Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Menyuan Stud Farm of Qinghai Province, Menyuan 810305, China

Abstract: Qinghai-Tibetan Plateau is the highest and largest plateau on earth, and almost 60% of its area is occupied by natural alpine grassland (alpine steppe and meadow). Owing to its unique climatic conditions, together with little human disturbance, it provides a unique opportunity to test the above- and belowground biomass allocation patterns and its response to meteorological factors. In the past, many studies have been conducted between above- and belowground biomass and environmental factors on alpine meadows in the Qinghai-Tibet plateau, but large uncertainties still exist owing to the

基金项目: 国家自然科学基金项目(41730752, 31770530); 青海省基础科学研究计划自然科学基金青年项目(2016-J-923Q)

收稿日期: 2017-11-17; 网络出版日期: 2018-10-18

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: caogm@nwipb.cas.cn

<http://www.ecologica.cn>

difficulty determining belowground biomass. Therefore, the allocation between above- and belowground biomass is still a central issue in plant ecology. In this study, we examined seasonal and interannual variations in biomass based on long-term monitoring data sets. Moreover, a general regression analysis was applied to examine the relationship between above- and belowground biomass and meteorological factors. The results showed that (1) at a seasonal scale, the aboveground biomass showed a unimodal relationship from May to August, with a peak in August (345.7 ± 27.01) g/m^2 that represented the net primary productivity of alpine meadows, which then decreased from August to September. The belowground biomass was relatively complex than the aboveground biomass, which increased from May to July and decreased rapidly in August; no significant difference was observed in the belowground biomass among these months. At an interannual scale, aboveground biomass showed a significant increased trend during 2005—2015, reaching a maximum in 2014 (437.12 ± 32.01) g/m^2 . The belowground biomass was relatively stable during 2005—2015, but the year-to-year variations in belowground biomass was larger than that of the aboveground biomass ($\text{CV} = 24.30\%$); the 10-year average of belowground biomass was (2566.58 ± 138.11) g/m^2 ; (2) the photosynthetic products were mainly distributed in the belowground biomass, with 80% root biomass distributed in the 0—10 cm soil layer. In addition, the distributed fraction was relatively stable across all soil depths (0—10, 10—20, 20—30, and 20—40 cm) among months; (3) the air relative humidity was the most important factor affecting aboveground biomass, whereas the belowground biomass was less affected by climatic factors. Our results suggest that the alpine meadow ecosystem has a high self-regulation ability against environmental factors, and the evolution of alpine meadows is subject to the interference of human activities rather than climate change.

Key Words: Qinghai-Tibet Plateau; alpine *Kobresia* meadow; biomass; seasonal dynamics; interannual dynamics; meteorological factors

草地是陆地分布面积最广的生态系统类型之一,几乎占全球陆地面积的 25%,其净初级生产力约占全球植被净初级生产力的 1/3^[1-3]。准确估测草地的生产力及其影响因素对于实施草地的适应性管理及其可持续发展十分迫切。

降水和温度是影响我国北方温带草地生物量最重要的限制因子,降雨量越多,温度越高,草地生物量越高^[4-5]。在一些干旱地区,水分对草地生物量的影响更为显著^[6]。有关我国草地生产力,以往研究多基于环境因子,借助遥感或模型方法进行估测^[7],而基于长时段实测数据探讨研究草地生产力与外界环境关系相对较少。根冠比(R/S)表征了植物光合产物在系统地上及地下的分配比,对于草地生态系统碳储量的评估具有十分重要的意义^[8]。它不仅受到气候因子,特别是干旱的影响,同时受到放牧干扰的作用,干旱和重度放牧可导致地下与地上生物量比值增大^[9]。这些研究多见于温带草原和荒漠草原生态系统,青藏高原高寒草地的研究相对较为薄弱,成为高寒草地功能提升及其生物地球化学过程研究的瓶颈。

高寒草甸是青藏高原的主体植被类型,在发挥高原屏障功能方面具有重要作用^[10]。对气候变化和人为干扰极为敏感。由于青藏高原环境恶劣、研究基础薄弱,数据获取较为困难,且以往高寒草甸地上和地下生物量的研究多为季节动态值,年际动态数据甚少^[11]。基于长期实地调查数据探讨地上和地下生物量垂直分布格局及其与环境因子关系研究十分匮乏^[3],以往该区域地下生物量及碳储量的估测主要采用 R/S 比值(根冠比 Root/shoot ratio)来评估^[12],由于放牧干扰的影响, R/S 比值往往被高估,估测误差较大。

本研究基于 2006—2015 年青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站的 10 年高寒矮嵩草甸生物量及环境因子实测资料,结合回归分析方法,探讨了青藏高原矮嵩草甸地上、地下和总生物量季节和年际动态,明晰其与外界环境因子的关系,这对于准确评估草地生态系统净初级生产力及草地资源的管理和合理利用具有重要意义^[13-14]。

1 研究区域概况

本研究设置于海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站($37^{\circ}37'N$, $101^{\circ}19'E$),位于青藏高原东北

<http://www.ecologica.cn>

隅,该区域气候为典型的高原大陆性季风气候,平均海拔为3200 m,年均温和年降水分别为 -1.7°C 、580 mm,且降水主要集中在植物生长季5—9月份。该区一年只有冷暖两季,夏季温暖多雨,7月份最暖,平均气温 9.8°C ;冬季寒冷干燥,1月份最冷,平均气温 -14.8°C 。土壤类型为草毡寒冻维形土(Mat-cryosod Soil) 植被建群种为矮嵩草(*Kobresia humilis*)、异针茅(*Stipa aliena*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)为主要优势种,美丽风毛菊(*Saussure asuperba*)、羊茅(*Festuca ovina*)、线叶龙胆(*Gentiana farreri*)和麻花苻(*Gentiana straminea*)等为次优势种,植物地下根系主要分布在0—40 cm土层中。

2 研究方法

2.1 野外取样

草地生物量于2006—2015年的5—9月25日左右进行监测。地上生物量采用标准收获法,样方面积50 cm \times 50 cm,重复5—8次。地下生物量现存量测定采用根钻法(Φ 为7 cm),按0—10、10—20、20—30 cm和30—40 cm分层采集,重复5次,随机设置于地上生物量调查样方中,以水洗法进行根系的洗涤,65 $^{\circ}\text{C}$ 下烘干至恒重称重。

由于冬季放牧采食、践踏与风蚀,前年地上生物量消失殆尽,所测定的即为当年净累积生物量。而由于植物的多年生特性,植物地下生物量测定值为根系现存量,年累积量为周年的净增量,高寒草甸地区一般采用次年5月与先年5月根系现存量的差值作为根系年净累积量。而将生长季5—9月的增量代表了根系的更新能力。

2.2 气象数据

气象因子包括净辐射总量、气温、降水、相对湿度、日照时数、地温等,数据来源于青海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站气象观测站。数据获取时段为2006—2015年,其中降水由于翻斗式雨量计敏感性较差,采用人工观测数据。其余因子采用MAWS(vaisala)进行观测。

2.3 数据处理

数据分析和作图均采用Origin 9.0软件完成,生物量的季节动态是根据2006—2015年5—9月的平均值获得。

3 结果

3.1 地上生物量和地下生物量现存量的季节和年际动态

季节尺度上,高寒矮嵩草草甸地上生物量动态变化总体呈单峰曲线,5—8月为地上生物量累积期,8月下旬达到其峰值,之后随着植物的枯黄,养分向地下转移,而逐渐减小(图1)。5—7月为其生物量快速累积期,其累积速率为3.25 g/d,8月累积速度变缓为1.47 g/d。这与5—7月植物以营养生长为主,8月以繁殖生长有关。统计表明,这两个阶段生物量的累积速率达到显著差异($P < 0.01$) (表1)。地下根系现存量变化较为复杂,其5—9月现存量平均为 $(2656.58 \pm 204.40) \text{ g/m}^2$,其中,5—6月为根系的快速拓展期,其累积速率为6.76 g/d,7月拓展速度减缓,累积速率为0.53 g/d,8月随着老化根系的死亡分解,现存量大幅下降,其下降速率为8.27 g/d,9月又趋累积(图1)。

年尺度上,8月植物生长盛期,地上生物量代表了草地地上生产力。10年间高寒矮嵩草草甸地上生物量呈现波动性的增加变化趋势($R^2 = 0.69$; $P = 0.01$) (图1),平均值为 $(345.7 \pm 27.01) \text{ g/m}^2$,变异较小($CV = 12.3\%$) (表1),其线性拟合斜率即年增加率为 $12.42 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 。植物地下根系现存量亦呈现波动性变化,10年间平均值为 $(2444.86 \pm 193.58) \text{ g/m}^2$ (图1),变异系数达24.30% (表1)。

3.2 高寒矮嵩草草甸的光合产物分配

高寒矮嵩草草甸光合产物主要分配于地下,以R和S分别代表植物根系和地上部分生物量的净增量,随着生长期的延长,R/S呈现持续的下降趋势(图2)。其中,6—7月,R/S为正值,地上与地下生物量处于同步

累积期。7 月份, 随着根系生物量净累积速率的减缓, 其 R/S 比接近于零。植物生长盛期 8 月, 随着土壤微生物活性的加强, 老化死亡根系的分解加快, 植物根系净累积量呈现持续下降, 9 月植物进入枯黄期, 植物光合产物和养分开始由地上向地下转移, 地上生物量快速下降, 导致 8—9 月的 R/S 成为负值(图 2)。

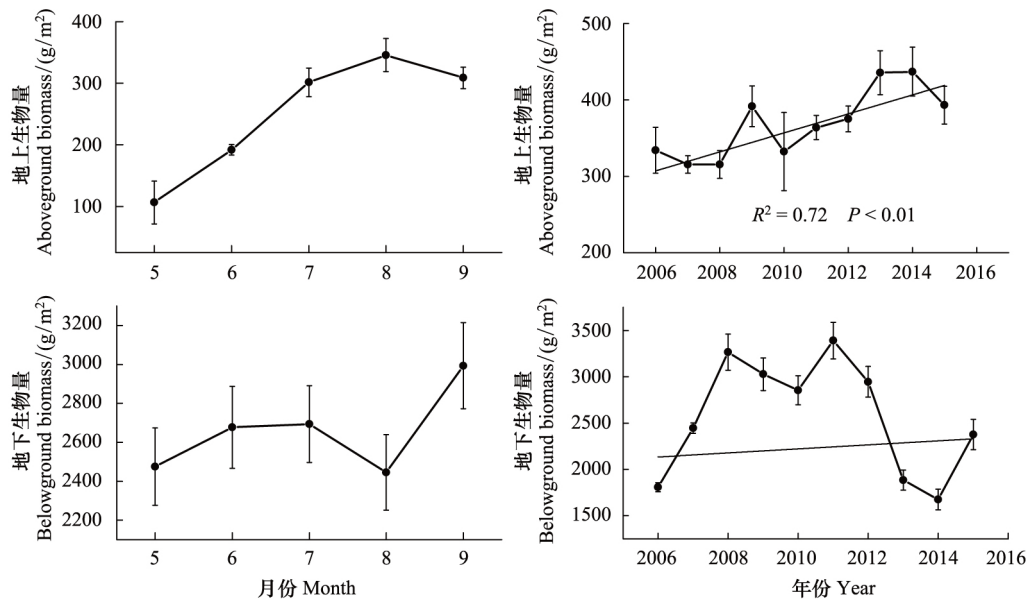


图 1 高寒矮嵩草甸地上和地下根系现存量季节和年际变异

Fig.1 The seasonal and interannual variation in above- and belowground biomass of an alpine *Kobresia* meadow

表 1 高寒矮嵩草甸地上和地下根系生物量不同月份多重比较及年际变异系数

月份 Month	地上生物量 Aboveground biomass/(g/m ²)	地下生物量 Belowground biomass/(g/m ²)
5	(106.45±34.79) b	(2474.48±198.84) a
6	(192.05±8.80) bc	(2677.29±210.61) a
7	(301.45±23.45) ac	(2693.16±197.60) a
8	(345.72±27.01) a	(2444.86±193.58) a
9	(308.84±17.48) ac	(2993.10±221.39) a
2006—2015 变异系数/% 2006—2015 variable coefficient	12.30	24.30

相同字母表示没有显著差异

3.3 地下生物量垂直分配格局及其季节动态

高寒矮嵩草甸植物根系基本分布于剖面 0—40 cm 土层, 其地下根系现存量在剖面分布表现出“倒金字塔”构型, 0—10 cm 占剖面的 80%, 10—20、20—30 cm 和 30—40 cm 分别占 11%、5% 和 3%。同时, 不同土层根系现存量的季节分配比保持相对稳定(图 3)。

3.4 气象因子对草地生产力的影响

以影响草地生产力的净辐射总量、气温、降水、相对湿度、日照时数、地温等与草地生产力进行回归分析, 结果表明: 大气相对湿度对地上生物量影响最大($R^2 = 0.47$; $P < 0.01$), 然后依次是气温($R^2 = 0.18$; $P < 0.01$)、平均地温($R^2 = 0.11$; $P = 0.01$), 而降水、净辐射和日照时数对地上生物量影响较小(图 4)。气候因子对地下根系现存量的影响极为微弱(图 5)。

4 讨论

4.1 高寒草地生物量形成的特殊性

许多研究认为,温度和降水是影响草地生产力形成的主要驱动因子。对于温带草原,温度越高,降水越多,草地生产力越高^[8]。在区域尺度上,由于物种组成和气候条件不同,植被地上生物量随着气候因子的变化可能会表现不同的规律。如在降雨丰沛的湿润地区,植物生长受到温度、太阳辐射等的影响,水分不再构成其生长的限制因子;而在干旱地区,温度可能不再是植被生长的限制因子,则主要受水分限制^[7]。受青藏高原海拔高度的影响,低温或水热配合的不适是影响高寒草地生产力形成的主要因子,地上生物量的形成主要受水热耦合影响^[14]。夜间降雨、白昼艳阳高照最有利于草地生产力的提高,而白昼的阴天与降雨耦合的当年,往往造就了草地生产的歉年。

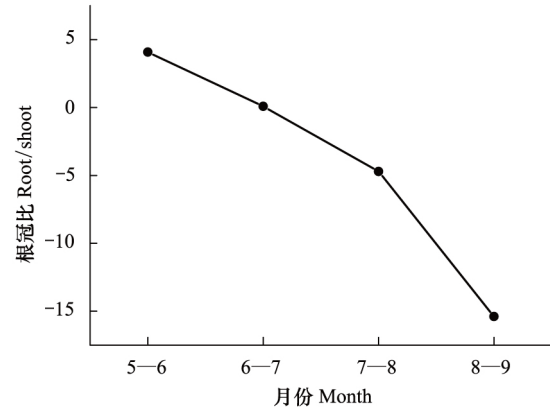


图2 高寒矮嵩草草甸根冠比增量季节变异

Fig.2 The seasonal variation in net belowground biomass/aboveground biomass (R/S) of an alpine *Kobresia* meadow

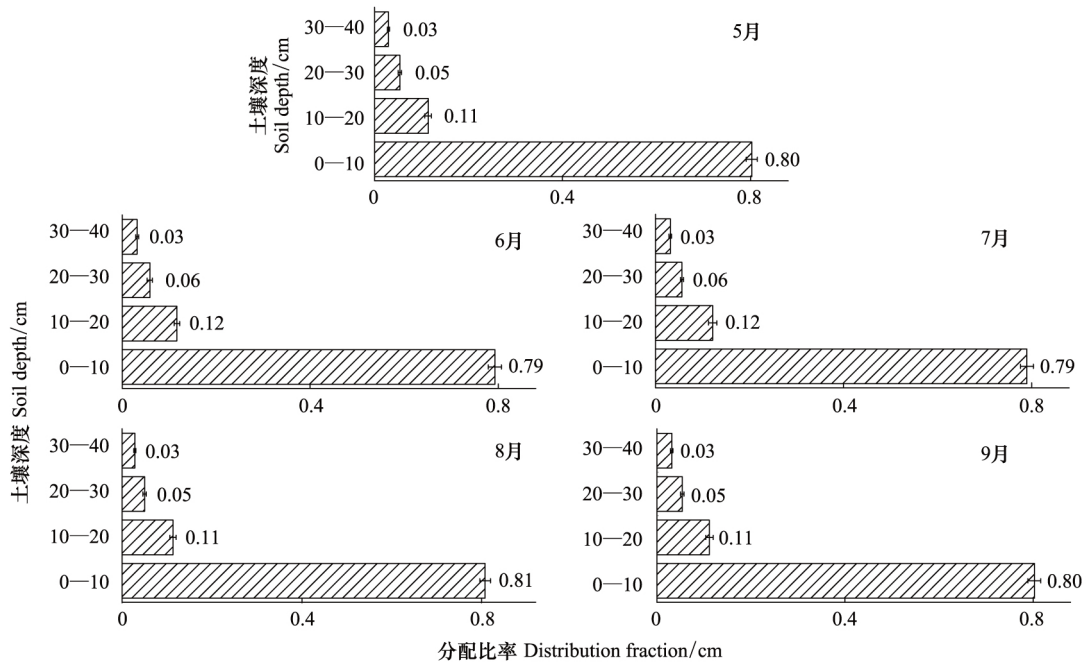


图3 高寒矮嵩草草甸不同土层地下根系现存量分配比的季节变化

Fig.3 The seasonal variation in root biomass across different soil layer of an alpine *Kobresia* meadow

也有研究表明,高寒草地生态系统土壤养分以有机态储存于土壤中,呈现出“全量养分丰富、而速效养分贫乏”的特点^[15]。然而高寒植物在长期的适应与进化中,形成了高效的养分再利用特征,其对N、P的再利用率分别高达65.2%和67.4%^[16]。高寒草甸牧草返青始于5月底6月初,根系分布层完全解冻大约在6月底,返青期植物生长养分供给主要来源于先年植物根系储存的养分。7—8月,随着土壤温度的回升,土壤微生物活性逐渐加强,老化死亡根系数量增多,微生物分解作用加快,根系的净累积速率变缓。养分的再利用主要表现在8月底—9月份的植物地上营养向地下传输与保存,造成了其地下根系现存量的特殊季节变化过程(图1)。

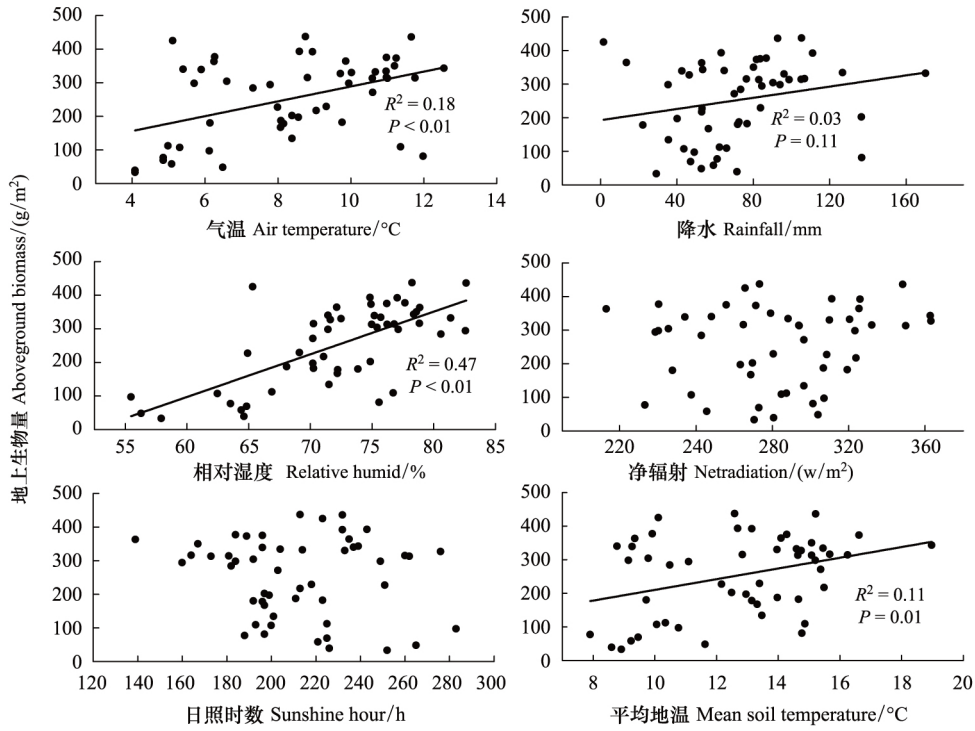


图 4 高寒矮高草甸生长季地上生物量与气象因子关系

Fig.4 The relationship between meteorological factors and aboveground biomass of an alpine *Kobresia* meadow at growing season

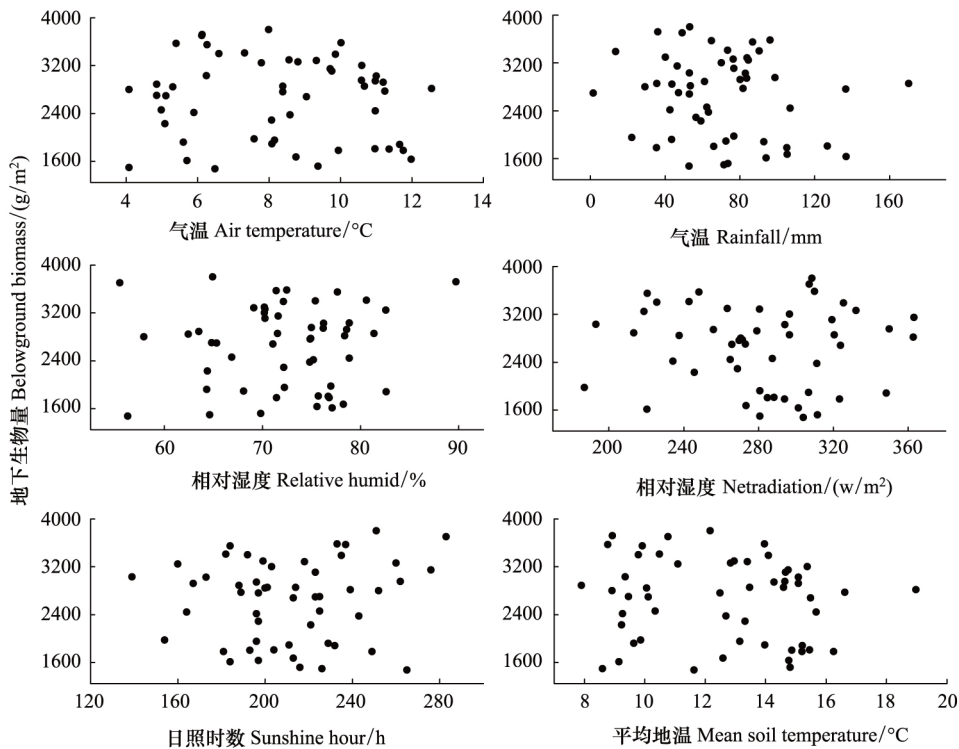


图 5 高寒矮高草甸生长季地下根生物量与气象因子关系

Fig.5 The relationship between meteorological factors and belowground biomass of an alpine *Kobresia* meadow at growing season

4.2 高寒矮嵩草草甸光合产物分配格局

地下与地上生物量比值(R/S)作为草地生态系统的重要参数之一,对于草地管理和碳评估具有重要的指导意义。过去 R/S 多采用地下根系现存量与地上生物量之比,但由于高寒矮嵩草草甸植被地下根系为多年生,因此该 R/S 在应用中,特别是在高寒草地碳循环过程及其源汇效应估测中呈显出一些不合理性。本研究中, R 和 S 分别代表植物根系和地上部分生物量的净增量,能够较好的反映高寒草甸光合产物分配格局。

水分和温度不仅影响到草地的生产力,同时影响到高寒矮嵩草草甸的 R/S 。基于海北站长期的模拟水热改变实验发现,模拟增温不会造成高寒草甸总生物量的改变,但使其光合产物向地下分配比率增加,导致 R/S 增大,且造成深层土壤的根系生物量变大。究其原因,增温处理改变土壤水分和养分的垂直分布格局,增温处理后,土壤养分和水分会向深层土壤转移,植物为了获得最大的养分和水分,满足其生长要求,会增加对地下生物量的投入,且造成根系生物量增加^[17]。同时,根据功能平衡假说也表明,植物在地上和地下资源利用上存在竞争平衡,当土壤养分或水分匮乏时,植物往往会通过提高地下/地上生物量比值,从而增加地下部分对土壤养分的竞争能力^[18]。此外,在全球气候变暖背景下,高寒草甸地下与地上生物量比值(R/S)不仅受到气候因素影响还受到人类活动影响(如:放牧),由于典型高寒嵩草草甸植被构型呈现双层结构,即上层为禾草群落,下层为莎草群落,如今在放牧干扰下,植物群落发生偏途演替^[19],致使群落的双层结构退化为单层结构,从而改变了草地生态系统结构和物种组成,最终导致植物地下与地上光合产物分配比值发生改变^[20-21]。

草地地下根系现存量的垂直分布格局一直是国内外研究的热点。高寒草原、山地草甸、山地草甸草原、山地草原和山地荒漠草原研究结果均得出了草地地下根系现存量剖面分布表现出倒金字塔构型的结论^[22-23]。以往研究认为0—10 cm土层具有较好的保水和保肥功能,植物为了获取更多的养分和水分,满足其生长需求,便将根系集中分布在0—10 cm土壤中^[24]。也有研究表明,根系的呼吸需要氧气,植物将根系集中分布在表层土壤也是为了获得更多的氧气^[25]。本研究植物根系剖面构型与上述研究结果一致,然而高寒矮嵩草甸特殊的生物类群—莎草科植物高 R/S 特殊的生物学属性对高寒矮嵩草草甸的光合产物分配及根系的剖面分部具有重要影响。随着放牧强度的加大,高寒草甸优势植物种群发生蜡质化,以抵抗放牧对草地的影响,导致了植物根系的表聚性^[21]。另一方面高寒草甸主要由禾草和莎草科组成,其地下根系分布较浅,主要分布0—10 cm土壤中,致使相比于温带草原和北方森林,高寒草甸地下生物量分布较浅。

4.3 高寒矮嵩草草甸稳定性与管理

青藏高原高寒草地碳库容量巨大,其草地总面积达160万 km^2 ,总碳储量26.47 PgC;占中国植被碳储的5.1%,土壤碳的24.33%^[26]。高寒草甸在地球碳循环中具有重要汇功能。本研究中,2006—2015年高寒矮嵩草草甸地下根系现存量较为稳定,植被87%生物量分配在地下部分,且地下根系现存量受外界气候因子影响微弱,高寒草地植物对N和P的再利用率分别为65.2%和67.4%^[27]。在全球气候变化加剧背景下,高寒生态系统具有较高的稳定性与缓冲能力。

相对于气候因素,高寒草甸的稳定性更易受到人类活动的干扰,超载放牧下草毡表层极度加厚和生物结皮的老化死亡引起的草地养分供求失调和生理干旱,是高寒草甸退化的终极原因^[28]。重度放牧而非增温与氮沉降引起高寒草地的退化主要驱动因素^[28]。高寒草甸植物不同功能群植物对放牧干扰的响应各异,禾本科为放牧抑制型,矮嵩草为适度放牧促进型,小嵩草为放牧促进型^[28]。对于高寒矮嵩草草甸的适应性管理,应根据现实群落优势功能群对牧压的敏感强度和生存策略,认知与控制草地在其稳定性维持的阈值区间,实行不同放牧措施,是进行高寒草地适应性管理的关键。

5 结论

本文基于2005—2015年青藏高原高寒矮嵩草草甸生物量与气象数据,分析得出以下结论:

(1) 季节尺度上,地上生物量表现为单峰曲线。地下根系现存量变化规律较为复杂,且剖面分布呈“T”构型,0—10 cm土层占现存根系总生物量的80%。相对湿度是影响对地上生物量的主要气象因子。地下生物

量对气象因子影响不敏感。

(2) 年际尺度上, 地上生物量呈现显著上升趋势。地下根系现存量波动较大, 变化相对较为稳定, 大气相对湿度对地上生物量的年际变化影响显著。而地下根系现存量年际变化, 虽受地温、气温和降水影响, 但均未达到显著性水平。

参考文献(References):

- [1] Wang L, Niu K C, Yang Y H, Zhou P. Patterns of above-and belowground biomass allocation in China's grasslands: evidence from individual-level observations. *Science China Life Sciences*, 2010, 53(7): 851-857.
- [2] Wilson J B. A review of evidence on the control of shoot: root ratio, in relation to models. *Annals of Botany*, 1988, 61(4): 433-449.
- [3] Yang Y H, Fang J Y, Ma W H, Guo D L, Mohammad A. Large-scale pattern of biomass partitioning across China's grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(2): 268-277.
- [4] Yang Y H, Fang J Y, Ji C Y, Han W X. Above-and belowground biomass allocation in Tibetan grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 2009, 20(1): 177-184.
- [5] Gill R A, Kelly R H, Parton W J, Day K A, Jackson R B, Morgan J A, Scurlock J M O, Tieszen L L, Castle J V, Ojima D S, Zhang X S. Using simple environmental variables to estimate below-ground productivity in grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 2002, 11(1): 79-86.
- [6] 周广胜, 王玉辉, 蒋延玲. 全球变化与中国东北样带(NECT). *地学前缘*, 2002, 9(1): 198-216.
- [7] 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.
- [8] 韩彬, 樊江文, 钟华平. 内蒙古草地样带植物群落生物量的梯度研究. *植物生态学报*, 2006, 30(4): 553-562.
- [9] 王艳芬, 汪诗平. 不同放牧率对内蒙古典型草原地下生物量的影响. *草地学报*, 1999, 7(3): 198-203.
- [10] 孙鸿烈, 郑度, 姚檀栋, 张镜铨. 青藏高原国家生态安全屏障保护与建设. *地理学报*, 2012, 67(1): 3-12.
- [11] 林丽, 张德罡, 曹广民, 欧阳经政, 刘淑丽, 张法伟, 李以康, 郭小伟. 高寒嵩草甸植物群落数量特征对不同利用强度的短期响应. *生态学报*, 2016, 36(24): 8034-8043.
- [12] 杨秀静, 黄玫, 王军邦, 刘洪升. 青藏高原草地地下生物量与环境因子的关系. *生态学报*, 2013, 33(7): 2032-2042.
- [13] 王代军, 黄文惠, 苏加楷. 多年生黑麦草和白三叶人工草地生物量动态研究. *草地学报*, 1995, 3(2): 135-143.
- [14] 杨福囤, 王启基, 史顺海. 青海海北地区矮嵩草甸生物量和能量的分配. *植物生态学与地植物学学报*, 1987, (2): 106-112.
- [15] 乐炎舟, 鲍新奎, 张金霞, 赵宝莲. 高山草甸土营养物质与植物生长关系的研究. *中国草原*, 1980, (3): 28-33, 19-19.
- [16] Jiang C M, Yu G R, Li Y N, Cao G M, Yang Z P, Sheng W P, Yu W T. Nutrient resorption of coexistence species in alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau explains plant adaptation to nutrient-poor environment. *Ecological Engineering*, 2012, 44: 1-9.
- [17] Xu M H, Peng F, You Q G, Guo J, Tian X F, Xue X, Liu M. Year-round warming and autumnal clipping lead to downward transport of root biomass, carbon and total nitrogen in soil of an alpine meadow. *Environmental and Experimental Botany*, 2015, 109: 54-62.
- [18] 王敏, 苏永中, 杨荣, 杨晓. 黑河中游荒漠草地地上和地下生物量的分配格局. *植物生态学报*, 2013, 37(3): 209-219.
- [19] 李以康, 林丽, 张法伟, 梁东营, 王溪, 曹广民. 小嵩草群落——高寒草甸地带性植被放牧压力下的偏途顶极群落. *山地学报*, 2010, 28(3): 257-265.
- [20] 曹广民, 杜岩功, 梁东营, 王启兰, 王长庭. 高寒嵩草甸的被动与主动退化分异特征及其发生机理. *山地学报*, 2007, 25(6): 641-648.
- [21] 曹广民, 龙瑞军. 放牧高寒嵩草甸的稳定性及自我维持机制. *中国农业气象*, 2009, 30(4): 553-559.
- [22] 李凯辉, 王万林, 胡玉昆, 高国刚, 公延明, 尹伟. 不同海拔梯度高寒草地地下生物量与环境因子的关系. *应用生态学报*, 2008, 19(11): 2364-2368.
- [23] 朱宝文, 周华坤, 徐有绪, 李英年, 唐凯. 青海湖北岸草甸草原牧草生物量季节动态研究. *草业科学*, 2008, 25(12): 62-66.
- [24] 白永飞, 许志信, 李德新. 羊草草原群落生物量季节动态研究. *中国草地*, 1994, (3): 1-5, 9-9.
- [25] Schenk H J, Jackson R B. The global biogeography of roots. *Ecological Monographs*, 2002, 72(3): 311-328.
- [26] 方长明. 相对稳定的草地生态系统碳库. *中国科学: 生命科学*, 2011, 41(4): 340-342.
- [27] Lin L, Li Y K, Xu X L, Zhang F W, Du Y G, Liu S L, Guo X W, Cao G M. Predicting parameters of degradation succession processes of Tibetan *Kobresia* grasslands. *Solid Earth*, 2015, 6(4): 1237-1246.
- [28] Qiao N, Xu X L, Cao G M, Ouyang H, Kuzyakov Y. Land use change decreases soil carbon stocks in Tibetan grasslands. *Plant and Soil*, 2015, 395(1/2): 231-241.