

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2020.05.026

梯度增温对高寒草甸物种多样性和生物量的影响

马 丽^{1,4}, 张 骞^{1,4}, 张中华^{1,4}, 郭 婧^{1,4}, 杨晓渊^{1,4}, 周秉荣²,
邓艳芳³, 王 芳¹, 余延娣^{1,4}, 周华坤^{1*}

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海省寒区恢复生态学重点实验室, 青海 西宁 810001; 2. 青海省气象科学研究所, 青海 西宁 810001; 3. 青海省林草局, 青海 西宁 810008; 4. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要:本研究以青藏高原高寒草甸为试验对象,利用开顶室增温装置(Open-Top-Chambers,OTCs),探讨 4 种增温幅度对物种多样性和生物量的影响。结果表明:群落盖度在高度增温下显著减少($P<0.05$);低度增温下的 Simpson 指数、Shannon 指数和 Pielou 指数显著低于对照处理($P<0.05$);地上生物量与总生物量在高度增温下显著减少($P<0.05$);10~20 cm 处地下生物量在高度增温下显著增加($P<0.05$),0~10 cm 处地下生物量在高度增温下下减幅最大,20~30 cm 处地下生物量在低度增温下增幅最大。本研究表明,在研究周期内物种丰富度对梯度增温响应不敏感,高度增温减少地上生物量的积累,地下生物量在不同幅度的增温处理下没有显著的变化规律性,响应并不敏感。

关键词:OTC;增温梯度;高寒草甸;物种多样性;生物量

中图分类号:S812

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2020)05-1395-08

Effects of Gradient Warming on Species Diversity and Biomass in Alpine Meadows

MA Li^{1,4}, ZHANG Qian^{1,4}, ZHANG Zhong-hua^{1,4}, GUO Jing^{1,4}, YANG Xiao-yuan^{1,4},
ZHOU Bing-rong², DENG Yan-fang³, WANG Fang¹, SHE Yan-di^{1,4}, ZHOU Hua-kun^{1*}

(1. Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Key Laboratory of Cold Regions Restoration Ecology, Xining, Qinghai Province 810001, China; 2. The Qinghai Institute of Meteorological Science, Xining, Qinghai Province 810001, China; 3. Qinghai forestry and grassland administration, Qinghai Province 810008, China; 4. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: In this study, we took the alpine meadow on Qinghai-Tibet Plateau as the research object, and the effects of four gradient warming treatments on species diversity and biomass were investigated by using Open-Top-Chambers (OTCs). The results showed that: the community coverage decreased significantly under high temperature treatment ($P<0.05$). The Simpson index, Shannon index and Pielou index under low temperature treatment were significantly lower than those under control condition ($P<0.05$). Aboveground biomass and total biomass decreased significantly under high temperature treatment ($P<0.05$). The underground biomass at 10~20 cm soil layer increased significantly under high temperature treatment ($P<0.05$), at 0~10 cm decreased the most under high temperature treatment, at 20~30 cm increased the most under low temperature treatment. This study shows that species richness was not sensitive to gradient warming during the study period, high temperature treatment reduces the accumulation of aboveground biomass, and underground biomass has no significant change regularity under different gradient warming treatment, so the response of underground biomass to gradient warming was not sensitive.

Key words: OTC; Gradient warming; Alpine meadow; Species diversity; Biomass

工业革命以来,化石燃料燃烧和森林砍伐等人类活动引起的全球气温增加了 0.87℃,模型预估 2030—

2052 年将增加 1.5℃^[1]。大量证据表明气候变暖对自然系统和人类系统造成了巨大的影响,且对自然系统

收稿日期:2020-06-01;修回日期:2020-06-23

基金项目:国家重点研发计划课题(2016YFC0501901);国家自然科学基金面上项目(31672475);青海省自然科学基金面上项目(2019-ZJ-908);中科院先导专项(XDA2005010405);第二次青藏高原综合科学考察研究项目“草地生态系统与生态畜牧业”(2019QZKK0302);青海省重大科技专项(2019-SF-A12);青海省“高端创新人才千人计划”项目资助

作者简介:马丽(1992-),女,山西太原人,博士研究生,主要从事全球变化生态学和植物生态学研究,E-mail:mali@nwipn.cas.cn; * 通信作者 Author for correspondence, E-mail:hkzhou@nwipb.cas.cn

的影响是最强、最全面的^[2-3],由此产生的影响改变了陆地生态系统的结构和功能,特别是对于高海拔、高纬度地区,其增温速率和升温幅度高于全球平均水平^[4-5],使得青藏高原成为研究陆地高寒生态系统对气候变化响应模式及适应机制的天然实验室^[6-8]。

多样性水平和生产力水平是维持植被生态系统结构和功能稳定的基础条件,为生态系统的持续运行和高效周转提供了种源基础和支撑条件^[9-10]。目前已经有较多的陆地生态系统模型模拟高寒草甸植被特征及生产力对气候变暖响应的研究,发现高寒草甸群落中不同物种的高度、盖度、重要值发生改变,但改变的方向不一致,进而引起群落结构的变化^[11-12],但是增温并没有显著改变植物群落的组成成分和多样性^[13],对高寒草甸幼苗的物种丰富度和密度具有积极影响^[14]。同样,高寒草甸生产力对模拟增温的响应存在差异,增温初期生物量响应较为敏感,生物量显著增加^[15-16]。长期的、大幅的增温使高寒草甸生物量出现不同程度的减少^[11,17]。由于增温时间和增温幅度的不同,再加上高寒草甸各功能群植物生物学特性对温度敏感性的不同适应模式,使得其群落结构和生产力对气候变化的响应存在不确定性^[18-20]。因此,在全球气候变化的背景下,研究高海拔生态系统植物群落特征及其生产力变化的响应机制能够较好地反映全球气候变化的效应,在应对未来气候变化方面具有重要的意义。

青藏高原作为中国乃至世界气候变化的启动区,在各个时间尺度上的气候变化幅度均大于低海拔地区,是亚洲乃至整个世界重要的生态屏障,也是气候变化的敏感区和生物多样性保护的关键区^[21-22]。而高寒草地是青藏高原的主体植被类型,生态系统极为敏感和脆弱,在发挥高原屏障功能方面具有重要作用,是研究陆地生态系统对气候变化响应机制的理想场所^[23-24]。目前对于增温如何影响高寒草甸植物群落结构及生产力水平的研究已经开展很多^[25],但绝大多数试验都只是增温与不增温的对比,不符合自然条件下气候变化缓慢递进的现实情形。因此,本研究利用开顶箱(Open-Top-Chambers,OTCs)设置4种不同增温梯度试验,模拟不同幅度气候变暖背景下,开展高寒草甸植物物种多样性及生产力的响应研究,对高寒植被如何应对气候变化以及防止草场退化具有重要的科学意义和应用价值。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究区位于海北高寒草甸生态系统定位研究

站,简称“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 $37^{\circ}29' N \sim 37^{\circ}45' N, 101^{\circ}12' E \sim 101^{\circ}23' E$,山地平均海拔4 000 m,站区以山间滩地和丘陵低山为主,滩地海拔3 200 m。暖季凉爽而湿润,冷季漫长而寒冷,年平均气温 $-1.7^{\circ}C$,极端最高气温 $27.6^{\circ}C$,极端最低气温 $-37.1^{\circ}C$ 。年降水量在426~860 mm之间,降水集中于5—9月,占全年降水总量的80%,年际和季节降水分布不均。全年日照时间平均为2 462.7 h。植被类型主要以嵩草属植物为建群种的高寒嵩草草甸。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(*Saussurea superba*),羊茅(*Festuca ovina*),线叶龙胆(*Gentiana farreri*)和麻花苳(*Gentiana straminea*)等为次优势^[26]。种群结构简单、种类组成较少,植物生长期短。土壤类型为草毡寒冻锥形土和暗沃寒冻锥形土,土层深度60 cm左右,母质为黄土,其下为洪冲积物。

1.2 试验设计

以高寒矮嵩草草甸为研究对象,基于2011年在中科院西北高原生物研究所海北站综合研究样地内建立模拟增温试验样地,采用OTCs式增温装置以及随机区组设计开展试验(图1)。本试验设置5个处理,包括对照(CK),增温1(A)、增温2(B)、增温3(C)、增温4(D),采用随机区组设计,每个处理5个重复,共计25个样地(图2)。用50 cm PVC管在八角处理深20 cm,围成面积约 $2 m^2$ 的天然草地做为对照样地(CK),并用铁丝在8根PVC管上围2圈,防止人为干扰。利用OTCs的体积控制增温效果,共设置4个增温梯度(表1)。不同增温装置以及对照样地间的间隔保持在2 m以上。

1.3 群落特征及生物量测定

2017年8月,在每个模拟增温样地设置面积为 $50 cm \times 50 cm$ 的样方进行群落多样性调查,记录每个物种的名称、高度、多度和盖度,计算多样性指数。其中,卷尺测量各物种处于自然状态下的高度3~5株,取平均值作为每种植物的高度,每个样地所有物种高度的平均值作为群落高度。多度为统计各物种在样方内的数量,莎草科和本本科丛生物种按丛来计数。盖度选择目测法,以各物种最大投影面积占整个样方面积的百分比为测量结果^[28]。

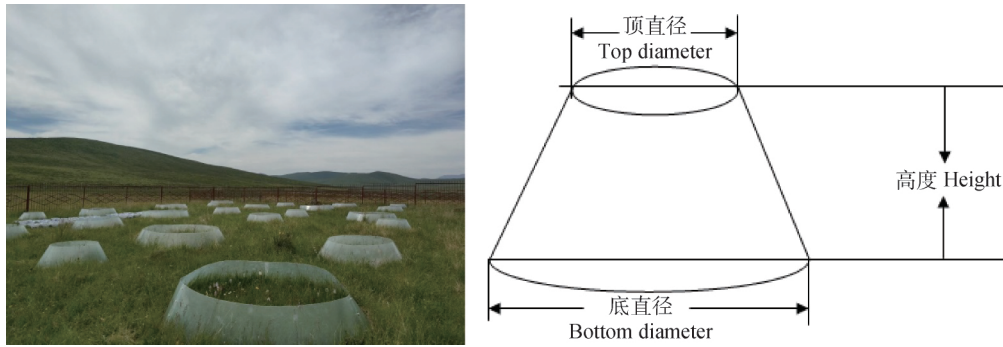


图 1 海北站 OTCs 实验增温样地及示意图

Fig. 1 The sample plot and schematic diagram of OTCs experiment in Haibei Station

表 1 不同 OTC 增温梯度设计及增温效果

Table 1 Different OTC gradient warming design and its effect

增温梯度 Gradient warming	顶边长度 The length of the top side/m	底边长度 The length of the bottom/m	高度 Height/m	增温效果 Warming effect /℃ ^[27]	
				地上 20 cm 处大气温度 Atmospheric temperature 20 cm above the ground	地下 10 cm 处土壤温度 Soil temperature 10 cm underground
A	1.6	2.05	0.4	0.48	0.6
B	1.3	1.75	0.4	0.60	0.98
C	1	1.45	0.4	0.87	1.25
D	0.7	1.15	0.4	1.20	1.88

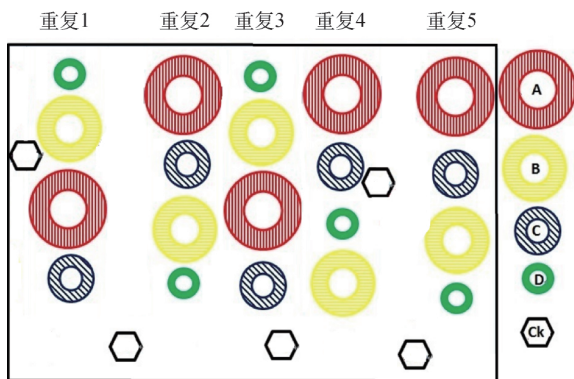


图 2 试验布局图

Fig. 2 Experiment layout

同时,在每个模拟增温样地内取 25 cm×25 cm 面积齐地面剪草,收割地上生物量,剔除掺杂着的土块、石块、枯草等,仅保留当年植物活体。地下生物量的获取采用土钻法^[29],即在每个样地地上生物量取样处用内径为 6 cm 的根钻分不同土层钻取根系样品(钻数为 2),土层分为 3 层:0~10 cm,10~20 cm,20~30 cm,取得的土样密封后运回实验室用 60 目标准土壤筛(0.28 mm 孔径)将根系与土壤分离冲洗风干。最后,将植物地上枝叶和地下根系样品放进 65℃ 的烘箱内烘干至恒重,用精度为 0.001 g 的电子天平称重获得植物地上、地下生物量数值。为了避免 OTCs 边缘效应,只在 OTCs 的中心区域内取样。

1.4 数据处理

所选用的物种多样性指标包括 Margalef 指数、Simpson 指数、Shannon 指数和 Pielou 指数,其计算公式如下:

$$IV = \frac{ra + rh + rc}{3} \quad (1)$$

$$R = S \quad (2)$$

$$H' = 1 - \sum_{i=1}^S p_i^2 \quad (3)$$

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \ln(p_i) \quad (4)$$

$$E = \frac{H}{\ln(S)} \quad (5)$$

$$p_i = \frac{IV_i}{IV_{total}} \quad (6)$$

式中,IV 为重要值, rh 为相对高度, ra 为相对多度, rc 为相对盖度; R 为 Margalef 指数; H' 为 Simpson 指数; H 为 Shannon-Wiener 指数; E 为 Pielou 均匀度指数; i 为样方框内的植物物种 i, S 为样方框内所有植物种类的总和。

增温梯度处理下不同土层地下生物量增幅计算公式如下:

$$\text{地下生物量增幅} = \frac{BGB_{1,2,3} - CK_{1,2,3}}{CK_{1,2,3}} \times 100\% \quad (7)$$

式中, BGB 为地下生物量, 1 代表土层 0~10 cm, 2 代表土层 10~20 cm, 3 代表土层 20~30 cm。

所有数据用 Microsoft Excel 2013 软件进行数据整理和前期处理,不同增温试验处理间的显著性检验由 SPSS 16.0 进行方差分析得到,变化趋势图用 Origin 8.1 软件绘制完成。

2 结果与分析

2.1 不同增温梯度对群落结构的影响

如表 2 所示,群落高度在不同增温梯度处理下并没有显著差异,变化无一定的规律性,在低度增温下

最小,高度增温下达到最大。与对照相比(CK),群落盖度在 4 种增温梯度(A-D)处理下没有显著差异,在低度和中度增温处理下略有增加,在高度增温处理下略有减少。与其他增温处理相比(A、B 和 C),群落盖度在高度增温(D)下显著减少($P < 0.05$)。

不同增温梯度处理下群落中的物种数没有显著差异。对对照样地(CK)物种数最多,约 29 种;其次是中度增温(B 和 C),物种数均为 26 种;在高度增温处理下(D)物种数最少,约 24 种。群落高度和物种数在本研究时间范围内对温度升高响应并不敏感。

表 2 不同增温梯度下群落高度、盖度和物种数

Table 2 The height, coverage and species of the community under gradient warming

增温梯度 Gradient warming	高度 Height / cm	盖度 Coverage/%	物种数 Species / 种
CK	12.70±0.74	88.80±1.59 ^{ab}	29.40±2.06
A	11.85±0.93	90.60±2.34 ^a	25.20±1.46
B	12.67±0.61	91.60±1.91 ^a	26.20±0.97
C	12.88±1.11	90.40±1.72 ^a	26.00±1.79
D	12.93±0.52	86.25±2.47 ^b	24.25±1.80

注:同列不同字母表示同一指标在差异显著($P < 0.05$),A-D 表示 4 种增温梯度且升温幅度依次增大,CK 表示对照样地,下同

Note: Different letters in the same column indicate significantly difference at the 0.05 level, A-D represents four temperature gradients and the temperature increase amplitude of A-D increases successively, the same as below

2.2 不同增温梯度对物种多样性的影响

如图 3 所示,低度增温处理(A)和高度增温处理(D)的 Shannon-Wiener 指数和 Simpson 指数显著低于对照处理($P < 0.05$);低度增温处理(A)的 Pielou 指数显著低于对照处理($P < 0.05$);不同增

温梯度处理(A-D)的 Margalef 指数与对照相比没有显著差异。不同增温梯度处理下的 4 个多样性指数变化趋势较为一致,整体来看均呈现波动减小的变化特点,在低度增温处理下(A)的减少幅度最大。

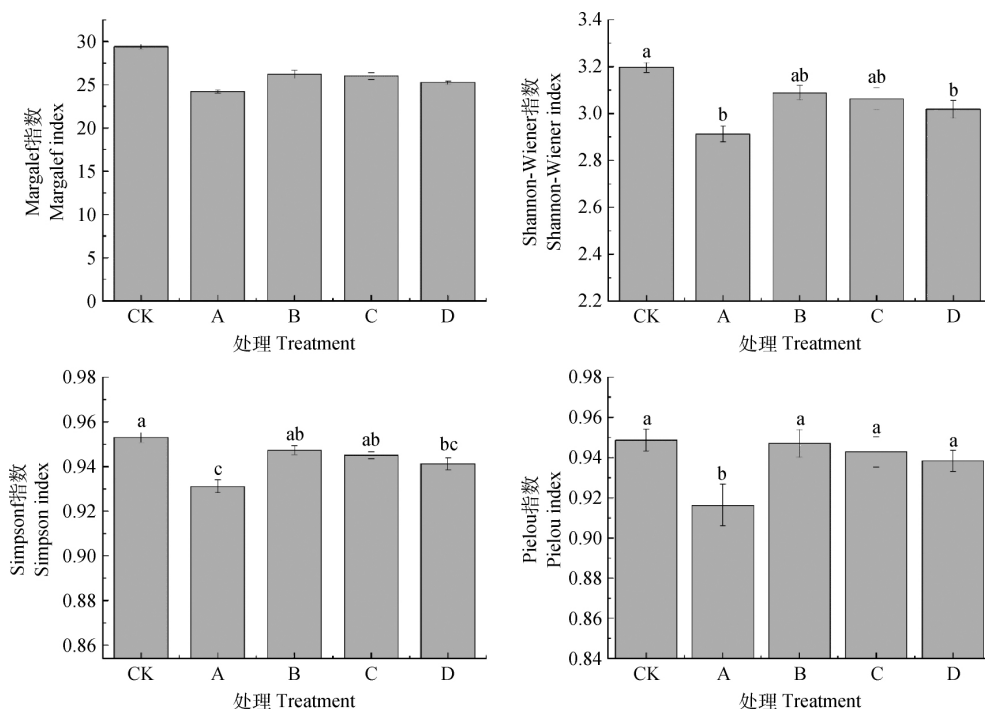


图 3 不同增温梯度下物种多样性指数

Fig. 3 Species diversity indexes under gradient warming

注:同一指标不同字母表示差异显著($P < 0.05$),下同

Note: Different letters of the same indicator indicate significantly different at the 0.05 level, the same as below

2.3 不同增温梯度地上-地下生物量的变化

如表 3 所示,在高度增温处理下(D)的地上生物量显著低于对照处理($P < 0.05$),其他增温梯度处理下(A,B 和 C)的地上生物量均低于对照处理,但变化不显著;不同增温梯度处理下(A-D)的地下生物量与对照相比无显著性差异;高度增温处理下(D)的总

生物量显著低于对照处理($P < 0.05$),其他增温梯度处理下(A,B 和 C)的总生物量与对照相比差异不显著;不同增温梯度处理下(A-D)的地下生物量占比与对照相比无显著性差异,在低度增温处理下(D)占比最大。高度增温会引起地上生物量和总生物量的减少,各梯度增温对地下生物量影响不显著。

表 3 不同增温梯度下地上-地下生物量、总生物量及占比

Table 3 Aboveground-underground biomass, total biomass and proportion under gradient warming

增温梯度 gradient warming	地上生物量 Aboveground biomass/ $g \cdot m^{-2}$	地下生物量 Underground biomass (0~30 cm)/ $g \cdot m^{-2}$	总生物量 Total biomass/ $g \cdot m^{-2}$	地下/总生物量 Underground biomass/ Total biomass
CK	737.40±104.55 ^a	1423.77±138.20	2161.17±214.82 ^a	0.660±0.023
A	500.28±081.10 ^{ab}	1297.58±122.37	1797.80±689.52 ^{ab}	0.720±0.050
B	668.12±121.01 ^{ab}	1025.82±215.53	1693.94±287.91 ^{ab}	0.560±0.040
C	613.80±224.52 ^{ab}	1208.70±239.90	1822.52±217.44 ^{ab}	0.644±0.054
D	437.32±065.67 ^b	963.21±150.72	1400.54±199.82 ^b	0.685±0.028

2.4 不同增温梯度对地下生物量及垂直分布的影响

如图 4 所示,随着土层深度的增加地下生物量逐渐减少,呈现“倒金字塔”的垂直分布模式。不同增温梯度处理下(A-D)0~10 cm 的地下生物量与对照相比无显著性差异,随增温幅度的增加表现出波动减少的变化特点;高度增温处理下(D)10~20 cm 的地下生物量显著高于对照处理($P < 0.05$);低度增温处理下(A)20~30 cm 的地下生物量显著高

于对照处理($P < 0.05$)。从变化幅度来看,高度增温处理下(D)0~10 cm 的地下生物量减幅最大,10~20 cm 的地下生物量增幅最大,低度增温处理下(A)20~30 cm 的地下生物量增幅最大。不同增温梯度处理下(A-D)0~10 cm 的地下生物量低于对照处理,10~20 cm,20~30 cm 的地下生物量略高于对照处理,说明温度升高对土壤表层 0~10 cm 土层根系生物量起抑制作用,在土壤深层 10~30 cm 处有所积累。

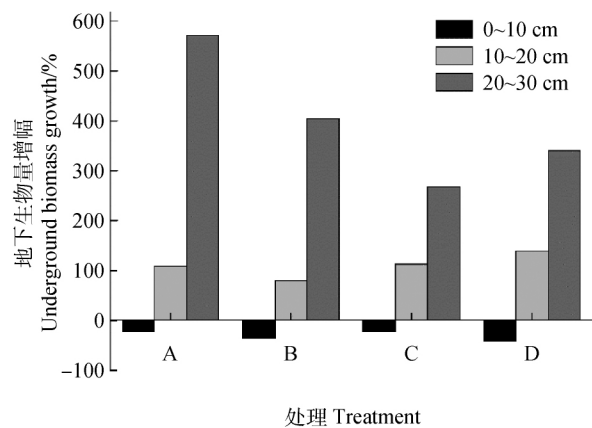
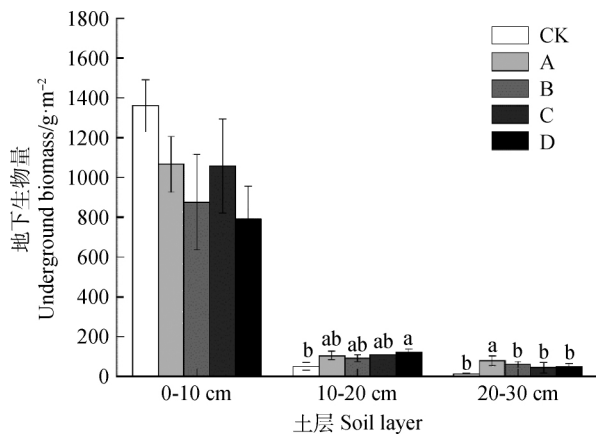


图 4 不同增温梯度下地下生物量的垂直分布及增幅

Fig. 4 Vertical distribution and growth of underground biomass under gradient warming

3 讨论

3.1 梯度增温对物种多样性的影响

全球气候变化引起的温度和降水格局的改变势必对植物群落物种多样性产生影响^[30]。温度升高对物种多样性的促进或是抑制作用随增温时间和增温幅度的不同而持续变化^[31-32]。目前关于高寒草甸

植被物种多样性对气候变化的响应有正效应^[33]、负效应^[34]和响应不敏感^[35] 3 种主要的研究结果,本研究发现,物种丰富度在不同幅度增温处理下没有显著变化,说明物种丰富度在本研究周期对增温的响应并不敏感,与吴红宝等^[35]和李娜等^[36]研究结果相一致,现存物种的消失或是新物种的出现均是一个长时间序列下的群落演替过程^[37]。低温环境限制

条件下发育的高寒草甸植物对温度的响应极为敏感^[23]。因此,低幅度温度升高势必引起高寒草甸植物的变化,接近或是超过了对温度适应性较弱的高寒草甸植物的耐热限度,从而降低物种多样性指数。随增温幅度的增加,对温度适应性较强的植物种在形态方面表现出吸热的生存策略^[38],导致物种多样性对高度增温的响应不敏感。我们将该试验研究结果与“海北站”前期的研究基础相结合^[13,37],发现不同增温处理没有显著改变植物群落的组成和物种多样性,但会引起各物种在群落中重要性的改变,物种多样性对高度增温表现出一定的适应性。如果持续过度增温,会使植物群落结构物种趋于单一化发展,导致植物群落发生演替,最终引起物种多样性降低^[19]。

3.2 梯度增温对生产力的影响

低温和土壤水分的有效性是限制高寒草甸植被生长及生态系统生产力的主要因素之一^[39]。一方面,温度升高可通过提高植物的光合速率以及增加凋落物的积累直接影响植物的生长和发育,导致高寒草甸生产力增加^[40-41]。另一方面,由于增温促进植物的呼吸作用,减少干物质积累量,导致植被生产力下降,增温同时又加剧了高寒植物的干旱胁迫,抑制植物生长^[42-43]。因此,在高寒草甸生态系统中,增温对高寒植物生物量积累的影响是双重的,可能是积极的促进作用也可能是消极的抑制作用,随增温的幅度、持续时间以及增温方式的不同产生影响也不同。本研究中,不同幅度的模拟温度升高减少了高寒草甸群落地上生物量和总生物量的生产,高度增温实验处理下这种抑制作用更为显著,生物量生产最低,与大部分研究结果相一致^[43-44]。增温引起土壤含水量的减少可能导致干旱胁迫的发生,抑制植物新陈代谢或增强植物呼吸作用使植物地上生物量累积逐渐减少,尤其是在高幅度温度升高的环境下。有研究发现,高度增温下地上生物量($437.32 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)比对照($737.40 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)减少了将近 40.7%,较中度和低度增温处理降低的多,过度增温后 OTC 内土壤水分流失过快,干旱胁迫加剧,高寒草甸植被群落只能降低生产力水平以换取高效的水分利用效率来适应环境^[45]。此外,我们研究发现,高寒草甸的群落生产力地上-地下部分在总生物量中的占比也随着增温幅度的变化而不同。高度增温下,地下生物量占比最高,这与上面分析的地上生物量生产在高度增温下达到最小的结论相一致。在高

温和由高温引起的干旱胁迫下,高寒草甸为了生存只能将更多的生产力分配到地下部分,以获取更多的水分维持植物生长,进而引起高寒草甸植物地上-地下资源分配模式及其生存策略的改变。

3.3 梯度增温对地下生物量分配的影响

高寒草甸的光合产物主要分配在地下部分,80%的地下根系生物量分布于 0~10 cm 表层土中^[26]。李英年等^[17]研究发现开顶式生长室室内地下 10 cm 土壤温度比室外平均增加 1.86°C ,李娜等^[45]在青藏高原风火山实验站的高寒草甸上做的短期模拟增温实试验表明,OTC 内表层土壤水分减少了 1.83~7.71%,本研究中地下 10 cm 处土壤温度比对照增加了 0.77°C 。可见,温度上升引起表层土壤含水量的减少,使得水分成为限制浅层植物根系生长的关键因子^[47],抑制浅层土壤生物量的积累。大多数研究认为 OTC 增温减少了土壤表层的含水量,植物为了获取充足的水分和营养物质,使根系向土壤深处生长分布(根系的向水性),引起地下生物量向土壤深层转移^[48]。也有研究发现,地下生物量在增温后向深层转移的这种变化趋势与土壤水分的向下迁移有关。通过红外线辐射模拟增温研究发现,增温后土壤中的水分较少蒸发到空气中,大部分下移到土壤深层,且高度增温处理下的下移幅度大于低度增温^[49-50],引起植物根系生物量向深层转移。对高寒草甸的试验发现,不管是 OTC 模拟增温或是红外线辐射增温,高寒草甸光合产物向地下分配比率增加,且对土壤深层地下生物量的影响较浅层地下生物量的影响大,造成深层土壤的根系生物量的积累^[50],与我们的研究结果较为一致。增温引起的土壤水热环境的变化是导致根系生物量在土层中垂直分配发生改变的主要原因^[52]。因此,需要进一步将不同土层根系生物量与土壤温度、土壤湿度、土壤 pH 等理化性质结合在一起研究,以揭示其分配的内在机理。

4 结论

高寒草甸群落高度和群落物种数对不同幅度温度升高的响应不敏感,增温梯度处理下物种数少于对照处理;物种多样性对低度增温的响应比高度增温的响应更敏感;高度增温抑制地上生物量积累,低度和中度增温对地上生物量影响不明显;地下生物量在不同幅度的温度升高下无一致规律性,但高度增温下,

浅层地下生物量向深层土壤转移的趋势更为明显。本研究结果可为青藏高原高寒草甸生态系统在应对未来气候变化方面提供基础数据和理论依据。

参考文献

- [1] IPCC. Climate change: impact adaptation, and vulnerability [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2014: 189
- [2] 秦大河, Thomas S. IPCC第五次评估报告第一工作组报告的亮点结论[J]. 气候变化研究展, 2014, 10(01): 1-6
- [3] Pepin N, Bradley R S, Diaz H F, *et al.* Elevation-dependent warming in mountain regions of the world[J]. Nature Climate Change, 2015, 5(05): 424-430
- [4] Penuelas J, Sardans J, Estiarte M, *et al.* Evidence of current impact of climate change on life: A walk from genes to the biosphere[J]. Global Change Biology, 2013, 19(08): 2303-2338
- [5] Wen J, Qin R M, Zhang S X, *et al.* Effects of long-term warming on the aboveground biomass and species diversity in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau of China[J]. Journal of Arid Land, 2020(12): 252-266
- [6] 肖瑶, 王根绪, 杨燕, 等. 模拟增温对青藏高原多年冻土区小嵩草和藏嵩草生长与抗氧化特征的影响[J]. 应用生态学报, 2017, 28(04): 1161-1167
- [7] 李岩, 干珠扎布, 胡国铮, 等. 增温对青藏高原高寒草原生态系统碳交换的影响[J]. 生态学报, 2019, 39(06): 2004-2012
- [8] Wang Q, Zhang Z H, Du R, *et al.* Richness of plant communities plays a larger role than climate in determining responses of species richness to climate change[J]. Journal of Ecology, 2019, 107(04): 1944-1955
- [9] 徐满厚, 刘敏, 薛娴, 等. 增温、刈割对高寒草甸植物物种多样性和地下生物量的影响[J]. 生态学杂志, 2015, 34(09): 2432-2439
- [10] 姜凤岩, 位晓婷, 康漪月, 等. 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[J]. 草地学报, 2019, 27(02): 298-305
- [11] Xu M H, Liu M, Xue X, *et al.* Warming effects on plant biomass allocation and correlations with the soil environment in an alpine meadow, China[J]. Journal of Arid Land, 2016, 8(05): 773-786
- [12] 姜炎彬, 范苗, 张扬建. 短期增温对藏北高寒草甸植物群落特征的影响[J]. 生态学杂志, 2017, 36(03): 616-622
- [13] 赵艳艳, 周华坤, 姚步青, 等. 长期增温对高寒草甸植物群落和土壤养分的影响[J]. 草地学报, 2015, 23(04): 665-671
- [14] 王多斌. 高寒草甸植物群落和土壤有机碳对气候变化和放牧的响应[D]. 兰州: 兰州大学, 2019: 50-51
- [15] 周华坤, 周兴民, 赵新全. 模拟增温效应对矮嵩草草甸影响的初步研究[J]. 植物生态学报, 2000, 24(05): 547-553
- [16] Lin D L, Xia J Y, Wan S Q, *et al.* Climate warming and biomass accumulation of terrestrial plants: a meta-analysis[J]. New Phytologist, 2010, 188(01): 187-198
- [17] 李英年, 赵亮, 赵新全, 等. 5年模拟增温后矮嵩草草甸群落结构及生产量的变化[J]. 草地学报, 2004, 12(03): 236-239
- [18] Piao S L, Wang X H, Ciais P, *et al.* Changes in satellite-derived vegetation growth trend in temperate and boreal Eurasia from 1982 to 2006[J]. Global Change Biology, 2011, 17(10): 3228-3239
- [19] 马丽, 徐满厚, 翟大彤, 等. 高寒草甸植被-土壤系统对气候变暖响应的研究进展[J]. 生态学杂志, 2017, 36(06): 1708-1717
- [20] 张相锋, 彭阿辉, 宋凤仙, 等. 基于OTCs模拟增温方式探讨气候变暖对青藏高原草地生态系统的影响[J]. 广西植物, 2018, 38(12): 1675-1684
- [21] Li W H. An Overview of Ecological Research Conducted on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Journal of Resources and Ecology, 2017, 8(01): 1-4
- [22] 王安阔, 王妮, 曾辉, 等. 青藏高原高寒草甸不同海拔梯度上增温和优势植物物种去除对生态系统碳通量的影响[J]. 北京大学学报(自然科学版), 2019, 55(02): 299-309
- [23] Yao T D, Thompson L G, Mosbrugger V, *et al.* Third pole environment (TPE) [J]. Environmental Development, 2012(03): 52-64
- [24] 孙鸿烈, 郑度, 姚檀栋, 等. 青藏高原国家生态安全屏障保护与建设[J]. 地理学报, 2012, 67(01): 3-12
- [25] 权国玲, 尚占环. 中国草地生态系统模拟增温实验的综合比较[J]. 生态学杂志, 2015, 34(04): 1166-1173
- [26] 戴黎聪, 柯浔, 曹莹芳, 等. 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关系[J]. 生态学报, 2019, 39(02): 486-493
- [27] Shi G X, Yao B Q, Liu Y J, *et al.* The phylogenetic structure of AMF communities shifts in response to gradient warming with and without winter grazing on the Qinghai-Tibet Plateau [J]. Applied Soil Ecology, 2017(121): 31-40
- [28] 杨晓艳, 张世雄, 温静, 等. 吕梁山森林群落草本层植物物种多样性的空间格局及其对模拟增温的响应[J]. 生态学报, 2018, 38(18): 6642-6654
- [29] 杨晓霞, 任飞, 周华坤, 等. 青藏高原高寒草甸植物群落生物量对氮、磷添加的响应[J]. 植物生态学报, 2014, 38(02): 159-166
- [30] 卢慧, 丛静, 刘晓, 等. 三江源区高寒草甸植物多样性的海拔分布格局[J]. 草业学报, 2015, 24(07): 197-204
- [31] Shi Z, Sherry R, Xu X, *et al.* Evidence for long-term shift in plant community composition under decadal experimental climate warming[J]. Journal of Ecology, 2015, 103(05): 1131-1140
- [32] Yang Z L, Zhang Q, Su F L, *et al.* Daytime warming lowers community temporal stability by reducing the abundance of dominant, stable species[J]. Global Change Biology, 2017, 23(01): 154-163
- [33] Zhang Y Q, Welke R J M. Tibetan alpine tundra responses to simulated changes in climate: aboveground biomass and community response[J]. Arctic and Alpine Research, 1996, 28(02): 203-209
- [34] Ganjurjav H, Gao Q Z, Gornish E S, *et al.* Differential response of alpine steppe and alpine meadow to climate warming in the central Qinghai-Tibetan Plateau [J]. Agricultural and

Forest Meteorology, 2016(223):233-240

- [35] 吴红宝, 高清竹, 干珠扎布, 等. 放牧和模拟增温对藏北高寒草地植物群落特征及生产力的影响[J]. 植物生态学报, 2019, 43(10):853-862
- [36] 李娜, 王根绪, 杨燕, 等. 短期增温对青藏高原高寒草甸植物群落结构和生物量的影响[J]. 生态学报, 2011, 31(04):895-905
- [37] Zhang C H, Willis C G, Klein J A, *et al.* Recovery of plant species diversity during long-term experimental warming of a species-rich alpine meadow community on the Qinghai-Tibet plateau[J]. Biological Conservation, 2017, (213):218-224
- [38] Klein J A, Harte J, Zhao X Q. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau[J]. Ecology Letters, 2004, 7(12):1170-1179
- [39] Chen J, Shi W Y, Cao J J. Effects of grazing on ecosystem CO₂ exchange in a meadow grassland on the Tibetan Plateau during the growing season [J]. Environmental Management, 2015, 55(02):347-359
- [40] Robinson C H, Wookey P A, Parsons A N, *et al.* Responses of plant litter decomposition and nitrogen mineralisation to simulated environmental change in a high arctic polar semi-desert and a subarctic dwarf shrub heath [J]. Oikos, 1995, 74(03):503-512
- [41] 张文娟. 气候变化与放牧管理对三江源草地生物量和土壤有机碳的影响[D]. 兰州: 兰州大学, 2018:55-56
- [42] 李军祥, 张扬建, 朱军涛, 等. 藏北高山高草草甸群落特征及生产力对模拟增温幅度的响应[J]. 生态学报, 2019, 39(02):474-485
- [43] 宗宁, 段呈, 耿守保, 等. 增温施氮对高寒草甸生产力及生物量分配的影响[J]. 应用生态学报, 2018, 29(01):59-67
- [44] Rustad L E, Campbell J L, Marion G M, *et al.* A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming[J]. Oecologia, 2001, 126(04):543-562
- [45] Lovettdoust J. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties[J]. Journal of Vegetation Science, 2002, 13(02):294-395
- [46] 李娜, 王根绪, 高永恒, 等. 模拟增温对长江源区高寒草甸土壤养分状况和生物学特性的影响研究[J]. 土壤学报, 2010, 47(06):1214-1224
- [47] De Valpine P, Harte J. Plant responses to experimental warming in a montane meadow[J]. Ecology, 2001, 82(03):637-648
- [48] 余欣超, 姚步青, 周华坤, 等. 青藏高原两种高寒草甸地下生物量及其碳分配对长期增温的响应差异[J]. 科学通报, 2015, 60(04):379-388
- [49] 徐满厚, 薛娴. 青藏高原高寒草甸夏季植被特征及对模拟增温的短期响应[J]. 生态学报, 2013, 33(07):2071-2083
- [50] 徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 等. 青藏高原高寒草甸生物量动态变化及与环境因子的关系—基于模拟增温实验[J]. 生态学报, 2016, 36(18):5759-5767
- [51] Whittington H R, Deede L, Powers J S. Growth responses, biomass partitioning, and nitrogen isotopes of prairie legumes in response temperature and varying nitrogen source in a growth chamber experiment[J]. American Journal of Botany, 2012, 99(05):838-846
- [52] 杨秀静, 黄玫, 王军邦, 等. 青藏高原草地地下生物量与环境因子的关系[J]. 生态学报, 2013, 33(07):2032-2042

(责任编辑 闵芝智)