

分类号 \_\_\_\_\_  
UDC \_\_\_\_\_

密级 \_\_\_\_\_  
编号 \_\_\_\_\_

# 中国科学院研究生院 博士学位论文

念青唐古拉山南坡高寒草甸生产力  
沿海拔梯度的变化机理研究

王 忠

指导教师 罗天祥 研究员 博士

中国科学院青藏高原研究所

申请学位级别 博士学位 学科专业名称 自然地理学

论文提交日期 2011年11月 论文答辩日期 2011年11月

培养单位 中国科学院青藏高原研究所

学位授予单位 中国科学院研究生院

答辩委员会主席 \_\_\_\_\_

**Mechanisms for altitudinal variations in net primary  
productivity of alpine meadow in central Tibetan Plateau**

**by**

**WANG Zhong**

**Supervisor: Prof. LUO Tianxiang**

**A thesis submitted for the Degree of Doctorate at the Graduate  
University of Chinese Academy of Sciences**

**November, 2011**



## 独创性声明

本人声明所呈交的论文是我个人在导师指导下进行的研究工作及取得的研究成果。尽我所知，除了文中特别加以标注和致谢的地方外，论文中不包含其他人已经发表或撰写过的研究成果，也不包含为获得中国科学院或其它教育机构的学位或证书而使用过的材料。与我一同工作的同志对本研究所做的任何贡献均已在论文中作了明确的说明并表示了谢意。

研究生签名：

时间： 年 月 日

## 关于论文使用授权的声明

本人完全了解中国科学院有关保留、使用学位论文的规定，即：中国科学院有权保留送交论文的复印件和磁盘，允许论文被查阅和借阅，可以采用影印、缩印或扫描等复制手段保存、汇编学位论文。同意中国科学院可以用不同方式在不同媒体上发表、传播学位论文的全部或部分内容。

(保密的学位论文在解密后应遵守此协议)

研究生签名：

时间： 年 月 日

导师签名：

时间： 年 月 日



## 本论文得到以下项目资助

国家重点基础研究发展计划（973计划）项目“全球变化影响下我国主要陆地生态系统的脆弱性与适应性研究”的课题“全球变化影响下自然生态系统的脆弱性及评价指标”（2010CB951301）

中国科技部和日本科学技术振兴机构（Japan Science and Technology Agency）共同支持项目“Integrated assessment and prediction of carbon dynamics in relation to climate changes in grasslands on the Qinghai-Tibetan and Mongolian Plateaus”部分资助







# 念青唐古拉山南坡高寒草甸生产力

## 沿海拔梯度的变化机理研究

### 摘要

以嵩草属 (*Kobresia* spp.) 植物为优势类群的高寒草甸 (Alpine meadow) 是青藏高原海拔最高的生态系统类型之一, 并且是当地牧民赖以生存的主要牧场。因此, 研究该地区高寒草甸生产力沿海拔梯度的变化机理, 不仅可以为高寒植被适应性研究中存在的争论提供理论支持, 还可以为牧场的合理利用和管理提供理论依据。本文通过设置于西藏当雄县念青唐古拉山南坡 7 个海拔梯度上的围栏样地, 系统测定了围栏内、外高寒草甸群落和不同功能群生物量, 以及优势物种的比叶面积、叶氮含量、叶  $\delta^{13}\text{C}$  值和叶水势等叶性状, 利用实测的气象和土壤因子数据, 对上述指标的海拔梯度格局进行了机理性解释, 并对高海拔地区的植被生产是否存在低温所导致的水分胁迫这一争论进行了探讨。主要结论如下:

1. 随海拔升高, 气温和土壤温度线性降低, 降水先升高后降低, 最大值出现于 5100m 左右, 而表征水分和温度组合状况的生长季降水与积温 ( $\geq 5^\circ\text{C}$  日平均气温) 的比值则升高, 表明较高海拔地区的水分相对充足而热量缺乏。

2. 随海拔升高, 围栏内、外的群落总地上和地下生物量及莎草类地上生物量的变化趋势一致, 均为先升高后降低的格局, 最大值出现于 4950m - 5110m 之间; 而禾草类、垫状植物、豆科植物和杂草类植物没有表现出一致的海拔梯度格局。对群落地上生物量组成的分析表明, 莎草类在 4650m 以上占据了群落总生物量的大部分 (46% - 85%), 其它 4 个功能群的贡献相对较小, 且禾草类主要分布在 4650m 以下, 而垫状植物主要出现在 4800m 以上。物种丰富度对群落地上生物量的影响分析表明, 围栏内、外物种丰富度与群落地上生物量呈显著地正相关。但是, 当去除环境因子对二者的影响之后, 物种丰富度与群落地上生物量之间没有显著的相关性, 表明二者随环境因子的共变造成了它们之间的正相关, 而物种丰富度本身对地上生物量的影响较小。环境因子对生物量的相对影响分析表明, 群落总地上和地下生物量以及莎草类地上生物量与土壤和气象因子 (尤其是生长季降水与积温的比值) 之间均可以很好地用逻辑斯谛方

程来拟合, 说明低海拔地区降水较少产生的干旱胁迫限制了植物生产, 而高海拔地区的低温限制了植物对水分的利用, 从而产生生理干旱, 降低了生产力。因此, 在海拔梯度上存在对该地区植物生长最适的水热组合, 此时的生长季平均气温和土壤温度以及生长季降水与积温的比值分别为 5.4–5.9°C、7.4–8.5°C 和 0.80–0.84。

3. 对优势物种—高山嵩草 *Kobresia pygmaea* 和伴生种—钉柱委陵菜 *Potentilla saundersiana* 和藏西风毛菊 *Saussurea stoliczkai* 的相关叶性状分析表明, 优势物种高山嵩草叶  $\delta^{13}\text{C}$  值表现出随海拔升高而先降低后升高的趋势, 与 NPP 的海拔格局 (先升高后降低) 呈负相关, 表明叶  $\delta^{13}\text{C}$  值对 NPP 的海拔分异有很好的指示作用。随海拔升高, 比叶面积 (SLA) 和单位质量叶氮含量 ( $N_{\text{mass}}$ ) 升高, 而单位面积叶氮含量 ( $N_{\text{area}}$ ) 降低, 但在较高海拔地区 (>5000m) 没有明显变化。较高海拔地区 SLA、 $N_{\text{mass}}$  和  $N_{\text{area}}$  不能很好指示 NPP 的变化, 表明在该地区控制 NPP 和这些叶性状的因素有所不同。较高海拔地区没有明显变化的 SLA 和叶氮含量不能解释该地区较高的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值。结合环境因子的海拔梯度格局来看, 较低海拔低降水导致的干旱胁迫是叶  $\delta^{13}\text{C}$  值较高的主要原因; 而降水相对充沛的较高海拔地区, 低温导致的水分胁迫降低了叶片对  $^{13}\text{C}$  的判别。此外, 高山嵩草随海拔升高而先升高后降低的叶水势也表明植物在中间海拔的水分胁迫最小, 与叶  $\delta^{13}\text{C}$  值和 NPP 所反映出的海拔格局一致。因此, 我们认为, 该海拔梯度上植物光合生产主要受限于水分胁迫, 但不同海拔梯度导致水分胁迫的环境因子有所不同。伴生物种的叶性状没有表现出一致的海拔梯度格局, 说明除去非生物环境因子胁迫之外, 伴生物种可能还面临优势物种的竞争。

4. 综上所述, 本研究结论认为, 当所研究的山地处于干旱半干旱地区时, 植物生产力在不同海拔可能受到不同环境因子的控制, 即由低海拔降水较少导致的干旱胁迫转变为高海拔低温导致的水分胁迫。并且, 在水分胁迫状况下, 植物光合生产主要受到水分条件的限制, 而 N 元素的影响相对较小。这种山地类型在青藏高原较为常见, 因此, 在研究高原植被对于气候变化的响应时, 不同海拔高度植被的响应模式可能有所不同。

**关键词:**  $\delta^{13}\text{C}$ , 比叶面积, 低温, 高寒草甸, 青藏高原, 生物量, 水分胁迫, 水势, 物种丰富度, 叶氮含量

# MECHANISMS FOR ALTITUDINAL VARIATIONS IN NET PRIMARY PRODUCTIVITY OF ALPINE MEADOW IN CENTRAL TIBETAN PLATEAU

## ABSTRACT

Alpine *Kobresia* meadow, the major pasture on the Tibetan Plateau, is one of the highest-elevation vegetation types in the world. Exploring the mechanisms for altitudinal variations in net primary productivity (NPP) could help us understand the key issues in ecophysiological adaptations of alpine meadow to climate change, and further provide reasonable principles for pasture sustainable utilization. In this study, based on grazing enclosure, we measured vegetation biomass, species richness (SR) and related climatic (air and soil temperatures and precipitation) and soil (total nitrogen) variables along an altitudinal gradient from 4390m to 5210m in central Tibetan Plateau. Vegetation biomass included aboveground biomass (AGB) of whole community and five functional groups (sedges, grasses, cushions, legumes and herbs) and belowground biomass (BGB) of whole community. Effects of climatic and soil variables and SR on biomass were analysed at community level. We then determined plants specific leaf area (SLA), leaf nitrogen concentration, leaf  $\delta^{13}\text{C}$  values and leaf water potential values of one dominant species, *Kobresia pygmaea*, and two company species, *Potentilla saundersiana* and *Saussurea stoliczkai*. Further, we addressed the issue that whether low temperature at high altitude area induced water and/or nutrients stress on plants production. Main conclusions as follows:

1. With increasing altitude, air and soil temperature decreased, while precipitation first increased up to 5100m and then decreased. The index which represent the combination of water and energy (the ratio of growing season precipitation to  $\geq 5^\circ\text{C}$  accumulated temperature, GSP/AccT) increased with increasing altitude.
2. AGB and BGB of whole community as well as AGB of sedges showed unimodal patterns along the altitudinal gradient, while AGB of the other functional groups

(grasses, cushions, legumes and herbs) did not have consistent patterns. Sedges typically accounted most of total AGB (46% - 85%) from 4650m to 5210m, while herbs and grasses dominated from 4390 m to 4650 m, and cushions only occurred above 4800m. SR positively correlated with AGB along the altitudinal gradient. However, the positive SR – AGB relationship disappeared after removing the parallel effects of environmental factors on SR and AGB, indicating that SR per se poorly predicted the variation in AGB in natural community across environmental transects. Total AGB and BGB and sedges AGB all fitted well the threshold-like logistic functions with climatic and soil variables. GSP/AccT ratio was the best explanatory variable, indicating that drought at low altitude and cold (induced water stress) at high altitude produced optimum combination of water and energy at mid-altitude, and then determined the unimodal patterns of biomass. The optimal values of growing season mean air and soil temperature and GSP/AccT ratio were 5.82 °C, 7.37 °C and 0.80.

3. We then analysed leaf traits of the dominant species, *K. pygmaea*, and two company species, *P. saundersiana* and *S. stoliczkai*. Leaf traits we concerning included specific leaf area (SLA), mass-based and leaf nitrogen concentration ( $N_{\text{mass}}$ ), area-based leaf nitrogen content ( $N_{\text{area}}$ ), leaf  $\delta^{13}\text{C}$  values and leaf water potential. With increasing altitude, leaf  $\delta^{13}\text{C}$  values first decreased down to ca.5000 m and then increased, and thus negatively correlated with NPP. leaf  $\delta^{13}\text{C}$  values could well predict the altitudinal variation in NPP. SLA,  $N_{\text{mass}}$  increased, but  $N_{\text{area}}$  decreased with increasing altitude, but then had no significant trends beyond ca. 5000 m. Thus, variation in NPP and leaf  $\delta^{13}\text{C}$  values could not be explained by SLA and N in high altitude (>5000m), indicating that limiting factors on NPP and leaf  $\delta^{13}\text{C}$  values might differ from that on SLA and N. Combining with the altitudinal variation in environmental factors, drought stress induced by low precipitation led to the less negative leaf  $\delta^{13}\text{C}$  values at low altitude, while low-temperature-induced water stress decreased the discrimination to  $^{13}\text{C}$  at high altitude. Leaf water potential of *K. pygmaea* also indicated that water stresses were lowest at mid-altitude. Therefore, we concluded that biomass production was primarily controlled by water stress (induced by drought or low temperature). Different trends in leaf traits of company species

might indicate that competitions from dominant species also played important roles in their survival.

4. In conclusion, our finding indicated that, along altitudinal gradient in arid or semi-arid areas, vegetation biomass production was primarily limited by water stress which was induced by low precipitation at low altitude, but by low temperature at high altitude, while nitrogen concentration plays minor role in such water deficiency conditions. Therefore, the response of alpine meadow to climatic warming may vary with altitudes because of altitudinal shifts in limiting factors of plant growth.

**KEY WORDS:**  $\delta^{13}\text{C}$ , Alpine meadow, Biomass, Leaf nitrogen concentration, Low temperature, Tibetan Plateau, Specific leaf area, Species richness, Water potential, Water stress



## 目 录

<b>摘 要</b> .....	<b>i</b>
<b>ABSTRACT</b> .....	<b>I</b>
<b>引 言</b> .....	<b>1</b>
<b>第一章 绪论</b> .....	<b>5</b>
<b>1.1 研究背景及文献综述</b> .....	<b>5</b>
1.1.1 环境因子对生产力的影响 .....	5
1.1.2 放牧对生产力及其海拔梯度格局的影响 .....	8
1.1.3 物种丰富度对生产力及其海拔梯度格局的影响 .....	9
1.1.4 叶性状的海拔梯度格局及其与植物光合生产的关系 .....	10
<b>1.2 拟解决的关键科学问题</b> .....	<b>14</b>
<b>1.3 研究方案</b> .....	<b>15</b>
1.3.1 研究目标 .....	15
1.3.2 研究内容 .....	15
1.3.3 技术路线 .....	16
<b>第二章 研究地点与研究方法</b> .....	<b>17</b>
<b>2.1 研究地点概况</b> .....	<b>17</b>
2.1.1 地理位置 .....	17
2.1.2 气候特征 .....	18
2.1.3 植被与土壤状况 .....	18
<b>2.2 研究方法</b> .....	<b>21</b>
2.2.1 样地布设 .....	21
2.2.2 气象数据的获取和使用 .....	23
2.2.3 样方调查和生物量收集 .....	26
2.2.4 生物体积与地上生物量关系方程的建立 .....	26
2.2.5 功能群的划分 .....	27
2.2.6 植物叶样品的采集 .....	29
2.2.7 土壤样品的采集 .....	30
2.2.8 物种叶水势的测定 .....	30
2.2.9 样品的室内分析测定 .....	30
2.2.10 数据分析 .....	31

<b>第三章 群落生物量的海拔梯度格局及其环境影响机理 .....</b>	<b>33</b>
<b>3.1 群落生物量的海拔梯度格局.....</b>	<b>34</b>
3.1.1. 群落高度、盖度和物种丰富度的海拔梯度格局.....	34
3.1.2. 群落总地上生物量和各功能群地上生物量的海拔梯度格局.....	35
3.1.3. 群落总地下生物量的海拔梯度格局.....	38
<b>3.2 影响生物量海拔梯度格局的环境机理解释.....</b>	<b>40</b>
3.2.1. 非生物环境对生物量及其海拔梯度格局的影响.....	40
3.2.2. 放牧对地上生物量及其海拔梯度格局的影响.....	53
3.2.3. 物种丰富度对地上生物量及其海拔梯度格局的影响.....	53
<b>3.3 小结 .....</b>	<b>57</b>
<b>第四章 叶性状的海拔梯度格局及其对生产力的指示 .....</b>	<b>59</b>
<b>4.1 叶性状的海拔梯度格局及环境解释.....</b>	<b>60</b>
4.1.1 叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的海拔梯度格局及其环境解释 .....	60
4.1.2 SLA 和叶氮含量的海拔梯度格局及其环境解释 .....	63
4.1.3 SLA 和 $N_{\text{mass}}$ 的变化对叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响.....	67
4.1.4 高山嵩草叶水势的海拔梯度格局及其环境解释.....	67
<b>4.2 讨论：叶性状的海拔分异机制及对 NPP 的指示作用 .....</b>	<b>70</b>
4.2.1 叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值海拔分异的环境影响机制 .....	70
4.2.2 SLA 和 $N_{\text{mass}}$ 海拔分异的环境机制 .....	71
4.2.3 SLA 和 $N_{\text{mass}}$ 对叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响机制.....	73
4.2.4 叶性状对 NPP 的指示作用 .....	75
<b>4.3 小结 .....</b>	<b>77</b>
<b>第五章 结论与展望 .....</b>	<b>78</b>
<b>参考文献 .....</b>	<b>81</b>
<b>致谢.....</b>	<b>99</b>
<b>作者简介 .....</b>	<b>101</b>



## 图目录

图 1.1 研究框架示意图.....	16
图 2.1 研究地点在青藏高原 1:100 万植被图上的位置.....	17
图 2.2 当雄地区 1963-2010 年平均、生长季平均和非生长季平均气温的变化趋势.....	19
图 2.3 当雄地区 1963-2010 年降水量、生长季降水量和非生长季降水量的变化趋势.....	20
图 2.4 围栏和气象站样地分布和部分海拔群落植被状况.....	22
图 2.5 样方设置示意图.....	23
图 2.6 各海拔梯度 2009 年日平均气温和土壤温度及日降水量的变化曲线.....	24
图 2.7 实测气象数据及生长季长度的海拔梯度格局.....	25
图 2.8 进行叶采集测定的 3 个物种（高山嵩草、钉柱委陵菜和藏西风毛菊）.....	29
图 2.9 WESCOR PSYPRO 植物水势测定系统和 C-52 探头.....	30
图 3.1 群落和不同功能群地上生物量的海拔梯度格局.....	37
图 3.2 地下生物量的海拔梯度格局及其与地上生物量之间的关系.....	39
图 3.3 生物量与海拔之间的逻辑斯蒂拟合关系.....	45
图 3.4 生物量与土壤全氮之间的逻辑斯蒂拟合关系.....	46
图 3.5 生物量与生长季降水之间的逻辑斯蒂拟合关系.....	47
图 3.6 生物量与生长季平均气温之间的逻辑斯蒂拟合关系.....	48
图 3.7 生物量与生长季平均土壤温度之间的逻辑斯蒂拟合关系.....	49
图 3.8 生物量与生长季降水和积温的比值之间的逻辑斯蒂拟合关系.....	50
图 3.9 物种丰富度与海拔之间的逻辑斯蒂拟合关系.....	54
图 3.10 物种丰富度与生长季降水和积温的比值之间的逻辑斯蒂拟合关系.....	55
图 3.11 群落总地上生物量与物种丰富度的关系.....	56
图 4.1 高山嵩草、钉柱委陵菜和藏西风毛菊叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的海拔梯度格局.....	61
图 4.2 非生物环境因子对高山嵩草叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的解释.....	62
图 4.3 高山嵩草、钉柱委陵菜和藏西风毛菊 SLA 随海拔的变化规律.....	64
图 4.4 高山嵩草、钉柱委陵菜和藏西风毛菊 $N_{\text{mass}}$ 和 $N_{\text{area}}$ 随海拔的变化规律.....	65
图 4.5 高山嵩草、钉柱委陵菜和藏西风毛菊 $N_{\text{mass}}$ 与 SLA 之间的关系.....	66
图 4.6 高山嵩草、钉柱委陵菜和藏西风毛菊 $N_{\text{mass}}$ 和 SLA 与叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值之间的关系.....	69
图 4.7 高山嵩草叶水势的海拔梯度格局及其与生长季降水与积温比值之间的关系.....	70
图 4.8 2009 年月平均光合有效辐射在两个海拔之间的比较.....	74
图 4.9 NPP 及相关叶性状随海拔和降水与积温之比的不同变化趋势示意图.....	76

## 表目录

表 2.1 物种体积与地上生物量的回归方程.....	28
表 3.1 群落平均高度、群落各物种总盖度和物种丰富度的海拔梯度格局.....	34
表 3.2 各功能群地上生物量占群落总地上生物量的比例.....	36
表 3.3 群落总地上生物量与各功能群地上生物量之间的相关性矩阵.....	38
表 3.4 非生物环境因子之间的相关性矩阵.....	42
表 3.5 围栏内、外生物量和物种丰富度与环境因子之间 6 种拟合方程的 $r^2$ 和 AIC 值.....	43
表 3.6 海拔梯度上群落总地上和地下生物量及莎草类地上生物量达到最大时的最佳生长季 平均气温、生长季平均土壤温度和生长季降水与积温的比值.....	51
表 3.7 物种丰富度与非生物环境因子之间的逻辑斯蒂方程拟合.....	55
表 4.1 非生物环境因子对钉柱委陵菜和藏西风毛菊叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的解释.....	62
表 4.2 非生物环境因子对三个物种 SLA 和 $N_{\text{mass}}$ 的解释.....	68

## 引言

高海拔地区以其独特的高山环境影响着生物的生存和进化，历来受到生态学家的关注 (Billings & Mooney, 1968; Körner, 1999)。其中，植被与气候关系的研究是高山地区生态学研究的重点 (崔海亭等, 2005)。但是，在极端的高山环境下，趋于严酷的环境是否会限制植物的光合生产能力？环境胁迫通过哪些途径来限制植物干物质生产？上述问题的不确定性，直接导致高海拔地区植被生产力如何响应气候变化这一机理问题仍存在很大争议，其争论的焦点之一在于：这些地区的植被生产是否存在低温所导致的水分或养分胁迫 (Vitousek & Howarth, 1991; Körner, 1999, 2003a, b; Luo *et al.*, 2004b, 2009)。

全球气候变化已经成为人类共同面对的问题之一 (IPCC, 2007; Rosenzweig *et al.*, 2008; 丁仲礼等, 2009)，并且高纬度及高海拔地区对气候变化更为敏感 (Chapin III *et al.*, 1992; Gottfried *et al.*, 1998; Diaz *et al.*, 2003)。全球温度升高已经导致高纬度及高海拔地区甚至全球陆地生态系统的结构和功能发生了显著变化 (Grabherr *et al.*, 1994; Walther *et al.*, 2002; McGuire *et al.*, 2007)，如群落物种多样性下降 (Walker *et al.*, 2006)、生长季延长 (Smith *et al.*, 2004; Euskirchen *et al.*, 2006; Piao *et al.*, 2006b)、物种迁移 (Grabherr *et al.*, 1994; Pauli *et al.*, 2003; Cannone *et al.*, 2007)、生产力增加 (Piao *et al.*, 2006a; Day *et al.*, 2008) 等，因而引起了国际社会的普遍关注。然而，相对于温度在近百年来具有比较一致的升高趋势来说，降水的变化在不同地区和不同时期存在差异 (Bradley *et al.*, 1987; 林振耀和赵昕弈, 1996; Weltzin *et al.*, 2003; 吴绍洪等, 2005; Crimmins *et al.*, 2011)，从而产生了不同的水热组合。研究沿海拔梯度的不同水热组合对植被生产力的影响有助于我们进一步理解未来气候变化背景下高寒生态系统结构和功能的响应模式。

一般来说，区域至全球尺度上植被生产力与温度和降水及其组合表现为显著地正相关关系 (Rosenzweig, 1968; Leith, 1975; Field *et al.*, 1998; Knapp & Smith, 2001; Luo *et al.*, 2002, 2004a)。就草地生态系统来看，区域尺度上植被生产力与降水密切相关 (Sala *et al.*, 1988; Burke *et al.*, 1997; Lane *et al.*, 1998; Ni, 2004; Yang *et al.*, 2009; Ma *et al.*, 2010)。但是，这些研究都是在以水热同

期为特征的季风气候区开展的,在这一气候条件下,高温和多雨或低温和少雨的组合是同时出现的。然而,随着海拔的升高,温度降低,而降水往往呈增加趋势,从而造成海拔梯度上的水热组合与其在经度和纬度梯度上的组合有所不同。此外,放牧强度在不同海拔高度的差异也会干扰植被生产力的海拔梯度格局(Li *et al.*, 2008; Hirota *et al.*, 2009)。因此,目前尚不确定植被生产力在海拔梯度上的变化是否同样遵循其在经度和纬度梯度上随着降水和温度的改变而发生的变化规律。且当所研究的山地处于干旱半干旱地区时,不同海拔高度上植被生产力的限制因子可能存在差异。根据“限制因子法则”(Odum, 1971),植物生存和生产依赖于各种生态因子的综合作用,但必然受到其中一种或几种关键因子的限制。当环境因子逐渐偏离植物生存所需的最佳组合时,植被生产力也将从其最大值逐渐减小(Crimmins *et al.*, 2011)。鉴于此,我们假设,位于干旱半干旱地区的高寒草甸生态系统植被生产力的限制因子会随着海拔高度的升高而发生变化,即,由低海拔地区的干旱胁迫向高海拔地区的低温胁迫(导致水分胁迫)转变,从而形成植被生产力沿海拔梯度的单峰状格局。

青藏高原作为世界上海拔最高的高原,其平均海拔超过 4000m,是我国响应全球气候变化的敏感区和生态环境脆弱区之一(Liu & Chen, 2000; 李克让等, 2005),且海拔越高,年平均气温增幅越大(姚檀栋等, 2000)。以嵩草属(*Kobresia* spp.)植物为优势类群的高寒草甸是海拔最高的生态系统类型之一(李文华和周兴民, 1998; 周兴民, 2001),其分布范围超过 70 万 km<sup>2</sup>,占高原可利用牧场的近 50%,是当地牧民赖以生存的主要牧场(赵新全, 2008)。高寒草甸同时受到气候变化和放牧干扰的双重影响,增加了其响应气候变化的不确定性,阐明该地区高寒草甸植被生产力沿海拔梯度的变化机理,不仅有助于在理论上预测其对未来气候变化的响应模式,还可以为牧场的合理利用和管理提供理论依据。

位于高原中部的念青唐古拉山脉中段地区是以嵩草属(*Kobresia* spp.)植物为优势类群的高寒草甸向以针茅属(*Stipa* spp.)植物为优势类群的高寒草原的过渡带(中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1988; 王金亭, 1988),并且其山坡基带降雨较少,属于半干旱气候,为我们验证前面提出的假设提供了很好的平台。因此,我们在位于当雄县草原站附近的山坡,沿海拔梯度设置 7 个围栏和对应 HOBO 自动气象站,对围栏内外的群落分别进行物种丰富度、地上和地

下生物量等指标的调查，并对特定物种（高山嵩草 *Kobresia pygmaea*、钉柱委陵菜 *Potentilla saundersiana* 和藏西风毛菊 *Saussurea stoliczkai*）重点采样测定其比叶面积、叶氮含量、叶  $\delta^{13}\text{C}$  同位素、叶水势等叶性状指标，结合 HOBO 自动气象站监测到的诸如气温、降水和土壤温度等微气象要素，旨在：

- （1）检验围栏内外的生物量是否存在沿海拔梯度的单峰状分布格局；
- （2）阐明这一格局是否表现出与不同水热因子的 logistic 关系并存在最佳的水热组合；
- （3）探讨特定物种，尤其是优势物种叶性状及生理指标的海拔梯度变化是否能够解释生物量的海拔梯度格局；
- （4）进一步讨论群落物种丰富度对生物量海拔梯度格局的相对影响，最终揭示高寒草甸生态系统植被生产力沿海拔梯度的变化机理。



## 第一章 绪论

### 1.1 研究背景及文献综述

植物借助于太阳能将水和二氧化碳合成碳水化合物进行有机物的生产，称之为第一性生产（Primary Production）（姜恕, 1988）。单位时间单位面积上植物第一性生产制造的全部碳水化合物减去植物本身的呼吸消耗所剩余部分即为净第一性生产力（Net Primary Productivity, NPP）。NPP 是陆地生态系统碳循环的一个重要组成部分（Scurlock *et al.*, 2002; Houghton *et al.*, 2009），是生态系统功能的重要表现形式（Loreau *et al.*, 2001; Hooper *et al.*, 2005）。生物量（Biomass）是初级生产的存留部分，与生产力有密切关系，且可以通过一定的函数关系来估算净生产力（Whittaker, 1966; 方精云等, 1996; 罗天祥, 1996; Keeling & Phillips, 2007）。对于一年生草本植物，其最大现存量通常可认为是地上部分当年生产量（Alward *et al.*, 1999; 李永华, 2005）。生产力同时受到环境因素和植物本身生理特性的影响（Chapin III *et al.*, 2002）。环境因子的变化强烈地影响着植物的生产，相应地，植物也会通过调节其自身的功能性状来适应特定的环境。

#### 1.1.1 环境因子对生产力的影响

在全球或区域尺度上，温度和降水及其组合是影响 NPP 地理分异的主要气候因子（Rosenzweig, 1968; Leith, 1975; Field *et al.*, 1998; Knapp & Smith, 2001; Luo *et al.*, 2002, 2004a）。由于不同地区的气候因子存在差异，NPP 的限制因子也有所不同（Sala *et al.*, 1988; Bruijnzeel & Veneklaas, 1998; Körner, 2003a; Raich *et al.*, 2006）。海拔梯度在较小的地理范围内导致了环境因子（如温度、降水、太阳辐射强度及大气分压等）较大程度地改变，为研究植被对环境因子的长期适应机制提供了理想的研究场所（Morecroft & Woodward, 1990; Shen & Harte, 2000; Becker *et al.*, 2007; Körner, 2007; Malhi *et al.*, 2010）。

降水是影响陆地生态系统功能的关键性因子之一，水分的缺乏极大地限制了陆地植物的分布和生产力（Schulze *et al.*, 1987）。水分可利用性的增加显著地提高 NPP 已经被诸多的研究所证实（Sala *et al.*, 1988; Burke *et al.*, 1997; Knapp & Smith, 2001; Hu *et al.*, 2007; Bai *et al.*, 2008）。例如在青藏高原，随着降水由高原东南部向西北部逐渐降低，其自然植被由森林逐渐过渡为草地并最终形成

高寒荒漠（王金亭, 1988; Luo *et al.*, 2002, 2004a）。生长季降水很好地解释了高原面上草地植被地上生物量和生产力的空间分布格局（Yang *et al.*, 2009; Ma *et al.*, 2010）。土壤水分是大气降水与生态系统联系的“桥梁”，因此，降水对生态系统的影响首先表现在其对土壤水分的影响上（Weltzin *et al.*, 2003）。土壤水分状况的改善有利于土壤养分的释放并提高植物根系对水分和矿质元素的吸收（Burke *et al.*, 1997; Fisk *et al.*, 1998），甚至影响到叶气孔的开放程度，从而影响植物的光合生产（Schulze *et al.*, 1987）。此外，降水可以提高空气湿度，降低了叶内部与空气的水汽压差，保证了叶气孔的正常开放（Lange *et al.*, 1971; Farquhar & Sharkey, 1982; Schulze *et al.*, 1987）。土壤水分除去受到降水量的影响之外，还与土壤质地密切相关，降水量低的地区，保水能力低的沙质土壤比保水能力高的壤土具有更高的植物生产力，而降水量较高的地区则与之相反（Noy-Meir, 1973; Epstein *et al.*, 1997; Yang *et al.*, 2009）。一般来说，山地迎风坡海拔升高导致温度下降，空气湿度升高，水汽凝结增加，地形雨增多，在一定海拔高度出现最大降水带，使得海拔高度成为山地降水空间分布的主要影响因素，影响了植物在海拔梯度上的分布和生长（Nobel & Hartsock, 1986; Sevruk, 1997; Crimmins *et al.*, 2011）。

然而，在高海拔地区，低温往往作为首要的环境“过滤器”，限制了植物向更高海拔分布（Nobel & Hartsock, 1986; Körner, 1999）。温度不能作为实体因素直接参与植物生产的能量流动和物质循环过程，而是通过作用于植物生理或物理过程而影响植物生产。但是，低温胁迫通过哪些途径来限制植物的光合生产却没有定论。一般认为，环境温度显著地影响土壤温度，而土壤温度过低会抑制植物根系和土壤微生物的活性（Koch *et al.*, 2007），降低土壤有机质的分解速率和矿质元素的矿化速率（Nadelhoffer *et al.*, 1991; Huber *et al.*, 2007），不利于土壤水分的移动和根系对水分的吸收（Kramer, 1940），从而造成寒冷地区的植物生长普遍存在水分或养分限制（Vitousek & Howarth, 1991; Luo *et al.*, 2004b, 2009）。例如，国际冻原计划（the International Tundra Experiment, ITEX）利用开顶箱式法（Open-Top Chambers, OTCs）增温实验对极地和高山地区维管植物进行监测，结果显示在实验初期（1-4年）植物生长显著增加，但这种增加效应随着时间延长而减弱，表明时间格局上限制资源发生了转变（低温限制→土



壤养分限制, Arft *et al.*, 1999)。然而, Körner (1999, 2003a) 基于植物生理学原理认为植物生长从来不缺氮, 高海拔地区植物生长缓慢是因为低温限制了植物细胞的分裂和生长, 阻止了植物组织形成和幼苗更新, 而不是低温导致的水分和养分变化限制植物的光合生产。这一争论增加了高海拔地区植被生产力响应气候变化机理研究的不确定性。因此, 在高寒草甸生态系统中, 沿海拔梯度对群落生物量、比叶面积、叶氮含量、叶  $\delta^{13}\text{C}$  值及叶水势等与生产力和水分利用效率密切相关的指标进行系统研究, 阐明高海拔地区的低温是否导致水分和养分胁迫, 可以为上述争论提供新的证据。

综上所述, 海拔梯度上不同的水热组合导致生产力或生物量沿海拔变化而发生变化。这种变化一般表现为 4 种格局, 即正相关、负相关、单峰状及无显著相关关系。上述格局的出现同时受到所研究山地的基带所处的环境和山地海拔跨度的影响。正相关即生产力或生物量随海拔高度的升高而升高。这一格局一般出现在比较干旱的地区, 如在美国亚利桑那 Santa Catalina 地区, 随海拔升高(降水增加)依次分布着沙漠、草地和森林群落, 植被生物量和生产力呈现出随海拔升高而增加的格局(Whittaker & Niering, 1975)。刘国华等(2003)在岷江干热河谷的研究也发现灌丛地上生物量与海拔梯度(土壤水分)之间存在正相关关系。负相关即随海拔升高生产力或生物量降低的格局, 是较为常见的一种格局, 一般出现在较为湿润或寒冷的地区。在降水充沛的热带雨林地区, 海拔升高导致的降水增加(使得土壤水分过饱和)和温度降低限制了植物的生产力(Raich *et al.*, 1997, 2006)。在山地草原或高寒草甸地区, 随海拔升高而降低的温度往往是草本植物生产力的限制因子(Pérez & Frangi, 2000; Hitz *et al.*, 2001; 王长庭等, 2004; Wang *et al.*, 2007; 王长庭等, 2007; Zemmrich *et al.*, 2010)。但是地下部分生物量和生产力则表现出相反的趋势, 即随海拔升高而增加, 并且根系主要集中在地表以下 20cm 的范围内, 有利于植物在严酷的高山环境下快速的吸收土壤水分和养分(Hitz *et al.*, 2001)。罗天祥等发现在青藏高原东南部亚高山森林植被生产力随海拔升高而线性降低, 但生物量表现为随海拔升高而增加, 达到一定高度后又迅速降低的单峰状格局, 反映了海拔高度的变化引起了环境和土壤水热条件的共变(罗天祥等, 2002; Luo *et al.*, 2004a)。植物生产力随海拔梯度的变化没有表现出明显的变化规律主要是受到环境改变和群落

物种组成变化的共同影响。海拔高度升高导致群落优势物种发生变化，但群落水平上的生产力和生物量则没有发生显著变化 (Boutton *et al.*, 1980; 李凯辉等, 2007)。如果受到放牧等干扰时，还可能出现放牧强度最大的中间海拔生物量最低的“U”型格局 (Hirota *et al.*, 2009)。分析发现，生产力或生物量的海拔梯度格局受到多种环境因素的共同控制，但上述研究都没有进一步的机理解释。一般认为，海拔升高导致温度降低而降水增加。因此，在干旱半干旱地区，低海拔植被往往受到低降水导致的干旱胁迫，而高海拔地区则可能受到低温（导致水分胁迫）限制。所以，水热因子沿海拔梯度的共变可能会在一定海拔高度产生最适于植物生产的水热组合，从而导致生产力随海拔梯度变化表现出先升高后降低的单峰状格局。利用沿海拔梯度实测的气象因子，系统测定群落地上和地下生物量，结合反映植物水分状况的水势等生理指标，有助于从机理上理解生产力对环境因子的适应。

### 1.1.2 放牧对生产力及其海拔梯度格局的影响

放牧是干扰草地生态系统的主要因子之一 (侯扶江和杨中艺, 2006)。放牧干扰主要体现在其对草地生态系统的物种组成 (Zhou *et al.*, 2006; Mayer *et al.*, 2009)、群落结构和功能 (Rusch & Oesterheld, 1997; Altesor *et al.*, 2005)、植物生物量分配 (Derner *et al.*, 2006; Gao *et al.*, 2007) 以及土壤的理化性质 (Binkley *et al.*, 2003; Xu *et al.*, 2007; 王长庭等, 2008) 等方面的影响。一般来说，适度放牧可以使植物产生补偿性生长从而提高植物生产力 (McNaughton, 1983)，但在群落水平上，有研究表明长期放牧后物种组成发生改变，食草动物喜食的牧草种类减少而外来物种如豆科植物等增加，导致群落生产力降低 (Rusch & Oesterheld, 1997)。此外，生态系统对放牧干扰的响应与对气候变化的响应有所不同。放牧采食可以降低群落地上部分生物量，降低了温度升高导致的生物量增加，抑制灌丛向草地的入侵 (Post & Pedersen, 2008)。在青藏高原海北地区，适度放牧可以刺激植物生长从而增加其生产力，可以缓解增温导致的群落生产力降低，减缓了草地生态系统对气候变化的响应 (Klein *et al.*, 2004)。海拔梯度上不同的放牧强度会扰乱生产力的海拔梯度格局 (李永华, 2005; Hirota *et al.*, 2009)。因此，放牧干扰与气候变化相互混杂，增加了预测高寒草甸生态系统响应气候变化的不确定性。在海拔梯度上研究生产力在放牧干扰和围栏控制两种

处理下的变化，有助于理解高寒草甸生态系统在放牧干扰和气候变化双重影响下的响应模式，为牧场的合理利用和保护提供理论依据。

### 1.1.3 物种丰富度对生产力及其海拔梯度格局的影响

长期以来，物种丰富度与生产力关系的研究一直是生态学研究领域的热点之一，但却争议不断 (Naeem *et al.*, 1994; Tilman *et al.*, 1996; Aarssen, 1997; Huston, 1997; Hooper *et al.*, 2005; Jiang *et al.*, 2009)。对于物种丰富度如何影响生产力的争论主要集中在到底是不同物种的特性还是物种丰富度本身对生产力的变化起作用。有研究认为，由于存在物种对空间、资源及生境的互补性利用，群落物种丰富度增加会提高其生产力，而物种减少会减弱生态系统的稳定性 (Naeem *et al.*, 1994; Tilman *et al.*, 1996; Naeem & Li, 1997; Hector *et al.*, 1999; Tilman *et al.*, 2001)。但是上述由控制实验得出的结论遭到了反对者的尖锐批评。反对者的观点主要集中在以下两个方面：(1) 取样效应的影响，即当人为选择物种构建不同物种丰富度水平的群落时，物种丰富度高的群落包含高产物种的机率越大，从而造成物种丰富的群落生产力水平高的现象，所以，物种丰富度与生产力的正相关是由这一选择概率和所选物种的特性（如高产）造成的 (Aarssen, 1997; Huston, 1997; Wardle, 1999)；(2) 在实验中通过随机添加或去除物种来构建的非成熟的群落与成熟的自然群落没有可比性，因为自然群落的物种组成并不是随机的，物种的灭绝机率也不是等同的，实验结果不能指示自然生态系统 (Lawton, 1994; Huston *et al.*, 2000; 贺金生等, 2003; Jiang *et al.*, 2009)。此外，相关控制实验研究都是将环境因素控制在相对一致的状态下，通过改变物种数目来研究物种丰富度对生产力的影响，而这种相对一致的环境因素在自然界中很少存在 (Loreau *et al.*, 2001; Hooper *et al.*, 2005)。自然生态系统中，群落的物种组成是物种对当地自然环境的长期适应所形成的，无论是物种丰富度还是生产力，都首先受到环境因素的控制 (Gross *et al.*, 2000; Willig *et al.*, 2003; Ma *et al.*, 2010)。虽然有野外调查研究发现物种丰富度和生产力之间表现为正相关 (杜国祯等, 2003; 杨元合等, 2004) 或单峰曲线关系 (王长庭等, 2004)，但是这些跨越环境梯度的研究都没有考虑环境因素对二者的影响。最近的研究表明，当去除环境因素对物种丰富度和生产力的共同影响之后，二者之间的正相关关系变的非常微弱甚至消失了 (Ma *et al.*, 2010)，说明这种正相关是

由于物种丰富度和生产力同时受到环境因素的影响而形成的 (Gough *et al.*, 1994; Gross *et al.*, 2000; Fridley, 2002; Baer *et al.*, 2003; Grace *et al.*, 2007)。因此, 在自然生态系统中物种丰富度并不能很好地预测生产力沿环境梯度的变化。在自然群落中, 群落总生产力或生物量往往被少数几种优势物种所占据 (Grime, 1998; Smith & Knapp, 2003)。因此, 环境因子通过控制这些物种的生物学特性进而控制着生态系统的功能 (如生产力等) (Hooper & Vitousek, 1997; Grime, 1998; Chapin III *et al.*, 2000; Díaz & Cabido, 2001; Garnier *et al.*, 2004; McLaren & Turkington, 2010)。海拔梯度的变化改变了环境因子, 所以群落的优势物种会面临不同的环境胁迫, 这些物种对不同胁迫的适应可能会导致整个群落的生产力在不同海拔高度上有所不同。因此, 沿海拔梯度同时测定群落的物种丰富度、群落生产力以及优势物种的生理特性将有助于我们理解高寒草甸生态系统对不同海拔环境的适应机制。

#### 1.1.4 叶性状的海拔梯度格局及其与植物光合生产的关系

植物在长期的进化过程中发展出了诸多适应其所生存环境的特征 (Westoby *et al.*, 2002), 这些特征性状, 如比叶面积、叶氮含量和叶  $\delta^{13}\text{C}$  值等, 能够响应植物生存环境的变化, 进而影响到生态系统的功能 (Díaz & Cabido, 2001; Garnier *et al.*, 2004; Poorter *et al.*, 2009)。其中, 叶片作为植物与外界环境进行气体交换和光合作用的最主要场所, 其性状特征能反映植物对环境资源的利用 (Grime *et al.*, 1997; Wilson *et al.*, 1999), 在很大程度上影响着高海拔地区植物的光合能力 (Körner, 1999)。

##### 比叶面积 (Specific Leaf Area, SLA)

比叶面积一般表示为单位叶干物质的面积, 有时用其倒数—比叶重 (Leaf Mass per Area, LMA) 来表示, 是植物碳收获策略的关键叶性状之一 (Reich *et al.*, 1997; Wright *et al.*, 2001, 2002; Poorter *et al.*, 2009)。比叶面积通常与叶氮含量和叶净光合速率呈正相关 (Field & Mooney, 1986; Reich *et al.*, 1994, 1997; Wright *et al.*, 2001; Shipley, 2002; Wright *et al.*, 2004; He *et al.*, 2006; Wei *et al.*, 2011)。从结构上来看, 比叶面积主要由叶密度和厚度决定, 且与二者呈负相关关系 (Westoby, 1998; Wilson *et al.*, 1999)。通过对文献数据的整合分析

(meta-analysis), Poorter 等 (2009) 综述了 SLA 在不同功能群类型之间的差异及其与环境因子的关系和对植物个体及生态系统过程的影响。

一般来说,降水较少的环境往往产生较小的叶 (McDonald *et al.*, 2003; Yates *et al.*, 2010), 而植物叶的密度和厚度较大 (Niinemets, 2001), 导致比叶面积较低 (Reich *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2001; Luo *et al.*, 2005b), 进而可以提高水分利用效率 (Araus *et al.*, 1997)。因为小而厚且密度大的叶不利于叶内部水分向外界扩散, 有利于保持水分 (Cunningham *et al.*, 1999; Fonseca *et al.*, 2000)。海拔梯度上, 高海拔地区的植物为抵御低温等不利环境, 往往具有较小的叶面积、较高的叶被毛密度等特征 (Morecroft *et al.*, 1992; Morecroft & Woodward, 1996; Kao & Chang, 2001; Zhang & Liu, 2010), 叶厚度也有随海拔升高而增加的趋势 (李芳兰等, 2006, 2007)。因此, SLA 往往表现为随海拔升高而降低 (Körner *et al.*, 1986; Hultine & Marshall, 2000; Kao & Chang, 2001; Luo *et al.*, 2005b; Shi *et al.*, 2006)。然而, 也有研究发现 SLA 随海拔升高而升高的现象, 如 Bowman 等人对美国 Colorado 山脉多年生高山草本植物 *Frasera speciosa* 的研究表明, 其 LMA 与海拔高度呈显著的负相关关系, 即 SLA 与海拔正相关 (Bowman *et al.*, 1999), 说明不同地区海拔梯度上控制 SLA 变化的环境因子有所不同。此外, 光合有效辐射 (Photosynthetically active radiation, PAR) 也是影响植物 SLA 的重要环境因子。一般认为, 植物往往通过增加其 SLA 以补偿较低的 PAR 所导致的生产力降低 (Mitchell & Woodward, 1988; Evans & Poorter, 2001; Poorter *et al.*, 2009)。

### 叶氮含量

叶氮含量通常有两种表达方式, 即单位叶重量叶氮含量 (mass-based leaf nitrogen concentration,  $N_{\text{mass}}$ ) 和单位叶面积叶氮含量 (area-based leaf nitrogen content,  $N_{\text{area}}$ ), 后者由前者和 SLA 计算得出, 即  $N_{\text{area}} = N_{\text{mass}} / \text{SLA}$ 。如前所述, 叶氮含量及 SLA 与植物的光合能力呈正相关 (Field & Mooney, 1986; Reich *et al.*, 1994, 1997; Wright *et al.*, 2001; Shipley, 2002; Wright *et al.*, 2004; He *et al.*, 2006; Wei *et al.*, 2011), 究其原因可能是叶中与光合作用有关的酶等含有较多的 N 元素, N 元素的增加可以提高这些酶的含量和活性, 从而提高植物的光合能力。

海拔梯度上, 无论是  $N_{\text{mass}}$  还是  $N_{\text{area}}$ , 由于所研究物种或生活型的不同, 都表现出不同的海拔梯度变化规律。综合前人的研究,  $N_{\text{mass}}$  随海拔的升高表现为升高(如 Körner, 1989; Morecroft & Woodward, 1990; Woodward, 1990; Morecroft *et al.*, 1992; Morecroft & Woodward, 1996; Bowman *et al.*, 1999; Ceriani *et al.*, 2009)、降低(如 Hultine & Marshall, 2000; Luo *et al.*, 2005b) 或变化不明显(如 Körner & Diemer, 1987; Körner, 1989)。  $N_{\text{area}}$  同时受到  $N_{\text{mass}}$  和 SLA 的影响。  $N_{\text{area}}$  增加意味着单位叶面积的光合氮投资增加, 从而提高植物的光合速率。多数研究表明,  $N_{\text{area}}$  随海拔的升高而升高(如 Körner *et al.*, 1986; Körner & Diemer, 1987; Friend *et al.*, 1989; Vitousek *et al.*, 1990; Cordell *et al.*, 1998), 但 Bowman 等人发现由于  $N_{\text{mass}}$  和 SLA 同时随海拔的升高而升高, 从而导致  $N_{\text{area}}$  随海拔没有明显的变化趋势 (Bowman *et al.*, 1999)。

### 叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值

在光合作用吸收  $\text{CO}_2$  的过程中, 植物优先利用较轻的稳定性碳同位素 ( $^{12}\text{C}$ ), 而对较重的  $^{13}\text{C}$  有识别和排斥作用(称之为同位素判别), 导致光合产物中  $^{13}\text{C}$  与  $^{12}\text{C}$  的比值 ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) 比大气中这一比值为低 (Farquhar *et al.*, 1989)。在表示不同植物  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  值时, 往往使用植物的  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  值 ( $R_p$ ) 与通用标准物 PDB ( $R_s$ ) 的  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  值之间的比值(即  $\delta^{13}\text{C}$ , ‰) 来表示, 即  $\delta^{13}\text{C} = [(R_p/R_s) - 1] \times 1000$ 。从植物生理上来看, 叶  $\delta^{13}\text{C}$  值综合反映了  $\text{CO}_2$  需求与供给之间的平衡 (O'Leary, 1988; Farquhar *et al.*, 1989; Kelly and Woodward, 1995)。由于叶光合能力决定了植物对  $\text{CO}_2$  的需求, 而叶气孔导度决定着  $\text{CO}_2$  的供给, 因此, 叶气孔导度降低或者光合能力升高均可以导致叶片内部  $\text{CO}_2$  浓度 ( $c_i$ ) 与环境  $\text{CO}_2$  浓度 ( $c_a$ ) 的比值降低, 从而导致植物对碳同位素的判别降低, 产生较高的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值。由于气孔是  $\text{CO}_2$  吸收和水分丧失的共同通道, 并且  $\text{H}_2\text{O}$  的分子量 (18) 要低于  $\text{CO}_2$  的分子量 (44), 因此, 水分对气孔导度更为敏感。气孔的开放程度存在对  $\text{CO}_2$  吸收和水分丧失的权衡, 因此植物叶的  $\delta^{13}\text{C}$  值与气孔导度负相关, 而与水分利用效率呈正相关 (Smith *et al.*, 1973; Farquhar *et al.*, 1982; 1989), 所以通常通过测定叶  $\delta^{13}\text{C}$  值来反映植物长期的水分状况。并且, 在水分胁迫条件下, 植物出于保持水分的需要, 降低气孔导度, 使  $\text{CO}_2$  吸收减少, 叶  $\delta^{13}\text{C}$  值

升高, 从而导致叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与 NPP 呈负相关关系 (Luo *et al.*, 2009, 2011)。

一般认为, 植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与降水和温度呈负相关 (Smith *et al.*, 1973; Morecroft & Woodward, 1990, 1996; Körner *et al.*, 1991; Bowling *et al.*, 2002; Song *et al.*, 2008; Luo *et al.*, 2009), 但也有研究表明  $\delta^{13}\text{C}$  值随环境梯度的变化因物种不同而有所不同 (苏波等, 2000)。而在海拔梯度上,  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化趋势则因山地所处的环境不同而有所不同。在较湿润地区, 叶  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔升高有增加的趋势 (Körner *et al.*, 1988; Morecroft & Woodward, 1990; Vitousek *et al.*, 1990; Morecroft *et al.*, 1992; Morecroft & Woodward, 1996; Hultine & Marshall, 2000; Männel *et al.*, 2007); 而在干旱地区, 海拔升高缓解了低海拔的干旱胁迫从而导致叶  $\delta^{13}\text{C}$  值降低 (Van de Water *et al.*, 2002)。此外, Friend 等 (1989) 发现同一地点不同年份的气候差异也会导致不同的海拔梯度格局: 在较湿润的年份,  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔升高而升高; 而在较干旱的年份, 则有降低的趋势。针对叶  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔升高而升高的趋势, 目前存在两种解释: 一种解释认为, 海拔升高, SLA 降低而  $N_{\text{mass}}$  不变甚至升高, 导致  $N_{\text{area}}$  升高, 进而提高净光合速率, 产生较低的  $c_i/c_a$ , 导致叶片对碳同位素的判别减弱, 使得叶  $\delta^{13}\text{C}$  值升高 (Körner & Diemer, 1987; Körner *et al.*, 1988; Körner, 1989; Körner *et al.*, 1991); 而另一种解释认为, 高海拔地区的  $c_i/c_a$  值并没有降低, 而是较厚的叶片 (SLA 较小) 增加了  $\text{CO}_2$  在叶内部扩散的距离使得叶片对碳同位素的判别减弱, 产生较高的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值 (Vitousek *et al.*, 1990)。对叶  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔升高而降低的解释主要是低海拔地区的干旱是植物所面临的首要胁迫, 而海拔升高造成的降水增加则可以缓解这一胁迫, 从而降低叶  $\delta^{13}\text{C}$  值 (Van de Water *et al.*, 2002)。这些研究说明, 不同地区导致叶  $\delta^{13}\text{C}$  值海拔梯度分异的因素有所不同。就叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与植物干物质生产的关系来看, 有研究表明, 由于气孔导度下降的原因, 物种水平上的植物干物质生产与叶  $\delta^{13}\text{C}$  值呈负相关 (Condon *et al.*, 1987; Le Roux *et al.*, 1996); 但也有研究认为, 由于光合能力升高的原因, 干物质生产与叶  $\delta^{13}\text{C}$  值正相关 (Wright *et al.*, 1988; Sun *et al.*, 1996)。

利用青藏高原植被样带数据建立的模型表明, 叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与 NPP 显著地负相关, 并且得到了全球文献数据的支持 (Luo *et al.*, 2009, 2011)。该模型表明, 在干旱地区, 水分胁迫是 NPP 的限制因子。在青藏高原森林地区, 林线地区以

下森林树种的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔升高而降低或没有显著变化，而在林线地区则显著升高 (Song *et al.*, 2008; Luo *et al.*, 2009)。在高原中部的高寒草地，植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值则表现出随海拔升高 (Luo *et al.*, 2009) 或温度降低 (Song *et al.*, 2008) 而升高的趋势，表明高海拔地区的低温可能会造成一定程度的水分胁迫，导致叶  $\delta^{13}\text{C}$  值升高。在高山林线以上生长季温度更低的高寒草甸植被地区，对其优势种—高山嵩草 *K. pygmaea* 叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的测定发现其与年降水量和年平均气温均呈显著的负相关 (Song *et al.*, 2008)。在海拔梯度上，降水增加而温度降低，这种情况下测定其叶  $\delta^{13}\text{C}$  值，结合 SLA 和叶氮含量，能够对验证低温是否会造成水分胁迫提供进一步的证据，同时提供叶  $\delta^{13}\text{C}$  值海拔分异的机理解释。

## 1.2 拟解决的关键科学问题

### 1) 高寒草甸植被生产力随海拔的变化规律是怎样的？生物因子和非生物因子对生产力海拔梯度格局的相对影响程度如何？

海拔梯度的变化在较小的空间尺度内引起了温度、降水、太阳辐射强度、大气分压及水汽压力等诸多环境因子的较大改变。海拔梯度上生态系统生产力的分布格局体现了生态系统对上述环境因子的长期适应。放牧是高寒草甸分布地区最主要的土地利用方式，放牧本身对生态系统的影响不容忽视。放牧作用与气候变化相互混杂，增加了预测高寒草甸生态系统变化趋势的不确定性。此外，物种丰富度对生产力的影响还存在很大的不确定性。因此，利用实测的微气象数据，分析非生物因子（土壤和气象因子）和生物因子（放牧和物种丰富度）对生产力海拔梯度格局的影响，将有助于理解高寒草甸生态系统在放牧干扰和气候变化双重影响下的响应模式，为牧场的合理利用和保护提供理论依据。

### 2) 优势物种叶性状随海拔的变化规律是怎样的？叶性状对环境因子的适应对生产力海拔梯度格局的解释程度如何？

高山林线地区的研究表明，高山植被生产力随海拔的变化规律并不一致。分布于高山林线之上的高寒草甸生态系统更应该受到关注。比叶面积、叶氮含量、叶  $\delta^{13}\text{C}$  值及叶水势是与生产力和水分利用效率密切相关的叶性状。研究这些叶性状随海拔的变化规律有助于认识高山极端环境下植物生产力的变化及其对环境变化的响应，对生产力的海拔梯度格局进行机理性解释。



上述两点将不同水平（生态系统水平和物种水平）的研究有机地结合在一起，探讨环境因素对高寒植被生产力的影响。阐明植被生产力对环境因素的长期适应，有助于揭示高寒植被生产力的限制性因子，可以为解决高寒植被光合生产是否存在低温导致的水分或养分胁迫这一争论提供新的证据。

## 1.3 研究方案

### 1.3.1 研究目标

针对上述主要科学问题，本论文拟通过系统测定围栏内外高寒草甸群落生物量及优势物种的叶氮含量、比叶面积、叶  $\delta^{13}\text{C}$  同位素值和叶水势等指标随海拔高度的变化规律，利用实测气象数据，阐明生产力对环境因子的长期适应机制，揭示高山植被是否存在低温导致的水分或养分胁迫。同时，通过围栏控制实验分析放牧干扰对生产力和物种多样性的相对影响，为进一步研究全球气候变化和土地利用方式改变的背景下高寒草甸生态系统的变化机理提供数据基础和理论依据。

### 1.3.2 研究内容

1) 在生态系统水平上，高寒草甸群落生物量和物种丰富度在围栏内、外沿海拔梯度的变化规律。

海拔梯度上，我们通过在不同海拔设置围栏内外调查样方，测定群落地上和地下生物量及物种丰富度，结合各海拔实测的气象和土壤因子，分析生物因子（放牧和物种丰富度）和非生物因子（气象及土壤因子）对群落生物量海拔梯度格局的相对影响，阐明生态系统水平上生产力沿海拔梯度的变化规律及其限制因子。

2) 在物种叶片水平上，与光合生产有关的叶性状沿海拔梯度的变化规律及其对 NPP 的指示作用

我们选取群落优势物种（高山嵩草 *K. pygmaea*）和两种常见伴生种（钉柱委陵菜 *P. saundersiana* 和藏西风毛菊 *S. stoliczkaei*），通过样线法采样及实验室样品分析测定，对其比叶面积、叶氮含量、叶  $\delta^{13}\text{C}$  值及叶水势等与植物光合生产和水分利用效率密切相关的叶性状沿海拔梯度的变化规律进行系统研究。通过上述叶性状与实测气象及土壤因子的相关性分析，揭示高山极端环境下物种

水平上光合生产的限制因子。

### 1.3.3 技术路线

本研究所采用的技术路线详见图 1.1。

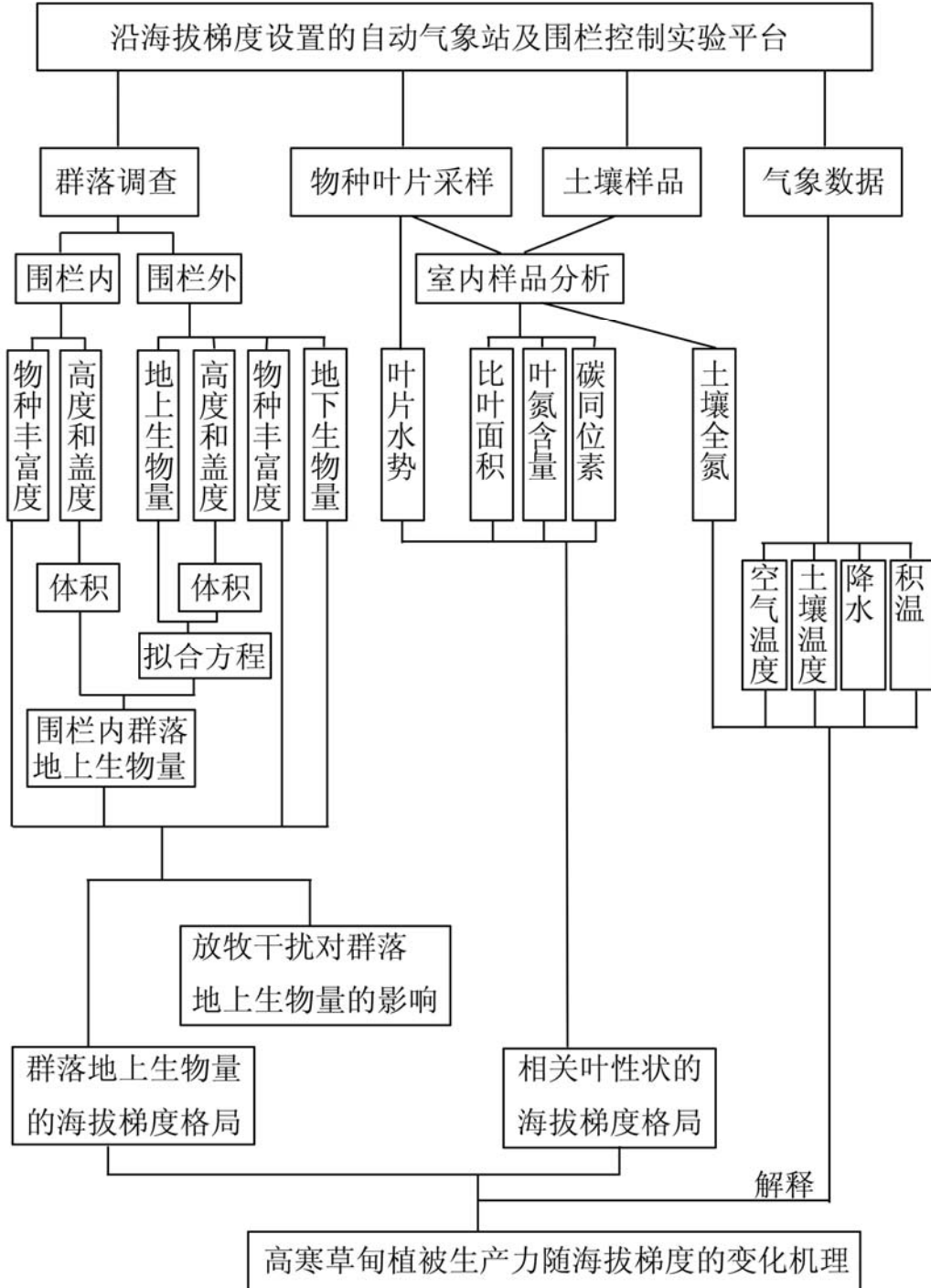


图1.1 研究框架示意图

Fig. 1.1 Research scheme of this study

## 第二章 研究地点与研究方法

### 2.1 研究地点概况

#### 2.1.1 地理位置

念青唐古拉山脉位于青藏高原中部，西接冈底斯山脉，向东绵延 600 余公里，与横断山脉伯舒拉岭相接；其西部是青藏高原内外流水系的分水岭，中部略向北凸出，东部为怒江与雅鲁藏布江的分水岭。

本研究地点位于西藏当雄县草原站北侧山峰的南坡，经纬度坐标为  $30^{\circ}30' - 30^{\circ}32'N$ ,  $91^{\circ}03'E$ 。该山峰峰顶约为 5600 m，草线位置大致在 5210 m，从山脚当雄县草原站（4300 m）到峰顶的海拔跨度为 1300 m。

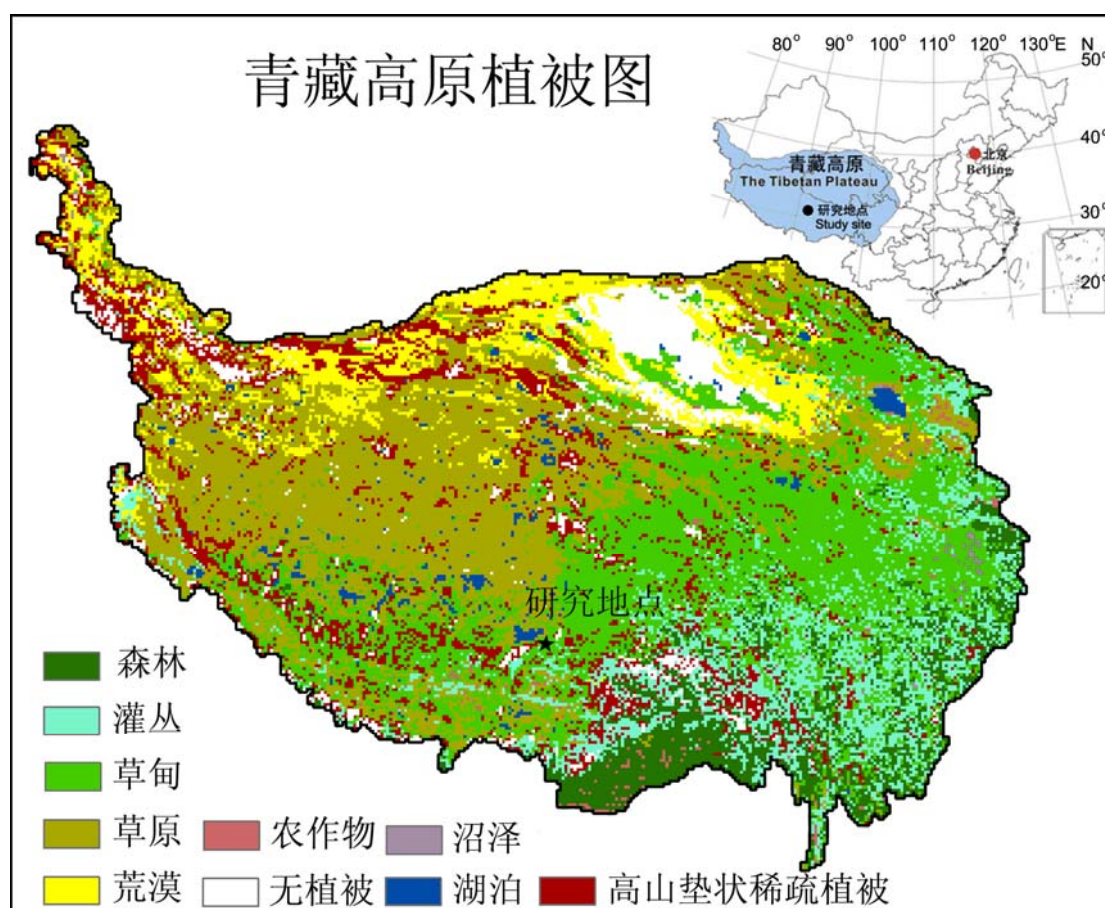


图2.1 研究地点在青藏高原1:100万植被图上的位置<sup>①</sup>。

Fig. 2.1 Location of the study site on the vegetation map of the Tibetan Plateau

<sup>①</sup>数据来自于中国科学院植被图编辑委员会（2001），科学出版社，地球系统科学数据共享网，<http://www.geodata.cn>。

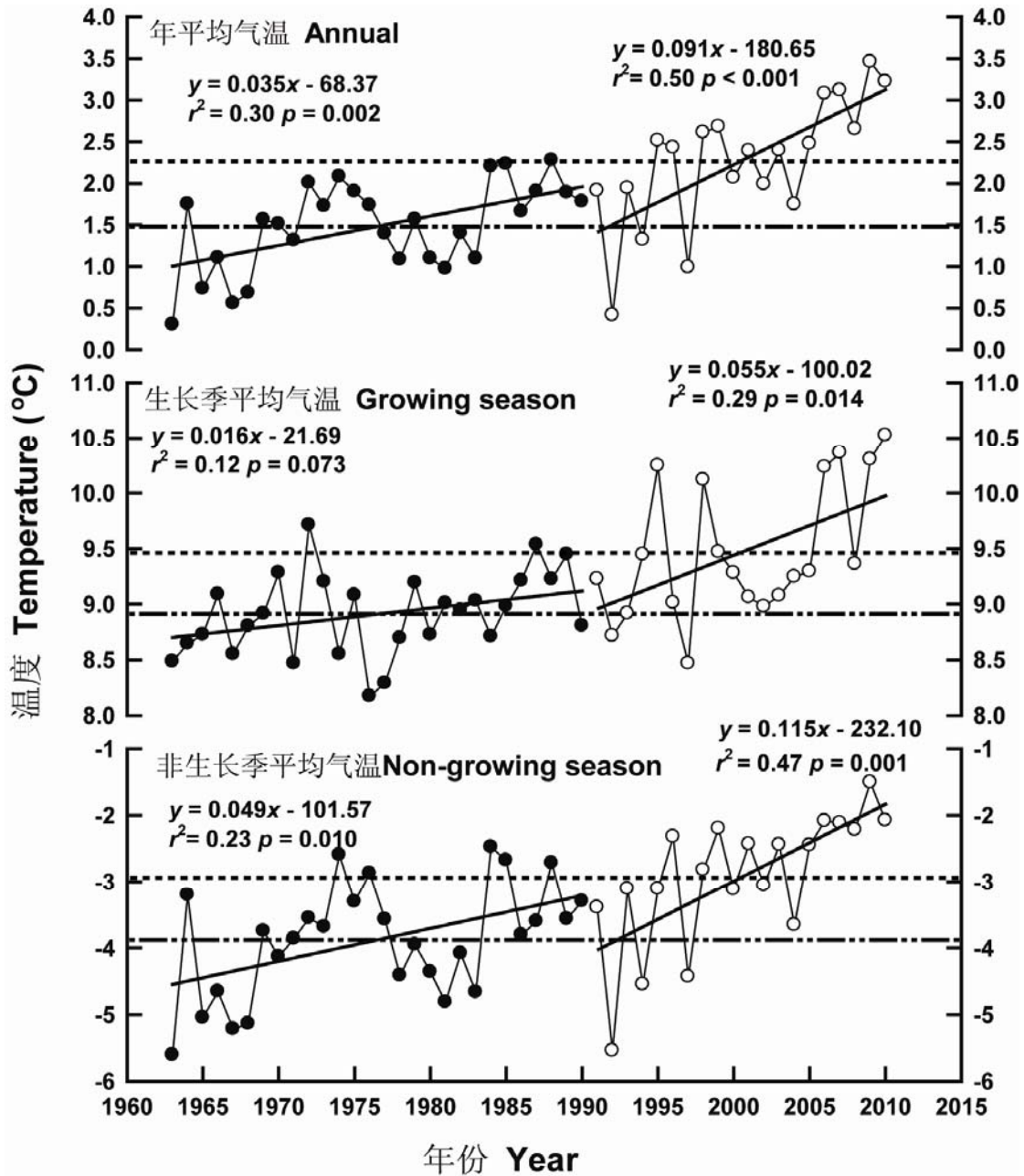
### 2.1.2 气候特征

本研究所在地区属于高原亚寒带季风半干旱气候（中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1984）。据当雄县气象站（距本研究地点约 4 km, 海拔 4288 m）记载, 该地区多年（1963-2010）平均气温 1.8℃, 最冷月为 1 月, 平均气温 -9.1℃, 最热月为 7 月, 平均气温 11.0℃。同期多年平均降水量 479 mm, 其中 90%集中在 5-9 月, 雨热同期, 干湿季明显。

近 40 余年（1963-2010）以来, 该地区温度升高明显, 而降水量年际差异较大, 变化规律不一致。1963-1990 年, 年均温、生长季均温和非生长季均温分别以 0.35℃/10a、0.16℃/10a 和 0.49℃/10a 的速率升高; 而 1991-2010 年间, 年均温、生长季均温和非生长季均温分别以 0.91℃/10a、0.55℃/10a 和 1.15℃/10a 的速率升高（图 2.2）。降水量在两个阶段的变化规律有所不同, 1963-1990 年, 全年降水和生长季降水均表现为降低的趋势, 非生长季降水略有升高; 而 1991-2010 年间, 全年降水、生长季降水和非生长季降水均表现为升高的趋势, 但降水随年际的变化趋势均不显著（图 2.3）。

### 2.1.3 植被与土壤状况

本研究地点位于念青唐古拉山脉南坡, 处于由寒冷半湿润高寒草甸草地向寒冷半干旱高寒草原草地类型的过渡地带（见图 2.1）（中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1988, 1992）。在本研究所处的山坡, 较高海拔地区（4600 m – 5200 m）广泛发育着以高山嵩草（*Kobresia pygmaea*）为建群种的高山草甸类型。群落总盖度可达 50% - 90%, 高度一般在 3 cm 以下。常见的伴生种有矮生嵩草（*K. humilis*）、粗壮嵩草（*K. robusta*）、黑褐穗薹草（*Carex atrofusca* subsp. *minor*）、早熟禾（*Poa* spp.）、垫状点地梅（*Androsace tapete*）、垫状蚤缀（*Arenaria pulvinata*）、钉柱委陵菜（*Potentilla saundersiana*）、美丽马先蒿（*Pedicularis bella*）、高山唐松草（*Thalictrum alpinum*）、珠芽蓼（*Polygonum viviparum*）、圆穗蓼（*Polygonum macrophyllum*）、独一味（*Lamiophlomis rotata*）、肉果草（*Lancea tibetica*）以及多种风毛菊属（*Saussurea* spp.）、龙胆属（*Gentiana* spp.）和虎耳草属（*Saxifraga* spp.）等植物。而在较低海拔地区（4300 m – 4600 m）为草原化草甸, 群落总盖度在 15% - 30%之间, 高度一般不超过 10 cm。群落优势物种为丝颖针茅（*Stipa capillacea*）和紫花针茅（*Stipa purpurea*），常见伴生种有矮



- 1963 - 1990    - - - - - 1963 - 1990 年间多年平均值
- 1991 - 2010    - - - - - 1991 - 2010 年间多年平均值

图2.2 当雄地区近40余年（1963-2010）的年平均气温、生长季（5-9月）平均气温和非生长季平均气温的变化趋势（虚线表示多年平均气温）<sup>②</sup>

Fig. 2.2 Variation in annual, growing season (May - September) and non-growing season means of air temperature from 1963 to 2010 in Damxung County (dash lines denote multi-annual means air temperature)

<sup>②</sup> 数据来自于中国气象科学数据共享服务网, <http://cdc.cma.gov.cn>。

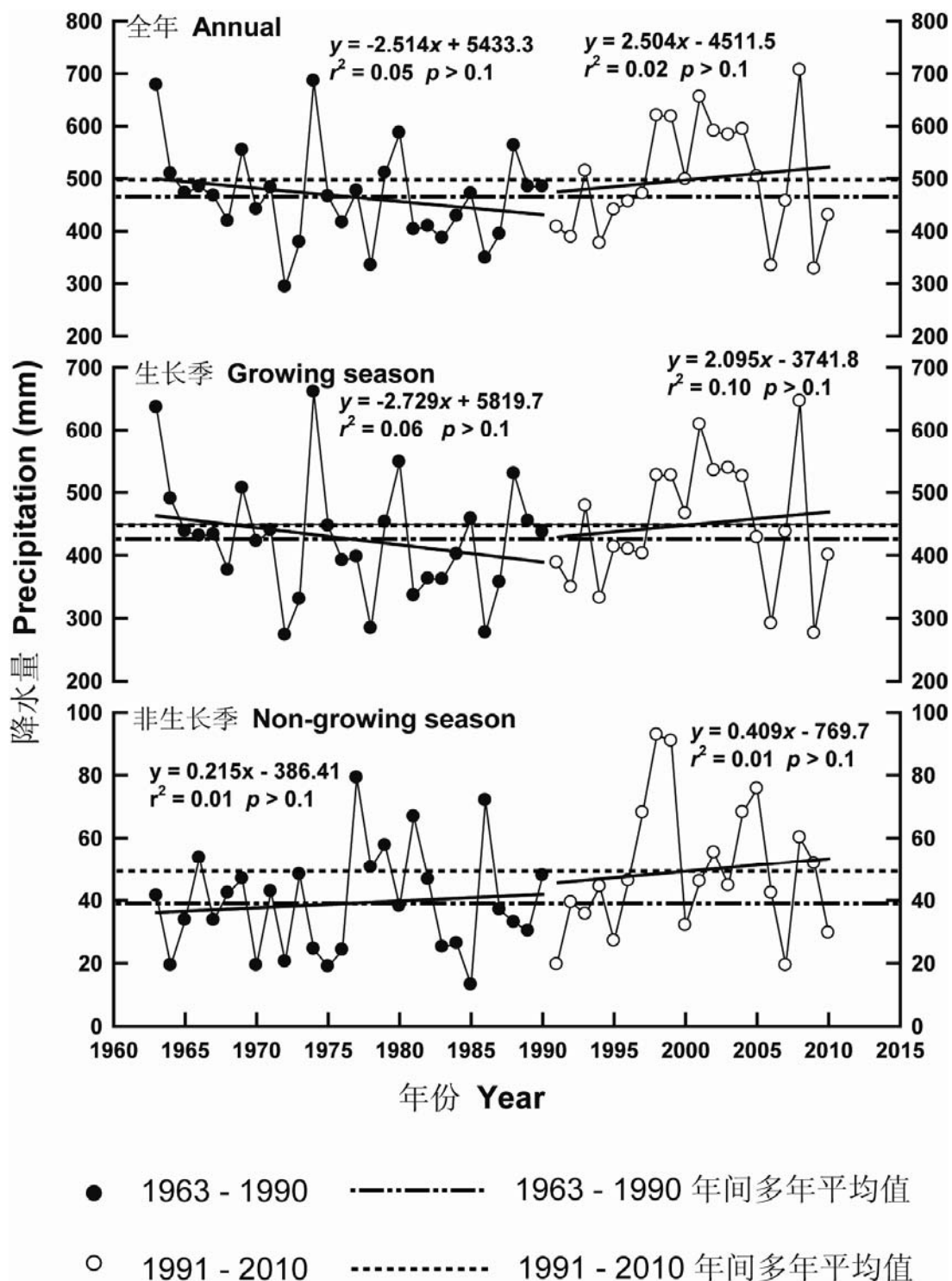


图2.3 当雄地区近40余年（1963-2010）的年降水量、生长季（5-9月）降水量和非生长季降水量的变化趋势（虚线表示多年平均降水量）<sup>⑤</sup>

Fig. 2.3 Variation in annual, growing season (May - September) and non-growing season precipitation from 1963 to 2010 in Damxung County (dash lines denote multi-annual means of precipitation)

<sup>⑤</sup>数据来自于中国气象科学数据共享服务网, <http://cdc.cma.gov.cn>.

生嵩草 (*K. humilis*)、黑褐穗薹草 (*Carex atrofusca* subsp. *minor*)、早熟禾 (*Poa* spp.)、钉柱委陵菜 (*Potentilla saundersiana*)、黄芪 (*Astragalus* spp.)、弱小火绒草 (*Leontopodium pusillum*)、四川香青 (*Anaphalis szechuanensis*)、狼毒 (*Stellera chamaejasme*)、藏沙蒿 (*Artemisia wellbyi*) 等植物。不同海拔的群落植被概况见图 2.4。就放牧状况来看, 该地区是附近一个居民点 (位于 4500m, 距离本研究样带约 3km) 牧民的夏季牧场, 食草动物主要是牧民放养的牦牛和羊, 放牧的海拔范围一般在 5100m 以下。

该地较高海拔地区土壤为草毡土 (高山草甸土), 呈黑褐色, 土壤含水量较高, 植物根系主要分布于表层 20 cm 土层范围内, 结构紧实, 土壤砾石含量较高, 土壤反应呈酸性至中性; 较低海拔地区为淡草毡土 (草原化草甸土), 土壤松散, 砾石含量较高, 土壤反应呈中性到微碱性 (中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1985)。

## 2.2 研究方法

### 2.2.1 样地布设

本研究沿着海拔跨度 820 米 (4390 m – 5210 m) 的植被样带, 于 2006 年 5 月建立了 7 个 20 m × 2 m (水平边长 × 坡面边长) 的围栏样地, 每个样地的旁边架设有对应的 Onset HOBO 小型自动气象站 (于 2005 年 8 月架设, 5330 m 气象站无围栏)。样地的海拔高度分别为 4390 m, 4500 m, 4640 m, 4800 m, 4950 m, 5110 m 和 5210 m (图 2.4)。

2009 年 7 月, 我们在每个海拔的围栏内, 通过机械布点法设置了 3 个 1 m × 1 m 的样方。样方设置方法如下: 为了排除围栏边缘造成的干扰效应, 我们将围栏内的第一个样方设置在围栏一端距离围栏边缘 1.5 m 的地方, 然后沿水平方向每隔 7 m 设置第二个和第三个样方, 称为围栏内样方 (图 2.5)。相应地, 在围栏外边上方坡面 5 m 处设置三个围栏外样方 (图 2.5)。

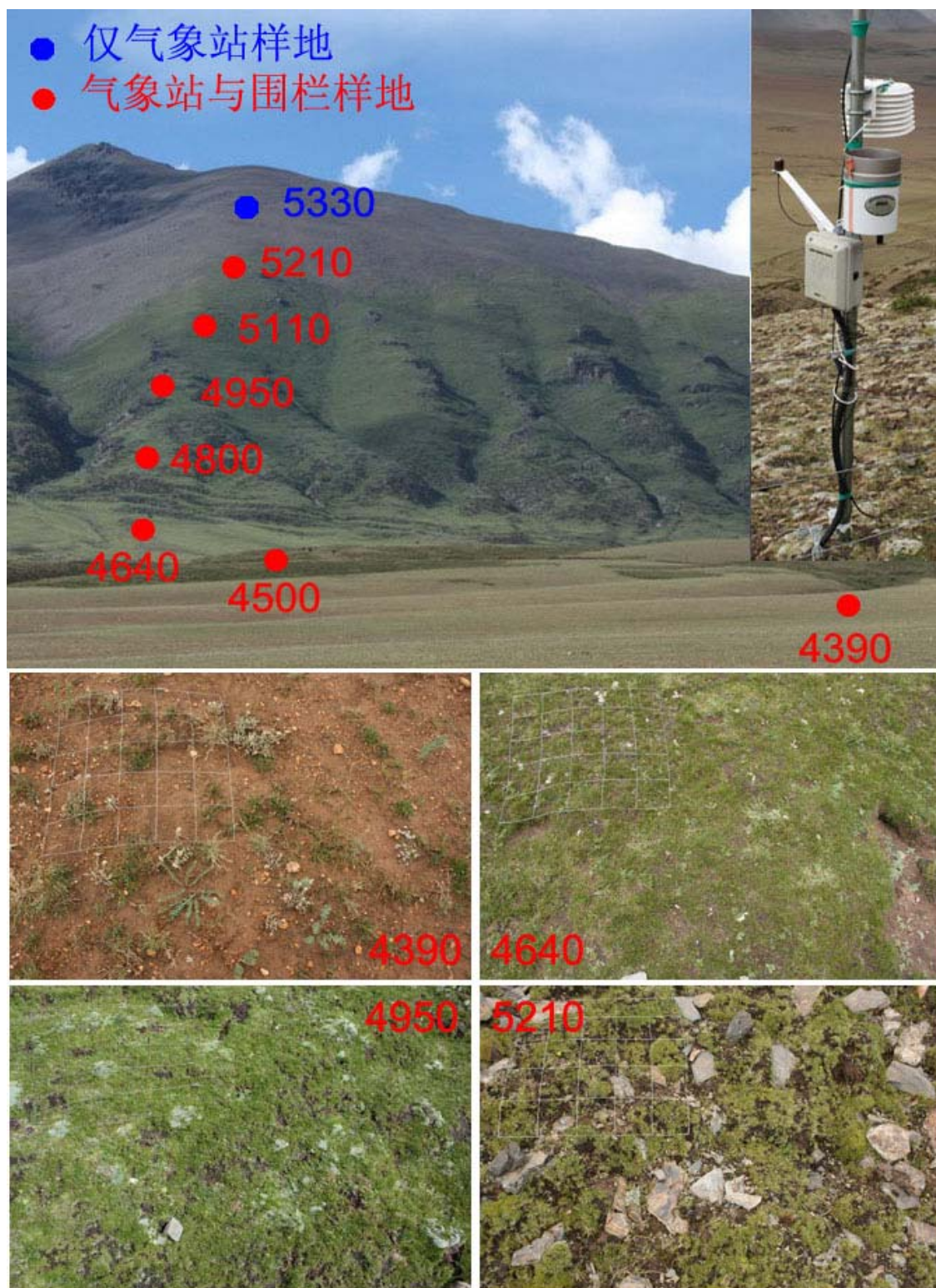


图2.4 围栏和气象站样地分布和部分海拔群落植被状况。上图右上角为Onset HOBO小型自动气象站。

Fig. 2.4 Distribution of the fences and Onset HOBO weather stations along the altitudinal gradient.



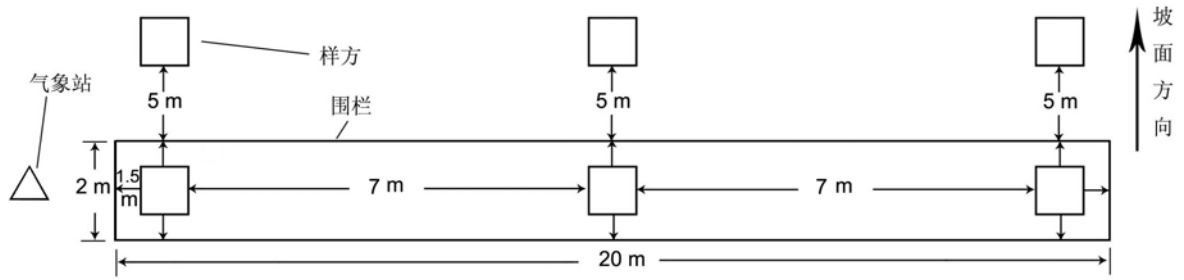


图2.5 样方设置示意图

Fig. 2.5 Sketch map of plots arrangement at each site

### 2.2.2 气象数据的获取和使用

在每一围栏的西侧（4800 m 在东侧）及草线以上 5330 m 处，设置有 HOBO 小型自动气象站（图 2.4）。气象站于 2005 年 8 月架设，可获取空气温度（距地面 1.5 m）、土壤温度（地表以下 5 cm、20 cm 和 50cm）、空气相对湿度和降水等指标。每一项测量指标 30 min 输出一次平均值，数据记录和存储由 loggernet 软件自动完成。

根据沿海拔梯度的自动气象站记录，我们分析了 2009 年各海拔日平均气温和土壤温度及日降水量的全年变化趋势（图 2.6）。由图 2.6 可以看出，在整个海拔梯度上，降水主要发生在 6-8 月之间。吕新苗等（2009）对临近的纳木错地区（4730m）物候观测结果表明，植物生长季时间一般在 5 月至 9 月之间。在本研究山坡基带（4390m）和中段（4800m）地区，日平均气温在 4 月末 5 月初至 9 月末 10 月初可以较稳定地位于 5℃ 以上（图 2.6），这也与本地植物返青和枯死时间基本较为一致（未发表数据）。因此，我们将日平均气温连续 5 天超过 5℃ 时定义为生长季开始日期，而连续 5 天低于 5℃ 时为结束日期，并将 5 月至 9 月定义为生长季，以计算生长季气象指标。本研究通过原始气象数据，计算了生长季平均气温、5 月平均气温、7 月平均气温、生长季平均土壤温度、5 月平均土壤温度、7 月平均土壤温度、日均气温大于 5℃ 的积温、生长季降水量、5 月降水量和 7 月降水量以及生长季平均空气相对湿度等指标。本研究所使用的上述气象指标均为有测定数据年份的多年平均值，其中温度和空气湿度指标为 2006–2009 年，而降水量为 2007–2009 年数据。

随海拔升高，气温和土壤温度以及积温线性降低（图 2.7a），而降水先升高后降低，最大值出现在 5110m 左右（图 2.7b），从而使表征水热组合的生长季

降水与积温的比值呈升高趋势，说明海拔梯度上的环境条件由水分缺乏向热量缺乏转变（图 2.7c）。生长季时间随海拔升高而缩短（图 2.7d）。

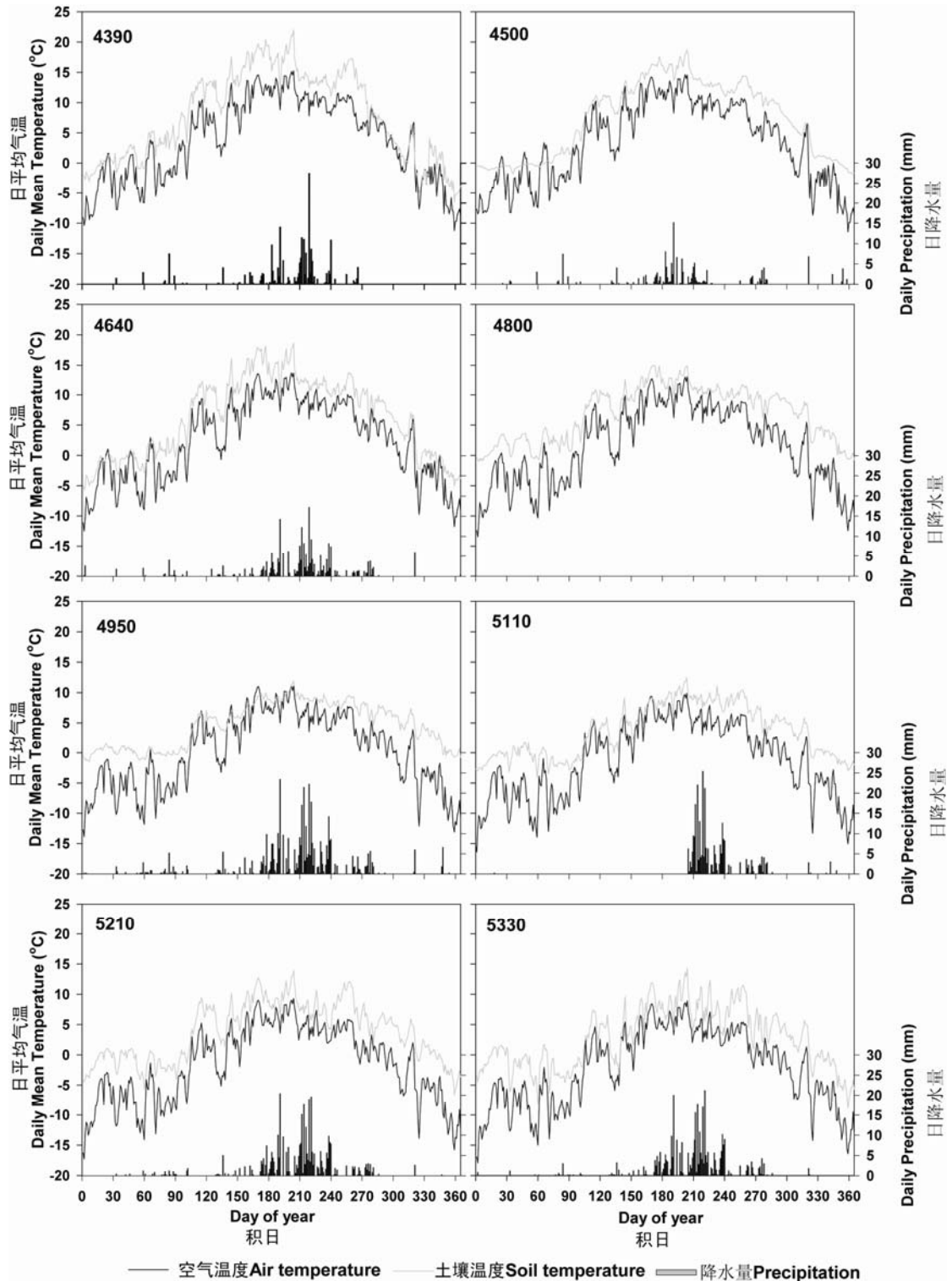


图2.6 各海拔梯度2009年日平均气温和土壤温度及日降水量的变化曲线。海拔4800m无降水数据。

Fig. 2.6 The annual course of daily mean air and soil temperatures and daily precipitation across the altitudinal gradient from 4390 to 5330. There are no precipitation records at 4800m.

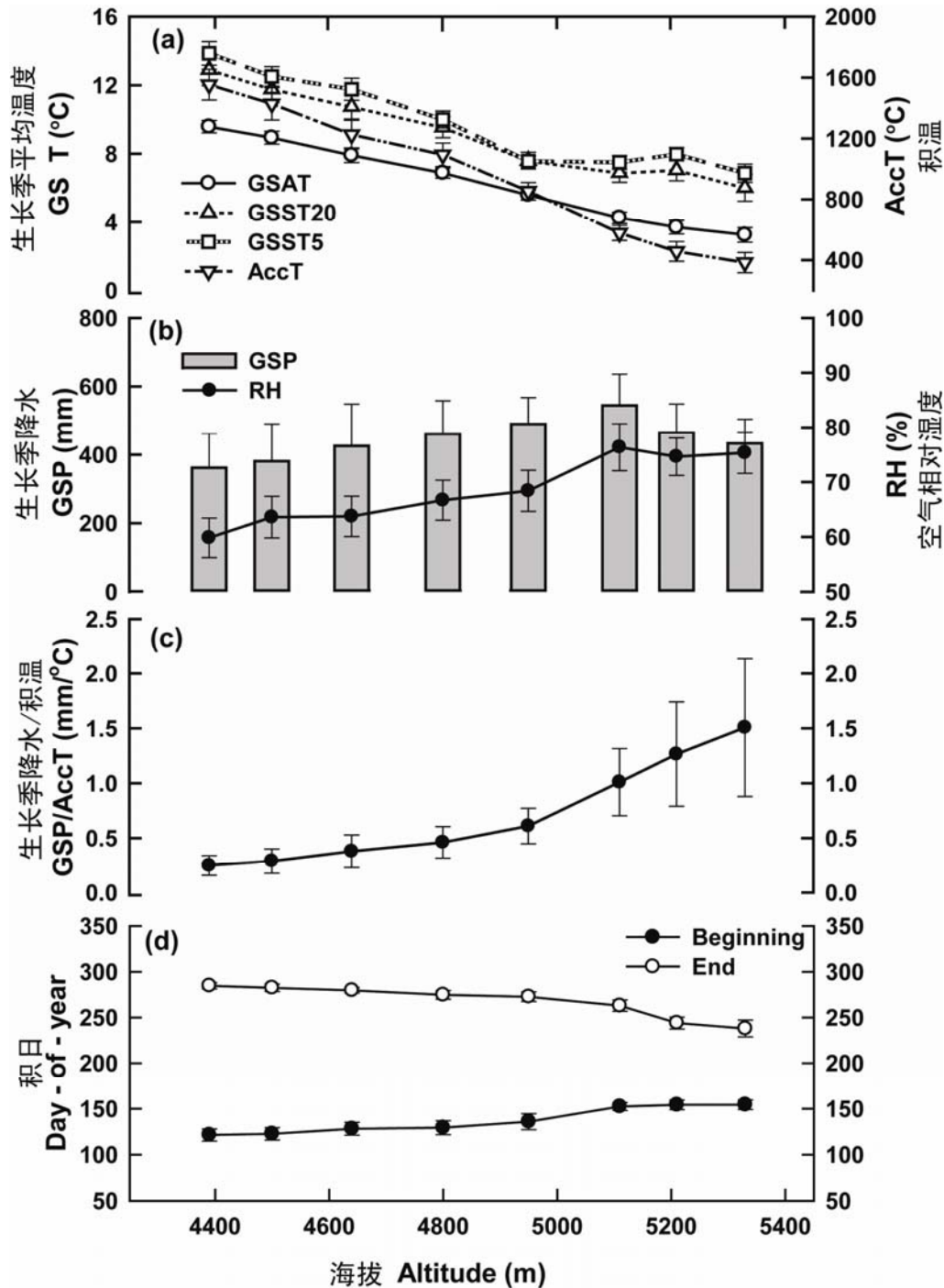


图2.7 (a) 生长季空气平均温度 (GSAT)、生长季平均5 cm和20 cm土壤温度 (GSST5和GSST20)、日均气温高于5°C的积温 (AccT), (b) 生长季降水 (GSP) 和生长季空气相对湿度 (RH), (c) 生长季降水与积温的比值以及 (d) 生长季开始 (Beginning) 和结束 (End) 日期的海拔梯度格局。误差线为多年平均值的标准误。

Fig. 2.7 Altitudinal variation in (a) growing season mean air temperature (GSAT), growing season mean soil temperature at 5 cm and 20 cm depth (GSST5 and GSST20), accumulated temperature during daily mean air temperature  $\geq 5^{\circ}\text{C}$  (AccT), (b) growing season precipitation (GSP), growing season mean relative humidity (RH), (c) the ratio of GSP and AccT (GSP/AccT) and (d) the date of beginning and end of growing season. Bar lines indicate standard error of the mean.

### 2.2.3 样方调查和生物量收集

首先,我们将  $1\text{ m} \times 1\text{ m}$  的样方分割成 4 个  $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$  的小样方,然后,进一步划分成  $0.1\text{ m} \times 0.1\text{ m}$  的小格子。

群落调查以小格子为单位进行。记录每一小格子内出现的物种名称、高度和盖度。调查时,若某物种在小格子内出现多株(丛),则分别记录每一株(丛)的高度和盖度。高度为植株的绝对高度(cm),盖度为在小格子面积( $0.01\text{ m}^2$ )基础上的百分比盖度(%)。

地上生物量收集采用收获法。由于围栏内样地不能受到破坏,因此样方地上生物量的收集只在围栏外样方进行。我们选取围栏外  $1\text{ m} \times 1\text{ m}$  样方左上角的  $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$  的小样方,对每一物种进行分别收集。收集时用剪刀贴地表剪取植物地上部分(不包括枯枝和凋落物),作为植物地上生物量。同时,我们对地下生物量进行了钻取。地下生物量收集时不区分物种,使用直径  $3.5\text{ cm}$  的土钻进行钻取。我们在  $1\text{ m} \times 1\text{ m}$  样方的四角和中心点位置钻取 5 钻,钻取深度为  $30\text{ cm}$ ,每一土柱均分为 3 层( $0\text{-}10\text{ cm}$ ,  $10\text{-}20\text{ cm}$ ,  $20\text{-}30\text{ cm}$ ),分层分别混合后作为该样方地下生物量样品。

样方调查和生物量收集工作在 2009 年 8 月中旬完成。2010 年 8 月中旬,我们重复进行了样方调查和地下生物量的钻取工作,但没有收集地上生物量。

### 2.2.4 生物体积与地上生物量关系方程的建立

由于围栏内样方的地上生物量没有进行收集,我们应用围栏外样方调查所得到的物种高度、盖度和地上生物量数据建立生物体积与地上生物量的关系方程,对围栏内地上生物量进行估算。这一估算方法在前人的研究中得到了很好的应用(Catchpole & Wheeler, 1992; Retzer *et al.*, 2006)。估算是每一物种分别进行的,但对于出现次数少于 3 个样方数的物种,我们进行合并处理。具体估算方法如下:

首先,我们定义物种的高度(Height, cm)  $\times$  盖度(Coverage, %) 为生物体积(Volume)(Kikvidze *et al.*, 2005)。由于调查时记录的盖度为每一小格子(面积为  $0.01\text{ m}^2$ )基础上的百分比盖度(记为  $C_1$ ),因此我们需要将  $C_1$  换算为  $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$  样方基础上的百分比盖度(记为  $C_2$ , 即  $C_1/25$ )。那么

$$V = H \times C_2 \quad (\text{方程 2.1})$$

其中,  $V$  为生物体积,  $H$  为物种高度,  $C_2$  为  $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$  样方基础上的百分比盖度。

然后有

$$TV_i = \sum GV_{ij} \quad (\text{方程 2.2})$$

其中,  $i$  为所关注的物种,  $j$  为该物种所出现的小格子,  $GV_{ij}$  为物种  $i$  在小格子  $j$  中的体积, 那么  $TV_i$  则为物种  $i$  在该  $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$  样方内的总体积。

对应地, 根据围栏外样方收集得到的地上生物量数据, 得到

$$AGB_i = a + bTV_i \quad (\text{方程 2.3})$$

其中,  $i$  为所关注的物种,  $TV_i$  为物种  $i$  在某一  $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$  样方内的总体积,  $AGB_i$  为对应样方该物种的地上生物量,  $a$  和  $b$  为常数。

我们将围栏外小样方 (剪取地上生物量的  $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$  小样方) 收集到的地上生物量数据和物种体积数据代入方程 2.3, 可以确定常数项  $a$  和  $b$ 。各物种对应的方程见表 2.1。

利用方程 2.3 和物种体积数据, 我们可以估算其它任一  $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$  小样方的地上生物量。因此, 2009 年围栏外  $1\text{ m} \times 1\text{ m}$  样方的总地上生物量为 1 个  $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$  实测小样方和 3 个  $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$  估算小样方的地上生物量之和, 围栏内  $1\text{ m} \times 1\text{ m}$  样方的总地上生物量为 4 个  $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$  估算小样方地上生物量之和; 2010 年围栏内和围栏外  $1\text{ m} \times 1\text{ m}$  样方的总地上生物量均为 4 个  $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$  估算小样方的地上生物量之和。下文所使用的地上生物量数据为  $1\text{ m} \times 1\text{ m}$  样方的总地上生物量值。由于该地物种地上部分均为一年生, 并且群落调查时间在地上生物量最大时期, 我们将围栏内地上生物量视为净初级生产力 (Net primary productivity, NPP)。

### 2.2.5 功能群的划分

根据物种的形态及其在群落中的功能特性, 我们将全部物种划分为 5 个功能群: 莎草类 (包括莎草科全部物种)、禾草类 (包括禾本科全部物种)、豆科植物、垫状植物 (包括垫状点地梅 *A. tapete* 和藓状雪灵芝 *A. bryophylla*) 和杂草类 (包括除去上述 4 类之外的所有其它物种)。

表2.1 物种体积与地上生物量的回归方程。y为地上生物量，x为对应的生物体积。

Table 1 Regression models between species volumes and aboveground biomass. y represents aboveground biomass and x represents species volumes.

功能群 / 物种 Functional groups / Species	方程 Model	$r^2$	$p$	N	生物量范围 (g) Data range
<b>莎草类 Sedges</b>					
矮生嵩草 <i>K. humilis</i> 和黑褐穗 藁草 <i>C. atrofusca</i> subsp. <i>minor</i>	$y = 13.638x - 0.0101$	0.78	<0.001	20	0.11 – 6.75
粗壮嵩草 <i>K. robusta</i>	$y = 24.038x + 0.1261$	0.91	<0.001	7	0.09 – 1.27
高山嵩草 <i>K. pygmaea</i>	$y = 50.505x + 1.7061$	0.90	<0.001	20	0.01 – 66.27
<b>禾草类 Grasses</b>					
早熟禾 <i>Poa</i> sp.和针茅 <i>Stipa</i> spp.	$y = 13.41x + 0.1876$	0.79	<0.001	22	0.06 – 5.20
<b>豆科植物 Legumes</b>					
棘豆属 <i>Oxytropis</i> spp.和 黄芪属 <i>Astragalus</i> spp.	$y = 13.842x + 0.4228$	0.83	<0.001	15	0.04 – 4.69
<b>垫状植物 Cushions</b>					
垫状点地梅 <i>A. tapete</i> 和 藓状雪灵芝 <i>A. bryophylla</i>	$y = 371.69x + 0.3195$	0.97	<0.001	14	0.33 – 17.89
<b>杂草类 Herbs</b>					
报春花属 <i>Primula</i> sp.	$y = 53.282x - 0.0052$	0.68	0.012	8	0.16 – 1.59
垫状棱子芹 <i>P. hedinii</i>	$y = 8.0213x + 0.1723$	0.86	0.002	7	0.03 – 1.35
钉柱委陵菜 <i>P. saundersiana</i>	$y = 25.321x + 0.3375$	0.80	<0.001	20	0.03 – 6.71
风毛菊 <i>Saussurea</i> spp.	$y = 14.359x - 0.01$	0.94	<0.001	8	0.18 – 1.29
高山唐松草 <i>T. alpinum</i>	$y = 30.413x - 0.0888$	0.89	<0.001	9	0.14 – 4.99
龙胆 <i>Gentiana</i> sp.	$y = 89.301x + 0.0031$	0.98	<0.001	8	0.02 – 0.40
美丽马先蒿 <i>P. bella</i>	$y = 11.695x + 0.0085$	0.93	<0.001	7	0.03 – 0.57
肉果草 <i>L. tibetica</i>	$y = 29.561x + 0.06$	0.90	<0.001	8	0.02 – 1.15
四川香青 <i>A. szechuanensis</i>	$y = 46.039x + 0.1775$	0.83	0.012	6	0.38 – 7.57
藏沙蒿 <i>A. wellbyi</i>	$y = 21.382x + 0.1386$	0.92	<0.001	8	0.04 – 4.22
其它 others	$y = 28.341x + 0.1011$	0.65	<0.001	47	0.01 – 6.65



图2.8 进行叶采集测定的3个物种。(a) 高山嵩草, (b) 钉柱委陵菜和 (c) 藏西风毛菊。

Fig 2.8 Three species which leaves were collected and measured. (a) *Kobresia pygmaea*, (b) *Potentilla saundersiana*, and (c) *Saussurea stoliczkai*

### 2.2.6 植物叶样品的采集

为了进一步研究与植物光合生产有关的叶性状沿海拔梯度的变化规律, 我们选择一个群落优势物种—高山嵩草 *K. pygmaea* 和两个常见伴生物种—钉柱委陵菜 *P. saundersiana* 和藏西风毛菊 *S. stoliczkai* (图 2.8) 进行叶样品的采集。采集方法为样线法, 即从草原站附近 (4330 m) 开始, 沿山脊线样带每隔 30 - 50 m 进行一次采样, 采集点的最高海拔为 5380 m。

### 2.2.7 土壤样品的采集

土壤样品包括两部分：与群落调查样方对应的样品（群落土样）和与叶采集点对应的样品（样线土样）。对于群落土样，我们在每一个  $1 \times 1 \text{ m}$  的样方四角和中央各用直径为  $3.5 \text{ cm}$  的土钻钻取一次，样品分 3 层（地表以下  $0 - 10 \text{ cm}$ 、 $10 - 20 \text{ cm}$  和  $20 - 30 \text{ cm}$ ），将 5 次钻取的相同深度的样品混合作为该样方的土壤样品。对于样线土样，我们在叶采集点范围内用同样的土钻随机钻取 2 次，混合后作为该采集点的土壤样品。

### 2.2.8 物种叶水势的测定

利用美国 WESCOR 公司生产的 PSYPRO 植物水势测定系统和 C-52 探头（图 2.9），我们于 2011 年对高山嵩草 *K. pygmaea* 进行了离体叶水势的测定。测定时间选在生长季早期，6 月 27 日至 7 月 2 日之间。测定时选择晴朗的天气，测定时间一般在北京时间  $10:00 - 10:30$  之间（当地时间约为  $8:00 - 8:30$  之间）。测定地点选在每个海拔的气象站附近。测定时，利用叶打孔器对成熟叶进行取样，然后迅速放入 C-52 探头的样品室内，平衡 10min 后进行测定读数，每个物种重复三次，取平均值作为该时段的水势值。由于高山嵩草的叶较小且为针状，每个叶只能进行一次取样，所以每次取样都为邻近的不同叶。



图2.9 WESCOR PSYPRO植物水势测定系统和C-52探头。

Fig. 2.9 PSYPRO Water Potential System and C-52 sensor (WESCOR, INC)

### 2.2.9 样品的室内分析测定

限于野外实验条件的不足，钻取的地下生物量部分首先洗去粘附的泥土，与采集的地上生物量和叶样品一起晒干后带回实验室， $75^\circ\text{C}$ 烘干 48h，以备生



物量称重和实验室分析。

**生物量称重** 一烘干后的地下和地上生物量样品在精度为 0.01g 的电子天平上称取干重。

**比叶面积测定** 一高山嵩草 *K. pygmaea* 叶近似针状, 选取其新鲜叶, 利用扫描仪扫描, 用软件计算出叶面积; 钉柱委陵菜 *P. saundersiana* 和藏西风毛菊 *S. stoliczkai* 为阔叶物种, 分别选取其新鲜叶 20-30 片, 准确描于均质的硫酸纸上, 通过换算得出其叶面积。测定叶面积的样品在精度为 0.0001g 的电子天平上称重, 计算其比叶面积。比叶面积为叶面积与叶干重之比 ( $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ )。

**叶及土壤全氮含量测定** 一 凯氏定氮法。

**叶  $\delta^{13}\text{C}$  测定** 一 稳定同位素比质谱仪 (Delta V + Flash EA)。

叶及土壤全氮和有机质含量测定在北京林业大学公共分析测试中心完成; 叶  $\delta^{13}\text{C}$  分析在中国科学院青藏高原研究所拉萨部实验室完成。

#### 2.2.10 数据分析

数据分析方法详见各章节。

数据分析均使用 SPSS 13.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA) 进行, 作图软件使用 Sigmaplot 10.0 (Systat Software Inc.)。



### 第三章 群落生物量的海拔梯度格局及其环境影响机理

通常认为高海拔地区的植被对气候变化（包括温度、降水及其组合）的响应更为敏感（Grabherr *et al.*, 1994; Walther *et al.*, 2002; Cannone *et al.*, 2007）。然而，与温度的一致升高趋势不同，降水的变化趋势在不同地区和不同时期有所不同（Bradley *et al.*, 1987; 林振耀和赵昕弈, 1996; 吴绍洪等, 2005; Crimmins *et al.*, 2011），从而导致不同地区产生不同的温度和水分组合。因此，理解海拔梯度上温度和水分组合如何影响植物生产力有助于我们预测当地生态系统功能对未来气候变化的响应模式（Körner, 2007; Malhi *et al.*, 2010）。

全球或区域尺度上，植被生产力与温度和水分及其组合表现为显著的正相关关系（Rosenzweig, 1968; Leith, 1975; Field *et al.*, 1998; Knapp & Smith, 2001; Luo *et al.*, 2002, 2004a; Luysaert *et al.*, 2007）。在草地生态系统中，降水往往作为限制因子控制着植被生产力的水平梯度（包括经度梯度和纬度梯度）格局（Sala *et al.*, 1988; Burke *et al.*, 1997; Lane *et al.*, 1998; Ni, 2004; Yang *et al.*, 2009; Ma *et al.*, 2010）。然而，植被生产力在垂直（海拔）梯度上的变化格局及其与环境因子之间的关系是否与其在水平梯度上的格局一致还存在很大的不确定性。随着海拔升高，气温降低而降水增加。这一变化趋势导致水热因子随海拔梯度的组合与其在季风气候区沿纬度和经度的组合有所不同（Körner, 2007; Malhi *et al.*, 2010）。前人的研究表明，随着海拔升高，草地生产力表现为升高（Whittaker & Niering, 1975）、降低（Pérez & Frangi, 2000; Hitz *et al.*, 2001; 王长庭等, 2004; Wang *et al.*, 2007）和没有显著变化（Boutton *et al.*, 1980）等规律。除去海拔变化造成的气候因子改变之外，放牧和物种丰富度的变化也会影响草地生产力的海拔梯度格局（Watkinson & Ormerod, 2001; Altesor *et al.*, 2005; 王长庭等, 2007; Ma *et al.*, 2010）。

根据限制因子作用律，植被生物量或生产力在最优环境因子组合时达到最大（Odum, 1971; 罗天祥和赵士洞, 1997）。局地环境偏离植物生长所需的最优环境因子组合越远，植被生物量或生产力越低（Odum, 1971; 罗天祥和赵士洞, 1997）。因此，在干旱半干旱地区，沿海拔梯度变化的高寒草地植被的生物量和生产力在不同海拔高度可能受到不同环境因子的限制。我们假设，在温度较高

而降水量少的较低海拔地区，降水限制了其生产力；而在降水量相对丰富而温度较低的较高海拔地区，低温限制了植物的生产力，从而导致中间海拔最优的水热组合产生了植被生产力沿海拔梯度变化的单峰状格局。

本章中，我们重点分析群落生物量的海拔梯度格局及环境因子、放牧干扰和物种丰富度对群落生物量的相对影响。

### 3.1 群落生物量的海拔梯度格局

#### 3.1.1. 群落高度、盖度和物种丰富度的海拔梯度格局

随着海拔升高，群落总盖度（各物种的盖度之和）升高，在 4950m – 5110m 之间达到最大，而在草线处（5210m）明显降低；群落平均高度表现为降低的趋势（表 3.1）。群落物种丰富度随海拔升高而升高，在 4800m – 5110m 之间的海拔高度达到最大，海拔继续升高时物种丰富度则降低（表 3.1）。

**表3.1** 群落平均高度、群落各物种总盖度和物种丰富度的海拔梯度格局。

**Table 3.1** Altitudinal variations in community mean plants height, sum of plants coverage and species richness.

样点 Sites	群落高度 Height (cm)	群落盖度 Coverage (%)	物种丰富度 Species richness
<b>围栏内</b>			
4390m	3.25±0.27	16.85±2.80	12±1
4500m	3.04±0.20	24.01±2.22	16±1
4640m	2.95±0.24	43.00±5.45	19±0
4800m	2.59±0.13	63.32±3.70	19±1
4950m	2.86±0.09	88.92±4.70	18±1
5110m	2.24±0.09	92.86±3.16	19±1
5210m	2.76±0.35	32.82±6.32	11±1
<b>围栏外</b>			
4390m	3.39±0.20	16.23±2.40	14±1
4500m	2.59±0.09	22.85±3.38	16±1
4640m	2.45±0.17	42.97±5.49	16±1
4800m	2.10±0.04	63.98±2.95	20±1
4950m	1.93±0.06	83.54±3.18	19±1
5110m	1.99±0.06	81.37±4.16	20±1
5210m	1.96±0.13	35.85±5.16	13±1

### 3.1.2. 群落总地上生物量和各功能群地上生物量的海拔梯度格局

就地上生物量的海拔梯度格局来看,随着海拔的升高,地上生物量发生了显著的变化,从4390m的 $64.19 \pm 10.82 \text{ g m}^{-2}$ (围栏内)和 $48.07 \pm 5.97 \text{ g m}^{-2}$ (围栏外)递增至5110m的 $383.74 \pm 4.14 \text{ g m}^{-2}$ (围栏内)和 $4950\text{m}$ 的 $297.88 \pm 13.17 \text{ g m}^{-2}$ (围栏外),随后递减至5210m的 $133.08 \pm 30.28 \text{ g m}^{-2}$ (围栏内)和 $109.31 \pm 17.12 \text{ g m}^{-2}$ (围栏外),即围栏内、外群落总地上生物量均表现为先升高后降低的单峰状格局,其最大值出现在海拔高度4950m-5110m之间(图3.1a)。分功能群来看,莎草类地上生物量随海拔升高也表现为先升高后降低的格局,与群落总地上生物量的海拔梯度格局相似,但其地上生物量的变化幅度更大,从4390m的 $3.92 \pm 1.38 \text{ g m}^{-2}$ (围栏内)和 $4.96 \pm 2.28 \text{ g m}^{-2}$ (围栏外)递增至5110m的 $327.93 \pm 11.76 \text{ g m}^{-2}$ (围栏内)和4950m的 $221.63 \pm 9.18 \text{ g m}^{-2}$ (围栏外),随后递减至5210m的 $81.61 \pm 30.16 \text{ g m}^{-2}$ (围栏内)和 $78.48 \pm 19.86 \text{ g m}^{-2}$ (围栏外)(图3.1b)。与莎草类相比,禾草类、垫状植物、豆科植物和杂草类地上生物量较低其最大值分别为 $32.82 \pm 2.55 \text{ g m}^{-2}$ (围栏内)和 $17.39 \pm 2.39 \text{ g m}^{-2}$ (围栏外)、 $40.28 \pm 5.58 \text{ g m}^{-2}$ (围栏内)和 $43.01 \pm 7.07 \text{ g m}^{-2}$ (围栏外)、 $6.41 \pm 2.65 \text{ g m}^{-2}$ (围栏内)和 $5.86 \pm 0.55 \text{ g m}^{-2}$ (围栏外)、 $54.29 \pm 4.41 \text{ g m}^{-2}$ (围栏内)和 $33.56 \pm 3.27 \text{ g m}^{-2}$ (围栏外),并且没有表现出一致的海拔梯度规律(图3.1c, d, e, f)。禾草类主要分布在4650m以下的地区(图3.1c);而垫状植物仅出现在4800m以上的地区(图3.1d);豆科植物地上生物量最低,且较高海拔地区(5210m)没有分布(图3.1e);杂草类植物在各海拔地区均有分布,但没有表现出明显的海拔规律(图3.1f)。

就各功能群对群落总生物量的贡献来看,在4390m,杂草类所占比例最高,在围栏内、外分别占69.63%和61.80%,其次是禾草类,分别占20.09%和25.33%(表3.2);在4500m,围栏内以禾草类为主(46.37%),而围栏外以杂草类所占比例最高(43.82%),禾草类退居第二(27.82%,表3.2),究其原因可能是禾草类是食草动物的喜食牧草,放牧采食降低了禾草类围栏外的生物量,从而导致其比例降低;在4640m-5210m之间,莎草类在围栏内、外均占据优势(46.21%-85.39%,表3.2)。在较低海拔地区(4390m-4500m),虽然杂草类和禾草类所占比例较高,但其较低的地上生物量导致该地区群落总生物量较低;而在较高

海拔地区，莎草类地上生物量的增加显著地增加了群落总地上生物量。

就整个海拔梯度上各功能群与群落总地上生物量的关系来看，由于莎草类地上生物量与群落总地上生物量的海拔梯度格局一致，二者表现为显著地正相关（围栏内  $r = 0.99$ ,  $p < 0.001$ ；围栏外  $r = 0.98$ ,  $p < 0.001$ ）。垫状植物地上生物量与群落总地上生物量也表现为显著地正相关（围栏内  $r = 0.62$ ,  $p < 0.001$ ；围栏外  $r = 0.77$ ,  $p < 0.001$ 。表 3.3），但其主要分布于 4800m 以上的较高海拔地区，并且生物量较低。由于禾草类主要分布于 4650m 以下的较低海拔地区，而在群落总地上生物量高的较高海拔地区其地上生物量反而较低，所以禾草类地上生物量与群落总地上生物量呈显著的负相关关系（围栏内  $r = -0.54$ ,  $p < 0.001$ ；围栏外  $r = 0.63$ ,  $p < 0.001$ 。表 3.3）。豆科植物和杂草类地上生物量没有明显的海拔梯度规律，因此，此两种功能群地上生物量与群落总地上生物量没有显著的相关性（围栏外豆科植物除外，表 3.3）。

综上所述，群落总地上生物量随海拔升高所表现出来的先升高后降低的变化格局主要是由莎草类地上生物量的变化所引起的，其它 4 种功能群的贡献相对较小。

**表3.2** 各功能群（包括莎草类、禾草类、垫状植物、豆科植物和杂草类）地上生物量占群落总地上生物量的比例

**Table 3.2** Percentages of total aboveground biomass contributed by five functional groups (sedges, cushions, grasses, legumes and herbs) at each altitude

功能群 Functional groups	4390 m	4500 m	4640 m	4800 m	4950 m	5110 m	5210 m
<b>围栏内 Fenced</b>							
莎草类 Sedges	6.89	23.83	63.42	69.06	74.45	85.39	46.21
垫状植物 Cushions	0	0	0	9.76	10.73	4.34	18.79
禾草类 Grasses	20.09	46.37	11.13	0.46	1.01	0.78	2.61
豆科植物 Legumes	3.38	0.98	4.56	1.27	1.19	0.87	0
杂草类 Herbs	69.63	28.82	20.89	19.44	11.61	8.62	32.37
<b>围栏外 Unfenced</b>							
莎草类 Sedges	9.20	27.11	69.72	67.73	74.50	78.39	66.08
垫状植物 Cushions	0	0	0	13.03	14.15	7.83	15.86
禾草类 Grasses	25.33	27.82	11.49	0.61	0.36	0.39	2.11
豆科植物 Legumes	3.67	1.26	3.97	2.71	1.10	1.16	0
杂草类 Herbs	61.80	43.82	14.82	15.92	9.89	12.23	15.94

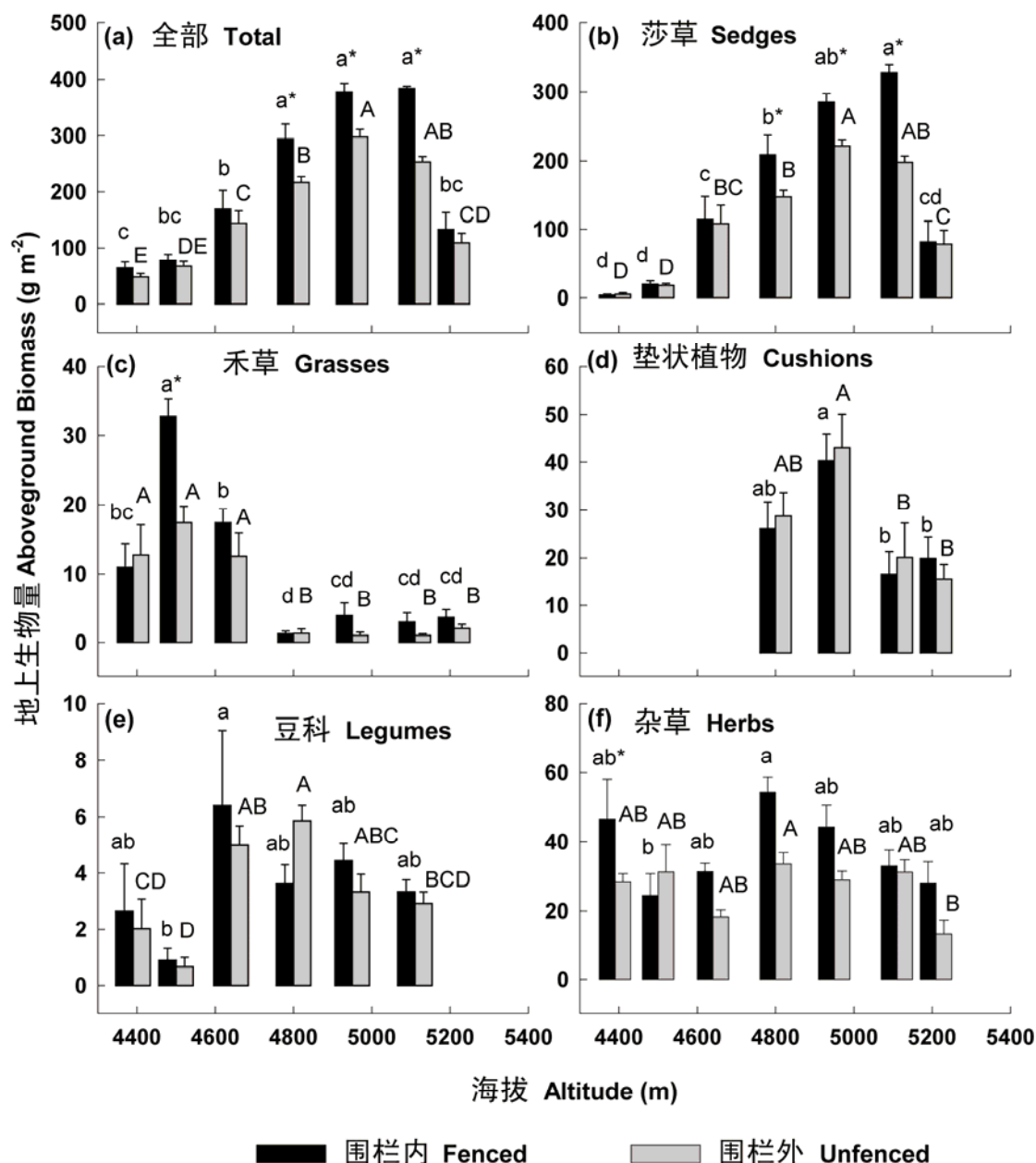


图3.1 群落地上生物量（包括全部、莎草类、禾草类、垫状植物、豆科植物和杂草类）的海拔梯度格局。不同字母表示海拔之间生物量差异显著（单因素方差分析，Tukey多重比较， $p < 0.05$ ），小写字母表示围栏内生物量，大写字母表示围栏外生物量海拔之间差异显著。星号（\*）表示该海拔围栏内外生物量差异显著（T检验， $p < 0.05$ ）。误差线表示标准误。

Fig. 3.1 Altitudinal variations in aboveground biomasses of total, sedges, grasses, cushions, legumes and herbs. Different letters indicate significant differences among the seven altitudes (ANOVA and Tukey HSD test,  $p < 0.05$ ). Lowercase letters denote fenced treatments and uppercase letters for unfenced treatments. Asterisks (\*) denote significant difference between fenced and unfenced treatments. Bar lines indicate standard error of the mean.

**表3.3** 群落总地上生物量与各功能群（包括莎草类、禾草类、垫状植物、豆科植物和杂草类）地上生物量之间的相关性矩阵

**Table 3.3** Matrix of correlation coefficients (r) for aboveground biomass of total and different functional groups (sedges, cushions, grasses, legumes and herbs) along the altitudinal gradient.

	全部 Total	莎草类 Sedges	垫状 Cushions	禾草类 Grasses	豆科 Legumes	杂草类 Herbs
<b>围栏内 Fenced</b>						
全部 Total	1					
莎草类 Sedges	0.99 <sup>***</sup>	1				
垫状植物 Cushions	0.62 <sup>***</sup>	0.54 <sup>***</sup>	1			
禾草类 Grasses	-0.54 <sup>***</sup>	-0.54 <sup>***</sup>	-0.53 <sup>***</sup>	1		
豆科植物 Legumes	0.27 <sup>ns</sup>	0.24 <sup>ns</sup>	0.04 <sup>ns</sup>	-0.08 <sup>ns</sup>	1	
杂草类 Herbs	0.25 <sup>ns</sup>	0.13 <sup>ns</sup>	0.24 <sup>ns</sup>	-0.39 <sup>*</sup>	0.23 <sup>ns</sup>	1
<b>围栏外 Unfenced</b>						
全部 Total	1					
莎草类 Sedges	0.98 <sup>***</sup>	1				
垫状植物 Cushions	0.77 <sup>***</sup>	0.68 <sup>***</sup>	1			
禾草类 Grasses	-0.63 <sup>***</sup>	-0.66 <sup>***</sup>	-0.59 <sup>***</sup>	1		
豆科植物 Legumes	0.45 <sup>**</sup>	0.40 <sup>*</sup>	0.36 <sup>*</sup>	-0.07 <sup>ns</sup>	1	
杂草类 Herbs	0.17 <sup>ns</sup>	0.04 <sup>ns</sup>	0.06 <sup>ns</sup>	-0.05 <sup>ns</sup>	0.09 <sup>ns</sup>	1

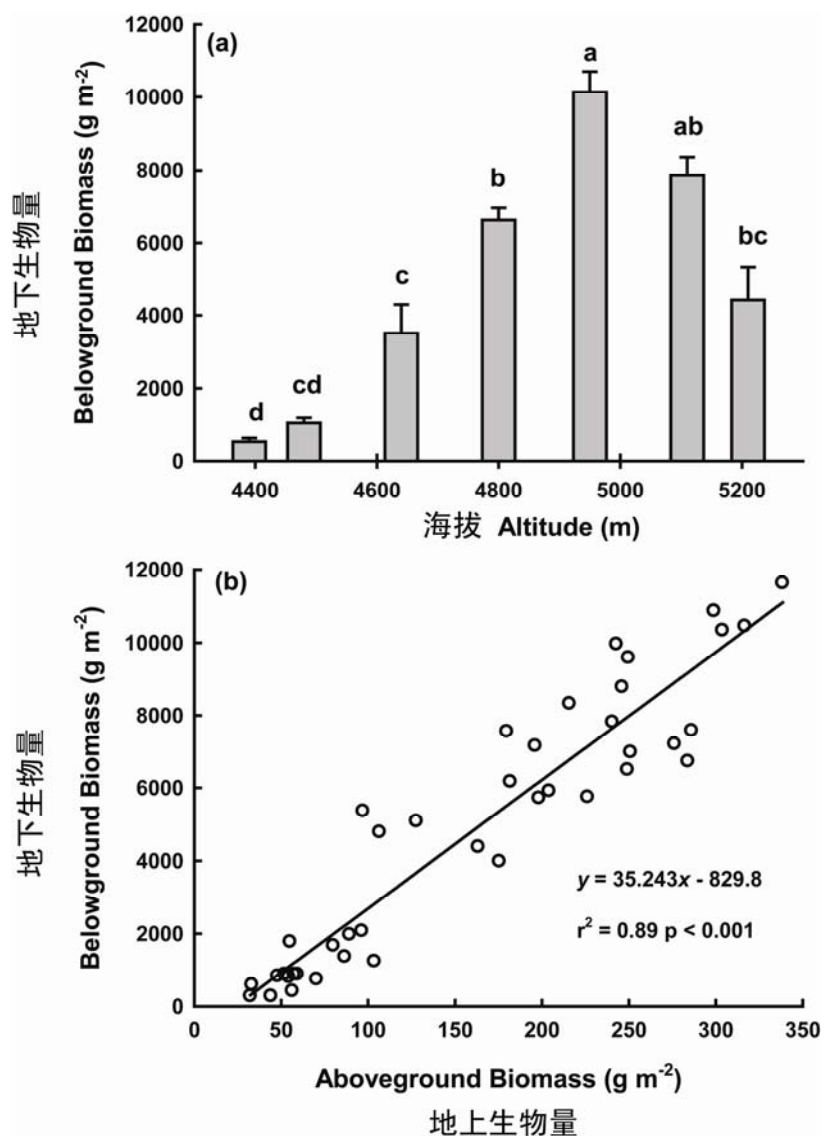
星号 (\*) 表示显著性水平, \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ , ns 表示  $p > 0.05$ 。

Asterisks are statistically significant at \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ . No asterisks (ns) mean no statistically significant at  $p < 0.05$ .

### 3.1.3. 群落总地下生物量的海拔梯度格局

与群落总地上生物量相似，地下生物量随海拔升高也表现为先升高后降低的趋势（图 3.2a），因此与群落总地上生物量表现出极显著地正相关关系（图 3.2b）。就地下生物量的数值来看，其最小值( $531.51 \pm 101.10 \text{ g m}^{-2}$ )出现在 4390m，最大值 ( $10137.41 \pm 561.55 \text{ g m}^{-2}$ ) 出现在 4950m（图 3.2a），而在海拔更高的草线（5210m），下降为  $4419.96 \pm 898.96 \text{ g m}^{-2}$ 。





**图3.2** (a) 地下生物量的海拔梯度格局及 (b) 其与地上生物量之间的关系。不同字母表示地下生物量在各海拔之间差异显著 (ANOVA, Tukey HSD检验,  $p < 0.05$ )。误差线为标准误。  
**Fig. 3.2** (a) Variations in belowground biomass along the altitudinal gradient and (b) the relationship between aboveground biomass and belowground biomass. Different letters indicate significant differences among the seven altitudes (ANOVA and Tukey HSD test,  $p < 0.05$ ). Bar lines indicate standard error of the mean.

## 3.2 影响生物量海拔梯度格局的环境机理解释

### 3.2.1. 非生物环境对生物量及其海拔梯度格局的影响

Leith (1975) 用逻辑斯谛方程 (logistic functions) 在全球尺度上拟合了植被生产力与气候因子 (年均气温、年降水和年蒸腾蒸散量) 的关系。罗天祥等用这一方程很好地解释了青藏高原植被样带植被地上净初级生产力、地下生物量及叶面积指数与非生物环境因子 (气温和降水及其组合) 之间的关系 (Luo *et al.*, 2004a, 2005a)。张林等也发现中国东部森林树种的叶寿命与年均气温和年降水之间也遵循这一关系 (Zhang *et al.*, 2010)。因此, 我们假设植被生物量和物种丰富度在海拔梯度上与非生物环境因子的关系也遵循逻辑斯谛方程。方程如下:

$$y = k / (1 + \exp (a + bx)) \quad \text{方程 3.1} \quad \text{或}$$

$$y = k / (1 + \exp (a + bx + cx^2)) \quad \text{方程 3.2}$$

其中,  $y$  代表生物量或生产力;  $x$  为非生物环境因子;  $k$  为最大生物量或物种数 (根据样方调查得到的生物量估算, 群落总地上生物量取  $450 \text{ g m}^{-2}$ , 莎草类地上生物量取  $400 \text{ g m}^{-2}$ , 群落总地下生物量取  $12000 \text{ g m}^{-2}$ , 物种丰富度取 25 个  $\text{m}^{-2}$ );  $\exp$  为自然对数的底;  $a$ 、 $b$  和  $c$  为常数。

除上述逻辑斯谛方程之外, 我们还将生物量和物种丰富度与非生物环境因子之间关系用另外 5 种方程 (包括线性、指数、对数、幂和一元二次方程) 进行了拟合, 并采用 AIC 值 (Burnham & Anderson, 2004) 对方程的拟合优度进行了比较。AIC 值计算方法如下:

$$\text{AIC} = n * \log \left( \sum_{i=1}^n (\hat{\varepsilon}_i / n) \right)^2 + 2K$$

其中,  $n$  为样本量,  $\hat{\varepsilon}$  为拟合公式的残差 (实测值与拟合值之间的差值),  $K$  为拟合公式中所包含的参数个数。

比较结果表明, 在海拔及非生物环境因子对生物量和物种丰富度的拟合方程中, 尤其是对排除放牧干扰之后的围栏内地上生物量来说, 逻辑斯谛方程拟合的  $r^2$  较高, 且 AIC 值较低 (表 3.5)。根据拟合优度的比较标准 ( $r^2$  高和 AIC 值低), 并且逻辑斯谛方程具有特定的生态学意义, 因此, 我们选择逻辑斯谛方程进行进一步的分析。

我们将生物量（包括群落总地上和地下生物量及莎草类地上生物量）与海拔、土壤全氮（分为围栏内和围栏外）、生长季平均气温、生长季平均土壤温度、5月平均气温、5月平均土壤温度、7月平均气温、7月平均土壤温度、生长季降水、5月降水、7月降水以及生长季降水与积温（5℃）的比值等非生物环境因子分别进行了回归分析。分析结果表明，海拔及12个因子均可以应用上述逻辑斯蒂方程（方程3.1或方程3.2）很好地拟合生物量沿海拔梯度的变化。但是，由于上述12个非生物环境因子之间存在较强的自相关性（表3.4），并且其中的土壤全氮、生长季平均气温、生长季平均土壤温度、生长季降水和生长季降水与积温（5℃）的比值对生物量的解释度最高，因此我们重点分析了海拔和这5个因子对生物量的影响。

随着海拔升高，生物量均表现为先升高后降低的格局，并且海拔的变化可以解释64% - 87%的生物量变化（图3.3）。由于土壤全氮和生长季降水也表现为随海拔升高而先升高后降低的规律，因此，生物量与土壤全氮和生长季降水之间表现为正相关关系（图3.4和图3.5）。在整个海拔梯度上，土壤全氮解释了57% - 74%的生物量变化，其中对群落总地下生物量变化的解释度最高（图3.4）；而生长季降水对生物量变化的解释度可达67% - 83%，其中对莎草类地上生物量的解释度最高（图3.5）。

与土壤全氮和生长季降水有所不同，生长季平均气温和生长季平均土壤温度表现为随海拔升高而线性降低的趋势，而生长季降水与积温（5℃）的比值则随海拔升高而升高。因此，生物量与此3个因子之间均表现为先升高后降低的单峰状二次曲线关系（图3.6 - 3.8）。从解释度来看，代表降水和温度共同影响的指标 - 生长季降水与积温（5℃）的比值对生物量变化的解释度最高，达到76% - 88%，高于生长季平均气温的64% - 87%和生长季平均土壤温度的52% - 84%，也高于前述土壤全氮和生长季降水对生物量变化的解释，体现了降水和温度对植物生长的共同控制，同时也表明在这一海拔梯度上存在对植物生长来说最佳的水热组合。

因此，根据生物量与生长季平均气温、生长季平均土壤温度和生长季降水与积温（5℃）的比值之间的单峰状二次曲线关系，我们进一步计算了此3个因子在这一海拔梯度上对植物生长的最适值（表3.6）。

**表3.4** 非生物环境因子之间及其与海拔（ALT）的相关性矩阵。非生物环境因子包括生长季降水（GSP）、5月份降水（May-P）、7月份降水（July-P）、生长季平均气温（GSAT）、5月份平均气温（May-AT）、7月份平均气温（July-AT）、生长季平均土壤温度（GSST）、5月份平均土壤温度（May-ST）、7月份平均土壤温度（July-ST）、日均气温大于5°C的积温（AccT）和围栏内（F）外（U）土壤氮含量（STN）。

**Table 3.4** Correlation matrix of environmental variables along the altitudinal (ALT) gradient. Environmental variables included precipitations (P) for growing season (GS), May and July, mean air temperatures (AT) for GS, May and July, mean soil temperatures (ST) for GS, May and July, accumulated temperature sum above 5°C (AccT), and soil total nitrogen (STN) across 41 fenced (F) and unfenced (U) quadrats

Variables	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
1) GSP (mm)	1												
2) May-P (mm)	0.97 <sup>***</sup>	1											
3) July-P (mm)	0.99 <sup>***</sup>	0.97 <sup>***</sup>	1										
4) GSAT (°C)	-0.88 <sup>**</sup>	-0.80 <sup>*</sup>	-0.85 <sup>*</sup>	1									
5) May-AT (°C)	-0.88 <sup>**</sup>	-0.80 <sup>*</sup>	-0.86 <sup>*</sup>	0.99 <sup>***</sup>	1								
6) July-AT (°C)	-0.88 <sup>**</sup>	-0.80 <sup>*</sup>	-0.86 <sup>*</sup>	0.99 <sup>***</sup>	0.99 <sup>***</sup>	1							
7) GSST (°C)	-0.93 <sup>**</sup>	-0.87 <sup>*</sup>	-0.91 <sup>**</sup>	0.98 <sup>***</sup>	0.98 <sup>***</sup>	0.98 <sup>***</sup>	1						
8) May-ST (°C)	-0.93 <sup>**</sup>	-0.86 <sup>*</sup>	-0.91 <sup>**</sup>	0.98 <sup>***</sup>	0.98 <sup>***</sup>	0.98 <sup>***</sup>	0.99 <sup>***</sup>	1					
9) July-ST (°C)	-0.93 <sup>**</sup>	-0.89 <sup>**</sup>	-0.91 <sup>**</sup>	0.97 <sup>***</sup>	0.97 <sup>***</sup>	0.97 <sup>***</sup>	0.99 <sup>***</sup>	0.99 <sup>***</sup>	1				
10) AccT (°C)	-0.86 <sup>*</sup>	-0.79 <sup>*</sup>	-0.84 <sup>*</sup>	0.99 <sup>***</sup>	0.99 <sup>***</sup>	0.99 <sup>***</sup>	0.97 <sup>***</sup>	0.97 <sup>***</sup>	0.96 <sup>***</sup>	1			
11) F-STN (mg g <sup>-1</sup> )	0.89 <sup>***</sup>	0.85 <sup>***</sup>	0.87 <sup>***</sup>	-0.83 <sup>***</sup>	-0.83 <sup>***</sup>	-0.83 <sup>***</sup>	-0.89 <sup>***</sup>	-0.88 <sup>***</sup>	-0.90 <sup>***</sup>	-0.80 <sup>***</sup>	1		
12) U-STN (mg g <sup>-1</sup> )	0.80 <sup>***</sup>	0.78 <sup>***</sup>	0.77 <sup>***</sup>	-0.74 <sup>***</sup>	-0.75 <sup>***</sup>	-0.74 <sup>***</sup>	-0.83 <sup>***</sup>	-0.82 <sup>***</sup>	-0.85 <sup>***</sup>	-0.71 <sup>***</sup>	0.87 <sup>***</sup>	1	
13) ALT (m)	0.87 <sup>**</sup>	0.81 <sup>*</sup>	0.85 <sup>*</sup>	-0.99 <sup>***</sup>	-0.99 <sup>***</sup>	-0.99 <sup>***</sup>	-0.98 <sup>***</sup>	-0.98 <sup>***</sup>	-0.97 <sup>***</sup>	-0.99 <sup>***</sup>	0.83 <sup>***</sup>	0.75 <sup>***</sup>	1

星号 (\*) 表示显著性水平, \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ 。

Asterisks are statistically significant at \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .

**表3.5** 围栏内、外生物量和物种丰富度与环境因子之间6种拟合方程的 $r^2$ 和AIC值。生物量包括群落总地上生物量、莎草类地上生物量和群落地下生物量；环境因子包括海拔（ALT）、生长季降水（GSP）、生长季平均空气（GSAT）和土壤温度（GSST）、土壤全氮（STN）和生长季降水与积温的比值（G/A）；拟合方程包括指数方程（Exp）、逻辑斯谛方程（Lgt）、线性方程（Lin）、对数方程（Log）、幂方程（Pow）和一元二次方程（Qua）。

**Table 3.5** Coefficients of determination ( $r^2$ ) and AIC values of the regression models between biomass/species richness and several environmental factors. Biomass included total (T) and sedges (S) aboveground biomass (AGB) and total belowground biomass (BGB) of fenced (F) and unfenced (U) treatments. Environmental factors included altitude (ALT), growing season precipitation (GSP), growing season mean air and soil temperature (GSAT, GSST), soil total nitrogen (STN) and the ratio between GSP to accumulated temperature (G/A). Regression models included exponential (Exp), logistic (Lgt), linear (Lin), logarithmic (Log), power (Pow) and quadratic (Qua) models.

因变量	自变量	$r^2$						AIC						
		Exp	Lgt	Lin	Log	Pow	Qua	Exp	Lgt	Lin	Log	Pow	Qua	
围栏内 总地上 生物量	ALT	0.32	0.64	0.33	0.34	0.34	0.64	400	359	390	389	400	367	
	GSP	0.65	0.70	0.70	0.70	0.66	0.70	370	355	357	357	365	359	
	F-T- AGB	GSAT	0.32	0.64	0.33	0.24	0.23	0.64	400	361	390	395	404	366
		GSST	0.44	0.52	0.47	0.44	0.41	0.51	388	377	381	383	390	379
		STN	0.54	0.63	0.63	0.61	0.54	0.63	373	365	365	368	369	367
		G/A	0.10	0.86	0.11	0.24	0.24	0.87	409	322	402	395	404	325
围栏内 莎草类 生物量	ALT	0.07	0.87	0.36	0.38	0.08	0.62	415	355	383	382	414	364	
	GSP	0.28	0.83	0.74	0.74	0.29	0.75	387	347	346	347	381	347	
	F-S- AGB	GSAT	0.07	0.87	0.37	0.28	0.04	0.63	414	357	383	388	418	363
		GSST	0.14	0.84	0.50	0.48	0.11	0.53	406	374	373	375	408	373
		STN	0.22	0.72	0.63	0.62	0.24	0.63	395	367	361	362	390	363
		G/A	0.01	0.87	0.14	0.28	0.04	0.85	422	333	395	388	418	325
围栏内 物种丰 富度	ALT	0.01	0.48	0.01	0.01	0.01	0.53	118	87	117	117	118	88	
	GSP	0.15	0.19	0.18	0.18	0.15	0.18	110	109	109	109	110	111	
	F-SR	GSAT	0.01	0.44	0.01	0.01	0.01	0.49	118	90	117	117	118	92
		GSST	0.02	0.28	0.04	0.02	0.01	0.31	117	105	116	116	117	104
		STN	0.09	0.11	0.11	0.13	0.11	0.12	113	113	112	111	112	114
		G/A	0.04	0.52	0.02	0.01	0.01	0.56	117	83	116	117	118	85

因变量	自变量	r <sup>2</sup>				AIC							
		Exp	Lgt	Lin	Log	Pow	Qua	Exp	Lgt	Lin	Log	Pow	Qua
围栏外 总地上 生物量	ALT	0.38	0.77	0.32	0.34	0.40	0.71	371	317	361	360	370	328
	GSP	0.69	0.68	0.66	0.67	0.71	0.67	349	335	332	331	344	333
U-T- AGB	GSAT	0.37	0.78	0.32	0.22	0.27	0.72	371	317	361	366	375	326
	GSST	0.51	0.62	0.47	0.43	0.47	0.56	358	342	351	353	361	345
	STN	0.63	0.68	0.69	0.68	0.66	0.69	340	330	329	330	331	331
	G/A	0.13	0.88	0.09	0.22	0.28	0.89	379	289	373	366	376	287
围栏外 莎草类 生物量	ALT	0.46	0.83	0.38	0.40	0.48	0.71	384	304	347	346	383	318
	GSP	0.63	0.67	0.71	0.72	0.66	0.72	398	343	317	315	388	316
U-S- AGB	GSAT	0.44	0.82	0.38	0.29	0.34	0.73	382	307	347	353	384	316
	GSST	0.55	0.77	0.53	0.49	0.50	0.60	362	328	336	339	364	331
	STN	0.52	0.57	0.66	0.66	0.60	0.66	392	341	323	323	365	325
	G/A	0.20	0.76	0.14	0.29	0.36	0.87	385	322	361	353	387	286
围栏外 地下生 物量	ALT	0.57	0.79	0.45	0.46	0.59	0.72	675	608	649	648	673	624
	GSP	0.75	0.69	0.69	0.71	0.78	0.72	674	627	625	623	665	623
U-T- BGB	GSAT	0.56	0.81	0.44	0.34	0.45	0.74	674	606	650	656	679	620
	GSST	0.68	0.72	0.59	0.56	0.63	0.65	655	627	637	640	659	633
	STN	0.66	0.74	0.76	0.75	0.72	0.76	659	619	615	616	632	616
	G/A	0.28	0.83	0.18	0.34	0.46	0.84	682	606	665	657	680	602
围栏外 物种丰 富度	ALT	0.02	0.36	0.02	0.03	0.02	0.38	108	91	108	107	108	91
	GSP	0.20	0.23	0.22	0.21	0.20	0.23	98	99	98	99	99	100
U-SR	GSAT	0.02	0.33	0.02	0.01	0.01	0.35	108	93	108	108	109	93
	GSST	0.05	0.19	0.06	0.05	0.04	0.19	106	103	106	106	107	102
	STN	0.16	0.17	0.17	0.20	0.19	0.23	102	101	101	99	100	100
	G/A	0.01	0.48	0.01	0.01	0.01	0.50	109	81	108	108	109	82

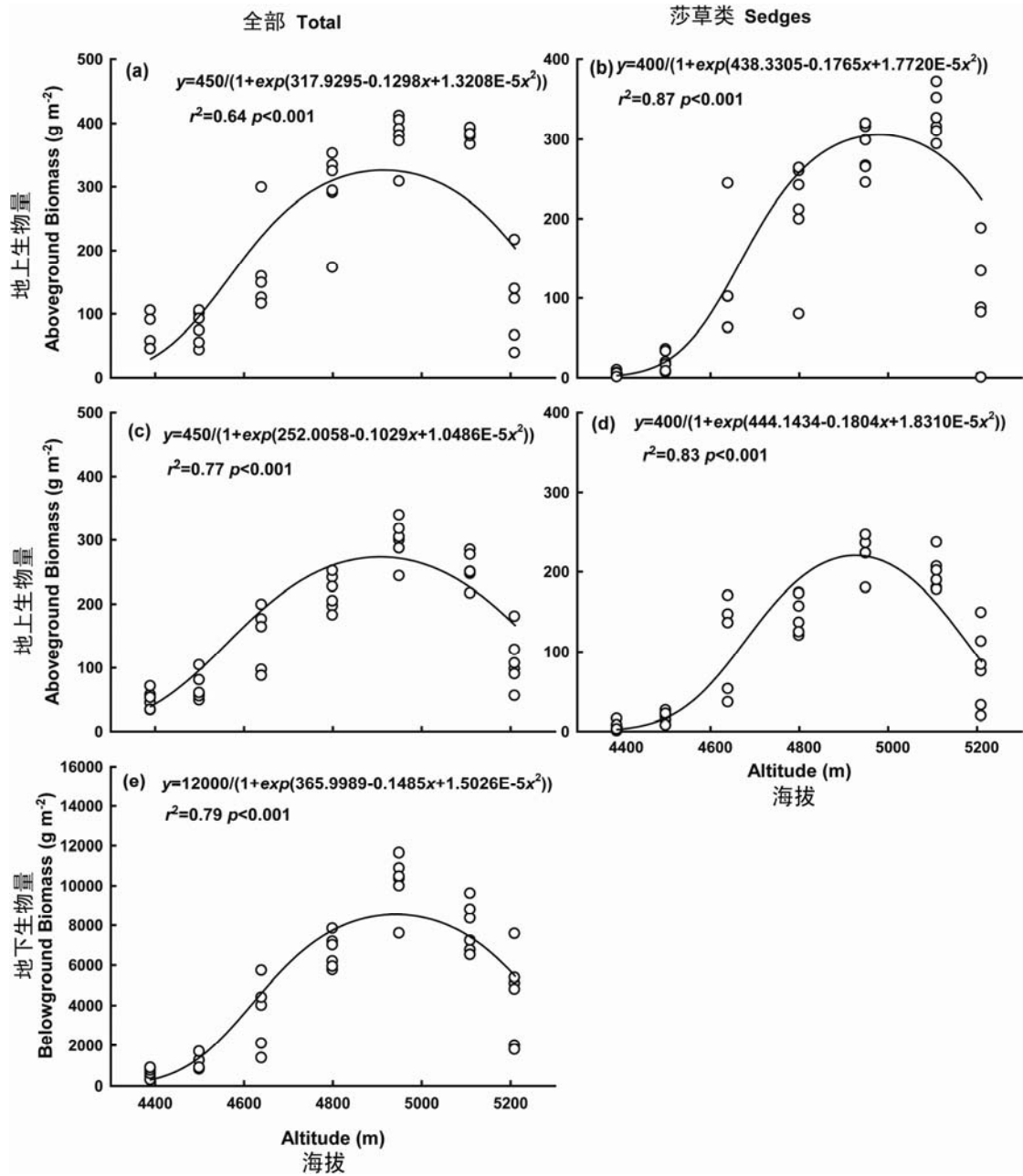


图3.3 生物量与海拔之间的逻辑斯蒂拟合关系。生物量包括 (a) 围栏内总地上生物量, (b) 围栏内莎草类地上生物量, (c) 围栏外总地上生物量, (d) 围栏外莎草类地上生物量和 (e) 围栏外总地下生物量。

Fig. 3.3 The unimodal pattern in in above- and belowground biomass (AGB, BGB) was well correlated with soil total nitrogen (STN) in a common threshold-like logistic function. The two-years' data were for (a) total AGB and (b) sedges AGB of fenced quadrats, and for (c) total AGB, (d) sedges AGB, and (e) total BGB of unfenced quadrats.

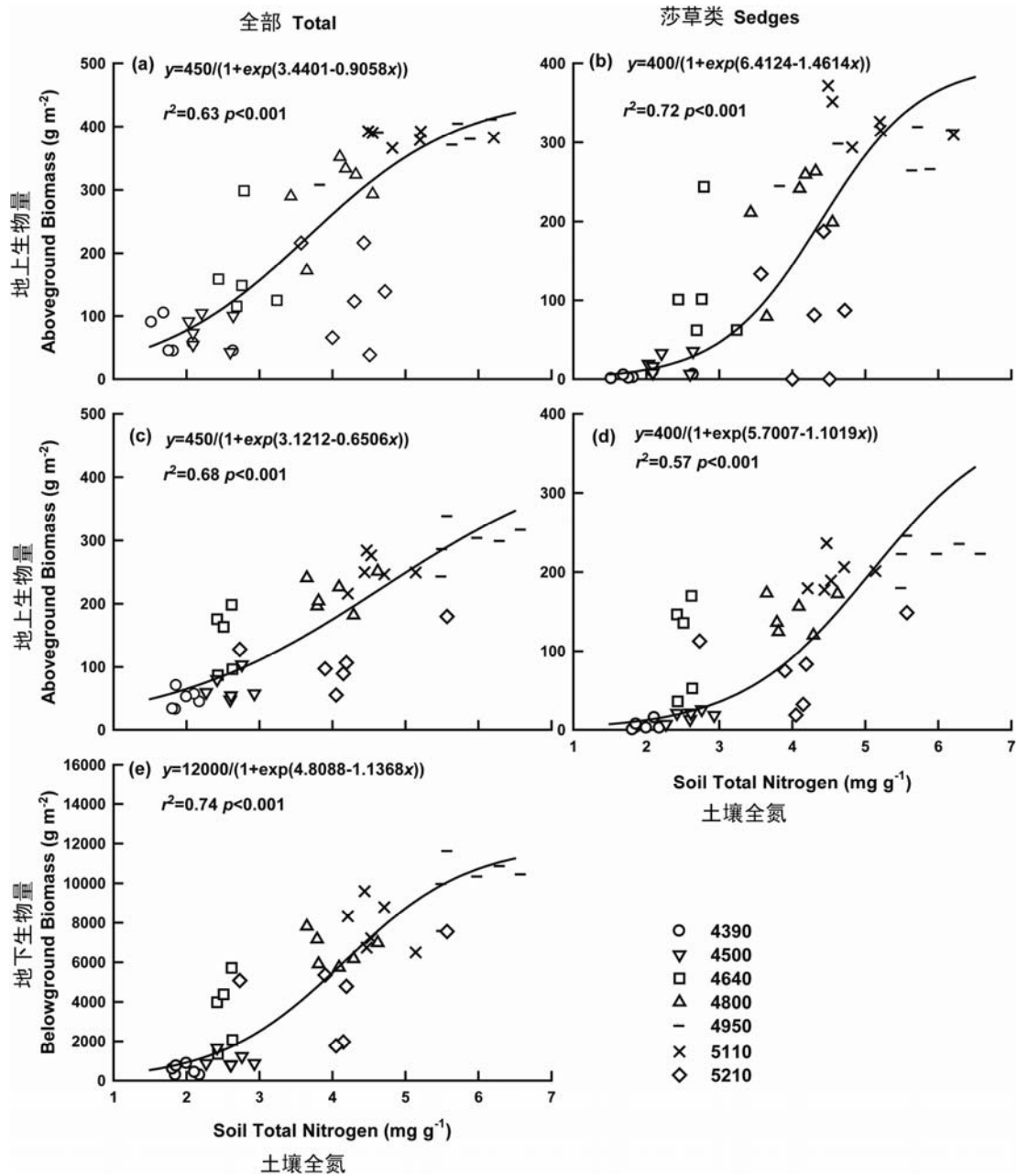


图3.4 生物量与土壤全氮之间的逻辑斯蒂拟合关系。生物量包括 (a) 围栏内总地上生物量, (b) 围栏内莎草类地上生物量, (c) 围栏外总地上生物量, (d) 围栏外莎草类地上生物量和 (e) 围栏外总地下生物量。

Fig. 3.4 The linear pattern in above- and belowground biomass (AGB, BGB) was well correlated with altitude in a common threshold-like logistic function. The two-years' data were for (a) total AGB and (b) sedges AGB of fenced quadrats, and for (c) total AGB, (d) sedges AGB, and (e) total BGB of unfenced quadrats.



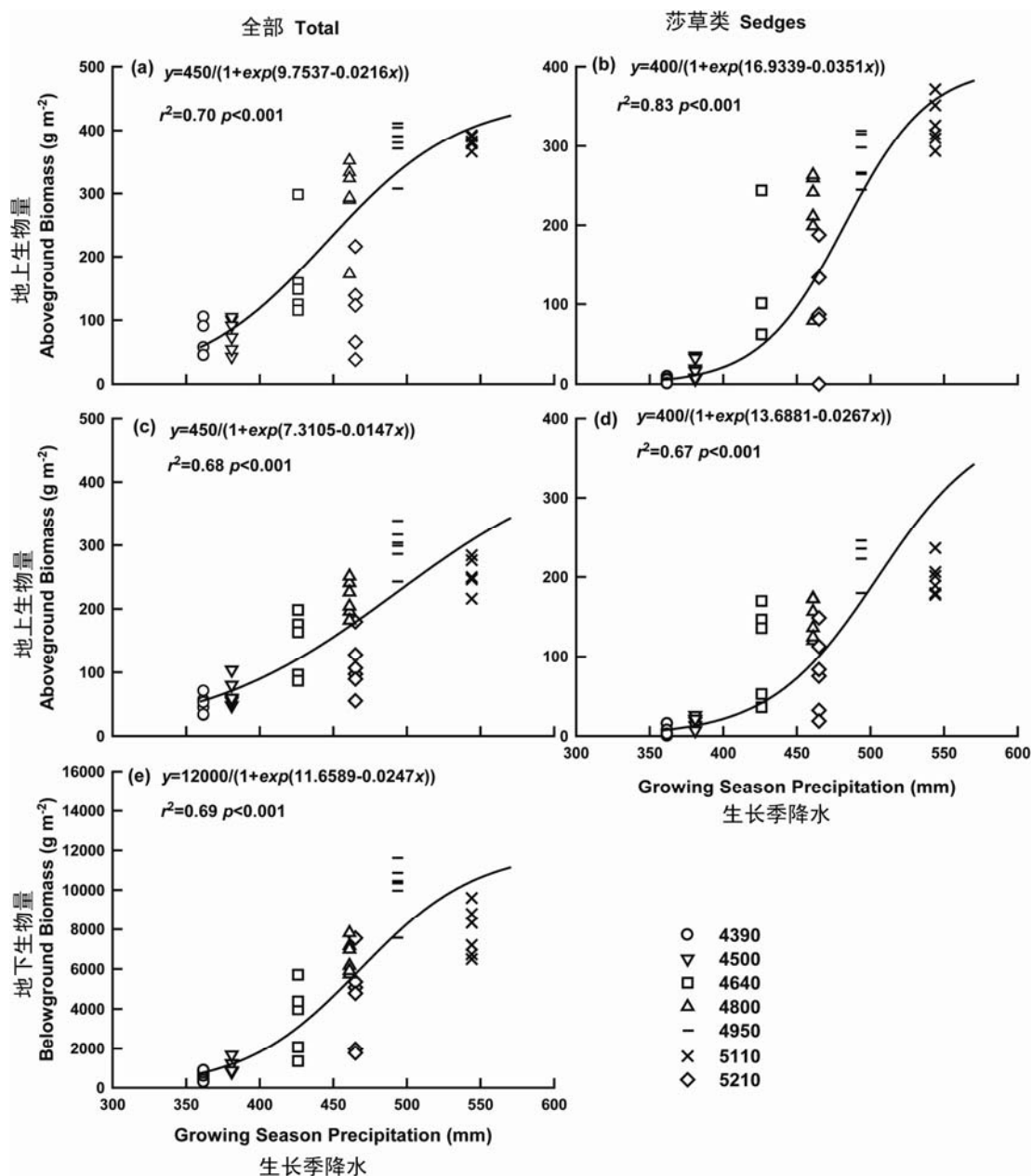


图3.5 生物量与生长季降水之间的逻辑斯蒂拟合关系。生物量包括（a）围栏内总地上生物量，（b）围栏内莎草类地上生物量，（c）围栏外总地上生物量，（d）围栏外莎草类地上生物量和（e）围栏外总地下生物量。

Fig. 3.5 The linear pattern in above- and belowground biomass (AGB, BGB) was well correlated with growing season precipitation (GSP) in a common threshold-like logistic function. The two-years' data were for (a) total AGB and (b) sedges AGB of fenced quadrats, and for (c) total AGB, (d) sedges AGB, and (e) total BGB of unfenced quadrats.

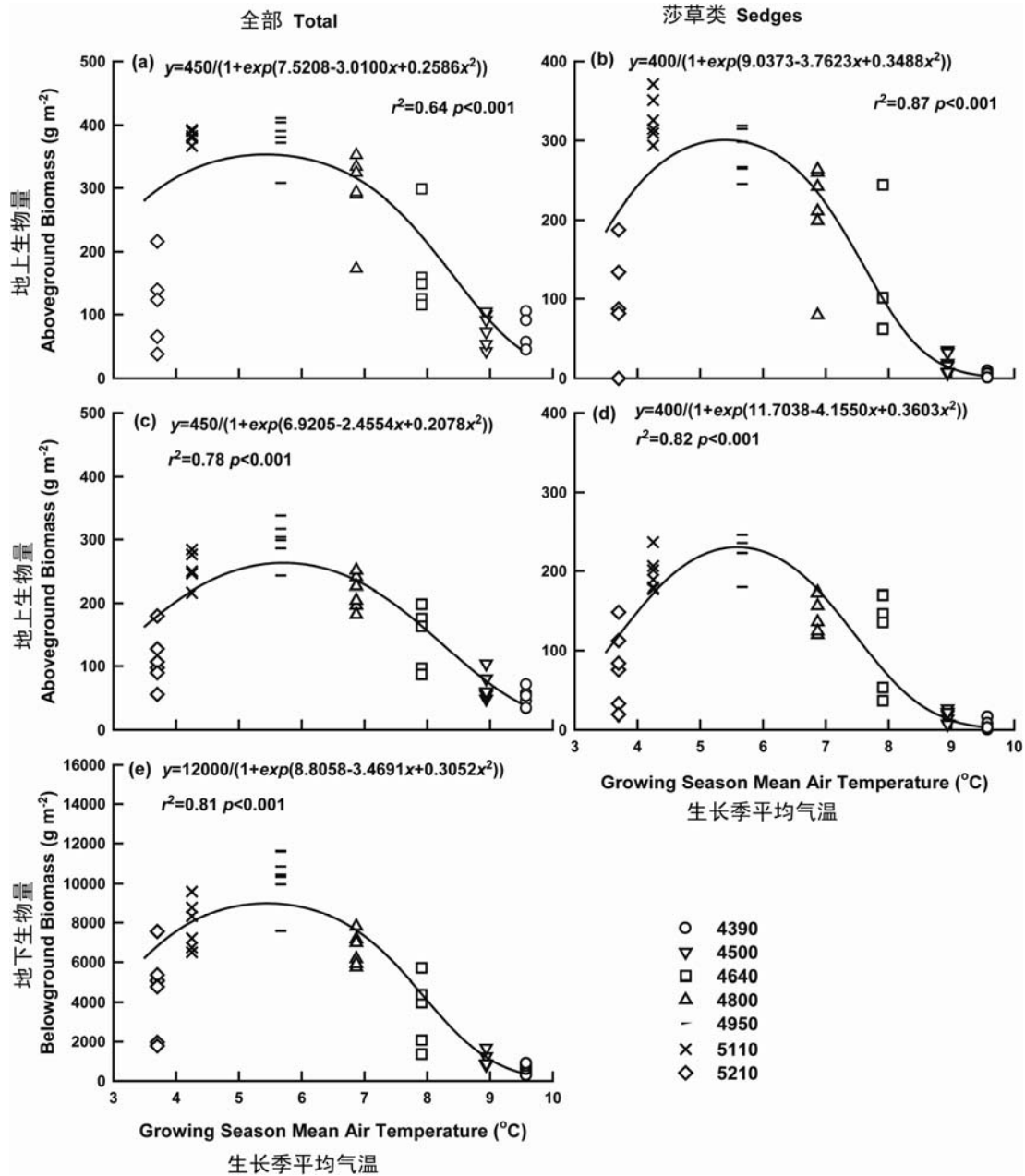


图3.6 生物量与生长季平均气温之间的逻辑斯蒂拟合关系。其单峰状二次曲线表明在海拔梯度上存在植物生长所需的最佳温度。生物量包括 (a) 围栏内总地上生物量, (b) 围栏内莎草类地上生物量, (c) 围栏外总地上生物量, (d) 围栏外莎草类地上生物量和 (e) 围栏外总地下生物量。

Fig. 3.6 The unimodal pattern in above- and belowground biomass (AGB, BGB) was well correlated with the ratio of growing season mean air temperature (GSAT) in a common threshold-like logistic function, indicating an optimal temperature for plant growth. The two-years' data were for (a) total AGB and (b) sedges AGB of fenced quadrats, and for (c) total AGB, (d) sedges AGB, and (e) total BGB of unfenced quadrats.

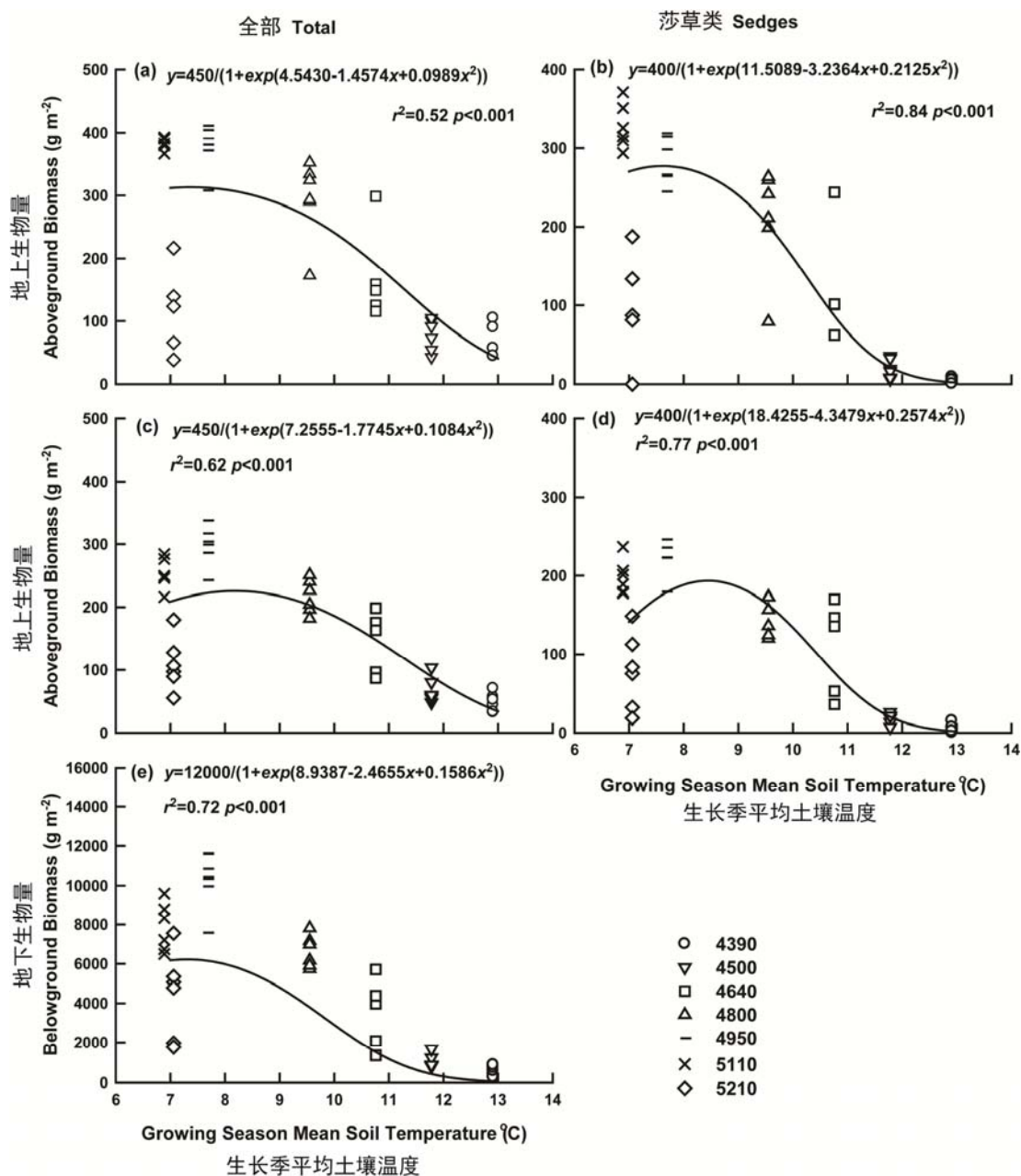


图3.7 生物量与生长季平均土壤温度之间的逻辑斯蒂拟合关系。其单峰状二次曲线表明在海拔梯度上存在植物生长所需的最佳温度。生物量包括 (a) 围栏内总地上生物量, (b) 围栏内莎草类地上生物量, (c) 围栏外总地上生物量, (d) 围栏外莎草类地上生物量和 (e) 围栏外总地下生物量。

Fig. 3.7 The unimodal pattern in above- and belowground biomass (AGB, BGB) was well correlated with the ratio of growing season mean soil temperature (GSST) in a common threshold-like logistic function, indicating an optimal temperature for plant growth. The two-years' data were for (a) total AGB and (b) sedges AGB of fenced quadrats, and for (c) total AGB, (d) sedges AGB, and (e) total BGB of unfenced quadrats.

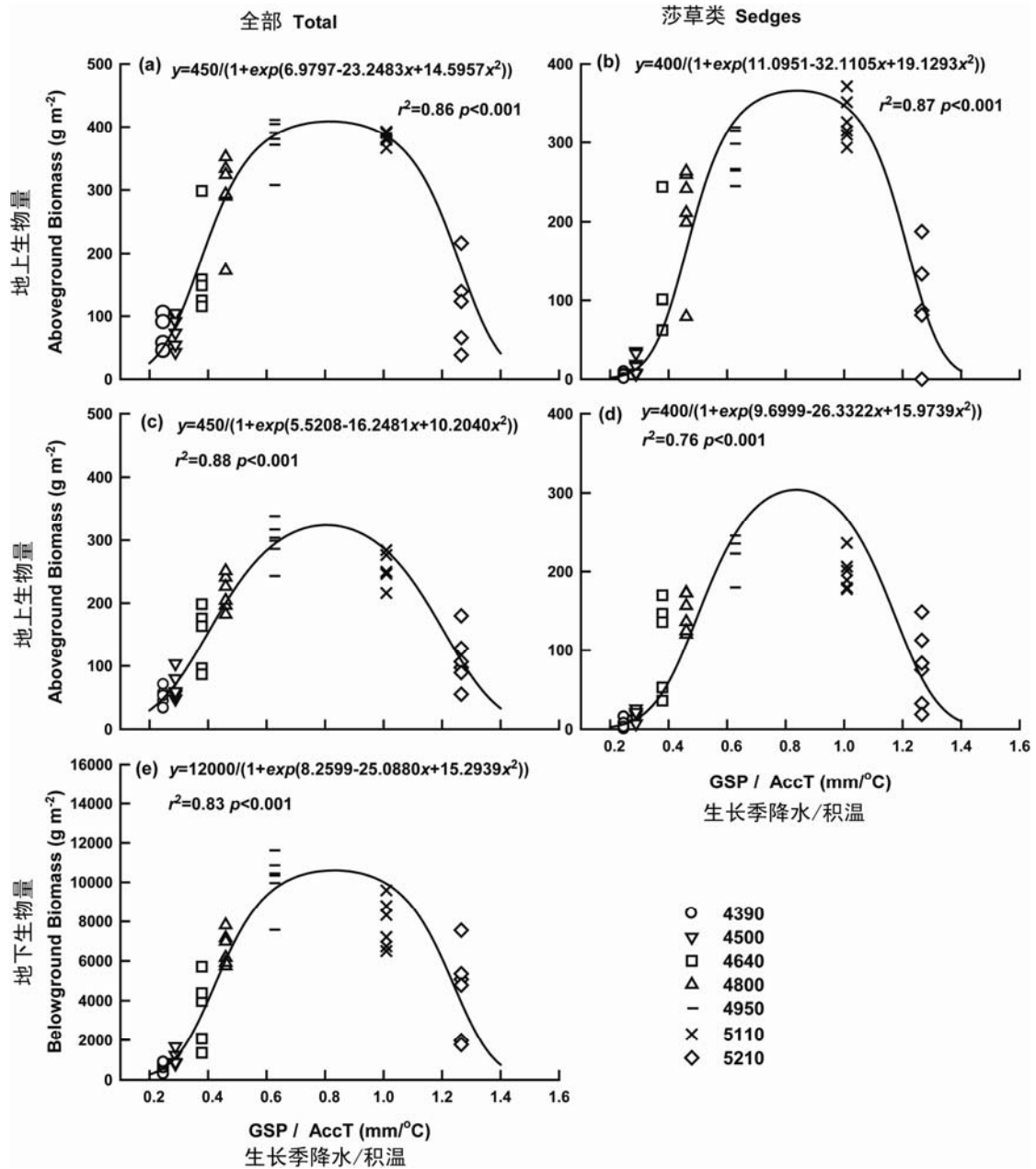


图3.8 生物量与生长季降水和积温（5℃）的比值之间的逻辑斯蒂拟合关系。其单峰状二次曲线表明在海拔梯度上存在植物生长所需的最佳水分和温度的组合。生物量包括（a）围栏内总地上生物量，（b）围栏内莎草类地上生物量，（c）围栏外总地上生物量，（d）围栏外莎草类地上生物量和（e）围栏外总地下生物量。

Fig. 3.8 The unimodal pattern in above- and belowground biomass (AGB, BGB) was well correlated with the ratio of growing season precipitation (GSP) to  $\geq 5^{\circ}\text{C}$  accumulated temperature (AccT) in a common threshold-like logistic function, indicating an optimal combination of temperature and precipitation for plant growth. The two-years' data were for (a) total AGB and (b) sedges AGB of fenced quadrats, and for (c) total AGB, (d) sedges AGB, and (e) total BGB of unfenced quadrats.

**表3.6** 海拔梯度上群落总地上和地下生物量及莎草类地上生物量达到最大时的最佳生长季平均气温、生长季平均土壤温度和生长季降水与积温（5℃）的比值。最佳值根据图3.6–3.8中的逻辑斯蒂方程计算得出。

**Table 3.6** Optimal climatic variables associated with maximum AGB and BGB along the transect were estimated from the logistic functions in Fig. 3.6 - 3.8. Climatic variables included growing season mean air temperature (GSAT, °C), growing season mean soil temperature (GSST, °C), and the ratio of GSP to AccT (mm / °C)

	生长季平均气温 GSAT	生长季平均土壤 温度 GSST	生长季降水与积 温（5℃）的比值 GSP/AccT
<b>围栏内地上生物量</b>			
<b>Fenced AGB</b>			
群落 Total	5.82	7.37	0.80
莎草类 Sedges	5.39	7.62	0.84
<b>围栏外地上生物量</b>			
<b>Unfenced AGB</b>			
群落 Total	5.91	8.18	0.80
莎草类 Sedges	5.77	8.45	0.82
<b>围栏外地下生物量</b>			
<b>Unfenced BGB</b>			
群落 Total	5.68	7.77	0.82

一般来说，影响生产力（对一年生草本来说即生物量）的环境因子在不同地区有所不同。如降水往往是沙漠地区植物生产力的限制因子（Whittaker & Niering, 1975），而温度则限制了寒冷地区（如高纬度和高海拔地区）的植物生产（Pérez & Frangi, 2000; Hitz *et al.*, 2001）。在青藏高原，沿着环境梯度，降水是其植被生产力变化的主要环境因子（Luo *et al.*, 2004a; Yang *et al.*, 2009; Ma *et al.*, 2010），但同时温度也限制了生产力的变化（Wang *et al.*, 2007; Ma *et al.*, 2010）。本研究的结果显示，植被生产力与降水呈正相关（图 3.5），而与温度和水热组合呈先升高后降低的单峰状二次曲线关系（图 3.6 和图 3.8），表明该海拔梯度上的植被生产力同时受到了温度和降水的影响。在干旱地区，温度的升高往往会对植被生产力产生限制作用，因为温度升高导致蒸散增加从而加剧了植物的水分胁迫（Webb *et al.*, 1983; Epstein *et al.*, 1997）。本研究中，在海拔低于 4950m 的地区，生产力随温度的增加而降低，而随降水的增加而增加，表明

在该地区降水的缺乏限制了生产力的分布，而温度的升高可能加剧了这一水分胁迫。一般来说，随着山地迎风坡海拔高度的升高，温度降低而降水增加，从而导致较高海拔地区具有更多的相对可利用的水分（例如更高的降水与积温的比值）。但是，更多的相对可利用的水分并没有产生更高的生产力，这一结果表明，较低海拔地区由低降水导致的水分胁迫在较高海拔地区并不存在，而低温限制了植物对水分的利用，从而限制了植物生产。前人的研究表明，在高纬度和高海拔地区，植物生产往往存在低温所导致的水分或养分胁迫（Billings & Mooney, 1968; Vitousek & Howarth, 1991; Shaw & Harte, 2001; Luo *et al.*, 2004b; Reich *et al.*, 2006）。国际冻原计划（the International Tundra Experiment, ITEX）对极地和高山冻原的增温实验也显示最初的增温可以缓解水分和养分的限制，从而显著地提高植物的生产（Arft *et al.*, 1999），表明高寒地区存在低温导致的水分或养分胁迫。从生理学角度来看，有研究表明，当土壤温度低于 7°C 时，叶吸收 CO<sub>2</sub> 的日总量显著下降（Wieser & Tausz, 2007），这一温度阈值与本研究所得的植物生产所需的最佳温度比较接近。本研究根据模型预测的植物群落地上生产力所需的最佳气温为 5.8°C，土壤温度约为 7.4°C（表 3.6）。

作为水热组合的代用指标，生长季降水与积温（5°C）的比值（GSP/AccT）对生产力的解释度最高（图 3.8），高于任一单一因子的解释度（图 3.4–3.7），表明植被生产力受到温度和降水的共同影响。同时，生产力与 GSP/AccT 之间的单峰状格局表明，在这一海拔梯度上，存在植物生存所需的最佳水热组合（表 3.6）。当 GSP/AccT 小于其最佳值（0.80–0.84）时，降水是生产力的限制因子；而当其大于最佳值时，生产力的限制因子则变成了温度。这一水分限制的阈值与罗天祥等（Luo *et al.*, 2009）利用模型预测青藏高原植被生产力分布所得的阈值相似，该研究表明，当实际蒸散量与最大蒸散量之比（ $E/E_m$ ）小于 0.85 时，植物生存主要受到水分限制。

综上所述，生产力在海拔梯度上的单峰状格局是由于在不同海拔受到不同环境因子的限制所造成的，即，在较低海拔地区，降水（导致的干旱胁迫）限制了植物生产，而在较高海拔地区，低温（导致的水分和养分胁迫）则是植物生产的限制因子。由此可见，当所研究的山地的基带位于干旱半干旱地区，并且海拔高度达到植物群落分布的上限时，由上述限制因子的转变造成的植被生

产力的单峰状海拔梯度格局应该是普遍存在的，而这种山地类型在青藏高原比较常见。因此，在研究青藏高原高寒植被对气候变化的响应时，不同海拔高度的植被其响应模式可能有所不同。

### 3.2.2. 放牧对地上生物量及其海拔梯度格局的影响

放牧干扰显著地降低了 4800m ( $t = 2.7, p = 0.021$ )、4950m ( $t = 4.0, p = 0.003$ ) 和 5110m ( $t = 12.1, p < 0.001$ ) 的群落总地上生物量 (图 3.1a)。其余 4 个海拔 (4390m、4500m、4640m 和 5210m) 围栏外群落总地上生物量略低于围栏内，但均没有达到显著水平 (即  $p > 0.05$ )。分功能群来看，莎草类在 4950m ( $t = 4.1, p = 0.002$ ) 及 5110m ( $t = 8.8, p < 0.001$ )、禾草类在 4500m ( $t = 4.4, p = 0.001$ ) 和杂草类在 4800m ( $t = 3.8, p = 0.004$ ) 的围栏内地上生物量显著地高于围栏外，其它则没有表现出显著地区别 (图 3.1)，反映了食草动物的选择性采食。

海拔高度的变化不仅造成了生物量的变化，也改变了放牧强度 (Watkinson *et al.*, 2001; 侯扶江和杨中艺, 2006; Li *et al.*, 2008)，从而影响了群落生物量的海拔梯度格局 (Retzer *et al.*, 2006)。在青藏高原东北部的青海省海北地区，中间海拔高强度的放牧显著地降低了群落地上生物量，使其海拔梯度格局呈“U”形，即中间海拔的地上生物量低于较低和较高海拔地区 (Hirota *et al.*, 2009)。就本研究来看，当地牧民的牦牛和羊主要集中在 4700m - 5100m 的海拔地段，从而造成这一海拔段的地上生物量显著降低 (图 3.1a)。但是就整个海拔梯度来看，围栏内、外的群落地上总生物量和莎草类地上生物量表现为相似的先升高后降低的格局 (图 3.1a)，放牧干扰并没有改变地上生物量的海拔梯度格局。

### 3.2.3. 物种丰富度对地上生物量及其海拔梯度格局的影响

作为生物群落的重要指标之一，物种丰富度本身也受到非生物环境因子的控制 (Huston, 1979; Willig *et al.*, 2003; Ma *et al.*, 2010; 乔秀娟, 2010; Qiao *et al.*, 2011)。因此，在分析物种丰富度对生物量的影响之前，我们首先分析了海拔梯度上非生物环境因子对物种丰富度的影响。结果表明，随海拔升高，物种丰富度也表现为先升高后降低的格局，海拔对物种丰富度变化的解释度为 36% - 48% (图 3.9)。与生物量与非生物环境因子的关系一致，物种丰富度也表现出与生长季降水和土壤全氮含量之间为显著正相关 (表 3.7)，而与温度和降水与

积温（5℃）之间呈先升高后降低的单峰状二次曲线关系（表 3.7 和图 3.10）。但是，非生物环境因子对物种丰富度的解释度要普遍低于其对群落总地上生物量的解释度（11% - 52% vs 52% - 88%）。

如前所述，随海拔升高，物种丰富度先升高后降低（表 3.1），与群落总地上生物量的海拔梯度格局相同。因此，在整个海拔梯度上，物种丰富度与群落总地上生物量呈现显著的正相关关系（图 3.11a）。由于物种丰富度和群落总地上生物量在海拔梯度上存在共变，即二者同时受到环境因子的控制而表现出相同的海拔梯度格局，我们参考马文红等发表的残差回归法，去除环境因子对二者的共同影响后，对二者之间的关系进行了进一步的分析。分析方法如下：首先，我们使用图 3.8a 和 3.8c 及图 3.10a 和 3.10b 中的回归方程分别计算了围栏内、外的群落总地上生物量和物种丰富度的拟合值；其次，我们取实测值与拟合值的差值作为残差；最后，将群落总地上生物量的残差和物种丰富度的残差进行回归。结果表明，当去除了环境因子（生长季降水与积温（5℃）的比值）对二者的共同影响以后，物种丰富度和群落总地上生物量之间并不存在显著的正相关关系（图 3.11b）。

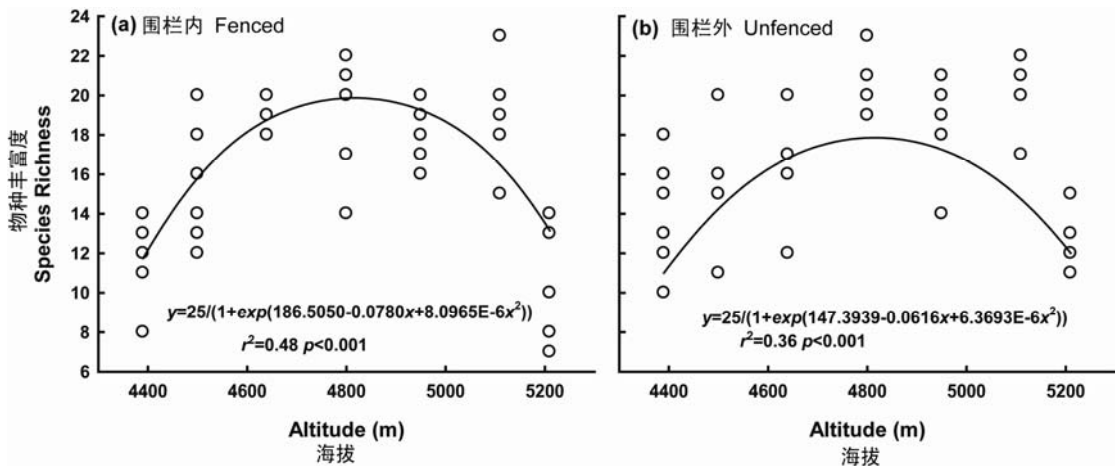


图3.9 物种丰富度与海拔之间的逻辑斯蒂拟合关系。其中，(a) 围栏内，(b) 围栏外。

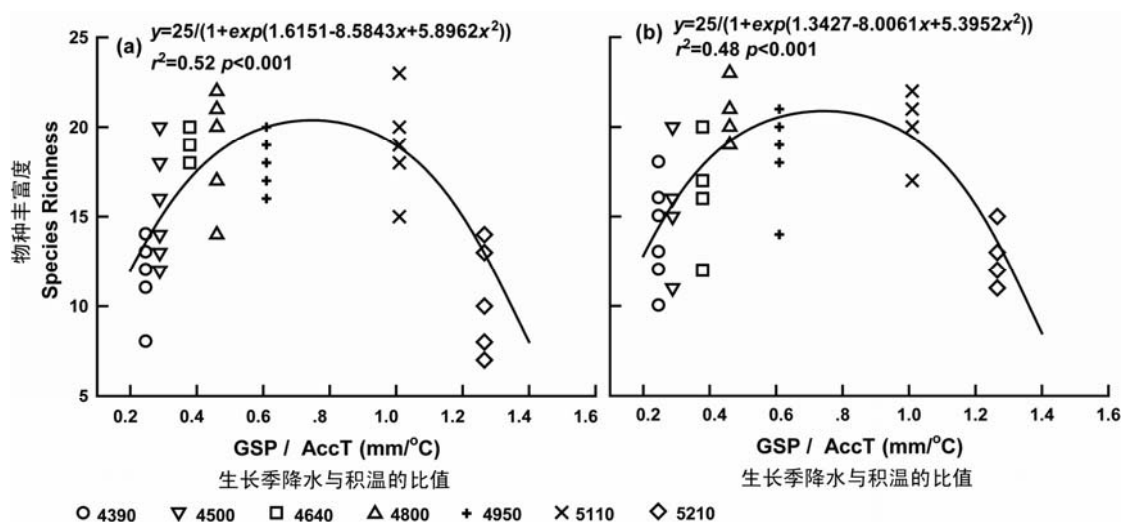
Fig. 3.9 Species richness across (a) fenced and (b) unfenced treatments were associated with altitude in a common threshold-like logistic function.



**表3.7** 物种丰富度 (SR) 与生长季降水 (GSP)、土壤全氮 (STN)、生长季平均气温 (GSAT) 和土壤温度 (GSST) 之间的逻辑斯蒂方程拟合。

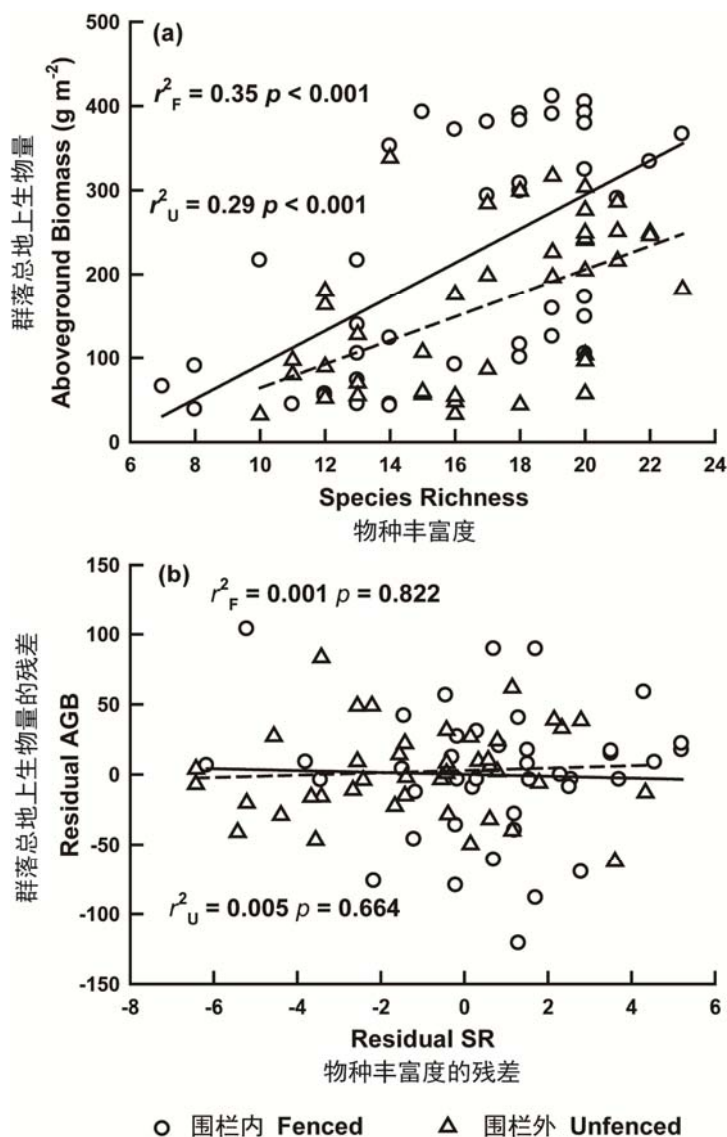
**Table 3.7** Logistic regression functions for relationships of species richness (SR, species number per m<sup>2</sup>) to growing season precipitation (GSP, mm), soil total N (STN, mg g<sup>-1</sup>), growing season mean air temperature (GSAT, °C) and growing season mean soil temperature (GSST, °C) across altitudes of 4390-5210 m

因变量 Dep.var.	自变量 Ind. var.	逻辑斯蒂方程 Logistic functions	r <sup>2</sup>	p 值 p-value
围栏内物种丰富度 Fenced SR	GSP	$y=25/(1+\exp(1.8121-0.0055x))$	0.19	0.005
	STN	$y=25/(1+\exp(0.0183-0.1857x))$	0.11	0.036
	GSAT	$y=25/(1+\exp(5.0095-1.9536x+0.1501x^2))$	0.44	<0.001
	GSST	$y=25/(1+\exp(8.3775-2.0399x+0.1085x^2))$	0.28	0.002
围栏外物种丰富度 Unfenced SR	GSP	$y=25/(1+\exp(1.7553-0.0058x))$	0.23	0.001
	STN	$y=25/(1+\exp(-0.0193-0.2214x))$	0.17	0.006
	GSAT	$y=25/(1+\exp(3.4539-1.5135x+0.1185x^2))$	0.33	<0.001
	GSST	$y=25/(1+\exp(4.7614-1.3064x+0.0715x^2))$	0.19	0.020



**图3.10** 物种丰富度与生长季降水和积温 (5°C) 的比值之间的逻辑斯蒂拟合关系。其中，(a) 围栏内，(b) 围栏外。

**Fig. 3.10** Altitudinal variations in species richness across (a) fenced and (b) unfenced treatments were associated with the ratio of growing season precipitation (GSP) to  $\geq 5$  °C accumulated temperature (AccT) in a common threshold-like logistic function.



**图3.11** (a) 群落总地上生物量与物种丰富度的关系；(b) 去除环境因子（生长季降水与积温的比值）之后所得的群落总地上生物量的残差与物种丰富度的残差的关系。群落总地上生物量和物种丰富度的残差为实测值与通过图3.8和3.10中的逻辑斯蒂方程拟合值之间的差值。图中的回归线中的实线（对应 $r^2_F$ ）代表围栏内数据，虚线（对应 $r^2_U$ ）代表围栏外数据。

**Fig. 3.11** Relationships between aboveground biomass (AGB) and species richness (SR) (a) before and (b) after removing the effects of temperature and precipitation on both stand variables. Residuals of AGB and SR were the differences between the field measurements and the estimated values from climatic regression models in Fig. 3.8 and Fig. 3.10. The regression lines were for the fenced treatment ( $r^2_F$ , solid lines) and the unfenced treatment ( $r^2_U$ , dashed lines).

关于物种丰富度是否能够预测生产力的变化这一命题争论已久，且到现在仍没有普适的结论（Tilman *et al.*, 1996; Aarssen, 1997; Huston, 1997; Huston *et al.*, 2000; Kaiser, 2000; Loreau *et al.*, 2001; Grace *et al.*, 2007）。在人为构建的

群落中发现的二者之间的正相关关系 (Tilman *et al.*, 1997; Hector *et al.*, 1999) 在区域尺度的野外调查中并不是最主要的关系 (Waide *et al.*, 1999; Mittelbach *et al.*, 2001)。究其原因可能是由于人工群落中的物种组成及各物种之间的关系与自然群落中是不同的 (Jiang *et al.*, 2009)。此外, 人工群落往往构建在相对一致的生态生境中来研究物种丰富度与生产力之间的关系 (Tilman *et al.*, 1997; Hector *et al.*, 1999); 而不同的自然群落所处的生境往往是异质的, 这种生境的异质性会同时影响物种丰富度和生产力, 从而影响到二者之间的关系 (Grace *et al.*, 2007; Ma *et al.*, 2010)。因此, 当环境发生改变时 (例如海拔高度变化), 环境异质性对物种丰富度和生产力的影响可能超过了物种丰富度对生产力的影响 (Loreau *et al.*, 2001; Baer *et al.*, 2003; 贺金生等, 2003; Grace *et al.*, 2007; Hector *et al.*, 2007)。本研究表明, 当去除环境因子对物种丰富度和生产力的共同影响之后, 二者之间并不存在显著地正相关关系 (图 3.11b), 与马文红等 (Ma *et al.*, 2010) 对中国草地的相关研究结论一致。

如前所述, 当去除环境因子的作用之后, 物种丰富度对生产力的影响较小。在成熟且稳定的自然群落中, 群落生产力往往受少数优势物种或功能群的控制, 而多数物种对生产力的贡献较小 (Grime, 1998; Smith & Knapp, 2003)。自然群落中, 优势物种或功能群往往具备特定的功能 (例如可能更充分地利用限制性资源), 并能够有效地调整其功能以适应不同的环境, 从而控制着生态系统的功能 (包括生产力) (Hooper & Vitousek, 1997; Grime, 1998; Chapin III *et al.*, 2000)。本研究中, 莎草类生物量占据了群落总地上生物的绝大部分 (在 4650m 以上的 5 个海拔梯度, 表 3.2), 并具有相同的海拔梯度格局 (图 3.1) 及其与非生物环境因子之间的关系 (图 3.4–3.8)。因此, 本研究结果表明, 海拔梯度上优势物种或功能群 (莎草类) 与非生物环境因子的相互作用决定了群落水平生产力的海拔梯度格局, 而物种丰富度本身的影响较小。

### 3.3 小结

生物量是生态系统碳循环的重要组成部分, 是生态系统功能的重要表现形式。对一年生草本植物来说, 其地上部分年最大生物量通常可认为是生产力。本研究中, 随海拔升高, 围栏内、外群落和莎草类地上生物量和群落地下生物

量表现为一致的先升高后降低的格局，而禾草类、垫状植物、豆科植物和杂草类地上生物量没有一致的规律。整个海拔梯度上，物种丰富度与群落地上生物量之间显著正相关。但去除环境因子对二者的共同影响之后，物种丰富度和群落地上生物量没有显著相关性。因此，放牧干扰和物种丰富度均不能解释生物量的海拔梯度格局。就非生物环境因子的影响来看，生物量与土壤全氮含量（STN）、生长季降水（GSP）、生长季平均空气（GSAT）和土壤温度（GSST）以及生长季降水与积温（ $5^{\circ}\text{C}$ ，GSP/AccT）之间均可以很好地用逻辑斯谛方程拟合，即，生物量与 STN 和 GSP 正相关，与 GSAT、GSST 和 GSP/AccT 呈先升高后降低的二次曲线关系。其中，GSP/AccT 对生物量的解释度最高，表明水热组合共同控制了生物量的海拔分异。结合环境因子的海拔梯度格局，我们认为，较低海拔地区降水较少导致的干旱胁迫是生物量的限制因素，而较高海拔地区的低温导致的水分胁迫限制了该地区的植物生产。因此，在该海拔梯度上存在植物生长所需的最佳水热组合，此时的 GSAT、GSST 和 GSP/AccT 值分别为  $5.4\text{-}5.9^{\circ}\text{C}$ 、 $7.4\text{-}8.5^{\circ}\text{C}$  和  $0.80\text{-}0.84$ 。

## 第四章 叶性状的海拔梯度格局及其对生产力的指示

经过长期进化选择所发展出的植物性状能够客观地反映其所生存的非生物环境，并可以将植物个体的属性与生态系统的结构和功能有机地联系在一起 (McIntyre *et al.*, 1999; Díaz & Cabido, 2001; Lavorel & Garnier, 2002; Garnier *et al.*, 2004; 孟婷婷等, 2007)。在第三章中，我们发现群落及莎草类地上生产力随海拔变化呈现出先升高后降低的格局，且较低海拔的干旱及较高海拔的低温（导致水分胁迫）是形成这一格局的限制因子。但是，如第三章 3.2.3 部分所述，外界环境通过控制组成群落的物种（尤其是优势物种）的相关性状，进而控制群落水平的生产力 (Hooper & Vitousek, 1997; Grime, 1998; Chapin III *et al.*, 2000)。因此，若要在机理上更进一步地认识群落生产力的海拔梯度格局，必须在物种水平上探讨植物性状与非生物环境之间的关系及其对生产力的指示作用。

前期研究表明，反映植物长期水分状况的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与 NPP 呈显著负相关 (Luo *et al.*, 2009; Luo *et al.*, 2011)，而比叶面积 (SLA)、叶氮含量（包括  $N_{\text{mass}}$  和  $N_{\text{area}}$ ）与净光合速率往往呈正相关 (Field & Mooney, 1986; Reich *et al.*, 1994, 1997; Wright *et al.*, 2001; Shipley, 2002; Wright *et al.*, 2004; He *et al.*, 2006; Wei *et al.*, 2011)。并且，SLA 和叶氮含量及其导致的净光合速率的变化可以影响植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值 (Körner & Diemer, 1987; Körner *et al.*, 1988; Körner, 1989; Vitousek *et al.*, 1990)。因此，在本章中，通过测定群落优势种—高山嵩草 (*K. pygmaea*) 和两个常见伴生种—钉柱委陵菜 (*P. saundersiana*) 和藏西风毛菊 (*S. stoliczkae*) 的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值、SLA、 $N_{\text{mass}}$ 、 $N_{\text{area}}$  和叶水势 (Leaf Water Potential) 等叶性状，我们旨在检验上述叶性状是否也存在与 NPP 相同的单峰状海拔梯度格局，探讨环境因子对这些叶性状的影响，试图阐明极端高山环境造成的环境胁迫可能通过哪些途径来限制植物的干物质生产，进一步在机理上解释群落生产力的海拔梯度格局。

由于我们在气象站所在海拔之间加大了叶片样品的采集密度，因此，气象站实测数据不能够一一对应叶片样品的采集地点。于是，我们根据气象站数据对叶样品采集地点的气象数据（生长季平均气温、生长季降水和生长季降水与积温 ( $5^\circ\text{C}$ ) 的比值）进行了插值。具体方法如下：

对于生长季平均气温 (GSAT), 由于其是沿海拔 (ALT) 升高而线性降低的 (见第二章, 图 2.7), 因此我们在整个海拔梯度上进行线性插值, 公式为

$$\text{GSAT} = -0.0071\text{ALT} + 40.82, r^2 = 0.99;$$

对于生长季降水与积温 ( $5^\circ\text{C}$ ) 的比值 (GSP/AccT), 其随海拔 (ALT) 升高而升高, 但线性回归的解释度 ( $r^2$ ) 要明显地低于指数方程回归 ( $r^2 = 0.90$  vs 0.99), 因此, 我们选择指数回归方程进行拟合, 方程为

$$\text{GSP/AccT} = 4\text{E-}05\text{e}^{0.002\text{ALT}}, r^2 = 0.99;$$

对于生长季降水 (GSP), 其随海拔 (ALT) 升高而先升高后降低, 最大值出现于 5110m, 因此, 我们将生长季降水以 5110m 为界分为两段分别进行线性拟合, 方程分别为

$$< 5110\text{m 时, GSP} = 0.2501\text{ALT} - 739.29, r^2 = 0.99;$$

$$\geq 5110\text{m 时, GSP} = -0.4968\text{ALT} + 3072.60, r^2 = 0.92$$

插值所得数据用于本章下述分析。

## 4.1 叶性状的海拔梯度格局及环境解释

### 4.1.1 叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的海拔梯度格局及其环境解释

随着海拔的变化, 三个物种的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值没有表现出一致的变化规律 (图 4.1)。随海拔升高, 作为群落优势种的高山嵩草, 其叶  $\delta^{13}\text{C}$  值表现为先降低后升高的趋势, 最低值出现在 5000m 左右 (图 4.1a,  $r^2 = 0.74$ ,  $p = 0.002$ ), 与生物量达到最大值时的海拔高度接近。主要伴生种之一的钉柱委陵菜叶  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔升高而降低 (图 4.1b,  $r^2 = 0.34$ ,  $p = 0.012$ ), 而藏西风毛菊则有随海拔升高而升高的趋势, 但相关性较弱 (图 4.1c,  $r^2 = 0.26$ ,  $p = 0.073$ )。

在整个海拔梯度上, 高山嵩草的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与土壤全氮含量负相关 (图 4.2a), 与生长季平均气温和生长季降水与积温的比值之间呈现先降低后升高的二次曲线关系, 而与生长季降水没有显著的相关性 (图 4.2b - d)。虽然在整体海拔梯度上叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与生长季降水没有显著相关性, 但去除最高的两个海拔 (5100m 和 5200m) 之后的较低海拔, 高山嵩草叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与降水之间也呈现显著地负相关 ( $r^2 = 0.53$ ,  $p = 0.018$ ), 而在较高海拔地区, 叶  $\delta^{13}\text{C}$  值随生长季平均气温的降低而升高 (图 4.2b)。因此, 当综合考虑水分和热量的影响时, 水分缺乏的较

低海拔地区和热量缺乏的较高海拔地区均表现为较高的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值（图 4.2d）。

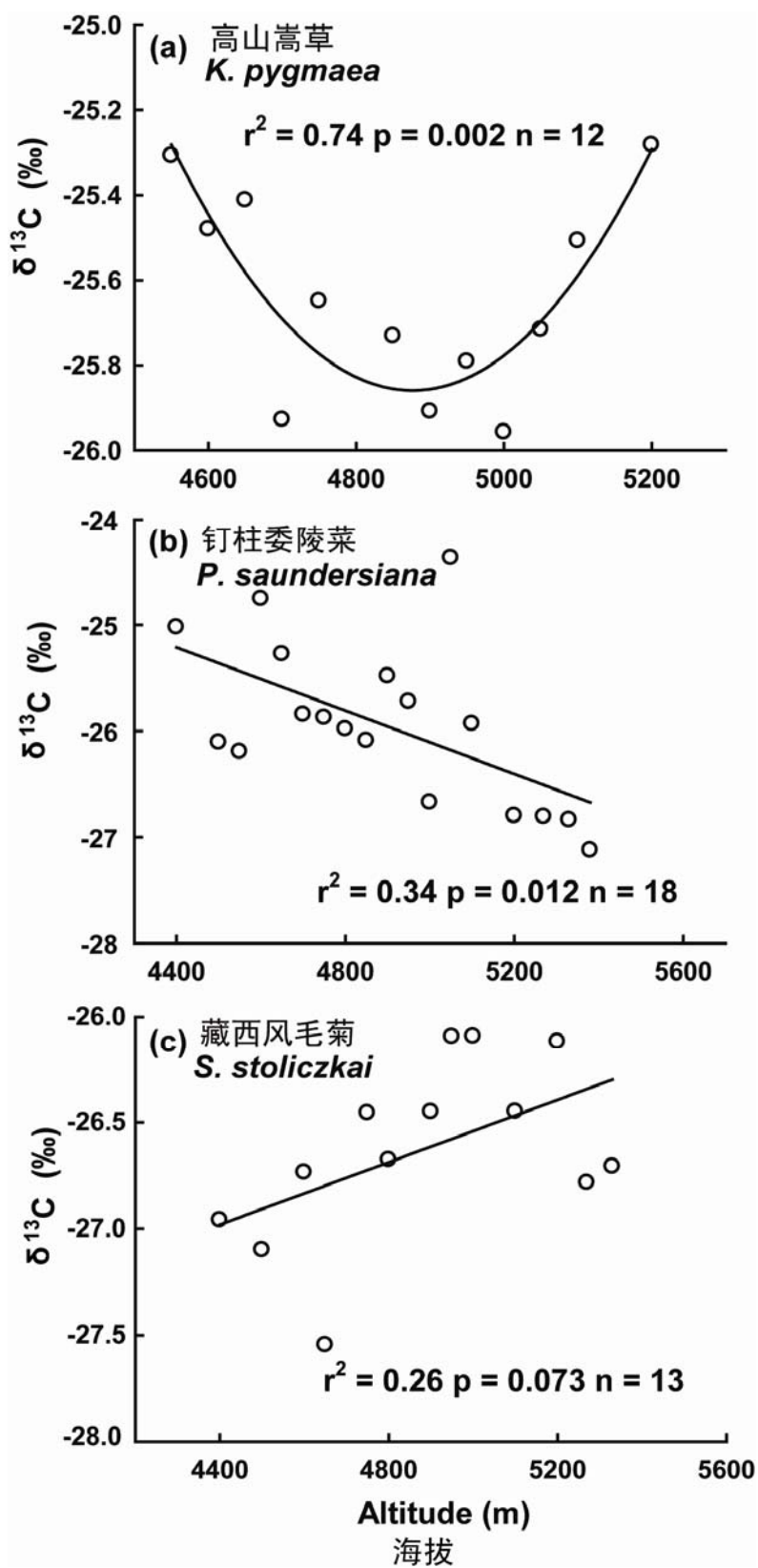


图4.1 高山嵩草、钉柱委陵菜和藏西风毛菊叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的海拔梯度格局。

Fig. 4.1 Altitudinal variations in leaf  $\delta^{13}\text{C}$  of *K. pygmaea*, *P. saundersiana* and *S. stoliczkai*.

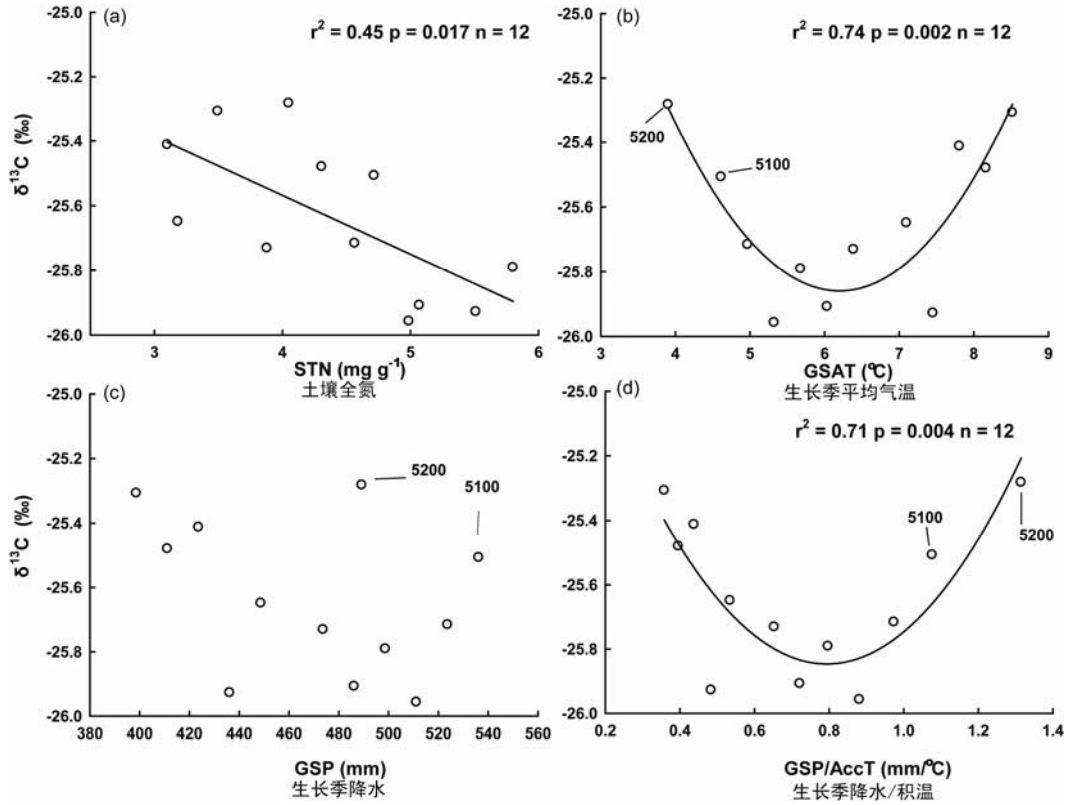


图4.2 非生物环境因子对高山嵩草叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的解释。非生物环境因子包括土壤全氮、生长季平均气温、生长季降水和生长季降水与积温（5℃）的比值。

Fig. 4.2 Variations in leaf  $\delta^{13}\text{C}$  of *K. pygmaea* along abiotic environmental gradients. Environmental factors included soil total nitrogen (STN), growing season mean air temperature (GSAT), growing season precipitation (GSP) and the ratio of GSP to accumulated temperature (5 °C, AccT).

表4.1 非生物环境因子对钉柱委陵菜和藏西风毛菊叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的解释（r）。非生物环境因子包括土壤全氮、生长季平均气温、生长季降水和生长季降水与积温（5℃）的比值。所有关系均为线性。

Table 4.1 Correlation coefficients (r) of abiotic environmental factors and leaf  $\delta^{13}\text{C}$  of *P. saundersiana* and *S. stoliczkai*. abiotic environmental factors included soil total nitrogen (STN), growing season mean air temperature (GSAT), growing season precipitation (GSP) and the ratio of GSP to accumulated temperature (5 °C, AccT).

	钉柱委陵菜 <i>P. saundersiana</i>	藏西风毛菊 <i>S. stoliczkai</i>
土壤全氮 STN	0.28 <sup>ns</sup>	0.61 <sup>*</sup>
生长季平均气温 GSAT	0.58 <sup>*</sup>	-0.52 <sup>#</sup>
生长季降水 GSP	0.06 <sup>ns</sup>	0.52 <sup>#</sup>
生长季降水/积温 GSP/AccT	0.63 <sup>**</sup>	0.38 <sup>ns</sup>

# p < 0.1, \* p < 0.05, \*\* p < 0.01, \*\*\* p < 0.001, ns, no significant difference.



钉柱委陵菜和藏西风毛菊的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与各种环境因子的关系没有表现出一致性 (表 4.1)。钉柱委陵菜叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与温度和降水的组合之间为显著正相关, 而与土壤全氮和降水没有显著相关性。藏西风毛菊叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与土壤全氮和降水之间表现为正相关, 与温度负相关, 而与温度和降水的组合没有相关性。这一结果说明伴生种在获取有限的资源 (如高寒地区的水分和养分) 时, 除去直接受到的环境胁迫之外, 可能还要面临竞争力更强的优势物种的竞争, 从而造成对环境条件改变时的响应不一致。

#### 4.1.2 SLA 和叶氮含量的海拔梯度格局及其环境解释

由于群落及莎草类 NPP 随海拔和水分与温度组合的升高而先升高后降低, 最大值出现在 4950m – 5100m 之间, 并且高山嵩草的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值也在该海拔范围内最低, 我们认为这一海拔段具备植物生长所需的最佳水热组合。因此, 在分析三个物种的 SLA 和叶氮含量随海拔的变化规律时, 我们进行了分段处理, 即以 5000m 为分界线, 分别分析较高海拔和较低海拔 SLA 和叶氮含量的变化规律及环境因子对其的解释。

分析发现, 在较低海拔地区, 三个物种的 SLA 均表现为随海拔升高而升高的趋势。其中, 高山嵩草 (图 4.3a,  $r^2 = 0.66$ ,  $p < 0.001$ )、钉柱委陵菜 (图 4.3b,  $r^2 = 0.60$ ,  $p < 0.001$ ) 和藏西风毛菊 (图 4.3c,  $r^2 = 0.70$ ,  $p < 0.001$ ) 的变化率分别为  $6.69 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}/100\text{m}$ 、 $8.18 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}/100\text{m}$  和  $8.65 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}/100\text{m}$ ; 而在较高海拔地区, 高山嵩草 (图 4.3a,  $r^2 = 0.01$ ,  $p > 0.1$ ) 和藏西风毛菊 (图 4.3c,  $r^2 = 0.05$ ,  $p > 0.1$ ) 的 SLA 没有表现出明显的海拔梯度格局, 但钉柱委陵菜 SLA 则随海拔升高而继续升高 (图 4.3b,  $r^2 = 0.50$ ,  $p = 0.005$ )。

与 SLA 不同,  $N_{\text{mass}}$  仅有高山嵩草 (图 4.4a,  $r^2 = 0.20$ ,  $p = 0.043$ ) 和钉柱委陵菜 (图 4.4b,  $r^2 = 0.15$ ,  $p = 0.046$ ) 在较低海拔地区表现出与海拔的正相关关系, 其变化率分别为  $0.63 \text{ mg g}^{-1}/100\text{m}$  和  $0.48 \text{ mg g}^{-1}/100\text{m}$ ; 但在较高海拔地区没有明显的海拔梯度格局 (图 4.4a – b,  $p > 0.1$ )。藏西风毛菊  $N_{\text{mass}}$  在整个梯度上都与海拔关系不明显 (图 4.4c,  $p > 0.1$ )。就  $N_{\text{area}}$  而言, 三个物种的  $N_{\text{area}}$  在较低海拔地区均表现为随海拔升高而显著降低 (高山嵩草, 图 4.4d,  $r^2 = 0.34$ ,  $p = 0.006$ ; 钉柱委陵菜, 图 4.4e,  $r^2 = 0.40$ ,  $p = 0.001$ ; 藏西风毛菊, 图 4.4f,  $r^2 = 0.48$ ,  $p < 0.001$ ); 但在较高海拔地区只有钉柱委陵菜的  $N_{\text{area}}$  随海拔升高而

继续降低（图 4.4e,  $r^2 = 0.45$ ,  $p = 0.009$ ）。

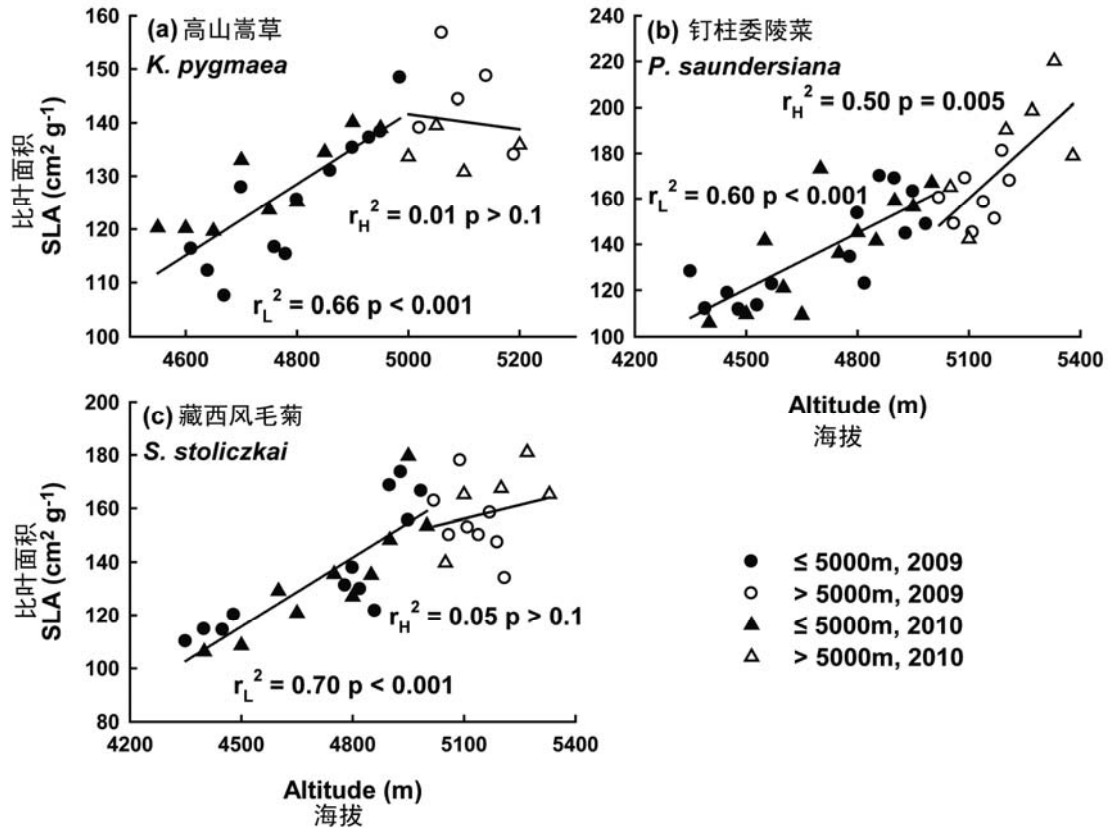


图4.3不同海拔范围内（低于5000m, L; 高于5000m, H）高山嵩草、钉柱委陵菜和藏西风毛菊比叶面积随海拔的变化规律。图中 $\Delta$ 和 $\circ$ 分别代表2009年和2010年数据。回归线为两年数据的总体趋势。

**Fig. 4.3** Altitudinal variations in specific leaf area (SLA) of *K. pygmaea*, *P. saundersiana* and *S. stoliczkai* in different elevation range (lower than 5000m, L; higher than 5000m, H). Regression lines denote the trends of data from 2009 ( $\Delta$ ) and 2010 ( $\circ$ ).

由于高山嵩草和钉柱委陵菜的 SLA 和  $N_{mass}$  在低海拔段表现为一致的随海拔升高而升高的趋势，这两个物种的 SLA 和  $N_{mass}$  之间呈现显著正相关关系（高山嵩草，图 4.5a,  $r^2 = 0.41$ ,  $p = 0.002$ ; 钉柱委陵菜，图 4.5b,  $r^2 = 0.32$ ,  $p = 0.003$ ）；在高海拔段则没有显著相关性（图 4.5a – b,  $p > 0.1$ ）。藏西风毛菊 SLA 与  $N_{mass}$  在整个海拔梯度上均没有显著相关性（图 4.5c,  $p > 0.1$ ）。

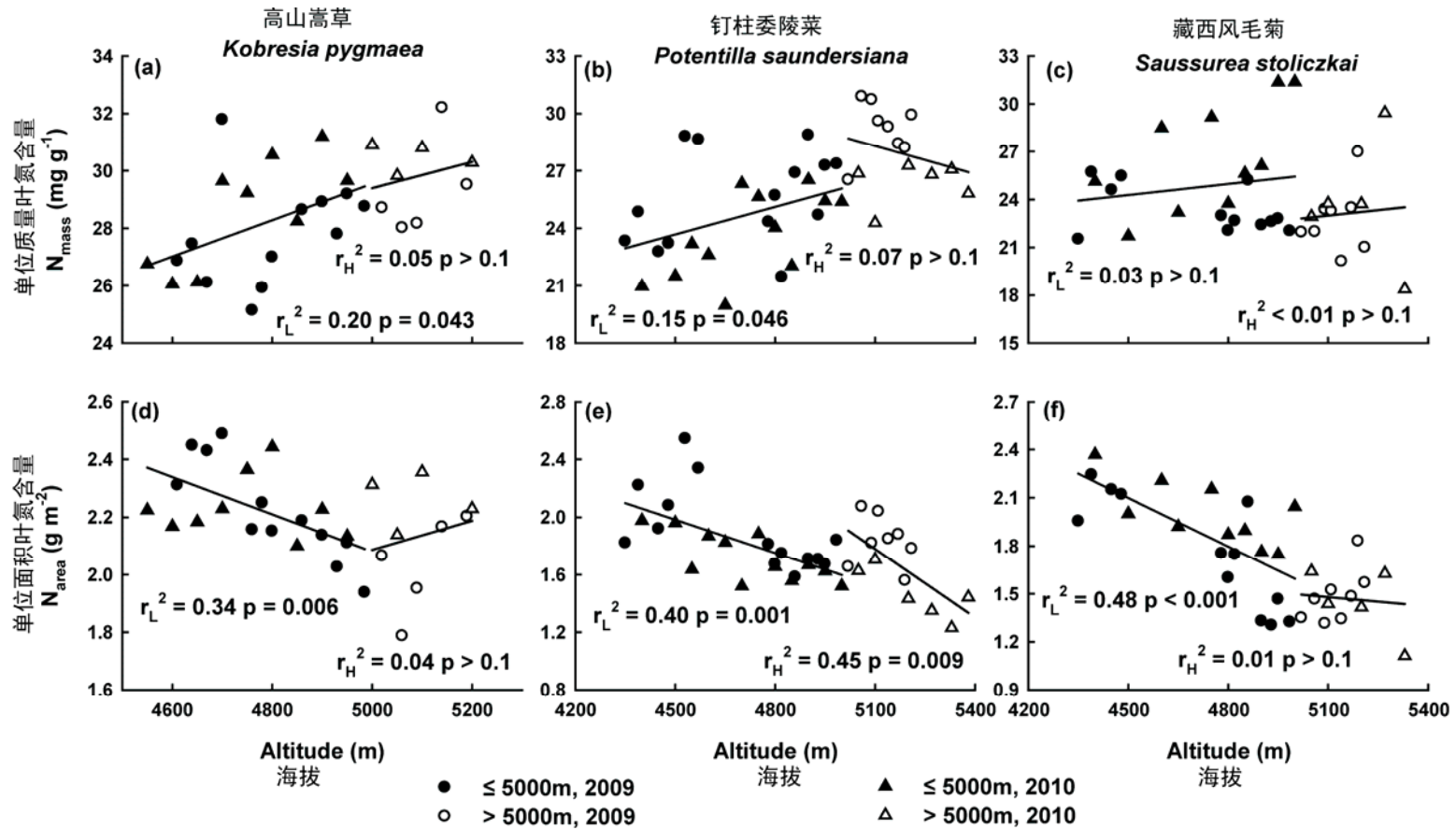


图4.4不同海拔范围内（低于5000m，L；高于5000m，H）高山嵩草、钉柱委陵菜和藏西风毛菊单位质量叶氮含量和单位面积叶氮含量随海拔的变化规律。图中△和○分别代表2009年和2010年数据。回归线为两年数据的总体趋势。

Fig. 4.4 Altitudinal variations in mass-based leaf nitrogen concentration ( $N_{\text{mass}}$ ) and area-based leaf nitrogen content ( $N_{\text{area}}$ ) of *K. pygmaea*, *P. saundersiana* and *S. stoliczkai* in different elevation range (lower than 5000m, L; higher than 5000m, H). Regression lines denote the trends of data from 2009 (△) and 2010 (○).

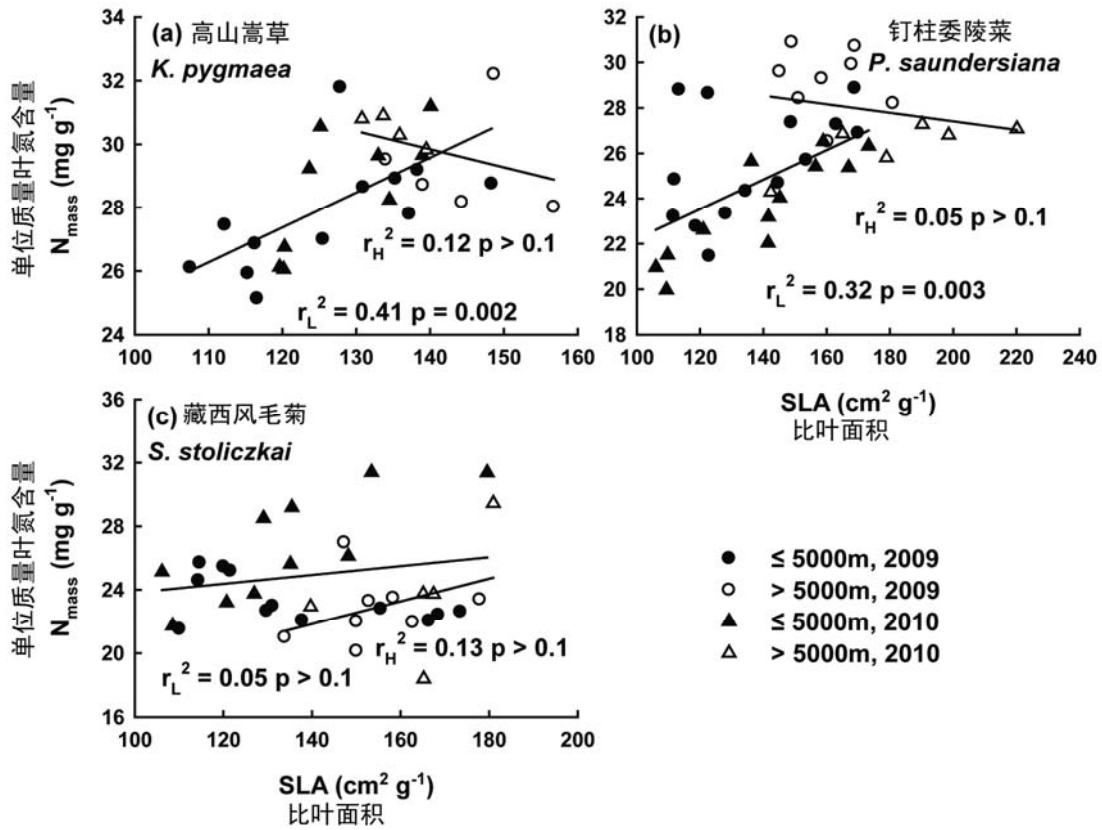


图4.5 不同海拔范围内（低于5000m，L；高于5000m，H）高山嵩草、钉柱委陵菜和藏西风毛菊单位质量叶氮含量（ $N_{\text{mass}}$ ）与比叶面积（SLA）之间的关系。图中 $\Delta$ 和 $\circ$ 分别代表2009年和2010年数据。回归线为两年数据的总体趋势。

Fig. 4.5 Relationships between mass-based leaf nitrogen concentration ( $N_{\text{mass}}$ ) and specific leaf area (SLA) of *K. pygmaea*, *P. saundersiana* and *S. stoliczkai* in different elevation range (lower than 5000m, L; higher than 5000m, H). Regression lines denote the trends of data from 2009 ( $\Delta$ ) and 2010 ( $\circ$ ).

就环境因子对叶性状的相对影响来看，在较低海拔地区，三个物种的 SLA 均与土壤全氮、生长季降水和生长季降水与积温（ $5^{\circ}\text{C}$ ）的比值显著正相关，而与生长季平均气温显著负相关（表 4.2）；在较高海拔地区，高山嵩草和藏西风毛菊 SLA 与任一环境因子均没有显著相关性，而钉柱委陵菜 SLA 与土壤全氮和生长季降水与积温（ $5^{\circ}\text{C}$ ）的比值显著正相关，而与生长季平均气温和生长季降水显著负相关。针对优势物种高山嵩草的分析发现，在较低海拔地区，生长季降水与积温（ $5^{\circ}\text{C}$ ）的比值对其 SLA 的解释度最高（表 4.2），而温度的降低并没有导致 SLA 减小，表明水分的可利用性是导致 SLA 变化的限制因子；而在较高海拔地区，SLA 受环境因子的影响比较复杂。

与 SLA 相比, 导致  $N_{\text{mass}}$  海拔梯度分异的环境因子比较复杂。总体来看, 土壤全氮含量是导致较低海拔地区高山嵩草和钉柱委陵菜  $N_{\text{mass}}$  变化的主要因子 (表 4.2); 而在较高海拔地区, 三个物种的  $N_{\text{mass}}$  均没有表现出与任一环境因子的相关性 (表 4.2)。

#### 4.1.3 SLA 和 $N_{\text{mass}}$ 的变化对叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响

从机理上来看, 环境因素并不能直接影响叶  $\delta^{13}\text{C}$  值, 而是通过影响诸如 SLA 和叶氮含量等性状来间接影响叶  $\delta^{13}\text{C}$  值 (Schulze *et al.*, 2006)。如前所述, 水分缺乏的情况下, 植物往往产生较厚或密度较大的叶片, 导致较小的 SLA 和较高的  $N_{\text{area}}$ , 从而保持较高的光合速率。同时, 干旱地区植物叶-大气的水汽压差 (vapor pressure deficit, VPD) 较大, 从而导致叶气孔导度较低。这些因素都可以降低叶片内部  $\text{CO}_2$  浓度 ( $c_i$ ) 与环境  $\text{CO}_2$  浓度 ( $c_a$ ) 的比值, 从而降低植物对  $^{13}\text{C}$  的判别, 产生较高的  $\delta^{13}\text{C}$  值。而  $N_{\text{mass}}$  的增加可以通过诸如增加光合酶投资等途径促进植物光合速率, 导致较低的  $c_i/c_a$  值和较高的  $\delta^{13}\text{C}$  值。理论上说, SLA 与  $\delta^{13}\text{C}$  值呈负相关, 而  $N_{\text{mass}}$  与  $\delta^{13}\text{C}$  值呈正相关 (Farquhar *et al.*, 1989; Luo *et al.*, 2011)。本研究中, 就优势物种高山嵩草来看, 其在较低海拔地区的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与 SLA 呈显著负相关 (图 4.6d), 但叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与  $N_{\text{mass}}$  也呈显著负相关 (图 4.6a), 表明这一地区较少的降水产生的干旱胁迫是叶  $\delta^{13}\text{C}$  值较高的主要原因。在较高海拔地区, 其叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与 SLA 和  $N_{\text{mass}}$  均没有显著的相关性 (图 4.6a, d), 说明 SLA 和  $N_{\text{mass}}$  的变化在这一地区不能很好地解释叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的变化, 即, 控制 SLA 和  $N_{\text{mass}}$  与控制叶  $\delta^{13}\text{C}$  值变化的环境因子可能有所不同。就另外两个伴生物种来看, 其叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与 SLA 和  $N_{\text{mass}}$  的关系在不同物种和不同海拔地区之间均有所不同 (图 4.6b - c, e - f)。

#### 4.1.4 高山嵩草叶水势的海拔梯度格局及其环境解释

进一步针对优势物种高山嵩草的水势测定数据表明, 该物种叶水势随海拔升高先升高后降低, 且不同海拔之间差异显著 (图 4.7a)。由于生长季降水与积温 ( $5^\circ\text{C}$ ) 的比值随海拔升高而升高, 因此, 高山嵩草叶水势与该比值之间也表现为先升高后降低的格局 (图 4.7b)。高山嵩草叶水势的海拔的变化格局表明该物种在中间海拔的水分胁迫最小, 而在较低和较高海拔都面临着较大的水分胁迫。

**表4.2** 非生物环境因子对三个物种SLA和 $N_{\text{mass}}$ 的解释 (r)。非生物环境因子包括土壤全氮、生长季平均气温、生长季降水和生长季降水与积温 (5°C) 的比值。

**Table 4.2** Correlation coefficients (r) of abiotic environmental factors and SLA and  $N_{\text{mass}}$  of the three species. abiotic environmental factors included soil total nitrogen (STN), growing season mean air temperature (GSAT), growing season precipitation (GSP) and the ratio of GSP to accumulated temperature (5 °C, AccT).

	土壤全氮 STN		生长季平均气温 GSAT		生长季降水 GSP		生长季降水/积温 GSP/AccT	
	L	H	L	H	L	H	L	H
<b>高山嵩草 <i>K. pygmaea</i></b>								
SLA	0.77 <sup>**</sup>	-0.17 <sup>ns</sup>	-0.81 <sup>***</sup>	0.12 <sup>ns</sup>	0.81 <sup>***</sup>	0.33 <sup>ns</sup>	0.83 <sup>***</sup>	-0.15 <sup>ns</sup>
$N_{\text{mass}}$	0.54 <sup>*</sup>	-0.32 <sup>ns</sup>	-0.45 <sup>*</sup>	-0.23 <sup>ns</sup>	0.45 <sup>*</sup>	-0.18 <sup>ns</sup>	0.42 <sup>ns</sup>	0.25 <sup>ns</sup>
<b>钉柱委陵菜 <i>P. saundersiana</i></b>								
SLA	0.81 <sup>***</sup>	-0.59 <sup>*</sup>	-0.77 <sup>***</sup>	-0.71 <sup>**</sup>	0.60 <sup>***</sup>	-0.70 <sup>**</sup>	0.77 <sup>***</sup>	0.70 <sup>**</sup>
$N_{\text{mass}}$	0.47 <sup>*</sup>	0.28 <sup>ns</sup>	-0.39 <sup>*</sup>	0.27 <sup>ns</sup>	0.17 <sup>ns</sup>	0.50 <sup>ns</sup>	0.40 <sup>*</sup>	0.31 <sup>ns</sup>
<b>藏西风毛菊 <i>S. stoliczkai</i></b>								
SLA	0.83 <sup>***</sup>	-0.08 <sup>ns</sup>	-0.84 <sup>***</sup>	-0.22 <sup>ns</sup>	0.84 <sup>***</sup>	0.22 <sup>ns</sup>	0.87 <sup>***</sup>	0.24 <sup>ns</sup>
$N_{\text{mass}}$	0.31 <sup>ns</sup>	0.53 <sup>ns</sup>	-0.17 <sup>ns</sup>	-0.07 <sup>ns</sup>	0.17 <sup>ns</sup>	0.07 <sup>ns</sup>	0.18 <sup>ns</sup>	0.04 <sup>ns</sup>

\*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ , ns, no significant difference.

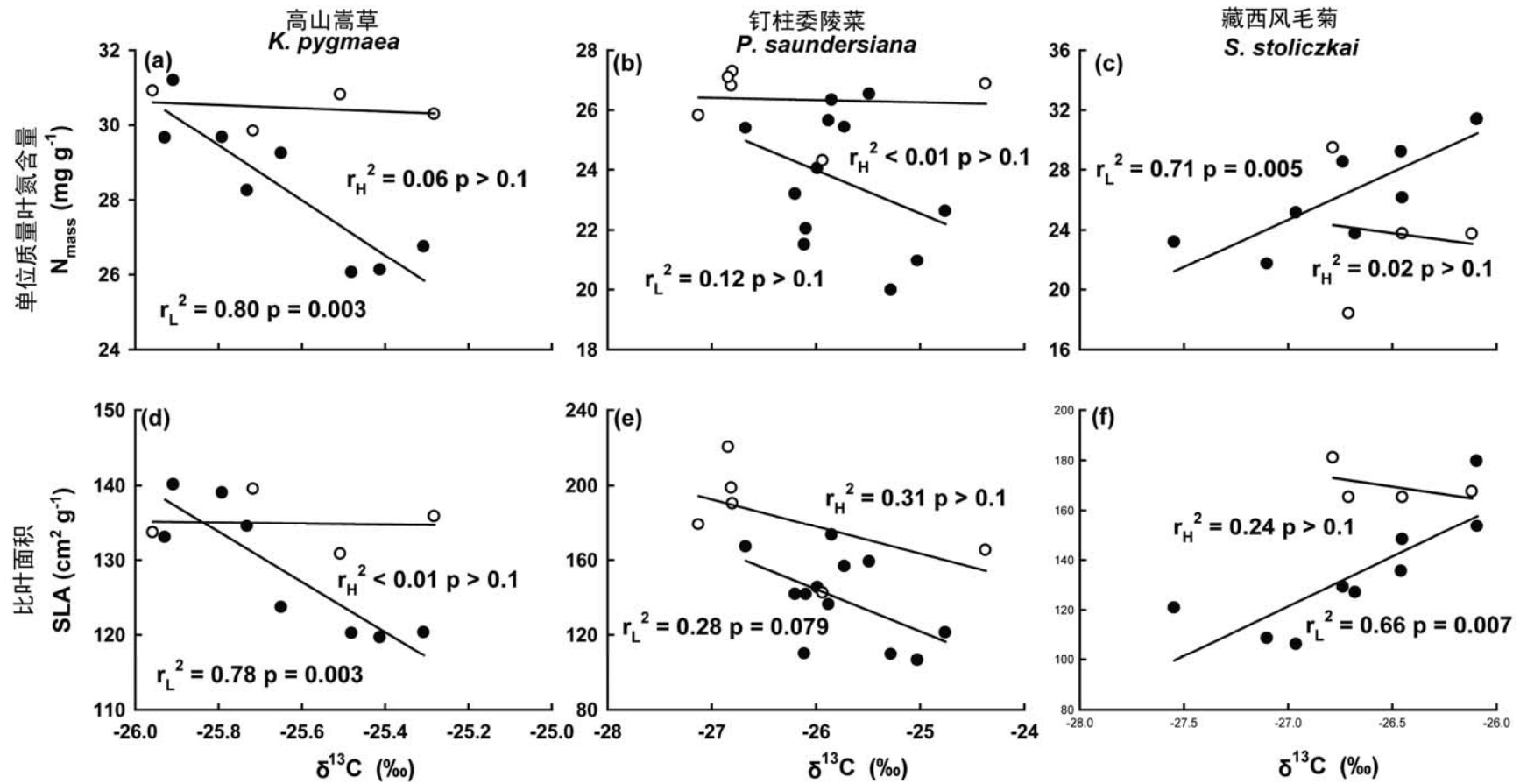


图4.6 不同海拔范围内（低于5000m, L；高于5000m, H）高山嵩草、钉柱委陵菜和藏西风毛菊单位质量叶氮含量（ $N_{mass}$ ）和比叶面积（SLA）与叶 $\delta^{13}C$ 值之间的关系。

Fig. 4.6 Relationships between mass-based leaf nitrogen concentration ( $N_{mass}$ ), area-based leaf nitrogen content ( $N_{area}$ ) and specific leaf area (SLA) of *K. pygmaea*, *P. saundersiana* and *S. stoliczkai* in different elevation range (lower than 5000m, L; higher than 5000m, H).

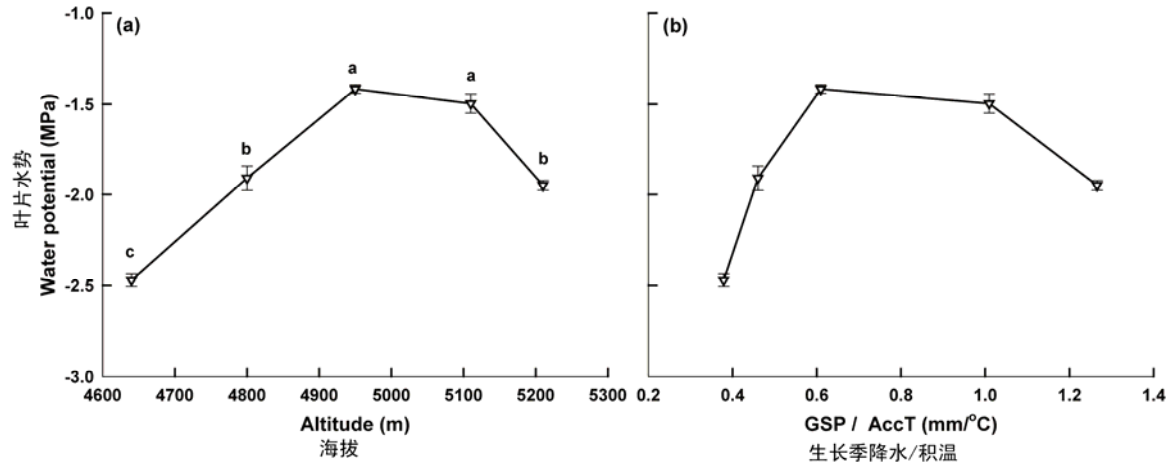


图4.7 高山嵩草叶水势的海拔梯度格局及其与生长季降水与积温（5°C）比值之间的关系。不同字母表示水势平均值在不同海拔之间差异显著（ $p < 0.05$ ）。误差线为标准误。

Fig. 4.7 (a) Altitudinal variation in leaf water potential of *Kobresia pygmaea*, and (b) its relationship with the ratio of growing season precipitation (GSP) to  $\geq 5^{\circ}\text{C}$  accumulated temperature (AccT). Different letters indicated significant differences between altitudes ( $p < 0.05$ ). Bar lines indicated standard error of the mean.

## 4.2 讨论：叶性状的海拔分异机制及对 NPP 的指示作用

### 4.2.1 叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值海拔分异的环境影响机制

就目前研究来看，一般认为植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与降水和温度呈负相关 (Morecroft & Woodward, 1990, 1996; Bowling *et al.*, 2002; Song *et al.*, 2008; Luo *et al.*, 2009)。而在海拔梯度上，植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔升高有两种不同的变化趋势，这与所研究山地所处的环境有关。在湿润地区，叶  $\delta^{13}\text{C}$  值一般表现为随海拔升高而升高 (Körner *et al.*, 1988; Männel *et al.*, 2007)，随海拔升高而降低的 SLA 是造成这一格局的主要原因 (Körner *et al.*, 1988, 1991; Vitousek *et al.*, 1990; Hultine & Marshall, 2000; Männel *et al.*, 2007)，对于 SLA 对叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响机制将在下文做进一步的讨论。而在干旱地区，植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值则首先受到干旱导致的水分胁迫，而海拔升高造成的降水增加则可以缓解这一胁迫，因此，植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值表现出随海拔升高而降低的趋势 (Van de Water *et al.*, 2002)。本研究所处的地点位于青藏高原亚寒带季风半干旱气候地区 (中国科学院青藏高原综合科学考察队, 1984)。在较低海拔地区 (5000m 以下)，优势物种高山嵩草的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值表现为随海拔升高而降低的趋势 (图 4.1a)，与前述在干旱地区或干旱年份的研究结论一致 (Friend *et al.*, 1989; Van de Water *et al.*, 2002)。环境因子对



高山嵩草叶  $\delta^{13}\text{C}$  值影响的分析表明, 在较低海拔地区, 其与降水以及降水与温度的组合呈负相关, 而与温度呈正相关 (图 4.2), 说明这一地区水分缺乏造成的干旱胁迫是叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的控制因子, 且温度的增加可以通过诸如增加蒸散等加剧这一干旱胁迫 (Webb *et al.*, 1983; Epstein *et al.*, 1997)。随海拔升高, 降水增加而温度降低, 水热组合优化, 缓解了水分缺乏导致的干旱胁迫, 叶  $\delta^{13}\text{C}$  值降低 (Friend *et al.*, 1989; Van de Water *et al.*, 2002)。当达到最佳水热组合后而海拔继续升高时, 水分继续增加但热量缺乏, 而高山嵩草叶  $\delta^{13}\text{C}$  值则有升高的趋势 (图 4.2d), 表明此时水分缺乏导致的干旱胁迫不再是叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的限制因子。在青藏高原东南部, 宋明华等 (Song *et al.*, 2008) 和罗天祥等 (Luo *et al.*, 2009) 对青藏高原东南部林线物种的研究认为, 林线树种的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值在林线以下随海拔升高而降低或没有明显变化, 而在林线地区则显著升高。在英国北部山区, Morecroft 和 Woodward (1990, 1996) 对两个草本物种 *Alchemilla alpina* 和 *Nardus stricta* 的也表明, 低温会导致较高的  $\delta^{13}\text{C}$  值。考虑到高山嵩草叶  $\delta^{13}\text{C}$  值随温度升高而降低 (如本研究图 4.2b 的高海拔地区和宋明华等 (Song *et al.*, 2008) 的研究), 以及本研究中高山嵩草叶水势在高海拔地区降低 (图 4.7), 我们认为本研究中高海拔地区的低温, 是高山嵩草叶  $\delta^{13}\text{C}$  值升高的控制因子。

其它两个物种随海拔升高不同的变化规律表明, 除去直接受到的环境胁迫之外, 伴生物种可能还面临竞争能力更强的优势物种的竞争, 并且其生物量在群落中所占比例很低, 不能指示群落水平 NPP 的变化。

#### 4.2.2 SLA 和 $N_{\text{mass}}$ 海拔分异的环境机制

作为与植物光合能力密切相关的植物性状, 比叶面积 (SLA) 和叶氮含量直接反映了叶片捕获光能和同化  $\text{CO}_2$  的能力 (Field & Mooney, 1986; Reich *et al.*, 1998; Wright *et al.*, 2004)。因此, 植物的光合能力通常与比叶面积和叶氮含量呈正相关 (Reich *et al.*, 1997; Wright *et al.*, 2004)。已有研究表明, 草本植物单位质量叶氮含量 ( $N_{\text{mass}}$ ) 通常表现为随海拔升高而升高 (Körner, 1989; Bowman *et al.*, 1999; Ceriani *et al.*, 2009), 与本研究结果一致。但是, 三个物种的 SLA 均表现为在较低海拔地区随海拔升高而升高, 而在较高海拔地区没有显著变化 (图 4.3), 与大多数研究结论不同 (Körner *et al.*, 1986; Hultine & Marshall, 2000; Kao & Chang, 2001; Luo *et al.*, 2005b; Shi *et al.*, 2006), 而与 Bowman 等对美国

科罗拉多高山草本 *Frasera speciosa* 的研究一致 (Bowman *et al.*, 1999), 但其对相关机理缺乏深入解释。

叶性状通常同时受到多个环境因子的影响, 如干旱、低温或强辐射等环境下的植物往往具有较低的 SLA (Reich *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2001, 2002; Luo *et al.*, 2005b; Poorter *et al.*, 2009)。本研究中, 较低海拔地区温度相对较高而降水较少, 其较低的 SLA 说明降水可能是该地区植物 SLA 变化的限制因子。对  $N_{\text{mass}}$  来说, 较低海拔地区的土壤全氮含量则是其随海拔升高而升高的限制因子, 因为土壤全氮含量对三个物种  $N_{\text{mass}}$  的解释度都是最高的 (表 4.2)。在较低海拔地区较高的  $N_{\text{area}}$  并没有导致较高的 NPP, 说明在水分缺乏的状况下, 植物生存主要受到水分条件的限制, N 元素的影响相对较小 (Luo *et al.*, 2009; 2011)。随着海拔升高, 降水增加而温度降低, 导致降水与积温的比值较高。但是, 当海拔或降水与积温之比远离植物生产所需的最佳水热组合之后, NPP 显著下降, 而 SLA 和  $N_{\text{mass}}$  则没有明显变化 (见图 4.9 示意), 并且在优势物种中与任一环境因子均没有显著相关 (表 4.2)。因此, 这一地区 SLA 和  $N_{\text{mass}}$  的变化不能解释 NPP 的海拔变化规律, 由此表明, 在较高海拔地区, 限制群落水平 NPP 的主要环境因子, 与控制 SLA 和  $N_{\text{mass}}$  变化的主要环境因子存在明显差异。一般认为, 夏季的迎风坡上随海拔升高云量增加, 空气相对湿度升高, 对太阳辐射的吸收、反射和散射作用增加, 光合有效辐射降低 (Photosynthetic active radiation, PAR) (Richardson *et al.*, 2004; 孔高强, 2011), 而植物往往通过产生较高的 SLA 来补偿较低 PAR 所带来的光合能力降低 (Mitchell & Woodward, 1988; Evans & Poorter, 2001; Poorter *et al.*, 2009)。就本研究梯度来看, 生长季期间高海拔云量明显地多于低海拔地区, 空气相对湿度随海拔升高而升高 (见图 2.7b), 并且生长季时间段内较高海拔 (5210m) 的 PAR 要高于较低海拔 (4950m) (图 4.8)。因此, 在该海拔梯度上, 云量和水汽对辐射的影响可能对 SLA 的海拔分异 (尤其在较高海拔地区) 有重要的作用, 而温度的影响相对较小。此外, SLA 还可能受到叶片在植物体的生长部位和年龄的影响 (Anten & Hirose, 1999; Gunn *et al.*, 1999; Poorter *et al.*, 2009)。研究表明, 生长在植物体下部的叶片由于光强度较低而具有较高的 SLA (Anten & Hirose, 1999); 叶片随着生长时间的延长其 SLA 降低 (Gunn *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2006)。就本研究的群

落结构（只具有草本层）和所关注的三个物种来看，其垂直高度一般在 5cm 以内（见表 3.1）。因此，由于生长部位不同所导致的 SLA 变化应该不是其海拔分异的主要因素。然而，不同海拔梯度上，植物的生长季开始时间有所不同（见图 2.7d），因此可能导致来自不同海拔的叶片具有不同的生长时间，从而导致其 SLA 有所差异。进一步对不同海拔梯度上的叶片进行定位观测并分析其 SLA 随发育时间的变化将有助于理解 SLA 的海拔分异机制。

从结构上来看，SLA 由叶厚度和密度决定，且通常与二者呈负相关（Westoby, 1998; Wilson *et al.*, 1999）。研究表明，降水较少的环境往往产生较小或较细长的叶（McDonald *et al.*, 2003; Yates *et al.*, 2010），而植物叶的密度和厚度较大（Niinemets, 2001），进而可以提高水分利用效率（Araus *et al.*, 1997）。本研究中，三个物种的叶厚度随海拔没有显著的变化（数据未显示），因此，SLA 的变化可能主要由叶密度的变化所导致，这与前人对草本植物的研究一致（Niinemets, 1999; Poorter *et al.*, 2009）。进一步对叶解剖特征数据的分析将有助于弄清 SLA 随海拔的变化机理。

#### 4.2.3 SLA 和 $N_{\text{mass}}$ 对叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值的影响机制

在光合作用吸收  $\text{CO}_2$  的过程中，植物优先利用较轻的稳定性碳同位素 ( $^{12}\text{C}$ )，而对较重的  $^{13}\text{C}$  有识别和排斥作用（称之为同位素判别，Farquhar *et al.*, 1989）。从植物生理角度看，叶  $\delta^{13}\text{C}$  值综合反映了  $\text{CO}_2$  需求与供给之间的平衡（O'Leary, 1988; Farquhar *et al.*, 1989）。由于叶光合能力决定了植物对  $\text{CO}_2$  的需求，而叶气孔导度决定着  $\text{CO}_2$  的供给，因此，叶气孔导度降低或者光合能力提升均可以导致叶片内部  $\text{CO}_2$  浓度 ( $c_i$ ) 与环境  $\text{CO}_2$  浓度 ( $c_a$ ) 的比值降低，从而导致植物对碳同位素的判别降低，产生较高的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值。由于气孔是  $\text{CO}_2$  吸收和水分丧失的共同通道，其开放程度存在对  $\text{CO}_2$  吸收和水分丧失的权衡，因此在水分胁迫条件下，植物出于保持水分的需要，降低气孔导度，使  $\text{CO}_2$  吸收减少，叶  $\delta^{13}\text{C}$  值升高，导致叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与植物光合生产呈负相关关系（Luo *et al.*, 2009; 2011），而与水分利用效率呈正相关，反映了植物长期的水分状况（Farquhar *et al.*, 1982; 1989）。

由于 SLA、叶氮含量和气孔导度等叶性状与植物光合能力密切相关，因此环境因子通过影响这些叶性状进而影响叶  $\delta^{13}\text{C}$  值（Schulze *et al.*, 2006）。在解

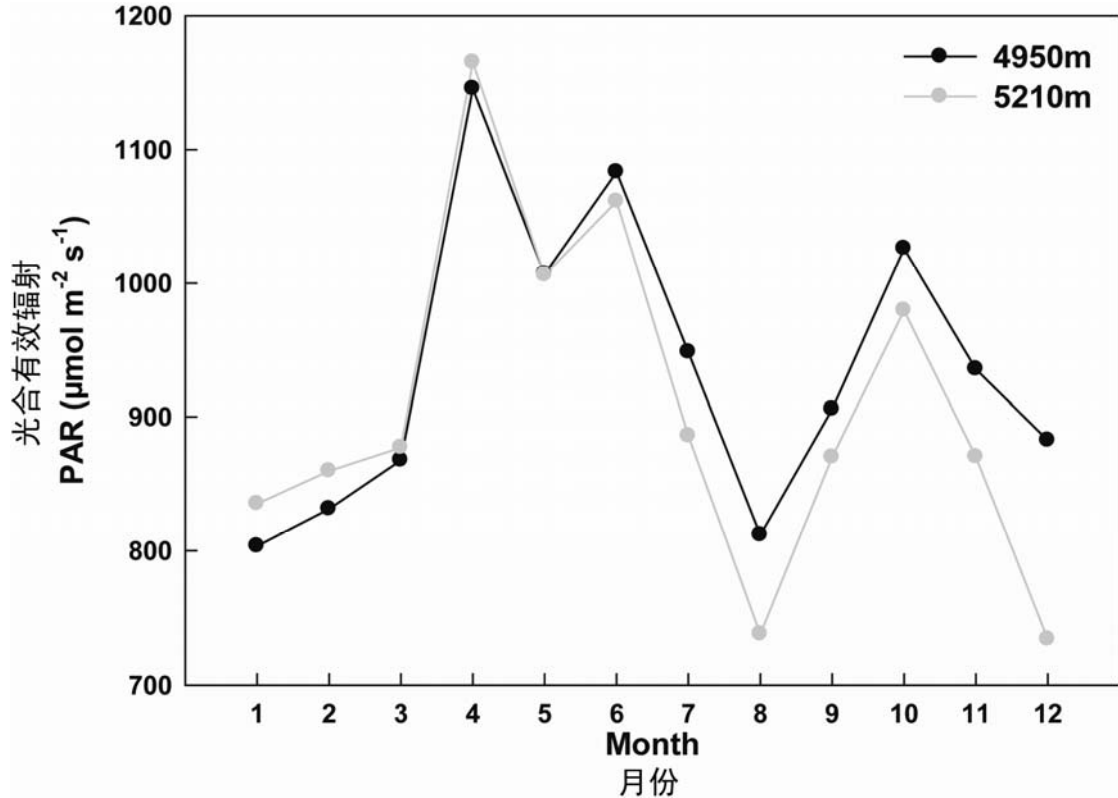


图4.8 2009年月平均光合有效辐射在两个海拔(4950m和5210m)之间的比较。统计数据为每天9:00–19:00(北京时间)之间的光合有效辐射。

Fig. 4.8 Monthly mean values of photosynthetically active radiation (PAR) at 4950m and 5210m in year 2009. PAR of 9:00–19:00 were used to calculate the monthly mean values.

释湿润地区  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔梯度升高而升高的格局时,一种观点认为随海拔升高而降低的 SLA 和不变甚至升高的  $N_{\text{mass}}$  导致较高的  $N_{\text{area}}$ , 较高的净光合速率降低了叶片对  $^{13}\text{C}$  的判别 (Körner & Diemer, 1987; Körner *et al.*, 1988; Körner, 1989), 表明  $\delta^{13}\text{C}$  值与 SLA 负相关, 而与  $N_{\text{area}}$  正相关。另一种观点认为高海拔地区较高的  $\delta^{13}\text{C}$  值主要是由较厚的叶片 (SLA 较小) 增加了  $\text{CO}_2$  在叶内部扩散的距离所导致 (Vitousek *et al.*, 1990), 导致 SLA 与  $\delta^{13}\text{C}$  值之间存在负相关。而在解释干旱地区  $\delta^{13}\text{C}$  值随海拔升高而降低的格局时, 相关研究认为低海拔的干旱胁迫及其导致的气孔导度较低是这一格局的控制因子 (Van de Water *et al.*, 2002)。干旱条件下, 植物通常具有较低的 SLA (Reich *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2001; Luo *et al.*, 2005b)、较高的  $N_{\text{area}}$  (Cunningham *et al.*, 1999) 和较低的气孔导度 (Turner *et al.*, 1985; Van de Water *et al.*, 2002), 导致较高的  $\delta^{13}\text{C}$  值。

在本研究中, 较低海拔地区的温度较高而降水较少, SLA 较小,  $N_{\text{mass}}$  较低,

虽然  $N_{\text{area}}$  较高, 但 NPP 较低, 因此, 较高的  $\delta^{13}\text{C}$  值可能主要受到降水较少导致的干旱胁迫, 而 N 元素的影响相对较低 (Luo *et al.*, 2009; 2011)。在较高海拔地区, SLA、 $N_{\text{mass}}$  和  $N_{\text{area}}$  变化不明显, 而  $\delta^{13}\text{C}$  值却显著升高, 说明控制 SLA 和 N 元素的环境因子与控制  $\delta^{13}\text{C}$  值的环境因子有所不同。在这一海拔范围内, SLA 非但没有降低, 反而比较低海拔地区为高 (图 4.3), 表明低温并不是该地区 SLA 的控制因子 (表 4.2), 且 SLA 的变化不能解释  $\delta^{13}\text{C}$  值的升高趋势。就叶氮含量对  $\delta^{13}\text{C}$  值的影响来看, 通常认为  $N_{\text{area}}$  增加促进净光合速率, 加大了叶片对  $\text{CO}_2$  的需求, 从而降低其对  $^{13}\text{C}$  的判别 (Körner & Diemer, 1987; Körner *et al.*, 1988; Körner, 1989)。但是在本研究中, 虽然 SLA 和  $N_{\text{mass}}$  均随海拔升高而升高, 但  $N_{\text{area}}$  却显著降低, 而在较高海拔地区没有明显变化 (图 4.4)。因此,  $N_{\text{area}}$  并不能解释高海拔地区升高的  $\delta^{13}\text{C}$  值。

除 SLA 和叶氮含量以外, 气孔导度的变化也可以引起  $\delta^{13}\text{C}$  值的改变。有研究表明, 低温 (导致的水分胁迫) 可以明显地降低植物的气孔导度 (Smith *et al.*, 1973; Delucia, 1986; Morecroft & Woodward, 1996; Mellander *et al.*, 2004)。因此, 本研究较高海拔地区的  $\delta^{13}\text{C}$  值升高, 可能由低温 (导致的水分胁迫) 产生的低气孔导度所导致, 而受 SLA 和叶氮含量变化的影响较小, 因为气孔导度决定着  $\text{CO}_2$  的供给, 其值降低可以降低  $c_i/c_a$  值, 从而降低植物对  $^{13}\text{C}$  的判别。因此, 进一步对气孔导度的影响有助于我们对  $\delta^{13}\text{C}$  值海拔梯度格局的解释。

#### 4.2.4 叶性状对 NPP 的指示作用

利用青藏高原植被样带数据建立的模型表明, 叶  $\delta^{13}\text{C}$  值与 NPP 之间存在显著地负相关, 并且得到了全球文献数据的支持 (Luo *et al.*, 2009; 2011)。该模型表明, 在干旱条件下, NPP 主要受水分条件的控制, 与本研究在低海拔地区的结论一致。在较高海拔地区, 低温 (导致水分胁迫) 使叶  $\delta^{13}\text{C}$  值升高 (本研究以及 Song *et al.*, 2008; Luo *et al.*, 2009), 较高  $\delta^{13}\text{C}$  值同样指示 NPP 的下降 (Luo *et al.*, 2009; 2011)。就整个海拔梯度来看, 随海拔升高而先升高后降低的 NPP 与先降低后升高的优势物种叶  $\delta^{13}\text{C}$  值之间呈很好地负相关 (图 4.9 示意), 支持罗天祥等 (Luo *et al.*, 2009) 的模型, 表明海拔梯度上植物叶  $\delta^{13}\text{C}$  值对生产力的变化有很好的指示作用。

在整个海拔梯度上,  $N_{\text{area}}$  先下降后没有明显的变化趋势并不能解释 NPP 先

升高后降低的格局（见图 4.4 及 4.9 示意）。 $N_{area}$  与净光合速率的正相关并不是一成不变的。有研究表明， $N_{area}$  升高而净光合速率不变（Westbeek *et al.*, 1999）甚至降低（Vitousek *et al.*, 1990; Hikosaka *et al.*, 2002），或者  $N_{area}$  没有明显变化而净光合速率却显著下降（孔高强, 2011），并且认为 N 元素在光合和非光合器官中的分配（极端低温下 N 元素更多向非光合器官中投资）导致了这种格局的出现。因此，进一步对不同海拔梯度上植物叶氮在不同器官之间的分配状况将有助于解释本研究中这一特殊的  $N_{area}$  和 NPP 的关系。

综上所述，由较小 SLA 和较高叶  $\delta^{13}C$  值所反映出来的干旱胁迫是较低海拔地区 NPP 较低的限制因子；而在较高海拔地区，SLA 和叶氮含量的变化不能解释叶  $\delta^{13}C$  值及 NPP 的变化，而叶  $\delta^{13}C$  值仍然与 NPP 负相关，因此，NPP 的降低主要受限于由较高的叶  $\delta^{13}C$  值所反映出来的低温导致的水分胁迫，而 N 元素的影响相对较小。

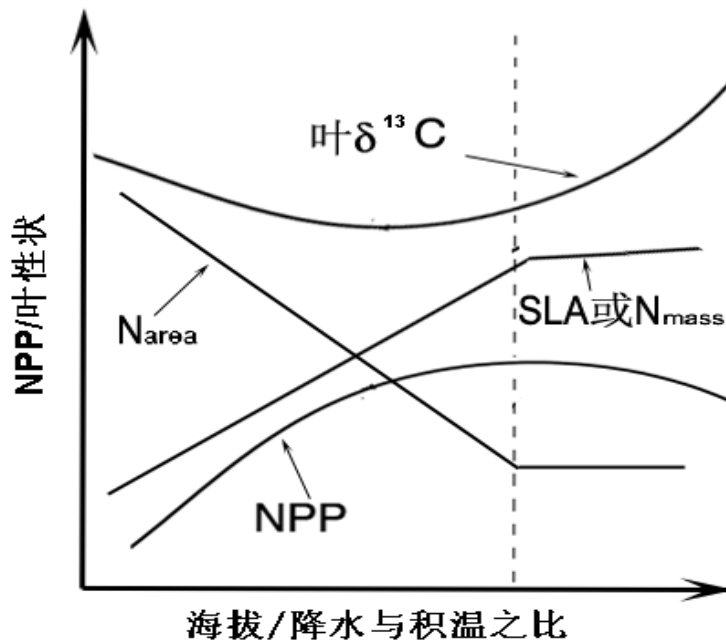


图4.9 NPP及相关叶性状随海拔和降水与积温之比的不同变化趋势示意图。图中虚线表示最大NPP时的最佳环境因子值。

**Fig. 4.9** Different trends of NPP and leaf traits with increasing altitude or environmental factor (e.g. the ratio of growing season precipitation to  $\geq 5^{\circ}C$  accumulated temperature). Dash line indicated the optimum values of environmental factors when maximum NPP occurred.

### 4.3 小结

植物性状是植物对其长期生存环境的综合反映，并且将植物个体属性与生态系统过程和功能有机地联系在一起。本研究中，作为反映植物长期水分状况的指标，优势物种高山嵩草叶  $\delta^{13}\text{C}$  值表现出随海拔升高而先降低后升高的趋势，与 NPP 的海拔格局（先升高后降低）呈负相关，表明叶  $\delta^{13}\text{C}$  值对 NPP 的海拔分异有很好的指示作用。随海拔升高，SLA 和  $N_{\text{mass}}$  升高，而  $N_{\text{area}}$  降低，但在较高海拔地区（>5000m）没有明显变化。高海拔地区 SLA、 $N_{\text{mass}}$  和  $N_{\text{area}}$  不能很好的指示 NPP 的变化，表明在该地区控制叶性状和叶  $\delta^{13}\text{C}$  值以及 NPP 的环境因子有所不同。高海拔地区没有明显变化的 SLA 和叶氮含量不能解释该地区较高的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值。结合环境因子来看，较低海拔地区降水较少导致的干旱胁迫是叶  $\delta^{13}\text{C}$  值较高的主要原因；而降水相对充沛的较高海拔地区，低温导致的水分胁迫降低了叶片对  $^{13}\text{C}$  的判别，而 SLA 和 N 元素的影响相对较小。此外，高山嵩草随海拔升高而先升高后降低的叶水势也表明植物在中间海拔的水分胁迫最小，与叶  $\delta^{13}\text{C}$  值和 NPP 所反映出的海拔格局一致。综上所述，我们认为，该海拔梯度上植物光合生产主要受限于水分胁迫，但不同海拔梯度导致水分胁迫的环境因子有所不同，即：低海拔的水分胁迫主要来自于降水较少导致的干旱，而高海拔则主要由低温所致。并且，在水分胁迫状况下，植物光合生产主要受到水分条件的限制，而 N 元素的影响相对较小。

## 第五章 结论与展望

在位于西藏当雄县的念青唐古拉山南坡，本论文通过系统测定围栏内、外的高寒草甸群落和不同功能群生物量以及优势物种的叶氮含量、比叶面积、叶 $\delta^{13}\text{C}$ 值和叶水势等指标随海拔梯度的变化规律，利用相应的实测气象和土壤因子数据，对上述指标的海拔梯度格局进行了机理性解释，并对高海拔地区的植物生产是否存在低温所导致的水分胁迫这一争论已久的问题进行了探讨。主要结论如下：

1. 实测气象因子的分析表明，随海拔升高，气温和土壤温度（均包括生长季、5月和7月平均温度和日平均气温 $\geq 5^\circ\text{C}$ 的积温）线性降低，降水（包括生长季、5月和7月降水）先升高后降低，最大值出现于5100m左右，而表征水分和温度组合状况的生长季降水与积温的比值则升高。**气象因子的海拔梯度格局表明，高海拔地区的水分相对充足。**

2. 对群落和不同功能群地上生物量的分析表明，随海拔升高，围栏内、外的群落总地上生物量和莎草类地上生物量的变化趋势一致，均为先升高后降低的规律，最大值出现于4950m–5110m之间，而禾草类、垫状植物、豆科植物和杂草类植物没有表现出一致的海拔梯度格局。对群落总地上生物量组成的分析表明，莎草类，尤其是高山嵩草生物量在4650m以上占据了群落总生物量的大部分，其它4个功能群的贡献相对较小，且禾草类主要分布在4650m以下，而垫状植物只出现在4800m以上。物种丰富度对群落地上生物量的影响分析表明，围栏内、外物种丰富度与群落地上生物量呈显著地正相关。但是，当去除环境因子对二者的影响之后，物种丰富度与群落地上生物量之间没有显著的相关性，究其原因可能是二者之间的正相关可能是它们随环境因子的共变造成的，而不是二者之间固有的关系。环境因子对地上生物量的相对影响分析表明，低海拔地区的低降水导致的干旱胁迫限制了植物生产。然而，草线附近（5210m）较好的相对水分状况并没有产生更高的生产力，**究其原因可能是高海拔地区的低温限制了植物对水分的利用，从而产生生理干旱**，降低了生产力。因此，在该海拔梯度上存在对该地区植物生长最适的水热组合，此时的生长季平均气温和土壤温度以及生长季降水与积温的比值分别为 $5.4\text{--}5.9^\circ\text{C}$ 、 $7.4\text{--}8.5^\circ\text{C}$ 和



0.80-0.84。本研究结论认为,当所研究的山地处于干旱半干旱地区时,植物生产力在不同海拔可能受到不同环境因子的控制,而这种山地类型在青藏高原较为常见。因此,在研究高原植被对于气候变化的响应时,不同海拔高度植被的响应模式可能有所不同。

3. 进一步对优势物种—高山嵩草 *K. pygmaea* 和伴生种—钉柱委陵菜 *P. saundersiana* 和藏西风毛菊 *S. stoliczkai* 的相关叶性状分析表明,优势物种高山嵩草叶  $\delta^{13}\text{C}$  值表现出随海拔升高而先降低后升高的趋势,与 NPP 的海拔格局(先升高后降低)呈负相关,表明叶  $\delta^{13}\text{C}$  值对 NPP 的海拔分异有很好的指示作用。随海拔升高,比叶面积(SLA)和单位质量叶氮含量( $N_{\text{mass}}$ )升高,而单位面积叶氮含量( $N_{\text{area}}$ )降低,但在较高海拔地区(>5000m)没有明显变化。其中,SLA 和  $N_{\text{area}}$  的海拔梯度格局与多数前人研究有所不同。鉴于 SLA 取决于叶片厚度和密度,且与二者呈负相关。因此,进一步对叶解剖特征的研究有助于解释 SLA 的海拔梯度格局。由于高海拔地区 SLA、 $N_{\text{mass}}$  和  $N_{\text{area}}$  没有明显变化,因此不能很好的指示 NPP 降低的变化格局,表明在该地区控制 NPP 和这些叶性状的因素有所不同。因此,进一步加强对环境因子(如全辐射和光合有效辐射)的观测,将为我们解释 NPP 和叶性状之间不同的控制因子提供证据。此外,高海拔地区  $N_{\text{area}}$  不变而 NPP 却降低,可能说明不同海拔上 N 元素在光合与非光合器官之间的分配比例有所不同,进一步对相关物种 N 元素在植物体和叶片内部的分配状况进行研究,将有助于我们理解植物对极端环境的生理适应和对环境变化的响应。高海拔地区没有明显变化的 SLA 和叶氮含量不能解释该地区较高的叶  $\delta^{13}\text{C}$  值,说明叶  $\delta^{13}\text{C}$  值的升高可能是水分胁迫导致的气孔导度降低所致。因此,分析不同海拔梯度的气孔导度等指标可以为这一问题提供进一步的解释。结合环境因子的海拔梯度格局来看,低海拔降水较少导致的干旱胁迫是叶  $\delta^{13}\text{C}$  值较高的主要原因;而降水相对充沛但热量缺乏的较高海拔地区,低温(导致的水分胁迫)降低了叶片对  $^{13}\text{C}$  的判别。此外,高山嵩草随海拔升高而先升高后降低的叶水势也表明植物在中间海拔的水分胁迫最小,与叶  $\delta^{13}\text{C}$  值和 NPP 所反映出的海拔格局一致。因此,我们认为,该海拔梯度上植物光合作用主要受限于水分胁迫,但不同海拔梯度导致水分胁迫的环境因子有所不同,即,在较低海拔地区,降水较少可以产生干旱胁迫;而在较高海拔地区,低温

则是水分胁迫的主要原因。在水分胁迫状况下，植物生产主要受到水分条件的控制，而叶氮含量的影响相对较小。伴生物种的叶性状没有表现出一致的海拔梯度格局，说明除去非生物环境因子胁迫之外，伴生物种可能还面临优势物种的竞争。

## 参考文献

1. 崔海亭, 刘鸿雁, 戴君虎. 山地生态学与高山林线研究. 北京: 科学出版社; 2005.
2. 丁仲礼, 傅伯杰, 韩兴国, 等. 中国科学院“应对气候变化国际谈判的关键科学问题”项目群简介. 中国科学院院刊, 2009, 24: 8-17.
3. 杜国祯, 覃光莲, 李自珍, 等. 高寒草甸植物群落中物种丰富度与生产力的关系研究. 植物生态学报, 2003, 27: 125-132.
4. 方精云, 刘国华, 徐嵩龄. 我国森林植被的生物量和净生产量. 生态学报, 1996, 16: 497-508.
5. 贺金生, 方精云, 马克平, 等. 生物多样性与生态系统生产力: 为什么野外观测和受控实验结果不一致? 植物生态学报, 2003, 27: 835-843.
6. 侯扶江, 杨中艺. 放牧对草地的作用. 生态学报, 2006, 26: 244-264.
7. 姜恕. 草地生态研究方法. 北京: 农业出版社; 1988.
8. 孔高强. 藏东南林线常绿与落叶灌木的生长速率和光合能力随海拔的变化机理研究. 北京: 中国科学院研究生院, 2011.
9. 李芳兰, 包维楷, 刘俊华, 等. 岷江上游干旱河谷海拔梯度上白刺花叶片生态解剖特征研究. 应用生态学报, 2006, 17: 5-10.
10. 李芳兰, 包维楷, 吴宁. 岷江上游干旱河谷海拔梯度上四川黄栌 (*Cotinus szechuanensis*) 叶片的生态解剖. 应用与环境生物学报, 2007, 13: 486-491.
11. 李凯辉, 胡玉昆, 王鑫, 等. 不同海拔梯度高寒草地地上生物量与环境因子关系. 应用生态学报, 2007, 18: 2019-2024.
12. 李克让, 曹明奎, 於琍, 等. 中国自然生态系统对气候变化的脆弱性评估. 地理研究, 2005, 24: 653-663.
13. 李文华, 周兴民. 青藏高原生态系统及优化利用模式. 广州: 广东科技出版社; 1998.
14. 李永华. 青海省共和盆地草地生态系统生产力及叶面积指数研究. 北京: 中国科学院研究生院, 2005.
15. 林振耀, 赵昕弈. 青藏高原气温降水变化的空间特征. 中国科学 (D 辑), 1996, 26: 354-358.
16. 刘国华, 马克明, 傅伯杰, 等. 岷江干旱河谷主要灌丛类型地上生物量研究. 生态学报, 2003, 23: 1757-1764.

17. 吕新苗, 康世昌, 朱立平, 等. 西藏纳木错植物物候及其对气候的响应. 山地学报, 2009, 27: 648-654.
18. 罗天祥, 石培礼, 罗辑, 等. 青藏高原植被样带地上部分生物量的分布格局. 植物生态学报, 2002, 26: 668-676.
19. 罗天祥, 赵士洞. 中国杉木林生物生产力格局及其数学模型. 植物生态学报, 1997, 21: 403-415.
20. 罗天祥. 中国主要森林类型生物生产力格局及其数学模型. 北京: 中国科学院自然资源综合考察委员会, 1996.
21. 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31: 150-165.
22. 乔秀娟. 中国森林植物群落种-面积关系区域分异及机制. 北京: 北京大学, 2010.
23. 苏波, 韩兴国, 李凌浩, 等. 中国东北样带草原区植物  $\delta^{13}\text{C}$  值及水分利用效率对环境梯度的响应. 植物生态学报, 2000, 24: 648-655.
24. 王长庭, 曹广民, 王启兰, 等. 青藏高原高寒草甸植物群落物种组成和生物量沿环境梯度的变化. 中国科学 (C 辑: 生命科学), 2007, 37: 585-592.
25. 王长庭, 龙瑞军, 王启兰, 等. 放牧扰动下高寒草甸植物多样性、生产力对土壤养分条件变化的响应. 生态学报, 2008, 28: 4144-4152.
26. 王长庭, 王启基, 龙瑞军, 等. 高寒草甸群落植物多样性和初级生产力沿海拔梯度变化的研究. 植物生态学报, 2004, 28: 240-245.
27. 王金亭. 青藏高原高山植被的初步研究. 植物生态学报, 1988, 12: 81-90.
28. 吴绍洪, 尹云鹤, 郑度, 等. 青藏高原近 30 年气候变化趋势. 地理学报, 2005, 60: 3-11.
29. 杨元合, 饶胜, 胡会峰, 等. 青藏高原高寒草地植物物种丰富度及其与环境因子和生物量的关系. 生物多样性, 2004, 12: 200-205.
30. 姚檀栋, 刘晓东, 王宁练. 青藏高原地区的气候变化幅度问题. 科学通报, 2000, 45: 106.
31. 赵新全. 高寒草甸生态系统与全球变化. 北京: 科学出版社; 2008.
32. 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 西藏草原. 北京: 科学出版社; 1992.
33. 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 西藏气候. 北京: 科学出版社; 1984.
34. 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 西藏土壤. 北京: 科学出版社; 1985.

35. 中国科学院青藏高原综合科学考察队. 西藏植被. 北京: 科学出版社; 1988.
36. 周兴民. 中国嵩草草甸. 北京: 科学出版社; 2001.
37. **Aarssen LW.** High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species? *Oikos*, 1997, 80: 183-184.
38. **Altesor A, Oesterheld M, Leoni E, et al.** Effect of grazing on community structure and productivity of a Uruguayan grassland. *Plant Ecology*, 2005, 179: 83-91.
39. **Alward RD, Detling JK, Milchunas DG.** Grassland vegetation changes and nocturnal global warming. *Science*, 1999, 283: 229-231.
40. **Anten NPR, Hirose T.** Interspecific differences in above-ground growth patterns result in spatial and temporal partitioning of light among species in a tall-grass meadow. *Journal of Ecology*, 1999, 87: 583-597.
41. **Araus JL, Amaro T, Zuhair Y, et al.** Effects of leaf structure and water status on carbon isotope discrimination in field-grown durum wheat. *Plant Cell and Environment*, 1997, 20: 1484-1494.
42. **Arft AM, Walker MD, Gurevitch J, et al.** Responses of tundra plants to experimental warming: Meta-analysis of the international tundra experiment. *Ecological Monographs*, 1999, 69: 491-511.
43. **Baer SG, Blair JM, Collins SL, et al.** Soil resources regulate productivity and diversity in newly established tallgrass prairie. *Ecology*, 2003, 84: 724-735.
44. **Bai YF, Wu JG, Xing Q, et al.** Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia plateau. *Ecology*, 2008, 89: 2140-2153.
45. **Becker A, Körner C, Brun JJ, et al.** Ecological and land use studies along elevational gradients. *Mountain Research and Development*, 2007, 27: 58-65.
46. **Billings WD, Mooney HA.** Ecology of arctic and alpine plants. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 1968, 43: 481-529.
47. **Binkley D, Singer F, Kaye M, et al.** Influence of elk grazing on soil properties in Rocky Mountain National Park. *Forest Ecology and Management*, 2003, 185: 239-247.
48. **Boutton TW, Harrison AT, Smith BN.** Distribution of biomass of species differing in photosynthetic pathway along an altitudinal transect in southeastern Wyoming grassland. *Oecologia*, 1980, 45: 287-298.
49. **Bowling DR, McDowell NG, Bond BJ, et al.**  $^{13}\text{C}$  content of ecosystem

- respiration is linked to precipitation and vapor pressure deficit. *Oecologia*, 2002, 131: 113-124.
50. **Bowman WD, Keller A, Nelson M.** Altitudinal variation in leaf gas exchange, nitrogen and phosphorus concentrations, and leaf mass per area in populations of *Frasera speciosa*. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 1999, 31: 191-195.
  51. **Bradley RS, Diaz HF, Eischeid JK, et al.** Precipitation fluctuations over northern-Hemisphere land areas since the mid-19th century. *Science*, 1987, 237: 171-175.
  52. **Bruijnzeel LA, Veneklaas EJ.** Climatic conditions and tropical montane forest productivity: the fog has not lifted yet. *Ecology*, 1998, 79: 3-9.
  53. **Burke IC, Lauenroth WK, Parton WJ.** Regional and temporal variation in net primary production and nitrogen mineralization in grasslands. *Ecology*, 1997, 78: 1330-1340.
  54. **Burnham KP, Anderson DR.** Understanding AIC and BIC in model selection. *Sociological Methods and Research*, 2004, 33:261-304.
  55. **Cannone N, Sgorbati S, Guglielmin M.** Unexpected impacts of climate change on alpine vegetation. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2007, 5: 360-364.
  56. **Catchpole WR, Wheeler CJ.** Estimating plant biomass - a review of techniques. *Australian Journal of Ecology*, 1992, 17: 121-131.
  57. **Ceriani RM, Pierce S, Cerabolini B.** The survival strategy of the alpine endemic *Primula glaucescens* is fundamentally unchanged throughout its climate envelope despite superficial phenotypic variability. *Plant Ecology*, 2009, 204: 1-10.
  58. **Chapin III FS, Jefferies RL, Reynolds JF, et al.** Arctic plant physiological ecology in a ecosystem context. In: **Chapin III FS, Jefferies RL, Reynolds JF, et al.** (eds). *Arctic Ecosystems in a Changing Climate: An Ecophysiological Perspective*. San Diego: Academic Press, 1992: 441-452.
  59. **Chapin III FS, Zavaleta ES, Eviner VT, et al.** Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 2000, 405: 234-242.
  60. **Chapin III FS, Matson PA, Mooney HA.** *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. New York: Springer-Verlag; 2002.
  61. **Condon AG, Richards RA, Farquhar GD.** Carbon isotope discrimination is positively correlated with grain yield and dry matter production in field-grown wheat. *Crop Science*, 1987, 27: 996-1001.

62. **Cordell S, Goldstein G, Mueller-Dombois D, et al.** Physiological and morphological variation in *Metrosideros polymorpha*, a dominant Hawaiian tree species, along an altitudinal gradient: the role of phenotypic plasticity. *Oecologia*, 1998, 113: 188-196.
63. **Crimmins SM, Dobrowski SZ, Greenberg JA, et al.** Changes in climatic water balance drive downhill shifts in plant species' optimum elevations. *Science*, 2011, 331: 324-327.
64. **Cunningham SA, Summerhayes B, Westoby M.** Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological Monographs*, 1999, 69: 569-588.
65. **Díaz S, Cabido M.** Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16: 646-655.
66. **Day TA, Ruhland CT, Xiong FS.** Warming increases aboveground plant biomass and C stocks in vascular-plant-dominated Antarctic tundra. *Global Change Biology*, 2008, 14: 1827-1843.
67. **Delucia EH.** Effect of low root temperature on net photosynthesis, stomatal conductance and carbohydrate concentration in Engelmann spruce (*Picea engelmannii* Parry ex Engelm.) seedlings. *Tree Physiology*, 1986, 2: 143-154.
68. **Derner JD, Boutton TW, Briske DD.** Grazing and ecosystem carbon storage in the North American Great Plains. *Plant and Soil*, 2006, 280: 77-90.
69. **Diaz HF, Grosjean M, Graumlich L.** Climate variability and change in high elevation regions: Past, present and future. *Climatic Change*, 2003, 59: 1-4.
70. **Epstein HE, Lauenroth WK, Burke IC.** Effects of temperature and soil texture on ANPP in the US great plains. *Ecology*, 1997, 78: 2628-2631.
71. **Euskirchen ES, McGuire AD, Kicklighter DW, et al.** Importance of recent shifts in soil thermal dynamics on growing season length, productivity, and carbon sequestration in terrestrial high-latitude ecosystems. *Global Change Biology*, 2006, 12: 731-750.
72. **Evans JR, Poorter H.** Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant Cell and Environment*, 2001, 24: 755-767.
73. **Farquhar GD, O'leary MH, Berry JA.** On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1982, 9: 121-137.
74. **Farquhar GD, Sharkey TD.** Stomatal Conductance and Photosynthesis.

- Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1982, 33: 317-345.
75. **Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT.** Carbon isotope discrimination and photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, 1989, 40: 503-537.
76. **Field C, Mooney HA.** The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. In: **Givnish TJ** (ed). On the economy of plant form and function. Cambridge: Cambridge University Press, 1986: 25-55.
77. **Field CB, Behrenfeld MJ, Randerson JT, et al.** Primary production of the biosphere: integrating terrestrial and oceanic components. Science, 1998, 281: 237-240.
78. **Fisk MC, Schmidt SK, Seastedt TR.** Topographic patterns of above- and belowground production and nitrogen cycling in Alpine tundra. Ecology, 1998, 79: 2253-2266.
79. **Fonseca CR, Overton JM, Collins B, et al.** Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. Journal of Ecology, 2000, 88: 964-977.
80. **Fridley JD.** Resource availability dominates and alters the relationship between species diversity and ecosystem productivity in experimental plant communities. Oecologia, 2002, 132: 271-277.
81. **Friend AD, Woodward FI, Switsur VR.** Field measurements of photosynthesis, stomatal conductance, leaf nitrogen and  $\delta^{13}\text{C}$  along altitudinal gradients in Scotland. Functional Ecology, 1989, 3: 117-122.
82. **Gao YH, Luo P, Wu N, et al.** Biomass and nitrogen responses to grazing intensity in an alpine meadow on the eastern Tibetan Plateau. Polish Journal of Ecology, 2007, 55: 469-479.
83. **Garnier E, Cortez J, Billes G, et al.** Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. Ecology, 2004, 85: 2630-2637.
84. **Gottfried M, Pauli H, Grabherr G.** Prediction of vegetation patterns at the limits of plant life: A new view of the alpine-nival ecotone. Arctic and Alpine Research, 1998, 30: 207-221.
85. **Gough L, Grace JB, Taylor KL.** The relationship between species richness and community biomass: the Importance of environmental variables. Oikos, 1994, 70: 271-279.
86. **Grabherr G, Gottfried M, Pauli H.** Climate effects on mountain plants. Nature,



- 1994, 369: 448.
87. **Grace JB, Anderson TM, Smith MD, *et al.*** Does species diversity limit productivity in natural grassland communities? *Ecology Letters*, 2007, 10: 680-689.
  88. **Grime JP, Thompson K, Hunt R, *et al.*** Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 1997, 79: 259-281.
  89. **Grime JP.** Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 1998, 86: 902-910.
  90. **Gross KL, Willig MR, Gough L, *et al.*** Patterns of species density and productivity at different spatial scales in herbaceous plant communities. *Oikos*, 2000, 89: 417-427.
  91. **Gunn S, Farrar JF, Collis BE, *et al.*** Specific leaf area in barley: individual leaves versus whole plants. *New Phytologist*, 1999, 143: 45-51.
  92. **He JS, Wang ZH, Wang XP, *et al.*** A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytologist*, 2006, 170: 835-848.
  93. **Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, *et al.*** Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 1999, 286: 1123-1127.
  94. **Hector A, Joshi J, Scherer-Lorenzen M, *et al.*** Biodiversity and ecosystem functioning: reconciling the results of experimental and observational studies. *Functional Ecology*, 2007, 21: 998-1002.
  95. **Hikosaka K, Nagamatsu D, Ishii HS, *et al.*** Photosynthesis-nitrogen relationships in species at different altitudes on Mount Kinabalu, Malaysia. *Ecological Research*, 2002, 17: 305-313.
  96. **Hirota M, Zhang PC, Gu S, *et al.*** Altitudinal variation of ecosystem CO<sub>2</sub> fluxes in an alpine grassland from 3600 to 4200 m. *Journal of Plant Ecology*, 2009, 2: 197-205.
  97. **Hitz C, Egli M, Fitze P.** Below-ground and above-ground production of vegetational organic matter along a climosequence in alpine grasslands. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2001, 164: 389-397.
  98. **Hooper DU, Vitousek PM.** The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277: 1302-1305.
  99. **Hooper DU, Chapin III FS, Ewel JJ, *et al.*** Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 2005, 75: 3-35.

- 100.Houghton RA, Hall F, Goetz SJ.** Importance of biomass in the global carbon cycle. *Journal of Geophysical Research-Biogeosciences*, 2009, 114: Doi 10.1029/2009jg000935.
- 101.Hu ZM, Fan JW, Zhong HP, et al.** Spatiotemporal dynamics of aboveground primary productivity along a precipitation gradient in Chinese temperate grassland. *Science in China Series D-Earth Sciences*, 2007, 50: 754-764.
- 102.Huber E, Wanek W, Gottfried M, et al.** Shift in soil-plant nitrogen dynamics of an alpine-nival ecotone. *Plant and Soil*, 2007, 301: 65-76.
- 103.Hultine KR, Marshall JD.** Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition. *Oecologia*, 2000, 123: 32-40.
- 104.Huston MA.** A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*, 1979, 113: 81-101.
- 105.Huston MA.** Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 1997, 110: 449-460.
- 106.Huston MA, Aarssen LW, Austin MP, et al.** No consistent effect of plant diversity on productivity. *Science*, 2000, 289: 1255.
- 107.IPCC.** Fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Valencia; 2007.
- 108.Jiang L, Wan SQ, Li LH.** Species diversity and productivity: why do results of diversity-manipulation experiments differ from natural patterns? *Journal of Ecology*, 2009, 97: 603-608.
- 109.Körner C, Bannister P, Mark AF.** Altitudinal variation in stomatal conductance, nitrogen content and leaf anatomy in different plant life forms in New Zealand. *Oecologia*, 1986, 69: 577-588.
- 110.Körner C, Diemer M.** In situ photosynthetic responses to light, temperature and carbon dioxide in herbaceous plants from low and high altitude. *Functional Ecology*, 1987, 1: 179-194.
- 111.Körner C, Farquhar GD, Roksandic ZA.** global survey of carbon isotope discrimination in plants from high altitude. *Oecologia*, 1988, 74: 623-632.
- 112.Körner C,** The nutritional status of plants from high altitudes - a worldwide comparison. *Oecologia*, 1989, 81: 379-391.
- 113.Körner C, Farquhar GD, Wong SC.** Carbon isotope discrimination by plants follows latitudinal and altitudinal trends *Oecologia*, 1991, 88: 30-40.
- 114.Körner C.** *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain*

- Ecosystems. Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg; 1999.
115. **Körner C.** Carbon limitation in trees. *Journal of Ecology*, 2003a, 91: 4-17.
116. **Körner C.** Limitation and stress - always or never ? *Journal of Vegetation Science*, 2003b, 14: 141-143.
117. **Körner C.** The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 2007, 22: 569-574.
118. **Kaiser J.** Rift over biodiversity divides ecologists. *Science*, 2000, 289: 1282-1283.
119. **Kao WY, Chang KW.** Altitudinal trends in photosynthetic rate and leaf characteristics of *Miscanthus* populations from central Taiwan. *Australian Journal of Botany*, 2001, 49: 509-514.
120. **Keeling HC, Phillips OL.** The global relationship between forest productivity and biomass. *Global Ecology and Biogeography*, 2007, 16: 618-631.
121. **Kelly, CK., Woodward FI.** Ecological correlates of carbon isotope composition of leaves: a comparative analysis testing for the effects of temperature, CO<sub>2</sub> and O<sub>2</sub> partial pressures and taxonomic relatedness on  $\delta^{13}\text{C}$ . *Journal of Ecology*, 1995, 83: 509-515.
122. **Kikvidze Z, Pugnaire FI, Brooker RW, et al.** Linking patterns and processes in alpine plant communities: A global study. *Ecology*, 2005, 86: 1395-1400.
123. **Klein JA, Harte J, Zhao XQ.** Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecology Letters*, 2004, 7: 1170-1179.
124. **Knapp AK, Smith MD.** Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 2001, 291: 481-484.
125. **Koch O, Tschirko D, Kandeler E.** Temperature sensitivity of microbial respiration, nitrogen mineralization, and potential soil enzyme activities in organic alpine soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 2007, 21: -.
126. **Kramer PJ.** Root resistance as a cause of decreased water absorption by plants at low temperatures. *Plant Physiology*, 1940, 15: 63-79.
127. **Lane DR, Coffin DP, Lauenroth WK.** Effects of soil texture and precipitation on above-ground net primary productivity and vegetation structure across the Central Grassland region of the United States. *Journal of Vegetation Science*, 1998, 9: 239-250.
128. **Lange OL, Losch R, Schulze ED, et al.** Responses of stomata to changes in

- humidity. *Planta*, 1971, 100: 76-86.
- 129.Lavorel S, Garnier E.** Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 2002, 16: 545-556.
- 130.Lawton JH.** What do species do in ecosystems? . *Oikos*, 1994, 71: 367-374.
- 131.Le Roux D, Stock WD, Bond WJ, et al.** Dry mass allocation, water use efficiency and delta C-13 in clones of *Eucalyptus grandis*, *E-grandis* x *camaldulensis* and *E-grandis* x *nitens* grown under two irrigation regimes. *Tree Physiology*, 1996, 16: 497-502.
- 132.Leith H.** Modeling the primary productivity of the world. In: **Leith H, Whittaker RH** (eds). *Primary productivity of the biosphere*. New York: Springer, 1975: 237-264.
- 133.Li YH, Luo TX, Lu Q.** Plant height as a simple predictor of the root to shoot ratio: Evidence from alpine grasslands on the Tibetan Plateau. *Journal of Vegetation Science*, 2008, 19: 245-252.
- 134.Liu XD, Chen BD.** Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades. *International Journal of Climatology*, 2000, 20: 1729-1742.
- 135.Loreau M, Naeem S, Inchausti P, et al.** Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges. *Science*, 2001, 294: 804-808.
- 136.Luo TX, Li WH, Zhu HZ.** Estimated biomass and productivity of natural vegetation on the Tibetan Plateau. *Ecological Applications*, 2002, 12: 980-997.
- 137.Luo TX, Pan YD, Ouyang H, et al.** Leaf area index and net primary productivity along subtropical to alpine gradients in the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography*, 2004a, 13: 345-358.
- 138.Luo TX, Brown S, Pan Y, et al.** Root biomass along subtropical to alpine gradients: global implication from Tibetan transect studies. *Forest Ecology and Management*, 2005a, 206: 349-363.
- 139.Luo TX, Luo J, Pan Y.** Leaf traits and associated ecosystem characteristics across subtropical and timberline forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau. *Oecologia*, 2005b, 142: 261-273.
- 140.Luo TX, Zhang L, Zhu HZ, et al.** Correlations between net primary productivity and foliar carbon isotope ratio across a Tibetan ecosystem transect. *Ecography*, 2009, 32: 526-538.

141. **Luo TX, Li MC, Luo J.** Seasonal variations in leaf  $\delta^{13}\text{C}$  and nitrogen associated with foliage turnover and carbon gain for a wet subalpine fir forest in the Gongga Mountains, eastern Tibetan Plateau. *Ecological Research*, 2011, 26: 253-263.
142. **Luo Y, Su B, Currie WS, et al.** Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. *Bioscience*, 2004b, 54: 731-739.
143. **Luyssaert S, Inglima I, Jung M, et al.**  $\text{CO}_2$  balance of boreal, temperate, and tropical forests derived from a global database. *Global Change Biology*, 2007, 13: 2509-2537.
144. **Männel TT, Auerswald K, Schnyder H.** Altitudinal gradients of grassland carbon and nitrogen isotope composition are recorded in the hair of grazers. *Global Ecology and Biogeography*, 2007, 16: 583-592.
145. **Ma WH, He JS, Yang YH, et al.** Environmental factors covary with plant diversity-productivity relationships among Chinese grassland sites. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19: 233-243.
146. **Malhi Y, Silman M, Salinas N, et al.** Introduction: Elevation gradients in the tropics: laboratories for ecosystem ecology and global change research. *Global Change Biology*, 2010, 16: 3171-3175.
147. **Mayer R, Kaufmann R, Vorhauser K, et al.** Effects of grazing exclusion on species composition in high-altitude grasslands of the Central Alps. *Basic and Applied Ecology*, 2009, 10: 447-455.
148. **McDonald PG, Fonseca CR, Overton JM, et al.** Leaf-size divergence along rainfall and soil-nutrient gradients : is the method of size reduction common among clades? . *Functional Ecology*, 2003, 17: 50-57.
149. **McGuire AD, Chapin III FS, Wirth C, et al.** Responses of High Latitude Ecosystems to Global Change: Potential Consequences for the Climate System. In: **Canadell JG, Pataki DE, Pitelka LF** (eds). *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Berlin: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2007: 297-310.
150. **McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, et al.** Disturbance response in vegetation - towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10: 621-630.
151. **McLaren JR, Turkington R.** Ecosystem properties determined by plant functional group identity. *Journal of Ecology*, 2010, 98: 459-469.
152. **McNaughton SJ.** Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 1983, 40: 329-336.

153. **Mellander PE, Bishop K, Lundmark T.** The influence of soil temperature on transpiration: a plot scale manipulation in a young Scots pine stand. *Forest Ecology and Management*, 2004, 195: 15-28.
154. **Mitchell PL, Woodward FI.** Responses of three woodland herbs to reduced photosynthetically active radiation and low red to far-red ratio in shade. *Journal of Ecology*, 1988, 76: 807-825.
155. **Mittelbach GG, Steiner CF, Scheiner SM, et al.** What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 2001, 82: 2381-2396.
156. **Morecroft MD, Woodward FI.** Experimental investigations on the environmental determination of  $\delta^{13}\text{C}$  at different altitudes. *Journal of Experimental Botany*, 1990, 41: 1303-1308.
157. **Morecroft MD, Woodward FI, Marrs RH.** Altitudinal trends in leaf nutrient contents, leaf size and  $\delta^{13}\text{C}$  of *Alchemilla alpina*. *Functional Ecology*, 1992, 6: 730-740.
158. **Morecroft MD, Woodward FI.** Experiments on the causes of altitudinal differences in the leaf nutrient contents, size and  $\delta^{13}\text{C}$  of *Alchemilla alpina*. *New Phytologist*, 1996, 134: 471-479.
159. **Nadelhoffer KJ, Giblin AE, Shaver GR, et al.** Effects of temperature and substrate quality on element mineralization in six Arctic soils. *Ecology*, 1991, 72: 242-253.
160. **Naeem S, Thompson LJ, Lawler SP, et al.** Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 1994, 368: 734-737.
161. **Naeem S, Li SB.** Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, 1997, 390: 507-509.
162. **Ni J.** Estimating net primary productivity of grasslands from field biomass measurements in temperate northern China. *Plant Ecology*, 2004, 174: 217-234.
163. **Niinemets Ü.** Components of leaf dry mass per area - thickness and density - alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, 1999, 144: 35-47.
164. **Niinemets Ü.** Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 2001, 82: 453-469.
165. **Nobel PS, Hartsock TL.** Temperature, water, and PAR influences on predicted and measured productivity of *Agave deserti* at various elevations. *Oecologia*, 1986, 68: 181-185.

166. **Noy-Meir I.** Desert ecosystems: Environment and producers. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, 4: 25-51.
167. **O'Leary MH.** Carbon isotopes in photosynthesis. *Bioscience*, 1988, 38: 328-336.
168. **Odum EP.** *Fundamentals of Ecology*. Philadelphia: Pennsylvania : Saunders; 1971.
169. **Pérez CA, Frangi JL.** Grassland biomass dynamics along an altitudinal gradient in the Pampa. *Journal of Range Management*, 2000, 53: 518-528.
170. **Pauli H, Gottfried M, Grabherr G.** Effects of climate change on the alpine and nival vegetation of the Alps. *Journal of Mountain Ecology*, 2003, 7: 9-12.
171. **Piao SL, Fang JY, He JS.** Variations in vegetation net primary production in the Qinghai-Xizang Plateau, China, from 1982 to 1999. *Climatic Change*, 2006a, 74: 253-267.
172. **Piao SL, Fang JY, Zhou LM, et al.** Variations in satellite-derived phenology in China's temperate vegetation. *Global Change Biology*, 2006b, 12: 672-685.
173. **Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, et al.** Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 2009, 182: 565-588.
174. **Post E, Pedersen C.** Opposing plant community responses to warming with and without herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105: 12353-12358.
175. **Qiao XJ, Tang ZY, Shen ZH, et al.** What causes geographical variation in the species-area relationships? A test from forests in China. *Ecography*, 2011, doi: 10.1111/j.1600-0587.2011.06869.x.
176. **Raich JW, Russell AE, Vitousek PM.** Primary productivity and ecosystem development along an elevational gradient on Mauna Loa, Hawai'i. *Ecology*, 1997, 78: 707-721.
177. **Raich JW, Russell AE, Kitayama K, et al.** Temperature influences carbon accumulation in moist tropical forests. *Ecology*, 2006, 87: 76-87.
178. **Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS, et al.** Photosynthesis-nitrogen relations in Amazonian tree species. *Oecologia*, 1994, 97: 62-72.
179. **Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS.** From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94: 13730-13734.

- 180.Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB.** Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis-nitrogen relations: evidence from within and across species and functional groups. *Functional Ecology*, 1998, 12: 948-958.
- 181.Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, et al.** Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology*, 1999, 80: 1955-1969.
- 182.Reich PB, Hungate BA, Luo YQ.** Carbon-nitrogen interactions in terrestrial ecosystems in response to rising atmospheric carbon dioxide. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 2006, 37: 611-636.
- 183.Retzer V, Nadrowski K, Miede G.** Variation of precipitation and its effect on phytomass production and consumption by livestock and large wild herbivores along an altitudinal gradient during a drought, South Gobi, Mongolia. *Journal of Arid Environments*, 2006, 66: 135-150.
- 184.Richardson AD, Lee X, Friedland AJ.** Microclimatology of treeline spruce-fir forests in mountains of the northeastern United States. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2004, 125: 53-66.
- 185.Rosenzweig C, Karoly D, Vicarelli M, et al.** Attributing physical and biological impacts to anthropogenic climate change. *Nature*, 2008, 453: 353-357.
- 186.Rosenzweig ML.** Net primary productivity of terrestrial communities: prediction from climatological data. *American Naturalist*, 1968, 102: 67-74.
- 187.Rusch GM, Oesterheld M.** Relationship between productivity, and species and functional group diversity in grazed and non-grazed Pampas grassland. *Oikos*, 1997, 78: 519-526.
- 188.Sala OE, Parton WJ, Joyce LA, et al.** Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, 1988, 69: 40-45.
- 189.Schulze ED, Robichaux RH, Grace J, et al.** Plant water balance. *Bioscience*, 1987, 37: 30-37.
- 190.Schulze ED, Turner NC, Nicolle D, et al.** Species differences in carbon isotope ratios, specific leaf area and nitrogen concentrations in leaves of Eucalyptus growing in a common garden compared with along an aridity gradient. *Physiologia Plantarum*, 2006, 127: 434-444.
- 191.Scurlock JMO, Johnson K, Olson RJ.** Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamics measurements. *Global Change Biology*, 2002, 8: 736-753.
- 192.Sevruk B.** Regional dependency of precipitation-altitude relationship in the Swiss Alps. *Climatic Change*, 1997, 36: 355-369.



193. **Shaw MR, Harte J.** Response of nitrogen cycling to simulated climate change: differential responses along a subalpine ecotone. *Global Change Biology*, 2001, 7: 193-210.
194. **Shen KP, Harte J.** Ecosystem climatic manipulations. In: **Sala OE, Jackson RB, Mooney HA, et al.** (eds). *Methods in Ecosystem Science*. New York: Springer-Verlag Press, 2000: 353-369.
195. **Shi ZM, Liu SR, Liu XL, et al.** Altitudinal variation in photosynthetic capacity, diffusional conductance and  $\delta^{13}\text{C}$  of butterfly bush (*Buddleja davidii*) plants growing at high elevations. *Physiologia Plantarum*, 2006, 128: 722-731.
196. **Shipley B.** Trade-offs between net assimilation rate and specific leaf area in determining relative growth rate: relationship with daily irradiance. *Functional Ecology*, 2002, 16: 682-689.
197. **Smith BN, Herath HMW, Chase JB.** Effect of growth temperature on carbon isotopic ratios in barley, pea and rape. *Plant and Cell Physiology*, 1973, 14: 177-181.
198. **Smith MD, Knapp AK.** Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss. *Ecology Letters*, 2003, 6: 509-517.
199. **Smith NV, Saatchi SS, Randerson JT.** Trends in high northern latitude soil freeze and thaw cycles from 1988 to 2002. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 2004, 109: doi:10.1029/2003JD004472.
200. **Song MH, Duan DY, Chen H, et al.** Leaf  $\delta^{13}\text{C}$  reflects ecosystem patterns and responses of alpine plants to the environments on the Tibetan Plateau. *Ecography*, 2008, 31: 499-508.
201. **Sun ZJ, Livingston NJ, Guy RD, et al.** Stable carbon isotopes as indicators of increased water use efficiency and productivity in white spruce (*Picea glauca* (Moench) Voss) seedlings. *Plant Cell and Environment*, 1996, 19: 887-894.
202. **Tilman D, Wedin D, Knops J.** Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 1996, 379: 718-720.
203. **Tilman D, Knops J, Wedin D, et al.** The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277: 1300-1302.
204. **Tilman D, Reich PB, Knops J, et al.** Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 2001, 294: 843-845.
205. **Turner NC, Schulze ED, Gollan T.** The responses of stomata and leaf gas exchange to vapor pressure deficits and soil water content .II. In the mesophytic herbaceous species *Helianthus Annuus*. *Oecologia*, 1985, 65: 348-355.

206. **Van de Water PK, Leavitt SW, Betancourt JL.** Leaf  $\delta^{13}\text{C}$  variability with elevation, slope aspect, and precipitation in the southwest United States. *Oecologia*, 2002, 132: 332-343.
207. **Vitousek PM, Field CB, Matson PA.** Variation in foliar  $\delta^{13}\text{C}$  in Hawaiian *Metrosideros polymorpha*: a case of internal resistance. *Oecologia*, 1990, 84: 362-370.
208. **Vitousek PM, Howarth RW.** Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry*, 1991, 13: 87-115.
209. **Waide RB, Willig MR, Steiner CF, et al.** The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1999, 30: 257-300.
210. **Walker MD, Wahren CH, Hollister RD, et al.** Plant community responses to experimental warming across the tundra biome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2006, 103: 1342-1346.
211. **Walther GR, Post E, Convey P, et al.** Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 2002, 416: 389-395.
212. **Wang CT, Long RJ, Wang QJ, et al.** Effects of altitude on plant-species diversity and productivity in an alpine meadow, Qinghai-Tibetan plateau. *Australian Journal of Botany*, 2007, 55: 110-117.
213. **Wardle DA.** Is "sampling effect" a problem for experiments investigating biodiversity-ecosystem function relationships? *Oikos*, 1999, 87: 403-407.
214. **Watkinson AR, Ormerod SJ.** Grasslands, grazing and biodiversity: editors' introduction. *Journal of Applied Ecology*, 2001, 38: 233-237.
215. **Watkinson AR, Riding AE, Cowie NR.** A community and population perspective of the possible role of grazing in determining the ground flora of ancient woodlands. *Forestry*, 2001, 74: 231-239.
216. **Webb WL, Lauenroth WK, Szarek SR, et al.** Primary production and abiotic controls in forests, grasslands, and desert ecosystems in the United States. *Ecology*, 1983, 64: 134-151.
217. **Wei HX, Wu B, Yang W, et al.** Low rainfall-induced shift in leaf trait relationship within species along a semi-arid sandy land transect in northern China. *Plant Biology*, 2011, 13: 85-92.
218. **Weltzin JF, Loik ME, Schwinning S, et al.** Assessing the response of terrestrial ecosystems to potential changes in precipitation. *Bioscience*, 2003, 53: 941-952.

219. **Westbeek MHM, Pons TL, Cambridge ML, et al.** Analysis of differences in photosynthetic nitrogen use efficiency of alpine and lowland *Poa* species. *Oecologia*, 1999, 120: 19-26.
220. **Westoby M.** A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 1998, 199: 213-227.
221. **Westoby M, Falster DS, Moles AT, et al.** Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125-159.
222. **Whittaker RH.** Forest Dimensions and Production in Great Smoky Mountains. *Ecology*, 1966, 47: 103-121.
223. **Whittaker RH, Niering WA.** Vegetation of Santa Catalina Mountains, Arizona .V. biomass, production, and diversity along elevation gradient. *Ecology*, 1975, 56: 771-790.
224. **Wieser G, Tausz M.** Trees at Their Upper Limit: Treelife Limitation at the Alpine Timberline. Dordrecht, Netherlands: Springer; 2007.
225. **Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD.** Latitudinal gradients of biodiversity: Pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 2003, 34: 273-309
226. **Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG.** Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 1999, 143: 155-162.
227. **Woodward FI.** Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium Myrtillus* L taken from a wide altitudinal range. *Oecologia*, 1986, 70: 580-586.
228. **Wright GC, Hubick KT, Farquhar GD.** Discrimination in carbon isotopes of leaves correlates with water use efficiency of field-grown peanut cultivars. *Australian Journal of Plant Physiology*, 1988, 15: 815-825.
229. **Wright IJ, Reich PB, Westoby M.** Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 2001, 15: 423-434.
230. **Wright IJ, Westoby M, Reich PB.** Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, 2002, 90: 534-543.
231. **Wright IJ, Reich PB, Westoby M, et al.** The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428: 821-827.

- 232. Wright IJ, Leishman MR, Read C, et al.** Gradients of light availability and leaf traits with leaf age and canopy position in 28 Australian shrubs and trees. *Functional Plant Biology*, 2006, 33: 407-419.
- 233. Xu YQ, Li LH, Wang QB, et al.** The pattern between nitrogen mineralization and grazing intensities in an Inner Mongolian typical steppe. *Plant and Soil*, 2007, 300: 289-300.
- 234. Yang YH, Fang JY, Pan YD, et al.** Aboveground biomass in Tibetan grasslands. *Journal of Arid Environments*, 2009, 73: 91-95.
- 235. Yates MJ, Verboom GA, Rebelo AG, et al.** Ecophysiological significance of leaf size variation in Proteaceae from the Cape Floristic Region. *Functional Ecology*, 2010, 24: 485-492.
- 236. Zemmrich A, Manthey M, Zerbe S, et al.** Driving environmental factors and the role of grazing in grassland communities: A comparative study along an altitudinal gradient in Western Mongolia. *Journal of Arid Environments*, 2010, 74: 1271-1280.
- 237. Zhang L, Liu XS.** Non-destructive leaf-area estimation for *Bergenia purpurascens* across timberline ecotone, southeast Tibet. *Annales Botanici Fennici*, 2010, 47: 346-352.
- 238. Zhang L, Luo TX, Zhu HZ, et al.** Leaf life span as a simple predictor of evergreen forest zonation in China. *Journal of Biogeography*, 2010, 37: 27-36.
- 239. Zhou HK, Tang YH, Zhao XQ, et al.** Long-term grazing alters species composition and biomass of a shrub meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. *Pakistan Journal of Botany*, 2006, 38: 1055-1069.

## 致谢

光阴荏苒，转眼间三年多的博士生活就要结束了。三年多来，因为野外工作的需要，我曾多次深入青藏高原当雄地区进行数据采集工作，无数次穿行 5000 米的海拔，体会过夏日的暴晒、冬日的严寒和狂风冰雹的洗礼。然而，这一切都将作为回忆，也必将是我人生中的一笔重要的财富。在博士论文即将完成之际，我怀着激动的心情，感谢我敬爱的老师，亲爱的同学，感谢当雄地区的每一寸土地，感谢在青藏高原的每一点回忆。

首先，我要感谢的是我的导师罗天祥研究员。罗老师严谨踏实的科研态度、求实创新的科研作风以及孜孜以求的科研精神，使我感受到了作为一个科研工作者基本的素质，让我终生受益。在我博士期间，从最初的论文选题和实验设计，到最后的数据分析、学术和毕业论文的撰写，罗老师都给予了悉心的指导，使得本论文得以顺利完成。我在学业上的每一点进步、能力上的每一点提高，都凝聚着罗老师无数的心血。寥寥数言，不足以表达我对您的感激之情，罗老师，您辛苦了！

感谢日本国立环境研究所的唐艳鸿研究员和日本国立农业环境技术研究所的杜明远研究员为本研究提供气象数据资料。感谢西藏自治区当雄县草原站及其工作人员为本研究野外工作期间提供的便利以及对围栏和气象站的维护工作。感谢在野外工作中提供帮助的当地村民。感谢中国科学院青藏高原研究所拉萨部和纳木措站的工作人员为本研究野外工作提供的帮助。本研究样品的室内分析工作分别在北京林业大学公共分析测试中心和中国科学院青藏高原研究所拉萨部实验室完成，感谢为样品分析提供帮助和指导的周金池老师和朱志勇博士。同时，还要感谢研究生部的吴薇老师和甄晓林老师在生活和学习上提供的帮助。

感谢师兄张林副研究员在数据分析和论文写作中给予的指导和帮助；感谢师兄孔高强、刘新圣和李瑞成，师姐魏海霞，以及魏达、胡梦瑶、沈维和俞洁辉在实验分析和数据处理上的帮助，和你们的每一次讨论都使我受益匪浅，与你们师出同门是我的荣幸！感谢我的同学李生海、张成龙、高坛光、王伟财、李久乐、谢营、董国成、龚平、陈学龙、张玉兰、杨迪、黄杰、彭萍和卢双疆，

与你们一起走过的日子，永远难忘。

最后，感谢我的父母和弟弟，是你们在背后任劳任怨的付出，支持我走到现在，使我有信心面对一切困难，顺利完成学业。感谢我的爱人乔秀娟，十年来，我们携手走过，你不仅是我生活上的伴侣，我学业上的进步，也离不开你在背后默默的支持，让我度过一个又一个的难关。

三年多的博士生活，转瞬即逝。感谢中国科学院青藏高原研究所给予我的一切！

王忠

2011年11月23日，北京  
中国科学院青藏高原研究所

## 作者简历

王忠，男，汉族，1980年生，山东惠民人

### 主要学习及工作经历

1999.09~2003.06	山东师范大学，生物科学专业	理学学士
2003.09~2005.06	山东省即墨市第二中学	教师
2005.09~2008.06	中国科学院华南植物园，植物学专业	理学硕士
2008.09~2011.12	中国科学院青藏高原研究所，自然地理专业	博士研究生

### 博士期间撰写的学术论文

**Wang Z**, Luo T.X, Li R.C., Tang Y.H., Du M.Y. Causes for the unimodal pattern of biomass and productivity in alpine grasslands along a large altitudinal gradient in semi-arid regions (revised ms, *Journal of Vegetation Science*)

**Wang Z**, Zhang L. Leaf shape alters the coefficients of models for leaf area estimation: evidence from an altitudinal transect for *Saussurea stoliczkai* on central Tibetan Plateau (under review, *Photosynthetica*)