



# 增温对窄叶鲜卑花高寒灌丛生物量碳和氮分配的影响

刘 美<sup>1</sup>, 马志良<sup>2\*</sup>

(1 绵阳师范学院 生态安全与保护四川省重点实验室, 四川绵阳 621000; 2 西华师范大学 生命科学学院, 四川南充 637009)

**摘 要:** 文章以青藏高原东部窄叶鲜卑花灌丛为研究对象, 采用开顶式生长室(OTCs)模拟增温实验(+1.2 °C), 分析增温对灌木层和草本层各器官碳、氮分配的影响及其影响因素, 以揭示青藏高原东部高寒灌丛灌木层和草本层碳、氮分配对增温的响应策略。结果显示: (1) 增温使窄叶鲜卑花灌木层叶、粗根、细根碳库显著增加 18.8%、7.7% 和 139.4%, 使灌木层细根氮库显著增加 153.9%; 增温使草本层地上和地下部分碳库显著增加 60.4% 和 130.5%, 使草本层地上和地下部分氮库显著增加 46.1% 和 124.0%。(2) 增温使灌木层茎和粗根碳分配比例显著降低 18.9% 和 16.2%, 使灌木层叶、茎和粗根氮分配比例显著降低 25.2%、23.3% 和 14.4%, 使灌木层细根碳、氮分配比例显著增加 86.5% 和 96.2%; 增温使草本层地上部分碳、氮分配比例显著降低 19.5% 和 18.9%, 使草本层地下部分碳、氮分配比例显著增加 15.6% 和 24.8%。(3) Pearson 相关分析和多元线性回归分析结果表明, 空气温度和土壤微生物量是影响灌木层地上碳、氮分配的主要因子, 能解释其变异的 72.0% 以上; 土壤温度、土壤有机碳含量和土壤脲酶活性是影响灌木层地下碳、氮分配的主要因子, 能解释其变异的 92.0% 以上; 土壤有机碳含量、土壤转化酶和脲酶活性是影响草本层地上和地下碳、氮分配的主要因子, 能解释其变异的 92.8% 以上。(4) 土壤氮素有效性对灌木层和草本层生物量碳、氮分配的影响不显著。研究表明, 气候变暖情景下, 青藏高原东部窄叶鲜卑花高寒灌丛的灌木层和草本层植物通过提高地下部分碳、氮分配, 进而更好地适应外界环境温度的提高。

**关键词:** 增温; 植物器官; 碳氮分配; 灌木层; 草本层; 高寒灌丛

中图分类号: Q948.112<sup>+</sup>2

文献标志码: A

## Effects of Warming on Biomass Carbon and Nitrogen Allocation in an Alpine *Sibiraea angustata* Shrubland

LIU Mei<sup>1</sup>, MA Zhiliang<sup>2\*</sup>

(1 Ecological Security and Protection Key Laboratory of Sichuan Province, Mianyang Normal University, Mianyang, Sichuan 621000, China; 2 College of Life Science, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637009, China)

**Abstract:** To reveal the response strategy of carbon and nitrogen allocation in shrub and herb layers to warming in the alpine shrublands, in this study, we conducted a simulating warming experiment (+1.2 °C) using the open-top chambers to analyze the influences of warming on carbon and nitrogen allocation among the above- and belowground organs of shrubs and herbs in an alpine shrubland dominated by *Sibiraea angustata* shrubs on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. The results showed that: (1) warming significant-

收稿日期: 2022-07-16; 修改稿收到日期: 2023-04-14

基金项目: 西华师范大学基本科研业务费项目(19B036); 绵阳师范学院科研启动项目(QD2021A37); 绵阳师范学院生态安全与保护四川省重点实验室开放项目(ESP2102)

作者简介: 刘 美(1983—), 女, 副研究员, 博士, 主要从事高寒灌丛土壤生态过程研究。E-mail: xhliumei@126.com

\* 通信作者: 马志良, 讲师, 博士, 主要从事高寒灌丛土壤生态过程研究。E-mail: feng281@126.com

ly increased the carbon pool of shrub leaf, coarse roots and fine roots of *S. angustata* by 18.8%, 7.7% and 139.4%, respectively, as well as the nitrogen pool of shrub fine roots by 153.9%. Warming significantly increased the carbon pool of the above- and belowground parts of herbs by 60.4% and 130.5%, respectively, as well as the nitrogen pool of the above- and belowground parts of herbs by 46.1% and 124.0%, respectively. (2) Warming significantly decreased the carbon allocation proportions of shrub stem and coarse roots by 18.9% and 16.2%, respectively, and significantly decreased nitrogen allocation proportions of shrub leaf, stem and coarse roots by 25.2%, 23.3% and 14.4%, respectively. However, warming significantly increased carbon and nitrogen allocation proportions of shrub fine roots by 86.5% and 96.2%, respectively. While warming decreased the carbon and nitrogen allocation proportions of the aboveground parts of herbs by 19.5% and 18.9%, respectively, but significantly increased the carbon and nitrogen allocation proportions of the belowground parts of herbs by 15.6% and 24.8%, respectively. (3) Pearson correlation analysis and multiple linear regression analysis showed that the air temperature and soil microbial biomass were the main factors influencing the aboveground carbon and nitrogen allocation of shrubs, which could explain more than 72.0% of the variance. While the soil temperature, soil organic carbon and soil urease activity were the main factors influencing the belowground carbon and nitrogen allocation of shrubs, which could explain more than 92.0% of the variance. Whereas the soil organic carbon, soil invertase and urease activities were the main factors influencing the above- and belowground carbon and nitrogen allocation of herbs, which could explain more than 92.8% of the variance. (4) Soil nitrogen availability had no effect on carbon and nitrogen allocation of alpine shrubs and herbs. These findings indicated that as the climate warms in the future, the alpine shrub and herb plants in the *S. angustata* shrublands will enhance the carbon and nitrogen allocation to belowground parts to better adapt to the rise in ambient temperature in these alpine shrublands on the eastern Qinghai-Tibet Plateau.

**Key words:** warming; plant organ; carbon and nitrogen allocation; shrub layer; herb layer; alpine shrubland

植物地上一地下器官碳和养分分配格局反映了植物的生态策略和环境适应性,是植物响应外界环境变化的具体体现,同时也是评估植物群落动态和生态系统碳和养分循环的重要组成部分,其分配模式对环境变化的响应十分敏感<sup>[1]</sup>。温度控制着陆地生态系统植物群落几乎所有的生理、生化过程,是影响植物群落生长和养分分配的关键环境因子之一<sup>[2]</sup>。气候变暖可直接影响植物生物量生产、积累以及碳和养分在地上一地下器官之间的分配格局<sup>[3]</sup>。气候变暖也可通过提高土壤温度,影响土壤水分和养分有效性以及土壤微生物过程等非生物与生物因子间接影响植物生物量碳和养分在地上一地下器官之间的分配<sup>[4]</sup>。有研究表明,增温显著增加地中海灌丛当年枝碳分配,降低叶、根、老枝碳分配<sup>[5]</sup>。石福孙等<sup>[6]</sup>也发现增温对川西草地3种优势植物生物量碳、氮在地上一地下器官中分配比例的影响不同。这些研究结果表明,植物地上一地下碳和养分分配受群落类型、物种组成和环境因子等的共同影响<sup>[7]</sup>,其对气候变暖的响应还没有一致的结论。未来气候变暖情景下植物不同器官碳和养分分配格局将发生怎样的变化,至今仍缺乏清晰的认识。

高寒灌丛是青藏高原东部第二大植被类型,在区域乃至全球陆地生态系统碳、氮循环中发挥着重要作用<sup>[8]</sup>。该区域海拔高、气温低、生态系统脆弱,对气候变暖的响应非常敏感<sup>[9]</sup>。氮是高寒生物区植物生长最主要的限制性元素之一<sup>[10]</sup>,加之高寒灌丛土壤生态过程长期受低温限制,与土壤氮转化相关的土壤微生物活动和分解酶活性较低导致土壤氮素有效性较低,因而青藏高原东部高寒灌丛植物群落生长受氮限制<sup>[11]</sup>。未来气候变暖将导致该区域土壤氮矿化加速,土壤有效氮含量(铵态氮、硝态氮)显著增加,可能缓解或解除该区域植物生长氮限制<sup>[12]</sup>。植物光合作用与叶片氮含量密切相关,在一定程度上取决于植物根系对土壤氮素的吸收和土壤氮素有效性的高低<sup>[13]</sup>。在气候变暖情景下,高寒灌丛土壤氮素有效性提高在缓解植物生长氮限制的同时将显著影响碳、氮在植物地上一地下器官之间的分配格局。虽然近年来已经在青藏高原开展了高寒生态系统植物生物量调查研究<sup>[14]</sup>,对高寒灌丛灌木层、草本层地上一地下生物量分配特征及其与气候因子的关系有了较为详尽的了解<sup>[15]</sup>,但未深入研究碳、氮在灌木层和草本层地上一地下器官之间的分

配特征及其对气候变暖的响应机制。因此,有必要进一步深入探讨气候变暖对高寒灌丛植物生物量碳、氮在地上一地下器官之间分配格局的影响机制,以深入理解高寒灌丛的响应和适应策略。

窄叶鲜卑花(*Sibiraea angustata*)灌丛是青藏高原东部具有代表性的高寒灌丛类型,在川西岷江源区具有较高的群落稳定性和较大的分布面积<sup>[16]</sup>。气候变暖正深刻改变该区域高寒灌丛植物群落结构和分布格局,如高寒灌丛物种组成更加丰富,分布上限明显上升<sup>[17]</sup>,这些因素将共同影响该区域高寒灌丛碳、氮循环在区域生态系统碳和养分循环中的重要地位和作用。目前,在该区域内已经开展了窄叶鲜卑花高寒灌丛生物量分配对增温的响应机制<sup>[18]</sup>研究,然而该研究并未涉及增温对高寒灌丛灌木层、草本层地上一地下器官碳、氮分配格局的影响。因此,本研究以青藏高原东部窄叶鲜卑花高寒灌丛为对象,研究灌木层、草本层地上一地下器官碳、氮分配及其对增温的响应,探讨影响高寒灌丛生物量碳、氮分配的影响因素,为清楚地认识气候变暖情景下青藏高原高寒灌丛生态系统植物群落动态及其适应策略提供科学依据。

# 1 材料和方法

## 1.1 研究区概况

研究区位于四川省阿坝州松潘县川主寺镇卡卡沟的高寒灌丛长期定位研究场(32°58' N, 103°40' E, 海拔 3 300 m),距离岷江源 3.5 km。研究区气候类型为高原山地气候,年平均温度 4.8 °C,年均降水量 693 mm,降水集中于 5—8 月。灌木层植物以窄叶鲜卑花为优势种,伴生种有金露梅(*Potentilla fruticosa*)、山生柳(*Salix oritrepha*)、刺黑珠(*Berberis sargentiana*)、高山绣线菊(*Spiraea alpina*)等;草本层植物有矮蒿草(*Kobresia humilis*)、钟花报春(*Primula sikkimensis*)、羊茅(*Festuca ovina*)、蓝玉簪龙胆(*Gentiana veitchiorum*)、红花绿绒蒿(*Meconopsis punicea*)、黄花野青茅(*Deyeuxia flavens*)和条纹龙胆(*Gentiana striata*)等。窄叶鲜卑花植株平均高度为(1.5 ± 0.1) m,丛径为(0.5 ± 0.2) m,平均盖度为 72%,分枝数为 15~20。土壤类型为雏形土,土壤 pH 5.79,土壤容重为 0.67 g · cm<sup>-3</sup>,土壤有机碳含量为 89.24 g · kg<sup>-1</sup> 干土,土壤全氮含量为 7.73 g · kg<sup>-1</sup> 干土。

## 1.2 试验设计

2015 年 10 月初,选择群落结构和生境相对均

匀的窄叶鲜卑花灌丛群落,采用开顶式生长室(open-top chambers, OTCs)对环境进行增温,同时,在每个 OTC 的附近设置 1 个对照处理。根据窄叶鲜卑花灌丛群落的平均盖度、冠幅和高度,OTC 选用 4 块高、宽、厚为 160 cm × 160 cm × 5 mm 的有机玻璃板透光率达 95% 以上(成都天中广告材料有限公司)制成。将 4 块有机玻璃板包围至少 1 丛窄叶鲜卑花植株,连接成正立方体型 OTC,OTC 下端插入土壤 1 cm,地表增温面积为 2.56 m<sup>2</sup>。增温和对照处理均设置 4 个重复。整个试验期间试验样地四周用 1.8 m 高的围栏围封,以防止牲畜破坏样地。

## 1.3 微环境监测

2016 年 5 月起分别使用纽扣式温度传感器(DS1921G-F5 #, Maxim/Dallas semiconductor, Sunnyvale, California, USA)连续监测增温和对照处理地下 5 cm 土壤温度和地上 70 cm 空气温度。温度传感器埋设在样方中央,设置为每 2 h 自动记录 1 次温度数据。5 cm 土壤水分含量于每年的生长季节(5—10 月)使用便携式土壤水分测定仪(TRIME TDR, IMKO, Germany)每月监测 1 次。2018 年生长季内月平均空气温度、月平均土壤温度和土壤水分含量动态如图 1 所示。

## 1.4 植物生物量样品采集与碳氮含量测定

植物生物量采用收获法测定。于 2018 年生长季中期(8 月中旬)在每个增温和对照处理下设置 1 个 1 m × 1 m 的收获样方,分别对灌木层和草本层地上部分进行齐地面收割。然后将灌木层地上部分分为叶和茎两部分,分别标记后装入信封带回实验室。群落根系生物量收集采用直径为 7 cm 的根钻随机在增温和对照处理钻取 0~30 cm 土柱,每个样方内重复取 5 个土柱带回实验室,将土柱放置于小孔径的尼龙网袋内,用自来水将所有植物根系冲洗干净,根据根系的直径、外形、颜色和厚度并借助显微镜,仔细筛选灌木层和草本层活根系<sup>[19]</sup>。然后,根据直径大小将灌木根系区分为粗根(直径 > 2 mm)和细根(直径 < 2 mm)。所有灌木层和草本层地上部分与根系生物量均在 65 °C 下烘干至恒重,以单位面积干物质重作为灌木层和草本层地上部分与根系生物量(kg · m<sup>-2</sup>)。然后将上述烘干的植物生物量样品研磨、粉碎后,使用 C/N 元素分析仪(MACRO cube, Elementar, Germany)测定其碳、氮含量。

窄叶鲜卑花灌丛各部分碳、氮库采用如下的公

式计算:

$$S_i = B_i \times C_i$$

式中: $S_i$  为窄叶鲜卑花灌丛灌木层和草本层各部分碳、氮库( $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ ), $B_i$  为窄叶鲜卑花灌丛灌木层和草本层各部分生物量( $\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$ ), $C_i$  为窄叶鲜卑花灌丛灌木层和草本层各部分碳、氮含量( $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ )。其中,增温和对照处理窄叶鲜卑花灌丛灌木层和草本层地上一地下生物量数据详见文献[18]。

### 1.5 土壤样品采集与分析

在植物样品采集的同时,沿对角线在增温和对照处理用土钻收集 0~30 cm 土层土壤样品,每个样方内取 5 钻,然后将 5 个土样混合均匀作为 1 个混合土壤样品。所有样品于 4 ℃ 下保存,并迅速带回实验室。清除石块和动植物残体,过筛后用于土壤 pH、含水量、土壤有机碳、硝态氮和铵态氮含量、土壤微生物生物量碳、氮含量和土壤酶活性等指标的测定。

其中,土壤含水量采用烘干法测定。土壤 pH 采用 pH 计测定。土壤有机碳含量采用重铬酸钾氧化法测定<sup>[20]</sup>。土壤硝态氮和铵态氮含量首先采用 KCl 溶液浸提后,分别使用紫外比色法和靛酚蓝比色法测定<sup>[20]</sup>。土壤微生物生物量碳、氮含量采用氯仿熏蒸- $\text{K}_2\text{SO}_4$  溶液浸提后,使用碳/氮元素分析仪(Muti-N/C 2100, Analytik Jean AG, Germany)测定<sup>[21]</sup>。土壤转化酶活性采用 3,5-二硝基水杨酸比色法测定,1 个酶活性单位( $\text{EU}_{\text{inv}}$ )以 1 g 土壤样品在 37 ℃ 下,24 h 内水解产生葡萄糖的毫克数表示;土壤脲酶活性采用尿素比色法测定,1 个酶活性单位( $\text{EU}_{\text{ure}}$ )以 1 g 土壤样品在 37 ℃ 下,24 h 内水解减少的尿素毫克数表示<sup>[22]</sup>。

### 1.6 数据统计分析

采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)进行增温与对照处理间月平均空气温度、月平均土壤温度和土壤水分及高寒灌丛灌木层、草本层和群落地上部分和根系碳、氮库及分配的差异显著性检验( $\alpha=0.05$ )。采用 Pearson 相关分析检验高寒灌丛灌木层、草本层地上部分和根系碳、氮库与空气温度和土壤环境因子之间的相关性(经检验,本研究获得的灌木层和草本层碳、氮库和环境因子数据均服从正态分布)。采用多元线性回归分析检验高寒灌丛灌木层、草本层地上部分和根系碳、氮库与空气、土壤环境因子之间的关系。所有统计分析均在 SPSS 20.0 中进行,采用 Origin 8.5

软件作图。图表中的数据均为算术平均值±标准差。

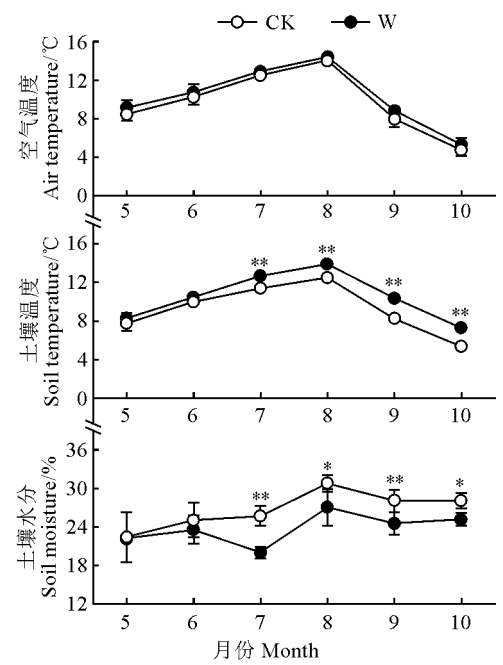
## 2 结果与分析

### 2.1 空气温度、土壤温度和土壤水分含量动态

由图 1 可知,增温在生长季节使窄叶鲜卑花高寒灌丛月平均土壤温度显著升高 1.2 ℃( $P < 0.05$ ),使土壤水分含量显著下降 2.7%( $P < 0.05$ )。然而,增温仅使月平均空气温度平均升高 0.6 ℃( $P > 0.05$ )。增温没有显著影响月平均空气温度、月平均土壤温度和土壤水分含量的季节变化动态,生长季月平均空气温度、月平均土壤温度和土壤水分含量均表现出先升高后降低的变化趋势。

### 2.2 增温对高寒灌丛灌木层和草本层碳、氮含量的影响

由图 2 可知,对照处理下窄叶鲜卑花高寒灌丛灌木层叶、茎、粗根和细根碳含量分别为 456.1、486.3、473.5 和 487.8  $\text{g} \cdot \text{kg}^{-1}$ ,增温分别使灌木层叶、粗根和细根碳含量显著增加 8.5%、2.1% 和 1.8%( $P < 0.05$ ),增温对灌木层茎碳含量的影响不显著( $P > 0.05$ )。对照处理下灌木层叶、茎、粗根和细根氮



CK. 对照; W. 增温。\*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$

图 1 增温对高寒灌丛月平均空气温度、月平均土壤温度和水分含量的影响

CK. Control; W. Warming. \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$

Fig. 1 The effects of warming on the monthly average air temperature, the monthly average soil temperature and soil water content in the alpine shrubland



含量分别为 20.0、11.8、12.9 和 14.4 g · kg<sup>-1</sup>，增温使灌木层叶氮含量显著降低 11.9% ( $P < 0.05$ )，使细根氮含量显著增加 8.0% ( $P < 0.05$ )。增温对灌木层茎和粗根氮含量的影响不显著 ( $P > 0.05$ )。

对照处理下窄叶鲜卑花高寒灌丛草本层地上和地下部分碳含量分别为 384.9 和 344.1 g · kg<sup>-1</sup>，增温对草本层地上部分碳含量的影响不显著 ( $P > 0.05$ )，使地下部分碳含量显著增加 12.1% ( $P < 0.05$ )。对照处理下草本层地上和地下部分氮库分别为 28.1 和 15.2 g · kg<sup>-1</sup>，增温使草本层地上部分氮含量显著降低 7.7% ( $P < 0.05$ )，使地下部分氮含量显著增加 8.9% ( $P < 0.05$ )。

2.3 增温对高寒灌丛灌木层和草本层碳、氮库的影响

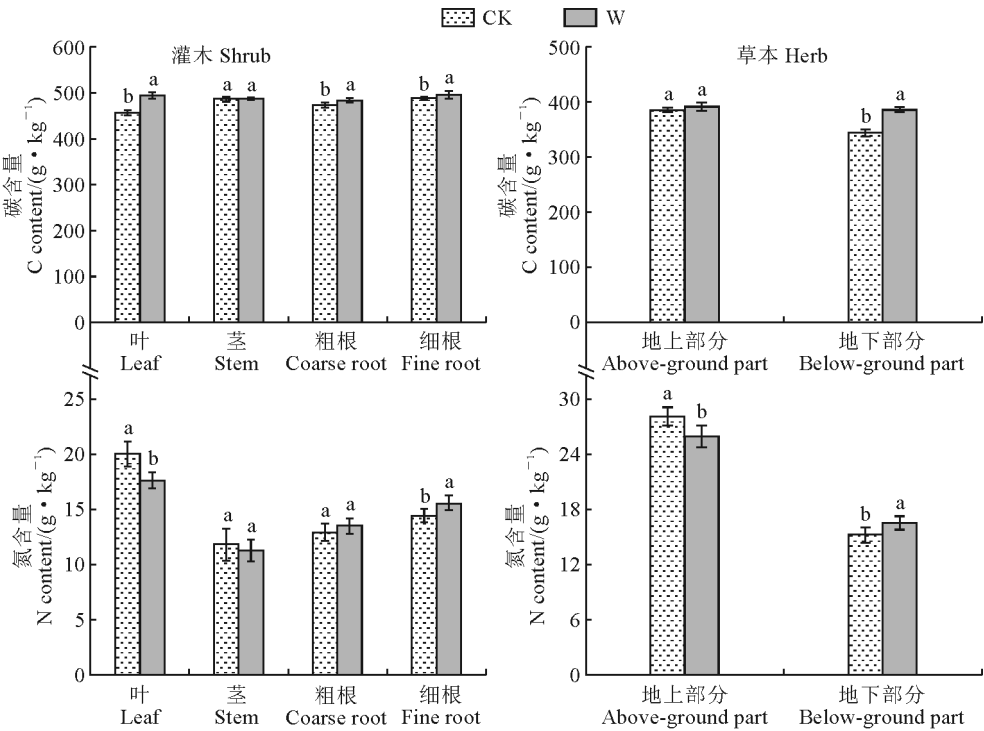
由图 3 可知，对照处理下窄叶鲜卑花高寒灌丛灌木层叶、茎、粗根和细根碳库分别为 335.4、1 397.3、1 488.6 和 613.5 g · m<sup>-2</sup>，增温分别使灌木层叶、粗根和细根碳库显著增加 18.8%、7.7% 和 139.4% ( $P < 0.05$ )，增温没有显著影响灌木层茎碳库。对照处理下灌木层叶、茎、粗根和细根氮库分别为 14.7、33.9、44.8 和 18.1 g · m<sup>-2</sup>，增温使细根氮库

显著增加 153.9% ( $P < 0.05$ )，然而增温没有显著影响灌木层叶、茎和粗根氮库 ( $P > 0.05$ )。

对照处理下窄叶鲜卑花高寒灌丛草本层地上和地下部分碳库分别为 61.6 和 77.4 g · m<sup>-2</sup>，增温使地上和地下部分碳库显著增加 60.4% 和 130.5% ( $P < 0.05$ )。对照处理下草本层地上和地下部分氮库分别为 4.5 和 3.4 g · m<sup>-2</sup>，增温使草本层地上和地下部分氮库显著增加 46.1% 和 124.0% ( $P < 0.05$ )。

2.4 增温对高寒灌丛灌木层和草本层碳、氮分配的影响

由图 4 可知，对照处理下窄叶鲜卑花高寒灌丛灌木层叶、茎、粗根和细根碳分配比例分别为 8.8%、36.4%、38.8% 和 16.0%，增温分别使灌木层茎和粗根碳分配比例显著降低 18.9% 和 16.2% ( $P < 0.05$ )，使细根碳分配比例显著增加 86.5% ( $P < 0.05$ )，然而增温没有显著影响灌木层叶碳分配比例。对照处理下灌木层叶、茎、粗根和细根氮分配比例分别为 13.7%、31.6%、37.8% 和 16.9%，增温分别使灌木层叶、茎和粗根氮分配比例显著降低 25.2%、23.3% 和 14.4% ( $P < 0.05$ )，使细根氮分配比例显著增加 96.2% ( $P < 0.05$ )。



CK. 对照; W. 增温。不同小写字母表示增温和对照处理之间具有显著差异 ( $P < 0.05$ )

图 2 增温对高寒灌丛灌木层和草本层碳、氮含量的影响

CK. Control; W. Warming. Differences lowercase letters indicated significant difference between the warming and control treatments ( $P < 0.05$ )

Fig. 2 The effects of warming on carbon and nitrogen contents of shrubs and herbs in the alpine shrubland

对照处理下窄叶鲜卑花高寒灌丛草本层地上和地下部分碳分配比例分别为 44.3%和 55.7%,增温使地上部分碳分配比例显著降低 19.5% ( $P < 0.05$ ),使地下部分碳分配比例显著增加 15.6% ( $P < 0.05$ )。对照处理下草本层地上和地下部分氮分配比例分别为 56.8%和 43.2%,增温使地上部分氮分配比例显著降低 18.9% ( $P < 0.05$ ),使地下部

分氮分配比例显著增加 24.8% ( $P < 0.05$ )。

### 2.5 高寒灌丛灌木层和草本层碳、氮分配与环境因子之间的关系

表 1 显示,空气温度、土壤温度、土壤 pH、土壤微生物生物量氮含量以及土壤脲酶活性与灌木层叶碳库、粗根碳库和细根碳库呈显著正相关 ( $P < 0.05$ ),土壤水分含量和土壤有机碳含量与灌木层叶碳库、粗

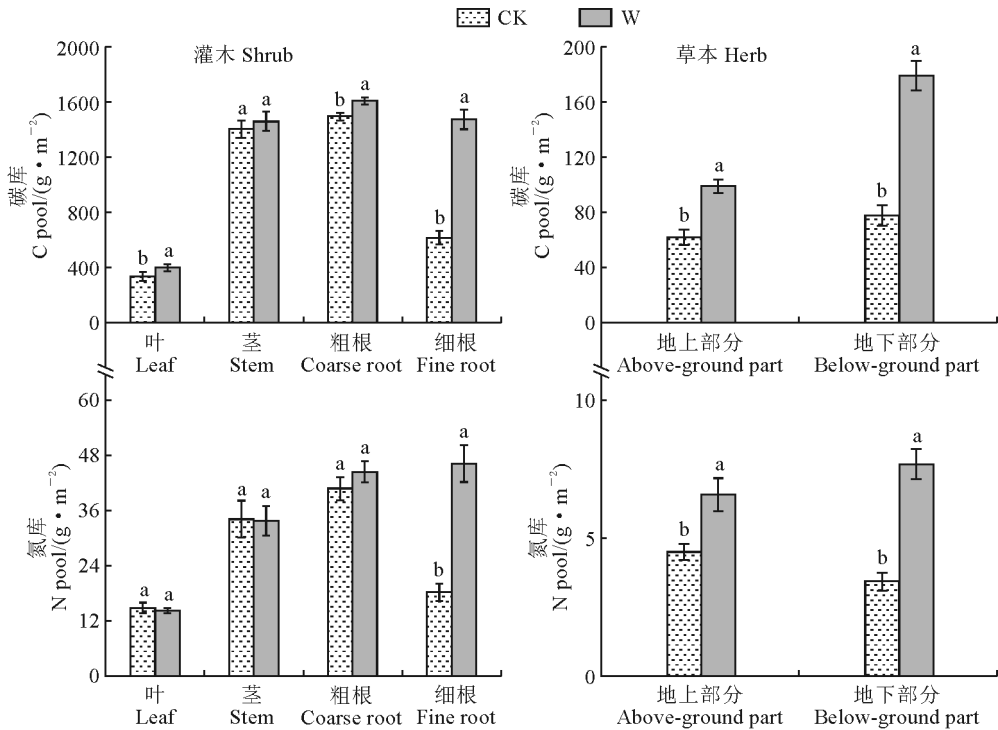


图 3 增温对高寒灌丛灌木层和草本层碳、氮库的影响

Fig. 3 The effects of warming on carbon and nitrogen pools of shrubs and herbs in the alpine shrubland

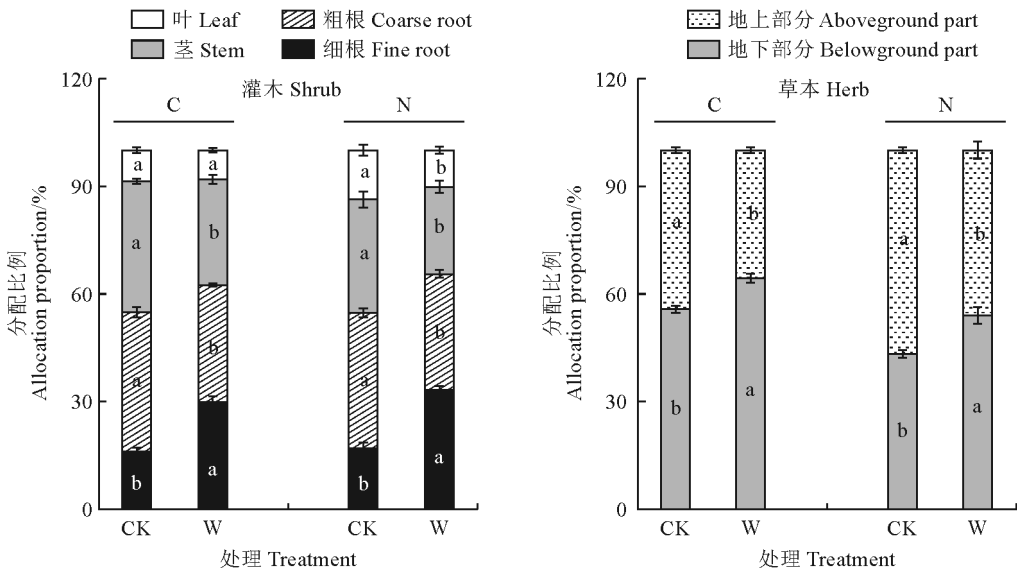


图 4 增温对高寒灌丛灌木层和草本层碳、氮分配的影响

Fig. 4 The effects of warming on carbon and nitrogen allocation of shrubs and herbs in the alpine shrubland

根碳库和细根碳库呈显著负相关( $P < 0.05$ )。此外,土壤铵态氮含量和土壤转化酶活性也与灌木层粗根碳库和细根碳库呈显著正相关( $P < 0.05$ )。灌木层茎碳库仅与土壤铵态氮含量和土壤微生物生物量氮含量呈显著正相关( $P < 0.05$ )。进一步的多元线性回归分析结果(表 2)表明,空气温度、土壤 pH 和土壤脲酶活性解释了灌木层叶碳库变异的 75.2%;土壤铵态氮含量和土壤微生物生物量氮含

量解释了灌木层茎碳库变异的 72.0%;土壤有机碳含量、土壤微生物生物量氮和土壤脲酶活性解释了灌木层粗根碳库变异的 92.0%;土壤温度、土壤有机碳含量和土壤脲酶活性解释了灌木层细根碳库变异的 99.8%。

由表 1 可知,空气温度、土壤温度、土壤微生物生物量碳、氮含量以及土壤脲酶活性与灌木层粗根和细根氮库呈显著正相关( $P < 0.05$ ),土壤水分含

表 1 高寒灌丛灌木层和草本层碳氮分配与环境因子之间的相关性

Table 1 Correlations between carbon and nitrogen allocation of shrubs and herbs and environmental factors in the alpine shrubland

| 指标<br>Index     | Air <sub>T</sub>    | Soil <sub>T</sub>   | Soil <sub>M</sub>    | Soil <sub>pH</sub>  | SOC                  | NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N | NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N | MBC                 | MBN                 | In                  | Ur                  |
|-----------------|---------------------|---------------------|----------------------|---------------------|----------------------|---------------------------------|---------------------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| S <sub>LC</sub> | 0.820 <sup>*</sup>  | 0.719 <sup>*</sup>  | -0.737 <sup>*</sup>  | 0.793 <sup>*</sup>  | -0.755 <sup>*</sup>  | 0.449                           | 0.554                           | 0.513               | 0.732 <sup>*</sup>  | 0.664               | 0.757 <sup>*</sup>  |
| S <sub>SC</sub> | 0.256               | 0.301               | -0.610               | 0.456               | -0.422               | 0.828 <sup>*</sup>              | 0.023                           | 0.492               | 0.774 <sup>*</sup>  | 0.294               | 0.438               |
| S <sub>CC</sub> | 0.831 <sup>*</sup>  | 0.826 <sup>*</sup>  | -0.810 <sup>*</sup>  | 0.761 <sup>*</sup>  | -0.886 <sup>**</sup> | 0.742 <sup>*</sup>              | 0.500                           | 0.686               | 0.859 <sup>**</sup> | 0.838 <sup>**</sup> | 0.919 <sup>**</sup> |
| S <sub>FC</sub> | 0.935 <sup>**</sup> | 0.956 <sup>**</sup> | -0.841 <sup>**</sup> | 0.853 <sup>**</sup> | -0.998 <sup>**</sup> | 0.782 <sup>*</sup>              | 0.503                           | 0.796 <sup>*</sup>  | 0.831 <sup>*</sup>  | 0.967 <sup>**</sup> | 0.988 <sup>**</sup> |
| S <sub>LN</sub> | -0.109              | -0.327              | 0.126                | -0.277              | 0.303                | -0.306                          | 0.136                           | -0.548              | -0.490              | -0.250              | -0.260              |
| S <sub>SN</sub> | 0.014               | 0.156               | 0.342                | -0.151              | 0.083                | 0.121                           | -0.615                          | 0.427               | 0.273               | -0.126              | -0.044              |
| S <sub>CN</sub> | 0.783 <sup>*</sup>  | 0.879 <sup>**</sup> | -0.751 <sup>*</sup>  | 0.602               | -0.799 <sup>*</sup>  | 0.331                           | 0.119                           | 0.953 <sup>**</sup> | 0.786 <sup>*</sup>  | 0.704               | 0.779 <sup>*</sup>  |
| S <sub>FN</sub> | 0.931 <sup>**</sup> | 0.966 <sup>**</sup> | -0.813 <sup>*</sup>  | 0.822 <sup>*</sup>  | -0.988 <sup>**</sup> | 0.582                           | 0.412                           | 0.834 <sup>*</sup>  | 0.851 <sup>**</sup> | 0.961 <sup>**</sup> | 0.980 <sup>**</sup> |
| G <sub>AC</sub> | 0.868 <sup>**</sup> | 0.862 <sup>**</sup> | -0.847 <sup>**</sup> | 0.839 <sup>**</sup> | -0.949 <sup>**</sup> | 0.690                           | 0.618                           | 0.737 <sup>*</sup>  | 0.792 <sup>*</sup>  | 0.941 <sup>**</sup> | 0.959 <sup>**</sup> |
| G <sub>BC</sub> | 0.892 <sup>**</sup> | 0.909 <sup>**</sup> | -0.851 <sup>*</sup>  | 0.820 <sup>*</sup>  | -0.977 <sup>**</sup> | 0.671                           | 0.525                           | 0.732 <sup>*</sup>  | 0.845 <sup>**</sup> | 0.967 <sup>**</sup> | 0.984 <sup>**</sup> |
| G <sub>AN</sub> | 0.802 <sup>*</sup>  | 0.823 <sup>*</sup>  | -0.813 <sup>*</sup>  | 0.711 <sup>*</sup>  | -0.908 <sup>**</sup> | 0.725 <sup>*</sup>              | 0.537                           | 0.776 <sup>*</sup>  | 0.854 <sup>**</sup> | 0.898 <sup>**</sup> | 0.940 <sup>**</sup> |
| G <sub>BN</sub> | 0.926 <sup>**</sup> | 0.945 <sup>**</sup> | -0.818 <sup>*</sup>  | 0.787 <sup>*</sup>  | -0.983 <sup>**</sup> | 0.595                           | 0.468                           | 0.768 <sup>*</sup>  | 0.825 <sup>*</sup>  | 0.981 <sup>**</sup> | 0.989 <sup>**</sup> |

注: S<sub>LC</sub>. 灌木层叶碳库; S<sub>SC</sub>. 灌木层茎碳库; S<sub>CC</sub>. 灌木层粗根碳库; S<sub>FC</sub>. 灌木层细根碳库; S<sub>LN</sub>. 灌木层叶氮库; S<sub>SN</sub>. 灌木层茎氮库; S<sub>CN</sub>. 灌木层粗根氮库; S<sub>FN</sub>. 灌木层细根氮库; G<sub>AC</sub>. 草本层地上碳库; G<sub>BC</sub>. 草本层地下碳库; G<sub>AN</sub>. 草本层地上氮库; G<sub>BN</sub>. 草本层地下氮库; Air<sub>T</sub>. 空气温度; Soil<sub>T</sub>. 土壤温度; Soil<sub>M</sub>. 土壤水分含量; Soil<sub>pH</sub>. 土壤 pH; SOC. 土壤有机碳含量; NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N. 土壤铵态氮含量; NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N. 土壤硝态氮含量; MBC. 土壤微生物生物量碳含量; MBN. 土壤微生物生物量氮含量; In. 土壤转化酶活性; Ur. 土壤脲酶活性。下同。\*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ 。

Note: S<sub>LC</sub>. Shrub leaf carbon pool; S<sub>SC</sub>. Shrub stem carbon pool; S<sub>CC</sub>. Shrub coarse root carbon pool; S<sub>FC</sub>. Shrub fine root carbon pool; S<sub>LN</sub>. Shrub leaf nitrogen pool; S<sub>SN</sub>. Shrub stem nitrogen pool; S<sub>CN</sub>. Shrub coarse root nitrogen pool; S<sub>FN</sub>. Shrub fine root nitrogen pool; G<sub>AC</sub>. Herb aboveground carbon pool; G<sub>BC</sub>. Herb belowground carbon; G<sub>AN</sub>. Herb aboveground nitrogen pool; G<sub>BN</sub>. Herb belowground nitrogen pool; Air<sub>T</sub>. Air temperature; Soil<sub>T</sub>. Soil temperature; Soil<sub>M</sub>. Soil water content; Soil<sub>pH</sub>. Soil pH; SOC. Soil organic carbon content; NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N. Soil ammonium nitrogen content; NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N. Soil nitrite nitrogen content; MBC. Soil microbial biomass carbon content; MBN. Soil microbial biomass nitrogen content; In. Invert-ase activity; Ur. Urease activity. The same as below. \*,  $P < 0.05$ ; \*\*,  $P < 0.01$ .

表 2 高寒灌丛灌木层和草本层碳、氮分配与环境因子之间的回归分析

Table 2 Regression analysis of carbon and nitrogen allocation of shrubs and herbs and environmental factors in the alpine shrubland

| 回归方程 Regression equation                                                 | R <sup>2</sup> | 回归方程 Regression equation                                       | R <sup>2</sup> |
|--------------------------------------------------------------------------|----------------|----------------------------------------------------------------|----------------|
| S <sub>LC</sub> =0.808Air <sub>T</sub> +0.471Soil <sub>pH</sub> -0.375Ur | 0.752          | S <sub>LN</sub> =-0.511MBC-0.042MBN                            | 0.916          |
| S <sub>SC</sub> =0.579NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -N+0.312MBN           | 0.720          | S <sub>SN</sub> =0.658NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -N+0.485MBC | 0.984          |
| S <sub>CC</sub> =2.257SOC+0.161MBN+3.027Ur                               | 0.920          | S <sub>CN</sub> =0.112Soil <sub>T</sub> -0.063SOC+0.805MBC     | 0.928          |
| S <sub>FC</sub> =0.084Soil <sub>T</sub> -1.132SOC-0.407Ur                | 0.998          | S <sub>FN</sub> =0.286Soil <sub>T</sub> -0.980SOC-0.265Ur      | 0.973          |
| G <sub>AC</sub> =0.745SOC+0.299In+1.411Ur                                | 0.300          | G <sub>AN</sub> =2.555SOC+0.177In+3.310Ur                      | 0.950          |
| G <sub>BC</sub> =0.400SOC+0.279In+1.111Ur                                | 0.612          | G <sub>BN</sub> =0.435SOC+0.448In+0.987Ur                      | 0.988          |

量和土壤有机碳含量与灌木层粗根和细根氮库呈显著负相关( $P < 0.05$ )。此外,土壤 pH 和土壤转化酶活性也与灌木层细根氮库呈显著正相关( $P < 0.05$ )。多元线性回归分析结果(表 2)表明,土壤温度、土壤有机碳含量和土壤微生物生物量氮含量解释了灌木层粗根氮库变异的 91.6%;土壤温度、土壤有机碳含量和土壤脲酶活性解释了灌木层细根氮库变异的 98.4%。然而,灌木层叶氮库和茎氮库与环境因子的相关性不显著( $P > 0.05$ )。

空气温度、土壤温度、土壤 pH、土壤微生物生物量碳、氮含量以及土壤转化酶和脲酶活性与草本层地上和地下部分碳、氮库均呈显著正相关( $P < 0.05$ ),而土壤水分含量和土壤有机碳含量与草本层地上和地下部分碳、氮库均呈显著负相关( $P < 0.05$ )(表 1)。多元线性回归分析结果表明,土壤有机碳含量和土壤转化酶和脲酶活性解释了草本层地上和地下部分碳、氮库变异的 92.8%以上(表 2)。

## 3 讨 论

### 3.1 增温对高寒灌丛灌木层和草本层碳、氮库的影响

植物碳库在陆地生态系统碳循环中起主导作用,在调节全球气候中具有重要作用<sup>[23]</sup>。植物地上一地下器官的形态结构、生理功能存在显著差异,导致碳、氮等养分元素在植物各器官之间的分配明显不同。植物地上一地下器官生物量碳和养分分配格局是植物群落适应环境变化的重要策略之一,当外界环境发生变化时,植物可通过调节地上一地下器官发育、生物量积累和养分分配等来适应环境变化<sup>[24]</sup>。在青藏高原高寒灌丛等对气候变暖敏感的高寒生态系统中,气候变暖对植物群落生物量碳和养分分配的影响将更加显著<sup>[25]</sup>。本研究表明,增温显著增加窄叶鲜卑花高寒灌丛灌木层叶、细根和粗根碳含量和碳库。这主要是因为灌木层处于群落上层,光照充足,增温有利于灌木层叶片光合作用和生物量积累,而粗根和细根碳库显著增加则反映了增温后叶片光合作用增强,为了吸收更多的水分和养分,植物向根系投入的碳水化合物增加<sup>[26]</sup>。增温使灌木层叶和细根碳、氮库增加可能与增温在生长季促进土壤氮矿化<sup>[27]</sup>、显著提高土壤铵态氮和硝态氮含量有关<sup>[28]</sup>。前期研究结果表明,增温显著提高高寒灌丛土壤微生物生物量<sup>[29]</sup>和土壤转化酶和脲酶活性<sup>[30]</sup>,因而高寒灌丛土壤氮素有效性显著提高,从而促进灌木层植物细根对土壤有效氮的吸收利

用。与叶和细根相比,灌木层茎碳、氮含量和碳、氮库对增温的响应不敏感。这主要是因为茎主要承担支撑植物体以及临时储存和转运水分和养分功能,增温条件下茎碳、氮库保持相对稳定能保证其发挥正常的生理功能,使植物更好地适应温度变化<sup>[6]</sup>。

增温对草本层地上部分碳含量的影响不显著、使氮含量显著降低,同时使地下部分碳、氮含量显著增加。由于增温显著增加了草本层地上部分和地下部分生物量<sup>[18]</sup>,导致其碳、氮库均显著增加。这可能是草本层植物对增温环境的一种适应性调整策略,草本植物将更多的氮分配到地下根系,以提高根系对土壤养分资源的探索,提高自身对于干旱环境的适应。本研究还发现高寒灌丛生态系统草本层植物生物量碳、氮库对增温的响应较灌木层更敏感,尤其是植物地下部分。这表明增温对高寒灌丛植物生物量碳、氮库的影响存在明显的物种差异。灌木层植物地下部分具有行使储存、转运水分和养分功能的粗根器官,能缓冲温度变化对植物群落造成的不利影响<sup>[31]</sup>。而草本植物则采取主动调整生物量碳、氮资源在地上和地下部分的分配模式来适应环境温度变化。

### 3.2 增温对高寒灌丛灌木层和草本层碳、氮分配的影响

植物生物量碳、氮在地上一地下的分配影响整个陆地生态系统碳、氮循环,且其分配过程对环境温度变化的响应非常敏感<sup>[32]</sup>。目前,在青藏高原高寒生态系统已初步开展了植物生物量碳、氮分配对增温的响应研究。如刘立等<sup>[33]</sup>开展了青藏高原典型的高寒灌丛—草甸植物群落地上一地下生物量碳分布格局研究,估算了青藏高原高寒灌丛—草甸植物生物量碳根冠比。石福孙等<sup>[6]</sup>研究了川西北高寒草地优势植物碳氮含量及物质分配对增温的响应,结果表明不同植物不同器官生物量碳、氮分配对增温的响应具有显著差异。本研究中,增温使青藏高原东部窄叶鲜卑花高寒灌丛灌木层茎和粗根碳、氮分配比例均显著降低。这说明茎和粗根作为高寒灌丛灌木层植物的临时物质储存库,当环境发生变化时,植物将通过调整物质分配来适应环境变化,以提高植物的抗逆性<sup>[34]</sup>。增温条件下灌木层通过将茎和粗根储存的碳、氮资源向细根部分转运,提高碳、氮在细根中的分配比例,将更多的能量投入到细根部分以促进植物生长。

增温没有显著改变高寒灌丛灌木层叶碳的分配比例,叶氮的分配比例则显著降低(图 4)。虽然增



温促进灌木层植物叶片光合作用和生物量积累<sup>[18]</sup>，但是灌木层植物对土壤水分和养分的大量需求促使光合产物向细根转移以维持细根的生理功能，因而灌木层叶碳和氮分配比例显著降低或不受影响<sup>[35]</sup>。值得注意的是，氮作为高寒灌丛植物叶片光合酶的重要组分，未来气候变暖下高寒灌丛灌木层植物对叶片氮的投入不足可能限制光合作用，从而削弱温度升高对光合作用的促进效应，长时间尺度上将不利于高寒灌丛生物量碳、氮的固存<sup>[36]</sup>。

与灌木层碳、氮分配比例不同，增温显著降低了草本层地上部分碳、氮分配比例，显著增加了草本层地下部分碳、氮分配比例。高寒灌丛草本层处于植物群落下层，对光照资源的竞争不如灌木层。增温在促进草本层初级生产的同时，将有限的碳、氮资源由地上部分向根系转移，提高草本层根系对土壤水分、养分的竞争能力<sup>[37]</sup>。草本层根系往往分布在表层土壤中，增温导致表层土壤水分含量降低，草本层植物增加对根系碳、氮资源的投入能够使其更适应暖干化的生境条件<sup>[38]</sup>。

此外，高寒灌丛灌木层和草本层地上、地下不同器官对碳、氮等元素需求明显不同，植物体可通过调整碳、氮在各器官中分配来适应外界环境温度的变化<sup>[39]</sup>。在高寒生态系统中，植物面对胁迫环境往往会增加对地下根系部分投入，从而提高其生物量和养分分配比例<sup>[40]</sup>。这也是灌木层细根和草本层地下部分碳、氮分配比例显著提高的一个可能原因。本研究中，土壤水分有效性虽然不会明显限制植物生长，但增温引起表层土壤水分显著降低可能导致灌木层和草本层植物根系向更深层次方向上发展，以探寻更多的土壤水分和养分。

3.3 高寒灌丛灌木层和草本层碳、氮分配与环境因子之间的关系

由全球气候变暖引起的土壤温度升高、降水分布不均将不可避免地导致土壤非生物和生物因子等改变，从而直接或间接地影响植物群落生物量生产、积累和碳、氮分配格局<sup>[41]</sup>。本研究中，除灌木层叶和茎氮库以外，高寒灌丛灌木层和草本层生物量碳、氮库与空气温度和土壤温度呈显著正相关，与土壤水分含量呈显著负相关。这表明增温引起的环境温度升高在促进植物初级生产的同时，对地上—地下生物量碳、氮库也具有直接促进作用，由土壤温度升高导致的土壤水分含量降低则抑制灌木层和草本层地上—地下生物量碳、氮库的分配。这一结果与前期关于高寒灌丛生物量分配对增温的响应研究结果

不同，我们发现高寒灌丛灌木层和草本层生物量分配与土壤水分含量没有显著相关关系<sup>[18]</sup>。这些结果说明灌木层和草本层地上—地下生物量碳、氮库对土壤水分变化的响应比生物量更加敏感，高寒灌丛植物可能通过调整生物量碳、氮资源在地上—地下器官之间的分配来适应土壤温度和水分的变化。多元线性回归分析结果也表明，空气温度、表层土壤温度和水分含量对灌木层和草本层碳、氮库均具有较高的解释度。受气候变暖和降水分布不均的影响，青藏高原高寒区域土壤水分含量将显著降低，表层土壤暖干化趋势明显<sup>[42]</sup>，将会对该区域高寒灌丛植物碳、氮库产生深刻影响，进而影响区域生态系统碳、氮循环。有关研究表明，土壤氮素有效性可以通过改变土壤碳/氮比、土壤微生物群落结构与活性等间接影响高寒灌丛生态系统植物生长和碳、氮分配。前期研究结果表明土壤硝态氮含量与高寒灌丛灌木层和草本层生物量分配呈显著正相关<sup>[18]</sup>。然而本研究中，土壤氮素有效性仅与灌木层和草本层碳、氮库部分指标的相关性达到显著水平，土壤硝态氮和铵态氮含量对灌木层和草本层碳、氮库的解释度也不高。这表明土壤氮素有效性对高寒灌丛灌木层和草本层碳、氮库的影响可能受其他环境因子的制约，但具体机制还需进一步研究。

土壤微生物生物量碳、氮和土壤酶活性对高寒灌丛灌木层和草本层生物量碳、氮库均具有显著影响，特别是土壤转化酶和脲酶活性对草本层地上和地下部分生物量碳、氮库的解释度较高。土壤微生物群落和酶活性是土壤养分有效性的重要驱动力，直接影响植物根系对土壤养分的吸收。前期研究结果表明，增温显著提高高寒灌丛土壤微生物生物量碳、氮含量<sup>[43]</sup>和土壤酶活性<sup>[30]</sup>，使土壤微生物群落向格兰氏阳性菌和真菌转变<sup>[29]</sup>。因此，未来全球气候变暖情景下土壤微生物结构与活性改变和土壤酶活性提高将显著提高土壤养分有效性，促进高寒灌丛植物根系对土壤养分的吸收，从而增加其生物量碳、氮库<sup>[44]</sup>。本研究结果还发现，土壤 pH 和土壤有机碳含量也与高寒灌丛灌木层和草本层碳、氮库部分指标之间呈正相关，是影响高寒灌丛灌木层和草本层生物量碳、氮分配的重要环境因子。土壤 pH 和土壤有机碳含量均与土壤养分活化和有效性高低有关，增温导致的土壤 pH 和土壤有机碳含量变化可能提高土壤养分有效性<sup>[45]</sup>。在本研究区域，增温使土壤 pH 升高，而使土壤有机碳含量降低，将加速土壤微生物和土壤酶系统对土壤有机质的分解

矿化<sup>[18]</sup>。高寒灌丛灌木层叶和茎氮库对增温引起的环境因子变化的响应不敏感,说明灌木层地上部分可在一定程度上抵抗温度变化,这对于灌木层植物在群落中维持其优势地位具有重要意义<sup>[38]</sup>。

4 结 论

增温对青藏高原东部窄叶鲜卑花高寒灌丛灌木层和草本层地上—地下器官生物量碳、氮分配的影响存在明显差异。增温使灌木层叶和粗根碳库及细根碳、氮库和草本层地上和地下部分碳、氮库均显著增加。增温使灌木层茎和粗根碳、氮分配比例显著降低,而使灌木层细根碳、氮分配比例显著增加;同

时,增温使草本层地上部分碳、氮分配比例显著降低,使地下部分碳、氮分配比例显著增加。空气温度和土壤微生物生物量是影响高寒灌丛灌木层地上碳、氮分配的主要因子。土壤温度、土壤有机碳含量和土壤脲酶活性是影响灌木层地下碳、氮分配的主要因子。土壤有机碳含量、土壤转化酶和脲酶活性是影响草本层生物量碳、氮分配的主要因子。土壤氮素有效性对高寒灌丛灌木层和草本层生物量碳、氮库变异的解释度不高。这些结果表明,气候变暖通过影响非生物和生物环境因子提高灌木层细根和草本层地下碳、氮分配,从而更能适应环境温度提高。

**致谢:**感谢中国科学院成都生物研究所刘庆研究员在实验设计中提供建议。感谢中国科学院成都生物研究所高寒灌丛长期定位研究场提供平台支持。

参考文献:

[1] XU S, SARDANS J, ZHANG J L, *et al.* Variations in foliar carbon: Nitrogen and nitrogen: Phosphorus ratios under global change: A meta-analysis of experimental field studies[J]. *Scientific Reports*, 2020, **10**: 12 156.

[2] MELILLO J M, BUTLER S, JOHNSON J, *et al.* Soil warming, carbon-nitrogen interactions, and forest carbon budgets [J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2011, **108**(23): 9 508-9 512.

[3] 马 丽, 张 骞, 张中华, 等. 梯度增温对高寒草甸物种多样性和生物量的影响[J]. 草地学报, 2020, **28**(5): 1 395-1 402.

MA L, ZHANG Q, ZHANG Z H, *et al.* Effects of gradient warming on species diversity and biomass in alpine meadows [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2020, **28**(5): 1 395-1 402.

[4] XU M H, PENG F, YOU Q G, *et al.* Effects of warming and clipping on plant and soil properties of an alpine meadow in the Qinghai-Tibetan Plateau, China[J]. *Journal of Arid Land*, 2015, **7**(2): 189-204.

[5] O GAVRICHKOVA. Does long-term warming affect C and N allocation in a Mediterranean shrubland ecosystem? Evidence from a <sup>13</sup>C and <sup>15</sup>N labeling field study[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, **141**: 170-180.

[6] 石福孙, 吴 宁, 吴 彦. 川西北高寒草地 3 种主要植物的生长及物质分配对温度升高的响应[J]. 植物生态学报, 2010, **34**(5): 488-497.

SHI F S, WU N, WU Y. Responses of plant growth and substance allocation of three dominant plant species to experimental warming in an alpine grassland, Northwestern Sichuan, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, **34**(5): 488-497.

[7] SONG J, WAN S Q, PIAO S L, *et al.* A meta-analysis of 1, 119 manipulative experiments on terrestrial carbon-cycling responses to global change[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2019, **3**(9): 1 309-1 320.

[8] LUO L H, MA W, ZHUANG Y L, *et al.* The impacts of climate change and human activities on alpine vegetation and permafrost in the Qinghai-Tibet Engineering Corridor[J]. *Ecological Indicators*, 2018, **93**: 24-35.

[9] ALLAN R P, ACHUTARAO K M. Climate change 2021: the Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change[M]. Cambridge: Cambridge Press, 2021.

[10] DU E Z, TERRER C, PELLEGRINI A F A, *et al.* Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation[J]. *Nature Geoscience*, 2020, **13**(3): 221-226.

[11] 尹明珍, 郭婉帆, 朱晓敏, 等. 氮沉降下西南亚高山针叶林生长的养分限制特征[J]. 应用与环境生物学报, 2021, **27**(1): 1-7.

YIN M Z, GUO W J, ZHU X M, *et al.* Nutrient limiting characteristics of subalpine coniferous forests under conditions of nitrogen deposition in the southwest mountains of China[J]. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2021, **27**(1): 1-7.

[12] ZONG N, SONG M H, ZHAO G S, *et al.* Nitrogen economy of alpine plants on the north Tibetan Plateau: Nitrogen conservation by resorption rather than open sources through biological symbiotic fixation[J]. *Ecology and Evolution*, 2020, **10**(4): 2 051-2 061.

[13] HU Y Y, WEI H W, ZHANG Z W, *et al.* Changes of plant community composition instead of soil nutrient status drive the legacy effects of historical nitrogen deposition on plant community N : P stoichiometry[J]. *Plant and Soil*, 2020, **453**(1): 503-513.

[14] 谢宗强, 唐志尧. 中国灌丛生态系统碳储量的研究[J]. 植物生态学报, 2017, **41**(1): 1-4.

XIE Z Q, TANG Z Y. Studies on carbon storage of shrub-

land ecosystems in China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2017, **41**(1): 1-4.

[15] NIE X Q, YANG Y H, YANG L C, *et al.* Above- and below-ground biomass allocation in shrub biomes across the northeast Tibetan Plateau[J]. *PLoS One*, 2016, **11**(4): e0154251.

[16] 张诗羽, 张毅, 王昌全, 等. 岷江上游流域植被覆盖度及其与地形因子的相关性[J]. *水土保持通报*, 2018, **38**(1): 69-75.

ZHANG S Y, ZHANG Y, WANG C Q, *et al.* Vegetation coverage and its correlation with topographic factors in upstream watershed of Minjiang River[J]. *Bulletin of Soil and Water Conservation*, 2018, **38**(1): 69-75.

[17] DU J, HE Z B, CHEN L F, *et al.* Impact of climate change on alpine plant community in Qilian Mountains of China[J]. *International Journal of Biometeorology*, 2021, **65**(11): 1 849-1 858.

[18] 刘美, 马志良. 青藏高原东部高寒灌丛生物量分配对模拟增温的响应[J]. *生态学报*, 2021, **41**(4): 1 421-1 430.

LIU M, MA Z L. Responses of biomass allocation to simulated warming in an alpine scrubland of eastern Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, **41**(4): 1 421-1 430.

[19] WANG D, HE H L, GAO Q, *et al.* Effects of short-term N addition on plant biomass allocation and C and N pools of the *Sibiraea angustata* scrub ecosystem[J]. *European Journal of Soil Science*, 2017, **68**(2): 212-220.

[20] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法[M]. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.

[21] WITT C, GAUNT J L, GALICIA C C, *et al.* A rapid chloroform-fumigation extraction method for measuring soil microbial biomass carbon and nitrogen in flooded rice soils[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2000, **30**(5): 510-519.

[22] 关松荫. 土壤酶及其研究法[M]. 北京: 农业出版社, 1986.

[23] WANG J, FENG L, PALMER P I, *et al.* Large Chinese land carbon sink estimated from atmospheric carbon dioxide data[J]. *Nature*, 2020, **586**(7 831): 720-723.

[24] HARTMANN H, BAHN M, CARBONE M, *et al.* Plant carbon allocation in a changing world-challenges and progress; Introduction to a Virtual Issue on carbon allocation; Introduction to a virtual issue on carbon allocation[J]. *The New Phytologist*, 2020, **227**(4): 981-988.

[25] UR I, RAHMAN. Response of plant physiological attributes to altitudinal gradient: Plant adaptation to temperature variation in the Himalayan region[J]. *Science of the Total Environment*, 2020, **706**: 135 714.

[26] 付刚, 孙维, 李少伟, 等. 藏北高原不同海拔高寒草甸群落地上部分碳氮含量对模拟增温的响应[J]. *生态环境学报*, 2015, **24**(7): 1 093-1 097.

FU G, SUN W, LI S W, *et al.* Response of community aboveground parts carbon and nitrogen content to experimental warming in an alpine meadow at three elevations in the northern Tibet[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2015, **24**(7): 1 093-1 097.

[27] 刘美, 马志良. 模拟增温对青藏高原东部高寒灌丛土壤氮转化的影响[J]. *应用生态学报*, 2021, **32**(6): 2 045-2 052.

LIU M, MA Z L. Effects of experimental warming on soil nitrogen transformation in alpine scrubland of eastern Qinghai-Tibet Plateau, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, **32**(6): 2 045-2 052.

[28] 马志良, 赵文强, 赵春章, 等. 青藏高原东缘窄叶鲜卑花灌丛生长季土壤无机氮对增温和植物去除的响应[J]. *植物生态学报*, 2018, **42**(1): 86-94.

MA Z L, ZHAO W Q, ZHAO C Z, *et al.* Responses of soil inorganic nitrogen to increased temperature and plant removal during the growing season in a *Sibiraea angustata* scrub ecosystem of eastern Qinghai-Xizang Plateau[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2018, **42**(1): 86-94.

[29] MA Z L, ZHAO W Q, ZHAO C Z, *et al.* Plants regulate the effects of experimental warming on the soil microbial community in an alpine scrub ecosystem[J]. *PLoS One*, 2018, **13**(4): e0195079.

[30] 马志良, 赵文强, 刘美, 等. 高寒灌丛生长季土壤转化酶与脲酶活性对增温和植物去除的响应[J]. *应用生态学报*, 2018, **29**(7): 2 211-2 216.

MA Z L, ZHAO W Q, LIU M, *et al.* Responses of soil invertase and urease activities to warming and plant removal during the growing season in an alpine scrub ecosystem[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(7): 2 211-2 216.

[31] KHARUK V I, IM S T, PETROV I A. Alpine ecotone in the Siberian Mountains: Vegetation response to warming[J]. *Journal of Mountain Science*, 2021, **18**(12): 3 099-3 108.

[32] STREET L E, GARNETT M H, SUBKE J A, *et al.* Plant carbon allocation drives turnover of old soil organic matter in permafrost tundra soils[J]. *Global Change Biology*, 2020, **26**(8): 4 559-4 571.

[33] 刘立, 胡飞龙, 闫妍, 等. 高寒草原不同植物群落地上-地下生物量碳分布格局[J]. *生态学杂志*, 2020, **39**(5): 1 409-1 416.

LIU L, HU F L, YAN Y, *et al.* Above-and below-ground biomass carbon allocation pattern of different plant communities in the alpine grassland of China[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, **39**(5): 1 409-1 416.

[34] SARDANS J, PENUELAS J, ESTIARTE M, *et al.* Warming and drought alter C and N concentration, allocation and accumulation in a Mediterranean shrubland[J]. *Global Change Biology*, 2008, **14**(10): 2 304-2 316.

[35] CALDARARU S, THUM T, YU L, *et al.* Whole-plant optimality predicts changes in leaf nitrogen under variable CO<sub>2</sub> and nutrient availability[J]. *The New Phytologist*, 2020, **225**(6): 2 331-2 346.

[36] SHARWOOD R E, CROUS K Y, WHITNEY S M, *et al.* Linking photosynthesis and leaf N allocation under future elevated CO<sub>2</sub> and climate warming in *Eucalyptus globulus*[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2017, **68**(5): 1 157-1 167.

[37] LI D D, NAN H W, ZHAO C Z, *et al.* Effects of warming and fertilization interacting with intraspecific competition on fine root traits of *Picea asperata*[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2021, **14**(1): 147-159.

[38]

CHEN Y, FENG J G, YUAN X, *et al.*. Effects of warming on carbon and nitrogen cycling in alpine grassland ecosystems on the Tibetan Plateau: A meta-analysis[J]. *Geoderma*, 2020, **370**: 114-363.

[39]

张仁懿, 徐当会, 陈凌云, 等. 基于 N:P 化学计量特征的高寒草甸植物养分状况研究[J]. 环境科学, 2014, **35**(3): 1 131-1 137.  
ZHANG R Y, XU D H, CHEN L Y, *et al.*. Plant N status in the alpine grassland of the Qinghai-Tibet Plateau: Base on the N:P stoichiometry[J]. *Environmental Science*, 2014, **35**(3): 1 131-1 137.

[40]

WESSELY J, GATTRINGER A, GUILLAUME F, *et al.*. Climate warming may increase the frequency of cold-adapted haplotypes in alpine plants[J]. *Nature Climate Change*, 2022, **12**(1): 77-82.

[41]

ARRIZABALAGA-ARRIAZU M, MORALES F, IRIGOYEN J J, *et al.*. Growth performance and carbon partitioning of grapevine Tempranillo clones under simulated climate change scenarios: Elevated CO<sub>2</sub> and temperature[J]. *Journal of Plant Physiology*, 2020, **252**: 153-226.

[42]

QIANG, ZHANG. Is Himalayan-Tibetan Plateau “drying”? Historical estimations and future trends of surface soil moisture[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, **658**: 374-384.

[43]

马志良, 赵文强, 刘 美, 等. 增温对高寒灌丛根际和非根际土壤微生物生物量碳氮的影响[J]. 应用生态学报, 2019, **30**(6): 1 893-1 900.  
MA Z L, ZHAO W Q, LIU M, *et al.*. Effects of warming on microbial biomass carbon and nitrogen in the rhizosphere and bulk soil in an alpine scrub ecosystem[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(6): 1 893-1 900.

[44]

SHOUQIN, SUN. Soil warming and nitrogen deposition alter soil respiration, microbial community structure and organic carbon composition in a coniferous forest on eastern Tibetan Plateau[J]. *Geoderma*, 2019, **353**: 283-292.

[45]

LIU X C, ZHANG S T. Nitrogen addition shapes soil enzyme activity patterns by changing pH rather than the composition of the plant and microbial communities in an alpine meadow soil[J]. *Plant and Soil*, 2019, **440**(1): 11-24.

(编辑:潘新社)

《西北植物学报》2022 年审稿专家名单

(以姓氏笔画为序)

|     |     |      |          |     |     |     |     |     |     |     |
|-----|-----|------|----------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| 于 卓 | 于澄宇 | 马雄风  | 王西平      | 王军辉 | 王利兵 | 王青锋 | 王晓峰 | 王得祥 | 韦毅刚 | 尤庆敏 |
| 甘立军 | 叶绍明 | 田惠桥  | 付力文      | 付爱根 | 冯 磊 | 冯九焕 | 冯佰利 | 巩振辉 | 吕德国 | 朱仁斌 |
| 朱志红 | 乔玉山 | 庄 静  | 刘 冰      | 刘文哲 | 刘占林 | 刘西平 | 刘志鹏 | 刘保东 | 刘培亮 | 刘德兵 |
| 孙 明 | 孙连军 | 杜 诚  | 杜 峰      | 杨 清 | 杨正安 | 杨克强 | 杨洪强 | 李玉红 | 李忠虎 | 李周岐 |
| 李钱峰 | 李秧秧 | 李得孝  | 李登科      | 吴振海 | 邱全胜 | 何恒斌 | 沈世华 | 张 岗 | 张飞雄 | 张文辉 |
| 张硕新 | 张鲁刚 | 张懿锂  | 陈 鹏      | 陈又生 | 陈兴福 | 陈坤明 | 陈贵林 | 陈素梅 | 林金水 | 林雁冰 |
| 罗 建 | 罗正荣 | 岳 明  | 金效华      | 周 军 | 於丙军 | 单卫星 | 孟 林 | 赵 鹏 | 赵志刚 | 赵建成 |
| 赵继新 | 胡永红 | 胡胜武  | 胡银岗      | 饶广远 | 洪棋斌 | 祝钦洸 | 袁 杰 | 贾 渝 | 贾海锋 | 柴利军 |
| 徐 炎 | 高志奎 | 郭世荣  | 郭东伟      | 郭守玉 | 郭其强 | 郭树春 | 唐 明 | 黄 建 | 黄 康 | 黄 镇 |
| 曹光球 | 曹建国 | 康永祥  | 阎 侃      | 梁文裕 | 梁国华 | 梁振昌 | 董娟娥 | 蒋甲福 | 蒋景龙 | 韩文炎 |
| 景丹龙 | 程金凤 | 温 放  | 谢树莲      | 赖钟雄 | 雍洪军 | 蔡 霞 | 廖文波 | 谭中欣 | 熊爱生 | 黎 斌 |
| 滕年军 | 魏永胜 | 上官周平 | 买买提明·苏来曼 |     |     |     |     |     |     |     |

以上为《西北植物学报》2022 年的审稿专家,感谢一年来在百忙之中为本刊把好学术质量关,在此特向专家们致以最诚挚的谢意,还望在今后的岁月中继续支持学报的工作。