

青藏高原两种高寒草甸地下生物量及其碳分配对长期增温的响应差异

余欣超^{①④*}, 姚步青^{①*}, 周华坤^{①†}, 金艳霞^{①④}, 杨月娟^{①④}, 王文颖^②, 董世魁^③, 赵新全^①

① 中国科学院西北高原生物研究所, 高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810008;

② 青海师范大学生命与地理科学学院, 西宁 810008;

③ 北京师范大学环境学院, 北京 100875;

④ 中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049

* 同等贡献

† 联系人, E-mail: bqyao@nwipb.cas.cn

2014-10-13 收稿, 2014-12-03 接受, 2015-01-13 网络版发表

国家自然科学基金(3117224, 31201836, 31472135)、青海省自然科学基金 (2013-Z-916)、中国科学院战略性先导科技专项(XDA05070202)、国家科技支撑计划(2014BAC05B03)和青海省重点实验室发展专项资金计划(2013-Z-Y07, 2014-Z-Y01)资助

摘要 增温可以改变植物的生长, 不同植被类型的响应方式有差异. 植物根系是植物生产量的重要组成部分, 但对其增温响应的研究仍然较少. 本研究采用开顶式生长室(OTC)模拟增温的方法, 对比了长期增温对青藏高原矮嵩草草甸和金露梅灌丛群落地下生物量和有机碳含量的影响. 通过分析不同土层地下生物量的垂直分布、土壤和根系含碳量, 发现在长期增温条件下: (1) 矮嵩草草甸地下生物量显著减少; (2) 2种草甸地下生物量分配明显向深层转移; (3) 2种草甸植物根系总碳含量变化不显著, 矮嵩草草甸10~30 cm土层根含碳量增加, 金露梅灌丛草甸20~30 cm土层的根系碳含量减少; (4) 2种草甸土壤总碳含量无显著变化(0~30 cm), 但20~30 cm土层矮嵩草草甸土壤有机碳含量增加, 金露梅灌丛草甸土壤有机碳含量降低. 2种草甸地下资源分配差异将影响全球变暖背景下该地区的植被演替和碳循环.

关键词

矮嵩草草甸
金露梅灌丛草甸
长期增温
地下生物量
碳含量

在过去的30年里, 全球气温约上升了0.6^[1], 温室效应造成全球变暖已经得到人们的广泛认识和接受^[2,3]. 温度是调节陆地各种生态系统生物地球化学过程的关键因素^[4]. 大量的模拟实验表明, 温度上升对植物的生理生态特征均有影响, 可引起植物物候、生物量、生长发育及繁殖等特性的变化^[5]. 然而增温对植物生长的影响目前尚无定论, 很多研究发现增温可促进植物生长^[6~9], 也有研究发现增温对植物生长有抑制作用^[10~12]或无影响^[13~15]. 主要原因一方面与增温处理方法、持续时间和增温幅度有关^[16,17], 另一方面与研究的生态系统类型或植被类型有关. 不同生态系统或不同植被类型在温度、降雨、土壤化学

组成和周转状况以及植被组成等方面差异都可以引起植物对增温的不一致响应^[4].

植物地下生物量是总生产量的主要组成之一, 在生产力和植被碳蓄积贡献方面具有重要地位^[18]. 20世纪80年代以后, 国内外学者开始重视对根系的研究^[19], 目前草地地下生物量的研究已成为草地生态学研究中的重要环节. 已有研究发现不同植被类型或不同生活型植物根系对增温的响应有差异^[20~25]. 增温实验研究中确定植物地下部分的响应对于评估生态系统水平上的增温响应有重要作用, 然而由于实验条件限制, 大多数增温实验仅以植物地上生物量的变化来估计植物生长对气候变化的响应, 对地

引用格式: 余欣超, 姚步青, 周华坤, 等. 青藏高原两种高寒草甸地下生物量及其碳分配对长期增温的响应差异. 科学通报, 2015, 60: 379–388

Yu X C, Yao B Q, Zhou H K, et al. Variable responses to long-term simulated warming of underground biomass and carbon allocations of two alpine meadows on the Qinghai-Tibet Plateau (in Chinese). Chin Sci Bull, 2015, 60: 379–388, doi: 10.1360/N972014-00473

下生物量影响的研究较少^[18].

高海拔地区对全球变暖更敏感^[26], 青藏高原是全球增暖最明显的地区之一^[27]. 矮嵩草草甸和金露梅灌丛草甸是青藏高原高寒草甸最典型的2种植被类型^[28]. 中国科学院海北高寒草甸生态系统研究站有国内最早建立的开顶式生长室(OTC)增温样地^[29]. 样地建立早期的研究发现, OTC模拟增温对植物地上生物量的生长、物种的组成、草地质量等都有显著的影响^[30-32]. 在高寒草甸地区, 牧草地下生物量占总生物量的80%以上^[33], 因此植物地下部分的响应是该地区生态系统气候变暖评估中必不可少的组成部分. 然而很少有研究直接测定该地区2种草地地下生物量对增温的响应, 尤其是有关长期增温响应方面的研究. 该地区的矮嵩草草甸和金露梅灌丛草甸在生境特点和植物物种组成上有很大差异^[28,34], 长期模拟增温后不同草甸植物地下生物量分配特点是否一致? 植物地下部分碳分配特点和地下生物量分配特点是否一致? 各自资源分配方式对土壤碳含量有什么影响? 这些问题的解决有助于全面了解模拟气候变暖对两种草甸的影响, 也有助于解释模拟增温下其地上部分和土壤特性发生的相应变化. 本研究拟在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站16年模拟增温OTC样地内, 比较矮嵩草草甸和金露梅灌丛草甸地下生物量、碳分配以及土壤有机碳含量对长期模拟增温的响应特点.

1 研究区域概况

中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站位于青藏高原东北隅, 祁连山北支冷龙岭东段南麓的平缓滩地, 地理位置为37°29'~37°45'N, 101°12'~101°33'E, 海拔为3200~3600 m. 该地区气候为典型的高原大陆性气候, 无四季, 仅有冷暖季之分, 冷季漫长、干燥而寒冷, 暖季短暂、湿润而凉爽. 温度年差较小而日差较悬殊, 太阳辐射强烈^[35]. 土壤为高山草甸土和高山灌丛草甸土, 土壤表层和亚表层中的有机质含量丰富. 植被类型主要有矮嵩草草甸、金露梅灌丛草甸等^[36].

2 研究方法

2.1 样地与样方布置

实验于2013年9月中旬开始, 此时牧草处于枯黄期, 地下生物量达到最大^[37,38]. 实验地位于中国科学

院海北高寒草甸生态系统定位站. 1997年在矮嵩草草甸和金露梅灌丛草甸分别建立OTC增温样地(样地内植被基本描述详见表1), 每块样地内设16个OTC, 并用网围栏进行封育. OTC的材质为美国产玻璃纤维, 为防止玻璃纤维老化影响增温效果, 于2007年更换了所有玻璃纤维. OTC基部面积1.66 m², 顶部面积0.77 m², 高0.4 m. 模拟增温以来, 和OTC外相比, OTC内土壤表层温度可提高0~2.0℃^[16,29-31,34,39]. OTC可减小其内土壤表层含水量, 年平均减小量一般小于3%^[31,34,39]; 受影响最大的时间段是5~7月, 最大可减小7%^[34]. 我们在2013年7月测定发现在金露梅灌丛草甸, OTC内土壤表层含水量下降3.2%~3.8%, 矮嵩草草甸OTC内土壤表层含水量下降6.6%~7.2%. 以前的研究发现, OTC模拟增温对群落结构影响很大^[30-32]. 我们调查发现, 矮嵩草草甸主要优势种为异针茅(*Stipa aliena*)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)、麻花苣(*Gentiana straminea*)、发草(*Deschampsia caespitosa*)、矮嵩草(*Kobresia humilis*)、蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)、线叶龙胆(*Gentiana farreri*)、美丽风毛菊(*Saussurea superba*)和高山唐松草(*Thalictrum alpinum*). 长期增温后西伯利亚蓼(*Polygonum sibiricum*)、美丽风毛菊(*S. surperba*)、麻花苣(*G. straminea*)、兰石草(*Lancea tibetica*)、火绒草(*Leontopodium leontopodioides*)、丝叶毛茛(*Ranunculus tanguticus*)和星星草(*Puccinellia tenuiflora*)相对生物量从12.50%增大到28.88%, 而矮嵩草(*K. humilis*)、发草(*D. caespitosa*)和鹅绒委陵菜(*P. anserina*)相对生物量从12.92%降至1.03%. 金露梅灌丛草甸主要优势种为金露梅(*Potentilla fruticosa*)、异针茅(*S. aliena*)、苔草(*Carex pachyrrhiza*)、草地早熟禾(*P. pratensis*)、紫羊茅(*Festuca rubra*)、麻花苣(*G. straminea*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)和矮嵩草(*K. humilis*). 长期增温后金露梅(*P. fruticosa*)、异针茅(*S. aliena*)相对生物量从69.65%增大到92.38%, 而矮嵩草(*K. humilis*)、麻花苣(*G. straminea*)、珠芽蓼(*P. viviparum*)和紫羊茅(*F. rubra*)等植物相对生物量由11.49%降至0.57%, 部分种如麻花苣和紫羊茅甚至完全消失. 其他群落基本状况指标见表1.

2.2 取样与处理方法

地上生物量取样时在每个OTC内随机选取一个

表 1 两种草地群落基本状况^{a)}
Table 1 The background of two meadow communities

	矮嵩草草甸群落		金露梅灌丛草甸群落	
	OTC	对照	OTC	对照
高度(cm)	33.50±2.37 ^a	28.30±1.20 ^b	59.40±3.09 ^a	41.60±2.70 ^b
盖度(%)	58.30±3.77 ^b	68.80±2.98 ^a	71.50±3.50 ^a	58.60±2.57 ^b
地上部分干重(g)	568.17±91.54 ^a	743.74±46.84 ^a	718.27±84.51 ^a	665.60±65.48 ^a
地下生物量(g)	942.92±147.56 ^b	1396.72±131.18 ^a	1924.21±232.35 ^a	2269.38±178.19 ^a
根冠比	1.66±0.17 ^a	1.88±0.13 ^a	2.32±0.31 ^b	3.19±0.22 ^a

a) 表中数据为平均值±标准误。同一群落中，同行数据后字母不同表示差异显著($P<0.05$)

样方，OTC内矮嵩草草甸所有植物地上部分和金露梅灌丛草甸除了金露梅外所有植物地上部分的取样都采用收割法，金露梅的生物量以OTC外相似大小的植株生物量来估算。在对应的OTC外周边取一个样方做对照，共计64个样方，每个样方大小为0.5 m×0.5 m。其中金露梅灌丛草甸每个样方金露梅数目为1~3丛。

地下生物量和土壤的测定采用土柱法，用特制的圆柱形空心钢筒根钻取样。根钻钢筒内径5 cm，高70 cm，筒外标注刻度。前期调查发现，2种类型的根系绝大部分分布在30 cm以内。为了降低对样地的干扰，每个样方内取两钻，每钻3层，分0~10、10~20、20~30 cm。样品用50目筛子分离出根和土壤，分别按层装入塑料袋，带回实验室。矮嵩草草甸地下生物量为总生物量，金露梅灌丛地下生物量为细根生物量。根样在60℃烘箱内烘干至恒重，用0.1 mg电子天平称其干重。根样和土样的有机碳含量用德国耶拿multi N/C总有机碳氮分析仪测定，土壤样测定前用磷酸处理以除去无机碳^[40]。

2.3 数据处理

用Microsoft Excel对各项测量数据进行描述性统计分析，采用统计软件SPSS配对样本 T 检验的方法对OTC与对照的各项数据进行差异性检验。文中实验数值以平均值±标准误差表示，以 $P<0.05$ 作为差异显著的标准。

3 结果与分析

3.1 增温对地下生物量的影响

在矮嵩草草甸中，OTC内总生物量显著小于OTC外($P=0.028$)。在不同土壤层次内，0~10 cm中OTC内

地下生物量显著小于OTC外地下生物量($P=0.017$)，10~20和20~30 cm中OTC内地下生物量与OTC外差异不显著($P>0.05$)(图1(a))。

如图1(b)所示，金露梅灌丛草甸中，OTC内总生物量稍低于OTC外，但不显著($P=0.245$)。和OTC外相比，0~10 cm土层OTC内总生物量显著减小($P=0.026$)，10~20和20~30 cm中OTC内地下生物量略有增大但差异均不显著($P>0.05$)。

3.2 增温对地下生物量垂直分配的影响

如图2所示，矮嵩草草甸和金露梅灌丛草甸OTC内地下生物量分配具有相同的分配模式。和对照相比，2种草甸OTC内0~10 cm土层中地下生物量分配比例均显著减小，而10~20和20~30 cm土层中地下生物量分配比例均显著增大。

3.3 增温对根系碳含量的影响

如图3(a)所示，矮嵩草草甸里，0~30 cm土层中，OTC内根系碳含量高于对照，但不显著($P=0.054$)。0~10 cm土层中OTC内外根系碳含量差异不显著($P=0.395$)；10~20 cm中，OTC内根系碳含量高于对照根系，差异极显著($P=0.004$)；20~30 cm土层中，OTC内根系碳含量显著高于对照($P=0.040$)。

金露梅灌丛里，0~30 cm土层中，OTC内根系碳含量稍低于对照，但不显著($P=0.280$)。0~10 cm土层中OTC内外根系含碳量差异不显著($P=0.773$)；10~20 cm土层中，OTC内外根系碳含量差异也不显著($P=0.579$)；而20~30 cm土层中，对照根系碳含量显著高于OTC内的根系($P=0.018$)；

3.4 增温对土壤含碳量的影响

如图4(a)所示，矮嵩草草甸OTC内外0~10 cm土

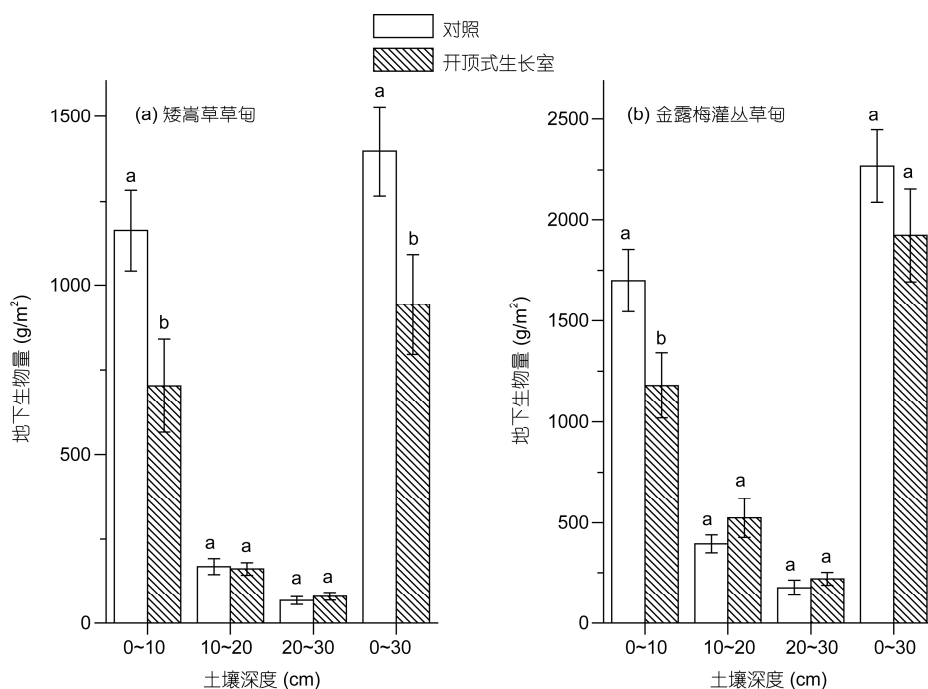


图 1 长期增温对地下生物量的影响. 平均值 $\pm$ 标准误差, 16 个重复. 同一土层不同字母表示差异显著($P < 0.05$), 下同

Figure 1 The effects of long-term warming on underground biomass. The data of table indicate average values $\pm$ standard deviation, $n=16$. Data with different letters in the same soil layer are different significantly ($P < 0.05$). The same as below

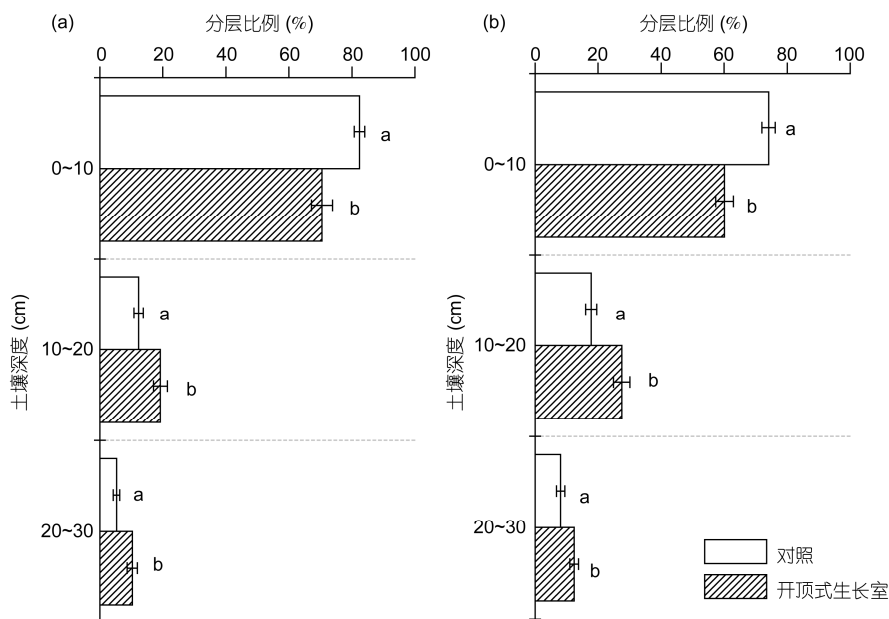


图 2 矮嵩草草甸(a)与金露梅灌丛草甸(b)地下生物量的分层比例. 同一土层不同字母表示差异显著($P < 0.05$)

Figure 2 Vertical distribution of below-ground biomass in *K. humilis* meadow and *P. fruticosa* shrub meadow. Data with different letters in the same soil layer are different significantly ($P < 0.05$)

壤含碳量差异不显著($P=0.055$); OTC内外10~20 cm土壤含碳量差异不显著($P=0.069$); OTC内20~30 cm土壤

含碳量高于对照, 差异极显著($P=0.009$). 整个0~30 cm土层中, OTC内外土壤含碳量差异不显著($P=0.187$).

金露梅草甸中OTC内外0~10 cm土壤含碳量差异不显著($P=0.062$); OTC内外10~20 cm土壤含碳量差异也不显著($P=0.105$); OTC内20~30 cm土壤含碳量

显著低于对照土壤($P=0.024$); 整个0~30 cm土层中, OTC内土壤含碳量低于对照, 但不显著 ($P=0.246$) (图4(b)).

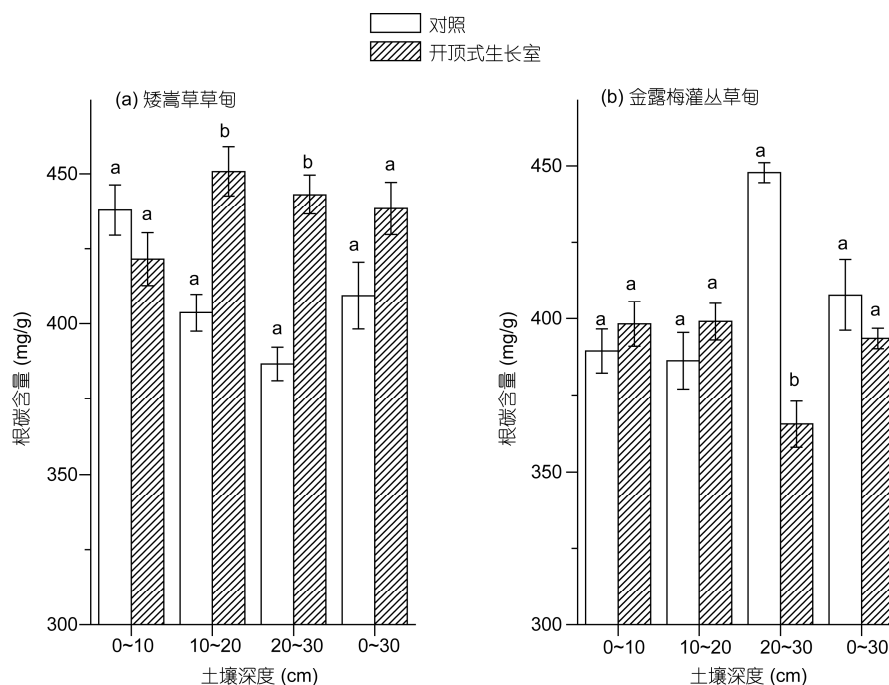


图3 增温对根系碳含量的影响

Figure 3 The long-term warming effects on root carbon content

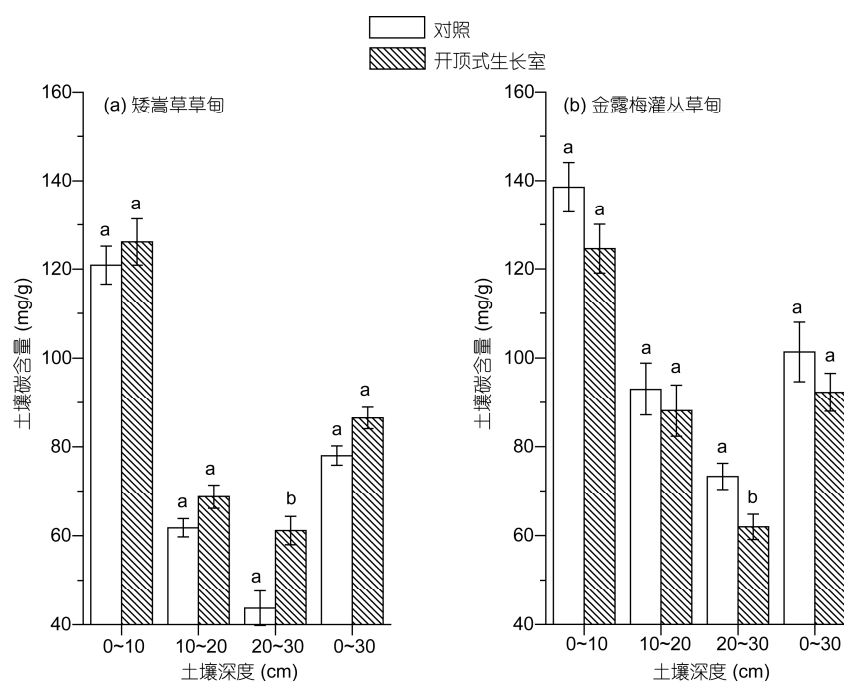


图4 增温对土壤碳含量的影响

Figure 4 The influence of temperature increase on soil carbon content

4 讨论

4.1 增温对地下生物量的影响

近年来,关于增温对生物量影响的研究很多.许多研究表明,温度上升可以延长植物的生长季,特别是对于高寒地区生态系统来说增温满足了植物对热量的需求,可以显著促进植物地上、地下部分的生长^[41].也有研究发现,较长的增温时间和较大的增温幅度条件可抑制植物的生长,引起生物量分配的改变^[24,33].本实验结果显示,经过连续16年长期增温后,矮嵩草草甸和金露梅灌丛草甸0~10 cm地下生物量均显著减小,增温所导致的地下生物量减小主要源于浅层植物根系分布比例的降低(图1).

造成这种结果的原因可能与OTC增温导致的温、湿度变化有关:一方面开顶式生长室可引起室内土壤温度的增加^[32],另一方面也可引起土壤表层湿度的下降^[11].本研究发现,2种草甸OTC内温度增大的同时,其土壤表层湿度都下降.适时适度的增温使温度升高有利于地下生物量的积累.而长期增温使温度升高的同时伴随土壤湿度的下降,使植物面临干旱胁迫,对一些植物的光合能力有限制作用^[16,41].此外,OTC增温处理减缓了生长室内外温度交换,减小了温度的日变化^[32],增强了呼吸作用^[42],从而也可降低植物的净初级生产力,导致地下生物量的减少.

4.2 增温对不同深度土层根系分布比例的影响

矮嵩草草甸与金露梅灌丛草甸地下生物量的垂直分布结构呈典型的倒金字塔模式,根系逐层递减(图2).这与鄯燕等人^[19]研究的高寒草地地下生物量空间梯度上的分布格局相同.但在增温条件下,不同土壤深度根系分布比例发生了变化:2种草甸的地下生物量主要分布在土壤表层(0~10 cm)(图2),这与以前的研究结果一致^[43,44].这种垂直分布特征的变化与高寒草甸土壤、气候有关系^[45].长期的模拟增温使根系在土壤不同层次的分布格局发生明显改变,2种草甸浅层(0~10 cm)地下生物量减少,深层(10~20和20~30 cm)地下生物量增加,导致2种草甸OTC内地下生物量逐层递减的强度小于OTC外.此前短期模拟增温的研究也发现高寒草甸的地下生物量分配格局有向深层转移的趋势,但不明显^[17].本研究结果进一步证实了这种趋势,说明长期增温将使高寒草甸的地下生物量分配格局明显向深层转移.主要原因

可能是由于OTC增温降低了土壤表层的含水量,为了获得充足的水分和营养,植物根系的向水性使根系向土壤深处生长分布引起的^[46].另外也与长期增温后浅根系植物如矮嵩草、发草、紫羊茅等优势度降低,而轴根系、直根系植物,如美丽风毛菊、麻花艽、西伯利亚蓼、珠芽蓼或金露梅等植物优势度增加有关^[29].

4.3 增温对根系碳含量的影响

从整体来看,模拟增温对植物根系碳含量的影响不大,而不同土层两种草甸根系含碳量对增温的响应不一致.在10~30 cm土层处,矮嵩草草甸OTC内根系含碳量显著高于对照根系.在20~30 cm土层中,金露梅灌丛草甸OTC内根系含碳量显著低于OTC外对照根系(图3).

长期增温后植物群落结构发生了较大的变化.矮嵩草草甸增温后深根系植物增多,浅根系植物减少.相反,金露梅灌丛草甸增温后除了金露梅优势度增大外,其他主要深根系植物优势度显著降低甚至消失.不同植物种或功能群根系碳分配特点是有差异的^[8,47,48],群落结构变化以后,不同植物种在种间相互作用过程中也会发生根系深浅^[49,50]或根部碳分配的变化^[50~52],这可能是导致2种草甸植物根系碳含量差异的主要原因.另外,在环境压力或资源有限的条件下,植物可以通过自身调控分配地上部和根部资源,以提高植物对光资源或水分和矿质营养的吸收^[53].长期增温后矮嵩草草甸植物群落高度和高度都下降,因此OTC增温以后的土壤表层干旱对浅层土壤水分和养分吸收的影响更严重.因此深层根系除了吸收水分外,同时也增强了对其他矿质元素的吸收功能,土壤养分数据也表明增温条件下矮嵩草草甸10~30 cm土壤速效氮含量有减小的趋势(数据未发表).这种状况下深层根系较多的碳分配有利于植物对矿质营养的吸收.这可能是增温后矮嵩草草甸植物深层根系碳含量增大的又一原因.

4.4 增温对土壤碳含量的影响

温度升高会加快土壤有机碳的分解速率,使土壤的碳含量降低^[47],但同时温度升高也增加了植物生产力^[8],补充了土壤中的有机碳,使得土壤的碳含量无明显变化^[54].Niu等人^[55]的研究表明,模拟增温对土壤碳含量无显著影响,本实验也发现16年的长

期增温下,两种草甸土壤总碳含量变化也不明显,但深层土壤碳含量有差异(图4)。矮嵩草草甸OTC内20~30 cm土壤含碳量显著高于OTC外,而金露梅灌丛草甸该层土壤含碳量显著低于OTC外(图4)。2个原因造成不同土层土壤碳含量的差异:一方面,有研究表明在土壤10~60 cm深度,金露梅灌丛的土壤有机质分解速率明显大于矮嵩草草甸土壤^[56];另一方面,土壤是植物生长的基质,控制着植物根系的生长,同时植物根系又反作用于土壤,改变了土壤的理化性质^[57]。地表植物凋落物、根系以及根系分泌物是土壤有机质的主要来源^[58],长期增温后两种草甸土壤碳含量的差异可能源于植物根系的碳含量的不同。当然,土壤含碳量还与土壤微生物、植物根系周转率、地上植物功能类群、枯枝落叶等因素有关,在增温背

景下各因素的贡献率及作用机制还需要进一步研究揭示。

5 结论

我们的研究发现长期增温改变了地下根系的垂直分布格局,2种草甸的根系在土壤浅处分布减少,而在土壤深处增加。长期增温下2种草甸浅层根碳含量无显著变化,但较深层根系碳含量响应有差异:矮嵩草草甸深层(10~30 cm)根系含碳量增加,金露梅灌丛草甸深层(20~30 cm)根系含碳量减少。两种草甸相应土层碳含量变化和植物根系碳含量变化相一致。该研究可以丰富气候变化背景下高寒草甸地下生物量和碳含量研究的资料,为高寒草甸生态系统应对气候变化,进行适应性管理方面提供科学依据。

参考文献

- 1 Hansen J, Sato M, Ruedy R, et al. Global temperature change. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103: 14288–14293
- 2 Hansen J, Ruedy R, Sato M, et al. Global surface temperature change. *Rev Geophys*, 2010, 48: RG4004
- 3 Oreskes N. The scientific consensus on climate change. *Science*, 2004, 306: 1686
- 4 Rustad L, Campbell J, Marion G, et al. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 2001, 126: 543–562
- 5 Wang L X, Chen H L, Li Q, et al. Research advances in plant phenology and climate (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2010, 30: 447–454 [王连喜, 陈怀亮, 李琪, 等. 植物物候与气候研究进展. *生态学报*, 2010, 30: 447–454]
- 6 Dormann C F, Woodin S J. Climate change in the Arctic: Using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. *Funct Ecol*, 2002, 16: 4–17
- 7 Peñuelas J, Prieto P, Beier C, et al. Response of plant species richness and primary productivity in shrublands along a north-south gradient in Europe to seven years of experimental warming and drought: Reductions in primary productivity in the heat and drought year of 2003. *Glob Change Biol*, 2007, 13: 2563–2581
- 8 Wang S, Duan J, Xu G, et al. Effects of warming and grazing on soil N availability, species composition, and ANPP in an alpine meadow. *Ecology*, 2012, 93: 2365–2376
- 9 Luo Y, Sherry R, Zhou X, et al. Terrestrial carbon-cycle feedback to climate warming: Experimental evidence on plant regulation and impacts of biofuel feedstock harvest. *GCB Bioenergy*, 2009, 1: 62–74
- 10 De Boeck H J, Lemmens C, Zavalloni C, et al. Biomass production in experimental grasslands of different species richness during three years of climate warming. *Biogeosciences*, 2008, 5: 585–594
- 11 de Valpine P, Harte J. Plant responses to experimental warming in a montane meadow. *Ecology*, 2001, 82: 637–648
- 12 Liu W, Zhang Z H E, Wan S. Predominant role of water in regulating soil and microbial respiration and their responses to climate change in a semiarid grassland. *Glob Change Biol*, 2009, 15: 184–195
- 13 Atkin O K, Edwards E J, Loveys B R. Response of root respiration to changes in temperature and its relevance to global warming. *New Phytol*, 2000, 147: 141–154
- 14 Hartley A E, Neill C, Melillo J M, et al. Plant performance and soil nitrogen mineralization in response to simulation climate change in subarctic dwarf shrub heath. *Oikos*, 1999, 86: 331–343
- 15 Zogg G P, Zak D R, Ringelberg D B, et al. Compositional and functional shifts in microbial communities due to soil warming. *Soil Sci Soc Am J*, 1997, 61: 475–481
- 16 Shen H, Klein J A, Zhao X, et al. Leaf photosynthesis and simulated carbon budget of *Gentiana straminea* from a decade-long warming experiment. *J Plant Ecol*, 2006, 2: 207–216

- 17 Li N, Wang G X, Yan Y, et al. Short-term effects of temperature enhancement on community structure and biomass of alpine meadow in the Qinhai-Tibet Plateau (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2011, 31: 895–905 [李娜, 王根绪, 杨燕, 等. 短期增温对青藏高原高寒草甸植物群落结构和生物量的影响. *生态学报*, 2011, 31: 895–905]
- 18 Wu Z, Dijkstra P, Koch G W, et al. Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: A meta-analysis of experimental manipulation. *Glob Change Biol*, 2011, 17: 927–942
- 19 Yan Y, Zhang J G, Zhang J H, et al. The belowground biomass in alpine grassland in Nakchu Prefecture of Tibet (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2005, 25: 2818–2823 [鄯燕, 张建国, 张锦华, 等. 西藏那曲地区高寒草地地下生物量. *生态学报*, 2005, 25: 2818–2823]
- 20 Arndt S K, Wanek W. Use of decreasing foliar carbon isotope discrimination during water limitation as a carbon tracer to study whole plant carbon allocation. *Plant Cell Environ*, 2002, 25: 609–616
- 21 Ericsson T, Rytter L, Vapaavuori E. Physiology of carbon allocation in trees. *Biomass Bioenergy*, 1996, 11: 115–127
- 22 Gavito M E, Curtis P S, Mikkelsen T N, et al. Interactive effects of soil temperature, atmospheric carbon dioxide and soil N on root development, biomass and nutrient uptake of winter wheat during vegetative growth. *J Exp Bot*, 2001, 52: 1913–1923
- 23 Gorissen A, Tietema A, Joosten N N, et al. Climate change affects carbon allocation to the soil in shrublands. *Ecosystems*, 2004, 7: 650–661
- 24 Hawkes C V, Hartley I P, Ineson P, et al. Soil temperature affects carbon allocation within *Arbuscular mycorrhizal* networks and carbon transport from plant to fungus. *Global Change Biol*, 2008, 14: 1181–1190
- 25 Kummerow J, Ellis B A. Temperature effect on biomass production and root/shoot biomass ratios in two arctic sedges under controlled environmental conditions. *Can J Bot*, 1984, 62: 2150–2153
- 26 Liu X, Chen B. Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades. *Int J Climatol*, 2000, 20: 1729–1742
- 27 Ren G Y, Chu Z Y, Zhou Y Q, et al. Recent progresses in studies of regional temperature changes in China. *Clim Environ Res*, 2000, 24: 547–553 [任国玉, 初子莹, 周雅清, 等. 中国气温变化研究最新进展. *气候与环境研究*, 2006, 10: 701–716]
- 28 Zhao X Q, Zhou X M. Ecological basis of alpine meadow ecosystem management in Tibet: Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station. *Ambio*, 1999, 28: 642–647
- 29 Zhou H K, Zhou X M, Zhao X Q. A preliminary study of the influence of simulated greenhouse effect on a *Kobresia humilis* meadow (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 2000, 24: 547–553 [周华坤, 周兴民, 赵新全. 模拟增温效应对矮嵩草草甸影响的初步研究. *植物生态学报*, 2000, 24: 547–553]
- 30 Klein J A, Harte J, Zhao X Q. Decline in medicinal and forage species with warming is mediated by plant traits on the Tibetan Plateau. *Ecosystems*, 2008, 11: 775–789
- 31 Klein J A, Harte J, Zhao X Q. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecol Lett*, 2004, 7: 1170–1179
- 32 Li Y N, Zhao L, Zhao X Q, et al. Effects of a 5-years mimic Temperature Increase to the structure and productivity of *Kobresia humilis* meadow (in Chinese). *Acta Agrest Sin*, 2004, 12: 236–239 [李英年, 赵亮, 赵新全, 等. 5 年模拟增温后矮嵩草草甸群落结构及生产量的变化. *草地学报*, 2004, 12: 236–239]
- 33 Li Y N. Turnover value relationship and belowground biomass in alpine meadow and meteorological conditions analysis (in Chinese). *Chin J Agrometeorol*, 1998, 19: 36–38 [李英年. 高寒草甸植物地下生物量与气象条件的关系及周转速分析. *中国农业气象*, 1998, 19: 36–38]
- 34 Klein J A, Harte J, Zhao X Q. Dynamic and complex microclimate responses to warming and grazing manipulations. *Glob Change Biol*, 2005, 11: 1440–1451
- 35 Zhou H K, Zhao X Q, Zhao L, et al. Restoration capability of alpine meadow ecosystem on Qinghai-Tibetan Plateau (in Chinese). *Chin J Ecol*, 2008, 27: 697–704 [周华坤, 赵新全, 赵亮, 等. 青藏高原高寒草甸生态系统的恢复能力. *生态学杂志*, 2008, 27: 697–704]
- 36 Zhou X M, Li J H. The main vegetation types and geographical distribution at Haibei alpine meadow ecosystem research station (in Chinese). *Alpine Meadow Ecosystem, Episode 1*. Lanzhou: Gansu People's Publishing House, 1982. 9–10 [周兴民, 李建华. 海北高寒草甸生态系统定位站的主要植被类型及地理分布规律. *高寒草甸生态系统(第 1 集)*. 兰州: 甘肃人民出版社, 1982. 9–10]
- 37 Yang F T, Wang Q J, Shi S H. The allocation of the biomass and energy in *Kobresia humilis* meadow, Haibei district, Qinhai Province (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 1987, 11: 106–112 [杨福囤, 王启基, 史顺海. 青海海北地区矮嵩草草甸生物量和能量的分配. *植物生态学与地植物学学报*, 1987, 11: 106–112]
- 38 Li Y N, Zhao L, Wang Q X, et al. Estimation of biomass and annual turnover quantities of *Potentilla fruticosa* shrub (in Chinese). *Acta Agrest Sin*, 2006, 14: 72–76 [李英年, 赵亮, 王勤学, 等. 高寒金露梅灌丛生物量及年周转量. *草地学报*, 2006, 14: 72–76]
- 39 Klein J A, Harte J, Zhao X Q. Experimental warming, not grazing, decreases rangeland quality on the Tibetan Plateau. *Ecol Appl*, 2007, 17: 541–557
- 40 Tan H P, Chen N W, Huang P. Study on pretreatment methods to determine in soil (in Chinese). *China Measur Test Technol*, 2003, 29: 3–6 [谭和平, 陈能武, 黄苹. 土壤无机元素测定的前处理方法研究. *中国测试技术*, 2003, 29: 3–6]

- 41 Loik M E, Redar S P, Harte J. Photosynthetic responses to a climate-warming manipulation for contrasting meadow species in the Rocky Mountains, Colorado, USA. *Funct Ecol*, 2000, 14: 166–175
- 42 Melillo J M, McGuire A D, Kicklighter D W, et al. Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature*, 1993, 363: 234–240
- 43 Zhou H K, Zhou L, Zhao X Q, et al. Study of formation pattern of below-ground biomass in *Potentilla fruticosa* shrub (in Chinese). *Acta Pratacult Sin*, 2002, 11: 59–65 [周华坤, 周立, 赵新全, 等. 金露梅灌丛地下生物量形成规律的研究. 草业学报, 2002, 11: 59–65]
- 44 Liu W, Zhou H K, Zhou L. Biomass distribution pattern of degraded grassland in alpine meadow (in Chinese). *Grassland China*, 2005, 27: 9–15 [刘伟, 周华坤, 周立. 不同程度退化草地生物量的分布模式. 中国草地, 2005, 27: 9–15]
- 45 Wang Q M, Wang W Y, Deng Z F. The dynamics of biomass and the allocation of energy in *Alpine kobresia* meadow communities, Haibei region of Qinghai Province (in Chinese). *Chin J Plant Ecol*, 1998, 22: 222–223 [王启基, 王文颖, 邓自发. 青海海北地区高山嵩草草甸植物群落生物量动态及能量分配. 植物生态学报, 1998, 22: 222–223]
- 46 Jing M X, Wang T Z. Simulation of growth and hydrotropism of maize roots (in Chinese). *Bull Bot*, 1996, 38: 384–390 [金明现, 王天铎. 玉米根系生长及向水性的模拟. 植物学报, 1996, 38: 384–390]
- 47 Davidson E A, Trumbore S E, Amundson R. Biogeochemistry: Soil warming and organic carbon content. *Nature*, 2000, 408: 789–790
- 48 Luo W, Jiang Y, Lü X, et al. Patterns of plant biomass allocation in temperate grasslands across a 2500-km transect in northern China. *PLoS One*, 2013, 8: e71749
- 49 Bonin C, Flores J, Lal R, et al. Root characteristics of perennial warm-season grasslands managed for grazing and biomass production. *Agronomy*, 2013, 3: 508–523
- 50 Friend A L, Coleman M D, Isebrands J G. Carbon allocation to root and shoot systems of woody plants. In: Davis T D, Haissig B E, eds. *Biology of Adventitious Root Formation*. New York: Plenum Publishing Co., 1994. 245–273
- 51 Sanaullah M, Chabbi A, Rumpel C, et al. Carbon allocation in grassland communities under drought stress followed by ¹⁴C pulse labeling. *Soil Biol Bioch*, 2012, 55: 132–139
- 52 Wang D M, Yang F M. Carbon and nitrogen stoichiometry at different growthstages in legumes and grasses (in Chinese). *Pratacult Sci*, 2011, 28: 921–925 [王冬梅, 杨惠敏. 4 种牧草不同生长期 C, N 生态化学计量特征. 草业科学, 2011, 28: 921–925]
- 53 Edwards E J, Benham D G, Marland L A, et al. Root production is determined by radiation flux in a temperate grassland community. *Glob Change Biol*, 2004, 10: 209–227
- 54 Kirschbaum M U F. Will changes in soil organic carbon act as a positive or negative feedback on global warming? *Biogeochemistry*, 2000, 48: 21–51
- 55 Niu S, Sherry R A, Zhou X, et al. Nitrogen regulation of the climate-carbon feedback: Evidence from a long-term global change experiment. *Ecology*, 2010, 91: 3261–3273
- 56 Tao Z, Shen C D, Gao Q Z, et al. Soil organic carbon storage and soil CO₂ flux in the alpine meadow ecosystem. *Sci China Ser D Earth Sci*, 2007, 50: 1103–1114 [陶贞, 沈承德, 高全洲, 等. 高寒草甸土壤有机碳储量和 CO₂ 通量. 中国科学 D 辑: 地球科学, 2007, 37: 553–563]
- 57 Gregory P J. *Plant Roots: Growth, Activity and Interactions with the Soil*. New Jersey: John Wiley & Sons, 2008
- 58 Zhang W J, Peng P Q, Tong C L, et al. Characteristics of distribution and composition of organic carbon in Dongting lake floodplain (in Chinese). *Environ Sci*, 2005, 26: 56–60 [张文菊, 彭佩钦, 童成立, 等. 洞庭湖湿地有机碳垂直分布与组成特征. 环境科学, 2005, 26: 56–60]

Variable responses to long-term simulated warming of underground biomass and carbon allocations of two alpine meadows on the Qinghai-Tibet Plateau

YU XinChao^{1,4}, YAO BuQing¹, ZHOU HuaKun¹, JIN YanXia^{1,4}, YANG YueJuan^{1,4},
WANG WenYing², DONG ShiKui³ & ZHAO XinQuan¹

¹ Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China;

² School of Life and Geography Sciences, Qinghai Normal University, Xining 810008, China;

³ School of Environment, Beijing Normal University, Beijing 100875, China;

⁴ College of Life Science, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Global warming could change plant growth, and there are differences in response among vegetation types. Plant roots are an important part of plant production, but their response to temperature is weak. Using simulated warming with an open-top chamber, we studied the effects of long-term warming on allocations of underground biomass and carbon in a *Kobresia humilis* meadow and *Potentilla fruticosa* shrub meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. We analyzed vertical distributions of underground biomass, root carbon content, and soil organic carbon content. The results show the following after long-term warming via the open-top chamber: (1) underground biomass of the *K. humilis* meadow decreased significantly; (2) underground biomass moved to deeper soil layers in both meadows; (3) root carbon contents of underground biomass at 0–30 cm depths did not change significantly in both meadows, but it increased in the alpine *K. humilis* meadow from 10 to 30 cm and decreased in the *P. fruticosa* shrub meadow at depths 20–30 cm; (4) soil organic carbon content did not change significantly in the soil layer 0–30 cm, but it increased in the *K. humilis* meadow and decreased in the *P. fruticosa* meadow in the 20–30 cm layer. Such differences in resource allocation will impact regional vegetation succession and the carbon cycle under a background of global warming.

***Kobresia humilis* meadow, *Potentilla fruticosa* shrub meadow, long-term warming, underground biomass, carbon content**

doi: 10.1360/N972014-00473