青藏高原草地生态系统对气候变化的响应*

王常顺[1,2] 孟凡栋[1,2] 李新娥[1] 姜丽丽[1] 白 玲[3] 汪诗平[1**]

([1]中国科学院青藏高原研究所高寒生态学与生物多样性重点实验室, 北京 100101; [2]中国科学院大学, 北京 100049; [3]西藏大学, 拉萨 850000)

摘 要 青藏高原高寒草地生态系统对气候变化高度敏感,其如何响应和反馈气候变化一直以来受到极大关注。本文系统综述了近5年来有关青藏高原草地生态系统在物候、生产力、碳循环等方面对气候变化的响应过程以及应对气候变化的适应性管理的最新研究成果,发现气候变化对高寒草地生态系统的诸多影响还存在很大的不确定性。多数研究结果表明,增温使高寒草甸的植被物候提前和初级生产力水平提高,而高寒草原有相反的影响趋势,说明不同地域、不同群落类型对不同季节温度变化的响应模式不同。而气候变化对物种多样性和碳循环有关过程的影响结果尚没有一致的结论,时空尺度和方法上的差异可能是导致不同结果的主要原因。因此,建议在增强时空异质性的响应与反馈研究的同时,更需要加强生态过程和机理的研究。

关键词 物候; 初级生产力; 植物多样性; 碳循环; 适应性管理; 青藏高原

中图分类号 Q146 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2013)6-1587-09

Responses of alpine grassland ecosystem on Tibetan Plateau to climate change: A mini review. WANG Chang-shun[1,2], MENG Fan-dong[1,2], LI Xin-e[1], JIANG Li-li[1], BAI Ling[3], WANG Shi-ping[1**] ([1] *Key Laboratory of Alpine Ecology and Biodiversity, Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100101, *China*, [2] *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*; [3] *Tibet University, Lhasa* 850000, *Tibet, China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2013, **32**(6): 1587-1595.

Abstract: Alpine grassland ecosystems on Tibetan Plateau are highly sensitive to climate change. How these ecosystems response to climate change is a great concern. Based on the past five years researches, this paper briefly reviewed the responses of these ecosystems to climate change from the aspects of phenology, plant productivity, and carbon cycle, and the adaptive management to climate change. There are inconsistent conclusions so far. Most of the researches indicated that warming advanced the plant phenology and increased the primary productivity of alpine meadow, while opposite trends were observed for alpine steppe, suggesting that different plant communities in different regions could have different modes in response to the temperature change in different seasons. Similarly, there are controversial conclusions about the responses of plant species diversity and carbon sink/source to climate change because of the differences in spatial and temporal scales and research methods. Therefore, further researches are needed to integrate the spatial and temporal researches and to strengthen the studies of ecological processes and mechanisms.

Key words: phenology; primary productivity; plant diversity; carbon cycle; adaptive management; Tibetan Plateau.

青藏高原有各类天然草地 14×10^8 hm^2,占青藏高原总面积的60%,是重要的自然生态系统(布仁巴音等,2010)。过去几十年的定位和遥感研究表明,气候变化使青藏高原草地群落生物量、物种组成和物种多样性发生较大变化(Piao *et al.*, 2006c; Wischnewski *et al.*, 2011; Xu & Xue 2012)。实际观测和模型预测结果都证明了青藏高原增温比其他地区更剧烈。张法伟等(2009)对青藏高原海拔2000

*国家自然科学基金项目(41230750和31272488)、中国科学院战略先导科技专项(B)(XDB03030403)和西藏科技厅面上项目资助。

**通讯作者 E-mail: wangsp@itpcas.ac.cn

收稿日期: 2012-12-17 接受日期: 2013-03-05

m以上的97个站点气温数据的分析结果表明,青藏高原自19世纪50年代以来增温显著,每10 a温度升高0.32 ℃,高于北半球及全球增温速率。藏北高原近10 a的年平均气温及春、夏、冬3个季度的平均气温均呈显著升高的趋势,升温幅度在0.8~3.9 ℃·10 a^{-1}(宋春桥等,2012)。总体而言,高原西部、北部经历了先暖湿后暖干的过程,而高原东部、南部则经历了先暖干而后暖湿的过程(于海英和许建初,2009)。多数研究表明,高纬度和高海拔生态系统对温度升高的响应可能更为敏感而迅速(IPCC,2007)。青藏高原作为独立的地理单元在全球变化中起着重要作用,其生态系统对区域和全球变化的响应异常敏感,引起了众多研究者的关注。本文在布仁巴音等(2010)相关综述的基础上,系统综述近5年来有关青藏高原草地生态系统在物候、生产力、碳循环等对气候变化的响应过程以及应对气候变化的适应性管理等最新研究成果,并对存在的问题进行初步分析,期望对相关研究起到一定的借鉴作用。

1 草地群落物候对气候变化的响应

植物物候的变化能够反映气候变化对生态系统的作用,尤其是对气候变化更敏感的高寒生态系统,因此,在全球变化研究中日益受到重视(Piao *et al.*, 2006a)。总体上,青藏高原植被物候时空变化模式与气候空间分布模式相对应(曾彪,2008)。青藏高原植被返青期在空间上表现出从东南到西北逐渐推迟的趋势(Zhong *et al.*,2010;Piao *et al.*,2011a;丁明军等,2012),随海拔增加而延迟(游松财等,2011)。高寒草甸的返青期最早,高寒草原次之,高寒荒漠最晚(游松财等,2011)。

有研究表明,自20世纪80年代至今,青藏高原的物候整体表现为返青期提前、枯黄期推迟、生长季延长的趋势(宋春桥等,2011)。然而,也有利用遥感技术研究发现,尽管这期间青藏高原年均温度均呈上升趋势(Fang *et al.*,2007;王军邦等,2009;Yu *et al.*,2010;Piao *et al.*,2011b),但自20世纪90年代中后期到21世纪初,物候变化呈现与上述变化相反的趋势(Fang *et al.*,2007;王军邦等,2009;Yu *et al.*,2010;Piao *et al.*,2011b),而自2005年以后,返青期又开始提前(宋春桥等,2011)。因此,物候对年均温度的响应并非线性相关(曾彪,2008)。对于这些结果的解释不尽相同,Yu等(2010)认为由于冬季增温减弱了春化作用而导致了春季返青期延迟,而Yi和Zhou(2011)认为可能与大气污染特别是气溶胶的增加有关,Chen等(2011)认为与植被退化有关,因为植被退化导致植物群落盖度下降,从而提高地表反射率,进而使气温降低,这种作用在春季尤为明显。由于高寒草甸多与永久冻土相联系,植被盖度下降会使冻土的融化时间提前,但同时会更加提前其冻结时间(Chen *et al.*,2011)。因此,植被盖度下降,在冻土地区会缩短生长季长度(Chen *et al.*,2011)。也有研究表明,在此期间冬春两季降水的减少是返青期推迟的主要原因(曾彪,2008)。最近研究表明,由于1997—2006年青藏高原春季温度呈下降趋势(Piao *et al.*,2011b),从而导致了返青期推迟(Piao *et al.*,2011a,2011b;Shen, 2011)。

增温背景下植被返青期提前的程度大于枯黄期推迟的程度,不同植物群落枯黄期的年际变化不太明显,生长季的延长主要受返青期提前影响(宋春桥等,2011)。不同季节温度增加对物候的效应存在差异,其中春季的影响最大(Piao *et al.*,2011b)。春季的增温会使得返青期提前,春季降温则会使返青期延后(Piao *et al.*,2011b),而冬季增温与物侯级相关性不大(Shen, 2011),但也有研究表明,冬季增温降低了植物"春化"作用所需要的低温需求而延迟了植物返青(Yu *et al.*,2010)。5月份的平均气温能够在很大程度上控制高原各植被类型的生长季开始时间(曾彪,2008)。秋季增温会使枯黄期延迟,春秋两季温度增加对物候影响的效应强于降水的效应(Piao *et al.*,2011b)。青藏高原春季增温1 ℃,返青期整体上提前4.1 d(Piao *et al.*,2011a);而欧洲和中国温带地区早春气温每升高1 ℃,植物生长季提早约7 d左右(Piao *et al.*,2006a)。自20世纪80年代以来,中国其他温带地区返青提前6~8 d·10a^{-1}(包括森林和草地),青藏高原的高寒草地植被平均返青期提前了5~8 d·10a^{-1},枯黄期和生长季长度也有类似的现象(Piao *et al.*,2006a;Li *et al.*,2010;宋春桥等,2011)。所以,根据目前的研究结果,青藏高原草地生态系统植被物候对增温的响应程度与其他地区差异不大(Ma & Zhou, 2012)。

青藏高原不同地域草地植被物候变化幅度也不尽相同。青海东祁连山山地草甸带返青期提前幅度最大,藏南山地灌丛草甸返青期提前幅度最小(丁明军等,2012)。2001—2010年,以那曲高山谷地亚寒带半湿润区和青南高原亚寒带半干旱区的植被返

青期提前和生长季延长程度最为明显(宋春桥等,2011)。尽管高原3种主要植被类型(山地灌丛、高寒草原和高寒草甸)在生长季开始的绝对时间上存在差异,但其年际波动具有较好的同步性。高寒草甸的年际变化幅度最大,其次是山地灌丛,最小的是高寒草原(曾彪,2008)。海拔越高,增温对物候的影响也越大(Piao *et al.*,2011a)。

然而,也有结果表明,青藏高原不同区域植被物候期对增温的反应不尽相同,如增温延迟了高寒草甸枯黄期,但却提前了高寒草原的枯黄期(Yu *et al.*,2010)。1999—2009年,青藏高原的东部植被表现为返青期提前、枯黄期推迟和生长季延长,而在高原的中、西部地区植被则表现出相反的趋势(丁明军等,2012)。类似地,根据实地观测资料,1983—2007年青海省东部农业区、环青海湖区、三江源区植物返青期普遍呈提前趋势,而柴达木盆地植物返青普遍呈推迟趋势(李红梅等,2010)。

利用开顶箱(OTC)模拟增温试验表明,短期(2 a)增温使川西亚高山采伐迹地草坡群落建群种牛尾蒿和糙野青茅萌动期、花蕾期和花期均显著提前,而枯黄期显著推迟(徐振锋等,2009a)。增温没有增加开花总数和果实量(Xu *et al.*,2009),但也有报道增温降低了高寒草甸禾草花穗数和种子产量(Liu *et al.*,2012)。高寒草甸群落中,开花越早的物种,花期越长(李向前等,2009)。增温使得植物与昆虫的营养关系发生了改变,并改变了其生殖能力(Liu *et al.*,2011)。有关降水变化对物候影响的研究较少,目前研究认为冬春季降水增加对物候具有提前作用(曾彪,2008),尤其在干旱地区其效应更明显(Shen *et al.*,2011)。植物物候的年际变化对气候变化,特别是对降水量的季节分配更敏感,与2007年相比,由于2008年雨季提前,虽然其平均气温偏低,但纳木错高寒草甸大部分植物花期和果期普遍缩短5 d左右,而物候期提前约20 d(吕新苗等,2009)。

2 高寒草地群落植物多样性和生产力对气候变化的响应

2.1 植物多样性

尽管模拟增温试验结果均表明,增温显著影响了青海海北高寒草甸植物组成及其多样性(Klein *et al.*,2004;Wang *et al.*,2012a),但结果却明显不同。Klein等(2004,2008)利用OTC装置模拟增温发现第2年有近30%的物种"消失"了,且禾草和优良牧草在群落中的比例下降,高寒灌丛不断入侵。然而,在同一地点,Wang等(2012c)利用红外模拟增温试验却发现,增温增加了禾草和豆科植物在群落中的比例,而降低了其他阔叶草本植物在群落中的比例;尽管物种丰富度也有下降的趋势,但进一步分析发现,这些"消失"的物种均为群落中的偶见种,其在群落中出现的频率较低,从而可能增加了观测的不确定性(Wang,2012c)。另外,在川西亚高山采伐迹地利用OTC短期(2 a)增温试验表明,草坡上植物群落生物多样性指数有所下降,群落结构发生一定变化;建群种生物量增加,伴生种生物量下降或不变(徐振锋等,2009b)。有研究(Klein *et al.*,2004)发现,土壤养分和含水量低、气温低的地区增温后物种多样性损失更多。因此,无论如何,温度变化已经显著影响了高寒草地植物群落物种组成和植物多样性,从而会进一步影响到植被群落的演替和生产力形成(李英年等,2010)。

2.2 生产力

低温和短的生长季是高寒草地植物生产力形成的2个主要限制因子。因此温度升高及延长生长季可能在很大程度上刺激高寒植物生长发育(徐振锋等,2009b;Wang,2012b)。利用遥感技术研究表明,伴随年均温度的上升,1980年至今青藏高原草地群落生产力呈上升趋势(Piao *et al.*,2011b)。模型显示,青藏高原未来的NPP为增长趋势(赵东升等,2011)。然而,不同的模拟增温定位试验结果有所不同甚至得出相反的结果,如Klein等(2007)利用OTC增温试验发现增温降低了高寒草甸地上生产力,但Wang等(2012c)利用红外增温发现增温显著提高了地上生产力40%以上;而李英年等(2010)通过室内模拟实验发现,6—8月温度的升高使植物发育速率加快,导致矮嵩草草甸植物的成熟提早,实际生长期缩短,限制了干物质积累,导致生物量减少。Piao等(2006c)也发现,增温提高生产力的作用因季节不同而存在差异。相对于夏季增温而言,春、秋两季增温对生产力的促进作用更强(Piao *et al.*,2011b)。在相同增温程度下,春秋两季植被NDVI指数增长幅度大于夏季(Piao *et al.*,2006c)。同时春末夏初的植被变化对于增温最为敏感(Xu & Liu,2007)。所以生长季开始前后的气候条件对植被生长起到了至关重要的作用(曾彪,2008)。

不同地域群落生产力对于增温的响应存在差异

(Piao *et al.*,2006c)。有研究表明,降水量<450 mm的区域内,青藏高原植被生产力变化的主导因子为降水量;降水量>450 mm的区域,植被生产力变化的主导因子为气温(陈卓奇等,2012)。增温在湿润区增加群落生物量,而在干旱区则降低群落生物量(Xu *et al.*,2008)。1988—2004年,青藏高原西部草地群落NPP以7.8~28.8 g C·m^{-2}·$10a^{-1}$的速率增加,而中部和东部则以13.1~42.8 g C·m^{-2}·$10a^{-1}$的速率减少(王军邦等,2009)。然而,也有研究表明,高原中部和西北部植被覆盖度下降,而高原东南部湿润地区植被覆盖度增加(于海英和许建初,2009)。另外,草地群落的类型和演替阶段的差异也影响群落对于增温的响应模式。草地生产力水平越高,草地生物量的年际变化越剧烈,说明该种类型的草地受气候变化的影响越大;生产力水平越低的草地类型,则对气候变化的敏感度较低(方金等,2011)。

降水同样也会影响群落的生产力。有研究表明,影响青藏高原草地群落地上生物量的因素主要是生长季的降水而不是温度(Yang *et al.*,2009b;李晓东等,2012;岳石,2012)。这是因为近20多年来,高原迅速增温导致蒸发量增加,可抵消甚至超过降水增加的作用;造成气候暖干化(Fu *et al.*,2009);如果增温的同时年降水的小幅度增加不能改善增温对生物量产生的正面效应,增温将导致生产力下降(Klein *et al.*,2004)。杨元合等(2004)在多站点尺度上研究发现,在青藏高原高寒草甸和高寒草原地区生长季降水对物种丰富度的影响大于温暖指数。青藏高原高寒草甸的降水模拟试验表明,增加生长季降水有利于生物量生产并提高物种多样性和群落均匀度、改变禾本科植物的相对重要值(王长庭等,2003;武建双等,2012)。

3 高寒草地生态系统碳循环对气候变化的响应

增温是否改变生态系统的碳源/汇属性,取决于增温导致的碳固定增量与碳释放增量(异养呼吸)之间的平衡(Elmendorf *et al.*,2012)。有研究表明,虽然增温增加了高寒草甸生产力(Wang,2012c),但也加快枯落物和粪便的分解速率(Luo *et al.*,2010;Xu *et al.*,2010)和土壤呼吸(Lin *et al.*,2011;Chang *et al.*,2012b)。尽管增温和放牧对生长季生态系统平均呼吸速率的影响不大,但却改变了其季节排放模式(Lin *et al.*,2011)。然而,对于不同生态限制因子的高寒草地生态系统,如高寒草甸和高寒草原生态系统碳循环过程对气候变化的反馈机制存在显著差异(Piao *et al.*,2006b)。受温度限制的高寒草甸碳循环过程对于温度变化的响应更敏感(Chang *et al.*,2012b);而受水分限制的高寒草原碳循环过程对降水变化的响应更敏感(Peng *et al.*,2009;Zhong *et al.*,2010),甚至有研究发现增温降低了高寒草原土壤呼吸,其原因可能是增温抑制了适于低温条件下微生物的活性(Chang *et al.*,2012a)。增温以及由于增温导致的土壤水分的下降,使得土壤呼吸速率的变化更为复杂,其净效应可能会降低高寒草甸土壤呼吸速率(Shi *et al.*,2012),但同时增温和增加降水则大大增加高寒草甸的土壤呼吸(Chang *et al.*,2012a)。也有研究表明,生态系统CO_2排放通量在不同季节都表现出随增温幅度的升高而逐渐增大的趋势(Lin *et al.*,2011)。增温增加了高寒草甸土壤水溶液可溶性有机碳含量,加快了土壤有机碳的矿化速率(Luo *et al.*,2009),其速率均跟温度呈现一级指数函数方程关系(白洁冰等,2011)。模型显示,增温2 ℃,尽管青藏高原草地生态系统NPP会增加9%,但土壤碳库会损失10%(Tan *et al.*,2010)。由于土壤呼吸的加强,生态系统净碳固定几乎不变(Piao *et al.*,2007a,2007b;Richardson *et al.*,2010;Lin *et al.*,2011),即高寒草地生态系统与大气间的净碳交换不一定会因增温改变(Wang *et al.*,2011b)。

多数研究认为,由于气候变暖在一定程度上提高了高寒草地生态系统的植被初级生产力,从而补偿了气候变暖导致的土壤有机碳分解释量,使青藏高原草地植被仍然发挥着碳汇的功能(Pei *et al.*,2009;Rui *et al.*,2011)。然而,也有研究表明,高寒草地生态系统具有相对更高的土壤呼吸Q_{10}值,表明对气候变化相对更敏感(Peng *et al.*,2009)。与全球其他地区相比,高寒草地土壤呼吸释放大量CO_2的潜力更大,对全球变暖的响应更加迅速和强烈(乔春连等,2012)。因此,全球变暖可能会减弱高寒草地生态系统原有的碳汇潜能(裴志永等,2010)。但亓伟伟等(2012)依据短期定位模拟增温试验结果进行校正后的模型模拟结果表明,增温将增加高寒草甸生态系统净碳固定能力。因此,尽管目前对于未来增温条件下高寒草地生态系统的碳源/汇功能尚未有一致的结论,但毫无疑问,增温将大大加快高寒草地生态系统碳循环的关键过程(Luo *et al.*,2010;Xu *et al.*,2010;林巧燕等,2011);

而该加快过程可能与生物多样性高低有关,有研究发现,尽管高凋落物多样性加快了凋落物分解,但却降低了凋落物分解的温度敏感性,说明未来气候变化条件下生物多样性对生态系统过程的响应程度将产生重要影响(Duan *et al.*,2012)。

4 应对气候变化的适应性管理

放牧和人工草地是高寒草地生态系统最主要的土地利用方式。有研究表明,尽管放牧家畜粪尿斑本身显著增加了温室气体(CO_2、N_2O 和 CH_4)的排放,甚至短期内粪斑会成为 CH_4的源,但由于粪尿斑的面积占整个放牧生态系统的草地面积较少,所以这些刺激作用对整个放牧生态系统的影响可以忽略不计(Lin *et al.*,2009)。特别是发现粪尿斑中的氮以 N_2O 形式排放的量(即排放因子)远低于 IPCC(2007)报道中的默认值。由于放牧也增加了土壤温度进而加快了凋落物和粪便的分解,但粪便分解速率对温度的敏感性大于凋落物分解的温度敏感性,表明,在未来增温背景下放牧将加快放牧生态系统的物质循环速率,放牧降低了凋落物生物量而增加了粪便排放量(Luo *et al.*,2010)。因此,完全可以通过调控放牧率大小及其放牧家畜在草场上的分布而降低放牧对温室气体排放的影响。

施肥、牧草品种以及牧草组合等人工草地管理措施对温室气体排放都存在显著影响(Wang *et al.*,2009;Zhang *et al.*,2012a,2012b)。有研究发现,青藏高原植物本身排放了大量 CH_4气体(Cao *et al.*,2008),然而也有人利用人工草地等研究结果认为观测方法以及由此造成的环境因子的变化可能导致了该结果的不确定性(Wang *et al.*,2009)。土地利用方式的变化(如天然高寒草甸放牧地、退耕自然恢复草甸、以及转换成多年生和 1 年生人工草地等)并没有显著影响生态系统呼吸,施肥(包括施氮肥和厩肥等)对各类土地利用方式的高寒草甸生态系统呼吸的影响较小,但多年生垂穗披碱草和 1 年生燕麦人工草地生产单位牧草产量的生态系统呼吸(即排放强度)显著降低(Zhang *et al.*,2012b);同时还发现,利用禾草与豆科牧草混播既可以提高牧草产量,还能显著降低生态系统呼吸(Zhang *et al.*,2012a)。这些研究表明,在目前经济社会发展大背景下,必须要同时考虑生产发展和减排的效果,这里利用"排放强度"的概念,通过发展相应的技术措施,就可以很好地处理上述矛盾和问题。

5 存在的问题和建议

不同生态系统与气候变化之间的相互作用方式和结果是目前受到极大关注的领域。生态系统对于气候变化的响应方式包括正反馈和负反馈。负反馈是生态系统在气候变化背景下的自我稳定机制;而正反馈将引起生态系统群落的演替,有可能引起生态系统的崩溃(于海英和许建初,2009)。所以,科学家正努力寻找问题的答案。目前研究较多的是增温条件下生态系统某些单一属性的变化,包括生物量、物种组成、土壤呼吸等;或者是利用历史上生态系统变化与气候变化对比研究,缺乏针对整个生态系统的整体研究结果。部分原因其一是生态系统极为复杂,很难同时研究其所有的方面;其二是生态系统的类型和演替阶段多样,它们对气候变化的响应模式不完全相同,有些甚至相反。目前的研究还存在以下一些问题和不确定性。

5.1 物候方面

目前对物候的研究多使用遥感技术,根据以往的卫星图片提取物候信息,结合同期的气候数据来估计影响物候变化的主要因子。然而,由于遥感技术存在的技术缺陷,物候信息的提取易受污染和植被退化等影响因素的干扰,进而可能导致最终结果的不确定性(丁明军等,2012)。因此,遥感技术需要与定位观测研究相结合(Chen *et al.*,2011;Shen *et al.*,2011)。但目前的定位研究很少,且大多分布在高原东部,对其广阔的腹地还存在盲点。由于不同物种的物候对于气候变化的响应也存在差异,甚至相反,特别是物候变化与气候变化的非线性相关表明,长期观测尤为必要(Piao *et al.*,2011b)。物候的改变是无机环境和生物环境共同作用的结果。目前的认识仅停留在物理气候因素改变对物候的影响结果,对于其内在机制还很少进行探讨,包括种间竞争、植物-土壤反馈关系等。所以,基于生态系统过程的物候研究就显得非常迫切(Piao *et al.*,2011b)。另外,有研究表明,极端气候事件对于植被物候的影响也同样重要,如欧洲的研究表明,极端干旱提前并延长花期(Jentsch *et al.*,2009),而且不同物种的物候对于极端气候事件的响应存在差异(Rich *et al.*,2008)。气候变化引起的物候变化反映了群落对于气候变化的响应,然而这种响应带来的生态系统过程和服务的变化的研究更少(Richardson *et al.*,2010)。

5.2 植物多样性和生产力

多数研究结果认为,增温增加了植被的盖度,但其促进效应依据降水模式的变化而变化。对水分限制地区而言,未来降水模式的改变很可能对群落物种组成、生物多样性以及净初级生产力等产生深远的影响(Peng *et al.*,2009)。所以,在研究气候变化时,要耦合温度和降水变化的影响。由于不同季节增温和增水效应存在差异,所以明确不同地区各季节温度和降水的影响权重对于准确预测未来气候变化对于生产力的影响至关重要。

不同植物对温度升高的响应不同(Elmendorf *et al.*,2012),从而赋予不同植物种在未来气候变暖背景下面对不同环境条件时具有不同的适应力和竞争力,因为,植物生长对增温的响应可能因物种、物种所处的生长季、物种分布的地理位置、处理时间、处理强度以及功能群而异(Xu & Xue,2012)。增温降低了物种多样性,可能与降低了低温胁迫和提高了土壤养分有效性而提高了建群种的竞争优势有关(Klein *et al.*,2004)。目前的研究仅停留在猜测阶段,但对于其机制仍有待深入研究。增温是否能够降低物种多样性也存在不确定性。Wang 等(2012c)研究表明,物种多样性的降低是由于个别偶见种的缺失造成。偶见种出现的频度与实验面积相关,目前增温实验的小区尤其是 OTC 模拟增温试验面积都在 1 m^2甚至更小的面积上进行,如果扩大试验面积,是否还会有偶见种的缺失呢? 如有人对青藏高原植物花粉的研究表明,在过去的 200 年间物种组成并没有显著变化(Wischnewski *et al.*,2011)。因此,从更长的时间尺度看,物种多样性可能不会显著降低,因为,随着温度条件的改善,那些受制于低温的物种可能会入侵(Wolkovich & Cleland,2011),即植被地带发生移动(Cleland *et al.*,2012)。对于青藏高原亚高山森林的研究表明,在增温条件下桦木将取代冷杉(Wang *et al.*,2011a)。模型研究显示,未来灌木将入侵高寒草甸,改变现有的群落地带格局(Zhao *et al.*,2011)。所以需要明确不同物种对于增温的响应机制,同时要在群落水平上确定种间竞争关系,理清未来群落演替的生态过程和机制。

5.3 碳循环方面

由于气候的年际波动,即使顶极群落在不同的年份也可能表现为不同的碳源/汇效应。对于碳源/汇的研究应该考虑气候波动带来的影响,所以研究的时间跨度就尤为重要(Piao *et al.*,2009)。陆地生态系统碳循环过程中大气 CO_2源、汇强度及其时空分布特征的研究必须是在长期连续监测的基础上,尤其是在降水和温度等气候因素年际差异显著的青藏高原地区(乔春连等,2012)。由于定位增温试验期较短,不能去除气候年际波动带来的干扰,因此需要开展长期增温试验以降低对增温效应评估的不确定性。同时,如何区分气候变化和人类活动对生态系统的影响机制,定量评价未来气候变化和人类活动影响下,青藏高原生态系统碳源/汇格局的可能变化,是一个非常重要的研究方向,也是一个极大的挑战(Wang *et al.*,2012b)。

生态系统呼吸和土壤呼吸的测量方法有待改进。有研究表明,去除地上植被测量土壤呼吸时,会过高估计土壤呼吸速率 28.6%,原因是去除植物的遮盖,土壤温度会上升(Li & Sun,2011)。测量生态系统呼吸时所用的封闭气室会影响植物光合,对测量带来误差。另外,永久冻土退化可能释放其束缚的大量碳库,加剧温室效应的进程(Yi *et al.*,2011)。模型显示,增温会导致土壤碳积累减缓,甚至能使土壤碳库净释放(Luke & Cox,2011)。但对中国北方草地土壤碳含量的监测表明,从 1980—2000 年土壤碳库并没有因增温而发生显著变化(Yang *et al.*,2010a);同样发现,1980—2004 年青藏高原草地生态系统土壤碳库基本无变化(Yang *et al.*,2009b),可能的原因是增温增加生产力的程度大于对土壤呼吸提高的程度(Yang *et al.*,2009b)。

5.4 时空异质性

青藏高原幅员辽阔,东南与西北地区的气候类型迥异,因此草地群落的结构和功能差异巨大,处于不同演替阶段的群落和不同类型的群落对环境变化的响应必然存在差异,所以表现出来的模式可能存在不同。在高原东南地区水分条件相对较好,可能对温度变化相对敏感,而在相对干旱的西北地区,群落对于水分条件的变化相对敏感。温度和降水因子的权重因地域的不同而改变。但目前的研究很少明确群落的演替阶段和群落类型所引起的差异。目前,对于高寒草甸的研究远多于高寒草原。定位增温研究实验存在两个主要的问题:第一是实验地点的地域的特殊性使得将结论推广到更大尺度时出现偏差,可能无法概括较大区域普遍特性;第二短期实验结果未必能够代表长期的结论(Elmendorf *et al.*,2012)。

参考文献

白洁冰, 徐兴良, 宋明华, 等. 2011. 温度和氮素输入对青藏高原3种高寒草地土壤碳矿化的影响. 生态环境学报,**20**(5): 855-859.

布仁巴音, 徐广平, 段吉闯, 等. 2010. 青藏高原高寒草甸初级生产力及其主要影响因素. 广西植物, **30**(6): 760-769.

曾 彪. 2008. 青藏高原植被对气候变化的响应研究(1982—2003)(博士学位论文). 兰州: 兰州大学.

陈卓奇, 邵全琴, 刘纪远, 等. 2012. 基于MODIS的青藏高原植被净初级生产力研究. 中国科学: 地球科学, **42**(3): 402-410.

丁明军, 张镱锂, 孙晓敏, 等. 2012. 近10年青藏高原高寒草地物候时空变化特征分析. 科学通报, **57**(33): 3185-3194.

方 金, 黄晓东, 王 玮, 等. 2011. 青藏高原草地生物量遥感动态监测. 草业科学, **28**(7): 1345-1351.

李红梅, 马玉寿 , 王彦龙. 2010. 气候变暖对青海高原地区植物物候期的影响. 应用气象学报, **21**(4): 500-505.

李向前, 贾 鹏, 章志龙, 等. 2009. 青藏高原东缘高寒草甸植物群落的开花物候. 生态学杂志, **28**(11): 2202-2207

李晓东, 李凤霞, 周秉荣, 等. 2012. 青藏高原典型高寒草地水热条件及地上生物量变化研究. 高原气象, **31**(4): 1053-1058.

李英年, 薛晓娟, 王建雷, 等. 2010. 典型高寒植物生长繁殖特征对模拟气候变化的短期响应. 生态学杂志, **29**(4): 624-629.

林巧燕, 徐广平, 苏爱玲, 等. 2011. 增温对高寒草甸群落凋落物质量动态变化的影响. 广西植物, **31**(**6**): 770-774.

吕新苗, 康世昌, 朱立平, 等. 2009. 西藏纳木错植物物候及其对气候的响应. 山地学报, **27**(6): 648-654.

裴志永, 周才平, 欧阳华, 等. 2010. 青藏高原高寒草原区域碳估测. 地理研究, **29**(1): 102-110.

亓伟伟, 牛海山, 汪诗平, 等. 2012. 增温对青藏高原高寒草甸生态系统固碳通量影响的模拟研究. 生态学报, **32**(6): 1713-1722.

乔春连, 李婧梅, 王基恒, 等. 2012. 青藏高原高寒草甸生态系统 CO_2 通量研究进展. 山地学报, **29**(2): 248-255.

宋春桥, 游松财, 柯灵红, 等. 2011. 藏北高原植被物候时空动态变化的遥感监测研究. 植物生态学报, **35**(8): 853-863.

宋春桥, 游松财, 柯灵红, 等. 2012. 藏北高原典型植被样区物候变化及其对气候变化的响应. 生态学报, **32**(4): 1045-1055.

王长庭, 王启基, 沈振西, 等. 2003. 模拟降水对高寒矮嵩草草甸群落影响的初步研究. 草业学报, **12**(3): 25-29.

王军邦, 刘纪远, 邵全琴, 等. 2009. 基于遥感-过程耦合模型的1988—2004年青海三江源区净初级生产力模拟. 植物生态学报, **33**(2): 254-269.

武建双, 李晓佳, 沈振西, 等. 2012. 藏北高寒草地样带物种多样性沿降水梯度的分布格局. 草业学报, **21**(3): 17-25.

徐振锋, 胡庭兴, 李小艳, 等. 2009. 川西亚高山采伐迹地草坡群落对模拟增温的短期响应. 生态学报, **29**(6): 2899-2905.

徐振锋, 胡庭兴, 张 力, 等. 2009. 模拟增温对川西亚高山林线交错带绵穗柳生长、叶物候和叶性状的影响. 应用生态学报, **20**(1): 7-12.

杨元合, 饶 胜, 胡会峰, 等. 2004. 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, **12**(1): 200-205.

游松财, 宋春桥, 柯灵红, 等. 2011. 基于MODIS植被指数的藏北高原植被物候空间分布特征. 生态学杂志, **30**(7): 1513-1520.

于海英, 许建初. 2009. 气候变化对青藏高原植被影响研究综述. 生态学杂志, **28**(4): 747-754.

岳 石. 2012 .青藏高原高寒草地地上净初级生产力和氮磷计量特征的年际动态及其在畜牧业中的意义(博士学位论文). 北京: 北京大学.

张法伟, 李英年, 汪诗平, 等. 2009. 青藏高原高寒草甸土壤有机质、全氮和全磷含量对不同土地利用格局的响应. 中国农业气象, **30**(3): 323-326.

赵东升, 吴绍洪, 尹云鹤. 2011. 气候变化情景下中国自然植被净初级生产力分布. 应用生态学报, **22**(4): 897-904.

Cao GM, Xu XL, Long RJ, *et al*. 2008. Methane emissions by alpine plant communities in the Qinghai-Tibet plateau. *Biology Letters*, **4**: 681-684.

Chang XF, Wang SP, Luo CY, *et al*. 2012a. Responses of soil microbial respiration to thermal stress in alpine steppe on the Tibetan plateau. *European Journal of Soil Science*, **63**: 325-331.

Chang XF, Zhu XX, Wang SP, *et al*. 2012b. Temperature and moisture effects on soil respiration in alpine grasslands. *Soil Science*, **177**: 554-560.

Chen H, Zhu QA, Wu N, *et al*. 2011. Delayed spring phenology on the Tibetan Plateau may also be attributable to other factors than winter and spring warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**: E93.

Cleland EE, Allen JM, Crimmins TM, *et al*. 2012. Phenological tracking enables positive species responses to climate change. *Ecology*, **93**: 1765-1771.

Duan JC, Wang SP, Zhang ZH, *et al*. 2012. Non-additive effect of species diversity and temperature sensitivity of mixed litter decomposition in the alpine meadow on Tibetan Plateau. *Soil Biology and Biochemistry*, **57**: 841-847.

Elmendorf SC, Henry GHR, Hollister RD, *et al*. 2012. Global assessment of experimental climate warming on tundra vegetation: Heterogeneity over space and time. *Ecology Letters*, **15**: 164-175.

Fang JY, Guo ZD, Piao SL, *et al*. 2007. Terrestrial vegetation

carbon sinks in China, 1981–2000. *Science in China Series D: Earth Sciences*, **50**: 1341–1350.

Fu Y, Zhang GS, Li FX, *et al*. 2009. Environmental response to climate change in the Qinghai plateau. *Arid Zone Research*, **26**: 267–276.

IPCC. 2007. Climate Change 2007: Summary for Policymaker. Valencia: Spain.

Jentsch A, Kreyling J, Boettcher-Treschkow J, *et al*. 2009. Beyond gradual warming: Extreme weather events alter flower phenology of european grassland and heath species. *Global Change Biology*, **15**: 837–849.

Klein JA, Harte J, Zhao XQ. 2004. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecology Letters*, **7**: 1170–1179.

Klein JA, Harte J, Zhao XQ. 2007. Experimental warming, not grazing, decreases rangeland quality on the Tibetan Plateau. *Ecological Applications*, **17**: 541–557.

Klein JA, Harte J, Zhao XQ. 2008. Decline in medicinal and forage species with warming is mediated by plant traits on the Tibetan Plateau. *Ecosystems*, **11**: 775–789.

Li GY, Sun SC. 2011. Plant clipping may cause overestimation of soil respiration in a Tibetan alpine meadow, southwest China. *Ecological Research*, **26**: 497–504.

Li HM, Ma YS, Wang YL. 2010. Influences of climate warming on plant phenology in Qinghai plateau. *Journal of Applied Meteorolgical Science*, **21**: 500–505.

Lin XW, Zhang ZH, Wang SP, *et al*. 2011. Response of ecosystem respiration to warming and grazing during the growing seasons in the alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, **151**: 792–802.

Lin XW, Wang SP, Ma XZ, *et al*. 2009. Fluxes of CO_2, CH_4, and N_2O in an alpine meadow affected by yak excreta on the Qinghai-Tibetan plateau during summer grazing periods. *Soil Biology & Biochemistry*, **41**: 718–725.

Liu YZ, Mu JP, Niklas KJ, *et al*. 2012. Global warming reduces plant reproductive output for temperate multi-inflorescence species on the Tibetan Plateau. *New Phytologist*, **195**: 427–436.

Liu YZ, Reich PB, Li GY, *et al*. 2011. Shifting phenology and abundance under experimental warming alters trophic relationships and plant reproductive capacity. *Ecology*, **92**: 1201–1207.

Luke CM, Cox PM. 2011. Soil Carbon and climate change: From the Jenkinson effect to the compost-bomb instability. *European Journal of Soil Science*, **62**: 5–12.

Luo CY, Xu GP, Chao ZG, *et al*. 2010. Effect of warming and grazing on litter mass loss and temperature sensitivity of litter and dung mass loss on the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, **16**: 1606–1617.

Luo CY, Xu GP, Wang YF, *et al*. 2009. Effects of grazing and experimental warming on doc concentrations in the soil solution on the Qinghai-Tibet plateau. *Soil Biology and Biochemistry*, **41**: 2493–2500.

Ma T, Zhou CH. 2012. Climate-associated changes in spring plant phenology in China. *International Journal of Biometeorology*, **56**: 269–275.

Pei ZY, Ouyang H, Zhou CP, *et al*. 2009. Carbon balance in an alpine steppe in the Qinghai-Tibet plateau. *Journal of Integrative Plant Biology*, **51**: 521–526.

Peng SS, Piao SL, Wang T, *et al*. 2009. Temperature sensitivity of soil respiration in different ecosystems in China. *Soil Biology & Biochemistry*, **41**: 1008–1014.

Piao SL, Cui MD, Chen AP, *et al*. 2011a. Altitude and temperature dependence of change in the spring vegetation green-up date from 1982 to 2006 in the Qinghai-Xizang plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, **151**: 1599–1608.

Piao SL, Wang XH, Ciais P, *et al*. 2011b. Changes in satellite-derived vegetation growth trend in temperate and boreal eurasia from 1982 to 2006. *Global Change Biology*, **17**: 3228–3239.

Piao SL, Ciais P, Friedlingstein P, *et al*. 2009. Spatiotemporal patterns of terrestrial carbon cycle during the 20th century. *Global Biogeochemical Cycles*, **23**: GB4026.

Piao SL, Fang JY, Zhou LM, *et al*. 2006a. Variations in satellite-derived phenology in China's temperate vegetation. *Global Change Biology*, **12**: 672–685.

Piao SL, Friedlingstein P, Ciais P, *et al*. 2006b. Effect of climate and CO_2 changes on the greening of the northern hemisphere over the past two decades. *Geophysical Research Letters*, **33**: L23402.

Piao SL, Mohammat A, Fang JY, *et al*. 2006c. NDVI-based increase in growth of temperate grasslands and its responses to climate changes in China. *Global Environmental Change: Human and Policy Dimensions*, **16**: 340–348.

Piao SL, Friedlingstein P, Ciais P, *et al*. 2007a. Changes in climate and land use have a larger direct impact than rising CO_2 on global river runoff trends. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **104**: 15242–15247.

Piao SL, Friedlingstein P, Ciais P, *et al*. 2007b. Growing season extension and its impact on terrestrial carbon cycle in the northern hemisphere over the past 2 decades. *Global Biogeochemical Cycles*, **21**: GB3018.

Rich PM, Breshears DD. White AB. 2008. Phenology of mixed woody-herbaceous ecosystems following extreme events: Net and differential responses. *Ecology*, **89**: 342–352.

Richardson AD, Black TA, Ciais P, *et al*. 2010. Influence of spring and autumn phenological transitions on forest ecosystem productivity. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**: 3227–3246.

Rui YC, Wang SP, Xu ZF, *et al*. 2011. Warming and grazing affect soil labile carbon and nitrogen pools differently in an alpine meadow of the Qinghai-Tibet plateau in China. *Journal of Soils and Sediments*, **11**: 903–914.

Shen MG. 2011. Spring phenology was not consistently related to winter warming on the Tibetan Plateau. *Proceedings of*

the National Academy of Sciences of the United States of America, **108**: E91-E92.

Shen MG, Tang YH, Chen J, *et al*. 2011. Influences of temperature and precipitation before the growing season on spring phenology in grasslands of the central and eastern Qinghai-Tibetan plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, **151**: 1711-1722.

Shi FS, Chen H, Wu Y, *et al*. 2012. The combined effects of warming and drying suppress CO_2 and N_2O emission rates in an alpine meadow of the eastern Tibetan Plateau. *Ecological Research*, **27**: 725-733

Tan K, Ciais P, Piao SL, *et al*. 2010. Application of the orchidee global vegetation model to evaluate biomass and soil carbon stocks of Qinghai-Tibetan grasslands. *Global Biogeochemical Cycles*, **24**: GB1013.

Wang GX, Liu GS, Li CJ. 2012a. Effects of changes in alpine grassland vegetation cover on hillslope hydrological processes in a permafrost watershed. *Journal of Hydrology*, **444/445**: 22-33.

Wang JB, Huang M, Lin XH. 2012b. Review on carbon budget of the grassland ecosystems on the Qinghai-Tibet plateau. *Progress in Geography*, **31**: 123-128.

Wang SP, Yang XX, Lin XW, *et al*. 2009. Methane emission by plant communities in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan plateau: A new experimental study of alpine meadows and oat pasture. *Biology Letters*, **5**: 535-538.

Wang XD, Cheng GW, Zhong XH. 2011a. Assessing potential impacts of climatic change on subalpine forests on the eastern Tibetan Plateau. *Climatic Change*, **108**: 225-241.

Wang XH, Piao SL, Ciais P, *et al*. 2011b. Spring temperature change and its implication in the change of vegetation growth in North America from 1982 to 2006. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**: 1240-1245.

Wang SP, Duan JC, Xu GP, *et al*. 2012c. Effects of warming and grazing on soil N availability, species composition and ANPP in alpine meadow. *Ecology*, **93**: 2365-2376.

Wischnewski J, Kramer A, Kong Z, *et al*. 2011. Terrestrial and aquatic responses to climate change and human impact on the southeastern Tibetan Plateau during the past two centuries. *Global Change Biology*, **17**: 3376-3391.

Wolkovich EM, Cleland EE. 2011. The phenology of plant invasions: A community ecology perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **9**: 287-294.

Xu MH, Xue X. 2012. A review of effects of climate warming on terrestrial plant-soil ecosystem. *Chinese Bulletin of Life Sciences*, **24**: 492-500.

Xu GP, Hu YG, Wang SP, *et al*. 2010. Effects of litter quality and climate change along an elevation gradient on litter mass loss in an alpine meadow ecosystem on the Tibetan plateau. *Plant Ecology*, **209**: 257-268.

Xu WX, Liu XD. 2007. Response of vegetation in the Qinghai-Tibet plateau to global warming. *Chinese Geographical Science*, **17**: 151-159.

Xu XK, Chen H, Levy JK. 2008. Spatiotemporal vegetation cover variations in the Qinghai-Tibet plateau under global climate change. *Chinese Science Bulletin*, **53**: 915-922.

Xu ZF, Hu TX, Wang KY, *et al*. 2009. Short-term responses of phenology, shoot growth and leaf traits of four alpine shrubs in a timberline ecotone to simulated global warming, eastern Tibetan Plateau, China. *Plant Species Biology*, **24**: 27-34.

Yang YH, Fang JY, Ma WH, *et al*. 2010. Soil carbon stock and its changes in northern China's grasslands from 1980s to 2000s. *Global Change Biology*, **16**: 3036-3047.

Yang YH, Fang JY, Smith P, *et al*. 2009a. Changes in topsoil carbon stock in the Tibetan grasslands between the 1980s and 2004. *Global Change Biology*, **15**: 2723-2729.

Yang YH, Fang JY, Pan YD, *et al*. 2009b. Aboveground biomass in Tibetan grasslands. *Journal of Arid Environments*, **73**: 91-95.

Yi SH, Zhou ZY. 2011. Increasing contamination might have delayed spring phenology on the Tibetan Plateau. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**: 94-95.

Yi SH, Zhou ZY, Ren SL, *et al*. 2011. Effects of permafrost degradation on alpine grassland in a semi-arid basin on the Qinghai-Tibetan plateau. *Environmental Research Letters*, **6**: 045403.

Yu HY, Luedeling E, Xu JC. 2010. Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**: 22151-22156.

Zhang ZH, Duan JC, Wang SP, *et al*. 2012a. Effects of seeding ratios and nitrogen fertilization on ecosystem respiration of common vetch and oat on the Tibetan Plateau. *Plant and Soil*, **362**: 287-299.

Zhang ZH, Duan JC, Wang SP, *et al*. 2012b. Effects of land use and management on ecosystem respiration in alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Soil & Tillage Research*, **124**: 161-169.

Zhao DS, Wu SH, Yin YH, *et al*. 2011. Vegetation distribution on Tibetan Plateau under climate change scenario. *Regional Environmental Change*, **11**: 905-915.

Zhong L, Ma YM, Salama MS, *et al*. 2010. Assessment of vegetation dynamics and their response to variations in precipitation and temperature in the Tibetan Plateau. *Climatic Change*, **103**: 519-535.

作者简介 王常顺,男,1983 年生,博士研究生,主要从事全球变化与草地生态学研究。E-mail: wcs2001000@126.com

责任编辑 王 伟