

气候因子通过土壤微生物生物量氮促进青藏高原高寒草地地上生态系统功能

王毅^{1,2} 孙建^{2*} 叶冲冲^{2,3} 曾涛^{1*}

¹成都理工大学地球科学学院, 成都 610059; ²中国科学院地理科学与资源研究所生态网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101; ³西南石油大学土木工程与建筑学院, 成都 610500

摘要 近年来, 在人类活动和气候变化的影响下, 物种多样性丧失趋势不断加剧, 对生态系统功能带来严重后果。目前, 关于生态系统功能的研究, 忽略了土壤和微生物碳氮养分循环过程对地上生态系统功能(AEF)的重要驱动作用, 而土壤碳氮要素和微生物的任何变化都有可能改变地下群落对生态系统功能的维持作用。该研究旨在探究高寒草地AEF的主要控制因子, 以及其关键要素对AEF的作用机理。2015年7–8月, 对青藏高原地区115个样点进行了草地群落和土壤属性等要素样带调查; 综合植物地上生物量, 叶片碳、氮和磷含量等参数计算AEF值, 分析地下土壤有机碳含量、全氮含量、生物量等关键要素对AEF值的影响。结合取样点年降水量和年平均气温, 深入探讨影响AEF的主要控制因子和作用机理。结果表明降水对AEF有较大影响, 而气温影响相对较低。年降水量、土壤微生物生物量碳含量和干旱指数对AEF值的相对重要性贡献较高(重要性值分别为21.1%、10.9%和10.1%), 控制青藏高原高寒草地AEF值的关键是土壤因子。在气候因子对土壤养分和微生物的作用下, 土壤微生物生物量氮含量在调控高寒草地AEF值方面发挥重要作用。

关键词 地上生态系统功能; 高寒草地; 土壤全氮; 土壤微生物生物量氮; 青藏高原

王毅, 孙建, 叶冲冲, 曾涛 (2021). 气候因子通过土壤微生物生物量氮促进青藏高原高寒草地地上生态系统功能. 植物生态学报, 45, 00–00. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0204

Climatic factors drive the aboveground ecosystem functions of alpine grassland via soil microbial biomass nitrogen on Qingzang Plateau

WANG Yi^{1,2}, SUN Jian^{2*}, YE Chong-Chong^{2,3}, and ZENG Tao^{1*}

¹College of Earth Sciences, Chengdu University of Technology, Chengdu 610059, China; ²Key Laboratory of Observation and Simulation of Ecological Networks, Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; and ³School of Civil Engineering and Architecture, Southwest Petroleum University, Chengdu 610500, China

Abstract

Aims In recent years, under the background of climate change and human activities, the trend of biodiversity loss is increasing. Such accelerated loss in biodiversity could bring serious consequences to ecosystem functions. At present, the research on ecosystem function ignores the important driving role of carbon and nitrogen cycling in soil and microorganism on the above ground ecosystem functions. Any changes of soil carbon, nitrogen and microorganism may affect the ability of belowground community, which can have substantial effects on the aboveground ecosystem functions. Our aim was to explore the driving factors and key mechanism of aboveground ecosystem functions (AEF) in alpine grassland.

Methods From July to August 2015, we conducted a transect survey in alpine grasslands to measure plant community and soil properties across Qingzang Plateau. There were in total 115 sample sites. The aboveground ecosystem function was calculated Based on the aboveground biomass, leaf carbon, leaf nitrogen and leaf phosphorus. The effects of key elements such as soil organic carbon, total nitrogen and biomass on the aboveground ecosystem function were analyzed. Combined with annual total precipitation and temperature, we explored important drivers of AEF and related mechanisms.

Important findings Precipitation has a greater impact on aboveground ecosystem functions, while temperature

收稿日期Received: 2020-06-22 接受日期Accepted: 2020-10-22

基金项目: 第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK0405)。Supported by the Second Tibetan Plateau Scientific Expedition and Research Program (2019QZKK0405).

* 通信作者Corresponding author (Sun J: sunjian@igsrr.ac.cn; Zeng T: zengtao@cdut.cn)

has a minor impact. Annual total precipitation, soil microbial nitrogen and aridity index had relative higher importance to aboveground ecosystem functions. Specifically, Annual total precipitation, soil microbial nitrogen and aridity index accounted for the variations of 21.1%, 10.9% and 10.1%, respectively. The findings indicated that soil properties might play more important roles than plant community and productivity to aboveground ecosystem functions. Considering the cascading impacts of climate factors on soil nutrients cycling and microorganisms, soil microbial biomass nitrogen plays an important role in regulating AEF of alpine grassland, Qingzang Plateau.

Key words aboveground ecosystem function; alpine grassland; soil total nitrogen; soil microbial biomass nitrogen; Qingzang Plateau

Wang Y, Sun J, Ye CC, Zeng T (2021). Climatic factors drive the aboveground ecosystem functions of alpine grassland via soil microbial biomass nitrogen on Qingzang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 00–00. DOI: 10.17521/cjpe. 2020.0204

在全球变化影响下,生物多样性正在加速丧失,生态系统结构不断简化,生态系统服务和功能受到严重破坏(Hooper *et al.*, 2005; Wagg *et al.*, 2014; 孙建等, 2019)。生物多样性与生态系统功能成为生态学领域研究的热点,并且在全球范围内开展了广泛的研究(Jing *et al.*, 2015; López-Rojo *et al.*, 2019)。其中,影响生态系统功能的驱动因子成为关注的重点,并且从不同研究层面都获得了一定的成果。物种层面,通过分析不同时空尺度和环境条件,在综合考虑了地上、地下生产力、群落抗入侵能力、植物氮、土壤碳氮要素等多种生态系统功能后,发现维持生态系统多个功能比单个功能需要更多的物种,这是因为生态系统多功能间的互补性,整体功能比单个功能更易受物种丧失的影响(Zavaleta *et al.*, 2010; Perkins *et al.*, 2015; Meyer *et al.*, 2018)。群落层面,随物种丰富度的增加,维持生态系统多功能的概率也会增加,然而物种丰富度并不是驱动生态系统多功能性(EMF)的唯一生物因素。非生物因子层面,气候因子调节EMF与地上和地下生物多样性之间的联系,区域尺度的气候变化可以改变生物多样性对EMF的影响(Jing *et al.*, 2015)。目前,生态系统地下部分提供诸如碳氮养分循环等基础服务功能和碳氮养分对地上生态系统功能(AEF)潜在的作用尚需进一步明确。

随着研究的深入,研究者逐渐认识到地下群落对AEF的驱动作用,地下部分是影响草地生态系统结构、功能和规律中最不确定的因素(王毅等, 2019)。土壤生物群落也被视为调节生态系统功能的关键因子(van der Heijden *et al.*, 1998),因为土壤生物群落结构的简化会降低EMF(van der Heijden *et al.*, 1998; Wagg *et al.*, 2014; Jing *et al.*, 2015)。不同的生态类型,影响其生态系统功能的主导因素可能不同,

例如:在森林生态系统中,物种丰富度和功能多样性对土壤养分有显著正效应,功能多样性能很好地解释生态系统功能(Delgado-Baquerizo *et al.*, 2017)。在全球干旱生态系统中,土壤微生物群落驱动旱地EMF对全球变化的抵抗力(Delgado-Baquerizo *et al.*, 2017)。由于草地生态系统普遍受到氮限制,在全球氮富集的背景下,土壤氮可能成为影响和驱动EMF的关键(符义稳等, 2019)。有研究发现,随着全球气候变暖,CO₂浓度增高,土壤中不稳定碳的含量增加,这些不稳定碳通过根系分泌物以及根的转化来增加土壤微生物对氮的需求,从而增加植物和土壤微生物对可利用氮的竞争,导致生态系统过程的氮限制,降低生态系统功能(Luo *et al.*, 2004)。在草地生态系统中,氮对植物生产力、碳储量和养分周转有正效应,土壤水分和氮有效性增加可以提高植物群落的生产力,进而提高地下功能复杂性(Bradford *et al.*, 2014; 杨晓霞等, 2014; Wang *et al.*, 2017)。此外,对青藏高原高寒草地的研究发现,输入的无机氮被微生物固定,能够显著促进土壤氮矿化速率,从而促使原来有机氮的矿化和释放,对生态系统功能产生非常积极的作用(Bai *et al.*, 2011)。土壤微生物的关键作用在于其能促进凋落物分解和有机物矿化等,这些过程促进物质和能量在地上和地下群落之间转移,在维持生态系统功能方面发挥着关键作用(Hooper *et al.*, 2000; Wardle *et al.*, 2004)。一部分土壤微生物类群具有固定大气中氮的能力,能将氮气转变为植物可利用的形态,这一类群的数量变化,对土壤氮补充、平衡和调节,以及对土壤结构、肥力以及生态系统功能至关重要(李刚等, 2013)。此外,研究发现,在长期肥沃土壤环境下,稀有微生物是生态系统多功能性的主要驱动力(Chen *et al.*, 2019)。因此,全球气候变化导致土壤碳氮含量以及

微生物任何变化都有可能改变地上和地下群落维持 AEF 的能力(Gans *et al.*, 2005; Bardgett & van der Putten, 2014; Tedersoo *et al.*, 2014)。

高寒草地是青藏高原最主要的生态系统, 在气候调节、水源涵养和碳氮固定等方面发挥着重要的生态功能(杨元合和朴世龙, 2006; 孙鸿烈等, 2012; Sun *et al.*, 2020)。青藏高原独特的高海拔特征、寒冷的气候条件和严苛的植物生长环境导致高寒草地生态系统非常脆弱, 生态系统功能对环境变化非常敏感(Jing *et al.*, 2015; 熊定鹏等, 2016)。在地上群落生物多样性和 EMF 的关系格局方面, 研究发现, 降水量显著影响物种丰富度和 EMF, 但年降水量并未显著影响物种多样性指数, 强调了群落物种丰富度对维持 EMF 重要意义, 这意味物种的丧失可能会给高寒草地 EMF 和生态服务带来更为严重的后果(熊定鹏等, 2016)。EMF 与地上和地下生物多样性关系方面, 研究发现二者联系是由气候条件决定的(Jing *et al.*, 2015)。作为对气候条件十分敏感的青藏高原, 目前尚缺乏降水梯度下地下土壤关键因子对高寒草地生态系统地上功能影响的主要控制因子和机理的研究。因此, 本研究选择青藏高原地区, 基于样带上 115 个样点调查分析, 综合运用 13 种生态系统功能参数和 3 个气候因子, 试图回答以下两个科学问题: (1)驱动高寒草地 AEF 的主要因子是什么? (2)这种因

子是如何作用于 AEF 的? 以期高寒草地生态系统多样性保护、多功能性维持和可持续利用管理提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 试验设计

2015 年 7–8 月, 在青藏高原进行试验取样, 覆盖了四川、青海、甘肃和西藏地区(80°–105° E, 27°–37° N, 海拔 3 030–5 000 m), 共计 115 个研究样点(图 1)。该地区主要植被类型是高寒草甸和高寒草原, 主要土壤类型有毛毡土、冷钙质土和棕色钙质土(Sun *et al.*, 2020)。每个样地大小 10 m × 10 m, 在每个样地随机放置 3 个样方框(50 cm × 50 cm)取样调查。分种记录每个样方的植物种类、高度和盖度, 然后与地表平齐采集样方内植物地上部分, 用信封装好, 以获得地上生物量数据。用直径 4 cm 的土钻在各个小样方内采集(0–10 cm 土层)土壤样品, 用于测定地下生物量和土壤养分。以上样品采集后, 均严格按照标准处理方式保存并带回实验室进行测定。

1.2 测定指标与方法

群落样方调查中, 植物地上地下部分用水冲洗后放入纸袋中, 在烘箱中 65 °C 烘干至恒质量并称量记录, 从而计算地上生物量(AGB)和地下生物量

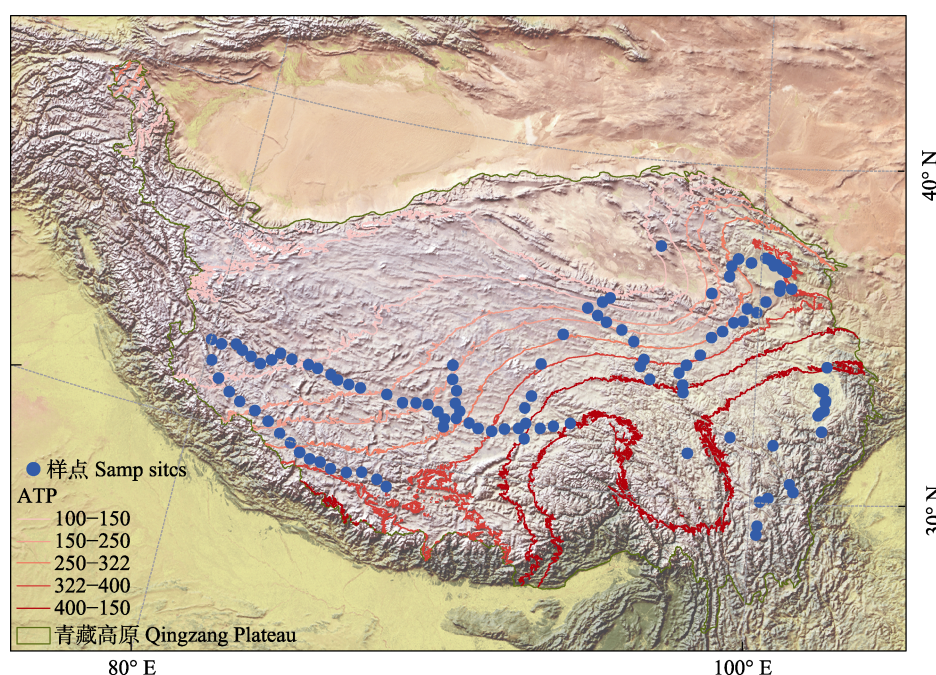


图1 青藏高原研究区样点示意图。ATP, 年降水量。

Fig. 1 Sample sites on Qingzang Plateau. ATP, annual total precipitation.

(BGB); 植物叶片研磨后用0.25 mm的网筛对干叶材料进行筛分。用Vario MICRO Cube元素分析仪(Elementar, Hanau, Germany)测定植物叶片总碳含量(LC)、叶片总氮含量(LN)、土壤有机碳含量(SOC)和土壤全氮含量(STN); 速效氮含量(SAN)和速效磷含量(SAP)分别采用碱解还原扩散法和奥尔森法(Sun *et al.*, 2018)测定; 叶片磷含量(LP)和土壤全磷含量(STP)采用钼锑抗比色法测定; 微生物生物量碳含量(MBC)和微生物生物量氮含量(MBN)用熏蒸提取法测定(鲍士旦, 2000)。

1.3 气候数据

2015年平均气温(AMT)和年降水量(ATP)数据来源于中国气象数据网(<http://data.cma.cn/>), 依据1 km分辨率的栅格数据, 使用Anusplin 4.2 (Centre for Resource and 220 Environmental Studies, Australian National University, Canberra)进行空间插值。利用ArcGIS 10.2软件(ESRI, Redlands, USA)从数据库中提取研究区115个样点的气候数据。干旱指数(AI)(Sun *et al.*, 2020)计算如下:

$$AI = \frac{ATP}{AMT + 10}$$

1.4 生态系统多功能性

选择与植物生长(AGB)(熊定鹏等, 2016)和植物营养(LC、LN和LP)(Jing *et al.*, 2015)密切相关的重要生态系统参数来表征AEF (表1)。为量化AEF, 采用

生态系统多功能性(EMF)的量化方式(Maestre *et al.*, 2012)。首先计算115个调查样地4种生态系统参数的Z分数, 单样本Kolmogorov-Smirnov检验结果表明LN和AEF值服从正态分布($p > 0.05$), 其余参数均不服从正态分布。随后, 在计算Z分数之前先进行归一化处理。Z分数计算公式如下:

$$Z_{ij} = (x_{ij} - \lambda_j) / \delta_j$$

式中, Z_{ij} 为样地*i*生态系统参数*j*的Z分数, *i*的范围在1–115之间, *j*的范围在1–4之间; x_{ij} 为样地*i*生态系统参数*j*的数值; λ_j 为第*j*种生态系统参数在115个样地间的平均值; δ_j 为第*j*种生态系统参数在115个样地间的标准偏差。对每一样地4种不同生态系统参数的Z分数求平均值, 即为各样地的AEF值(Maestre *et al.*, 2012)。计算公式如下:

$$AEF = \sum_j Z_{ij} / 4$$

1.5 数据分析

采用Excel 2019和SPSS 24对数据进行整理和分析, 其中, 对生态系统参数进行Kolmogorov-Smirnov检验, 对AEF值和各生态系统参数进行Pearson相关性分析; 采用ArcGIS 10.2绘制研究区样点示意图。采用R语言绘制热度图、主成分分析和一元线性回归分析, 包括R语言的“ggplot2” “GGally” “FactoMineR”和“factoextra”语言包; 相对重要性分

表1 青藏高原样带调查各指标描述性统计

Table 1 Descriptive statistics of each index in the transect survey of the Qingzang Plateau

调查指标 Survey indicator	<i>p</i>	平均值 Mean	标准误差 SE	最大值 Min	最小值 Max
地上生态系统功能 Aboveground ecosystem functions	0.200	0.05	0.54	1.77	−1.70
地上生物量 Aboveground biomass (g·m ^{−2})	0.000	91.15	77.22	318.48	7.56
地下生物量 Belowground biomass (g·m ^{−2})	0.000	3.20	6.16	42.53	0.01
叶片碳含量 Leaf carbon content (g·kg ^{−1})	0.000	40.59	3.75	45.12	27.42
叶片磷含量 Leaf phosphorus content (g·kg ^{−1})	0.001	1.67	0.79	5.32	0.34
叶片氮含量 Leaf nitrogen content (g·kg ^{−1})	0.098	17.98	4.34	34.44	5.90
土壤含水量 Soil water content (%)	0.000	0.15	0.13	0.53	0.01
土壤速效磷含量 Soil available phosphorus content (mg·kg ^{−1})	0.001	2.50	1.66	8.48	0.32
土壤速效氮含量 Soil available nitrogen content (mg·kg ^{−1})	0.000	130.35	118.11	536.78	12.03
土壤有机碳含量 Soil organic carbon content (g·kg ^{−1})	0.000	24.23	25.74	128.63	0.75
土壤总磷含量 Soil total phosphorus content (g·kg ^{−1})	0.025	0.49	0.32	2.03	0.05
土壤总氮含量 Soil total nitrogen content (g·kg ^{−1})	0.000	1.64	1.42	6.82	0.29
土壤微生物生物量碳含量 Microbial biomass carbon content (mg·kg ^{−1})	0.000	398.98	423.82	2 064.00	3.50
土壤微生物生物量氮含量 Microbial biomass nitrogen content (mg·kg ^{−1})	0.000	123.34	115.03	451.20	2.60

析使用R语言“gbm”包的通用梯度回归模型(Generalized Boosted Regression Models)进行, 其中“gbm”计算Friedman's H-statistic来评估非线性模型中相互作用效应的相对强度(Friedman & Popescu, 2008); 使用Amos Graphics (IBM SPSS Amos 24.0)建立结构方程模型。

2 结果

2.1 AEF与气候因子和土壤因子的关系

AEF、气候因子、地下生物量和土壤属性间的热度图(图2A)显示: *AMT*仅与*AI*、*BGB*、*SOC*、*STN*和*SAP*显著负相关($p < 0.05$), 与AEF值和其他因子无明显相关性($p > 0.05$); *LC*和*LN*与EMF、气候因子和土壤要素相关性较弱; AEF值与除*AMT*、*BGB*和*SAP*以外的其他因子均呈显著正相关关系, 特别是与*MBN*相关系数达到0.4 ($p < 0.01$)(图2A)。PCA结果显示, AEF值、*ATP*、*AI*、*STN*、*MBC*和*MBN*之间的正相关性较高, 其主要贡献为第一主轴(59.1%), *AMT*的贡献为第二主轴(11.2%)(图2B)。

2.2 气候和土壤因子对AEF的作用

ATP、*MBC*和*AI*对AEF值的相对重要性贡献较高(重要性分别为21.1%、10.9%和10.1%)(图3), 综合相关性结果, 对气候因子和土壤碳氮要素进行分析。*ATP*、*AI*、*STN*和*MBN*与AEF值均呈现显著线性正相关($p < 0.05$)。而且, AEF值对*ATP* ($R^2 = 0.09$, $k = 0.74$)和*AI* ($R^2 = 0.05$, $k = 0.51$)有较高的敏感性, 对*MBN* ($R^2 = 0.05$, $k = 0.27$)敏感性相对较低(图4)。*ATP*和*SOC*、*STN*、*MBC*和*MBN*均呈显著线性正相关($p < 0.01$), 尤其是*ATP*与*MBC*和*MBN*拟合优度和斜率较高($R^2 = 0.54$, $k = 1.87$; $R^2 = 0.53$, $k = 1.53$)。同样, *AI*和*SOC*、*STN*、*MBC*和*MBN*呈显著线性正相关($p < 0.01$), 尤其是*AI*与*MBC*和*MBN*拟合优度和斜率较高($R^2 = 0.52$, $k = 1.76$; $R^2 = 0.54$, $k = 1.46$)(图5)。

2.3 气候和土壤因子对AEF的作用机理

土壤因子中的氮, 特别是*MBN*是影响高寒草地AEF的主要因素(图6)。*MBN*对AEF值的路径系数为0.46, 而*SOC*、*MBC*和*AI*对AEF值的作用效应不显著($p > 0.05$)。另外, *AI*对*SOC*、*STN*、*MBC*和*MBN*均有

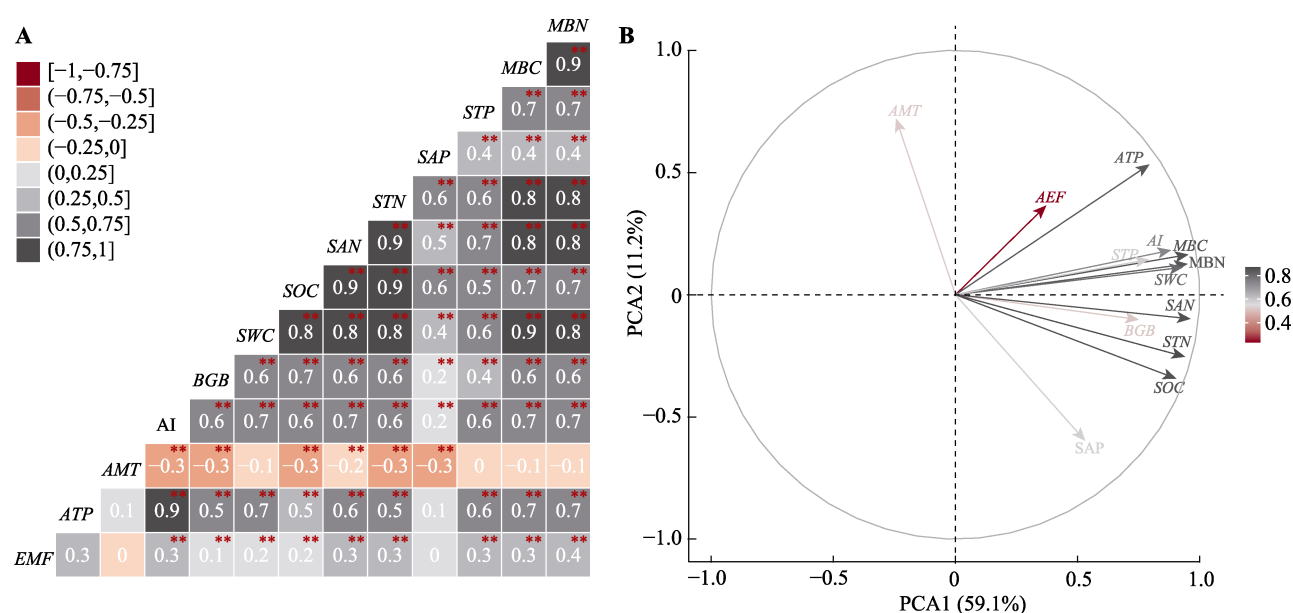


图2 气候因子、地下生物量和土壤因子与地上生态系统功能(AEF)的关系。A, AEF值与各因子间的相关性热度图, 黑色表示正相关, 红色表示负相关。相关显著性: *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。B, AEF值和各因子的主成分分析。AI, 干旱指数; AMT, 年平均气温; ATP, 年降水量; BGB, 地下生物量; MBC, 土壤微生物生物量碳含量; MBN, 土壤微生物生物量氮含量; SAN, 土壤速效氮含量; SAP, 土壤速效磷含量; SOC, 土壤有机碳含量; STN, 土壤全氮含量; STP, 土壤全磷含量。

Fig. 2 Relationships between climate, belowground biomass, soil factors and aboveground ecosystem functions (AEF). A, The correlation between AEF value and each factor; black box indicates positive correlation, and red box indicates negative correlation, * and ** represented significantly correlated with AEF value ($p < 0.05$ and $p < 0.01$); B, principal component analysis of AEF value and each factor. AI, aridity index; AMT, mean annual temperature; ATP, annual total precipitation; BGB, belowground biomass; MBC, microbial biomass carbon content; MBN, microbial biomass nitrogen content; SAN, soil available nitrogen content; SAP, soil available phosphorus content; SOC, soil organic carbon content; STN, soil total nitrogen content; STP, soil total phosphorus content.

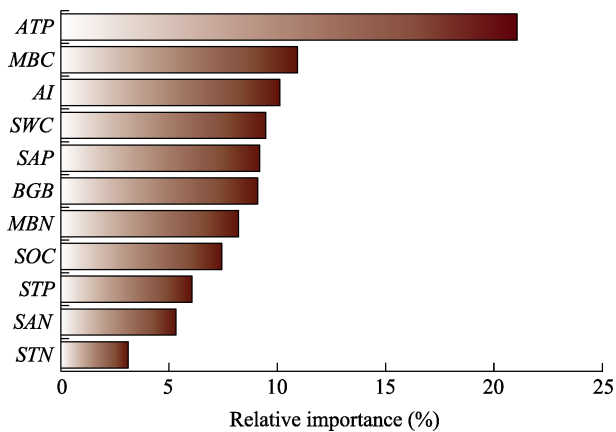


图3 环境因子和土壤要素对地上生态系统功能的相对重要性分析。*AI*, 干旱指数; *AMT*, 年平均气温; *ATP*, 年总降水; *BGB*, 地下生物量; *MBC*, 土壤微生物生物量碳含量; *MBN*, 土壤微生物生物量氮含量; *SAN*, 土壤速效氮含量; *SAP*, 土壤速效磷含量; *SOC*, 土壤有机碳含量; *STN*, 土壤全氮含量; *STP*, 土壤全磷含量。

Fig. 3 Relative importance of environmental factors and soil factors to aboveground ecosystem functions. *AI*, aridity index; *AMT*, mean annual temperature; *ATP*, annual total precipitation; *BGB*, belowground biomass; *MBC*, microbial biomass carbon content; *MBN*, microbial biomass nitrogen content; *SAN*, soil available nitrogen content; *SAP*, soil available phosphorus content; *SOC*, soil organic carbon content; *STN*, soil total nitrogen content; *STP*, soil total phosphorus content.

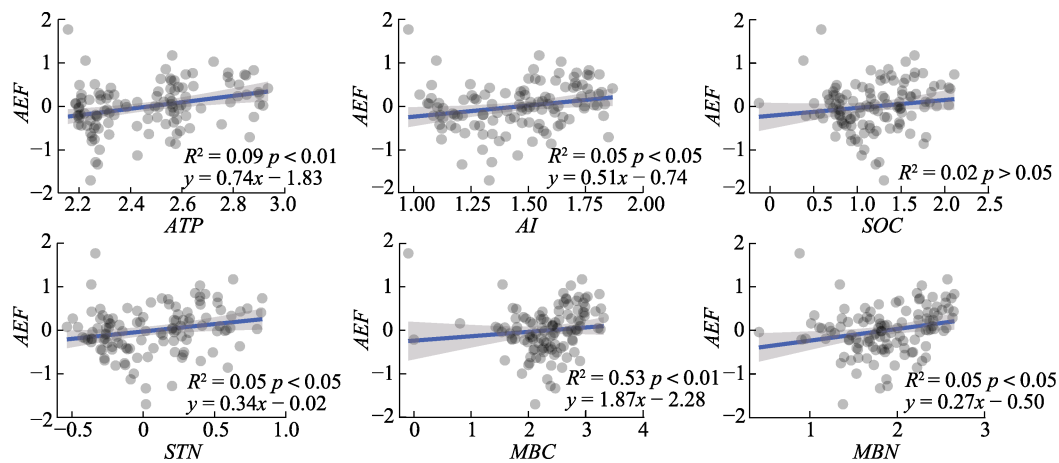


图4 气候和土壤因子与地上生态系统功能之间的关系。*AEF*, 地上生态系统功能值; *AI*, 干旱指数; *ATP*, 年降水量; *MBC*, 土壤微生物生物量碳含量; *MBN*, 土壤微生物生物量氮含量; *SOC*, 土壤有机碳含量; *STN*, 土壤全氮含量。除*AEF*外, 其余因子均为取对数后的数据。

Fig. 4 Relationships of climate and soil factors with aboveground ecosystem functions. *AEF*, aboveground ecosystem functions value; *AI*, aridity index; *ATP*, annual total precipitation; *MBC*, microbial biomass carbon content; *MBN*, microbial biomass nitrogen content; *SOC*, soil organic carbon content; *STN*, soil total nitrogen content. Except for *AEF*, all other are log-transformed data.

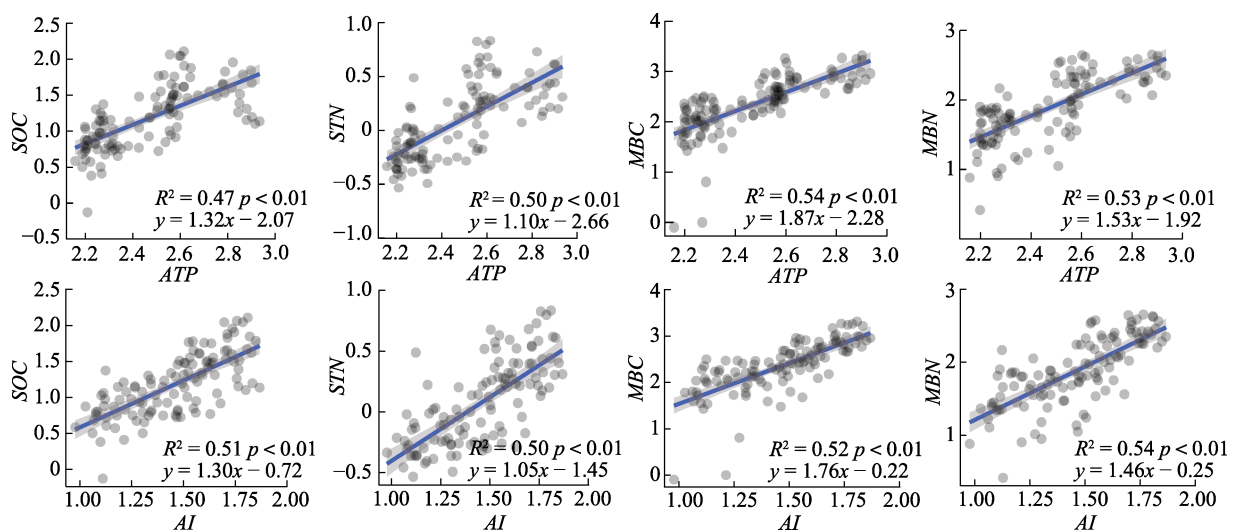


图5 土壤养分性状和微生物性状随气候因子的变化情况。*AI*, 干旱指数; *ATP*, 年降水量; *MBC*, 土壤微生物生物量碳含量; *MBN*, 土壤微生物生物量氮含量; *SOC*, 土壤有机碳含量; *STN*, 土壤全氮含量。因子均为取对数后的数据。

Fig. 5 Changes of soil nutrient and microbial properties with climatic factors. *AI*, aridity index; *ATP*, annual total precipitation; *MBC*, microbial biomass carbon content; *MBN*, microbial biomass nitrogen content; *SOC*, soil organic carbon content; *STN*, soil total nitrogen content. All data are log-transformed data.

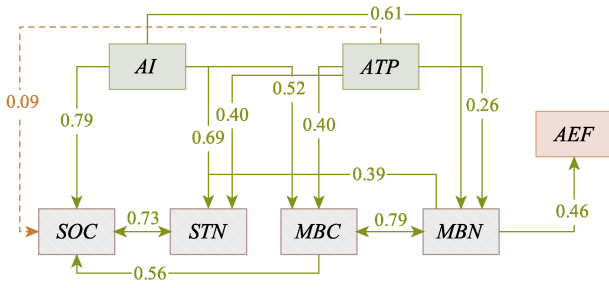


图6 气候和土壤因子对地上生态系统功能值(AEF)的效应。图上表示的均为显著影响的路径($p < 0.05$), 实线表示正效应, 虚线表示负效应。AI, 干旱指数; ATP, 年降水量; MBC, 土壤微生物生物量碳含量; MBN, 土壤微生物生物量氮含量; SOC, 土壤有机碳含量; STN, 土壤全氮含量。

Fig. 6 Effects of climatic and soil factors on aboveground ecosystem functions value (AEF). The path with significant effect is shown in the figure ($p < 0.05$), the solid lines indicate a positive effect and the dotted line indicates a positive effect. AI, aridity index; ATP, annual total precipitation; MBC, microbial biomass carbon content; MBN, microbial biomass nitrogen content; SOC, soil organic carbon content; STN, soil total nitrogen content.

显著正效应, 路径系数分别为0.79、0.69、0.52和0.61。ATP对SOC、STN、MBC和MBN均有显著效应, 路径系数分别为-0.09、0.40、0.40和0.26。但是, MBC对SOC有显著直接效应, 其作用系数为0.56, MBN对STN有显著直接效应, 其作用系数为0.39。

3 讨论

3.1 气候因子对AEF的影响

研究发现, 年平均气温与AEF值之间没有显著关系(图2), 这与Jing等(2015)关于年平均气温对生态系统功能的影响不显著的研究结果一致。这可能是因为高寒草地生态系统中昼夜温差很大, 类似于季节性变化(Baumann *et al.*, 2009)。实际上, 气候条件对青藏高原高寒草地生态系统植被群落结构和物种丰富度的空间分布格局的形成至关重要(Sun *et al.*, 2020)。研究区2015年年降水量从东南至西北由860 mm递减至143 mm, 水分梯度变化是本研究中影响AEF值的重要因素, 二者之间具有正相关关系(图2、图4)。这一结果与羌塘高寒草地和对整个青藏高原高寒草地样带物种多样性和降水量的研究结果相符(杨元合等, 2004; 熊定鹏等, 2016)。一方面, 降水量的增加能够促进生态系统对碳的积累, 而且间接地促进土壤养分的矿化和积累, 从而在我们的结果中观察到土壤碳氮含量随着降水量的增加呈现显著增加的趋势(图5)(Niu *et al.*, 2007)。另一方面,

本研究中降水量和干旱指数与AEF值、土壤有机碳、土壤全氮、微生物生物量碳和氮含量等养分循环相关的参数呈极显著的正相关关系(图5), 这些结果表明气候因子, 特别是水分条件是决定青藏高原高寒草地AEF的重要限制因子。此外, 也有研究指出, 在高寒草地生态系统, 气候调节土壤肥力和微生物的分解功能, 连接着物种多样性和EMF之间的关系(Jing *et al.*, 2015)。有研究证明, 气候调节和土壤肥力对陆地生态系统微生物的分解功能产生重要影响, 微生物多样性的任何损失都可能降低多功能性(Delgado-Baquerizo *et al.*, 2016), 这些都有助于解释我们的结果。

3.2 土壤因子对AEF的影响

本研究发现年降水量、干旱指数和土壤微生物生物量氮含量对AEF值有着较大的贡献(图3)。有研究指出物种丰富度对EMF的影响极为关键, 是干旱生态系统多功能性的主要驱动力(Maestre *et al.*, 2012)。综合92个试验研究发现, 生物多样性能够增强生态系统在营养和生境水平中的多功能性(Lefcheck *et al.*, 2015)。我们的结果与前人的研究并不矛盾, 因为气候和物种丰富度维持碳氮循环, 而碳氮循环维持着碳氮的固定和土壤肥力相关的生态系统功能(王淑平等, 2002; Whitford, 2002)。一般来说, 物种丰富度的增加通常通过提高地上、地下生产力和根系凋落物碳库来实现土壤碳累积, 而且, 物种多样性能够通过改变凋落物质量以及土壤的生物和非生物属性来影响土壤有机质分解, 从而影响EMF, 这是一个协同促进的过程(Cong *et al.*, 2015)。本研究结果表明, 土壤养分和微生物对地上生态系统功能促进作用, 这与Jing等(2015)在青藏高原的研究结果一致, 这对草地生态系统物种多样性保护的认识具有重要意义。

3.3 气候和土壤因子对AEF的作用机理

AEF值和年降水量、干旱指数、全氮和微生物生物量碳氮含量呈显著线性正相关关系(图4)。结构方程模型结果显示, 干旱指数对土壤有机碳和土壤全氮的直接效应较高(0.79和0.40)(图6), 这与李丽等(2011)和Sun等(2020)的研究结果一致。水热条件是控制草地生态系统的关键因子, 当降水较多, 干旱指数增加, 进入土壤的氧气减少, 在缺氧状态下, 好氧微生物活性降低, 有机质分解速率低, 进而导致土壤未分解的有机质积累(李丽等, 2011)。另外,

干旱的气候会导致土壤胶体的形态变化, 土壤结构被破坏、团聚体分散, 土壤容重和粒径等物理性质改变, 导致以前不能分解的有机质因为团聚体分散而能够被分解, 进而导致土壤有机碳、全氮等养分含量降低, 进而影响EMF(黄昌勇, 2000)。对全球78个干旱生态系统研究发现, 微生物多样性驱动着陆地生态系统多功能性(Delgado-Baquerizo *et al.*, 2016)。我们的结果发现, 直接影响AEF值的关键土壤因子是土壤微生物生物量氮含量(图6)。这可能是以下原因导致: 一是水分是氮溶解的媒介, 又是氮转移的载体, 降水量的增加显著影响土壤氮有效性和养分循环进程(闫钟清等, 2017); 而土壤氮对植物细根有显著影响, 细根是植物吸收水分和养分的主要器官, 从而表现出了干旱指数对土壤氮以及土壤氮对EMF较高的作用(Sistla & Schimel, 2012)。然而, 随着土壤养分的积累, 植物根系生物量的增加促进群落地上生物量的增加, 进而促进了EMF (Shipley & Meziane, 2002; Sun *et al.*, 2018)。二是水分和土壤养分是植物生产力水平提高的关键因素, 当降水量增加时, 植物通过调节其叶片干物质含量、比叶面积等来适应环境, 增加植物功能多样性和群落结构稳定性, 进而直接或间接影响EMF(闫钟清等, 2017; Xu *et al.*, 2018)。三是在陆地生态系统中, 异养微生物通常生活在富碳、贫氮的环境中, 在该环境下土壤微生物促进地下土壤一系列生化反应, 对氮变化会更加敏感, 从而导致了微生物生物量氮对土壤养分的直接效应(0.39), 以及微生物生物量氮对EMF的积极作用(Sistla & Schimel, 2012); 此外, 微生物代谢特征的变化受植物与土壤协同作用影响, 在土壤碳氮的作用下, 土壤微生物多样性增加, 从而表现出微生物生物量氮对AEF的作用。

3.4 对草地生态系统管理的重要意义

近年来, 草地生态系统管理逐渐向“多功能”的目标发展, 生物多样性在维持生态系统功能中的重要作用被关注, 这为指导草地放牧管理提供重要思路(王德利和王岭, 2019)。生物多样性保护和维持将成为未来草地管理中的关键核心目标。我们发现土壤微生物生物量氮含量对草地生态系统多功能的积极作用, 这为草地生态系统功能维持和管理提供了重要的理论参考。由于土壤微生物的变化会作用于草地生态过程, 进而影响草地生产与生态功能, 因此, 通过调控和保护地下土壤微生物环境, 就能够

从一定程度上促进草地多功能的管理和可持续发展的目标。

4 结论

本研究综合4种地上参数、9种地下参数和气候因子, 从区域尺度揭示生物和非生物因子对青藏高原高寒草地AEF的重要影响。我们发现, 在高寒草地生态系统中, 相比较地上植物群落, 土壤养分和微生物因子对AEF具有较高贡献, 意味着土壤要素对AEF的驱动作用更为关键。本研究将为高寒草地生态系统多功能性维持机制提供重要的科学价值, 为草地生态系统物种多样性保护和多功能管理提供理论参考。

参考文献

- Bai JB, Xu XL, Fu G, Song MH, He YT, Jiang J (2011). Effects of temperature and nitrogen input on nitrogen mineralization in alpine soils on Tibetan Plateau. *Agricultural Science & Technology*, 12, 1909–1912.
- Bao SD (2000). *Soil and Agricultural Chemistry Analysis*. China Agriculture Press, Beijing. [鲍士旦 (2000). 土壤农化分析. 中国农业出版社, 北京.]
- Bardgett RD, van der Putten WH (2014). Belowground biodiversity and ecosystem functioning. *Nature*, 515, 505–511.
- Baumann F, He J, Schmidt K, Kühn P, Scholten T (2009). Pedogenesis, permafrost, and soil moisture as controlling factors for soil nitrogen and carbon contents across the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 15, 3001–3017.
- Bradford MA, Wood SA, Bardgett RD, Black HJ, Bonkowski M, Eggers T, Grayston SJ, Kandeler E, Manning P, Setälä H, Jones TH (2014). Discontinuity in the responses of ecosystem processes and multifunctionality to altered soil community composition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 14478–14483.
- Chen QL, Ding J, Zhu D, Hu HW, Delgado-Baquerizo M, Ma YB, He JZ, Zhu YG (2019). Rare microbial taxa as the major drivers of ecosystem multifunctionality in long-term fertilized soils. *Soil Biology & Biochemistry*, 141, 107686. DOI: 10.1016/j.soilbio.2019.107686.
- Cong WF, van Ruijven J, van der Werf W, de Deyn GB, Mommer L, Berendse F, Hoffland E (2015). Plant species richness leaves a legacy of enhanced root litter-induced decomposition in soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 80, 341–348.
- Delgado-Baquerizo M, Eldridge DJ, Ochoa V, Gozalo B, Singh BK, Maestre FT (2017). Soil microbial communities drive the resistance of ecosystem multifunctionality to global change in drylands across the globe. *Ecology Letters*, 20, 1295–1305.
- Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Reich PB, Jeffries TC, Gaitan JJ, Encinar D, Berdugo M, Campbell CD, Singh

- BK (2016). Microbial diversity drives multifunctionality in terrestrial ecosystems. *Nature Communications*, 7, 10541. DOI: 10.1038/ncomms10541.
- Friedman JH, Popescu BE (2008). Predictive learning via rule ensembles. *The Annals of Applied Statistics*, 2, 916–954.
- Fu YW, Tian DS, Wang JS, Niu SL, Zhao KT (2019). Patterns and affecting factors of nitrogen use efficiency of plant leaves and roots in Nei Mongol and Qinghai-Xizang Plateau grasslands. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 566–575. [符义稳, 田大栓, 汪金松, 牛书丽, 赵垦田 (2019). 内蒙古和青藏高原草原植物叶片与根系氮利用效率空间格局及影响因素. *植物生态学报*, 43, 566–575.]
- Gans JD, Wolinsky M, Dunbar J (2005). Computational improvements reveal great bacterial diversity and high metal toxicity in soil. *Science*, 309, 1387–1390.
- Hooper DU, Bignell DE, Brown VK, Brussaard L, Mark Dang-erfield J, Wall DH, Wardle DA, Coleman DC, Giller KE, Lavelle P, van der Putten WH, de Ruiter PC, Rusek J, Silver WL, Tiedje JM, Wolters V (2000). Interactions between aboveground and belowground biodiversity in terrestrial ecosystems: patterns, mechanisms, and feedbacks. *BioScience*, 50, 1049–1061.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.
- Huang CY (2000). *Pedology*. China Agriculture Press, Beijing. [黄昌勇 (2000). *土壤学*. 中国农业出版社, 北京.]
- Jing X, Sanders NJ, Shi Y, Chu HY, Classen AT, Zhao K, Chen LT, Shi Y, Jiang YX, He JS (2015). The links between ecosystem multifunctionality and above- and belowground biodiversity are mediated by climate. *Nature Communications*, 6, 8159. DOI: 10.1038/ncomms9159.
- Lefcheck JS, Byrnes JEK, Isbell F, Gamfeldt L, Griffin JN, Eisenhauer N, Hensel MJS, Hector A, Cardinale BJ, Duffy JE (2015). Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature Communications*, 6, 6936. DOI: 10.1038/ncomms7936.
- Li G, Wang LJ, Li YJ, Qiao J, Zhang HF, Song XL, Yang DL (2013). Effects of different vegetation restoration patterns on the diversity of soil nitrogen-fixing microbes in Hulunbeier sandy land, Inner Mongolia of North China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 1639–1646. [李刚, 王丽娟, 李玉洁, 乔江, 张海芳, 宋晓龙, 杨殿林 (2013). 呼伦贝尔沙地不同植被恢复模式对土壤固氮微生物多样性的影响. *应用生态学报*, 24, 1639–1646.]
- Li L, Gao JQ, Lei GC, Lü C, Suo L (2011). Distribution patterns of soil organic carbon and total nitrogen in Zoige peat land with different ground water table. *Chinese Journal of Ecology*, 30, 2449–2455. [李丽, 高俊琴, 雷光春, 吕偲, 索郎夺尔基 (2011). 若尔盖不同地下水位泥炭湿地土壤有机碳和全氮分布规律. *生态学杂志*, 30, 2449–2455.]
- López-Rojó N, Pozo J, Pérez J, Basaguren A, Martínez A, Tonin AM, Correa-Araneda F, Boyero L (2019). Plant diversity loss affects stream ecosystem multifunctionality. *Ecology*, 100, e02847. DOI: 10.1002/ecy.2847.
- Luo YQ, Su B, Currie WS, Dukes JS, Finzi A, Hartwig U, Hungate B, Mc Murtrie RE, Oren R, Parton WJ, Pataki DE, Shaw MR, Zak DR, Field CB (2004). Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. *BioScience*, 54, 731–739.
- Maestre FT, Quero JL, Gotelli NJ, Escudero A, Ochoa V, Delgado-Baquerizo M, Garcia-Gomez M, Bowker MA, Soliveres S, Escolar C, Garcia-Palacios P, Berdugo M, Valencia E, Gozalo B, Gallardo A, Aguilera L, Arredondo T, Blones J, Boeken B, Bran D, Conceicao AA, Cabrera O, Chaieb M, Derak M, Eldridge DJ, Espinosa CI, Florentino A, Gaitan J, Gatica MG, Ghiloufi W, Gomez-Gonzalez S, Gutierrez JR, Hernandez RM, Huang XW, Huber- Sannwald E, Jankju M, Miriti M, Monerris J, Mau RL, Morici E, Naseri K, Ospina A, Polo V, Prina A, Pucheta E, Ramirez-Collantes DA, Romao R, Tighe M, Torres-Diaz C, Val J, Veiga JP, Wang DL, Zaady E (2012). Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, 335, 214–218.
- Meyer ST, Ptacnik R, Hillebrand H, Bessler H, Buchmann N, Ebeling A, Eisenhauer N, Engels C, Fischer M, Halle S, Klein AM, Oelmann Y, Roscher C, Rottstock T, Scherber C, Scheu S, Schmid B, Schulze ED, Temperton VM, Tscharnkte T, Voigt V, Weigelt A, Wilcke W, Weisser WW (2018). Biodiversity-multifunctionality relationships depend on identity and number of measured functions. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 44–49.
- Niu SL, Wu MY, Han Y, Xia JY, Li LH, Wan SQ (2007). Water-mediated responses of ecosystem carbon fluxes to climatic change in a temperate steppe. *New Phytologist*, 177, 209–219.
- Perkins DM, Bailey RA, Dossena M, Gamfeldt L, Reiss J, Trimmer M, Woodward G (2015). Higher biodiversity is required to sustain multiple ecosystem processes across temperature regimes. *Global Change Biology*, 21, 396–406.
- Shipley B, Meziane D (2002). The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology*, 16, 326–331.
- Sistla SA, Schimel JP (2012). Stoichiometric flexibility as a regulator of carbon and nutrient cycling in terrestrial ecosystems under change. *New Phytologist*, 196, 68–78.
- Sun HL, Zheng D, Yao TD, Zhang YL (2012). Protection and construction of the national ecological security shelter zone on Tibetan Plateau. *Acta Geographica Sinica*, 67, 3–12. [孙鸿烈, 郑度, 姚檀栋, 张镜铨 (2012). 青藏高原国家生态安全屏障保护与建设. *地理学报*, 67, 3–12.]
- Sun J, Ma BB, Lu XY (2018). Grazing enhances soil nutrient effects: trade-offs between aboveground and belowground biomass in alpine grasslands of the Tibetan Plateau. *Land Degradation & Development*, 29, 337–348.

- Sun J, Zhang ZC, Dong SK (2019). Adaptive management of alpine grassland ecosystems over Tibetan Plateau. *Pratacultural Science*, 36, 933–938. [孙建, 张振超, 董世魁 (2019). 青藏高原高寒草地生态系统的适应性管理. 草业科学, 36, 933–938.]
- Sun J, Zhou TC, Liu M, Chen YC, Liu GH, Xu M, Shi PL, Peng F, Tsunekawa A, Liu Y, Wang XD, Dong SK, Zhang YJ, Li YN (2020). Water and heat availability are drivers of the aboveground plant carbon accumulation rate in alpine grasslands on the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography*, 29, 50–64.
- Tedersoo L, Bahram M, Põlme S, Kõljalg U, Yorou NS, Wijesundera L, Ruiz LV, Vasco-Palacios AM, Thu PQ, Suija A, Smith ME, Sharp C, Saluveer E, Saitta A, Rosas M, Riit T, Ratkowsky D, Pritsch K, Põldmaa K, Piepenbring M, Phosri C, Peterson M, Parts K, Pärtel K, Otsing E, Nuhu E, Njouonkou AL, Nilsson RH, Morgado LN, Mayor J, May TW, Majuakim L, Lodge DJ, Lee SS, Larsson KH, Kohout P, Hosaka K, Hiiesalu I, Henkel TW, Harend H, Guo LD, Greslebin A, Grelet G, Geml J, Gates G, Dunstan W, Dunk C, Drenkhan R, Dearnaley J, Kesel AD, Dang T, Chen X, Buegger F, Brearley FQ, Bonito G, Anslan S, Abell S, Abarenkov K (2014). Fungal biogeography. Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 346, 1256688. DOI: 10.1126/science.1256688.
- van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, Moutoglis P, Streitwolf-Engel R, Boller T, Wiemken A, Sanders IR (1998). Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 396, 69–72.
- Wagg C, Bender SF, Widmer F, van der Heijden MGA (2014). Soil biodiversity and soil community composition determine ecosystem multifunctionality. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 5266–5270.
- Wang DL, Wang L (2019). A new perspective on the concept of grassland management. *Chinese Science Bulletin*, 64, 1106–1113. [王德利, 王岭 (2019). 草地管理概念的新释义. 科学通报, 64, 1106–1113.]
- Wang SP, Zhou GS, Lü YC, Zou JJ (2002). Distribution of soil carbon, nitrogen and phosphorus along Northeast China Transect (NECT) and their relationships with climatic factors. *Acta Phytocologica Sinica*, 26, 513–517. [王淑平, 周广胜, 吕育财, 邹建军 (2002). 中国东北样带 (NECT) 土壤碳、氮、磷的梯度分布及其与气候因子的关系. 植物生态学报, 26, 513–517.]
- Wang X, Xu ZW, Lü X, Wang RZ, Cai JP, Yang S, Li MH, Jiang Y (2017). Responses of litter decomposition and nutrient release rate to water and nitrogen addition differed among three plant species dominated in a semi-arid grassland. *Plant and Soil*, 418, 241–253.
- Wang Y, Liu BY, Liu M, Sun J, Zeng T (2019). Synergistic and inhibitory effects of soil enzymes along desertified gradients of the Zoige alpine meadow. *Pratacultural Science*, 36, 939–951. [王毅, 刘碧颖, 刘苗, 孙建, 曾涛 (2019). 若尔盖地区沙化草地土壤酶协同和抑制效应. 草业科学, 36, 939–951.]
- Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, van der Putten WH, Wall DH (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science*, 304, 1629–1633.
- Whitford WG (2002). *Ecology of Desert Systems*. Academic Press, San Diego, USA.
- Xiong DP, Zhao GS, Wu JS, Shi PL, Zhang XZ (2016). The relationship between species diversity and ecosystem multifunctionality in alpine grasslands on the Tibetan Changtang Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 3362–3371. [熊定鹏, 赵广帅, 武建双, 石培礼, 张宪洲 (2016). 羌塘高寒草地物种多样性与生态系统多功能关系格局. 生态学报, 36, 3362–3371.]
- Xu ZW, Li MH, Zimmermann NE, Li SP, Li H, Ren HY, Sun H, Han XG, Jiang Y, Jiang L (2018). Plant functional diversity modulates global environmental change effects on grassland productivity. *Journal of Ecology*, 106, 1941–1951.
- Yan ZQ, Qi YC, Peng Q, Dong YS, He YL, Li ZL (2017). Advances in the effects of simulated precipitation and nitrogen deposition on grassland biomass. *Acta Agrestia Sinica*, 25, 1165–1170. [闫钟清, 齐玉春, 彭琴, 董云社, 贺云龙, 李兆林 (2017). 模拟降水和氮沉降增加对草地生物量影响的研究进展. 草地学报, 25, 1165–1170.]
- Yang XX, Ren F, Zhou HK, He JS (2014). Responses of plant community biomass to nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow on the Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 159–166. [杨晓霞, 任飞, 周华坤, 贺金生 (2014). 青藏高原高寒草甸植物群落生物量对氮、磷添加的响应. 植物生态学报, 38, 159–166.]
- Yang YH, Piao SL (2006). Variations in grassland vegetation cover in relation to climatic factors on the Tibetan Plateau. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 1–8. [杨元合, 朴世龙 (2006). 青藏高原草地植被覆盖变化及其与气候因子的关系. 植物生态学报, 30, 1–8.]
- Yang YH, Rao S, Hu HF, Chen AP, Ji CJ, Zhu B, Zuo WY, Li XR, Shen HH, Wang ZH, Tang YH, Fang JY (2004). Plant species richness of alpine grasslands in relation to environmental factors and biomass on the Tibetan Plateau. *Chinese Biodiversity*, 12, 200–205. [杨元合, 饶胜, 胡会峰, 陈安平, 吉成均, 朱彪, 左闻韵, 李轩然, 沈海花, 王志恒, 唐艳鸿, 方精云 (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, 200–205.]
- Zavaleta ES, Pasari JR, Hulvey KB, Tilman GD (2010). Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 1443–1446.

责任编辑: 吕晓涛 责任编辑: 李 敏