2016-08-25 DOI: 10.3724/SP.J.1145.2015.12008 http://www.cibj.com/
应用与环境生物学报 Chin J Appl Environ Biol 2016, 22 (4): 0538-0545

三江源地区高寒灌丛生物量空间分布格局*

聂秀青[1, 3] 杨路存[1, 2] 李长斌[1, 3] 周国英[1, 2**]
[1]中国科学院西北高原生物研究所 西宁 810008
[2]中国科学院藏药研究重点实验室 西宁 810008
[3]中国科学院大学 北京 100049

摘 要 生物量在地上与地下的分配是植物生长策略的反映，对于研究生态系统碳储量和碳循环有着重要的意义. 采用收获法对灌丛群落与物种的地上、地下生物量进行测定，并分析温度和降雨量等气候因素对灌丛群落地上和地下生物量及构成的影响. 同时选择三江源地区4种典型的灌丛植物，百里香杜鹃（*Rhododendron thymifolium* Maxim.）、山生柳（*Salix oritrepha* Schneid.）、金露梅（*Potentilla fruticosa* Linn.）和鲜卑花（*Sibiraea laevigata* (Linn) Maxim.），进行地上、地下生物量研究. 结果显示：三江源灌丛群落的地上生物量介于209.88-3 632.34 g/m^{2}之间，地下生物量介于178.81-2 262.03 g/m^{2}之间，根冠比（R/S）介于0.40-2.57之间；物种的地上生物量介于1.83-3 632.34 g/m^{2}之间，地下生物量介于1.22-2 262.03 g/m^{2}之间，根冠比（R/S）介于0.23-2.63之间. 灌丛群落与物种的地上、地下生物量拟合的斜率分别为0.66和0.96，前者与1存在显著性差别，后者与1没有显著性差别. 这说明灌丛群落与物种的地上、地下生物量分配分别呈异速分配关系与等速分配关系，百里香杜鹃和鲜卑花的地上与地下生物量分配属于等速分配关系，金露梅和山生柳属于异速分配关系. 本研究表明三江源高寒灌丛生物量大小与年均温度的变化关系密切；年均温度与年均降雨量都不能明显地改变根冠比（R/S）.（图3 表4 参37）

关键词 三江源地区；高寒灌丛；生物量分配关系；气候因子
CLC Q148 (244)

Patterns of biomass partitioning across alpine shrubs in the Three-river Source Region*

NIE Xiuqing[1, 3], YANG Lucun[1, 2], LI Changbin[1, 3] & ZHOU Guoying[1, 2**]
[1]*Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences*, Xining 810008, China
[2]*Key Laboratory of Tibetan Medicine Research*, *Chinese Academy of Sciences*, Xining 810008, China
[3]*University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China

Abstract Above- and belowground biomass allocation not only reflects plant growth adaptations to environment variations, but also impacts carbon input to the soil and thus terrestrial carbon cycling. Here we investigated biomass allocation patterns of alpine shrubs at both community and species in the Three-iver Source Region, China. Meanwhile, we explored the effects of climate factors (*i.e.*, mean annual temperature, MAT; mean annual precipitation, MAP) on the biomass partitioning pattern. Our results showed that, the aboveground biomass of the community varied from 209.88 to 3 632.34 g/m^2, the belowground biomass varied from 178.81 to 2 262.03 g/m^2 and the shoot/root ratio (R/S) was 0.40 to 2.57. Among the species, the three biomass variables ranged from 1.83 to 3 632.34 g/m^2, 1.22 to 2 262.03 g/m^2 and 0.23 to 2.63, respectively. The slopes of the allocation equations were 0.66 and 0.96 for community and species, respectively. These results indicated that the biomass allocation was allometric for community, but the above and belowground biomass scaled isometricly for the species level. Moreover, we examined biomass allocation patterns of four typical alpine shrubs, *Rhododendron thymifolium* Maxim., *Salix oritrepha* Schneid., *Potentilla fruticosa* Linn. and *Sibiraea laevigata* (Linn.) Maxim. We found isometric above- and belowground biomass of *R. thymifolium* Maxim. and *S. laevigata* (Linn.) Maxim., but allometric biomass allocation in *P. fruticosa* Linn. and *S. oritrepha* Schneid. Regression analysis demonstrated that the above- and belowground biomass of these alpine shrubs were significantly influenced by MAT, with R/S not related to either MAT or MAP.

Keywords Three-river Source Region; alpine shrub; biomass allocation; climate factor

收稿日期 Received: 2015-12-02 接受日期 Accepted: 2016-02-17
*国家重点基础研究发展计划项目（2012CB026105）、国家科技支撑计划项目（2014BAC05B01）和国家自然科学基金项目（40801076）资助
Supported by the State Key Basic R & D Program of China (2012CB026105), the National Sci-tech Pillar Project of China (2014BAC05B01), and the National Natural Science Foundation of China (40801076)
**通讯作者 Corresponding author (E-mail: zhougy@nwipb.cas.cn)

生物量是生态系统碳库的重要组成部分，也是土壤有机碳库重要的输入来源[1]，从而使生物量的大小和动态的研究成为碳循环研究的重要内容[2-4]. 生物量在植物中的分配策略是植物生活史理论研究的重要内容[5-6]，反映了植物光合作用在地上和地下的不同投资分配. 目前，生物量分配已成为生态系统模型的重要参数[7]，但是地上和地下生物量的分配方式仍没有定论[8-10]. 例如，McConnaughay & Coleman与Shipley & Meziane通过控制实验，证明地上与地下生物生物量的分配方式属于异速分配方式[8, 11]. 然而，也有研究表明，地上与地下生物量的分配方式属于等速分配方式[10, 12-13].

研究生物量分配不但有助于更好地预测地下生物量，准确认识生物量的空间分配格局[7, 14-16]，而且有助于评估植物对生态环境的适应能力[17]. 对于地上、地下生物量分配方式的研究大多集中在草地与森林方面，灌丛的研究集中在荒漠地区，且以研究物种水平为主[18-20]，因此需要加强灌丛地上与地下生物量分配格局的研究，尤其是进行高寒灌丛群落的研究，同时进一步结合物种分析. 通过物种和群落之间生物量的分配方式对比分析，对于阐明二者是否存在差异、有无联系等问题具有重要意义.

气候是影响生物量分配格局的因素之一. 气候因素与生物量之间存在显著关系[21]. 降雨与生物量之间存在显著正相关[22-23]，而温度对生物量的影响没有统一定论，包括正相关关系[24]、负相关关系[22]或没有显著性关系[23, 25-26]. 因此，需要进一步加强温度与降雨等气候因素对生物量分配的研究，明确气候因素对区域生物量分配的影响.

三江源地区具有独特而典型的高寒生态系统，是研究高寒灌丛植物生物量分配格局的理想之地. 在全球变暖的背景下，探究三江源地区生物量与气候因子之间的关系亦将有助于更好地预测随着气候变暖，青藏高原地区灌丛地上地下生物量的变化趋势，也有助于评估陆地生态系统碳储量的动态变化. 本研究从物种和群落水平对三江源地区高寒灌丛地上、地下生物量分配格局进行比较，并探讨灌丛地上、地下生物量与环境因子之间的关系，这对进一步探究该区的碳储量与碳循环有着重要的价值.

1 材料与方法

1.1 研究区概况

三江源地区位于青藏高原腹地，是长江、黄河和澜沧江的发源地. 地理位置位于31°39′-36°12′N, 89°45′-102°23′E, 海拔3 450-6 621 m, 总面积为3.63 × 10^5 km^2. 年均温度为–0.8 ℃, 年均降雨量为467.6 mm, 年均蒸发量为1 344.0 mm [27]. 生态环境属于高寒半干旱到半湿润环境. 植被类型主要为高寒草原、高寒草甸和高山冰缘稀疏植被. 土壤类型主要为高山荒漠土、高山草甸土、高山草原草甸土、高山草原土、高山草甸草原土、高寒荒漠草原土[28].

2011年至2013年每年的7-8月，在三江源地区的班玛县、久治县、甘德县、玛沁县、泽库县、玉树县、囊谦县、杂多县、称多县、兴海县等10个代表性区域布置了20个样地（图1）. 尽量避开强度干扰区域. 样地选择群落内部的物种组成、群落结构和生境相对均匀，群落面积足够、使样地四周

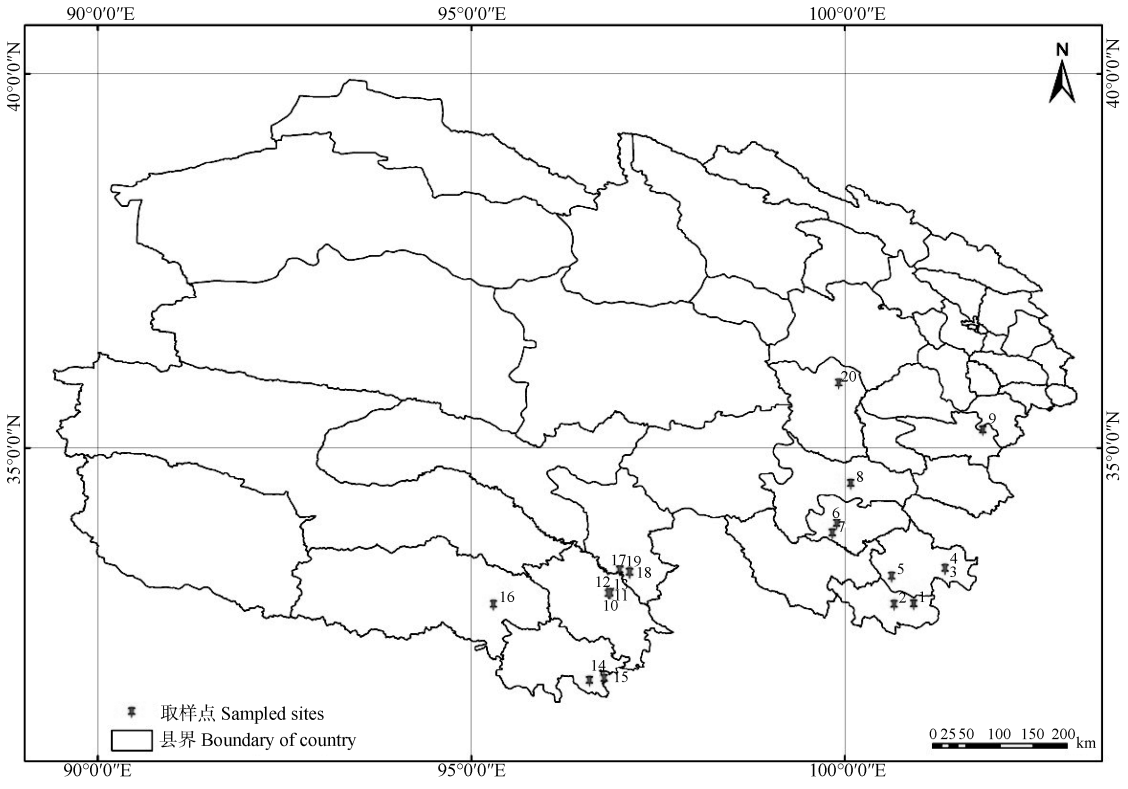


图1 样地分布示意图.
Fig. 1 Location of sampling sites.

能够有10 m以上的缓冲区，除依赖于特定生境的群落外，一般选择平（台）地或缓坡上相对均匀的坡面，避免坡顶、沟谷或复杂地形. 每个样地设置3个5 m × 5 m的重复样方，共60个. 重复样方边缘两两之间最小距离5 m，最大距离不超过50 m. 在每个样方中，选取1 m × 1 m代表性样方，分别收割灌木与草本的地上生物量与地下生物量. 研究样地高寒灌丛主要类型主要为金露梅（*Potentilla fruticosa* Linn）群系、百里香杜鹃（*Rhododendron thymifolium* Maxim）群系、鲜卑花[*Sibiraea laevigata*（Linn）Maxim]群系、山生柳（*Salix oritrepha* Schneid.）群系、细枝绣线菊（*Spiraea myrtilloides* Rehd.）群系以及头花杜鹃（*Rhododendron capitatum* Maxim.）群系等，主要概况如表1.

灌木层调查：在5 m × 5 m的样方内，分别记录灌木及其数量，逐株（丛）记录种名、高度、株数、基茎、冠幅等，并记录其物候期. 草本层调查：在每个1 m × 1 m样方内，记录所有草本维管植物的种名、平均高度、盖度和多度等级，并记录其物候期.

1.2 样品采集

灌木层：灌木层地上生物量由收获法获得. 在每个样方中，选取1 m × 1 m代表性样方，共计60个. 将生物量进行收割，并分种、分部位（茎、叶）称重和取样（多于100 g取样100 g），带回实验室烘干称重.

草本层：在收割灌木层地上生物量的同时，将其中1 m × 1 m的草本层生物量区分，称重，并采取总重约100 g取样（总量样品多于100 g取100 g，总量不足100 g在样方外采取补足100 g），带回实验室烘干测干重.

灌木层地下生物量：在地上生物量收割中，挖取同一样地范围内的所有根系，并将优势种的根系与其它种的根系进行区分，称重并获取相当于干重约100 g的样品装入布袋，带回实验室烘干称重. 如果优势种地下生物量不够100 g，在样

表1 样地分布概况

Table 1 Basic shrub characteristics of sampling plots

调查县 Sampled county	优势群系类型 Dominant shrub types	海拔(*h*/m) Altitude	灌丛起源 Origin of shrubs	坡位 Slope position	灌木层层高 Height of shrubs	灌木层盖度 Canopy cover
班玛 Banma	百里香杜鹃群系 *Rhododendron thymifolium* Maxim.	3740	次生 Secondary	中下部 Middle-lower	0.70	75%
班玛 Banma	山生柳群系 *Salix oritrepha* Schneid.	3710	原生 Primary	中下部 Middle-lower	1.10	88%
久治 Jiuzhi	山生柳群系 *Salix oritrepha* Schneid.	3720	原生 Primary	中部 Middle	1.15	75%
久治 Jiuzhi	百里香杜鹃群系 *Rhododendron thymifolium* Maxim.	3820	原生 Primary	中下部 Middle-lower	0.70	60%
久治 Jiuzhi	鲜卑花群系 *Sibiraea laevigata* (Linn.) Maxim.	3738	原生 Primary	下部 Lower	0.90	70%
甘德 Gande	山生柳群系 *Salix oritrepha* Schneid.	4067	原生 Primary	中上部 Middle-upper	1.00	60%
甘德 Gande	金露梅群系 *Potentilla fruticosa* Linn.	4120	原生 Primary	中部 Middle	0.35	50%
玛沁 Maqin	金露梅群系 *Potentilla fruticosa* Linn.	4029	原生 Primary	下部 Lower	0.40	70%
泽库 Zeku	百里香杜鹃群系、头花杜鹃群系 *Rhododendron thymifolium* Maxim., *Rhododendron capitatum* Maxim.	3528	原生 Primary	中下部 Middle-lower	0.65	78%
玉树 Yushu	鲜卑花群系 *Sibiraea laevigata* (Linn.) Maxim.	4053	原生 Primary	中下部 Middle-lower	1.20	65%
玉树 Yushu	百里香杜鹃群系 *Rhododendron thymifolium* Maxim.	4195	原生 Primary	中下部 Middle-lower	0.60	70%
玉树 Yushu	细枝绣线菊群系 *Spiraea myrtilloides* Rehd.	4002	原生 Primary	中下部 Middle-lower	1.20	35%
玉树 Yushu	金露梅群系 *Potentilla fruticosa* Linn.	4132	原生 Primary	中部 Middle	0.45	60%
囊谦 Nangqian	百里香杜鹃群系 *Rhododendron thymifolium* Maxim.	4128	原生 Primary	中上部 Middle-upper	0.55	75%
囊谦 Nangqian	鲜卑花群系 *Sibiraea laevigata* (Linn.) Maxim.	4.34	原生 Primary	中下部 Middle-lower	1.05	45%
杂多 Zaduo	山生柳群系 *Salix oritrepha* Schneid.	4114	原生 Primary	中下部 Middle-lower	0.70	55%
称多 Chengduo	百里香杜鹃群系 *Rhododendron thymifolium* Maxim.	4156	原生 Primary	中下部 Middle-lower	0.40	65%
称多 Chengduo	山生柳群系 *Salix oritrepha* Schneid.	4296	原生 Primary	中下部 Middle-lower	0.80	75%
称多 Chengduo	细枝绣线菊群系 *Spiraea myrtilloides* Rehd.	3715	原生 Primary	中下部 Middle-lower	1.40	70%
兴海 Xinghai	金露梅群系 *Potentilla fruticosa* Linn.	3579	原生 Primary	谷地 Valley	0.65	65%

方外临近样方的位置补充到约100 g.

草本层地下生物量：在收割灌木层地下生物量的同时，将草本层地下生物量区分，称重并取样（多于100 g取样100 g，不够100 g在样方外临近样方的位置补充采样优势种到100 g）装入布袋，用于测干重.

1.3 气象数据的获得

青藏高原地区气象站点相对较少，采样点附近没有相应的气象站点，故样带内所有的温度、降雨资料来自世界气候数据网站（（http://www.worldclim.org/）[29-31]. 该数据使用了1950-2000年全球已有的气候站点数据，采用薄板平滑样条函数算法进行插值，然后利用经度、纬度与海拔数据来提取样地的月均温度、月均降雨量数据，从而计算出各个采样地的年均温和年均降雨量数据来研究气候因子对生物量及生物量分配的影响.

1.4 数据处理

计算样地内灌丛群落地上、地下生物量的平均值，在此基础上得到样方灌丛群落的地上、地下生物量比，分别用普通线性回归（OLS）和Ⅱ类线性回归RMA（Reduced major axis regression）建立经过对数转化后的地上生物量（log M_A），地下生物量（log M_B）之间的关系. 同时，利用软件包SMATR（Standardized major axis tests and routines）计算得到方程的斜率（α）和截距（log β）. 若回归直线的斜率与1差异不显著，则为等速生长关系；若差异显著，则为异速生长关系.

2 结果

2.1 地上和地下生物量大小与根冠比

如表2所示，三江源地区高寒灌丛在群落水平地上生物量、地下生物量、根冠比的变化范围分别为209.88-3 632.34 g/m^2、178.81-2 262.03 g/m^2、0.40-2.58，中值分别为 1 034.42 g/m^2、965.93 g/m^2、0.96. 在物种水平地上生物量、地下生物量、根冠比的变化范围分别为1.83-3 632.34 g/m^2、1.22-2 262.03 g/m^2、0.23-2.63，中值分别为585.83 g/m^2、687.22 g/m^{2}与0.96. 与群落相比，物种的地上与地下生物量的变化范围较大，而两个水平的根冠比（R/S）相差较小.

2.2 地上和地下生物量的相关生长关系

三江源地区高寒灌丛的地上和地下生物量分配，物种水平（r^2 = 0.91）（图2B）比群落水平（r^2 = 0.38）（图2A）具有更好的拟合效果. RMA结果分析显示，物种水平拟合回归直线的斜率为0.959（95%的置信区间为0.900-1.018）（表3），拟合斜率与1没有显著性差异（P > 0.05），表明三江源地区灌丛物种地上生物量与地下生物量的分配符合等速分配理论. 灌丛群落水平的斜率为0.663（95%的置信区间为0.439-0.887）（表3），拟合斜率与1存在显著性差异（P < 0.05），表明三江源地区灌丛群落水平地上、地下生物量的分配符合异速分配理论.

为了进一步探究灌丛群落水平与物种水平出现差异的原因，选取三江源地区典型的灌丛植物百里香杜鹃、山生柳、金露梅和鲜卑花，分别研究地上与地下生物量分配的关系. 山生柳（r^2 = 0.95）（图2D）与金露梅（r^2 = 0.90）（图2E）相关生长关系的模拟效果好于百里香杜鹃（r^2 = 0.59）（图2C）和鲜卑花（r^2 = 0.84）（图2F）的模拟效果. RMA的分析结果显示，在物种水平百里香杜鹃与鲜卑花生物量拟合回归直线的斜率分别为0.996（95%的置信区间为0.586-1.406）、0.911（95%的置信区间为0.613-1.209），拟合斜率与1没有显著性差异（P > 0.05），表明二者地上和地下生物量的分配关系为等速分配关系；金露梅与山生柳拟合回归直线的斜率分别为0.776（95%的置信区间为0.646-0.905）、1.132（95%的置信区间为1.025-1.239），拟合斜率与1存在显著性差异（P < 0.05），表明二者地上和地下生物量的分配关系为异速分配关系.

2.3 气候因素对生物量与根冠比的影响

三江源地区气候因素对灌丛生物量的影响是不同的. 年均温度与地上生物量之间存在显著的正相关关系（P < 0.05）

表2 三江源地区灌丛群落和物种的地上生物量、地下生物量和根冠比

Table 2 The above-ground biomass (AGB), below-ground biomass (BGB) and R/S for community and specie shrubs in the Three-river Source Region

生物量与根冠比 Biomass and R/S	群落 Community (m/g m^{-2})					物种 Specie (m/g m^{-2})				
	样本量 Sample size	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Mean	中值 Median	样本量 Sample size	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Mean	中值 Median
地上生物量 Aboveground biomass	60	3632.34	209.88	1127.94	1034.42	98	3632.34	1.83	690.58	585.83
地下生物量 Belowground biomass	60	2262.03	178.81	1037.11	965.93	98	2262.03	1.22	634.97	687.22
根冠比 R/S	60	2.58	0.40	1.04	0.96	98	2.63	0.23	1.09	0.96

表3 三江源地区灌丛群落与物种地上生物量和地下生物量的分配模式

Table 3 Allocation patterns of aboveground biomass (AGB) and belowground biomass (BGB) for shrub community and species in the Three-river Source Region

层次 Level	样本量 Sample size	r^2	P	斜率(95%置信区间) Slope (95% confidence interval)	截距 Intercept
群落 Community	60	0.38	< 0.01	0.663 (0.439-0.887)	1.030
物种 Specie	98	0.91	< 0.01	0.959 (0.900-1.018)	0.119
百里香杜鹃 *Rhododendron thymifolium* Maxim.	20	0.59	< 0.01	0.996 (0.586-1.406)	–0.034
山生柳 *Salix oritrepha* Schneid.	28	0.95	< 0.01	1.132 (1.025-1.239)	–0.317
金露梅 *Potentilla fruticosa* Linn.	19	0.90	< 0.01	0.776 (0.646-0.905)	0.528
鲜卑花 *Sibiraea laevigata* (Linn.) Maxim.	11	0.84	< 0.01	0.911 (0.613-1.209)	0.911

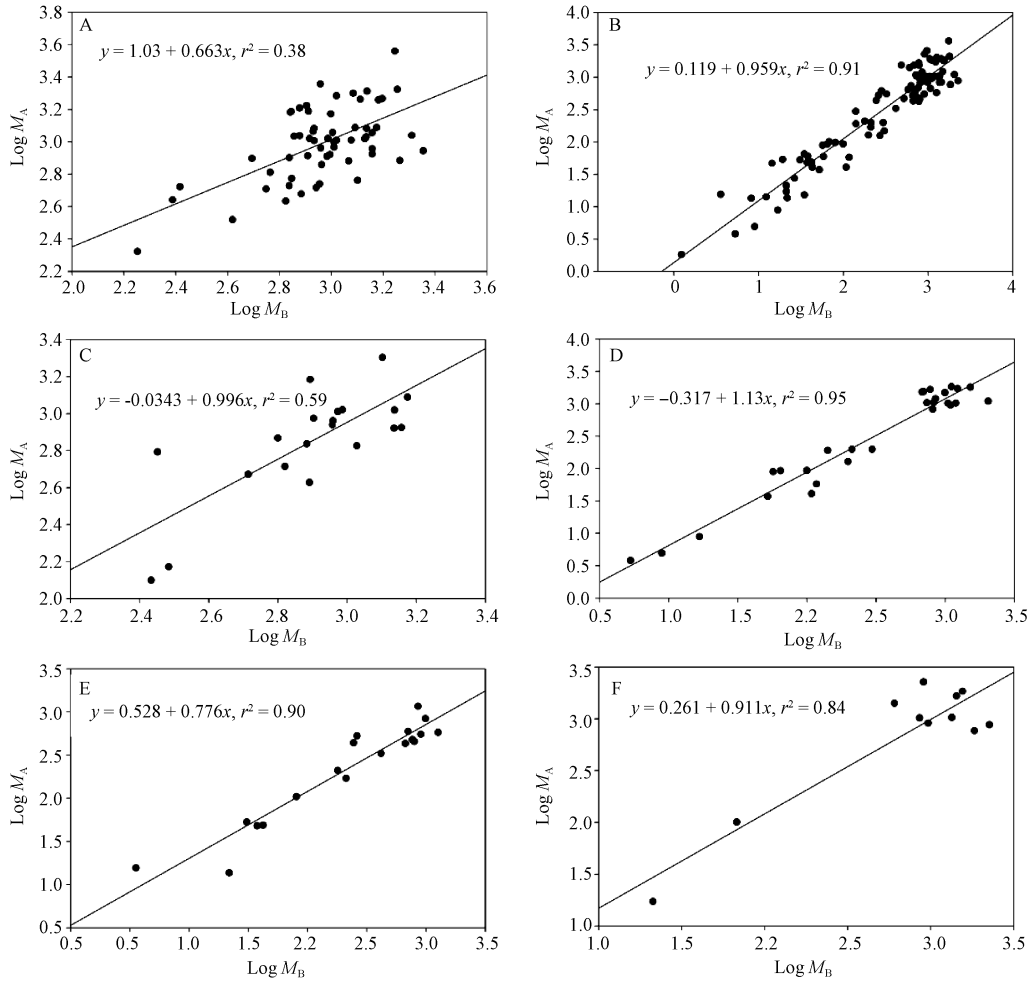


图2 三江源地区地上生物量（M_A）和地下生物量（M_B）的生物量分配关系. A：群落；B：物种；C：百里香杜鹃；D：山生柳；E：金露梅；F：鲜卑花.
Fig. 2 Relationships between aboveground biomass (M_A) and belowground biomass (M_B) in the Three-river Source Region. A: Community; B: Species; C: *Rhododendron thymifolium* Maxim.; D: *Salix oritrepha* Schneid.; E: *Potentilla fruticosa* Linn.; F: *Sibiraea laevigata* (Linn.) Maxim.

（图3A），而年均降雨量对地上生物量并没有显著的影响（P > 0.05）（图3B）. 类似地，气候因素对地下生物量的影响与对地上生物量的影响相同. 地下生物量随着年均温度的增加而显著增加（P < 0.05）（图3C），年均降雨量与地下生物量之间没有显著的关系（P > 0.05）（图 3D）. 年均温度是影响地上和地下生物量的主要因素，而年均降雨量是次要因素.

根冠比与年均温度（图3E）和年均降雨量（图3F）都没有显著的关系（P > 0.05）. 年均温度与灌丛地上和地下生物量之间存在正相关的关系，而这种正相关水平可能是相近的，因此当温度改变的时候，植物的地上与地下生物量都会增加，使得根冠比（R/S）的变化不显著.

表4 不同植被类型的根冠比（R/S）
Table 4 R/S of different vegetation types

植被类型 Vegetation type	中值 Median	均值 Mean	变化范围 Range	文献 Reference
灌丛 Shrub	1.837	NA	0.335-4.250	[16]
中国草地 Grassland of China	5.4	6.2	0.2-16.0	[21]
高寒草地 Alpine grassland	5.8	NA	0.8-13.0	[10]
温带草地 Temperature grassland	6.3	NA	0.4-32.2	[34]
中国东北部森林 Forest of northeast China	NA	0.27	0.09-0.67	[35]
高寒灌丛 Alpine shrub	0.96	1.04	0.40-2.57	本研究 This study

NA：无数据. NA: no data available.

3 讨论

3.1 三江源高寒灌丛地下与地上生物量之比

据Mokany等研究，陆地灌丛生物群系的根冠比（R/S）为1.84 [16]，而三江源地区灌丛群落的根冠比（R/S）为 0.96（表4）. 三江源地区地处青藏高原腹地，特有的地理环境造成了这种差异. 研究地平均海拔为3 742 m，年均温度仅为0.25 ℃，可能会限制灌丛根系的生长，同时，植物向地上部分投资更多的生物量，获取更多的光照，实现最大的生长速率[32-33]. 因此，相较于其他灌丛地区，青藏高原地区灌丛的根冠比较小. 结合青藏高原高寒草地的根冠比（5.8）[10]低于内蒙古温带草原的根冠比（6.3）[34]，表明青藏高原在形成过程中，植被（草地与灌丛）的根冠比相较于其他区域植被（草地与灌

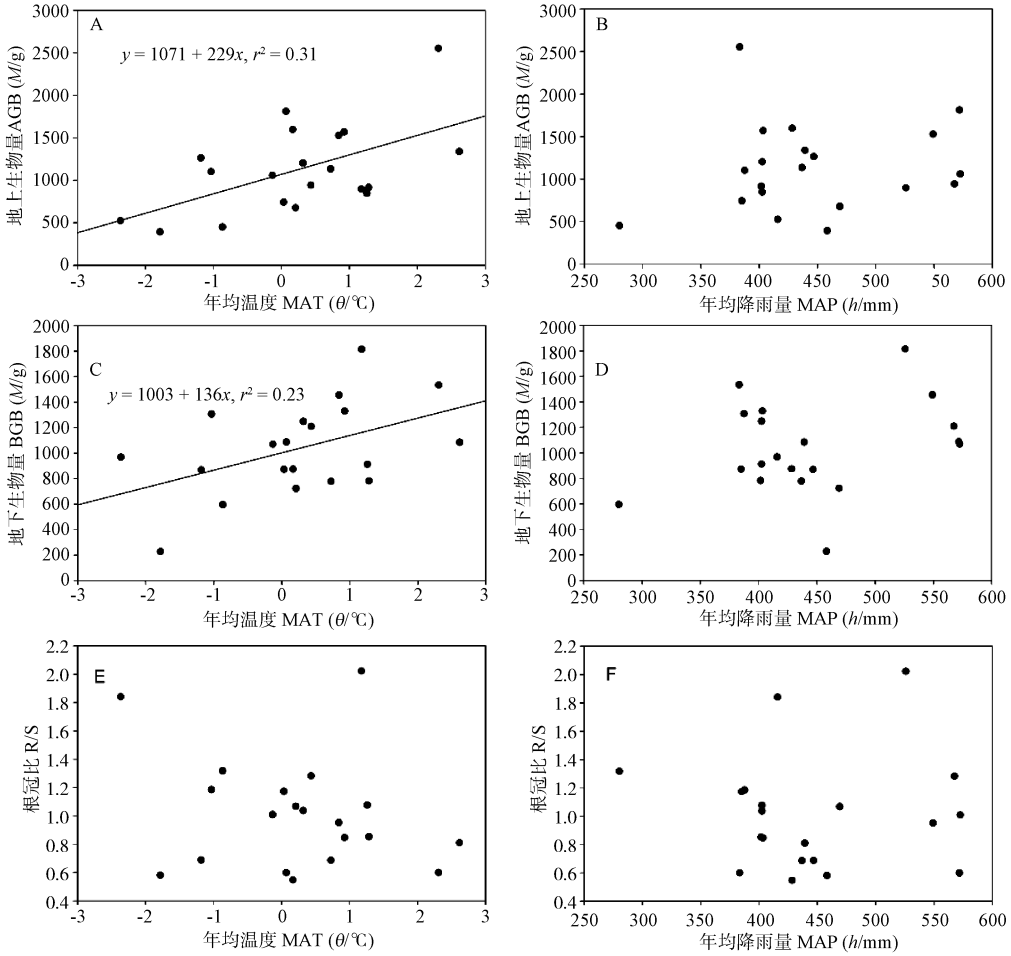


图3 三江源地区灌丛地上生物量（AGB）、地下生物量（BGB）、根冠比（R/S）与气候因素之间的关系. MAT: 年均温度; MAP: 年均降雨量.
Fig. 3 Relationships of above-ground biomass (AGB) (A, B), below-ground biomass(BGB) (C, D) and root:shoot ratio (R/S) (E, F) with climatic factors for shrubs in Three-river Source Region. MAT: mean annual temperature; MAP: mean annual precipitation.

丛）的根冠比逐渐减小，即通过将生物量分配到地上来获取最大的生长速率，实现对青藏高原特殊环境的适应. 相较于其他植被（灌丛与草地）分布区域，青藏高原环境的恶劣环境会更多地限制植被的生长. 植被倾向于将更多的生物量分配到受限制器官中[33]，而三江源地区灌丛生境会限制植被地下地上生物量，比如低温会同时限制地上地下器官的生长，因此植被会如何分配生物量很难界定. 然而，相较于其他区域，该区域植被的根冠比更小，即将更多的生物量分配到地上. 在其他条件相同的情况下，自然选择总是倾向于选择生长速率最大的植被[33]，因此该区域植被将生物量投入到地上部分，实现对青藏高原特殊环境的适应.

灌丛的根冠比（1.04）大于森林类型的根冠比（0.27）[35]，小于草地类型的根冠比（6.2）[21]，相应地灌丛高度也是介于森林高度与草地高度之间（表4）. 在植被高度增加的过程中，可能倾向将分配到地下的生物量转移到地上部分. 青藏高原高寒草地的根冠比（5.8）[10]约为三江源地区高寒灌丛根冠比（0.96）的6.0倍（表4）. 说明相较于草地的地下生物量在草地碳循环中起着关键性作用[15]，灌丛碳循环中地上地下生物量起着几乎同等重要的作用.

3.2 三江源高寒灌丛地上和地下生物量的相关生长关系

在灌丛群落水平上，地上与地下生物量的分配方式为异速分配方式，而在物种水平上，地上与地下生物量的分配方式为等速分配方式. 在两种不同水平上得出了不同的结论，说明在进行灌丛生物量分配格局研究过程中，不能简单地由物种水平的地上和地下生物量分配特征直接外推到群落水平. 类似地，中国草地的地上和地下生物量分配格局在群落水平上属于等速分配[12]而个体水平[36]生物量分配关系并不支持等速分配的结论.

导致这种差异的原因可能是由于不同物种的生物量分配方式存在差异. 为了证明该假设，探究了三江源地区4种典型的高寒灌丛植物. 研究结果表明，4种植物的相关生长关系并非都符合等速分配方式. 百里香杜鹃、鲜卑花属于等速分配关系，而金露梅、山生柳植物的地上与地下生物量分配不符合等速分配关系. 这表明，对于不同的高寒灌丛植物，地上与地下生物量分配的方式可能存在差异，因此地上与地下生物量分配方式要进行具体分析. 这在一定程度上解释了灌丛群落与物种水平上存在差异的原因. 所以，在进行群落水

平的研究过程中, 需要加大对样本量的采集, 减少物种差异性造成的群落水平研究结果的不准确性.

3.3 气候因素对三江源灌丛生物量分配的影响

前人的研究表明, 温度与植被地上和地下生物量并没有显著关系, 而地上与地下生物量随着年均降雨量的增加而增加[12, 23]. 这与本研究所得到地上、地下生物量与年均降雨量没有显著关系, 随年均温度的增加而增加的结果相悖, 这可能是由于三江源高寒灌丛区域独特的气候特征导致的, 该区域年均降雨量为467.6 mm, 而年均温度仅为–0.8 ℃[27]. 因此, 相比较降雨量, 低温是限制高寒灌丛生长的更重要因素. 也有研究表明, 湿润的草甸类型的生物量主要受到温度的控制, 而与降雨并没有显著关系[24, 30], 该结果支持了本研究的观点. 在全球变暖的情况下, 三江源地区平均气温呈增加趋势, 增加幅度为每10年0.24 ℃ [37]. 逐渐增加的温度具有增加灌丛地上地下生物量的潜力, 从而利于该区域灌丛生物量碳汇的形成.

三江源灌丛地区的根冠比与气候因素(年均温度与年均降雨量)之间没有显著关系, 表明随着全球气候变暖, 其灌丛植被的地上与地下生物量的投资可能不会作较大的调动. 研究区域根冠比与气候因子之间的关系与Yang等研究的青藏高原草地根冠比与年均温度和年均降雨量之间的关系[12]是相同的. 然而, 全陆地生态系统灌丛、草地生态系统的根冠比与年均温度、年均降雨量存在显著负相关的关系[16], 这与本文研究和Yang等的研究结论[12]显著不同. 青藏高原地区独特的生物地球化学循环形成的特殊环境, 可能是造成了该区域植被根冠比不受温度与降雨等气候因素限制的主要原因: 一方面Yang等研究表明, 青藏高原的年均温度与年均降雨量存在显著的空间自相关($r = -0.4$, $P < 0.05$) [12], 这种相关性可能会导致根冠比对气候因素影响的不显著. 温度较高的地方相对干旱, 温度较低的地方相对湿润, 因此二者之间的共同作用可能会导致气候因素不能显著地影响植被根冠比. 另一方面, 可能与三江源研究区的气候变化范围相对较小有关. 年均温度变化范围为–2.37-2.61 ℃, 年均降雨量的变化范围为280-572.50 mm, 二者的变化范围相对较小, 使得根冠比随气候因素的变化不显著. 因此, 在全球变暖的背景下, 三江源甚至青藏高原地区植被地上与地下生物量分配可能会是相对稳定的.

参考文献 [References]

1 Schlesinger WH. Carbon balance in terrestrial detritus [J]. *Ann Rev Ecol Syst*, 1977, **8**: 51-81

2 Cao MK, Woodward FI. Net primary and ecosystem production and carbon stocks of terrestrial ecosystems and their responses to climate change [J]. *Global Change Biol*, 1998, **4**: 185-198

3 Turner DP, Ritts WD, Cohen WB, Maeirsperger TK, Gower ST, Kirschbaum AA, Runniing SW, Zhao MS, Wofsy SC, Dunn AL, Law BE, Campbell JL, Oechel WC, Kwon HJ, Meyers TP, Small EE, Kurc SA, Gamon JA. Site-level evaluation of satellite-based global terrestrial gross primary production and net primary production monitoring [J]. *Global Change Biol*, 2005, **11**: 666-684

4 Myneni RB, Keeling CD, Tucker CJ, Asrar G, Nemanl RR. Increased plant growth in the northern high latitudes from 1981 to 1991 [J]. *Nature*, 1997, **386**: 698-702

5 Bazzaz FA, Grace J. Plant Resource Allocation [M]. San Diego: Academic Press, 1997

6 Tilman D. Plant Strategies the Dynamics and Structure of Plant Communities [M]. Princeton: Princeton University Press,1988

7 Jackson RB, Canadell J, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE & Schulze ED A global analysis of root distributions for terrestrial biomes [J]. *Oecologia*, 1996, **108**: 389-411

8 McConnaughay KDM, Coleman JS. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients [J]. *Ecology*, 1999, **80**: 2581-2593

9 Enquist BJ, Niklas KJ. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants [J]. *Science*, 2002, **295**: 1517-1520

10 Yang YH, Fang JY, Ji CJ, Han WX. Above- and belowground biomass allocation in Tibetan grasslands [J]. *J Veg Sci*, 2009, **20**: 177-184

11 Shipley B, Meziane D. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation [J]. *Funct Ecol*, 2002, **16**: 326-331

12 Yang YH, Fang JY, Ma WH, Guo DL, Mohammat A. Large-scale pattern of biomass partitioning across China's grasslands [J]. *Global Ecol Biogeogr*, 2010, **19**: 268-277

13 Cheng DL, Niklas KJ. Above- and belowground biomass relationships across 1534 forested communities [J]. *Ann Bot*, 2007, **99**: 95-102

14 Titlyanova AA, Romanova IP, Kosykh NP, Mironycheva-Tokareva NP. Patterns and process in above-ground and below-ground components of grassland ecosystems [J]. *J Veg Sci*, 1999, **10**: 307-320

15 Hui DF, Jackson RB. Geographical and interannual variability in biomass partitioning in grassland ecosystems: a synthesis of field data [J]. *New Phytol*, 2005, **169** (1): 85-93

16 Mokany K, Raison RJ, Prokushkin AS. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes [J]. *Global Change Biol,* 2006, **11**: 1-13

17 Niklas KJ. Modelling below- and above-ground biomass for non-woody and woody plants [J]. *Ann Bot*, 2005, **95**: 315- 321

18 牛存洋, 阿拉木萨, 宗芹, 骆永明, 押田敏熊, 刘谦. 科尔沁沙地小叶锦鸡儿地上-地下生物量分配格局[J]. 生态学杂志, 2013, **32** (8): 1980-1986 [Niu CY, Alamusa, Zong Q, Luo YM, Toshio Oshid, Sun GF, Liu Q. Allocation patterns of above- and below-ground biomass of *Caragana microphylla* in Horqin Sandy Land, North China [J]. *Chin J Ecol*, 2013, **32** (8): 1980-1986]

19 杨昊天, 李新荣, 刘立超,贾荣亮, 王增加, 李小军, 李刚. 荒漠草地4种灌木生物量分配特征[J]. 中国沙漠, 2013, **35** (5): 1350-1348 [Yang HT, Li XR, Liu LC, Jia RL, Wang ZR, Li XJ. Biomass allocation patterns of shrubs in desert grassland [J]. *J Desert Res*, 2013, **33** (5): 1340-1348]

20 钟泽兵, 杨路存, 刘何春, 宋文珠, 李璠, 周国英. 青海玉树地区主要灌丛类型地上生物量及其影响因素[J]. 山地学报, 2014, **32** (6): 678-684 [Zhong ZB, Yang LC, Liu HC, Song WZ, Li F, Zhou GY. The main shrubs aboveground biomass and effect factors in Yushu Qinghai, China [J]. *Mount Res*, 2014, **32** (6): 678-684]

21 马安娜, 于贵瑞, 何念鹏, 王秋凤, 彭舜磊. 中国草地植被地上和地下生物量的关系分析[J]. 第四纪研究, 2014, **34** (4): 769-776 [Ma AN,

Yu GR, He NP, Wang QF, Shun YL. Above-and belowground biomass relationships in China's grassland vegetation [J]. *Quaternary Sci*, 2014, **34** (4): 769-776]

22 Ma WH, Yang YH, He JS, Zeng H, Fang JY. Above- and belowground biomass in relation to environmental factors in temperate grasslands, Inner Mongolia. *Sci China Ser C-Life Sci*, 2008, **51** (3): 263-270

23 Gao T, Xu B, Yang XX, Jin YX, Ma HL, Li JY, Yu HD. The above-ground biomass of desert steppe and its spatiotemporal variation in western Inner Mongolia. *Sci Cold Arid Regions*, 2013, **5** (3): 339-346

24 安尼瓦尔·买买提, 杨元合, 郭兆迪, 方精云. 新疆草地植被的地上生物量[J]. 北京大学学报(自然科学版), 2006, **42** (4): 521-526 [Anwar M, Yang YH, Guo ZD, Fang JY. Grassland aboveground biomass in Xinjiang [J]. *Acta Sci Nat Univ Pekinensis*, 2006, **42** (4): 521-526]

25 Sala OE, Parton WJ, Joyce LA, lauenroth WK. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology*, 1988, **69** (1): 40-45

26 Epstein HE, Lauenroth WK, Burke IC. Effects of temperature and soil texture on ANPP in the U.S. Great Plains. *Ecology*, 1997, **78**: 2628-2631

27 陈桂琛. 三江源自然保护区生态保护与建设[M]. 西宁: 青海人民出版社, 2007: 1-14 [Chen GC. Protection and Development of Three-River Source Nature Reserve [M]. Xining: Qinghai People's Publishing House, 2007: 1-14]

28 陈孝全, 苟新京. 三江源区自然保护区生态[M]. 西宁: 青海人民出版社, 2002: 92 [Chen XQ, Gou XJ. Ecology of Three-River Source Nature Reserve [M]. Xining: Qinghai People's Publishing House, 2002: 92]

29 Hijmans RJ, Cameron SE, Parra JL, Jones PG, Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol*, 2005, **25**: 1965-1978

30 Ma WH, He JS, Yang YH, Wang XP, Liang CZ, Anwar M, Zeng H, Fang JY, Schmid B. Environment factors covary with plant diversity-productivity relationships among Chinese grassland sites [J]. *Glob Ecol Biogeogr*, 2010, **19**: 233-243

31 Yang X, Tang ZY, Ji CJ, Liu HY, Ma WH, Anwar M, Shi ZY, Sun W, Wang T, Wang XP, Wu X, Yu SL, Yue M, Zheng CY. Scaling of nitrogen and phosphorus across plant organs in shrubland biomes across Northern China [J]. *Sci Rep*, 2014, **4**: 5448

32 Bloom AJ, Chapin FS, Mooney, HA. Resource limitation in plants-an economic analogy [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 1985, **16**: 363-392

33 Chapin FS, Bloom AJ, Field CB, Waring RH. Plant responses to multiple environmental factors [J]. *BioScience*, 1987, **37**: 49-57

34 马文红, 方精云. 内蒙古温带草原的根冠比及其影响因素[J]. 北京大学学报(自然科学版), 2006, **42** (6): 774-778 [Ma WH, Fang JY. RBS Ratios of temperate steppe and the environmental controls in Inner Mongolia [J]. *Acta Sci Nat Univ Pekinensis*, 2006, **42** (6): 774-778]

35 Wang XP, Fang JY, Zhu B. Forest biomass and root-shoot allocation in northeast China [J]. *For Ecol Manage,* 2008: 4007-4020

36 Wang L, Niu KC, Yang YH, Zhou P. Patterns of above- and belowground biomass allocation in China's grasslands: evidence from individual-level observations [J]. *Sci China Life Sc*i, 2010, **53**: 851-857

37 Qian S, Fu Y, Pan FF. Climate change tendency and grassland vegetation response during the growth season in Three-River Source Region [J]. *Sci China Earth Sci*, 2010, **53**: 1506-1512, doi: 10.1007/s11430-010-4064-2