

# 黑河中游荒漠草地地上和地下生物量的分配格局

王 敏 苏永中\* 杨 荣 杨 晓

中国科学院寒区旱区环境与工程研究所, 中国生态系统研究网络临泽内陆河流域综合研究站, 兰州 730000

**摘 要** 草地生态系统中地上和地下生物量的分配方式对于研究生态系统碳储量和碳循环有着重要的意义。为了解黑河中游荒漠草地的地上和地下生物量分配格局, 从群落和个体两个水平对黑河中游的地上和地下生物量进行了调查。结果表明: 群落水平上地上生物量介于3.2–559.2 g·m<sup>-2</sup>之间, 地下生物量介于3.3–188.2 g·m<sup>-2</sup>之间, 个体水平上地上生物量介于6.1–489.0 g·株<sup>-1</sup>之间, 地下生物量介于2.4–244.2 g·株<sup>-1</sup>之间, 群落水平上的根冠比(*R/S*)为0.10–2.49, 个体水平上为0.07–1.55, 地下生物量均小于地上生物量, 群落水平上*R/S*值大于个体水平。群落和个体水平地上和地下生物量的拟合斜率分别为1.100 1和0.991 3, 与1没有显著差异, 说明地上与地下生物量呈等速生长关系。群落和个体水平土壤表层0–20 cm和0–30 cm的根系生物量分别占全部根系生物量的89.81%、96.95%和81.42%、93.62%, 表明地下生物量主要集中在0–20 cm和0–30 cm土壤表层。

**关键词** 生物量, 荒漠草地, 等速生长关系, 根冠比, 地下生物量的垂直分布

## Allocation patterns of above- and belowground biomass in desert grassland in the middle reaches of Heihe River, Gansu Province, China

WANG Min, SU Yong-Zhong\*, YANG Rong, and YANG Xiao

Linze Inland River Basin Comprehensive Research Station, Chinese Ecosystem Research Network, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

### Abstract

**Aims** The allocation of above- and belowground biomass is highly meaningful in research of carbon storage and cycling in ecosystems. Our objective is to characterize biomass allocation patterns of desert grassland in the middle reaches of Heihe River, Gansu Province, China by providing a detailed study of allocation of above- and belowground biomass.

**Methods** We used the quadrat survey method to study above- and belowground biomass of desert grassland in July–August, 2011. The allometric relationship between above- and belowground biomass was fitted by the method of reduced major axis (RMA) regression. The vertical distribution pattern of belowground biomass was simulated by the root vertical distribution model developed by Gale and Grigal in 1987.

**Important findings** Above- and belowground biomass at the community level ranged from 3.2 to 559.2 g·m<sup>-2</sup> and 3.3 to 188.2 g·m<sup>-2</sup>, respectively. Above- and belowground biomass of individuals varied from 6.1 to 489.0 g and 2.4 to 244.2 g, respectively. The ratios of root to shoot (*R/S*) at community and individual levels were 0.10 to 2.49 and 0.07 to 1.55, respectively. Therefore, the aboveground biomass was greater than belowground biomass at both levels, and the *R/S* ratio was higher at the community level. The slopes of the fitted equations at the community and individual levels were 1.100 1 and 0.991 3, respectively. Neither was significantly different from 1, which means the allocation patterns between above- and belowground biomass were similar at both levels and indicates an isometric allocation relationship between above- and belowground biomass. Belowground biomass was concentrated mainly in the 0–20 and 0–30 cm soil layers. Root biomass in the 0–20 cm soil depth accounted for 89.81% and 81.42% of the total root biomass at the community and individual levels, respectively. Parallel values for the 0–30 cm soil depth were 96.95% and 93.62%.

**Key words** biomass, desert grassland, isometric relationship, ratio of root to shoot, vertical distribution of belowground biomass

我国的草地面积约占国土面积的40%以上, 碳储量约占全世界草地生态系统碳储量的9.1%–15.8%

(Ni, 2002)。草地植物的地上和地下部分是生态系统中碳蓄积的重要来源, 因而, 了解草地生物量的大

小及其地上和地下生物量的分配关系, 对于认识草地生态系统土壤中的碳输入和整个生态系统的碳循环具有重要的意义(Kuzyakov & Domanski, 2000; Litton *et al.*, 2007; Wang *et al.*, 2010)。目前,  $R/S$  比值(本文用  $R/S$  比值表示地下和地上生物量比)是许多陆地生态系统碳循环模型的重要参数(Wilson, 1988)。根据  $R/S$ , 可以由较容易获得的地上生物量数据来估测较难获得的地下生物量数据(Cairns *et al.*, 1997; Mokany *et al.*, 2006; Yang *et al.*, 2010)。但是, 因受地下生物量取样方法的限制,  $R/S$  值有很大的不确定性(Mokany *et al.*, 2006; Fan *et al.*, 2009; Yang *et al.*, 2009a, 2010), 使得草地地下生物量的估算以及植被碳储量的估算可能存在较大的误差, 因而, 阐明草地生态系统地上和地下生物量分配格局, 对准确地估算草地地下生物量及碳储量十分重要。关于地上和地下生物量之间的相互关系, 前人多用异速生长模型来描述(Enquist & Niklas, 2002; Niklas, 2005, 2006)。异速生长理论认为, 在植物个体水平上地上生物量的增长与地下生物量的增长成一定的比例, 并且此比例不随植物种类(裸子植物和被子植物)和环境的变化而变化(Enquist & Niklas, 2002)。同样, 在群落水平上, 通过异速生长理论预测的地上生物量与地下生物量之间的等速生长关系也得到证明(Cheng & Niklas, 2007)。但是, 这种等速生长关系是否适用于所有的植被类型? 尤其是受水分因素限制严重的荒漠草地, 还需要大量野外实测数据的检验。此外, 地下生物量的垂直分布格局也一直是草地生物量研究的热点, 以往研究大多发现: 草地地下生物量主要集中在土壤表层 0–30 cm (Jackson *et al.*, 1996; 马文红, 2006; 杨元合, 2008), 草地地下生物量在土壤表层聚集的现象决定了草地生态系统表层土壤碳循环过程和生物地球化学循环过程主要发生在土壤表层(齐玉春等, 2003), 因此, 研究荒漠草地地下生物量的垂直分布规律对于揭示草地生态系统表层的物质化学循环有着重要意义。

目前, 群落水平上对地上和地下生物量大小、分配, 地下、地上生物量比和两者之间相关生长关系的研究较为系统, 而个体水平上的研究较少(Brown *et al.*, 1999; Enquist & Niklas, 2002; Ni, 2004; Houghton, 2005; Fan *et al.*, 2009; Yang *et al.*, 2009a, 2010)。虽然受环境因素以及物种之间相互作

用的影响, 个体水平上地上和地下生物量的分配格局可能会与群落水平上的结果有差异, 但如果能够通过个体和群落两个尺度进行比较研究, 即可加深对草地地上和地下生物量分配格局的认识。

我国对荒漠草地地上和地下生物量的研究主要集中在内蒙古草原、阿拉善荒漠草地、科尔沁沙地等地区(马文红, 2006; Jin *et al.*, 2010), 而对于气候更为干旱的河西走廊地区, 荒漠草地生物量及其地上和地下分配关系的相关研究还鲜见报道。本研究区黑河中游荒漠草地是河西走廊荒漠草地的重要组成部分。虽然该区荒漠草地植被较为稀疏, 但由于其面积广大, 植被和土壤中仍拥有相当可观的碳储量, 因而, 研究黑河中游荒漠草地的生物量大小及其在地上和地下的分配格局, 对于进一步研究该区的碳储量和碳循环都有着非常重要的价值。黑河中游荒漠草地常年降水量在 130–150 mm 之间, 水分作为生物量的直接影响因素, 降水少的状况是否会影响生物量的大小? 植物个体是否会受到水分因素的限制而将更多的生物量分配给地下根系部分? 生物量的地上和地下分配是否满足等速的生长关系? 又由于研究区地下水埋深较深, 土壤中砾石含量大, 根系在地下的伸展是否会受此影响, 是否仍然符合前人研究得到的草地根系主要集中在 0–20 cm 或 0–30 cm 土壤表层的分配模式(Jackson *et al.*, 1996)? 这些问题的阐明对于了解黑河中游荒漠草地的生物量大小及其在地上和地下的分配格局十分重要。此外, 研究区荒漠草地植被单一, 物种较少, 群落多样性较低, 在个体水平上地上和地下生物量的分配格局是否有可能与群落水平有某种相似的变化规律? 我们有必要从个体和群落两个尺度来研究地上和地下生物量的分配方式, 并对两个尺度的结果进行比较。如果能够将单一个体的特征进行尺度上推, 上推到整个群落或者生态系统, 将对阐明个体水平和群落水平之间生物量的分配方式是否存在差异、有无联系等问题具有重要意义。如果这种尺度上推是可行的, 也将会加速整个草地生态学的研究进程。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

本研究区在甘肃河西走廊黑河流域中游, 位于祁连山山前洪积冲积扇及绿洲外围荒漠。地理区域

大致为: 100°45'43"–98°58'47" E, 39°26'47"–38°43'26" N, 海拔高度在1 400–1 700 m之间。该区属温带大陆性干旱气候, 年平均气温在5–10 °C之间, 年降水量在130–150 mm之间。土壤类型主要有灰棕漠土和灰钙土。土层厚度在0.2–1.5 m之间。多数土壤中有许多直径1–6 cm的砾石, 尤其是在土层30 cm以下逐渐增多。分布的主要优势植物种有合头草(*Sympegma regelii*)、红砂(*Reaumuria songarica*)、珍珠猪毛菜(*Salsola passerina*)和紫菀木(*Asterothamnus alyssoides*)等小半灌木, 以及雾冰藜(*Bassia dasphylla*)、白茎盐生草(*Halogeton arachnoideus*)等一年生短命草本植物。研究区的荒漠草地从2000年开始实行禁牧封育。

## 1.2 研究方法

由于海拔高度的差异会使得年平均气温和年降水量在不同区域间存在一定的差别, 以及地形、土壤类型、土层结构厚度之间存在差异, 从而植物群落类型也会有一定差异, 故研究区样地的选取主要根据不同的植物群落类型来进行。群落水平的调查采用样方法: 2011年7–8月在研究区设置样地28个, 在每个样地设一条100 m长的样线, 在样线上设样方——10个1 m × 1 m 的草本样方或5个5 m × 5 m的灌木样方。对于密度较大, 冠幅很小的珍珠猪毛菜、合头草及红砂群落, 以草本样方进行调查, 样方共计215个, 采集根系样方83个。个体水平的调查方法主要是选取样方内的优势物种, 按冠幅大、中、小, 选定一株或几株, 将植物整株挖出, 共获得99个个体植株, 分别是红砂29株、合头草16株、珍珠猪毛菜19株和紫菀木35株。地上生物量的采集采用收获法; 地下生物量的采集采用挖根法或者根钻法(灌木样方或以小冠幅灌木为主的草本样方以灌木的种类和大小, 按比例选定几株, 将植物根系整株挖出, 以一年或多年生草本植物为主的样方, 植物冠幅及密度较小的采取整株挖取根系的方法; 植株密度较大的采用根钻法, 根钻内直径7 cm, 每个深度各取3钻混合为一个样品)。采集的地下根系部分按土层深度分为7个等级, 分别是0–5 cm、5–10 cm、10–20 cm、20–30 cm、30–50 cm、50–70 cm、70–100 cm, 带回实验室洗净后和地上部分一起在65 °C烘干称重。

## 1.3 数据分析

采用II类回归方法(又称简约主轴回归, reduced

major axis, RMA) (Sokal & Rohlf, 1995; Warton *et al.*, 2006)分别分析群落水平和个体水平上地上与地下生物量之间的相关性。地上和地下生物量间的关系可用方程 $y = bx^a$ 来表示, 对两边分别取对数线性转化为 $\log(y) = \log\beta + \alpha_{RMA} \log(x)$ ,  $\alpha_{RMA}$ 表示相关性的斜率,  $\log\beta$ 代表截距, 通过标准主轴法(standardized major axis, SMA)计算斜率和截距(Warton *et al.*, 2006), 采用软件包(S)MATR Version 2.0 (<http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR>)来完成。若回归直线斜率与1差异显著, 则表明两变量间为异速生长关系; 若差异不显著, 则为等速生长关系(Enquist & Niklas, 2002; Niklas, 2005, 2006; Warton *et al.*, 2006)。

此外, 还对地下生物量的垂直分布格局进行了模拟, 采用根系垂直分布模型:  $Y = 1 - \beta^d$  (Gale & Grigal, 1987),  $Y$ 表示从土壤表层到 $d$ 深度地下生物量的累计百分比(%),  $d$ 为土层深度(cm),  $\beta$ 为拟合参数。利用该模型可以计算得到各样方及各个体水平的植物表层根系占全部根系生物量的比例。土壤表层30 cm内根系生物量所占的比例越高, 说明根系生物量的分布越集中于土壤表层(Jackson *et al.*, 1996)。

## 2 结果

### 2.1 地上和地下生物量大小及地下与地上生物量之比

从表1可以看出, 不论是在群落水平还是在个体水平, 地上生物量、地下生物量和总生物量均表现出较大的数值变异, 从群落和个体两个水平分析, 地下生物量平均值均小于地上生物量。

图1给出的是群落(图1A)和个体水平上(图1B)  $R/S$ 值的频数分布图。由图1可知, 群落和个体水平上的 $R/S$ 值绝大部分小于1, 0–0.5之间分布最多, 群落水平上的 $R/S$ 值在0.10–2.49之间, 个体水平上的 $R/S$ 值在0.07–1.55之间, 个体水平上 $R/S$ 的最大值、最小值及平均值均小于群落水平(表1)。

### 2.2 地上和地下生物量的相关生长关系

群落水平和个体水平地上和地下生物量的相关生长关系可以通过幂函数方程得到较好的拟合, 说明用地上生物量能比较准确地估算地下生物量(图2), 群落水平的 $R^2$ 为0.714高于个体水平的0.631, 拟合效果更好。RMA分析结果显示, 群落和个体水

表1 黑河中游荒漠草地群落和个体水平地上和地下生物量及根冠比(R/S)

Table 1 Above- and belowground biomass and ratio of root to shoot (R/S) at community and individual levels of desert grassland in the middle reaches of Heihe River

生物量 Biomass	群落水平 Community level (g·m <sup>-2</sup> )					个体水平 Individual level (g·株 <sup>-1</sup> )				
	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	215	559.20	3.20	153.60	135.46	99	489.03	6.13	112.85	82.89
地下生物量 Belowground biomass	83	188.20	3.28	58.01	62.01	99	244.23	2.40	41.53	30.03
总生物量 Total biomass	83	530.67	10.87	197.52	184.19	99	660.76	8.53	154.38	119.15
R/S	83	2.49	0.10	0.54	0.44	99	1.55	0.07	0.44	0.35

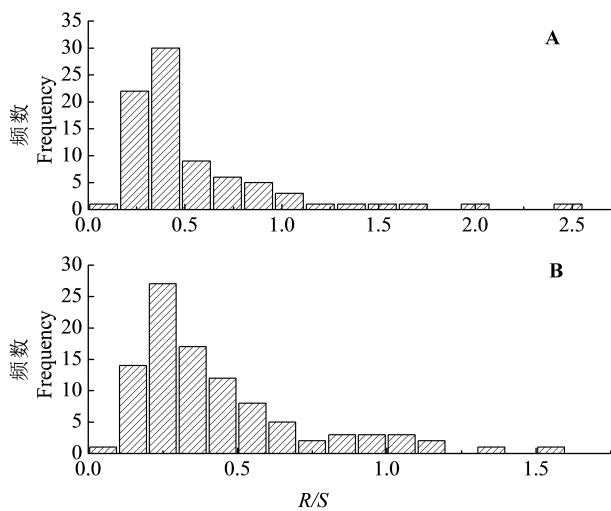


图1 黑河中游荒漠草地群落(A)和个体水平(B)上根冠比(R/S)频数分布。

Fig. 1 Frequency distribution of ratio of root to shoot (R/S) at community (A) and individual (B) levels of desert grassland in the middle reaches of Heihe River.

平拟合的回归直线的斜率 $\alpha_{RMA}$ 分别为1.100 1 (95%置信区间: 0.977 7–1.237 9)和0.991 3 (95%置信区间: 0.877 3–1.120 1) (图2; 表2), 两个水平上拟合的斜率均与1没有显著差异( $p > 0.05$ ), 表明无论从群落角度还是从个体角度, 黑河中游荒漠草地地上生物量与地下生物量均呈等速生长关系。

对黑河中游荒漠草地优势种珍珠猪毛菜、合头草、红砂和紫菀木及其构成群落的地上和地下生物量分配关系进行分析(表2)。RMA拟合结果表明: 群落水平上4种群落拟合直线的斜率均与1没有显著差异( $p > 0.05$ ), 合头草群落的斜率最大, 其次是珍珠猪毛菜和红砂群落, 紫菀木群落的斜率最小; 个体水平上4种植物的拟合直线的斜率也与1没有

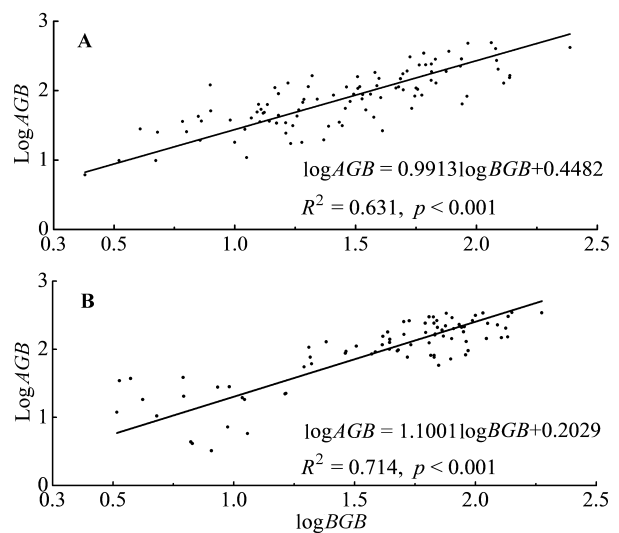


图2 黑河中游荒漠草地个体(A)和群落水平(B)上地上生物量(AGB)和地下生物量(BGB)的等速生长关系。

Fig. 2 Isometric relationships between aboveground biomass (AGB) and belowground biomass (BGB) at individual (A) and community (B) levels of desert grassland in the middle reaches of Heihe River.

显著差异( $p > 0.05$ ), 拟合斜率从大到小依次为红砂、紫菀木、合头草、珍珠猪毛菜。决定系数 $R^2$ 的大小可以用来判定拟合精度的高低, 从 $R^2$ 来看, 群落水平上紫菀木和红砂群落拟合精度较好, 珍珠猪毛菜群落的拟合精度较低, 个体水平上合头草、紫菀木和红砂的拟合精度都较好, 珍珠猪毛菜的拟合精度相对较低, 但总体来看, 个体水平上的拟合精度普遍大于群落水平。

### 2.3 地下生物量的垂直分布

黑河中游荒漠草地地下生物量从土壤表层向下逐渐降低(图3), 绝大部分集中在表层0–20 cm (图3A, 群落水平)或0–30 cm (图3B, 个体水平), 群

表2 黑河中游荒漠草地群落和个体水平地上和地下生物量的分配模式

Table 2 Allocation patterns between aboveground biomass (AGB) and belowground biomass (BGB) at community and individual levels of desert grassland in the middle reaches of Heihe River

水平 Level	样本量 Sample size	R <sup>2</sup>	p	斜率(95%置信区间) Slope (95% confidence interval)	截距 Intercept	p (H <sub>0</sub> :斜率=1) p (H <sub>0</sub> :slope=1)
群落水平 Community level	83	0.714	<0.001	1.100 1 (0.977 7–1.237 9)	0.202 9	0.112
珍珠猪毛菜 <i>Salsola passerina</i>	28	0.213	<0.05	1.091 2 (0.768 6–1.549 2)	0.259 0	0.620
合头草 <i>Sympegma regelii</i>	10	0.400	<0.05	1.659 8 (0.915 0–3.010 8)	-1.147 1	0.090
红砂 <i>Reaumuria songarica</i>	13	0.521	<0.01	1.137 3 (0.729 1–1.774 0)	0.305 3	0.549
紫菀木 <i>Asterothamnus alyssoides</i>	12	0.651	<0.01	0.693 3 (0.462 4–1.039 3)	0.896 3	0.073
个体水平 Individual level	99	0.631	<0.001	0.991 3 (0.877 3–1.120 1)	0.448 2	0.887
珍珠猪毛菜 <i>Salsola passerina</i>	19	0.468	<0.01	0.793 3 (0.550 6–1.143 1)	0.762 2	0.204
合头草 <i>Sympegma regelii</i>	16	0.881	<0.001	0.910 4 (0.747 8–1.108 5)	0.296 2	0.326
红砂 <i>Reaumuria songarica</i>	29	0.656	<0.001	1.032 7 (0.820 9–1.299 2)	0.456 6	0.778
紫菀木 <i>Asterothamnus alyssoides</i>	35	0.731	<0.001	1.022 3 (0.851 6–1.227 3)	0.469 7	0.808

表3 黑河中游荒漠草地群落和个体水平根系生物量的累积分布

Table 3 Cumulative distribution of root biomass in community and individual levels of desert grassland in the middle reaches of Heihe River

水平 Level	土层深度 Soil depth (cm)	样本数 Sample size	根系生物量累积百分率 Cumulative percentage of root biomass		
			最小值 Min	最大值 Max	中值 Mean
群落水平 Community level	0–20	20	48.78%	100%	89.81%
	0–30	20	61.88%	100%	96.95%
个体水平 Individual level	0–20	99	44.20%	100%	81.42%
	0–30	99	61.02%	100%	93.62%

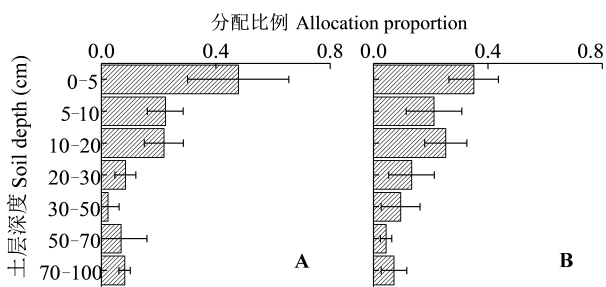


图3 黑河中游荒漠草地地下生物量的垂直分布(平均值±标准误差)。A, 群落水平。B, 个体水平。

Fig. 3 Vertical distribution of belowground biomass in desert grassland in the middle reaches of Heihe River (mean ± SE). A, Community level. B, Individual level.

落水平上表层0–5 cm的地下生物量占全部地下生物量的48%，个体水平上则占到35%。

从表3中根系生物量累积百分率的中值可以看出，群落水平上，约90%的根系分布在土壤表层0–20 cm，大于个体水平上的81.42%，不论是在群

落水平还是在个体水平上，土壤表层0–30 cm根系生物量累积百分率中值都大于90%。

图4所示的是20个样地的根系垂直分布情况，垂直分布模型的解释率均超过96%，最高解释率可达99.99%，说明该模型能够很好地拟合黑河中游荒漠草地根系生物量随土壤深度增加的变化规律。

图5是利用Gale和Grigal (1987)提出的模型拟合的个体水平(5A)和群落水平(5B)上根系的垂直分布规律，二者的R<sup>2</sup>分别为0.886 9和0.756 9，说明从整体上看，该模型能很好地模拟个体和群落水平上根系的垂直分布，在个体水平上的适用性比群落水平上更好。

### 3 讨论

#### 3.1 黑河中游荒漠草地生物量及其地下和地上生物量之比

为了了解群落水平上本研究区荒漠草地生物量与其他研究结果的差异，以及荒漠草地与其他草

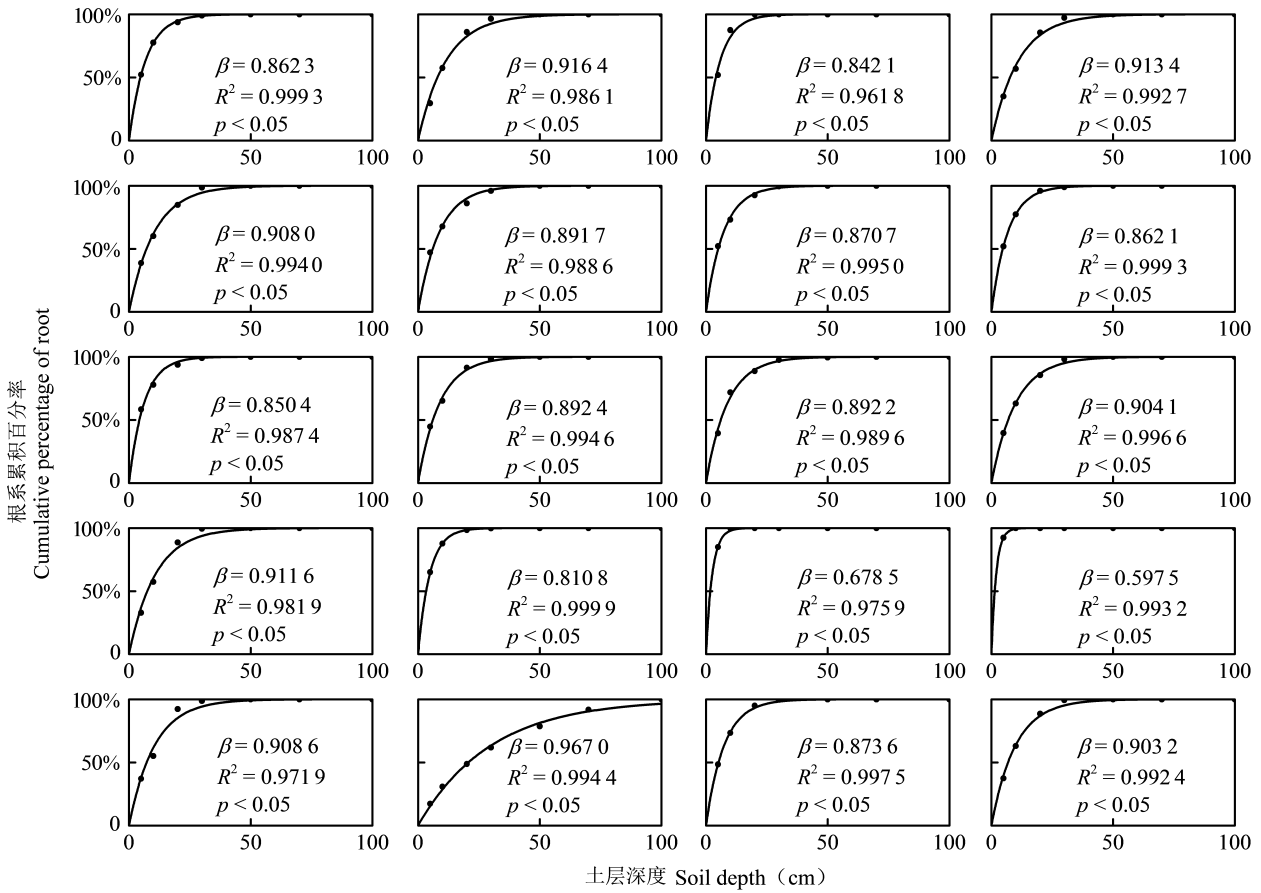


图4 黑河中游荒漠草地20个样地群落水平根系生物量的垂直分布。 $\beta$ , 拟合参数。  
 Fig. 4 Vertical distribution of root biomass of 20 sample plots at community level of desert grassland in the middle reaches of Heihe River.  $\beta$ , fitted parameter.

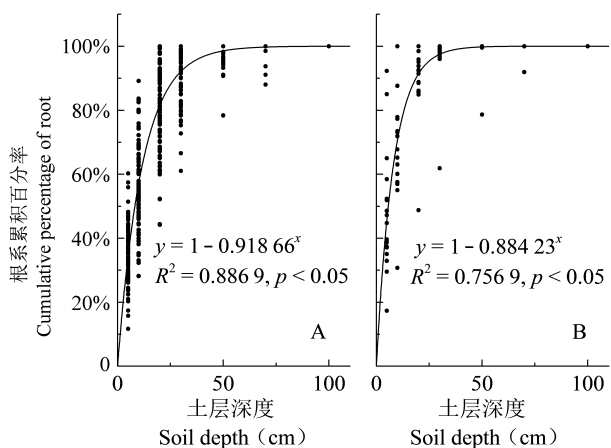


图5 黑河中游荒漠草地个体和群落水平根系生物量的垂直分布。**A**, 个体水平。**B**, 群落水平。  
 Fig. 5 Vertical distribution of root biomass at community and individual levels of desert grassland in the middle reaches of Heihe River. **A**, Individual level. **B**, Community level.

地类型生物量的差异, 本文对不同草地类型生物量的大小进行了比较(表4)。从地上生物量来看, 本研究所得生物量结果 $153.6 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ 几乎高于表4中其他所有研究结果, 仅低于内蒙古草甸草原地上生物量 $183.4 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  (马文红, 2006)。从地下生物量来看, 本研究中地下生物量的平均值为 $58.01 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ , 明显低于同类研究的结果, 差值在4–40倍之间, 说明黑河中游荒漠草地的地下生物量较低, 地上生物量较高。同时, 本研究区的地下生物量小于地上生物量, 此结果与其他研究结果相反。产生上述差异的原因可能是: 1) 研究区所处区域的自然气候、地形和土壤结构及质地等因素也对地上和地下生物量的分配有很大影响。研究区位于祁连山山前洪积冲积扇, 地下水埋深很深, 且土壤组成中砾石含量大, 尤其是在土层30 cm以下大块砾石逐渐增多, 而土层厚度仅在0.2–1.5 m之间, 这严重影响了根系向下伸展

表4 不同草地类型地上、地下和总生物量的比较

Table 4 Comparison of above- and belowground biomass and total biomass in different grassland types

草地类型 Grassland type	地上生物量 Aboveground biomass (g·m <sup>-2</sup> )	地下生物量 Belowground biomass (g·m <sup>-2</sup> )	总生物量 Total biomass (g·m <sup>-2</sup> )	文献来源 Reference
草甸草原 Meadow steppe	183.4	1 140.7	NA	Ma, 2006
	NA	2 415.7	NA	Ni, 2004
	122.4	643.8	NA	Fang <i>et al.</i> , 1996
典型草原 Typical steppe	103.4	590.3	NA	Ma, 2006
	NA	1 777.7	NA	Ni, 2004
	135.1	553.9	NA	Fang <i>et al.</i> , 1996
高寒草原 Alpine steppe	50.1	277.7	327.8	Yang, 2008
荒漠草原 Desert steppe	45.1	270.1	NA	Ma, 2006
	NA	1 038.8	NA	Ni, 2004
	34.2	855.0	NA	Fang <i>et al.</i> , 1996
荒漠草地 Desert grassland	153.6	58.01	197.57	This study
	135.8	NA	NA	Jin <i>et al.</i> , 2010
	0.96–1.93	NA	NA	Xia <i>et al.</i> , 2010
	0.1–0.7	0.7–13.5	0.7–13.6	Southgate <i>et al.</i> , 1996
内蒙古温带草地 Temperate grassland of Inner Mongolia	106.9	650.8	NA	Ma, 2006
中国草地 Grassland of China	97.0	604.2	701.2	Piao <i>et al.</i> , 2009

NA, 无数据。  
NA, no data.

表5 群落和个体水平不同草地类型的根冠比(R/S)

Table 5 Ratio of root to shoot (R/S) for different grassland types at individual and community levels

草地类型 Grassland type	群落水平 Community level				个体水平 Individual level			
	样本量 Sample size	最大值 Max	最小值 Min	中值 Mean	样本量 Sample size	最大值 Max	最小值 Min	中值 Mean
全球 Global	46	26	0.8	4.5	324	7.33	0.05	0.59
高寒草甸 Alpine meadow	73	13	0.8	5.2	65	17.72	0.21	0.47
高寒草原 Alpine steppe	39	12.7	1.4	6.8	36	10.23	0.26	1.68
草甸草原 Meadow steppe	18	14.7	1.9	5.2	34	5.36	0.30	1.11
典型草原 Typical steppe	54	19.9	0.4	5.3	47	8.16	0.29	0.67
荒漠草原 Desert steppe	44	32.2	0.4	6.3	25	12.48	0.25	1.40
荒漠草地 Desert grassland	83	2.5	0.1	0.5	99	1.55	0.06	0.44

荒漠草地数据来自本研究结果。个体水平的全球数据取自Enquist和Niklas (2002)提供的数据库; 其他个体水平数据来自Wang等(2010)的文献。群落水平的全球数据来自Mokany等(2006)的文献; 群落水平高寒草甸、高寒草原的数据来自Yang等(2009a, 2009b)的文献; 群落水平草甸草原、典型草原、荒漠草原的数据来自马文红和方精云(2006)的文献。

Data of desert grassland come from this study. Global data at individual level are extracted from the database provided by Enquist and Niklas (2002); other data of individual level are from Wang *et al.* (2010). Global data at community level are extracted from Mokany *et al.* (2006); the data of alpine meadow, alpine steppe at community level are reported by Yang *et al.* (2009); the data of meadow steppe, typical steppe and desert steppe at community level are reported by Ma and Fang (2006).

利用深层地下水。同时, 所在的甘肃河西走廊地带气候干旱, 降水少, 年降水量在130–150 mm之间。因而, 受气候、地形和土壤质地的影响, 研究区植物根系大多只能利用降水过程中较浅土层截留的

少量地表水, 很难及时从埋深较深的地下水补给根系所需水分, 这就导致了研究区植物群落以冠幅较小的半灌木小灌木为主, 根系体积较小, 并且埋深较浅。2)不同群落之间的生物量差异较大, 可能受

到群落物种组成的影响,尤其是优势物种的特性在很大程度上可能决定了群落的生物量(Bai *et al.*, 2004)。其他研究结果中的草甸草原、典型草原、高寒草地等多是以禾本科植物为主要建群种(Ni, 2004; 马文红, 2006; 杨元合, 2008)。马文红(2006)研究中的荒漠草地的优势物种是针茅(*Stipa*),而本研究中的荒漠草地的优势物种主要是以红砂、珍珠猪毛菜、合头草等为主,绝大部分为旱生的小灌木和半灌木,建群种单一,群落结构相对简单,该类灌木根系以主根为主,侧根较少,埋深也较浅,根系生物量较小。3)不同研究所选数据的代表性、样本量大小及研究方法等都存在一定的差异,特别是对地下生物量的估算差异很大(马文红, 2006)。前人研究多采用根钻法取根,在以禾本科为主的草地,根系主要是须根,纵横交错,形成网状结构,根钻法取根能够保证取样的均匀性。研究区植被多是小灌木,盖度低,密度小,较为稀疏,根系以主根向下伸展为主,侧根少,若用根钻法取样,则很难保证所取根系的完整性和代表性,故根据研究区的植被特点选择了整株挖取根系的方法,能够较好地反映根系的实际生物量状况。个体水平上生物量的异质性较大,本研究采样过程中对个体水平的植株取样较为均匀,按冠幅分大、中、小取样,避免了植物个体大小可能对生物量或者 $R/S$ 比估测所产生的影响。同时,个体水平的结果与群落水平的结果表现出很好的一致性,地下生物量均小于地上生物量,由于个体水平的取样采用的是挖取整株植物的方法,没有群落水平样方取样时可能存在的估测误差的问题,因而从侧面也反映出群落水平生物量数据的可靠性。

本研究从群落水平和个体水平分析了地下和地上生物量比(表5),并与全球及国内相关数据进行了比较。本研究群落和个体水平的地下地上生物量比均明显小于全球及国内相关数据,这可能与不同研究中群落的物种组成差异较大有关。荒漠植被中的灌木通常具有发达的根系,可以利用深层的地下水,因此地下生物量通常大于地上生物量,如白刺(*Nitraria tangutorum*)、梭梭(*Haloxylon ammodendron*)等植物。本研究区受气候、地形和土壤质地的影响,形成了以冠幅较小的半灌木、小灌木为主的植物群落,根系体积小,并且埋深浅,通常利用浅层水分,地下生物量小于地上,如红砂、珍珠猪毛

菜等植物。对干旱区荒漠植物来说,高的地下与地上生物量比并不是荒漠化演替中植被的普遍特征,此比值的高低变化与生活型或温度的关系也许更强于和干旱程度的关系(程栋梁, 2007)。此外,本研究个体水平的数据与全球个体水平的数据具有很好的可比性,但群落水平上与全球群落水平上相差较大,个体水平上的数据小于群落水平,此趋势与全球和国内相关数据所表现出的趋势相同。但是,基于个体和群落水平的 $R/S$ 相似性好,差异不大,说明个体水平的 $R/S$ 能较好地反映群落水平的 $R/S$ 。

### 3.2 地上和地下生物量的相关生长关系

对森林和草地生态系统的研究结果均显示地上和地下生物量呈等速生长关系(Enquist & Niklas, 2002; 马文红, 2006; 杨元合, 2008)。也有研究表明,气候越干旱,植被越稀疏,地下部分所占比例越大(李博, 2000)。对于荒漠草地生态系统而言,水分是其限制性因子,按照平衡生长假说,植物体为了获取环境中的水分、养分以及光照等生长限制因素,须调节生物量在不同器官中的分配以维持个体生长率最大,植物体在受到生长限制因素的限制时,生长策略往往是将受限制的资源优先分配给受限制因素影响最大的器官或组织,比如在水分可利用性很低时,植物会将更多的水分和生物量分配给地下部分(Bloom *et al.*, 1985; Chapin *et al.*, 1987)。那么,荒漠草地中的植物体可能将分配更多的生物量给根系,从而有利于对水分的吸收。随着水分胁迫的加剧,荒漠草地生态系统地上和地下生物量的关系是否会发生变化,是否仍满足等速生长关系?有些研究发现,对于干旱和半干旱地区群落水平地上和地下生物量分配关系而言,沿着水分梯度,虽然地上和地下生物量比值存在明显差异,但地上和地下生物量的分配模式并没有改变(程栋梁, 2007)。沿水分梯度的研究发现,不同的区域地上与地下生物量呈等速或者接近等速生长,不同区域地上和地下生物量相关生长常数存在显著差异,但同干燥度之间没有显著的相关关系(Niklas, 2006; 程栋梁, 2007; Deng *et al.*, 2006)。本研究RMA分析的结果显示,群落和个体水平拟合的回归直线的斜率均与1没有显著差异( $p > 0.05$ ),表明无论从群落角度还是从个体角度,虽然地上生物量大于地下生物量,但地上和地下生物量的分配模式没有改变,黑河中游荒漠草地地上生物量与地下生物量分配格局均符



合等速生长理论。

前人对单种荒漠植物的研究结果显示, 地上和地下生物量的分配关系支持等速生长模式。本研究选取荒漠草地广泛存在的珍珠猪毛菜、合头草、红砂和紫菀木4种优势物种及由其构成的群落, 对其地上和地下生物量的分配关系分析发现, 在群落和个体水平上, 地上和地下生物量的分配均符合等速生长理论。此结论与程栋梁(2007)的研究结论一致。程栋梁(2007)对荒漠植物白刺和梭梭的研究发现, 地上生物量与地下生物量成正比, 相关生长斜率分别为1.09和1.06, 符合等速生长模式。

黑河中游荒漠草地群落和个体水平的地上和地下生物量都能很好地通过幂函数方程来拟合, 说明用地上生物量能较准确地估算地下生物量,  $R^2$ 分别为0.714和0.630, 远大于全球草地中的对应值0.12 (Mokany *et al.*, 2006), 这可能与本研究中的群落物种单一、结构简单有关。群落水平拟合的 $R^2$ 略大于个体水平, 但两者差异不大, 说明个体水平的研究能较好地反映出群落水平的特征。

对于群落水平生物量分配模式的研究, 通常是测定整个研究区所有植物种的地上和地下生物量, 在较大尺度上生物量分配模式可能会与个体水平上生物量分配模式存在差异(Weiner, 2004)。但从宏观角度来看, 在全部获取群落中的地上和地下生物量较为困难, 并且对生态系统破坏很大的前提下, 利用个体水平地上和地下生物量的相关关系来估算区域群落水平地上和地下生物量可能是一个更好的方法。

### 3.3 地下生物量的垂直分布

本文利用Gale和Grigal (1987)提出的根系垂直分布模型较好地拟合了个体和群落水平上根系的垂直分布规律。Jackson (1996)等利用已经发表的250个地下生物量研究结果, 对比了不同植被功能型的地下生物量的垂直分布格局, 结果显示, 灌丛的地下生物量分布最深, 草地的地下生物量分布最浅, 森林介于两者之间。本研究与温带草地土壤表层0–30 cm根系占根系总量的83% (Jackson *et al.*, 1996)的结果基本一致。本研究区荒漠草地植被虽然以半灌木和小灌木为主, 但根系更集中于土壤表层, 不同于其他地区灌木根系较深, 原因可能是, 虽然研究区优势种为红砂、珍珠猪毛菜、合头草等小半灌木, 但因其冠幅普遍较小, 根系埋深较浅,

同时研究区的土层厚度较浅, 一般30 cm以下砾石含量较高, 在一定程度上也影响了根系往下生长。利用Gale和Grigal (1987)模型对群落水平的样方和个体水平的植株的根系分布情况的模拟结果均很好, 与根系的实际分布情况能很好地吻合, 在以后对于该类型荒漠草地的地下生物量估测中, Gale和Grigal (1987)模型能较好地发挥作用。

总之, 本文从个体和群落两个水平分别对黑河中游荒漠草地的地上和地下生物量分配模式进行了研究, 结果表明, 个体和群落水平地下生物量均小于地上生物量, 但地上和地下生物量的分配仍满足等速生长关系; 个体水平上生物量的分配格局与群落水平上有相似的变化规律, 两个水平上生物量的分配均满足等速生长模式, 个体水平的研究能较好地反映出群落水平的特征, 这有利于将单一个体的特征进行尺度上推, 以了解整个群落或者生态系统生物量的分配; 同时, 受植被类型和生长特点的影响, 研究区荒漠草地的地下生物量主要集中在0–30 cm的土壤表层。本文的研究结果能够为准确地估算研究区生物量和碳储量, 明确黑河中游荒漠草地地下生物量的垂直分布规律以揭示草地生态系统地上和地下的物质化学循环提供很好的参考。

**基金项目** 中国科学院战略性先导科技专项(XDA-05050406-3)。

**致谢** 感谢范桂萍和吴天长老师在采样和室内分析工作中给予的帮助。

### 参考文献

- Bai YF, Han XG, Wu JG, Chen ZZ, Li LH (2004). Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature*, 431, 181–184.
- Bloom AJ, Chapin FS, Mooney HA (1985). Resource limitation in plants—an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 363–392.
- Brown SL, Schroeder P, Kern JS (1999). Spatial distribution of biomass in forests of the eastern USA. *Forest Ecology and Management*, 123, 81–90.
- Cairns MA, Brown S, Helmer EH, Baumgardner GA (1997). Root biomass allocation in the world's upland forests. *Oecologia*, 111, 1–11.
- Chapin FS, Bloom AJ, Field CB, Waring RH (1987). Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience*, 37, 49–57.
- Cheng DL (2007). *Plant Allometric Study of Biomass Allocation*

- Pattern and Biomass Production Rates*. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. (in Chinese with English abstract) [程栋梁 (2007). 植物生物量分配模式与生长速率的相关规律研究. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Cheng DL, Niklas KJ (2007). Above- and below-ground biomass relationships across 1534 forested communities. *Annals of Botany*, 99, 95–102.
- Deng JM, Wang GX, Morris EC, Wei XP, Li DX, Chen BM, Zhao CM, Liu J, Wang Y (2006). Plant mass-density relationship along a moisture gradient in Northwest China. *Journal of Ecology*, 94, 953–958.
- Enquist BJ, Niklas KJ (2002). Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science*, 295, 1517–1520.
- Fan JW, Wang K, Harris W, Zhong HP, Hu ZM, Han B, Zhang WY, Wang JB (2009). Allocation of vegetation biomass across a climate-related gradient in the grasslands of Inner Mongolia. *Journal of Arid Environments*, 73, 521–528.
- Fang JY, Liu GH, Xu SL, Wang GC, Wen YP (1996). *Carbon Library in Terrestrial Ecosystem in China*. China Environmental Science Press, Beijing. 109–128. (in Chinese) [方精云, 刘国华, 徐嵩龄, 王庚辰, 温玉璞 (2007). 中国陆地生态系统的碳库. 中国环境科学出版社, 北京. 109–128.]
- Gale MR, Grigal DF (1987). Vertical root distributions of northern tree species in relation to successional status. *Canadian Journal of Forest Research*, 17, 829–834.
- Houghton RA (2005). Aboveground forest biomass and the global carbon balance. *Global Change Biology*, 11, 945–958.
- Jackson RB, Canadell J, Ehleringer JR, Mooney HA, Sala OE, Schulze ED (1996). A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, 108, 389–411.
- Jin Z, Dong YS, Qi YC, An ZS (2010). Soil respiration and net primary productivity in perennial grass and desert shrub ecosystems at the Ordos Plateau of Inner Mongolia, China. *Journal of Arid Environments*, 74, 1248–1256.
- Kuzyakov Y, Domanski G (2000). Carbon input by plants into the soil. Review. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 163, 421–431.
- Litton CM, Raich JW, Ryan MG (2007). Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology*, 13, 2089–2109.
- Li B (2000). *Ecology*. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese) [李博 (2000). 生态学. 高等教育出版社, 北京.]
- Ma WH (2006). *Carbon Storage in the Temperate Grassland of Inner Mongolia*. PhD dissertation, Peking University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [马文红 (2006). 内蒙古温带草地的碳储量. 博士学位论文, 北京大学, 北京.]
- Ma WH, Fang JY (2006). R:S ratios of temperate steppe and the environmental controls in Inner Mongolia. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 42, 774–778. (in Chinese with English abstract) [马文红, 方精云 (2006). 内蒙古温带草原的根冠比及其影响因素. 北京大学学报(自然科学版), 42, 774–778.]
- Mokany K, Raison R, Prokushkin AS (2006). Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, 12, 84–96.
- Ni J (2002). Carbon storage in grasslands of China. *Journal of Arid Environments*, 50, 205–218.
- Ni J (2004). Estimating net primary productivity of grasslands from field biomass measurements in temperate northern China. *Plant Ecology*, 174, 217–234.
- Niklas KJ (2005). Modelling below- and above-ground biomass for non-woody and woody plants. *Annals of Botany*, 95, 315–321.
- Niklas KJ (2006). A phyletic perspective on the allometry of plant biomass-partitioning patterns and functionally equivalent organ-categories. *New Phytologist*, 171, 27–40.
- Piao SL, Fang JY, Ciais P, Peylin P, Huang Y, Sitch S, Wang T (2009). The carbon balance of terrestrial ecosystems in China. *Nature*, 458, 1009–1013.
- Qi YC, Dong YS, Geng YB, Yang XH, Geng HL (2003). The progress in the carbon cycle researches in grassland ecosystem in China. *Progress in Geography*, 22, 342–352. (in Chinese with English abstract) [齐玉春, 董云社, 耿元波, 杨小红, 耿会立 (2003). 我国草地生态系统碳循环研究进展. 地理科学进展, 22, 342–352.]
- Sokal RR, Rohlf FJ (1995). *Biometry: the Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. WH Freeman and Company, New York.
- Southgate RI, Masters P, Seely MK (1996). Precipitation and biomass changes in the Namib Desert dune ecosystem. *Journal of Arid Environments*, 33, 267–280.
- Wang L, Niu KC, Yang YH, Zhou P (2010). Patterns of above- and belowground biomass allocation in China's grasslands: evidence from individual-level observations. *Science China Life Sciences*, 53, 851–857.
- Warton DI, Wright IJ, Falster DS, Westoby M (2006).

- Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews*, 81, 259–291.
- Weiner J (2004). Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6, 207–215.
- Wilson JB (1988). A review of evidence on the control of shoot: root ratio, in relation to models. *Annals of Botany*, 61, 433–449.
- Xia Y, Moore DI, Collins SL, Muldavin EH (2010). Aboveground production and species richness of annuals in Chihuahuan Desert grassland and shrubland plant communities. *Journal of Arid Environments*, 74, 378–385.
- Yang YH (2008). *Carbon and Nitrogen Storage in Alpine Grasslands on the Tibetan Plateau*. PhD dissertation, Peking University, Beijing. (in Chinese with English abstract) [杨元合 (2008). 青藏高原高寒草地生态系统碳氮储量. 博士学位论文, 北京大学, 北京.]
- Yang YH, Fang JY, Ji CJ, Han WX (2009a). Above- and belowground biomass allocation in Tibetan grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 20, 177–184.
- Yang YH, Fang JY, Ma WH, Guo DL, Mohammad A (2010). Large-scale pattern of biomass partitioning across China's grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 268–277.
- Yang YH, Fang JY, Pan YD, Ji CJ (2009b). Aboveground biomass in Tibetan grasslands. *Journal of Arid Environments*, 73, 91–95.

责任编辑: 牟 溥 责任编辑: 王 葳