

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201603006

引文格式: 王九峦, 马玉寿, 陈立同. 青藏高原三种优势植物生物量分配的变化规律 [J]. 广西植物, 2017, 37(6): 768-775

WANG JL, MA YS, CHEN LT. Changes in biomass allocation to leaves, stems and roots of three dominant alpine species from the Tibetan Plateau [J]. Guihaia, 2017, 37(6): 768-775

青藏高原三种优势植物生物量分配的变化规律

王九峦¹, 马玉寿^{2*}, 陈立同³

(1. 青海大学 畜牧兽医科学院, 西宁 810016; 2. 青海省畜牧兽医科学院, 西宁 810016;

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

摘要: 该研究利用 4 个由高到低不同海拔的同质园实验, 以青藏高原高寒草地优势植物垂穗披碱草 (*Elymus nutans*)、矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 和珠芽蓼 (*Polygonum viviparum*) 为对象, 分析了植物个体根、茎、叶生物量分配及根冠比的变化规律及影响因素。结果表明: (1) 植物个体根、茎、叶质量比和根冠比具有显著的种间差异; 与垂穗披碱草和珠芽蓼相比, 矮嵩草具有显著较高的根质量比而叶、茎质量比较低, 所以其根冠比较高。(2) 在向低海拔移栽的过程中, 珠芽蓼叶质量比保持不变, 茎质量比显著降低而根质量比显著升高, 根冠比表现出显著上升的趋势; 垂穗披碱草则相反, 即叶、茎质量比显著升高而根质量比显著降低, 根冠比表现出显著下降的趋势; 矮嵩草根、茎、叶质量比和根冠比则无显著变化。(3) 随着海拔降低, 年均气温明显升高而年均降雨量明显降低, 且在植物个体种源地和土壤基质保持一致的条件下, 向低海拔移栽过程中温度是导致珠芽蓼根、茎、叶生物量分配及根冠比变化的重要因素, 而水分是垂穗披碱草根、茎、叶生物量分配及根冠比变化的重要驱动因素; 矮嵩草根、茎、叶生物量分配及根冠比受其遗传因素影响较大。因此, 在将来暖干化的背景下, 青藏高原高寒草地植物生物量的分配将会发生改变, 导致它们对资源(光照、水分和土壤养分)获取和利用的变化而改变它们的种间关系, 从而影响群落的物种多样性与组成, 最终可能导致生态系统功能的变化。

关键词: 生物量分配, 叶质量比, 茎质量比, 根质量比, 根冠比, 高寒草地, 同质园

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2017)06-0768-09

Changes in biomass allocation to leaves, stems and roots of three dominant alpine species from the Tibetan Plateau

WANG Jiu-Luan¹, MA Yu-Shou^{2*}, CHEN Li-Tong³

(1. Academy of Animal and Veterinary Sciences, Qinghai University, Xining 810016, China; 2. Qinghai Academy of Science and Veterinary Medicine, Xining 810016, China; 3. Key Laboratory of adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China)

Abstract: In this study, using four common gardens from high to low elevations, we examined the shifts in the biomass allocation to leaves, stems and roots of three dominant species *Elymus nutans*, *Kobresia humilis* and *Polygonum viviparum* in alpine grasslands on the Tibetan Plateau, and explored whether this changes were controlled by the environmental factors, or by the genetic factors. In 2012, using three dominant species in alpine grasslands from the same provenance, we established four common garden experiments in Dawu, Guoluo; the Haibei Station, Haibei; Xining and Yuzhong,

收稿日期: 2016-04-12 修回日期: 2016-05-09

基金项目: 国家自然科学基金(31200306, 31570481) [Supported by the National Natural Science Foundation of China(31200306, 31570481)].

作者简介: 王九峦(1987-), 女, 河南许昌人, 硕士研究生, 主要从事草地生态学研究 (E-mail) jiuluan6929@126.com.

*通信作者: 马玉寿, 博士, 教授, 主要从事青藏高原草地恢复生态学研究 (E-mail) mayushou@sina.com.

Lanzhou from high to low altitudes. We used the mass fraction of leaves (LMF) , stems (SMF) , roots (RMF) and shoot to root ratios (R/S ratio) individually as the variables to describe plant allocation. Our results were as follows: (1) There were significant differences in the biomass allocation to leaves , stems , roots and R/S ratios among three species examined; compared to *Elymus nutans* and *Polygonum viviparum* , *Kobresia humilis* had a higher RMF but lower LMF and SMF , and thus a higher R/S ratio. (2) During the transplantation from high to low altitudes , for *Polygonum viviparum* , SMF apparently decreased while RMF significantly increased , but LMF had no changes , leading R/S ratios to have an increasing trend; by contrast , for *Elymus nutans* , LMF and SMF markedly increased while RMF significantly declined , which led R/S ratio to having a decreasing trend. (3) since mean annual temperature increases and mean annual precipitation decreased from high to low elevations , and there were the same plant origin and soil matrix among four common gardens , temperature was the main factor driving the shifts of biomass allocation to leaves , stems , roots of *Polygonum viviparum* , by contrast , water availability was the primary factor driving the shifts of biomass allocation to leaves , stems , roots of *Elymus nutans* , whereas the changes in biomass allocation to leaves , stems , roots of *Kobresia humilis* was controlled by its genetic effects. Therefore , under the future warmer and drier conditions , the biomass allocation to leaves , stems , roots of plant species in alpine grasslands would shift , and this shift would change the acquisition and utilization of resources (such as light , water and soil nutrients) and further change interspecific interactions , and would lead to changes in community diversity and species composition , and even ecosystem functioning.

Key words: biomass allocation , leaf mass fraction (LMF) , stem mass fraction (SMF) , root mass fraction (RMF) , root to shoot ratio (R/S ratio) , alpine grassland , common garden

根、茎、叶是维管植物最重要的器官,它们对植物的生长分别起着不同但却至关重要的作用。叶是植物吸收光以进行光合作用固定碳的重要器官,茎主要起着提供机械支撑,也是植物运输水分、养分的重要通道,而根则是植物吸收水分与养分的器官。根、茎、叶相对生物量的大小(或比例)称之为生物量分配,不是固定不变的,而是随着植物发育阶段、土壤养分状况、生长环境条件、环境干扰(如放牧)的变化而发生改变,而且不同植物物种之间也存在显著差异(任海彦等,2009;赵彬彬等,2009;Ma et al,2010;武高林,2010;Poorter et al,2012;徐波等,2013;Reich et al,2014;Poorter et al,2015;王银柱等,2015)。因此,准确定量研究植物根、茎、叶生物量分配比例的变化及其影响因素不仅对深入理解植物的适应和进化具有重要意义,而且有助于精确估算生态系统地下碳的分配以及全球碳循环的模拟(Reich et al,2014)。作为“地球第三极”,青藏高原是世界最高、最大的高原,平均海拔在4 000 m以上,面积达 2.5×10^6 km²。由于高海拔、低温的显著特征,青藏高原形成了北半球中纬度地区独特而脆弱的高寒生态系统,对全球变暖表现出极其强烈的敏感性(Chen et al,2013)。在过去的近50 a里,青藏高原经历了普遍而明显的变暖趋势。自20世纪60年代开始其气温以每10 a 0.2 °C的速率而升高,并且从2000年开始青藏高原变暖的趋势越来越

强(Liu & Chen,2000;Yao et al,2012;Chen et al,2013)。在模拟全球变暖的条件下,国内外学者在青藏高原高寒草地地上净初级生产力(Wang et al,2012)、凋落物分解(Luo et al,2010)、群落物种多样性(Klein et al,2004;Wang et al,2012)、植物繁殖输出(Liu et al,2012;Dorji et al,2013)、动植物的营养级关系和分解者的食物网关系(Liu et al,2011;Wu et al,2011)以及植物开花物候(Wang et al,2014)等方面开展了一系列的研究。然而,在增温情况下,目前对植物根、茎、叶生物量分配方面的研究还相对较缺乏(石富孙等,2010)。

同质园(common garden)实验是植物生理生态学中一种传统而经典的控制比较实验方法,即把不同生境生长的植物个体移栽至同一实验地点,或把同一生境的植物个体移栽至不同的实验地点,研究植物生理与形态特征的变异是受环境因素的影响还是受其遗传因素的影响。沿环境梯度变化而建立的同质园实验可以模拟植物对将来全球变化的响应,如高海拔生长的植物个体向低海拔进行移栽,可以模拟植物对未来全球变暖的响应与适应。

本研究利用由高到低4个不同海拔高度的同质园实验,以模拟未来全球变暖的情景,以青藏高原高寒草地优势植物物种垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、矮嵩草(*Kobresia humilis*)和珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)为研究对象,分析根、茎、叶生物量分配的

变化规律。拟探讨以下 2 个问题: (1) 植物根、茎、叶生物量分配是否具有种间差异? (2) 在向低海拔的移栽过程中, 植物根、茎、叶生物量分配是如何变化的? 这种变化是受遗传因素的影响, 还是受环境因子的影响?

1 材料与方法

1.1 同质园 (common garden) 实验设计与建立

2010 年 8 月中旬, 在果洛藏族自治州大武镇附近的高寒草地选择垂穗披碱草 (*Elymus nutans*)、矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 和珠芽蓼 (*Polygonum viviparum*) 3 种优势植物物种。每种植物选择 40 株高度均一的个体进行移栽, 移栽的植物个体种植在花盆中, 每个花盆种植 1 株, 花盆底部内径 15.0 cm、顶部内径 23.5 cm、高度 16.5 cm, 基质材料为按 1:1 混合的珍珠岩与泥炭土。在中国科学院西北高原生物研究所三江站(果洛州大武镇, 简称“果洛”), 为了保持花盆内温湿度的稳定性并与种源地一致, 移栽后种植物个体的花盆深埋于土壤中, 保持花盆顶部高出地面 1.5 cm。经过一年多的移栽适应, 于 2012 年 6 月上旬将 3 种植物个体分别向中国科学院西北高原生物研究所海北站(简称“海北”)、中国科学院西北高原生物研究所(西宁市, 简称“西宁”)、兰州大学榆中校区(简称“兰州”)进行移栽, 每个植物个体移栽 10 株(盆)。

在果洛(34°29.35' N, 100°13.97' E, Alt. 3 703 m)、海北(37°37' N, 101°12' E, Alt. 3 200 m)、西宁(36°37.68' N, 101°45.065' E, Alt. 2 250 m) 和兰州大学榆中校区(35°56.61' N, 104°09.079' E, Alt. 1 750 m) 建立 4 个移栽实验, 即 4 个不同海拔高度的同质园实验; 4 个同质园实验地点的年均气温和降雨分别是 -0.62 °C/501 mm、0.73 °C/446 mm、6.62 °C/377 mm 和 8.28 °C/351 mm, 表明随着移栽地点海拔高度的降低, 年均气温呈现升高的变化趋势, 而年均降雨则表现出降低的变化趋势。4 个实验地点 1950—2000 年的年均气温和降雨量数据来自 WorldClim 全球气候数据库 (Hijmans et al, 2005)。

1.2 植物个体根、茎、叶生物量分配的测定

植物个体根、茎、叶生物量分配参数, 采用植物个体根、茎、叶器官的质量所占该个体总质量的比例 (Poorter et al, 2012)。具体而言, 根质量所占个体

总质量的比例称之为根质量比 (root mass fraction, RMF), 叶质量所占个体总质量的比例称之为叶质量比 (leaf mass fraction, LMF), 茎质量所占个体总质量的比例称之为茎质量比 (stem mass fraction, SMF)。测定植物地下(根)和地上(叶和茎)的质量比例, 称之为根冠比 (root to shoot ratio, R/S ratio)。2014 年 8 月, 测定了果洛、海北、西宁和兰州 4 个同质园实验地点垂穗披碱草、矮嵩草、珠芽蓼 3 种优势植物个体的总质量以及根、茎、叶各器官的质量, 计算了根、茎、叶生物量分配的参数叶质量 (LMF)、茎质量 (SMF)、根质量 (RMF) 及根冠比 (R/S ratio)。

1.3 数据统计与分析

为满足正态分布和方差齐性, 在方差分析前对生物量分配参数叶质量 (LMF)、茎质量 (SMF)、根质量 (RMF) 以及根冠比 (R/S ratio) 进行 Log₁₀ 对数转化。首先, 利用双因素方差分析 (two-way analysis of variance, ANOVA) 检验物种和同质园实验地点对生物量分配参数叶质量 (LMF)、茎质量 (SMF)、根质量 (RMF) 及根冠比 (R/S ratio) 的影响。其次, 采用单因素方差分析 (one-way analysis of variance, ANOVA) 检验同质园实验地点生物量分配参数的种间差异, 以及单个物种生物量分配参数在 4 个同质园实验地点的差异。方差分析中, 采用 “Duncan” 进行多重比较。用 SPSS 19.0 软件进行数据分析, 用 SigmaPlot 11.0 软件绘制图。

2 结果与分析

2.1 植物根、茎、叶生物量分配的种间差异

从表 1 可以看出, 植物个体根质量比 (RMF)、茎质量比 (SMF)、叶质量比 (LMF) 生物量分配以及根冠比 (R/S ratio) 在种间具有显著差异, 而且植物个体 SMF、RMF 和 R/S ratio 的差异也与同质园实验地点具有显著关系。这是因为物种与同质园实验地点对 SMF、RMF 和 R/S ratio 具有交互作用。

在果洛和兰州同质园实验地点, LMF 在珠芽蓼、垂穗披碱草和矮嵩草之间无显著差异; 而在海北同质园实验地点, 珠芽蓼和垂穗披碱草的 LMF 显著高于矮嵩草, 在西宁同质园实验地点, 垂穗披碱草和矮嵩草的 LMF 显著高于珠芽蓼 (表 2)。在果洛同质园实验地点, 珠芽蓼和垂穗披碱草的 SMF 显著高于矮嵩草; 在海北同质园实验地点, 珠芽蓼的 SMF 最高, 垂穗披碱草次之, 矮嵩草最低; 在西宁同质园

表 1 物种和同质园实验地点对植物个体根、茎、叶生物量分配以及根冠比影响的双因素方差分析结果
Table 1 Results of two-way analysis of variance (ANOVA) for LMF, SMF, RMF and R/S ratio of the individual plant by using species and site as main factors

来源 Source	自由度 df	叶质量比 LMF		茎质量比 SMF		根质量比 RMF		根冠比 R/S ratio	
		F	P	F	P	F	P	F	P
物种 Species	2	7.14	< 0.01	138.09	< 0.001	72.73	< 0.001	61.33	< 0.001
地点 Site	3	1.78	0.173	6.32	< 0.05	0.37	0.777	0.16	0.920
物种×地点 Species × Site	6	1.64	0.171	8.30	< 0.001	4.71	< 0.01	3.34	< 0.05

表 2 植物个体根、茎、叶生物量分配以及根冠比在每个同质园实验地点的种间比较 (平均值 ± 标准差)
Table 2 Comparisons of LMF, SMF, RMF and R/S ratio of the individual plant between species at each common garden site ($\bar{x} \pm s$)

移栽地点 Transplantation site	生物量分配参数 Biomass allocation parameter	植物物种 Species		
		珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i>
兰州 Lanzhou	叶质量比 LMF	0.099 ± 0.017a	0.161 ± 0.008a	0.066 ± 0.008a
	茎质量比 SMF	0.104 ± 0.031b	0.280 ± 0.038a	0.064 ± 0.017b
	根质量比 RMF	0.797 ± 0.037a	0.559 ± 0.036b	0.870 ± 0.013a
	根冠比 R/S ratio	4.317 ± 1.089a	1.299 ± 0.200b	6.854 ± 0.774a
西宁 Xining	叶质量比 LMF	0.104 ± 0.012b	0.187 ± 0.011a	0.121 ± 0.022a
	茎质量比 SMF	0.065 ± 0.016b	0.215 ± 0.005a	0.016 ± 0.007c
	根质量比 RMF	0.831 ± 0.027a	0.598 ± 0.011b	0.864 ± 0.024a
	根冠比 R/S ratio	5.409 ± 1.027a	1.492 ± 0.067b	7.043 ± 1.396a
海北 Haibei	叶质量比 LMF	0.112 ± 0.004a	0.127 ± 0.017a	0.076 ± 0.014b
	茎质量比 SMF	0.114 ± 0.012a	0.034 ± 0.021b	0.021 ± 0.004c
	根质量比 RMF	0.775 ± 0.013b	0.569 ± 0.027c	0.904 ± 0.010a
	根冠比 R/S ratio	3.482 ± 0.250b	1.348 ± 0.145c	9.668 ± 1.273a
果洛 Guoluo	叶质量比 LMF	0.115 ± 0.005a	0.120 ± 0.018a	0.092 ± 0.009a
	茎质量比 SMF	0.206 ± 0.055a	0.176 ± 0.048a	0.001 ± 0.001b
	根质量比 RMF	0.679 ± 0.058b	0.704 ± 0.041b	0.907 ± 0.009a
	根冠比 R/S ratio	2.305 ± 0.524b	2.504 ± 0.479b	9.903 ± 0.944a

注: 不同字母表示种间的均值之间有显著差异 (Duncan 多重比较检验, $P < 0.05$)。

Note: Different letters indicate significant differences among species (Duncan post hoc test, $P < 0.05$).

实验地点, 垂穗披碱草的 SMF 最高, 珠芽蓼次之, 矮嵩草最低; 在兰州同质园实验地点, 垂穗披碱草的 SMF 显著高于珠芽蓼和矮嵩草。在果洛同质园实验地点, 矮嵩草的 RMF 和根冠比显著高于珠芽蓼和垂穗披碱草; 在海北同质园实验地点, 矮嵩草的 RMF 和根冠比最高, 珠芽蓼次之, 垂穗披碱草最低;

在西宁和兰州同质园实验地点, 矮嵩草和珠芽蓼的 RMF 和根冠比显著高于垂穗披碱草。

2.2 植物根、茎、叶生物量分配在同质园实验地点间的变化

由种源地果洛向海北、西宁和兰州移栽的过程中, 海拔相应地依次降低, 在随着海拔降低的移栽过

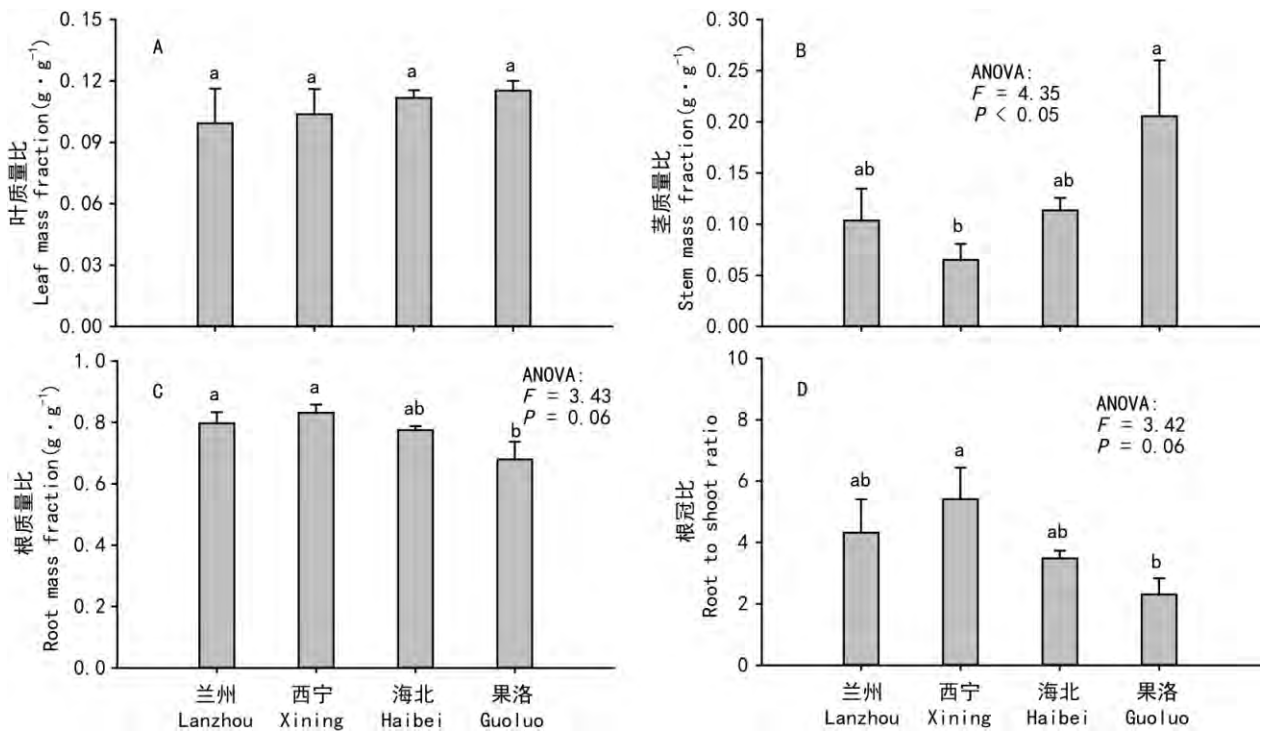


图 1 在向低海拔移栽的过程中, 珠芽蓼叶质量比、茎质量比、根质量比和根冠比的变化规律(平均值 \pm 标准差)及单因素方差分析。不同字母表示移栽地点的均值之间有显著差异(Duncan 多重比较检验, $P < 0.05$)。下同。

Fig. 1 Changes in LMF (A), SMF (B), RMF (C) and R/S ratio (D) in *Polygonum viviparum* during the transplantation from high to low elevation ($\bar{x} \pm s$), and the results of one-way analysis of variance (ANOVA) for LMF, SMF, RMF, and R/S ratio by using site as a main factor. Different letters indicate significant differences among transplantation sites (Duncan post hoc test, $P < 0.05$). The same below.

程中, 3 种优势植物物种珠芽蓼、垂穗披碱草和矮嵩草植物个体根、茎、叶生物量分配及根冠比表现出显著不同的变化趋势。对珠芽蓼而言, 向低海拔移栽过程中, 叶质量比保持不变(图 1: A), 茎质量比显著降低(图 1: B) 而根质量比显著升高(图 1: C), 根冠比表现出显著上升的趋势(图 1: D)。然而, 对垂穗披碱草而言, 叶质量比和茎质量比则显著升高(图 2: A, B), 而根质量比则显著降低(图 2: C), 根冠比表现出显著下降的趋势(图 2: D)。但对矮嵩草而言, 在向低海拔移栽过程中, 仅仅茎质量比显著增加(图 3: B), 而叶质量比、根质量比及根冠比无显著变化(图 3: A, C, D)。

3 讨论与结论

3.1 植物根、茎、叶生物量分配的种间差异

Poorter et al (2012) 认为草本双子叶植物一般比草本单子叶植物有较高的叶质量比。然而, 在 4

个同质园实验地点, 我们发现珠芽蓼(草本双子叶植物)、垂穗披碱草(草本单子叶植物)和矮嵩草(草本单子叶植物)叶质量比并无显著差异。生长于高纬度、高海拔低温环境下的植物一般会向根分配更多的生物量, 即具有较高的根质量比(Jackson et al, 1996; Cairns et al, 1997; Gill & Jackson, 2000; Schenk & Jackson, 2002; Vogel et al, 2008; Luo et al, 2012; Poorter et al, 2012)。这可能由于低温不仅限制植物地上部分(叶和茎)的生长, 而且还降低土壤养分循环速率和土壤溶液的流动从而限制养分对植物的供给, 因此较高的根质量比是植物对低温生境下低土壤养分供给的一种适应性进化的结果(Vanceve et al, 1983; Vanceve et al, 1993; Reich et al, 1997; Körner, 1999; Gill & Jackson, 2000)。与该观点一致, 我们发现典型高寒草甸优势植物矮嵩草具有较高的根质量比(0.864 ~ 0.907 $g \cdot g^{-1}$), 而且根、茎、叶生物量分配并不随着由高到低移栽地点的变化而发生改变。这表明矮嵩草根茎叶生物量

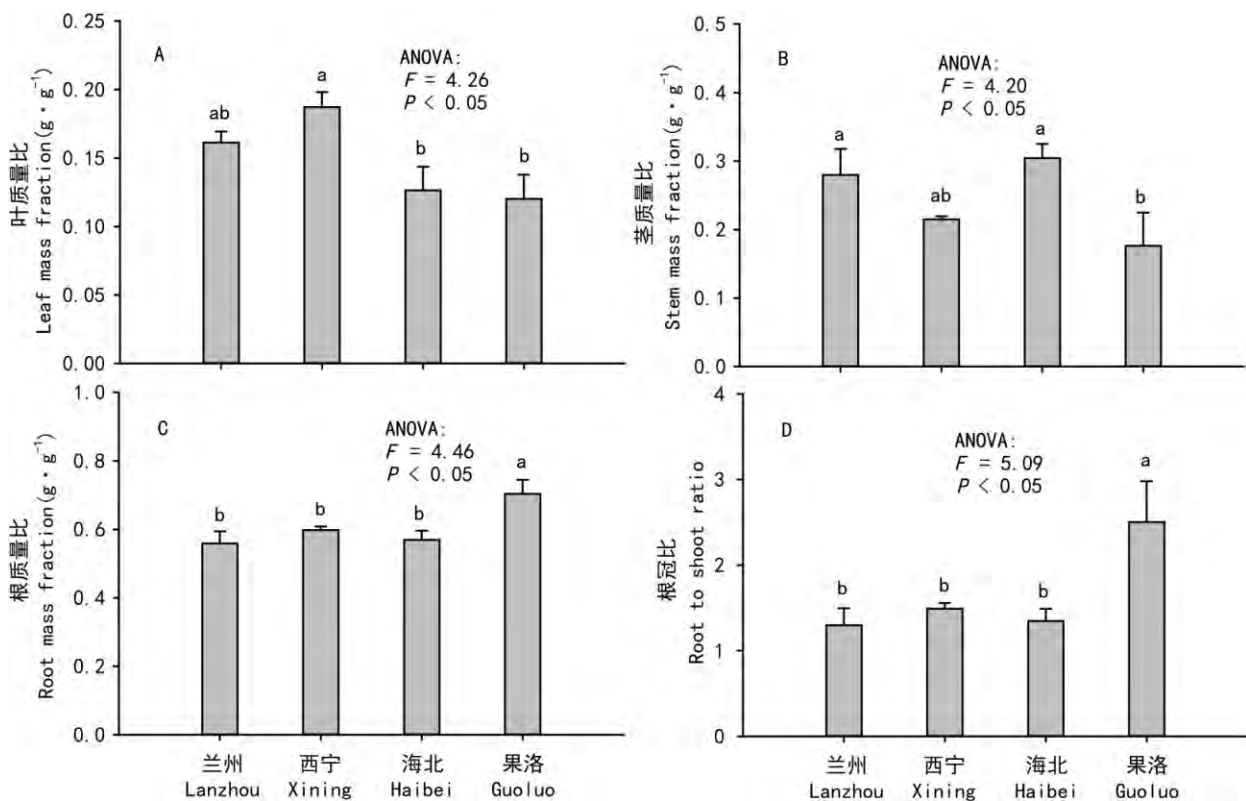


图2 在向低海拔移栽的过程中,垂穗披碱草叶质量比、茎质量比、根质量比以及根冠比的变化规律(平均值±标准差)及单因素方差分析

Fig. 2 Changes in LMF (A), SMF (B), RMF (C) and R/S ratio (D) in *E. nutans* during the transplantation from high to low elevations ($\bar{x} \pm s$), and the results of one-way analysis of variance (ANOVA) for LMF, SMF, RMF, and R/S ratio by using site as a main factor

分配已对高海拔低温的生境产生了遗传适应性。

3.2 植物根、茎、叶生物量分配的海拔变化规律及驱动因素

利用由高到低4个不同海拔高度的同质园实验,我们研究了青藏高原高寒草地3种优势物种珠芽蓼、垂穗披碱草和矮嵩草根、茎、叶生物量分配的变化。结果表明在向低海拔移栽过程中珠芽蓼和垂穗披碱草根、茎、叶生物量分配和根冠比表现出明显的变化规律,但是矮嵩草根、茎、叶生物量分配和根冠比则没有明显的变化规律。在4个同质园实验地点,因为每个物种的植株个体均来自同一种源地,并种植在相同的基质上,这表明珠芽蓼和垂穗披碱草根、茎、叶生物量分配变化主要是受环境因素(温度、降雨)而不是遗传因素的影响,而矮嵩草根、茎、叶生物量分配的变化则主要受其遗传因素的影响。

对珠芽蓼而言,在向低海拔移栽过程中(模拟增温的情景),叶质量比无显著变化,茎质量比显著降

低,而根质量比显著增加,因此根冠比显著增加,表明珠芽蓼向地下分配更多的生物量。这与石富孙等(2010)在川西北高寒草地对尼泊尔酸模(*Rumex acetosa*)和鹅绒委陵菜(*Potentilla anserine*)的增温研究结论一致。我们推测由增温而引起的轻度水分胁迫可能导致了高寒植物向地下分配更多的生物量,从而有利于植物对水分的吸收。从高到低的移栽过程中,同质园实验地点的年平均气温表现出升高的趋势(-0.62~8.28℃),而年均降雨量则呈现出明显降低趋势(501~351mm),向低海拔移栽过程中植物可能会受到轻度的水分胁迫。Poorter et al(2012)认为水分胁迫会增加植物根的RMF,尤其是在水分胁迫比较严重的情况。珠芽蓼是典型高寒草甸植物,不耐干旱,适于潮湿的高山生境。在向低海拔的移栽过程中,由于水分胁迫的严重影响,珠芽蓼的生长受到了极大制约,从而导致茎的质量比显著降低而根的质量比显著增加,最终其根冠比显著增加。因此,在向低海拔

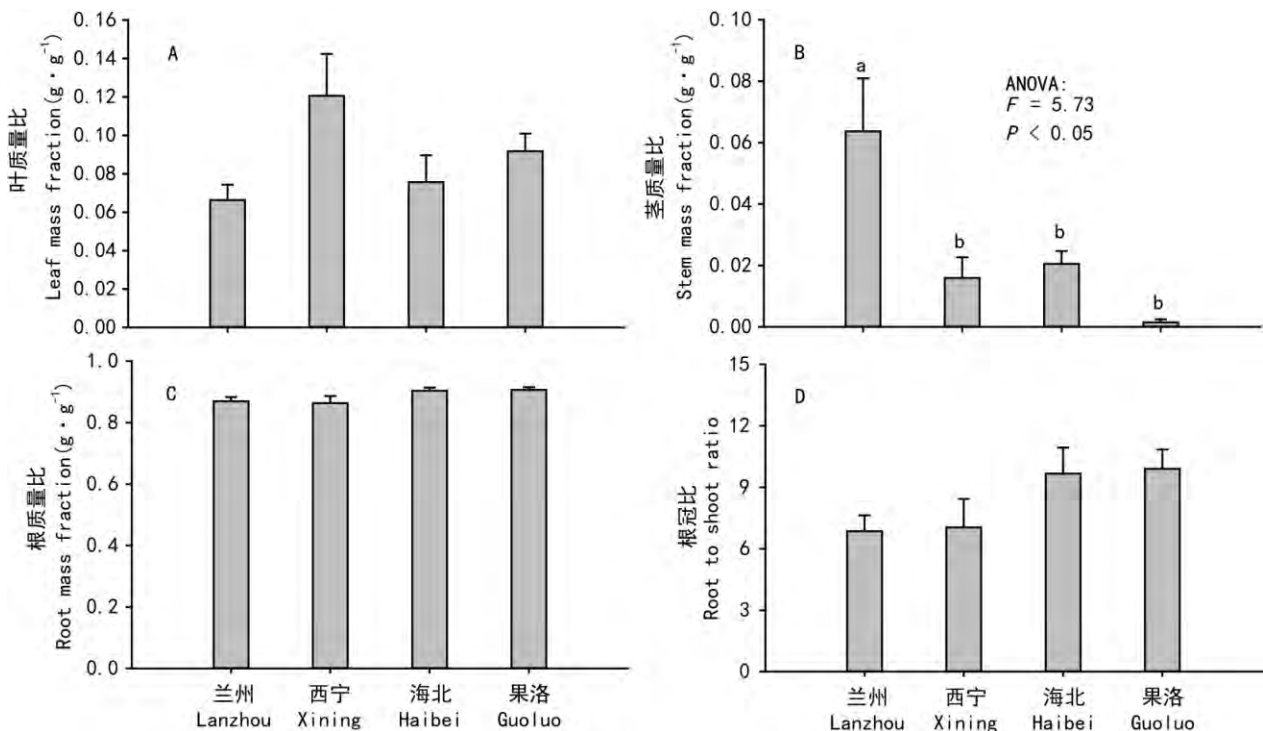


图3 在向低海拔的移栽过程中,矮蒿草叶质量比、茎质量比、根质量比及根冠比的变化规律(平均值±标准差)及单因素方差分析

Fig. 3 Changes in LMF (A), SMF (B), RMF (C) and R/S ratio (D) in *Kobresia humilis* during the transplantation from high to low elevations ($\bar{x} \pm s$), and the results of one-way analysis of variance (ANOVA) for LMF, SMF, RMF, and R/S ratio by using site as a main factor

的移栽过程,年平均降雨量是导致珠芽蓼根、茎、叶生物量分配变化的重要环境因子。

对垂穗披碱草而言,在向低海拔移栽的过程中,叶质量比和茎质量比显著升高,而根质量比比显著降低,因此根冠比显著降低,表明垂穗披碱草向地下分配较少的生物量。垂穗披碱草是禾本科披碱草属中分布最广、最为常见的短期型多年生禾草,抗旱能力强,根系入土深度为88~100 cm,能利用土壤中的深层水。尽管向低海拔的移栽过程中年均降雨量明显降低,由于垂穗披碱草较强的抗旱能力,水分的变化可能不是影响其根、茎、叶生物量分配的主要环境因子。由于随着海拔的降低,温度的升高可能促进了垂穗披碱草的生长,从而导致其叶质量比和茎质量比的显著升高,而根质量比显著降低。这与Poorter et al(2012)的观点相一致,即低温会降低植物叶的质量比和茎的质量比,而增加根的质量比,因此,在向低海拔的移栽过程,温度是垂穗披碱草根、茎、叶生物量分配变化的重要环境驱动因素。

利用4个由高到低不同海拔的同质园实验,我们发现青藏高原高寒草地3种优势植物垂穗披碱草、矮蒿草和珠芽蓼根、茎、叶生物量分配具有显著的种间差异,即矮蒿草具有较高的根质量比和根冠比,并且在向低海拔移栽的过程中它们根、茎、叶生物量分配和根冠比也表现出明显不同的变化趋势,即垂穗披碱草茎、叶质量比显著升高,而根质量与根冠比显著降低,而珠芽蓼则恰恰呈现出相反的变化趋势,然而矮蒿草根、茎、叶生物量的分配保持不变。进一步分析表明,温度是珠芽蓼根、茎、叶生物量分配发生变化的主导因素,水分则是导致垂穗披碱草根、茎、叶生物量分配变化的主要因子,而矮蒿草根、茎、叶生物量分配则受其遗传因素的支配。因此,在未来暖干化的影响,青藏高原高寒草地植物根、茎、叶生物量分配的变化可能会改变群落物种多样性和组成,进而会影响生态系统的功能。

参考文献:

CAIRNS MA, BROWN S, HELMER EH, et al, 1997. Root

- biomass allocation in the world's upland forests [J]. *Oecologia*, 111(1): 1-11.
- CHEN H, ZHU Q, PENG C, et al, 2013. The impacts of climate change and human activities on biogeochemical cycles on the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Glob Change Biol*, 19(10): 2940-2955.
- DORJI T, TOTLAND O, MOE SR, et al, 2013. Plant functional traits mediate reproductive phenology and success in response to experimental warming and snow addition in Tibet [J]. *Glob Change Biol*, 19(2): 459-472.
- GILL RA, JACKSON RB, 2000. Global patterns of root turnover for terrestrial ecosystems [J]. *New Phytol*, 147(1): 13-31.
- HIJMANS RJ, CAMERON SE, PARRA JL, et al, 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas [J]. *Int J Climatol*, 25(15): 1965-1978.
- JACKSON RB, CANADELL J, EHLERINGER JR, et al, 1996. A global analysis of root distributions for terrestrial biomes [J]. *Oecologia*, 108: 389-411.
- KLEIN JA, HARTE J, ZHAO XQ, 2004. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau [J]. *Ecol Lett*, 7(12): 1170-1179.
- KÖRNER C, 1999. *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems (M)*. Berlin: Springer.
- LIU XD, CHEN BD, 2000. Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades [J]. *Int J Climatol*, 20(14): 1729-1742.
- LIU YZ, MU JP, NIKLAS KJ, et al, 2012. Global warming reduces plant reproductive output for temperate multi-inflourescence species on the Tibetan Plateau [J]. *New Phytol*, 195(2): 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 [J]. *Ecology*, 92(6): 1201-1207.
- 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 [J]. *Glob Change Biol*, 16(5): 1606-1617.
- LUO YJ, WANG XK, ZHANG XQ, et al, 2012. Root: shoot ratios across China's forests: Forest type and climatic effects [J]. *For Ecol Manage*, 269: 19-25.
- MA WL, SHI PL, LI WH, et al, 2010. The change of individual plant traits and biomass allocation in alpine meadow with elevation variation on the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Sci Chin Life Sci*, 53(9): 1142-1151.
- POORTER H, JAGODZINSKI AM, RUIZ-PEINADO R, et al, 2015. How does biomass distribution change with size and differ among species? An analysis for 1200 plant species from five continents [J]. *New Phytol*, 208(3): 736-749.
- POORTER H, NIKLAS KJ, REICH PB, et al, 2012. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control [J]. *New Phytol*, 193(1): 30-50.
- REICH PB, GRIGAL DF, ABER JD, et al, 1997. Nitrogen mineralization and productivity in 50 hardwood and conifer stands on diverse soils [J]. *Ecology*, 78(2): 335-347.
- REICH PB, LUO Y, BRADFORD JB, et al, 2014. Temperature drives global patterns in forest biomass distribution in leaves, stems, and roots [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 111(38): 13721-13726.
- REN HB, ZHENG SX, BAI YF, 2009. Effects of grazing on foliage biomass allocation of grassland communities in Xilin river basin, Inner Mongolia [J]. *Chin J Plant Ecol*, 33(6): 1065-1074. [任海彦, 郑淑霞, 白永飞, 2009. 放牧对内蒙古锡林河流域草地群落植物茎叶生物量资源分配的影响 [J]. *植物生态学报*, 33(6): 1065-1074.]
- SCHENK HJ, JACKSON RB, 2002. The global biogeography of roots [J]. *Ecol Monogr* 72(3): 311-328.
- SHI FS, WU N, WU Y, 2010. Responses of plant growth and substance allocation of three dominant plant species to experimental warming in an alpine grassland, Northwestern Sichuan, China [J]. *Chin J Plant Ecol*, 34(5): 488-497. [石富孙, 吴宁, 吴彦, 2010. 川西北高寒草地 3 种主要植物的生长及物质分配对温度升高的响应 [J]. *植物生态学报*, 34(5): 488-497.]
- VANCLEVE K, OLIVER L, SCHLENTNER R, et al, 1983. Productivity and nutrient cycling in Taiga forest ecosystems [J]. *Can J Res*, 13(5): 747-766.
- VANCLEVE K, YARIE J, ERICKSON R, et al, 1993. Nitrogen mineralization and nitrification in successional ecosystems on the Tanana River Floodplain, Interior Alaska [J]. *Can J Res*, 23(5): 970-978.
- VOGEL JG, BOND-LAMBERTY BP, SCHUUR EAG, et al, 2008. Carbon allocation in boreal black spruce forests across regions varying in soil temperature and precipitation [J]. *Glob Change Biol*, 14(7): 1503-1516.
- WANG SP, DUAN JC, XU GP, et al, 2012. Effects of warming and grazing on soil N availability, species composition, and AN-PP in an alpine meadow [J]. *Ecology* (11), 93: 2365-2376.
- WANG SP, MENG FD, DUAN JC, et al, 2014. Asymmetric sensitivity of first flowering date to warming and cooling in alpine plants [J]. *Ecology*, 95(12): 3387-3398.
- WANG YZ, WANG D, LIU Y, et al, 2015. Biomass allocation of *Miscanthus sinensis* and *Panicum virgatum* response to different water conditions [J]. *Pratacult Sci*, 32(2): 263-240. [王银柱, 王冬, 刘玉, 等, 2015. 不同水分梯度下能源作物芒草和柳枝稷生物量分配规律 [J]. *草业科学*, 32(2): 236-240.]
- WU GL, CHEN M, DU GZ, 2010. Response of biomass allocation and morphological characteristics to light and nutrient resources for seedlings of three alpine species [J]. *Acta Ecol Sin*, 30(1): 60-66. [武高林, 陈敏, 杜国祯, 2010. 三种高寒植物幼苗生物量分配及性状特征对光照和养分的响应 [J]. *生态学报*, 30(1): 60-66.]
- WU XW, DUFFY JE, REICH PB, et al, 2011. A brown-world cascade in the dung decomposer food web of an alpine meadow: effects of predator interactions and warming [J]. *Ecol Monogr*, 81(2): 313-328.
- XU B, WANG JN, SHI FS, et al, 2013. Adaptation of biomass allocation patterns of wild *Fritillaria unibracteata* to alpine environment in the eastern Qinghai-Xizang Plateau [J]. *Chin J Plant Ecol*, 37(3): 187-196. [徐波, 王金牛, 石富孙, 等, 2013. 青藏高原东缘野生暗紫贝母生物量分配格局对高山生态环境的适应 [J]. *植物生态学报*, 37(3): 187-196.]
- YAO T, THOMPSON L, YANG W, et al, 2012. Different glacier

(下转第 798 页 Continue on page 798)

- NIINEMETS Ü, CESCATTI A, RODEGHIERO M, et al, 2006. Complex adjustments of photosynthetic potentials and internal diffusion conductance to current and previous light availabilities and leaf age in Mediterranean evergreen species *Quercus ilex* [J]. *Plant Cell Environ*, 29(6): 1159–1178.
- OGUCHI R, HIKOSAKA K, HIROSE T, 2003. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? [J]. *Plant Cell Environ*, 2003, 26(4): 505–512.
- ONO K, NISHI Y, WATANABE A, et al, 2001. Possible mechanisms of adaptive leaf senescence [J]. *Plant Biol*, 3(3): 234–243.
- POORTER H, GARNIER E, 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components [J]. *Handb Func Plant Ecol*: 81–120.
- REICH PB, WALTERS MB, ELLSWORTH DS, et al, 1998. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups [J]. *Oecologia*, 114(4): 471–482.
- SILVA ÁML, LOPES SDF, VITORIO LAP, 2014. Plant functional groups of species in semiarid ecosystems in Brazil: wood basic density and SLA as an ecological indicator [J]. *Braz J Bot*, 37(3): 229–237.
- SIMS DA, PEARCY RW, 1992. Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhize* (Araceae) to a transfer from low to high light [J]. *Am J Bot*, 79(4): 449–455.
- SULTAN SE, 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history [J]. *Trend Plant Sci*, 5(12): 537–542.
- SCHAFFER WM, FOX GA, 1989. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities [J]. *Bull Math Biol*, 51(3): 409–411.
- VENDRAMINI F, DIAZ S, GURVICH DE, et al, 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species [J]. *New Phytol*, 154(1): 147–157.
- WANG XQ, MA LY, JIA ZK, et al, 2005. Research and application advances in leaf area index (LAI) [J]. *Chin J Ecol*, 24(5): 537–541. [王希群, 马履一, 贾忠奎, 等, 2005. 叶面积指数的研究和应用进展 [J]. *生态学杂志*, 24(5): 537–541.]
- WANG YZ, HONG W, WU CZ, et al, 2009. Research on leaf traits for different age leaves of dominant species in *Castanopsis carlessi* forests in Lingshishan National Forest Park [J]. *J For Environ*, 29(3): 203–209. [王英姿, 洪伟, 吴承祯, 等, 2009. 灵石山米槠林优势种群不同叶龄叶属性的研究 [J]. *福建林学院学报*, 29(3): 203–209.]
- WARREN CR, 2006. Why does photosynthesis decrease with needle age in *Pinus pinaster* [J]. *Tree*, 20(2): 157–164.
- WESTOBY M, 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme [J]. *Plant soil*, 199(2): 213–227.
- WILLIAMS K, PERCIVAL F, MERINO J, et al, 1987. Estimation of tissue construction cost from heat of combustion and organic nitrogen content [J]. *Plant Cell Environ*, 10(9): 725–734.
- WRIGHT IJ, GROOM PK, LAMMONT BB, et al, 2004. Short Communication: Leaf trait relationships in Australian plant species [J]. *Func Plant Biol*, 31(5): 551–558.
- WRIGHT IJ, RICH PB, WESTOBY M, et al, 2004. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 428(6985): 821–827.
- XIA YY, MAO ZJ, MA LX, et al, 2008. Effect of water conditions on proline and chlorophyll contents in *Pinus koraiensis* and *Pinus sibirica* [J]. *Bull Bot Res*, 28(3): 330–335. [夏莹莹, 毛子军, 马立祥, 等, 2008. 水分条件对红松和西伯利亚红松针叶脯氨酸与叶绿素含量的影响 [J]. *植物研究*, 28(3): 330–335.]
- XU SK, XUE L, 2012. Leaf characteristics of six broadleaved stands [J]. *J NW For Univ*, 27(6): 20–25. [许松葵, 薛立, 2012. 6种阔叶树种幼林的叶性状特征 [J]. *西北林学院学报*, 27(6): 20–25.]
- XUE L, CAO H, 2010. Changes of leaf traits of plants under stress resistance [J]. *Ecol Environ Sci*, 19(8): 2004–2009. [薛立, 曹鹤, 2010. 逆境下植物叶性状变化的研究进展 [J]. *生态环境学报*, 19(8): 2004–2009.]
- ZHANG L, LUO TX, 2004. Advances in ecological studies on leaf life span and associated leaf traits [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2004, 28(6): 844–852. [张林, 罗天祥, 2004. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展 [J]. *植物生态学报*, 28(6): 844–852.]
- ZHANG L, LUO TX, DENG KM, et al, 2008. Vertical variations in specific leaf area and leaf dry matter content with canopy height in *Pinus yunnanensis* [J]. *J Beijing For Univ*, 30(1): 40–44. [张林, 罗天祥, 邓坤枚, 等, 2008. 云南松比叶面积和叶干物质含量随冠层高度的垂直变化规律 [J]. *北京林业大学学报*, 30(1): 40–44.]

(上接第 775 页 Continue from page 775)

- status with atmospheric circulations in Tibetan Plateau and surroundings [J]. *Nat Clim Change*, 2(9): 663–667.
- ZHAO BB, NIU KC, DU GZ, 2009. The effect of grazing on above ground biomass allocation of 27 plant species in an alpine meadow plant community in Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Acta Ecol Sin*, 29(3): 1596–1606. [赵彬彬, 牛克昌, 杜国祯, 2009. 放牧对青藏高原东缘高寒草甸群落 27 种植物地上生物量分配的影响 [J]. *生态学报*, 29(3): 1596–1606.]