



中国草地生物量地上-地下分配格局: 基于个体水平的研究

王亮, 牛克昌, 杨元合, 周鹏

北京大学城市与环境学院生态学系, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871

E-mail: liangwang@pku.edu.cn

收稿日期: 2010-03-17; 接受日期: 2010-04-04

国家自然科学基金(批准号: 30870381)和国家科技支撑计划(批准号: 2007BAC06B01)资助项目

摘要 生物量的地上-地下分配反映了植物的生长策略, 并且生物量地上-地下分配会影响土壤碳输入进而影响陆地生态系统碳循环. 然而, 根系采样的困难使得作为陆地生态系统碳循环模型中重要参数的地下-地上生物量比(R/S)存在很大不确定性. 2006~2007 年, 分别对内蒙温带草地 19 个样地中的 42 个优势物种, 以及青藏高寒草地 16 个样地中 53 个优势物种的地上生物量与地下生物量进行了调查, 试图揭示个体水平上草地生物量的地上-地下分配格局及其与环境因素的关系, 同时与群落水平的观测结果进行比较. 总体上, 中国草地物种的地下-地上生物量比的中值为 0.78, 其中青藏高寒草地植物个体的 R/S 低于内蒙温带草地, 青藏高寒草地植物个体地上生物量与地下生物量相关生长关系的斜率显著低于内蒙温带草地植物. 中国草地植物个体水平的地下-地上生物分配并不支持等速生长假说. 中国草地植物个体水平的地下-地上生物量比随年均温和年降水没有明显变化趋势. 群落水平与个体水平的 R/S 存在很大差异, 可能的原因是个体水平根系采样不全而低估了 R/S , 而群落采样低估了地上生物量同时高估了地下生物量致使 R/S 被高估. 结果表明, 如果用之前报道的 R/S 可能会高估草地地下生物量.

关键词

温带草地
高寒草地
地下-地上生物量比
根冠比
相关生长
等速生长
内蒙古
青藏高原

植物生物量的地上-地下分配反映了植物的生长策略, 属于植物生活史对策理论的核心论题之一^[1-3]. West, Brown 和 Enquist 提出的分形分配网络模型(WBE 模型)从养分和水分高效输导的角度解释了生物的各种相关生长(异速生长)关系^[4-6], 随后, Enquist 和 Niklas^[7]又发展了相关生长理论. 他们认为, 如果维管植物满足 3 个假设: (1) 植物根和茎的密度在个体发育过程中基本恒定; (2) 根和茎的有效水力截面积相同; (3) 植物茎的长度与根长度大致按比例增长,

那么地上(叶片与茎)和地下(根)的生物量大致等速生长. 但是许多草本植物并不具备木本植物那样的分形结构, 并且根、茎长度的增加并非总是按比例变化. 虽然这一理论得到了大量实测数据的支持, 但是这些实测数据中的草本植物多来自室内控制实验和部分野外试验^[7-10], 尚缺乏沿环境梯度大尺度范围内统一方法的观测数据. 因此, 有必要沿环境梯度大尺度范围内统一方法观测数据来检验草本植物是否符合等速生长假说.

英文版见: Wang L, Niu K C, Yang Y H, et al. Patterns of above- and belowground biomass allocation in China's grasslands: evidence from individual-level observations. *Sci China Life Sci*, 2010, 53: 851—857, doi: 10.1007/s11427-010-4027-z

植物地上-地下生物量分配方式不仅影响植物个体的生长,还会影响植被结构及其生物量分配,进而影响到生态系统土壤中碳输入和整个陆地生态系统碳循环^[11~13].然而地下-地上生物量比(R/S)是许多陆地生态系统碳循环模型的重要参数^[14],但是由于根系采样等诸多困难使地下-地上生物量比还存在很大不确定性^[10,15~17].Mokany 等人^[18]评估了以往文献中报道的 R/S 数据,指出在全球不同生态系统中获取的 786 个 R/S 数据中有 62% 的数据不可靠,从而导致地下生物量被严重高估.为了更准确地估算草地生态系统的根生物量,就必须更准确地估计草地植物的地下-地上生物量比^[18].目前,中国主要草地生态系统类型中的地上、地下生物量在群落水平上已经有了较为系统的研究^[19~21],结果显示,总体上无论是内蒙温带草原还是青藏高原高寒草地的 R/S 都要大于全球草地^[10,15,22].同时发现,群落水平上青藏草地生物量地上-地下分配符合等速生长假说^[15],但是并未观察到 R/S 随年均温或者年降水呈显著变化趋势^[10,17,22].然而,过去的研究主要集中在群落水平,但是由于群落方法在区分死根与活根等诸多困难, R/S 还是存在一定的不确定性.因此有必要从个体角度来研究地上地下生物量比,特别是有助于对群落和个体两种方法进行比较.从而为更准确地计算地下生物量碳储量提供有效的 R/S 实测值.并从个体水平验证已有的

结论,以期对该重要问题有更全面地认识.目前还没有研究从个体水平上揭示中国草地生物量分配的大尺度分配格局,也不清楚个体水平和群落水平之间生物量分配格局是否存在差异.

2006~2007 年,对中国主要草地内蒙温带草地和青藏高寒草地进行了大范围的调查取样,以调查内蒙古温带草地植物与青藏高原高寒草地植物个体的地上-地下生物量分配格局及其与环境因素的关系,并且与群落水平观察到的结果进行比较.试图揭示:(1) 个体水平上中国北方不同草地类型的地下-地上生物量比,并与群落水平的结果进行比较;(2) 个体水平上中国北方草地生物量的地上-地下分配关系;(3) 个体水平上草地生物量地下-地上比与气候因素的关系.

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究区域横跨内蒙古地区的 3 种草地类型(草甸草原、典型草原和荒漠草原)和青藏高原的 2 种典型草地(高寒草原和高寒草甸)(图 1)^[23].其中,内蒙古地区的研究范围为 112.82°~120.12°(E), 41.76°~49.89°(N), 海拔为 669~1435 m, 生长季温度 8.7~14.8℃, 生长季降水为 133~448 mm; 青藏高原地区

图 1 样点分布示意图^[23]

的研究范围为 92.35°~102.31°(E), 30.47°~37.78°(N), 海拔为 3196~4964 m, 生长季温度 3.2~8.5℃, 生长季降水 184~361 mm. 采样点的地理位置如图 1 所示.

1.2 样品采集

在研究区内, 按温度、降水及海拔梯度选取受人类活动影响相对较小的典型草地类型为样地. 其中, 在内蒙古温带草地区选择了 19 个样地(草甸草原: 6 个, 典型草原: 7 个, 荒漠草原: 6 个). 在这些样地中取样调查了 42 个种, 隶属于 13 个科, 27 个属; 在青藏高原的 7 个地区(海北、天峻、风火山、五道梁、沱沱河、那曲及当雄)选择了 16 个样地(高寒草原: 6 个, 高寒草甸: 10 个), 取样调查了 53 个种, 隶属于 12 个科, 30 个属.

在每处样地, 选取盖度较大的优势物种, 每个物种选取 5~10 株成熟且完整的个体^[24](植株个体非常小的物种, 选择 20 株左右然后合并为 5 份样品), 根据植物根系的生长方向、深度用铁锹挖取包含植物全部或绝大多数根系的土块(通常在每个植株的基部 10~20 cm 的范围内挖取 20~30 cm 深的土块), 仔细地去除附着在目标植物根系上的土壤及其他植物的根等杂质, 同时去除已经处于半分解状态的死根. 取样过程中保证地上部分和地下部分连在一起, 并尽量保证所取根系的完整性. 将植株分为地上和地下两部分, 地下部分装入封口袋然后放入车载冰箱或者冷藏箱中带回实验室; 地上部分分为茎、叶及繁殖部分, 分别装入信封, 并在一天之内将其烘干以防腐烂. 在实验室中根系样品用冷水(<5℃)清洗干净后与地上部分样品一样, 在 65℃条件下烘干至恒重.

1.3 气候数据

气候数据来自世界气候数据网站(<http://www.worldclim.org/>), 空间分辨率为 0.0083°(在赤道附近约为 1 km²)^[25,26]. 该数据使用了 1950~2000 年全球已有的气候站点数据进行插值. 然后利用经度、纬度及海拔信息来提取样地的月均温、月降水数据从而计算得到各个样地的年均温(MAT)和年降水数据(MAP)来研究气候因子对地上-地下生物量比的影响.

1.4 数据处理

计算同一样地、同一物种的不同个体的地上生物

量和地下生物量计算的平均值, 在此基础上得到各物种在样地水平的地下-地上生物量比. 分别用普通线性回归(OLS)和 II 类线性回归(reduced major axis regression)建立经过对数变换后的地上生物量(log shoot), 地下生物量(log root)之间的关系^[8,9]. 此处, 利用 Falster 等人^[27]开发的软件包 SMATR(standardized major axis tests and routines)计算得到方程的斜率(α)和截距(log β). 利用其对不同地区的植物进行方差分析, 比较各植物类群的斜率(α)是否一致. 当 $P<0.05$ 时, 认为斜率(α)或截距(log β)在不同植物类群中存在差别^[9,15], 检验斜率与 1 是否存在显著性差异来验证地下地上生物量是否符合等速生长关系(isometric relationship)^[28].

2 结果

2.1 地下-地上生物量比

图 2 给出了本研究的个体植物的地上生物量、地下生物量及 R/S 的频度分布图, 由图可知, 植物个体水平的 R/S 在不同的样地和物种间, 表现出非常大的变异, 处于 0.2~17.7. 相应地, 在群落水平上地下-地上生物量比变异也很大, 从最小值 0.4 到最大值 32.2(表 1). 总体来说, 个体水平的温带草地植物的 R/S 大于高寒草地(中值分别为 0.84 和 0.65); 由已发表的中国内蒙古温带草地、青藏高原高寒草地群落水平数据可知, 温带草地植物的 R/S 同样大于高寒草地(中值分别为 6.3 和 5.8).

2.2 地上、地下生物量相关生长关系

个体水平上, 中国草地植物的地上、地下生物量关系可以用指数方程表示: $S=1.1465R^{0.5302}$ ($r^2=0.47$, $P<0.001$, S 代表地上生物量, R 代表地下生物量, 利用普通线性回归得到). 中国草地植物的相关生长关系斜率为 0.78, 95%置信区间为 0.70~0.86(II 类线性回归)(表 2). 其中, 青藏高原高寒草地与内蒙古温带草地的相关生长关系的斜率分别为 0.71 和 0.84(表 2, 图 3(D)), 两者之间存在显著差异($P<0.05$). 中国草地植物相关生长关系斜率小于全球草地植物相关生长关系斜率(Enquist 数据库中所有植物类). 此外, 青藏高原高寒草地的相关生长关系斜率与全球草地植物相关生长关系斜率(Enquist 的数据库中地上生物量在 0.18~15.64 g

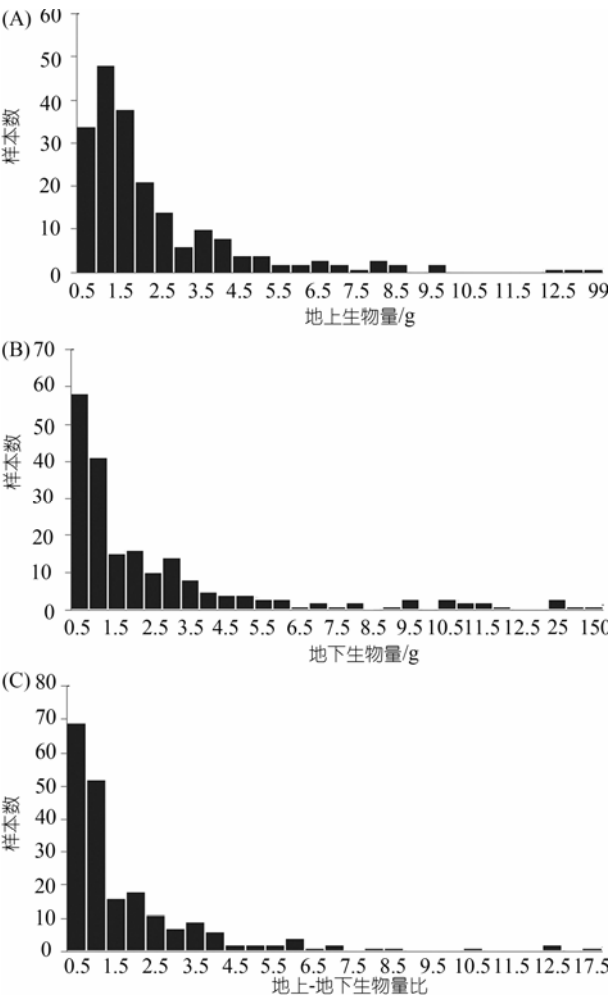


图 2 中国草地植物个体地上生物量、地下生物量与地下-地上生物量比频度分布图

的被子植物)存在显著差异($P<0.05$). 但是没有观察到内蒙温带草地相关生长关系的斜率与全球草地植物相关生长关系斜率(Enquist 的数据库中地上生物量

在 0.18~15.64 g 的被子植物)差异显著($P<0.05$).

2.3 R/S与气候因子的关系

如图 4 所示, 总体上未发现植物个体 R/S 与年均温有相关关系, 但是发现植物个体 R/S 与年降水有弱的负相关关系(MAT: $r^2=0.02$, $P>0.05$; MAP: $r^2=0.03$, $P<0.05$). 其中, 内蒙温带草地植物 R/S 与年均温、年降水均未发现相关关系(MAT: $r^2=0.02$, $P>0.05$; MAP: $r^2=0.02$, $P>0.05$); 青藏高寒草地植物 R/S 与年均温未发现相关关系: 但与年降水成弱的负相关关系(MAT: $r^2=0.03$, $P>0.05$; MAP: $r^2=0.06$, $P<0.05$).

3 讨论

3.1 中国草地植物的地下-地上生物量比

个体水平上, 内蒙温带草地植物的 R/S 高于青藏高寒草地植物的 R/S , 该结果与群落调查得到的 R/S 结果一致^[15,22]. 但因为新疆温带草地的 R/S 较内蒙温带草地低, 总体上中国温带草地 R/S 与高寒草地差别没有显著差别^[10]. 个体水平上, 中国内蒙温带草地植物与青藏高寒草地植物的 R/S 总体上都高于所选取的 Enquist 全球数据中与本研究中植物个体大小范围相近(地上生物量 0.18~15.64 g)的被子植物的 R/S . 同样, 群落水平的研究显示, 中国内蒙的温带草地和高寒草地的 R/S 也显著高于全球草地, 这可能与中国草地的温度较低, 降水较少有关, 同时地上生物量、土壤质地等其他原因也可能对 R/S 产生影响^[10]. 由于 Enquist 数据并不能提供多数数据的具体植物、样地、气候等信息, 所以还不清楚造成本研究 R/S 高于全球数据的确切原因, 还需进一步分析.

虽然基于植物个体和群落的地上地下生物量分

表 1 不同草地类型个体水平和群落水平的 R/S^a

草地类型	个体 R/S				群落 R/S			
	样本数	中值	最小值	最大值	样本数	中值	最小值	最大值
温带草地	106	0.84	0.25	12.48	101	6.3	0.4	32.2
荒漠草原	25	1.40	0.25	12.48	44	6.7	2	32.2
典型草原	47	0.67	0.29	8.16	54	5.3	0.4	19.9
草甸草原	34	1.11	0.30	5.36	18	5.2	1.9	14.7
高寒草地	101	0.65	0.21	17.72	112	5.8	0.8	13
高寒草甸	65	0.47	0.21	17.72	73	5.2	0.8	13
高寒草原	36	1.68	0.26	10.23	39	6.8	1.4	12.7
全球	324	0.59	0.05	7.33	46	4.5	0.8	26

a) 个体水平全球数据来自文献[7]中地上生物量在 0.18~15.64 g 的被子植物, 群落水平全球数据来自文献[18]中的数据库, 群落水平上, 温带草地数据来自马文红、方精云^[22]所发表的数据, 高寒草地数据来自 Yang 等人^[15]所发表的数据

配格局有很多相似之处, 而且无论个体水平的地下-地上生物量比, 还是群落水平的地下-地上生物量比都与各自方法得到的全球数据具有可比性, 但个体水平 R/S 的绝对值却远小于群落 R/S 。

本研究的个体数据采样点和群落水平采样点都是内蒙古温带草地及青藏高原高寒草地的典型植被类型的典型样地。尽管具体地理位置和采样时间并不完

全一致, 可能会有小环境的差别, 但是总体上不会对 R/S 产生太大的影响。从 R/S 的平均方式来看, 群落方法可以理解为对各个物种的加权平均值。而个体采样方法得到的样地水平 R/S 并没有考虑各物种的权重, 同时忽略了许多非优势种。这也是误差的一个重要来源。但是考虑到个体水平与群落水平 R/S 的巨大差异, 认为最重要的误差来自采样。然而任何单方面

表 2 不同地区草地植物地上生物量与地下生物量分配关系^{a)}

草地类型	样本量	r^2	斜率(95%置信区间)	截距	P (斜率 $H_0=1.0$)
温带草地	106	0.50	0.84(0.74-0.97)	0.00	0.016
高寒草地	101	0.43	0.71(0.61-0.83)	0.09	0.000
中国草地	207	0.46	0.78(0.70-0.86)	0.04	0.000
全球	324	0.55	0.90(0.83-0.96)	0.26	0.003
总体	531	0.50	0.89(0.84-0.95)	0.17	0.000

a) 斜率和截距分别由 II 类线性回归直线得到。P 值为检验斜率与 1.0 是否有显著差别的统计量。全球数据来自文献[7]中地上生物量在 0.18~15.64 g 的被子植物

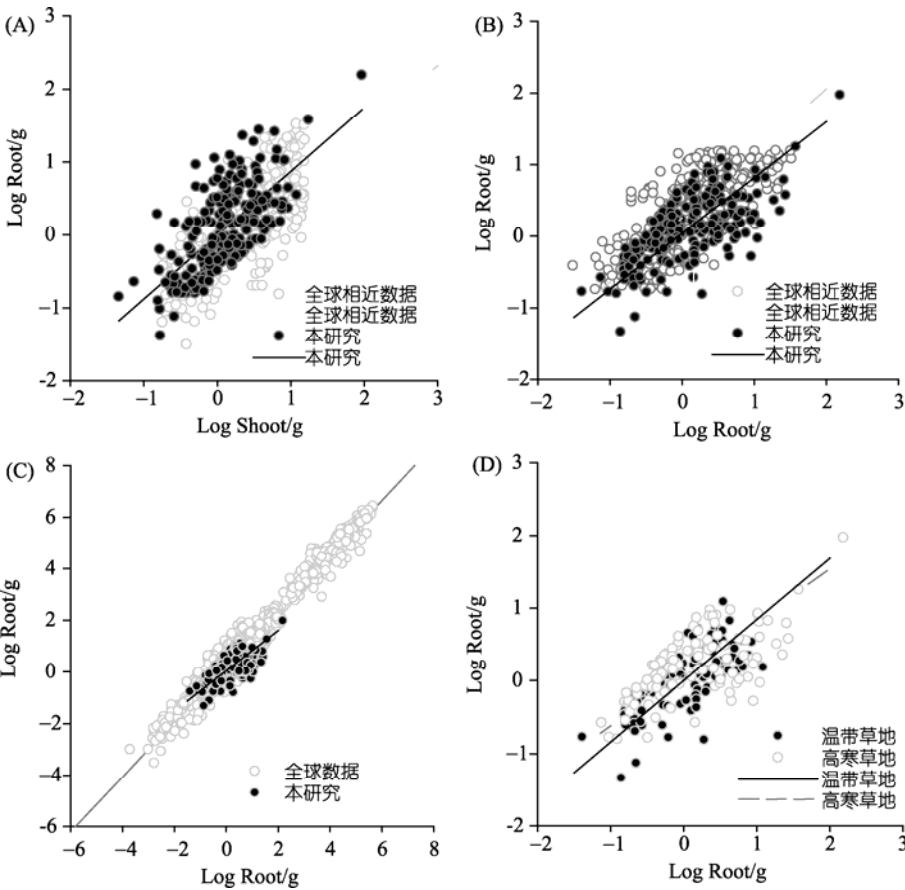


图 3 不同植被类型植物地上-地下生物量相关生长关系

(A)和(B) 本研究与全球生物量相近植物(Global selected)比较; (C) 本研究与全球数据各类植物比较; (D) 是内蒙温带草地植物与青藏高原高寒草地植物比较。Log Shoot 为地上生物量对数, Log Root 为地下生物量对数。(A) 普通最小二乘法(OLS)回归; (B)-(D) II 类线性回归

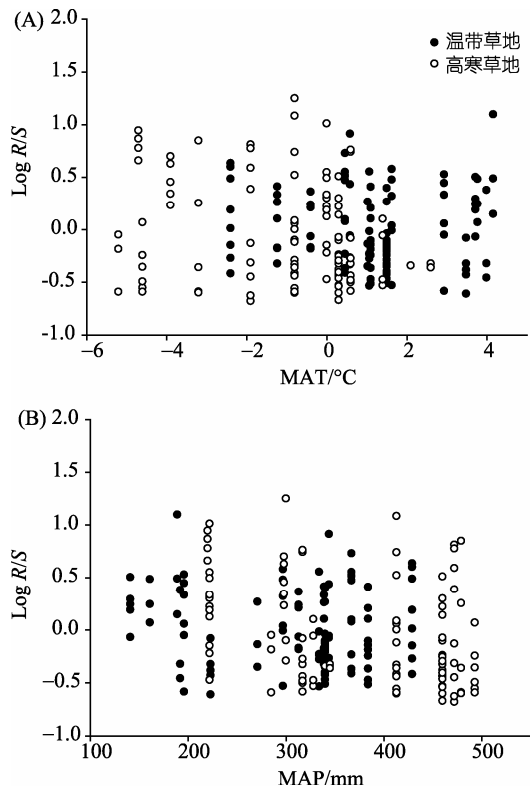


图4 气候因子与R/S的关系

(A) 对数变换后的地下-地上生物量比与年均温(MAT)的关系; (B) 地下-地上生物量比与年降水(MAP)的关系. 实心圆点为内蒙温带草地植物(Temp), 空心圆点为青藏高寒草地植物(Alpine)

采样方法都无法解释个体和群落水平 R/S 的差别. 一方面, 个体水平 R/S 被低估: 采样过程中虽然尽量保持根系完整, 但是不可避免会损失一部分根, 由于采样时选择成熟且完整的植物, 因而地上部分则较准确. 关于个体根系采样的损失, 由于采样方法的限制, 很难给出确切的数字, 但是与其他个体水平研究^[29-32]比较后并未发现本研究采样损失量有明显差异; 另一方面, 群落水平 R/S 被高估. 主要原因可能有两方面: 其一, 牛羊等食草动物的采食造成地上生物量被低估, 同时齐地面刈割获取也会损失少部分地上生物量; 其二, 虽然通过颜色等方法区分了死根和活根^[33], 但由于草地群落中植物的种类众多, 根的颜色、形态多样, 使区分死根和活根的难度很大, 地下部分可能被高估.

但不同类型的草地 R/S , 被高估或者低估的比例可能会有不同, 还需进一步在同一个地点、相同的草地类型中, 同时进行个体水平和群落水平调查, 从而

明确从个体-群落到生态系统的 R/S 的差异及其原因.

3.2 生物量的地上-地下分配关系

个体水平上, 中国草地生物量的地上-地下分配斜率与 1.0 存在显著差异, 这与 Enquist 等人在全球尺度上观察到的结果不一致(图 3(C)), 表明中国草地生物量的地上地下分配并不支持等速生长假说. 出现上述现象的原因可能有两点: (1) 本研究所采植物的生物量变化范围较窄. 选取的地上生物量范围与本研究相近的这段全球数据地上-地下生物量关系的 r^2 只能达到 0.55(远低于总体的 0.97), 同时发现无论是 Enquist 数据库中与本研生物量相近的植物还是青藏及内蒙的植物地上-地下相关生长关系的斜率都与 1 有显著差别; (2) 本研究的对象是草本植物, 尤其是青藏高寒草地植物, 其分形结构并不像木本植物那样清楚. 许多多年生草本物种为莲座状叶基生的植物, 其茎主要是繁殖器官的支持结构, 而非起到向叶运输营养的通道作用; 而地下部分也不都是吸收营养和水分的器官, 它们常常异化出具有储藏或者其他功能的结构, 如块茎、块根、地下茎等. 即可能很多草地植物不能够完全满足 Enquist 等人的理论假设, 特别是关于植物茎的长度与根长度大致按比例增长的假设.

青藏高寒草地植物的相关生长关系显著地区别于内蒙及全球草地植物的相关生长关系($P < 0.01$). 进一步分析发现, 青藏高原的禾草相关生长关系较弱, 数据表明青藏禾草植物的相关生长斜率为 0.63(95% 置信区间为 0.50~0.80, $r^2 = 0.393$, $n = 46$), 远低于青藏杂草的 0.89(95% 置信区间为 0.78~1.028, $r^2 = 0.75$, $n = 55$). 尽管通常认为相关生长关系与群落组成或环境条件等关系不大^[7,34], 但是本实验数据似乎并不支持该观点. 一种可能性是与在极端环境下某些禾草的生活策略改变有关(如地上部分每年的枯死, 根、茎结构和功能的多样性等), 但也可能是由于在青藏高原所采的禾草数量不足造成, 具体原因有待进一步研究证实.

3.3 生物量分配与气候因素的关系

通常认为, 不同生态系统的地上-地下生物量分配格局主要受气候因素的影响^[35], 而且植物通过改变对不同器官的生物量分配来达到在变化的环境中最大限度地提高获取各种资源的能力, 而增加生长

速率^[36]. 但是这些结果多基于短期观察, 多反映植物短期的可塑性. 而区域尺度的调查得到的植物地上-地下生物量分配则更多地反映了植物长期适应. Mokany 等人^[18]利用全球 R/S 数据分析得到, 草地生态系统的 R/S 与年均温、年降水显著负相关. 但是, 中国草地(内蒙温带草地和青藏高寒草地)植物个体

水平上未发现 R/S 随年均温或年降水量呈明显变化趋势, 可能是因为中国北方年均温和年降水的共变使 R/S 随年均温或年降水的变化更加复杂^[10]. 还有可能是研究区域的年均温、年降水的范围较窄, 或因 R/S 变化范围较小所引起^[10]. 以上原因也可能同样使中国草地群落水平 R/S 与年均温或者年降水关系不显著.

致谢 感谢北京大学杨阔、德国 Tuebingen 大学 Frank Baumann 共同参加 2007 年青藏野外调查, 内蒙古大学梁存柱教授帮助鉴定物种并为 2006 年的内蒙古野外调查提供帮助, 北京大学贺金生教授、王志恒博士、耿燕对本文提供的建议.

参考文献

- 1 Bazzaz F A. Allocation of Resources in Plants: State of the Sciences and Critical Questions, in Plant Resource Allocation. Bazzaz F A, Grace J, eds. San Diego: Academic Press, 1997. 1—37
- 2 Aerts R, Chapin III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Adv Ecol Res*, 2000, 30: 1—67
- 3 Shipley B, Meziane D. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Funct Ecol*, 2002, 16: 326—331
- 4 Niklas K J, Enquist B J. On the vegetative biomass partitioning of seed plant leaves, stems, and roots. *Am Nat*, 2002, 159: 482—497
- 5 West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 1997, 276: 122—126
- 6 West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the structure and allometry of plant vascular systems. *Nature*, 1999, 400: 664—667
- 7 Enquist B J, Niklas K J. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science*, 2002, 295: 1517—1520
- 8 Niklas K J. Modelling below-and above-ground biomass for non-woody and woody plants. *Ann Bot*, 2005, 95: 315—321
- 9 Cheng D L, Niklas K J. Above-and below-ground biomass relationships across 1534 forested communities. *Ann Bot*, 2007, 99: 95—102
- 10 Yang Y H, Fang J Y, Ma W H, et al. Anwar mohammad, large-scale pattern of biomass partitioning across China's grasslands. *Global Ecol Biogeogr*, 2010, 19: 268—277
- 11 Redmann R E. Primary Production, in Natural Grasslands. Introduction and Western Hemisphere, Ecosystems of the world. Coupland R T, ed. London: Elsevier, 1992. 75—93
- 12 Kuzyakov Y, Domanski G. Carbon input by plants into the soil. *J Plant Nutr Soil Sci*, 2000, 163: 421—431
- 13 Litton C M, Raich J W, Ryan M G. Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biol*, 2007, 13: 2089—2109
- 14 Wilson J B. A review of evidence on the control of shoot: root ratio, in relation to models. *Ann Bot*, 1988, 61: 433—449
- 15 Yang Y H, Fang J Y, Ji C J, et al. Above- and belowground biomass allocation in Tibetan grasslands. *J Veg Sci*, 2009, 177—184
- 16 马文红, 杨元合, 贺金生, 等. 内蒙古温带草地生物量及其与环境因子的关系. *中国科学 C 辑: 生命科学*, 2008, 38: 84—92
- 17 Fan J W, Wang K, Harris W, et al. Allocation of vegetation biomass across a climate-related gradient in the grasslands of Inner Mongolia. *J Arid Environ*, 2009, 73: 521—528
- 18 Mokany K, Raison R J, Prokushkin A S. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biol*, 2006, 12: 84—96
- 19 杨元合. 青藏高原高寒草地生态系统碳氮储量. 博士研究生毕业论文. 北京: 北京大学, 2008
- 20 马文红. 内蒙古温带草地碳储量. 博士研究生毕业论文. 北京: 北京大学, 2006
- 21 安尼瓦尔·买买提. 新疆草地生态系统碳、氮储量研究. 博士研究生毕业论文. 北京: 北京大学, 2006
- 22 马文红, 方精云. 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)*, 2006, 42: 661—665
- 23 中国科学院中国植被图编辑委员会. 1: 100 万中国植被图集. 北京: 科学出版社, 2001
- 24 Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot*, 2003, 51: 335—380
- 25 Hijmans R J, Cameron S E, Parra J L, et al. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *Int J Climatol*, 2005, 25: 1965—1978

- 26 Ma W H, He J S, Yang Y H, et al. Environmental factors covary with plant diversity-productivity relationships among Chinese grassland sites. *Global Ecol Biogeogr*, 2010, 19: 233—243
- 27 Falster D S, Warton D I, Wright I J. Smatr: standardized major axis tests and routines Version 2.0, <http://www.bio.mq.edu.au/ecology/smatr> accessed June 2007, 2006
- 28 Niklas K J. *Plant Allometry: the Scaling of Form and Process*. Chicago: University of Chicago Press, 1994
- 29 Fischer M, Matthies D, Schmid B. Responses of rare calcareous grassland plants to elevated CO₂: a field experiment with *Gentianella germanica* and *Gentiana cruciata*. *J Ecol*, 1997, 85: 681—691
- 30 Meekins J F, McCarthy B C. Responses of the biennial forest herb *Alliaria petiolata* to variation in population density, nutrient addition and light availability. *J Ecol*, 2000, 88: 447—463
- 31 Vavrek M C, McGraw J B, Bennington C C. Ecological genetic variation in seed banks. III. Phenotypic and genetic differences between young and old seed populations of *Carex bigelowii*. *J Ecol*, 1991, 79: 645—662
- 32 Wilson S D. Competition and resource availability in heath and grassland in the snowy mountains of Australia. *J Ecol*, 1993, 81: 445—451
- 33 Vogt K A, Persson H. Measuring growth and development of roots, in *Techniques and approaches in forest tree ecophysiology*. Lassoie J L, Hinckley T M, eds. CRC: Boca Raton, 1991. 477—502
- 34 Niklas K J, Enquist B J. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98: 2922—2927
- 35 Hui D, Jackson R B. Geographical and interannual variability in biomass partitioning in grassland ecosystems: a synthesis of field data. *New Phytol*, 2005, 169: 85—93
- 36 Chapin III F S, Bloom A J, Field C B, et al. Plant responses to multiple environmental factors. *Bio Sci*, 1987, 37: 49—57