

草原生态系统植物地下生物量分配及对全球变化的响应

严月^{1,2,3*} 朱建军^{2,3*} 张彬^{2,3,4} 张艳杰¹ 鲁顺保^{1,3**} 潘庆民^{2,3**}

¹江西师范大学鄱阳湖湿地与流域研究教育部重点实验室/江西省亚热带植物资源保护与利用重点实验室/江西师范大学生命科学学院, 南昌 330022; ²中国科学院内蒙古草原研究中心, 北京 100093; ³中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ⁴内蒙古农业大学生态环境学院, 呼和浩特 010018

摘要 草原生态系统植物生物量在地上和地下器官之间的分配是联系地上生产力与地下碳固持的枢轴环节。由于地下生物量的准确测定是正确分析生物量分配的基础, 该文首先系统分析了植物地下生物量的测定方法及其优缺点; 在此基础上, 综述了当前草地生态系统地下生物量分配对全球气候变化主要驱动因子(降水、CO₂浓度、温度和氮沉降)的响应, 并提出了今后相关研究中需解决的主要问题, 以期为全球变化背景下草地生态系统碳循环的研究提供参考。

关键词 根冠比; 地下生物量; 降水格局; 大气温度; CO₂浓度; 氮沉降

引用格式: 严月, 朱建军, 张彬, 张艳杰, 鲁顺保, 潘庆民 (2017). 草原生态系统植物地下生物量分配及对全球变化的响应. 植物生态学报, 41, 585–596. doi: 10.17521/cjpe.2016.0062

A review of belowground biomass allocation and its response to global climatic change in grassland ecosystems

YAN Yue^{1,2,3*}, ZHU Jian-Jun^{2,3*}, ZHANG Bin^{2,3,4}, ZHANG Yan-Jie¹, LU Shun-Bao^{1,3**}, and PAN Qing-Min^{2,3**}

¹Key Laboratory of Poyang Lake Wetland and Watershed Research, Ministry of Education, Key Laboratory of Protection and Utilization of Subtropic Plant Resources of Jiangxi Province, College of Life Sciences, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China; ²Inner Mongolia Research Center for Prataculture, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ³State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and ⁴College of Ecology and Environmental Science, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China

Abstract

Biomass allocations between aboveground and belowground organs provide pivotal information for connecting aboveground productivity and belowground carbon sequestration. As accurate measurement of belowground biomass is essential for determining the biomass allocation, we first reviewed the methods in quantifying belowground biomass and their merits. We then presented the major advances on plant biomass allocations between aboveground and belowground organs, as well as the potential drivers such as precipitation, warming, atmospheric CO₂ concentration, and nitrogen deposition. We finally provided a list of challenges in studying belowground biomass allocation for the future. This review has important implications for studies on carbon cycling in grassland ecosystems under the changing climate.

Key words root/shoot ratio; belowground biomass; precipitation regime; air temperature; CO₂ concentration; nitrogen deposition

Citation: Yan Y, Zhu JJ, Zhang B, Zhang YJ, Lu SB, Pan QM (2017). A review of belowground biomass allocation and its response to global climatic change in grassland ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 585–596. doi: 10.17521/cjpe.2016.0062

近年来, 以全球变暖、降水格局变化、CO₂浓度升高和氮沉降增加为特征的全球气候变化对全球碳循环产生了显著影响。据IPCC第五次评估报告, 温室气体持续性排放使地表温度在21世纪呈上升趋势, 全球气候系统的每一组分都可能发生持续的变化,

这将会导致陆地生物圈存储的碳更易流失到大气中(IPCC, 2014)。陆地生态系统是全球碳汇的重要组成部分, 对于减缓温室气体浓度升高起关键作用(Ballantyne *et al.*, 2012)。草地面积占全球陆地总面积的26% (Nordquist & Moore, 2000), 是陆地系统中

收稿日期Received: 2016-02-05 接受日期Accepted: 2017-01-03

* 同等贡献These authors contributed equally to this work

**共同通讯作者Co-author for correspondence (E-mail: luxunbao8012@126.com; pqm@ibcas.ac.cn)

的主要碳库,在调节全球碳循环中具有重要作用。郝润全^①分析了察右后旗、巴彦高勒、巴雅尔吐胡硕牧业试验站(1983–2013)的气候因素、环境因素以及社会经济状况等方面的观测资料,发现草地生态系统脆弱程度高,对于外界干扰的抵御能力差。例如,在内蒙古草原,极度脆弱和中度脆弱区约占整个草原面积的73%。因此,研究草原生态系统对全球气候变化的响应对于我们理解全球碳循环的变化规律,预测其未来变化趋势具有重要意义。

植物生物量反映了物质流、能量流和初级生产过程,是草原生态系统的一个功能性指标(Hovenden *et al.*, 2014; Xia *et al.*, 2014)。生物量在地上和地下器官之间的分配与植物的个体生长、群落结构以及土壤有机质的输入密切相关,是研究草地生态系统碳收支和碳循环的重要环节(Litton *et al.*, 2007; Fang *et al.*, 2010; Ma *et al.*, 2010; Hovenden *et al.*, 2014)。此外,生物量分配不仅反映了地上资源(光和CO₂)与地下资源(水和营养)之间的平衡,而且反映了不同植物对不同环境的响应策略,因此被广泛用作指示草原生态系统乃至陆地生态系统碳循环的关键指标(Yang *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2014)。在个体植株水平,生物量分配通常以根系干质量与茎叶干质量之比(根冠比)来表征;在生态系统水平,它通常以地下生物量与地上生物量之比(Mokany *et al.*, 2006; Kang *et al.*, 2013)来表示。目前,由于地下部分的不可见性以及研究方法的局限性,前人的研究多集中在地上生物量方面。王妮等(2008)搜集了1983–2006年我国草原的生物量数据,预测随着全球气候变暖、降水增加,植物可能减少生物量的地下输入。但由于缺乏长期高质量的地下生物量数据,此结果存在一定的局限性。测定方法的差异也会造成所测生物量数据的差异(吴伊波等, 2014)。有研究指出,我国草原生态系统的地下生物量分配高于世界平均水平有可能是由测定方法不同造成的(Wang *et al.*, 2010; Yang *et al.*, 2010)。

近年来,随着地下生态学研究的不断深入,地下生物量测定方法不断改进。作为联系植被初级生产力与碳固持的枢轴环节,草原生态系统植物生物量在地下和地上器官之间的分配对全球变化的响应

日益受到重视。我们在系统分析地下生物量测定方法的基础上,重点综述了全球气候变化的主要因素,如降水改变、气温和CO₂浓度升高以及氮沉降等,对草原生态系统植物生物量在地上和地下器官之间分配的影响,以期为深刻理解草原生态系统对全球变化的响应机制提供参考。

1 草原生态系统地下生物量测定方法

地下生物量的测定是根系研究方法中的重要环节,目前随着计算机技术的应用,根系研究的方法得到逐步改进与创新。根据是否可以直接测定生物量,地下生物量测定方法可分为直接法和间接法两类。常用的直接法主要包括挖土块法、根钻法、内生土芯法等;间接法主要是模型估算法、微根管法、X光扫描成像仪等。

1.1 挖土块法

挖土块法是研究地下生物量的传统方法。自1870年Du Hamel等利用挖掘法研究树木根系以来,此法一直沿用至今(Dubach & Russelle, 1995)。此法先挖取一定体积的土块,再利用干筛或水洗的方法分离出根系,最后将洗净的根系烘干至恒质量。土块的体积大小根据研究目的、研究对象和样地本身大小而定,如可选取30 cm × 30 cm × 20 cm或50 cm × 30 cm × 10 cm等(Bai *et al.*, 2015; 黄静等, 2015)。挖土块法应用范围广,其优点是操作简便,可获取大量重复数据,缺点是费时费力,对草地破坏面积大,不能对同一根系进行动态观测。

1.2 土钻法

土钻法是国内外研究地下生物量最普遍的方法,是指先依靠人力或机械力量利用土钻从野外采集等体积含根的土壤样品,再对生物量进行测定。此法先选取一定直径的土钻进行取样,把钻取的土样置于0.2–0.5 mm筛网上过筛,除去大部分土壤,然后再经水洗,挑根,获得干净、无杂质的根系,烘干后以精确度为1/100或1/1000的天平称质量后计算地下生物量。

运用此法时必须注意以下几点:(1)土钻直径的选取。一般土钻直径约几厘米到十几厘米,由于草原根系范围较小,选取土钻直径一般为6–10 cm。采样时,需根据根系分布情况、土壤理化性质及取样频度选择适宜的直径。选取的土钻直径越小,对根系生物量的低估越显著(Ping *et al.*, 2010)。为提高结

①郝润全 (2015). 气候变化对内蒙古主要草原区生态脆弱性影响评价. 中国气象学会年会 S6 应对气候变化、低碳发展与生态文明建设. 342–349.

果的准确性, 应该使用直径大、高深度的土钻。为减少对样地的破坏, 节省劳力和时间, 则选择直径小的土钻; (2) 取样频次和取样个数的确定。研究生生物量的季节动态时应依据植物生长规律确定取样频次, 避免两次取样间根系已经发生死亡或再生, 尽量在接近植物最大生物量时进行采样。取样个数受土钻直径限制, 一般选用的土钻直径越大, 所需取样个数越少(孙力安等, 1994)。应在保证对样地破坏性较小、工作量适宜的情况下, 选取尽可能多的样点, 以提高结果的准确性。

与挖土块法相比, 土钻法操作比较简单, 对样地破坏相对较小, 取样效率相对较高, 以动力钻代替人力钻效率提高更大。但是由于土钻直径的限制, 它一般用于细根生物量研究, 且不适于在含石砾较多的土壤中取样。此外, 尽管土钻法相对挖土块法对样地的破坏较轻, 但总体上对样地破坏仍然较严重, 仍存在不能对同一根系进行动态监测的缺点。

1.3 内生长土芯法

内生长土芯法, 也称尼龙网袋法, 是测定细根生产量最直接有效的方法, 运用此法的关键是先制备无根土芯: 利用土钻取所需深度的土芯样品, 进行分层处理后除去土芯中的根系, 再将一定规格的网袋套在塑料管上插入到之前取土的钻孔中, 最后将制得的无根土按层次回填到网袋中即制得无根土芯。制备无根土芯时, 周围缝隙需用无根土填满, 尽量保持与原来土壤状况一致(Steingrobe *et al.*, 2001)。插入土壤的网袋最好高于地面8–10 cm, 方便以后取出。一段时间后, 将网袋从土壤中取出, 取出前先将根系与土壤切离, 以减少根系损失, 后续工作同土钻法。

运用内生长土芯法时应注意: (1) 安放生长袋的时间。注意避免在细根生长季节安放生长袋, 避免由于细根周转造成地下净生产力的低估。(2) 取样时间间隔。取样时间间隔是决定数据准确性的重要因素, 不同生态系统其取样间隔也各不相同。对于高寒草甸和我国北方典型草原生态系统一般选取每月采样(Gao *et al.*, 2008; 吴伊波等, 2014)。

与土钻法比, 内生长土芯法获取根系相对容易, 对样地破坏小, 分层处理更加便利, 且精确性和重复性较高(朱桂林等, 2008), 能准确地测定地下初级生产力的季节动态, 但缺点主要是制备的无根土芯与原土壤的理化性质不同, 人为加入的网袋将对土

壤环境产生不可控的干扰, 因此改变了根系原有的生长方式, 进而在测量时会造成一定的误差(李俊英等, 2006; Milchunas, 2009)。

1.4 模型估算法

模型估算法, 主要运用于森林生态系统中, 在草原根系研究中较为少见。它是先利用已有数据资源建立特定的数据模型, 再根据建立的模型得到地下生物量的预估值。由于建立的模型直接影响地下生物量的预估值与真实值之间的误差, 因此, 如何建立合理的模型是决定模型估算法适用性的关键。目前, 建立模型的方法主要有根冠比法、同位素法、元素平衡法等(Aber *et al.*, 1985; 朱桂林等, 2008; Milchunas, 2009)。模型预测作为一种间接测量法, 减小了直接测量产生的系统误差(Milchunas & Lauenroth, 2001)。随着建模方法的不断改善, 地下生物量的预估值更接近其真实值。但是每一种模型都有自身的局限性, 如根冠比法数据资源相对匮乏(朱桂林等, 2008), 同位素法的成本过高、安全性差, 元素平衡法要求稳态环境且在测定元素含量时存在较大的不确定性等(Fahey *et al.*, 1999)。至今, 尚未建立一种适用于所有情况的模型。

1.5 微根管法

微根管法是微根窗技术在根系研究中应用的较为成熟的一种方法。1937年就被提出可用于根系生长研究, 但由于该技术的精确使用存在一定问题, 其在国内发展十分缓慢, 近几年才有所应用。此法操作简单, 其系统由一个微根窗管、摄像机、标定手柄、控制器和一台计算机组成(Johnson *et al.*, 2001)。它先将采集的图片利用WinRHIZO Tron MF或RooTacker (Milchunas *et al.*, 2005)等图片处理软件分析处理, 直接得到每幅影像中根系的平均直径、长度、根投影面积、根表面积、根体积等数据。然后, 结合土钻法等传统方法, 以根表面积、根长和直径或比根长为基础进行生物量换算(史健伟等, 2006; 李俊英等, 2007)。

微根管法能以非破坏的方式对根系进行原位动态观测, 省时省力, 重复性高(Shilo *et al.*, 2013)。但此法成本较高, 测量范围较小, 不能全面地反映整个根系的特征(周本智等, 2007); 设备材料的选择、仪器安装到图片采集及数据分析过程都会对实验结果造成一定干扰(表1); 对实验人员自身对根系的认知程度要求较高, 如根系的辨别, 死活根的区

表1 微根管法测定的不确定性及其改善措施
Table 1 The uncertainty and improvement needs for minirhizotron technology

过程 Step	不确定性来源 Sources of uncertainty	改善措施 Improvement measures	参考文献 References
微根管的安装 Minirhizotron installation	微根管材料 Material of minirhizotron tube	一般选用聚碳酸酯管, 减小对根系的生长的影响 Polycarbonate tube is generally selected to reduce the impact on the growth of roots	Vannoordwijk <i>et al.</i> , 1985; Brown & Pchurch, 1987; Withington <i>et al.</i> , 2003
	微根管的密封性 Sealability of minirhizotron tube	顶端加盖密封, 防止光线透入影响根系生长 The top of tube was sealed to prevent root from light	Iversen <i>et al.</i> , 2012; Rytter & Rytter, 2012
	安装角度 Installation angle	一般选择偏离垂直方向30°或45°, 有角度的安装水平安装更易于研究根的垂直分布 The tubes are usually installed with an angle deviated from the vertical direction by 30° or 45°, with which the installation of tubes is convenient and the vertical distribution of the root is easier to be observed	Iversen <i>et al.</i> , 2012; Johnson <i>et al.</i> , 2001
	平衡期的确定 Determination for the duration of equilibrium	几周、几个月甚至一年以上不等; 尽量确保达到管土平衡 The duration of equilibrium may last several weeks, months, or even more than one year, depending on the soil and vegetation types. The purpose for such a duration is to ensure tubes equilibrate with surrounding soil	Weber & Day, 1996; Wells <i>et al.</i> , 2002
影像采集 Image capture	图片数量和质量 Quantity and quality of images	一般30–50张, 在预定时间可以完成的工作量范围内, 尽可能多的采集图片并确保图片采集清晰 Collecting enough images within the working period (usually 30–50 photos) and examining whether the pictures are in focus	Johnson <i>et al.</i> , 2001; Shi <i>et al.</i> , 2006
	采集时间 Image capture time	尽量保证在1–2天采集完成, 摄像头的光系统停留时间太长, 会改变土壤温度, 影响根系生长 Capturing the picture within 1 d to 2 d as soil temperature and root growth may be changed by long time lighting of camera	van Rees, 1998
	采集频率 Image capture frequency	间隔约2周采集一次; 间隔时间太长会因观察不到细根周转而导致对根系动态的低估 Collect images every two weeks; the longer interval will underestimate root system dynamics due to miss the fine root turnover	Johnson <i>et al.</i> , 2001
数据处理 Data processing	死活根的区分 Separation of the live and dead root	一般将颜色为棕色或黑色根定义为死根; 如果在这次影像采集时可见, 下一次影像采集时看不到此根, 也将此根定义为死根 The dark-brown or black roots are usually regarded as dead roots. Also, the roots being seen in last time but disappeared this time are considered as dead roots	Espeleta & Donovan, 2002; Majdi & Ohrvik, 2004; West <i>et al.</i> , 2004

分等。

植物根系生长监测系统CI-600, 是现在微根窗技术的最新应用。除了具有微根管法的优点外, 它克服了微根管法测量范围小的缺点, 能一次性地实现对根系进行360°多层次旋转扫描, 获取根系剖面的完整图像。国内目前只有利用该检测系统监测野苜蓿(*Medicago falcata*)根长、根面积等形态学指标的时间动态, 进而研究黄花苜蓿的抗逆性机制的报道(姜慧敏和空音陶格涛, 2014)。今后, 可将此法应用到其他植物根系的研究。

1.6 X光扫描成像仪

X光扫描成像仪(RootViz FS)由美国Phenotype Screening公司研发, 是目前根系研究系统中最为先进的技术。该系统主要先利用X光可穿透培养容器和介质但不能穿透根系的原理, 拍摄根系的立体X光照片, 再通过网络图的方法对所采集的多维影像进行分析处理。此法综合体现了实验中植株的表型、基因型以及环境因子的作用, 能对实验结果进行快速评估, 在应用其研究草原根系对全球气候的响应中具有广泛前景。目前有研究已将其应用到植物的抗逆性研究(刘秀林和刘丽君, 2013)。

RootViz FS具有微根窗技术非破坏性、省时省力、重复性高等优点, 并解决了由于微根管安装对实验结果造成的干扰问题。全方位零死角拍摄根系的立体X光照片, 可对处于不同生长阶段的植物根系进行长期动态监测, 非常适于研究植物根系对胁迫的动态响应。但该技术需将植物置于特制的X光可穿透的培养容器和培养介质中, 因此只适应于室内研究, 而且仪器笨重, 成本较高。

上述分析表明, 尽管诸如微根管等新技术已有所应用, 但这些技术在测定地下生物量方面还存在缺陷。目前, 研究者们偏向于使用可靠性较高的土钻法等传统方法。而同位素法、元素平衡法在草原根系中的运用较少; 微根管法则主要用在研究根系周转或监测不同生长时期根系的生长动态方面。最为先进的X光扫描成像仪在根系生物量测定上的应用还有待于进一步探索。

2 植物生物量在地上和地下之间的分配对全球变化的响应

2.1 对降水变化的响应

在水分限制区域尤其是干旱半干旱草原区, 降

水是决定生态系统结构和功能的关键环境因子(Zhou *et al.*, 2009)。目前普遍认为, 地上净初级生产力(*ANPP*)与年降水量显著正相关(Knapp *et al.*, 2001; Bai *et al.*, 2008; 柴曦等, 2014)。有关地下生物量对降水量的响应, 已有的研究表明随年降水量的增加, 地下生物量可能增加(Wang *et al.*, 2012; Kang *et al.*, 2013; Li *et al.*, 2014)、减少(Li *et al.*, 2011b)或不变(Zhou *et al.*, 2009)。这表明对全球气候变化下生物量如何分配的认识存在较大的争议性。目前主要有两种观点: 一种认为地下生物量/地上生物量与年降水量显著负相关(Mokany *et al.*, 2006)。如Zhou等(2009)在美国南部年降水量为430–1 200 mm的俄克拉荷马草原上研究生物量随降水梯度变化时发现, 地下生物量/地上生物量与年降水量呈线性负相关关系, 其中地上生物量与年降水量显著正相关, 而地下生物量与年降水量无明显相关性。在国内, Wang等(2014)通过收集我国陆地生态系统2 088组生物量数据、样地信息和不同采样方式, 进一步分析包括草原生态系统在内的77个样地植物的根冠比(*R/S*)中位值与年降水量的关系发现, 在年降水量低于1 250 mm的草地生态系统中, 地下生物量/地上生物量随年降水量的增加显著降低($p < 0.05$)。在全球尺度上, Hui和Jackson (2006)通过分析由美国橡树岭国家实验室公布的全球净初级生产力(*NPP*)数据集也发现, 随着降水量的减少, 植物分配更多的生物量到地下。另一种观点则认为降水量变化不影响地下生物量/地上生物量。比如, 在我国北部草原地区, Yang等(2010)通过对265个样点进行连续5年采样后分析发现, 地下生物量/地上生物量与年降水量没有表现出显著相关。根据最优分配假说, 为响应不同环境条件的变异, 植物会通过向不同器官分配生物量来获取养分、水分和光使其生长最大化(Bloom *et al.*, 1985; Chapin *et al.*, 1987)。故随着降水量减少, 植物会分配更多的生物量到地下, 而导致地下生物量/地上生物量增加。但值得一提的是, 由于受土壤异质性或生态系统的物种组成不同等因素的影响, 降水量的改变最终对生态系统水平地下生物量/地上生物量可能无显著影响。Angelo和Pau (2015)在夏威夷莫纳罗亚草原地区也发现, 年降水量对C₃植物的*R/S*影响显著, 而对C₄植物的*R/S*没有显著影响, 因为在生态系统中, 温度可能是影响C₄植物*R/S*的关键因子(Wang, 2004; Luo *et al.*,

2013)。

此外, 由于全球大气格局的改变, 以单次降水量增加以及降水间隔加大为特征的降水事件将更加频繁(IPCC, 2012; Backhaus *et al.*, 2014)。这意味着干旱时间的增长, 最终导致我国半干旱及干旱地区的干旱化加剧(李新周等, 2004)。由极端干旱导致的水分胁迫, 将改变植物的生物量分配(张彬等, 2014)。李文娆等(2010)通过研究干旱胁迫下紫花苜蓿(*Medicago sativa*)根系的形态变化发现, 干旱胁迫会增加紫花苜蓿的*R/S*, 并且随着降水量减少, 紫花苜蓿的*R/S*增大程度更明显。Jentsch等(2011)通过对比研究中欧种植草地在极端干旱和正常降水下的调节功能时发现, 在遭受长期极端干旱时, 地上和地下的生产力均保持稳定。这些差异表明, 不同植物在遭受干旱压力时采取了不同的应答机制。Chen等(2013)通过对内蒙古草地的两大优势种大针茅(*Stipa grandis*)和克氏针茅(*Stipa krylovii*)进行室内盆栽实验发现, 面对水分胁迫, 大针茅选择投入更大生物量于地上部分的防御策略, 而克氏针茅选择投入更大生物量储存于地下部分的忍耐策略。也有研究表明, 在水热条件较差时, 植物采取防御策略为主, 将生物量更多地投入到地下时, 只是增加了对主要执行运输和贮藏功能的粗根的投入, 而对主要执行吸收功能的细根的投入反而减少(黄静等, 2015)。可见植物对环境因子的响应比我们所认知的复杂得多。

2.2 对温度升高的响应

全球变暖通过升高温度的直接作用和调节土壤水分的间接作用影响植物的生物量分配。研究表明, 全球变暖增加了植被蒸发散, 降低了土壤水分有效性, 为了缓解水分胁迫, 植物将分配更多的生物量到地下器官。凯斯勒农田实验室在刈割高草草地的研究中发现, 增温使地下净初级生产力(*BNPP*)占总净初级生产力的比例由0.64增加到0.68 ($p < 0.05$)(Xu *et al.*, 2012)。石福孙等(2010)采用开顶生长室对西北高寒草地的3种主要植物进行模拟增温实验同样发现, 尽管3种植物的*R/S*相差较大, 但都显著增加, 说明即使地上部分生物量的差异导致不同植被类型或不同物种的*R/S*存在一定差异(Luo *et al.*, 2013), 其生物量分配对温度改变的响应可能是趋同的。当然, 上述植物生物量分配对温度升高的响应主要反应在由升温导致的水分胁迫, 即仍然表现

为水分因子的限制(de Boeck *et al.*, 2016)。与之不同, Xu等(2016)在干旱寒冷的青藏高原区, 经过两年的随机分组实验发现, 增温处理下, 虽然地上生物量和地下生物量都有一定程度的增加, 但地上生物量增加的幅度大于地下生物量, 最终该高寒草甸区域的地下生物量/地上生物量减少, 且其地下生物量/地上生物量与浅层土壤温度显著负相关。在较大空间尺度上, Mokany等(2006)通过综合分析全球不同类型草地的786组数据发现, 随着年平均气温的升高, 地下生物量/地上生物量逐渐变小。这主要是升温引起的土壤温度升高所致。土壤温度升高, 增加了养分和水分的有效性, 从而减小了植物对地下部分的碳投入。尤其是在高寒草原, 深层冻土因土壤温度升高而融化, 土壤湿度增加, 从而影响生物量分配(Xu *et al.*, 2016)。

上述研究结果表明, 植物通过增加或减少对地下生物量的投入, 缓解水分压力或增加养分和水分的有效性, 以期最大化地满足自身的生长需求, 即其生物量分配都服从最优分配假说。与之相反, 等速生长假说认为, 对于不同的群落类型和不同的物种种类, 其地上生物量和地下生物量呈正比例关系, 即生物量分配不会发生改变(Yang & Luo, 2011)。比如, Yang等(2009, 2010)在青藏高原114个样点采样分析发现, 尽管高寒草甸的地下生物量、地上生物量及其比值都比高寒草原高, 但两种草原生态系统的地下生物量/地上生物量都不受年平均气温影响。同样, Wang等(2010)通过内蒙古草原和青藏高原的系统的生物量数据分析发现, 对于我国草地生态系统, 其地下生物量/地上生物量与年平均气温无显著相关性。这些研究结果表明, 在群落水平上, 草原生态系统的生物量分配对温度这一环境因子的响应并不一致, 这种差异可能源于地域环境、群落组成和研究尺度的不同。

2.3 对大气CO₂浓度升高的响应

据报道, 大气CO₂浓度正以每年12 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 的速度上升, 预计在21世纪中叶可能达到550–570 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ (IPCC, 2007)。CO₂浓度的持续上升显著改变了草原生态系统生物量分配。由于生长在高CO₂浓度下的植物, 光合作用和呼吸作用等都会发生相应的改变, 且植物受高浓度CO₂影响的长期反应和适应性争议较大, 最终生物量分配对CO₂浓度升高的响应十分复杂。研究表明, 不同功能型植

物对CO₂浓度升高的响应不同。Crous等(2010)通过长达9年的CO₂气体施肥实验发现, 在草地上的C₃植物, CO₂浓度增加会使非禾本科草本植物的根生物量的分配显著降低, 但并没有显著影响禾本科植物的根生物量的分配。此外, CO₂浓度升高对不同物种R/S的影响也可能不同。短期实验显示, 在CO₂浓度升高的条件下, 虎尾草(*Chloris virgata*)的R/S由原来的7.15下降到5.57 (Ksiksi & Youssef, 2010)。而Zhang等(2010, 2011)利用开顶式同化箱经过3年实验研究发现, 在高浓度CO₂培养条件下, 小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)的根系生物量并无显著改变, 而羊草(*Leymus chinensis*)根系生物量显著增加, 且CO₂浓度升高显著增加了羊草的R/S。虽然实验手段和实验处理时间的不同可能会造成实验结果差异, 但CO₂浓度升高时, 不同功能型或不同物种的响应存在一定差异, 可能影响生态系统的稳定性(Potvin *et al.*, 2007; Crouset *et al.*, 2010)。

总之, 草地对高浓度CO₂的响应, 在很大程度上取决于物种组成、优势种的功能型、营养条件和处理时间(Niklaus *et al.*, 2001; Reich *et al.*, 2006)。不同物种对CO₂浓度升高的响应差异可能是由于叶片的光合速率、比叶面积和叶片氮含量等生理性状不同(Woodward & Cramer, 1996)。已有研究表明, 叶片氮含量降低会降低羧化率, 减少电子传输(Crous *et al.*, 2010)。而且, 植物响应环境的形态学变化会影响植物的生物量分配。在植物与环境的相互作用过程中, 由于资源的空间异质性, 为了更好地吸收利用有效资源, 植物会进行一定的形态调整: CO₂浓度升高, 可能导致植株高度、根干质量、根长密度增加(Anderson *et al.*, 2010; Ksiksi & Youssef, 2010; Zavalloni *et al.*, 2012)。而地上碳库较弱时, 有机物将更好地促进地下部分的生长(Suter *et al.*, 2002)。此外, 高浓度CO₂的长期处理效应会刺激虫漆酶、木质素酶的活性, 促进土壤有机物的降解过程(Carney *et al.*, 2007; Phillips *et al.*, 2011; Partavian *et al.*, 2015)。因此, CO₂浓度的改变, 通过植物的凋落物和根分泌物影响对土壤的碳输入, 可溶性碳供给到土壤会加速土壤有机碳的分解, 即启动效应(Vestergard *et al.*, 2016)。同时, 土壤和根际微生物的数量和种群结构发生改变, 由于微生物参与有机物分解和养分循环等, 这个变化通过调节植物-土壤系统, 最终影响碳通量。

2.4 对氮沉降的响应

在干旱和半干旱草原生态系统, 氮素也是植物生长发育的主要限制因子(Xia & Wan, 2008; Zhang *et al.*, 2010)。一般认为, 在低氮条件下, 植物为了提高对氮素的吸收利用, 会增加光合产物向地下分配(Dingkuhn *et al.*, 2007; Grechiet *et al.*, 2007)。已有研究表明, 在全球范围内, 氮添加使草原生态系统地上生物量均值增加约31.7%, 而地下生物量均值仅增加约6% (Lee *et al.*, 2010)。同样, 在摩拉维亚-波希米亚高原草甸以及我国内蒙古锡林河流域, 氮素的添加都会使根系净初级生产力占总初级生产力的比例显著降低(Li *et al.*, 2011a; Holub *et al.*, 2013)。另外, 室内盆栽实验显示, 在对照(0 g N·m⁻²)、中氮(30 g N·m⁻²)、高氮(60 g N·m⁻²) 3种氮素水平下, 从内蒙古太仆寺旗农田-草地野外站移栽而来的紫花苜蓿、高丹草(*Sorghum bicolor*)、羊草、小叶锦鸡儿的R/S对氮素添加表现出相同的响应, 即随氮素水平的升高而显著降低(祁瑜等, 2016)。而此前, 在我国内蒙古锡林河草原生态系统进行野外实验时先后发现, 氮素添加使羊草的R/S降低(Zhang *et al.*, 2010); 小叶锦鸡儿在CO₂水平较高时, 其R/S对氮素添加的响应表现出降低趋势(Zhang *et al.*, 2011)。上述野外实验和室内实验都表明, 对于不同物种或不同草原生态系统, 氮沉降最终促进生物量向地上分配。这是由于氮添加刺激地上部分生长, 促进地上生物量积累。再者, 植物地上部分对氮素添加的响应比地下部分更为敏感, 虽然氮素添加同时促进地上和地下生长, 但是地上部分的生物量增加幅度大于地下(Zhang *et al.*, 2011; 贺星等, 2015)。祁瑜等(2016)对根系的进一步深入分析研究发现, 在不同物种水平和不同氮素添加条件下, 细根在0–30 cm土层的生物量分配、各层粗根在总生物量之间的分配以及细根生物量在不同器官之间分配比例都存在明显的差异。由此可见, 氮素的添加会导致R/S降低, 但是, 根系不同组分之间在生物量分配上的调节需要进一步探索。

3 研究展望

综上所述, 随着地下生态学的不断深入和研究方法的不断创新, 地下生物量的测定方法已有明显的改进。但因不同地下生物量测定方法的局限性以及植物对环境因子响应的复杂性, 草地生态系

统地下生物量的分配仍将是草地生态学特别是地下生态学的基础。根据当前的研究进展, 我们建议在草原生态系统地下生物量分配的研究中应加强以下几方面的工作: (1)地下生物量测定方法的改进与创新。如以动力钻替代人力钻, 节省了劳力与时间; 以内生长土环法替代内生土芯法, 不仅使采样更加简单便捷, 而且将对样地的破坏几乎降低为0。植物根系生长监测系统CI-600的应用改进了原有根管窥镜摄像只能得到局部变形图像的方法, 从而解决了植物根系及根系生长动态观测劳作繁重、难以广泛设点观察等问题。同时, 为研究全球变化, 区域或全球尺度上的生物量分配研究必不可少, 将卫星遥感技术应用到草原生态系统生物量分配研究中可能是未来生态学发展的新趋势。(2)确定生物量分配的研究指标。目前, 研究者们多数以根冠比来表征生物量分配。但由于实验条件的局限, 研究者们也采用了多种其他指标, 如根生物量分数(根生物量/总生物量)(Li *et al.*, 2014; 高凯敏等, 2015)、ANPP/BNPP (Milchunas *et al.*, 2005)、地下净初级生产力分数(地下净初级生产力/总净初级生产力)(王妮等, 2008; Li *et al.*, 2010a; Xu *et al.*, 2012)等。另外, 由于粗根和细根、初级根和次级根以及不同器官对环境因子的响应也表现出差异(Pilon *et al.*, 2012; 黄静等, 2015; 祁瑜等, 2016), 这都需要我们在研究生生物量分配时将研究指标更加系统化、细致化。(3)影响因子的单一性向综合性转变。对环境的限制, 最简单的模型是在任意时间点上, 植物的生长只受单项资源的限制。根据Liebig最低因子定律, 只有当一个资源增加到限制点以上时, 另一资源才会成为限制性因素。但是, 植物生物量分配是多种因子共同作用的结果, 不仅仅受单一的因素影响(Grechi *et al.*, 2007; Zhang *et al.*, 2011; 高凯敏等, 2015)。除了上述的降水格局, 大气温度、CO₂浓度和氮沉降4个因素外, 人类活动的干扰(放牧、刈割等)以及与地下紧密联系的土壤因子在草原生态系统碳循环中扮演重要角色(李凌浩等, 2000; 郭正钢等, 2004; 马献发等, 2011; Chen *et al.*, 2014)。环境因子的变化通过改变土壤理化性质和微生物的活动, 直接影响根系的生长及其对水分和养分的吸收和运输, 进一步影响地上部分的生长。此外, 各个影响因子之间也可能存在相互关系, 如在我国北部和中部地区, 随着总降水量的减少, 年平均气温会增加(Smit & Cai,

1996; Polley *et al.*, 2000)。因此, 以全球气候变化为背景研究草原生态系统的生物量分配时, 应综合考虑多方面因子的相互影响, 以根系生态学、土壤生物学、分子生物学等各个学科为基础, 结合模型模拟、卫星遥感等新技术, 深入挖掘地上和地下器官的响应规律、内在联系和潜在机制。

基金项目 国家自然科学基金(31360136、31560168、30770380 和 31660072)和江西省自然科学基金(20151BAB204007和20161BAB204175)。

致谢 感谢江西师范大学研究生境内外访学项目基金资助。

参考文献

- Aber JD, Melillo JM, Nadelhoffer KJ, Mcclaugherty CA, Pastor J (1985). Fine root turnover in forest ecosystems in relation to quantity and form of nitrogen availability: A comparison of two methods. *Oecologia*, 66, 317–321.
- Anderson LJ, Derner JD, Polley HW, Gordon WS, Eissenstat DM, Jackson RB (2010). Root responses along a subambient to elevated CO₂ gradient in a C₃-C₄ grassland. *Global Change Biology*, 16, 454–468.
- Angelo CL, Pau S (2015). Root biomass and soil $\delta^{13}\text{C}$ in C₃ and C₄ grasslands along a precipitation gradient. *Plant Ecology*, 216, 615–627.
- Backhaus S, Kreyling J, Grant K, Beierkuhnlein C, Walter J, Jentsch A (2014). Recurrent mild drought events increase resistance toward extreme drought stress. *Ecosystems*, 17, 1068–1081.
- Bai WM, Guo DL, Tian QY, Liu NN, Cheng WX, Li LH, Zhang WH (2015). Differential responses of grasses and forbs led to marked reduction in below-ground productivity in temperate steppe following chronic N deposition. *Journal of Ecology*, 103, 1570–1579.
- Bai YF, Wu JG, Xing Q, Pan QM, Huang JH, Yang DL, Han XG (2008). Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia plateau. *Ecology*, 89, 2140–2153.
- Ballantyne AP, Alden CB, Miller JB, Tans PP, White JW (2012). Increase in observed net carbon dioxide uptake by land and oceans during the past 50 years. *Nature*, 488, 70–72.
- Bloom AJ, Chapin FS, Mooney HA (1985). Resource limitation in plants—An economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 363–392.
- Brown DA, Upchurch DR (1987). Minirhizotrons: A summary of methods and instruments in current use. In: Taylor HM ed. *Minirhizotron Observation Tubes: Methods and Applications for Measuring Rhizosphere Dynamics*. American Society of Agronomy, Madison. 15–30.
- Carney KM, Hungate BA, Drake BG, Megonigal JP (2007). Altered soil microbial community at elevated CO₂ leads to loss of soil carbon. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 4990–4995.
- Chai X, Liang CZ, Liang MW, Han WH, Li ZY, Miao BL, Wang W, Wang LX (2014). Seasonal dynamics of below-ground biomass and productivity and potential of carbon sequestration in meadow steppe and typical steppe, in Inner Mongolia, China. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 5530–5540. (in Chinese with English abstract) [柴曦, 梁存柱, 梁茂伟, 韩伟华, 李智勇, 苗白岭, 王玮, 王立新 (2014). 内蒙古草甸草原与典型草原地下生物量与生产力季节动态及其碳库潜力. *生态学报*, 34, 5530–5540.]
- Chapin FS, Bloom AJ, Field CB, Waring RH (1987). Plant responses to multiple environmental factors. *BioScience*, 37, 49–57.
- Chen D, Jia M, Chu PF, Cheng JH, Zhang LX, Pan QM, Xie YC, Bai YF (2014). Patterns and drivers of soil microbial communities along a precipitation gradient on the Mongolian Plateau. *Landscape Ecology*, 30, 1669–1682.
- Chen LP, Zhao NX, Zhang LH, Gao YB (2013). Responses of two dominant plant species to drought stress and defoliation in the Inner Mongolia Steppe of China. *Plant Ecology*, 214, 221–229.
- Crous KY, Reich PB, Hunter MD, Ellsworth DS (2010). Maintenance of leaf N controls the photosynthetic CO₂ response of grassland species exposed to 9 years of free-air CO₂ enrichment. *Global Change Biology*, 16, 2076–2088.
- de Boeck HJ, Bassin S, Verlinden M, Zeiter M, Hiltbrunner E (2016). Simulated heat waves affected alpine grassland only in combination with drought. *New Phytologist*, 209, 531–541.
- Dingkuhn M, Luquet D, Clement-Vidal A, Tambour L, Kim HK, Song YH (2007). Is plant growth driven by sink regulation? In: Spiertz JHJ, Struik PC, VanLaar HH eds. *Scale and Complexity in Plant Systems Research*. Springer, Wageningen, the Netherlands. 157–170.
- Dubach M, Russelle MP (1995). Reducing the cost of estimating root turnover with horizontally installed minirhizotrons. *Agronomy Journal*, 87, 258–263.
- Espeleta JF, Donovan LA (2002). Fine root demography and morphology in response to soil resources availability among xeric and mesic sandhill tree species. *Functional Ecology*, 16, 113–121.
- Fang JY, Yang YH, Ma WH, Mohammad A, Shen HH (2010). Ecosystem carbon stocks and their changes in China's grasslands. *Science China-Life Sciences*, 53, 757–765.
- Fathy TJ, Bledsoe CS, Day FP, Ruess RW, Smucker AJM (1999). Fine root production and demography. In: Robertson GP, Bledsoe CS, Coleman D, Sollins P eds. *Standard*

- Soil Methods for Long-term Ecological Research*. Oxford University Press, New York. 437–455.
- Gao KM, Liu JC, Liang QH, Temme AA, Cornelissen JHC (2015). Growth responses to the interaction of elevated CO₂ and drought stress in six annual species. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 6110–6119. (in Chinese with English abstract) [高凯敏, 刘锦春, 梁千惠, Temme AA, Cornelissen JHC (2015). 6种草本植物对干旱胁迫和CO₂浓度升高交互作用的生长响应. 生态学报, 35, 6110–6119.]
- Gao YZ, Giese M, Lin S, Sattelmacher B, Zhao Y, Brueck H (2008). Belowground net primary productivity and biomass allocation of a grassland in Inner Mongolia is affected by grazing intensity. *Plant and Soil*, 307, 41–50.
- Grechi I, Vivin P, Hilbert G, Milin S, Robert T, Gaudillere JP (2007). Effect of light and nitrogen supply on internal C:N balance and control of root-to-shoot biomass allocation in grapevine. *Environmental and Experimental Botany*, 59, 139–149.
- Guo ZG, Liu HX, Wang YR (2004). Effect of cutting on root growth in lucerne. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 24, 215–220. (in Chinese with English abstract) [郭正钢, 刘慧霞, 王彦荣 (2004). 刈割对紫花苜蓿根系生长影响的初步分析. 西北植物学报, 24, 215–220.]
- He X, Ma WH, Liang CZ, Hong M, Chai X, Zhao BYNNL, Zhang YP, Yang SH, Zhang JX, Xin XP (2015). Effects of nutrient additions on community biomass varied among different grassland ecosystems of Inner Mongolia. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 51, 657–666. (in Chinese with English abstract) [贺星, 马文红, 梁存柱, 红梅, 柴曦, 赵巴音那木拉, 张宇平, 杨绍欢, 张佳鑫, 辛晓平 (2015). 养分添加对内蒙古不同草地生态系统生物量的影响. 北京大学学报(自然科学版), 51, 657–666.]
- Holub P, Tuma I, Fiala K (2013). Effect of fertilization on root growth in the wet submontane meadow. *Plant, Soil and Environment*, 59, 342–347.
- Hovenden MJ, Newton PC, Wills KE (2014). Seasonal not annual rainfall determines grassland biomass response to carbon dioxide. *Nature*, 511, 583–586.
- Huang J, Zeng H, Xiong YM, Guo DL (2015). Lower-order roots biomass of temperate steppe and the environmental controls in Inner Mongolia. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 51, 931–938. (in Chinese with English abstract) [黄静, 曾辉, 熊艳梅, 郭大立 (2015). 内蒙古温带草地低级根生物量格局及其与环境因子的关系. 北京大学学报(自然科学版), 51, 931–938.]
- Hui D, Jackson RB (2006). Geographical and interannual variability in biomass partitioning in grassland ecosystems: A synthesis of field data. *New phytologist*, 169, 85–93.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2007). *Climate Change 2007: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2012). *Climate Change 2012: Managing the Risks of Extreme Events and Disasters to Advance Climate Change Adaptation*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Iversen CM, Murphy MT, Allen MF, Childs J, Eissenstat DM, Lilleskov EA, Sarjala TM, Sloan VL, Sullivan PF (2012). Advancing the use of minirhizotrons in wetlands. *Plant and Soil*, 352, 23–39.
- Jentsch A, Kreyling J, Elmer M, Gellesch E, Glaser B, Grant K, Hein R, Lara M, Mirzae H, Nadler SE, Nagy L, Otieno D, Pritsch K, Rascher U, Schaedler M, Schlöter M, Singh BK, Stadler J, Walter J, Wellstein C, Woelcke J, Beierkuhnlein C (2011). Climate extremes initiate ecosystem-regulating functions while maintaining productivity. *Journal of Ecology*, 99, 689–702.
- Jiang HM, Baoyin TGT (2014). Study on the root growth characteristics of *Medicago falcata* L. *Chinese Journal of Grassland*, 36(1), 53–57. (in Chinese with English abstract) [姜慧敏, 宝音陶格涛 (2014). 黄花苜蓿根系生长特征研究. 中国草地学报, 36(1), 53–57.]
- Johnson MG, Tingey DT, Phillips DL, Storm MJ (2001). Advancing fine root research with minirhizotrons. *Environmental and Experimental Botany*, 45, 263–289.
- Kang MY, Dai C, Ji WY, Jiang Y, Yuan ZZ, Chen HYH (2013). Biomass and its allocation in relation to temperature, precipitation, and soil nutrients in Inner Mongolia grasslands, China. *PLOS ONE*, 8, e69561. doi: 10.1371/journal.pone.0069561.
- Knapp AK, Briggs JM, Koelliker JK (2001). Frequency and extent of water limitation to primary production in a mesic temperate grassland. *Ecosystems*, 4, 19–28.
- Ksiksi T, Youssef T (2010). Effects of CO₂ enrichment on growth partitioning of *Chloris gayana* in the arid environment of the UAE. *Grassland Science*, 56, 183–187.
- Lee M, Manning P, Rist J, Power SA, Marsh C (2010). A global comparison of grassland biomass responses to CO₂ and nitrogen enrichment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 365, 2047–2056.
- Li JY, Fu BY, Ma YC (2006). A review and methods for fine-root production and turnover of trees. *Shanxi Agricultural University*, 26(5), 1–6. (in Chinese with English abstract) [李俊英, 傅宝春, 马迎春 (2006). 树木细根生产与周转研究及方法评述. 山西农业大学学报, 26(5), 1–6.]
- Li JY, Wang MB, Shi JW (2007). Minirhizotron technique in measuring fine root indices: A review. *Chinese Journal of Ecology*, 26, 1842–1848. (in Chinese with English abstract) [李俊英, 王孟本, 史健伟 (2007). 应用微根管法测定细根指标方法评述. 生态学杂志, 26, 1842–1848.]
- Li JZ, Lin S, Taube F, Pan QM, Dittert K (2011a). Above and belowground net primary productivity of grassland

doi: 10.17521/cjpe.2016.0062

- influenced by supplemental water and nitrogen in Inner Mongolia. *Plant and Soil*, 340, 253–264.
- Li LH, Wang QB, Bai YF (2000). Soil respiration of *Leymus Chinenses* grassland stand in the Xilin River Basin as affected by overgrazing and climate. *Acta Phytoecologica Sinica*, 24, 680–686. (in Chinese with English abstract) [李凌浩, 王其兵, 白永飞 (2000). 锡林河流域羊草草原草原群落土壤呼吸及其影响因子的研究. 植物生态学报, 24, 680–686.]
- Li WR, Zhang SQ, Ding SY, Shan L (2010). Root morphological variation and water use in alfalfa under drought stress. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 5140–5150. (in Chinese with English abstract) [李文晓, 张岁岐, 丁圣彦, 山仑 (2010). 干旱胁迫下紫花苜蓿根系形态变化及与水分利用的关系. 生态学报, 30, 5140–5150.]
- Li XJ, Zhang XZ, Wu JS, Shen ZX, Zhang YJ, Xu XL, Fan YZ, Zhao YP, Yan W (2011b). Root biomass distribution in alpine ecosystems of the northern Tibetan Plateau. *Environmental Earth Sciences*, 64, 1911–1919.
- Li XZ, Liu XD, Ma ZG (2004). Analysis on the drought characteristics in the main arid regions in the world since recent hundred-odd years. *Arid Zone Research*, 21(2), 97–103. (in Chinese with English abstract) [李新周, 刘晓东, 马柱国 (2004). 近百年来全球主要干旱区的干旱化特征分析. 干旱区研究, 21(2), 97–103.]
- Li ZL, Zhang YT, Yu DF, Zhang N, Lin JX, Zhang JW, Jiang HT, Wang JF, Mu CS (2014). The influence of precipitation regimes and elevated CO₂ on photosynthesis and biomass accumulation and partitioning in seedlings of the rhizomatous perennial grass *Leymus chinensis*. *PLOS ONE*, 9, e103633. doi: 10.1371/journal.pone.0103633.
- Litton CM, Raich JW, Ryan MG (2007). Carbon allocation in forest ecosystems. *Global Change Biology*, 13, 2089–2109.
- Liu XL, Liu LJ (2013). Root research methods. *Bulletin of Agricultural Science and Technology*, 3(2), 147–246. (in Chinese) [刘秀林, 刘丽君 (2013). 根系研究概述. 农业科技通讯, 3(2), 147–246.]
- Luo WT, Jiang Y, Lu XT, Wang X, Li MH, Bai E, Han XG, Xu ZW (2013). Patterns of plant biomass allocation in temperate grasslands across a 2500-km transect in northern China. *PLOS ONE*, 8, e71749. doi: 10.1371/journal.pone.0071749.
- Ma WH, Liu ZL, Wang ZH, Wang W, Liang CZ, Tang YH, He JS, Fang JY (2010). Climate change alters interannual variation of grassland aboveground productivity: Evidence from a 22-year measurement series in the Inner Mongolian grassland. *Journal of Plant Research*, 123, 509–517.
- Ma XF, Song FB, Zhang JZ (2011). Advances of research of roots responses to environmental stress on soil. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 27, 44–48. (in Chinese with English abstract) [马献发, 宋凤斌, 张继舟 (2011). 根系对土壤环境胁迫响应的研究进展. 中国农学通报, 27, 44–48.]
- Majdi H, Ohrvik J (2004). Interactive effects of soil warming and fertilization on root production, mortality, and longevity in a Norway spruce stand in Northern Sweden. *Global Change Biology*, 10, 182–188.
- Milchunas DG, Lauenroth WK (2001). Belowground primary production by carbon isotope decay and long-term root biomass dynamics. *Ecosystems*, 4, 139–150.
- Milchunas DG (2009). Estimating root production: Comparison of 11 methods in shortgrass steppe and review of biases. *Ecosystems*, 12, 1381–1402.
- Milchunas DG, Morgan JA, Mosier AR, Le CDR (2005). Root dynamics and demography in shortgrass steppe under elevated CO₂, and comments on minirhizotron methodology. *Global Change Biology*, 11, 1837–1855.
- Mokany K, Raison RJ, Prokushkin AS (2006). Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, 12, 84–96.
- Niklaus PA, Leadley PW, Schmid B, Körner C (2001). A long-term field study on biodiversity × elevated CO₂ interactions in grassland. *Ecological Monographs*, 71, 341–356.
- Nordquist MH, Moore JN (2000). *Current Fisheries Issues and the Food and Agriculture Organization of the United Nations*. Martinus Nijhoff Publishers, the Hague, Boston, London.
- Partavian A, Mikkelsen TN, Vestergård M (2015). Plants increase laccase activity in soil with long-term elevated CO₂ legacy. *European Journal of Soil Biology*, 70, 97–103.
- Phillips RP, Finzi AC, Bernhardt ES (2011). Enhanced root exudation induces microbial feedbacks to N cycling in a pine forest under long-term CO₂ fumigation. *Ecology Letters*, 14, 187–194. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01570.x.
- Pilon R, Picon-Cochard C, Bloor JMG, Revaillet S, Kuhn E, Falcimagne R, Balandier P, Soussana JF (2012). Grassland root demography responses to multiple climate change drivers depend on root morphology. *Plant and Soil*, 364, 395–408.
- Ping XY, Zhou GS, Zhuang QL, Wang YL, Zuo WQ, Shi GX, Lin XL, Wang YH (2010). Effects of sample size and position from monolith and core methods on the estimation of total root biomass in a temperate grassland ecosystem in Inner Mongolia. *Geoderma*, 155, 262–268.
- Polley HW, Morgan JA, Cambell BD, Smith MS (2000). Crop ecosystem responses to climatic change: Rangelands. In: Reddy KR, Hodges HF eds. *Climate Change and Global Crop Productivity*. CAB International, New York. 293–314.
- Potvin C, Chapin FSI, Gonzalez A, Leadley P, Reich PB, Roy J (2007). Plant biodiversity and responses to elevated carbon dioxide. In: Canadell J, Pitelka LF, Pataki D eds. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer-Verlag, New York. 102–113.

- Qi Y, Huang HM, Wang Y, Zhao J, Zhang JH (2011). Biomass and its allocation of four grassland species under different nitrogen levels. *Acta Ecologica Sinica*, 31, 5121–5129. (in Chinese with English abstract) [祁瑜, 黄永梅, 王艳, 赵杰, 张景慧 (2011). 施氮对几种草地植物生物量及其分配的影响. *生态学报*, 31, 5121–5129.]
- Reich PB, Hobbie SE, Lee T, Ellsworth DS, West JB, Tilman D, Knops JMH, Naeem S, Trost J (2006). Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO₂. *Nature*, 440, 922–925.
- Rytter RM, Rytter L (2012). Quantitative estimates of root densities at minirhizotrons differ from those in the bulk soil. *Plant and Soil*, 350, 205–220.
- 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. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 488–497. (in Chinese with English abstract) [石福孙, 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. *植物生态学报*, 34, 488–497.]
- Shi JW, Yu SQ, Yu LZ, Han YZ, Wang ZQ, Guo DL (2006). Application of minirhizotron in fine root studies. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 17, 715–719. (in Chinese with English abstract) [史健伟, 于水强, 于立忠, 韩有志, 王政权, 郭大立 (2006). 微根管在细根研究中的应用. *应用生态学报*, 17, 715–719.]
- Shilo T, Rubin B, Ephraim JE, Eizenberg H (2013). Continuous non-destructive monitoring of *Cyperus rotundus* development using a minirhizotron. *Weed Research*, 53, 164–168.
- Smit B, Cai YL (1996). Climate change and agriculture in China. *Global Environmental Change*, 6, 205–214.
- Steingrobe B, Schmid H, Claassen N (2001). The use of the ingrowth core method for measuring root production of arable crops—Influence of soil and root disturbance during installation of the bags on root ingrowth into the cores. *European Journal of Agronomy*, 15, 143–151.
- Sun LA, Liu GB, Liang YM (1994). Studies on determining methods of underground biomass with different diameter. *Grassland of China*, (2), 32–35. (in Chinese with English abstract) [孙力安, 刘国彬, 梁一民 (1994). 不同直径土钻测定草地地下生物量方法探讨. *中国草地*, (2), 32–35.]
- Suter D, Frehner M, Fischer BU, Nosberger J, Luscher A (2002). Elevated CO₂ increases carbon allocation to the roots of *Lolium perenne* under free-air CO₂ enrichment but not in a controlled environment. *New Phytologist*, 154, 65–75.
- van Rees KCJ (1998). Soil temperature effects from minirhizotron lighting systems. *Plant and Soil*, 200, 113–118.
- Vannoordwijk M, Dejager A, Floris J (1985). A new dimension to observations in minirhizotrons: A stereoscopic view on root photographs. *Plant and Soil*, 86, 447–453.
- Vestergaard M, Reinsch S, Bengtson P, Ambus P, Christensen S (2016). Enhanced priming of old, not new soil carbon at elevated atmospheric CO₂. *Soil Biology & Biochemistry*, 100, 140–148.
- Wang KB, Li JP, Shangguan ZP (2012). Biomass components and environmental controls in Ningxia grasslands. *Journal of Integrative Agriculture*, 11, 2079–2087.
- 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.
- Wang LM, Li LH, Chen X, Tian X, Wang XK, Luo GP (2014). Biomass allocation patterns across China's terrestrial biomes. *PLOS ONE*, 9, e93566. doi: 10.1371/journal.pone.0093566.
- Wang RZ (2004). C₄ species and their response to large-scale longitudinal climate variables along the Northeast China Transect (NECT). *Photosynthetica*, 42, 71–79.
- Wang W, Peng SS, Fang JY (2008). Biomass distribution of natural grasslands and its response to climate change in North China. *Arid Zone Research*, 25, 90–97. (in Chinese with English abstract) [王妮, 彭书时, 方精云 (2008). 中国北方天然草地的生物量分配及其对气候的响应. *干旱区研究*, 25, 90–97.]
- Weber EP, Day FP (1996). The effect of nitrogen fertilization on the phenology of roots in a barrier island sand dune community. *Plant and Soil*, 182, 139–148.
- Wells CE, Glenn DM, Eissenstat DM (2002). Soil insects alter fine root demography in peach (*Prunus persica*). *Plant, Cell & Environment*, 25, 431–439.
- West JB, Espeleta JF, Donovan LA (2004). Fine root production and turnover across a complex edaphic gradient of a *Pinus palustris*-*Aristida stricta* savanna ecosystem. *Forest Ecology and Management*, 189, 397–406.
- Withington JM, Elkin AD, Bulaj B, Olesinski J, Tracy KN, Bouma TJ, Oleksyn J, Anderson LJ, Modrzyński J, Reich PB, Eissenstat DM (2003). The impact of material used for minirhizotron tubes for root research. *New Phytologist*, 160, 533–544.
- Woodward FI, Cramer W (1996). Plant functional types and climatic changes: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, 7, 306–308.
- Wu YB, Che RX, Ma S, Deng YC, Zhu MJ, Cui XY (2014). Estimation of root production and turnover in an alpine meadow: comparison of three measurement methods. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 3529–3537. (in Chinese with English abstract) [吴伊波, 车荣晓, 马双, 邓永翠, 朱敏健, 崔晓勇 (2014). 高寒草甸植被细根生产和周转的比较研究. *生态学报*, 34, 3529–3537.]
- Xia JY, Wan SQ (2008). Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition. *New Phytologist*, 179,

doi: 10.17521/cjpe.2016.0062

- 428–439.
- Xia JZ, Liu SG, Liang SL, Chen Y, Xu WF, Yuan WP (2014). Spatio-temporal patterns and climate variables controlling of biomass carbon stock of global grassland ecosystems from 1982 to 2006. *Remote Sensing*, 6, 1783–1802.
- Xu MH, Liu M, Xue X, Zhai DT (2016). Warming effects on plant biomass allocation and correlations with the soil environment in an alpine meadow, China. *Journal of Arid Land*, 8, 773–786.
- Xu X, Niu SL, Sherry RA, Zhou XH, Zhou JH, Luo YQ (2012). Interannual variability in responses of belowground net primary productivity (*NPP*) and *NPP* partitioning to long-term warming and clipping in a tall grass prairie. *Global Change Biology*, 18, 1648–1656.
- Yang YH, Fang JY, Ji CJ, Han WX (2009). Above- and below-ground 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, Luo YQ (2011). Isometric biomass partitioning pattern in forest ecosystems: Evidence from temporal observations during stand development. *Journal of Ecology*, 99, 431–437.
- Zavalloni C, Vicca S, Büscher M, de la Providencia Sanchez IE, de Boulois HD, Declerck S, Nijs I, Ceulemans R (2012). Exposure to warming and CO₂ enrichment promotes greater above-ground biomass, nitrogen, phosphorus and arbuscular mycorrhizal colonization in newly established grasslands. *Plant and Soil*, 359, 121–136.
- Zhang B, Zhu JJ, Liu HM, Pan QM (2014). Effects of extreme rainfall and drought events on grassland ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 1008–1018. (in Chinese with English abstract) [张彬, 朱建军, 刘华民, 潘庆民 (2014). 极端降水和极端干旱事件对草原生态系统的影响. 植物生态学报, 38, 1008–1018.]
- Zhang L, Wu DX, Shi HQ, Zhang CJ, Zhan XY, Zhou SX (2011). Effects of elevated CO₂ and N addition on growth and N₂ fixation of a legume subshrub (*Caragana microphylla* Lam.) in temperate grassland in China. *PLOS ONE*, 6, e26842. doi:10.1371/journal.pone.0026842.
- Zhang L, Yang YX, Zhan XY, Zhang CJ, Zhou SX, Wu DX (2010). Responses of a dominant temperate grassland plant (*Leymus chinensis*) to elevated carbon dioxide and nitrogen addition in China. *Journal of Environmental Quality*, 39, 251–259. doi: 10.2134/jeq2009.0109.
- Zhou BZ, Zhang SG, Fu MY (2007). Minirhizotron, a new technique for plant root system research: Its invention, development and application. *Chinese Journal of Ecology*, 26, 253–260. (in Chinese with English abstract) [周本智, 张守攻, 傅懋毅 (2007). 植物根系研究新技术 Minirhizotron 的起源、发展和应用. 生态学杂志, 26, 253–260.]
- Zhou XH, Talley M, Luo YQ (2009). Biomass, litter, and soil respiration along a precipitation gradient in Southern Great Plains, USA. *Ecosystems*, 12, 1369–1380.
- Zhu GL, Wei WS, Wu DX (2008). An overview of methods of measuring underground-biomass and introduction of new technique. *Chinese Journal of Grassland*, 30(3), 94–99. (in Chinese with English abstract) [朱桂林, 韦文珊, 吴冬秀 (2008). 植物地下生物量测定方法概述及新技术介绍. 中国草地学报, 30(3), 94–99.]

责任编辑: 李新荣 责任编辑: 李 敏



扫码向作者提问