

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201812027

引文格式: 张磊, 吕光辉, 蒋腊梅, 等. 四种荒漠植物生物量分配对土壤因子的响应及异速生长分析 [J]. 广西植物, 2019, 39(9): 1201–1211.

ZHANG L, LÜ GH, JIANG LM, et al. Response of four species of desert plant biomass distribution to soil factors and allometric growth analysis [J]. Guihaia, 2019, 39(9): 1201–1211.

四种荒漠植物生物量分配对土壤因子的响应及异速生长分析

张磊^{1,3}, 吕光辉^{2,3*}, 蒋腊梅^{2,3}, 腾德雄^{2,3}, 张仰^{1,3}, 李周康^{1,3}

(1. 新疆大学 资源与环境科学学院, 乌鲁木齐 830046; 2. 新疆大学 干旱生态环境研究所, 乌鲁木齐 830046; 3. 绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830046)

摘 要: 该研究以四种荒漠植物: 盐地碱蓬 (*Suaeda salsa*)、新疆绢蒿 (*Seriphidium kaschgaricum*)、对节刺 (*Horaninowia ulicina*)、骆驼刺 (*Alhagi sparsifolia*) 为对象, 采用挖掘法获取完整的植株生物量, 测定土壤理化性质, 并通过四种荒漠植物生物量、生物量分配比对土壤因子的响应程度以及异速生长模型进行了对比分析。结果表明: (1) 四种荒漠植物的生物量、生物量分配比重差异明显; 新疆绢蒿具有最大的地上、地下生物量, 对节刺的生物量最小; 根冠比 (R/S) 大小排序依次是骆驼刺 > 对节刺、新疆绢蒿 > 盐地碱蓬 ($P < 0.05$)。 (2) 利用 RDA 分析土壤因子对 R/S 的影响, 结果发现土壤因子对新疆绢蒿、盐地碱蓬、骆驼刺、对节刺的 R/S 解释程度分别是 16.3%、24.8%、33.1%、35.4%, 其中土壤全氮与对节刺的 R/S 呈正显著关系 ($P < 0.05$), 土壤水分与盐地碱蓬的 R/S 呈极显著正相关 ($P < 0.01$)。 (3) 四种荒漠植物地上—地下间均具有极显著的相关生长关系 ($P < 0.01$); 新疆绢蒿地上—地下间为等速生长关系 ($\alpha = 1$), 而对节刺和骆驼刺则均为 $\alpha = 3/4$ 的异速生长关系, 盐地碱蓬属于非 $3/4$ 幂指数的异速生长关系 ($\alpha < 1$), 四种荒漠植物间具有共同的异速生长指数 (0.767)。以上结果说明艾比湖优势荒漠植物具有功能趋同性, 其空间分配特征对土壤因子的响应存在物种特异性。

关键词: 荒漠植物, 生物量分配, 主成分分析, 土壤因子, 异速生长

中图分类号: Q948 文献标识码: A 文章编号: 1000-3142(2019)09-1201-11

Response of four species of desert plant biomass distribution to soil factors and allometric growth analysis

ZHANG Lei^{1,3}, LÜ Guanghui^{2,3*}, JIANG Lamei^{2,3}, TENG Dexiong^{2,3},
ZHANG Yang^{1,3}, LI Zhoukang^{1,3}

(1. College of Resources and Environment Science, Xinjiang University, Urumqi 830046, China; 2. Institute of Arid Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830046, China; 3. Key Laboratory of Oasis Ecology, Ministry of Education, Urumqi 830046, China)

收稿日期: 2019-03-12

基金项目: 国家自然科学基金 (31560131) [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31560131)]。

作者简介: 张磊 (1993-), 男, 新疆克拉玛依人, 硕士研究生, 主要从事生物多样性研究, (E-mail) 463192077@qq.com。

* 通信作者: 吕光辉, 博士, 教授, 研究方向为全球变化与生物多样性, (E-mail) ler@xju.edu.cn。

Abstract: The river basin of Ebi Lake represents a typical ecosystem in arid land, a sensitive area for global change and a key protected area for biodiversity. The study of the relationship among biomass allocation of above-ground and below-ground plant, response mechanism of edaphic factor, and allometry helps understand the plants' survival and optimization strategies in terms of soil conditions and ecological functions. With excavation as the method that gave us adequate biomass information and the physical and chemical properties of the soil, four desert plants in the research area were analyzed: *Suaeda salsa*, *Seriphidium kaschgaricum*, *Horaninowia ulicina*, and *Alhagi sparsifolia*, among which the biomass, its allocation ratio in response to the edaphic factor, and allometric models were compared. The results were as follows: (1) There were significant differences in the biomass and its allocation ratios among the four plants, with *Seriphidium kaschgaricum* having the largest above-ground and below-ground biomass, while *Horaninowia ulicina* the smallest; The R/S (root-shoot ratio) showed *Alhagi sparsifolia* > *Horaninowia ulicina* and *Seriphidium kaschgaricum* > *Suaeda salsa* ($P < 0.05$). (2) The effect of edaphic factor on R/S analyzed with RDA showed that the interpretability of edaphic factors towards R/S in terms of the four plants were 16.3%, 24.8%, 33.1% and 35.4%, respectively. Among them, the soil total nitrogen had a positive correlation with the R/S of *Horaninowia ulicina* ($P < 0.05$), and the soil moisture a significantly positive correlation with the R/S of *Suaeda salsa* ($P < 0.01$). (3) The four plants all had significant correlations with regards to AGB-BGB ($P < 0.01$), where the AGB-BGB of *Seriphidium kaschgaricum* had a pattern of isometric scaling ($\alpha = 1$), while both *Horaninowia ulicina* and *Alhagi sparsifolia* showed an allometric scaling of $\alpha = 3/4$, and *Suaeda salsa* belonged to the allometric scaling of a non-3/4 power exponent ($\alpha < 1$). All the four plants shared a common allometric scaling index (0.767). The above results indicate that the desert plants in Ebi Lake have functional convergence, and the characteristics of their spatial distribution are species-specific in response to edaphic factors.

Key words: desert plants, biomass allocation, principal component analysis, soil factors, allometric growth

在荒漠生态系统组分中,荒漠植被处于关键地位,在物质循环、能量流动、生态系统功能、信息传递等方面扮演着不可或缺的角色 (Gilliam, 2007)。植被在生态系统中获取的有限养分通过自身代谢调节再分配给不同器官的功能策略是决定植被可否获取最大生存阈值的选择策略 (李涛, 2010)。生态系统中各群落的生物量分配对环境变化响应的程度会因植物生物生态学特征的不同而存在差异。植物通过改变自身的光合产物分配模式来适应不同的环境,不同环境或胁迫下植物光合产物是如何权重给各个器官,暂无一致的结论。因此,有关荒漠植被生物量分配与生态功能方向的研究日益受到重视 (James et al., 2005)。

根据 Liebig 最小因子定律,在稳定状态下,植物的生长取决于所需某种资源最少的因子,即低于植被生长所需的某种资源因子是该植被生长和繁殖的决定性因子。但是,植物生物量分配对策不仅仅是由某种决定因素主导的,而是一个由多种因素调控且十分复杂的过程 (高凯敏, 2015; Zhang, 2013)。植被与生长环境彼此作用、变异、

自然选择导致植物的适应性改变而形成了独特的植被种群生物量的分配策略。一方面受植物本身生物学特性所决定如植物生活型、遗传性等,通常较稳定;另一方面也会因生境条件变化出现明显的可塑性,如种群密度、光照强度和土壤水分等 (Shemtov & Gutterman, 2003)。目前,关于生物量分配机制的研究工作,学者们从宏观到微观不同角度进行了探讨,王妮等 (2008) 从气候变化角度探讨了对不同草原的生物量分配影响;其他学者则从植物个体的大小 (李清河等, 2012) 及植物功能性状 (高景等, 2016) 等方向进行探讨。环境因子的变化通过改变土壤理化性质,进一步影响植被吸收和运输生长所需的营养物质,导致根系与地上部分的生长策略有所差异。在众多研究工作中,学者们对关于土壤因子如何定向影响植物生物量分配机制的讨论较少,相关学者对该领域的研究所得到的植物生物量随土壤驱动的分配规律也不完全一致,Chen et al. (2013) 通过室内控制实验发现,面对水分胁迫,内蒙古草地的两种优势植物大针茅和克氏针茅分别选择了 r 对策和 k 对策

两种不同的生物量分配策略。戴诚等(2012)探究内蒙古中部草原生物量对环境因子的响应关系时发现,土壤全氮与 R/S 之间的显著正响应关系与功能平衡假说不符。

Poorter et al.(2012)指出植物的生物量分配策略大多取决于该植物的遗传属性,同时也受环境条件的诱导。采用异速生长分析方法研究植物对地上、地下生物量的分配机制,更有助于理解植物的生物学特性(Komiyama et al.,2008)。当下,关于植物生物量分配策略分别提出两种不同的假说,即最优分配假说和等速生长假说。最优分配假说认为,植物通过对器官光合产物的分配来实现对外界 CO₂、光照、养分的获取,从而实现个体最优的生长阈值。而等速生长假说则认为个体或群落水平下生物量的分配规律不随外界环境的干扰,即植物的地上生物量和地下生物量表现为等速生长关系。近年来,国内外学者对最优分配理论开展了研究,Enquist & Niklas(2002)通过维管植物生物量观察实验发现其结果支持等速生长假说;贾美玉等(2015)研究发现科尔沁沙丘 3 种常见植物符合典型的 r 对策生长模式;刘玉芳等(2015)指出在淹水处理条件下河竹鞭、根生物量分配大致趋向幂函数增长关系。但是,研究对象多集中于不同处理水平下和同属物种间的比较,而对于干旱区中的荒漠植物研究却相对较少,尤其是关于干旱区优势种与最优分配理论预测是否相一致则缺乏定性研究。

艾比湖流域分布有典型的干旱荒漠生态系统,是全球变化的敏感区和生物多样性重点保护区。研究该区荒漠植物地上一地下生物量分配对土壤因子响应机制及异速生长关系,有利于明晰荒漠植物对土壤环境的生存对策及其生态功能优化策略。盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)、新疆绢蒿(*Seriphidium kaschgaricum*)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)、对节刺(*Horaninowia ulicina*)均为艾比湖流域优势荒漠植物,是研究区植物群落中重要的组成物种。目前,关于这四种荒漠植物的研究大多集中在化学计量(赵生龙等,2017;李征等,2012)、功能性状(黄彩变等,2016)和生态位特征(王琴和刘彬,2012)等方面,关于其空间分配特征的研究

鲜有报道。对此,本文提出的科学问题如下:(1)四种荒漠植物的地上、地下、总生物量以及生物量分配规律的异同;(2)四种荒漠植物根冠比(R/S)对研究区土壤因子的响应规律是否一致;(3)四种荒漠植物的 AGB-BGB 间的异速生长关系是怎样的。同时研究该区荒漠植物地上一地下生物量分配对土壤因子响应机制及异速生长关系,有利于明晰艾比湖流域荒漠植物对土壤环境的生存对策及其生态功能优化策略。

1 研究区概况

新疆艾比湖湿地国家级自然保护区地跨新疆博州精河县,范围位于 82°33′47"—83°53′21" E, 44°31′05"—45°09′35" N,艾比湖湿地作为准噶尔盆地的最低凹地,独特的地理位置使其成为了水盐汇集中心,其水资源主要来源于河流及地下水补给。艾比湖地区干旱少雨,蒸发量大,空气干燥,属典型的温带大陆性气候,日照时数约 2 800 h,日平均气温为 6~8 ℃,积温为 3 000~3 500 ℃,年均降水量为 90.9 mm。区系成分以干旱植物种类为主,主要植被类型除梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、胡杨(*Populus euphratica*)外,在平原低地还有铃铛刺(*Halimodendron halodendron*)、新疆绢蒿(*Seriphidium kaschgaricum*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)、盐爪爪(*Kalidium foliatum*)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)、小獐毛(*Aeluropus pungens*)、罗布麻(*Apocynum venetum*)、对节刺(*Horaninowia ulicina*)、盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)、芦苇(*Phragmites australis*)、盐节木(*Halocnemum strobilaceum*)、沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)、花花柴(*Karelinia caspia*)等。

2 材料与方 法

2.1 样地设置和采样

研究区位于艾比湖流域,垂直于阿奇克苏河,东西相距 100 m 设置 3 条样带,长约 1.62 km,每条样带南北间隔 40 m 设置 1.5 m×1.5 m 小样方,小样方共计 120 个。野外及样品采集工作于 2017 年 6—7 月进行,对 120 个小样方内植物进行物种

清查,选取样地四种优势植物(盐地碱蓬、对节刺、新疆绢蒿、骆驼刺),采用挖掘法获取完整的研究植株。四种植物样本出现的样方频度分别为 86、29、26 和 25。将每个小样方内同种植物按地上、地下部分分类装入标记好的信封袋内,带回实验

室后用蒸馏水洗去残余少量泥土后,置于 65 ℃ 烘箱内烘干 72 h 直至重量恒定。在所确定优势种出现的样方中,先利用对角线取样法采集土壤样本,土壤样本均为 0~30 cm 的混合土样,再将土样风干,带回进行理化分析。

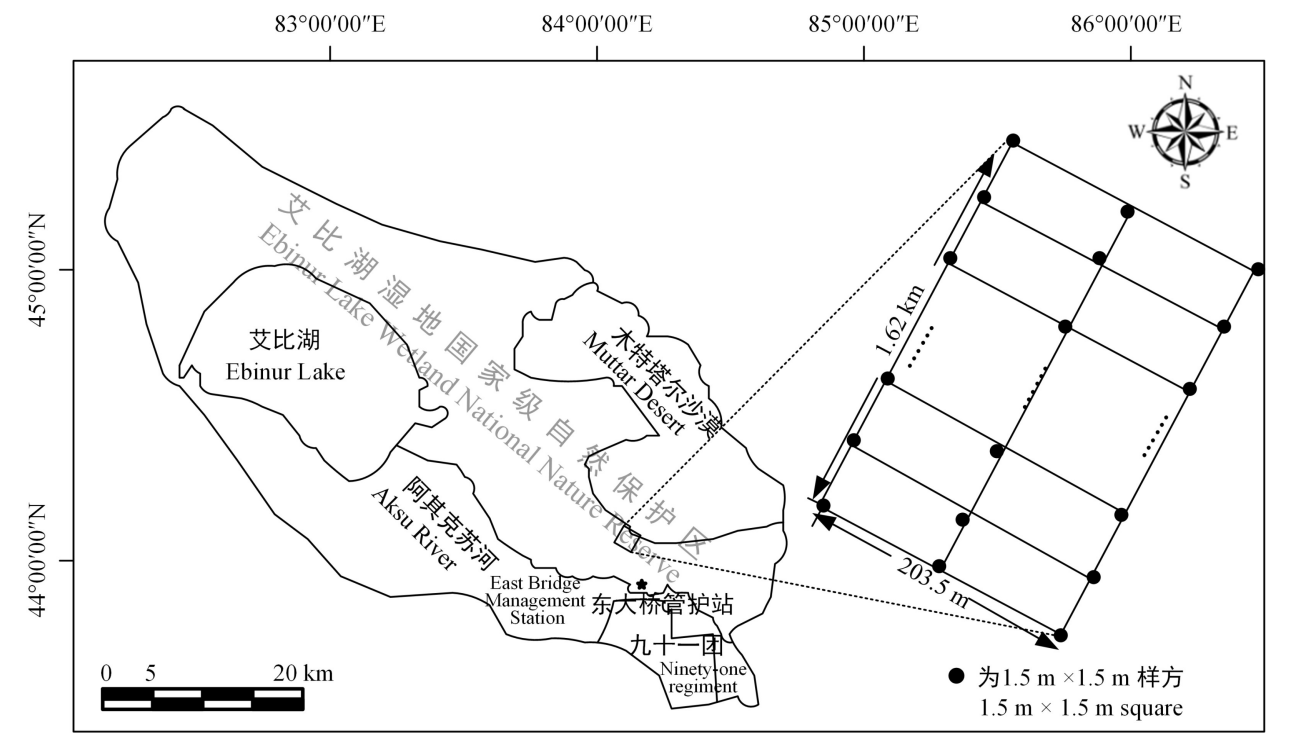


图 1 研究区样地布设图
Fig. 1 Layout of the study area

2.2 研究方法

植物采集烘干后,按照同样方同物种的原则,依次称量植物的地上、地下部分并记录(天平精度为0.000 1 g)。分别计算各组分(地上生物量 above-ground biomass, AGB; 地下生物量 below-ground biomass, BGB; 总生物量 total biomass, TB)的生物量大小,并计算根冠比(root-shoot ratio, R/S)。所有生物量指标均以平均值 ± 标准误($\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$)的方式列出。

土壤指标测定方法:土壤含水量采用烘干法;pH 值采用玻璃电极法;电导率采用电导法;土壤有机质采用重铬酸钾稀释热法;土壤全 N 含量采用凯氏定氮法;土壤全 P 含量采用钼蓝比色法;速效磷含量采用钼锑抗比色法(鲍士旦,2000)。

2.3 数据处理

利用 One-way ANOVA 对研究区四种荒漠植物的 AGB、BGB、TB 以及 R/S 进行分析。R/S 对土壤理化性质的响应趋势通过冗余分析来判断,在此基础上,定量评价 7 个土壤因子对四种优势植物 R/S 特征常数变化的显著性检验并通过蒙特卡洛置换检验(Monte-Carlo permutation test)计算因子的独立解释量。One-way ANOVA 检验在 SPSS 19.0 中完成,RDA 分析和作图在 CANOCO 5.0 中完成。一般数据分析和作图在 Excel 2007 实现。

2.4 异速生长分析

异速生长模型的建立是探究植被生长策略的一种数学统计方法,具有重要的参考意义。对于常规线性模型的描述方程表示为 $Y = \beta \cdot X^\alpha$,式中,

X 表示个体参数, Y 是某种生物学特征或者功能, α 是异速生长指数, β 是标准化常数(程栋梁, 2007)。 $\alpha=1$ 为等速生长关系, 即 X 与 Y 生长速率没有显著差异性, 二者呈等速增长趋势; $\alpha 1$ 为异速生长关系, 即 X 与 Y 生长关系失衡, 未表现出相关关联。将上述幂函数两边分别取对数得到 $\log Y = \log \beta + \alpha \cdot \log X$, 从而进一步确定其异速生长参数, 同时利用降主轴回归 (Model Type II) 计算出 95% 置信区间 (95% CI)、回归模型的指数及决定系数 (R^2)。变形后对数函数的 α 表示线性回归的斜率, 线性回归方程其截距为 $\log \beta$ 。有关等速生长检验 (test of allometry) 及回归方程截距 ($\log \beta$) 和异速生长指数 (α) 的计算均在 R3.5.0 Library (smatr) 程序包中完成。

3 结果与分析

3.1 艾比湖流域四种荒漠植物生物量分配

四种荒漠植物 AGB、BGB、TB 及 R/S 表现出了不同程度的差异规律 (表 1)。四种荒漠植物的生物

量分配均表现为地上 > 地下。AGB、BGB、TB 三个生物量指标均表现为新疆绢蒿最大, 最小则是对节刺, 以 TB 为例, 二者分别为 (90.187 ± 17.600) g、 (10.074 ± 1.515) g。生物量分配的比例 (R/S) 以骆驼刺为最大 (0.726 ± 0.135) , AGB 是 BGB 的近 1.43 倍。其次是新疆绢蒿 (0.383 ± 0.049) 和对节刺 (0.323 ± 0.076) , 盐地碱蓬的 R/S 最小 (0.132 ± 0.022) , 盐地碱蓬的 AGB 是 BGB 的近 10 倍。由此可见, 新疆绢蒿和对节刺的 AGB、BGB、TB 三个生物量指标在四种荒漠植物中, 分别是最大和最小水平, 但二者的 R/S 无显著差异, 均处于中间水平。R/S 最大的骆驼刺 (0.726 ± 0.135) 和最小的盐地碱蓬 (0.132 ± 0.022) , 其 AGB、TB 无显著差异, 处于中等水平。由四种荒漠植被出现的频度发现, 盐地碱蓬出现的频度最高 (0.72)。

3.2 艾比湖流域四种荒漠植物生物量分配 (R/S) 的土壤驱动力分析

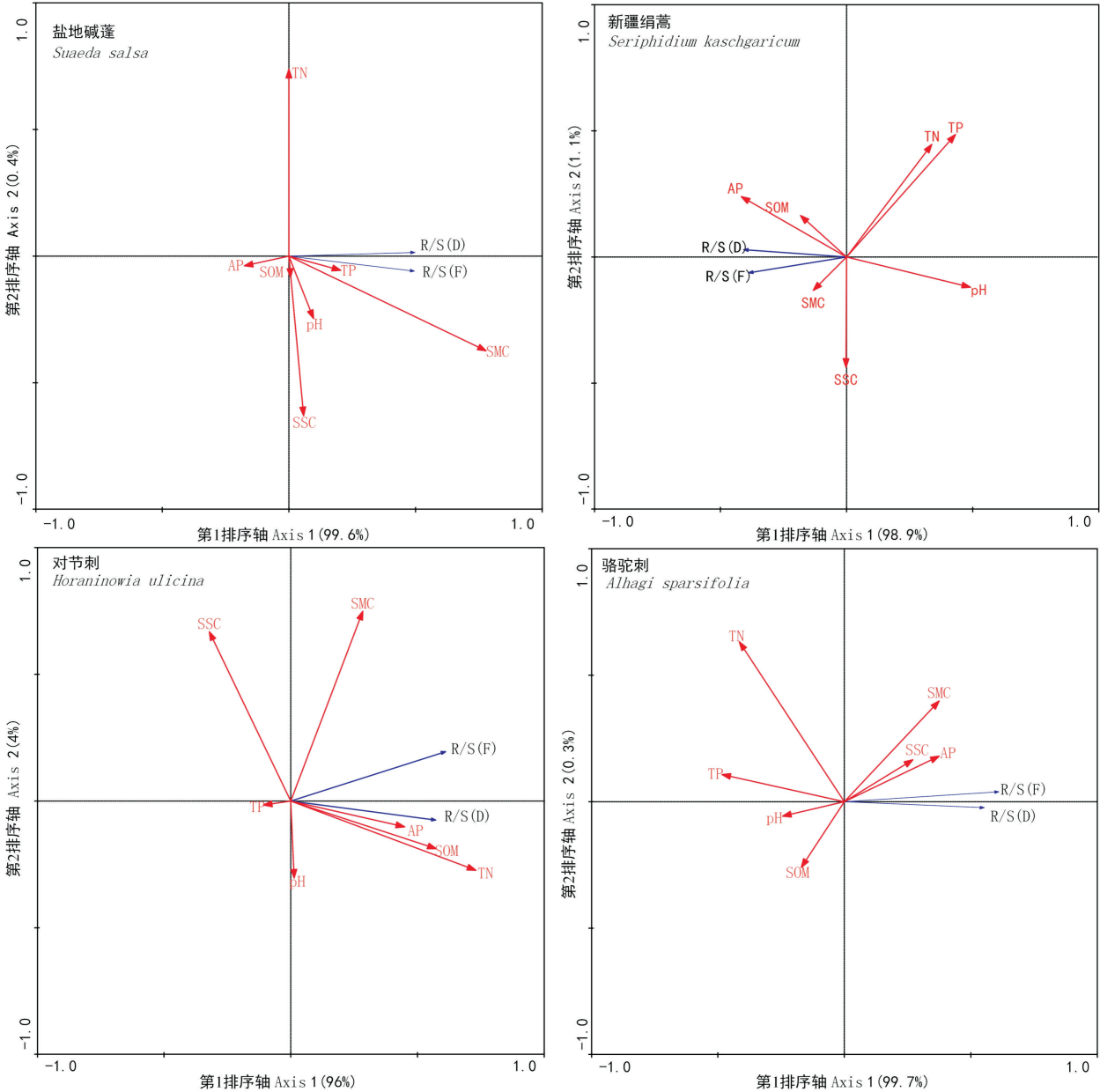
通过对艾比湖流域四种荒漠植物的根冠比 (R/S) 和 7 个土壤因子进行 RDA 分析, 得到二维排序图 (图 2)。图 2 中箭头长度代表该土壤因子

表 1 四种荒漠植物地上生物量、地下生物量、总生物量、根冠比的差异性分析
Table 1 Difference analysis of above-ground biomass, below-ground biomass, total biomass and root-shoot ratio of four desert plants

物种 Species	频度 Frequency	地上生物量 Above-ground biomass (g)	地下生物量 Below-ground biomass (g)	总生物量 Total biomass (g)	根冠比 Root-shoot ratio
盐地碱蓬 <i>Suaeda salsa</i>	86	38.666 ± 3.225b	3.839 ± 0.297b	42.505 ± 3.470b	0.132 ± 0.022c
新疆绢蒿 <i>Seriphidium kaschgaricum</i>	29	69.498 ± 13.701a	20.689 ± 4.085a	90.187 ± 17.600a	0.383 ± 0.049b
对节刺 <i>Horaninowia ulicina</i>	26	8.172 ± 1.339c	1.902 ± 0.384b	10.074 ± 1.515c	0.323 ± 0.076b
骆驼刺 <i>Alhagi sparsifolia</i>	25	36.143 ± 7.732b	24.904 ± 5.689a	61.047 ± 12.721b	0.726 ± 0.135a

对荒漠植物的 R/S 解释程度, 箭头越长, 其解释能力越强; 土壤因子与 R/S 箭头之间的夹角则表示二者的相关程度, 夹角越小, 相关性越强; 夹角若为锐角, 代表二者为正相关, 反正则为负相关, 若为直角关系, 表示二者没有相关关系。结果如图 2 所示: 土壤因子对新疆绢蒿、盐地碱蓬、骆驼刺、对

节刺的 R/S 解释程度分别是 16.3%、24.8%、33.1%、35.4%。土壤有机质和全氮与盐地碱蓬 R/S 箭头夹角约为直角, 二者对盐地碱蓬的 R/S 没有解释能力, 土壤含水量对盐地碱蓬 R/S 表现出了极显著正相关关系 ($P < 0.01$), 其解释量达到 15%, 其他土壤因子与盐地碱蓬的 R/S 没有显著



注：SMC. 土壤含水量；SSC. 土壤含盐量；TP. 全磷；TN. 全氮；AP. 速效磷；SOM. 土壤有机质；
R/S(F). 根冠比(鲜重)；R/S(D). 根冠比(干重)。

Note: SMC. Soil moisture content; SSC. Soil salinity content; TP. Total phosphorus; TN. Total nitrogen; AP. Available phosphorus;
SOM. Soil organic matter; R/S(F). Root-shoot ratio(Fresh weight) ; R/S(D). Root-shoot ratio(Dry weight) .

图 2 四种荒漠植物的 R/S 与土壤因子关系的冗余分析排序图

Fig. 2 Redundant analysis of the relationship between R/S and soil factors of four desert plants

关系。对节刺 R/S 的土壤因子重要性排序大小为土壤全氮(18.2%) > 土壤有机质(11.2%) > 土壤速效磷(6.9%) > 土壤含盐量(4.1%) > 土壤含水量(3.5%) > 土壤全磷(0.4%) > 土壤 pH(0.1%) ,其中,对节刺的 R/S 对土壤全氮表现了显著

的正响应关系($P<0.05$)。全氮、全磷、pH 这三个土壤指标对新疆绢蒿和骆驼刺 R/S 呈现出负相关趋势,本研究的 7 个土壤因子对新疆绢蒿和骆驼刺 R/S 的解释量普遍偏低,并没有通过 RDA 的显著性检验。

3.3 艾比湖流域四种荒漠植物地上、地下生物量的异速生长关系

综合图 3 和表 2 的结果发现,四种荒漠植物 AGB-BGB 间的相关关系均呈现出极显著正相关 ($P<0.01$)。通过 AGB-BGB 相关生长指数分析得出,盐地碱蓬、新疆绢蒿、对节刺和骆驼刺的异速生长指数 α 分别是 0.879、1.102、0.622 和 0.649 (表 2)。等速生长检验指出,新疆绢蒿为等速生长关系,即地上和地下生物量生长速率呈现等比例关系。对节刺和骆驼刺均为 $\alpha = 3/4$ 的异速生长关系(95%置信区间包含 0.75),即二者的地下生物量分配速率均小于地上生物量,但盐地碱蓬不符合以 3/4 为幂指数的异速生长关系,其生长指数 95%置信区间上限接近理论值 1。从四种荒

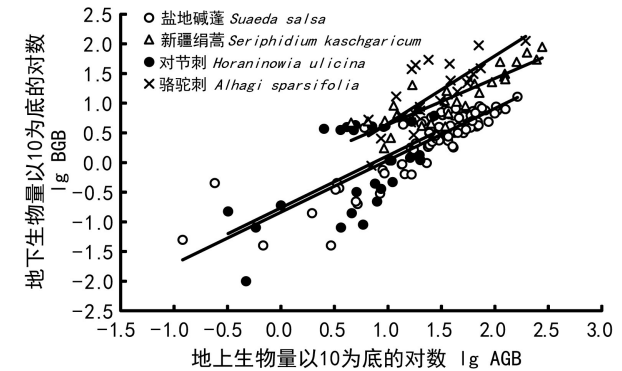


图 3 双对数坐标下四种荒漠植物地上生物量 (AGB) 与地下生物量 (BGB) 间的 RMA 线性拟合关系
Fig. 3 lg-lg linear regression (RMA) plots of above-ground biomass (AGB) and below-ground biomass (BGB) in four desert plants

表 2 四种荒漠植物地上与地下生物量间的相关生长指数、等速生长检验及共同斜率检验
Table 2 Correlation growth index, constant velocity growth test and common slope test between above-ground and below-ground biomass of four desert plants

参数 Parameter	物种 Species	相关生长指数 Correlation growth index				等速生长检验 Constant velocity growth test		
		R^2	P	α	95% CI	F	P	类型 Type
$Y=BGB$ $X=AGB$	盐地碱蓬 <i>Suaeda salsa</i>	0.755	0.000	0.879	0.776~0.995	4.315	0.041	A
	新疆绢蒿 <i>Seriphidium kaschgaricum</i>	0.755	0.000	1.102	0.909~1.336	1.071	0.310	I
	对节刺 <i>Horaninowia ulicina</i>	0.347	0.002	0.622	0.449~0.863	9.347	0.005	A
	骆驼刺 <i>Alhagi sparsifolia</i>	0.563	0.000	0.649	0.470~0.897	7.865	0.010	A
	共同的斜率 Common slope	0.595	0.000	0.767	0.680~0.866	19.012	0.000	

注：A. 异速生长关系；I. 等速生长关系。
Note: A. An allometric growth relationship; I. Constant velocity growth relationship.

漠植物的模型解释量分析,盐地碱蓬和新疆绢蒿 AGB-BGB 的模型解释量较高, R^2 均为 0.755。四种荒漠植物具有共同的斜率,即异速生长指数为 0.767。

4 讨论

4.1 艾比湖流域四种荒漠植物生物量分配的异同

植物生物量体现了植物在生长发育过程中对

外界养分的吸收、积累、利用的能力。对比四种植物的 AGB、TB 发现,新疆绢蒿虽是多年生草本植物,在研究区却具有较大的地上生物量比例,这可能是因为新疆绢蒿特有的生理构件使其具有较大的地上生物量,即茎上的分支多且茂密,成熟体的株高和冠幅相比其他一年生草本植物(盐地碱蓬、对节刺)均处于相对领先地位。对艾比湖流域四种荒漠植物生物量分配的研究表明,骆驼刺具有最大的 R/S,其次是新疆绢蒿和对节刺,二者 R/S

无显著差异,盐地碱蓬的 R/S 最小。盐地碱蓬和对节刺属一年生草本植物,由于研究区为典型的干旱半干旱荒漠生态系统,一年生植物度过恶劣环境的方式不是靠休眠芽,而是以种子的形态于生长季中完成其生活史,故该类型植物不需要投资更多的生物量到地下器官,因此其 R/S 较低。骆驼刺属于多年生半灌木植物,其地下根系为多年生,这就需要其储存更多的物质和能量到地下部分,以保证植株来年再次萌发。因此,骆驼刺 R/S 明显高于其他三种一年生草本植物。综合四种优势荒漠植物各生物量及其分配比例,四者没有表现出完全相同的分配模式,但表现出灌木植物 R/S 显著高于草本植物。

上述结果表明,一年生草本植物在面对干旱荒漠环境时,选择了 r 对策,即扩大自身繁殖器官的投入,“高出生高死亡”的短期的生命史,是典型的机会主义者策略。而多年生灌木则趋向于将更多光合产物分配给地下来躲避风险,提高资源竞争力,种群波动较平稳的 k 策略,这也体现了不同生活型植物在面对相同生境时所选择适应自身生存的生活史策略。

4.2 艾比湖流域四种荒漠植物具有功能趋同性

Müller et al. (2000) 认为植物为适应自然选择而定向改变其器官间的异速生长关系,植物 AGB-BGB 之间的异速生长关系可能是不同物种对特定生境条件适应产生的结果。盐地碱蓬和对节刺这两种植物是一年生草本植物,其光合为 C_4 途径,由于干旱区土壤资源贫瘠,一年生草本植物度过恶劣的环境方式不是依靠休眠,而是以种子的形态完成其生活史,不需要向地下分配过多的光合产物,同时生活史策略倾向于叶和茎的投入,本研究中 AGB-BGB 表现出 $3/4$ 和 $1/4$ 的异速关系,与以往研究 C_4 植物具有较高的光合能力的结果一致(武姣娜等,2018),植物的生物量分配遵循最优分配理论。新疆绢蒿是荒漠区典型的多年生草本植物,所获得的光合产物分配给地上和地下部分的速率大致相同,不符合最优分配理论,这可能是由于采样时新疆绢蒿未达到成熟的生长时期造成的,孙越等(2017)研究发现,植物体在不同的生长发育时期,其生存策略会发生变化,最明显的表现

为地上和地下等速和异速交替出现的生物量分配关系。以骆驼刺为唯一小灌木作为研究对象,其异速生长指数也呈 $3/4$ 的生长关系。本研究结果表明,艾比湖四种优势荒漠植物具有共同的异速生长指数(0.767),95%的置信区间在 0.680 ~ 0.866,符合 $3/4$ 异速生长关系,即地上生物量积累速率大于地下积累速率,研究区四种优势植物选择把更多的光合产物分配到地上部分,以满足自身的生长和繁殖,这是研究区优势荒漠植物长期处于干旱区而演化出的生态对策,形成了一致的资源分配速率,以适应干旱的荒漠生境。荒漠演替过程中,为避开恶劣的干早期,一年生草本植物更多将生物量投入地上部的支撑、生长和繁殖构件,以保证植被的种群扩散(李雪华等,2009)。肖遥等(2014)的研究也证明了荒漠植物生长初期至成熟期,其生物量分配对策由初期大比例分配给根系来获取地下资源,在生长后期,生态功能发生转换,将更多的资源投入到地上部分来竞争空间和光照资源,以满足自身的生长和繁殖。本研究也揭示了荒漠植物生存对策的相似性,以及共同对光资源的竞争功能趋同性,所研究的四种艾比湖优势荒漠植物具有共同的 AGB-BGB 异速生长指数,体现了同一生境下不同物种表现出趋同适应的相似性结果。

本研究发现,研究区采集的植物样本地上部分和地下部分具有很强的相关关系,四种荒漠植物的 AGB-BGB 之间存在显著的线性关系($P < 0.01$),更加证明了利用植物地上部分来估算地下部分具有理论实践性(马安娜等,2014)。在干旱区上述植物地上生物量已知的情况下,利用此研究结论推算地下生物量,可以粗略探究区域内生物量对环境梯度变化的响应。

4.3 艾比湖流域四种荒漠植物生物量分配(R/S)对土壤因子的响应存在物种特异性

土壤因子作为限制植被生长的主要环境因素,同时也间接影响着植物生物量的分配趋向(Brooks,2003)。本研究通过冗余分析发现,土壤因子对四种荒漠植物 R/S 的解释能力差异明显(16.3% ~ 35.4%);其中,对节刺 R/S 随土壤中全氮含量增加呈显著正相关趋势($P < 0.05$),盐地碱

蓬的 R/S 对土壤水分表现出极显著正相关关系 ($P < 0.01$), 其它土壤因子并没有通过显著性检验。由四种荒漠植物 R/S 对土壤因子响应的 RDA 分析发现, 土壤全氮与对节刺 R/S 显著正相关, 对盐地碱蓬 R/S 没有显著关系, 而与新疆绢蒿、骆驼刺的 R/S 表现出了负驱动力趋势, 这体现了土壤全氮对不同植物器官生物量分配的可塑能力不同, Meziane & Shipley (1999) 认为氮是构成蛋白质的必要组分, 是植物需要最多的营养元素, 影响着植被的生长速率, 在干旱和半干旱生态系统, 氮素是植物生长发育的限制因子 (Zhizhiashvili, 2009), 研究区土壤表层全氮均值含量为 $0.06 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$, 整体含量较低, Grechi et al. (2007) 研究发现, 在低氮的生存环境下, 植物会将更多的光合产物投入地下的根系从而获取更多的氮素来维持自身的生长繁殖, 与本文对节刺研究结果一致。而新疆绢蒿、骆驼刺的 R/S 表现出了负响应趋势, 可能是因为二者的表型较大, 植物更倾向于投资光合产物于茎和叶, 获取更多的光资源, 从而提高种间竞争能力。值得一提的是, 在干旱区, 水分作为植物重要的限制因子, 在本研究中, 除盐地碱蓬外, 其他三种荒漠植物 R/S 与其均没有显著性关系, 闫帮国等 (2016) 对干热河谷 6 种草本植物 R/S 对土壤水分的响应研究也得出了同样的结论, 这可能是因为盐地碱蓬大多生长在盐渍环境中, 属于典型的盐生植物, 使得相比研究区其他物种, 干旱胁迫尤其限制其生存、生长, 使得土壤水分成为其生物量分配的主要因素 (贺海波和李彦, 2008)。此外, 植物的形态及表型结构对 R/S 也会产生影响, 在干旱区, 矮小的维管植物, 由于缩短了根系运输水分到达地上部分的路径, 极大提高了水分利用效率, 对土壤水分的敏感程度更高 (党晶晶等, 2015)。与此同时, 李文尧等 (2010) 通过研究干旱胁迫对植被根系的形态变化时发现, 随着干旱程度的加深, 植物的根系生长速率明显增高, 随着降水量的减少, 其 R/S 增大程度更明显。Jentsch et al. (2011) 通过对不同降水条件下植物生物量分配对策的对照结果发现, 植物在不同程度的干旱强度下, 其地上和地下的生物量均保持在一个稳定的水平。上述研究结果说明, 在物种层次上, 在干旱

生态系统中不同植物种其生物量分配对某一土壤因子的响应没有表现出相同的变化趋向, 产生这种差异的原因可能是由于不同植物体处于干旱生境胁迫下有着各自不同的生存策略和适应机制。

植物通过调节自身的资源配置以适应特定的生境, 形成对一定的环境变化及其复杂性和多样性的适应机制, 在环境变化及胁迫因子作用下具有各自的生长特征和物质分配规律 (高景等, 2016)。荒漠生态系统中植被生物量分配如何权衡以适应外界资源条件, 是研究荒漠植物生活策略的核心内容。本研究结果表明, 四种荒漠植物生物量分配对土壤因子的响应具有物种特异性。

5 结论

综上所述, 通过对艾比湖流域四种荒漠植物的生物量分配对土壤因子的响应与异速生长分析得出以下结论: (1) 艾比湖流域四种荒漠植物生物量、生物量分配比例差异明显。新疆绢蒿具有最大的地上、地下生物量, 对节刺的生物量最小。根冠比 (R/S) 大小排序依次是骆驼刺 > 对节刺、新疆绢蒿 > 盐地碱蓬 ($P < 0.05$)。 (2) 利用 RDA 分析土壤因子对 R/S 的影响, 结果发现土壤因子对盐地碱蓬、新疆绢蒿、对节刺、骆驼刺的 R/S 解释程度分别是 24.8%、16.3%、35.4%、33.1%, 其中, 土壤全氮与对节刺的 R/S 呈显著正相关趋势 ($P < 0.05$), 盐地碱蓬的 R/S 与土壤水分表现出极显著正相关 ($P < 0.01$), 四种荒漠植物空间分配特征对土壤因子的响应存在物种特异性。 (3) 艾比湖流域四种荒漠植物 AGB-BGB 间均具有极显著的相关生长关系 ($P < 0.01$); 新疆绢蒿 AGB-BGB 间为等速生长关系 ($\alpha = 1$), 而对节刺和骆驼刺均为 $\alpha = 3/4$ 的异速生长关系, 盐地碱蓬属于非 $3/4$ 幂指数的异速生长关系 ($\alpha < 1$), 四种优势荒漠植物间具有共同的异速生长指数 (0.767), 体现了艾比湖流域优势植物的生态功能表现出了趋同适应的相似性结果。

参考文献:

BAO SD, 2000. Agricultural chemistry analysis of soils

- [M]. 3rd ed. Beijing: China Agriculture Press. [鲍士旦, 2000. 土壤农化分析 [M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社.]
- BROOKS ML, 2003. Effects of increased soil nitrogen on the dominance of alien annual plants in the Mojave Desert [J]. J Appl Ecol, 40(2): 344–353.
- CHEN LP, ZHAO NX, ZHANG LH, et al., 2013. Responses of two dominant plant species to drought stress and defoliation in the Inner Mongolia Steppe of China [J]. Plant Ecol, 214(2): 221–229.
- CHENG DL, 2007. Plant allometric study of biomass allocation pattern and biomass production rates [D]. Lanzhou: Lanzhou University. [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 [D]. 兰州: 兰州大学.]
- DAI C, KANG MY, JI WY, et al., 2012. Responses of below-ground biomass and biomass allocation to environmental factors in central grassland of Inner Mongolia [J]. Acta Agr Sin, 20(2): 268–274. [戴诚, 康慕谊, 纪文瑶, 等, 2012. 内蒙古中部草原地下生物量与生物量分配对环境因子的响应关系 [J]. 草地学报, 20(2): 268–274.]
- DANG JJ, ZHAO CZ, LI Y, et al., 2015. Relationship between leaf traits of *Melica przewalskyi* and slope aspects in alpine grassland of Qilian Mountains, China [J]. Chin J Plant Ecol, 39(1): 23–31. [党晶晶, 赵成章, 李钰, 等, 2015. 祁连山高寒草地甘肃鼠草叶性状与坡向间的关系 [J]. 植物生态学报, 39(1): 23–31.]
- ENQUIST BJ, NIKLAS KJ, 2002. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants [J]. Science, 295(5559): 1517–1520.
- GAO J, WANG JN, XU B, et al., 2016. Plant leaf traits, height and biomass partitioning in typical ephemerals under different levels of snow cover thickness in an alpine meadow [J]. Chin J Plant Ecol, 40(8): 775–787. [高景, 王金牛, 徐波, 等, 2016. 不同雪被厚度下典型高山草地早春植物叶片性状、株高及生物量分配的研究 [J]. 植物生态学报, 40(8): 775–787.]
- GAO KM, LIU JC, LIANG QH, et al., 2015. Growth responses to the interaction of elevated CO₂ and drought stress in six annual species [J]. Acta Ecol Sin, 35(18): 6110–6119. [高凯敏, 刘锦春, 梁千慧, 等, 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 [J]. 生态学报, 35(18): 6110–6119.]
- GILLIAM FS, 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems [J]. Bioscience, 57(10): 845–858.
- GRECHI I, VIVIN P, HILBERT G, et al., 2007. Effect of light and nitrogen supply on internal C : N balance and control of root-to-shoot biomass allocation in grapevine [J]. Environ Exp Bot, 59(2): 139–149.
- HE HB, LI Y, 2008. Study on measures of biomass allocation of two desert halophyte species under drought and salt stress [J]. Arid Zone Res, 25(2): 242–247. [贺海波, 李彦, 2008. 干旱、盐胁迫条件下两种盐生植物生物量分配对策的研究 [J]. 干旱区研究, 25(2): 242–247.]
- HUANG CB, ZENG FJ, LEI JQ, 2016. Growth and functional trait responses of *Alhagi sparsifolia* seedlings to water and nitrogen addition [J]. Acta Pratac Sin, 25(12): 150–160. [黄彩变, 曾凡江, 雷加强, 2016. 骆驼刺幼苗生长和功能性状对不同水氮添加的响应 [J]. 草业学报, 25(12): 150–160.]
- JAMES JJ, TILLER RL, RICHARDS JH, 2005. Multiple resources limit plant growth and function in a saline-alkaline desert community [J]. J Ecol, 93(1): 113–126.
- JENTSCH A, KREYLING J, ELMER M, et al., 2011. Climate extremes initiate ecosystem-regulating functions while maintaining productivity [J]. J Ecol, 99(3): 689–702.
- JIA MY, LI XH, WU ZX, et al., 2015. Spatial distribution pattern and allometric growth of three common species on moving sand dunes in Horqin sandy land, China [J]. Chin J Appl Ecol, 26(10): 2953–2960. [贾美玉, 李雪华, 吴忠铨, 等, 2015. 科尔沁沙地流动沙丘 3 种常见植物的空间分布格局与异速生长 [J]. 应用生态学报, 26(10): 2953–2960.]
- KOMIYAMA A, JIN EO, POUNGPARN S, 2008. Allometry, biomass, and productivity of mangrove forests: A review [J]. Aquat Bot, 89(2): 128–137.
- LI QH, XIN ZM, GAO TT, et al., 2012. Reproductive allocation in four desert species of the genus *Nitraria* L. [J]. Acta Ecol Sin, 32(16): 5054–5061. [李清河, 辛智鸣, 高婷婷, 等, 2012. 荒漠植物白刺属 4 个物种的生殖分配比较 [J]. 生态学报, 32(16): 5054–5061.]
- LI T, 2010. Response mechanism of desert plant allometric exponents and spatial patterns to a precipitation gradient [D]. Lanzhou: Lanzhou University. [李涛, 2010. 荒漠植物异速生长指数及其空间格局适应降雨梯度变化的规律与机制研究 [D]. 兰州: 兰州大学]
- LI WR, ZHANG SQ, DING SY, et al., 2010. Root morphological variation and water use in alfalfa under drought stress [J]. Acta Ecol Sin, 30(19): 5140–5150. [李文晓, 张岁岐, 丁圣彦, 等, 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 [J]. 生态学报, 30(19): 5140–5150.]
- LI XH, LI XL, JIANG DM, et al., 2009. A comparative study of the individual biomass and modular biomass of 70 herbaceous species found in the Horqin sandy land [J]. Arid Zone Res, 26(2): 54–59. [李雪华, 李晓兰, 蒋德明, 等, 2009. 科尔沁沙地 70 种草本植物个体和构件生物量比较研究 [J]. 干旱区研究, 26(2): 54–59.]
- LI Z, HAN L, LIU YH, et al., 2012. C, N and P stoichiometric characteristics in leaves of *Suaeda salsa* during different growth phase in coastal wetlands of China [J]. Chin J Plant Ecol, 36(10): 1054–1061. [李征, 韩琳, 刘玉虹, 等, 2012. 滨海盐地碱蓬不同生长阶段叶片 C、N、P 化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 36(10): 1054–1061.]
- LIU YF, CHEN SL, GUO ZW, et al., 2015. Effect of waterlogging on biomass allocation and allometric pattern of rhizome and root system of *Phyllostachys rivalis* [J]. For Res,

- 28(4): 502–507. [刘玉芳, 陈双林, 郭子武, 等, 2015. 淹水对河竹鞭根系统生物量分配及异速生长模式的影响 [J]. 林业科学研究, 28(4): 502–507.]
- MA AN, YU GR, HE NP, et al., 2014. Above and below ground biomass relationships in China's grassland vegetation [J]. Quat Sci, 34(4): 769–776. [马安娜, 于贵瑞, 何念鹏, 等, 2014. 中国草地植被地上和地下生物量的关系分析 [J]. 第四纪研究, 34(4): 769–776.]
- MEZIANE D, SHIPLEY B, 1999. Interacting components of interspecific relative growth rate: Constancy and change under differing conditions of light and nutrient supply [J]. Funct Ecol, 13(5): 611–622.
- MÜLLER I, SCHMID B, WEINER J, 2000. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. [J]. Perspect Plant Ecol, 3(2): 115–127.
- 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.
- SHEMTOV S, GUTTERMAN Y, 2003. Influence of water regime and photoperiod treatments on resource allocation and reproductive successes of two annuals occurring in the Negev Desert of Israel [J]. J Arid Environ, 55(1): 123–142.
- SUN Y, HE HJ, LI L, et al., 2017. Biomass allocation and biomass allometric models of six early-summer herbs under the canopy of broad-leaved Korean pine forest during different growth periods in Jiaohe, Jilin Province [J]. Acta Ecol Sin, 37(19): 6523–6533. [孙越, 何怀江, 李良, 等, 2017. 阔叶红松林下 6 种早夏草本不同生长期生物量分配及模型构建 [J]. 生态学报, 37(19): 6523–6533.]
- WANG Q, LIU B, 2012. Niche characteristics of major plants species on three environmental gradients in Qitai Desert Grassland Nature Reserve [J]. J Arid Land Resour Environ, 26(9): 57–61. [王琴, 刘彬, 2012. 奇台荒漠草地自然保护区主要植物种生态位特征研究 [J]. 干旱区资源与环境, 26(9): 57–61.]
- WANG W, PENG SS, FANG JY, 2008. Biomass distribution of natural grasslands and its response to climate change in North China [J]. Arid Zone Res, 25(1): 90–97. [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 [J]. 干旱区研究, 25(1): 90–97.]
- WU JN, WEI XD, LI X, et al., 2018. Research progress in nitrogen use efficiency in plants [J]. Plant Physiol J, 54(9): 1401–1408. [武姣娜, 魏晓东, 李霞, 等, 2018. 植物氮素利用效率的研究进展 [J]. 植物生理学报, 54(9): 1401–1408.]
- XIAO Y, TAO Y, ZHANG YM, 2014. Biomass allocation and leaf stoichiometric characteristics in four desert herbaceous plants during different growth periods in the Gurbantünggüt Desert, China [J]. Chin J Plant Ecol, 38(9): 929–940. [肖遥, 陶冶, 张元明, 2014. 古尔班通古特沙漠四种荒漠草本植物不同生长期的生物量分配与叶片化学计量特征 [J]. 植物生态学报, 38(9): 929–940.]
- YAN BB, FAN B, HE GX, et al., 2016. Biomass allocations and their response to environmental factors for grass species in an arid-hot valley [J]. Chin J Appl Ecol, 27(10): 3173–3181. [闫帮国, 樊博, 何光熊, 等, 2016. 干热河谷草本植物生物量分配及其对环境因子的响应 [J]. 应用生态学报, 27(10): 3173–3181.]
- ZHANG L, WU D, SHI H, et al., 2013. Effects of elevated CO₂ and N addition on growth and N₂ fixation of a legume subshrub (*Caragana microphylla* Lam.) in temperate grassland in China [J]. PLoS ONE, 6(10, Suppl. 164): 1.
- ZHAO SL, ZENG FJ, ZHANG B, et al., 2017. Effects of different disturbance treatments on the stoichiometric characteristics of stems, leaves and assimilative branches of *Alhagi sparsifolia* Shap [J]. Arid Zone Res, 34(4): 837–846. [赵生龙, 曾凡江, 张波, 等, 2017. 不同干扰处理对骆驼刺茎、叶、刺器官化学计量特征的影响 [J]. 干旱区研究, 34(4): 837–846.]
- ZHIZHIVASHVILI L, 2009. Responses of a dominant temperate grassland plant, to elevated carbon dioxide and nitrogen addition in China [J]. J Environ Qual, 39(1): 251.