

王培源,杨昊天,张雪,等.蒙古冰草(*Agropyron mongolicum* var. *mongolicum*)构件生物量分配特征对土壤类型的响应[J].中国沙漠,2023,43(2):74-84.

蒙古冰草(*Agropyron mongolicum* var. *mongolicum*)构件生物量分配特征对土壤类型的响应

王培源^{1ab}, 杨昊天², 张雪², 刘秉青^{1ab}, 李云飞²,
蒋齐³, 王占军³, 吴旭东³, 刘立超^{1a,2}

(1.宁夏大学 a.生态环境学院, b.西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室, 宁夏 银川 750021; 2.中国科学院西北生态环境资源研究院 沙坡头沙漠研究试验站, 甘肃 兰州 730000; 3.宁夏农林科学院 林业与草地生态研究所, 宁夏 银川 750021)

摘要: 植物通过调节各器官的生物量分配来适应环境变化,生物量分配特征表征了各构件之间的功能权衡和植物的生长策略。本研究通过对比分析不同类型土壤中蒙古冰草(*Agropyron mongolicum* var. *mongolicum*)各构件生物量、构件分配格局及其相关关系,探讨蒙古冰草的生存策略。结果表明:在灰钙土、黑垆土和风沙土中,蒙古冰草各构件生物量分配均表现为茎>根>叶>穗,构件生物量分配模式均表现为贮藏分配>营养分配>繁殖分配,构件生物量分配模式本身与土壤类型无关。蒙古冰草对不同类型土壤的生长适应机制不同,风沙土中营养分配显著低于灰钙土和黑垆土,而贮藏分配则显著高于后两者,风沙土和黑垆土中繁殖分配比例则显著高于灰钙土。土壤pH和电导率是影响蒙古冰草根冠比、贮藏构件/营养构件、繁殖构件/营养构件和繁殖构件/贮藏构件生物量比例的主要因素;速效钾含量、pH和电导率是影响蒙古冰草叶/茎、叶/根、叶/穗、根/穗、根/茎和茎/穗生物量比例的主要因素。各构件生物量间以及构件生物量与株高间主要表现为异速生长关系,异速生长关系在不同土壤类型间存在差异。

关键词: 构件生物量; 分配策略; 荒漠草原; 异速生长关系

文章编号: 1000-694X(2023)02-074-11

DOI: 10.7522/j.issn.1000-694X.2022.00078

中图分类号: Q416

文献标志码: A

0 引言

荒漠草原是草原的物种多样性和潜在生产力最低的极限状态^[1-2],生态环境脆弱,易受人类活动和气候变化的影响。蒙古冰草(*Agropyron mongolicum* var. *mongolicum*),又称沙芦苇,禾本科冰草属多年生草本植物,广泛分布于中国西北、华北地区干草原和荒漠草原的沙质生境^[3],是宁夏荒漠草原主要优势物种^[4],在饲喂家畜、保护生态和遗传育种方面具有重要价值^[5-7]。在荒漠草原管理方面,蒙古冰草与其他种混播后可控制流沙移动,具有改善脆

弱生态环境的作用,是改良荒漠草原和建设人工草地的重要草种^[8-9]。

自国际生物学计划(IBP)实行以来,植被生物量一直是生态学的重要研究方向^[10]。植株构件生物量能够表征植物个体及种群的发育节律,体现植物个体及种群适应环境的生存策略,其大小和变化反映了生态系统的物质流、能量流和重要功能^[11-13]。生物量分配则反映了植物对环境的适应能力和调节自身资源配置以应对特定环境的生长和生殖策略^[14-15],是植物生命史和生态学理论的基础

收稿日期:2022-05-15; 改回日期:2022-08-01

资助项目:宁夏回族自治区农业科技自主创新资金项目(NGSB-2021-14-04);宁夏回族自治区重点研发计划项目(2022CMG03049);国家自然科学基金项目(41501110)

作者简介:王培源(1994—),男,宁夏吴忠人,硕士研究生,主要从事干旱区生态学研究。E-mail: wangpeiyuannxu@163.com

通信作者:刘立超(E-mail: lichao@lzb.ac.cn)

础^[16],对生态动力学和全球变化起重要作用^[17]。最优分配理论(Optimal Partitioning Theory)认为植物将生物量分配给获取最有限资源的器官,是叶、茎和根等构件功能分配的权衡^[18-19],受气候、植物种类、土壤理化性质、土壤养分、土壤水分、光照和CO₂浓度等因素的影响^[17,19]。如植物受到水分和养分的胁迫时会增加根系生物量的投入,而受到光胁迫时会增加冠层生物量的投入。最优分配理论虽然已得到多数研究的证实,但其普遍性仍受到质疑^[20-21]。如在考虑了植物大小时,种内的生物量分配存在变异,异速生长生物量分配理论(Allometric Biomass Partitioning Theory)有助于解释这一变异。异速生长关系能够揭示植物器官生长的内在规律,是生物量分配和器官功能关系的重要研究方式^[22-25]。一般表现为植物的某一器官生物量或总生物量与其他性状呈幂函数关系^[22,26-28]。如异速生长生物量分配理论认为,对于异速生长的理想植物,叶质量(M_l)与根质量(M_r)的关系为($M_l=1/\beta M_r^{3/4}$),茎质量(M_s)和根质量(M_r)呈等比例关系^[19]。异速生长生物量分配理论是最优分配理论的有效补充,二者结合应用可以更好地揭示植物如何分配生物量以响应植物个体大小和环境的变化。

植物在环境变化和胁迫因子下具有各自生长特征和物质分配规律^[29]。有研究表明干旱荒漠区草本植物的地上地下生物量分配遵从异速分配原则^[30],一些荒漠植物生物量分配对土壤因子的响应也具有物种特异性^[31]。宁夏荒漠草原土壤类型空间异质性强,蒙古冰草广泛分布于多种土壤类型上^[32],如风沙土、灰钙土等^[33]。目前,国内外关于蒙古冰草生物量分配对放牧方式、混播方式和CO₂浓度变化等的响应已有报道^[3,34-35],但很少有研究考虑土壤类型的影响。因此,生长在同一气候条件下、不同土壤类型的蒙古冰草是否符合最优分配理论和异速生长生物量分配理论还需要进一步的试验验证。

宁夏荒漠草地光照充足,植物生长主要的限制因子是土壤水分和养分,在同一气候背景下,排除了植物种类、降水、温度、CO₂和光照等生物和非生物因子差异后,我们假设不同土壤类型蒙古冰草的生物量分配和异速生长关系存在差异。研究不同土壤类型对蒙古冰草生物量分配和异速生长关系的影响不仅可以更好地了解干旱半干旱生境中荒漠植物的生产力和生存策略,也对荒漠草原生态系统保护和利用具有重要的意义。本研究通过开展

模拟实验,对比分析不同土壤类型生境的蒙古冰草营养分配、贮藏分配、繁殖分配以及各构件生物量的分配特征和异速生长关系,旨在揭示干旱气候条件下不同土壤类型蒙古冰草的营养生长和生殖生长的生物量分配规律,为荒漠草原优势草资源可持续利用提供理论参考。

1 研究区与研究方法

1.1 试验区概况

研究区位于宁夏回族自治区盐池县(37°04'—38°10'N, 106°30'—107°47'E),北接毛乌素沙地、南靠黄土高原,海拔1 279~1 954 m,地形南高北低、中部高而东西低。地处典型的半干旱与干旱气候过渡区,属典型的大陆性季风气候,具有气候干燥、降水稀少、冬冷夏热、蒸发强烈、日照充分、风沙大等特点。年平均气温为8.1℃,最低月平均气温-13℃,最高月平均气温22.7℃,极端最高温气温34.9℃,极端最低气温-24.2℃。年降水量250~350 mm,从东南向西北递减,年际变化幅度高于30%,降水多分布在7—9月,占全年降水量的65%以上。蒸发量为降水量的5~7倍。年无霜期165 d左右,≥10℃的有效积温为2 945℃左右,年日照时数为2 867.3 h,全年太阳辐射总量为140 kJ·cm⁻²。土壤以灰钙土、风沙土、黑垆土和黄绵土为主,土壤肥力较低、易受侵蚀。南部黄土丘陵区以黑垆土为主,占到整个南部地区土地面积的4/5以上;北部地区以风沙土和灰钙土为主,面积分别占北部地区的46.5%和45%^[36]。

植被在区系上属于亚欧草原区、亚洲中部亚区,群落表现为旱生植物与典型草原建群种多年生禾草的镶嵌式分布格局^[37],处于中国典型草原与荒漠草原的过渡地带。由于土壤养分贫瘠,降水少且季节分配不均,以及风沙危害等资源限制,植被类型单一,主要有灌丛、草原、沙地植被和荒漠植被等,植物种类以旱生和中生类型为主。灌木以北沙柳(*Salix psammophila*)和小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)为主,草原植被主要有蒙古冰草、短花针茅(*Stipa breviflora*)和大针茅(*Stipa grandis*)等^[38]。

1.2 研究方法

1.2.1 试验设置

为了使不同类型土壤能够处于相同的降水、光

照和气温等环境条件下,于2020年5月在宁夏农林科学院大水坑野外试验基地内布设9个2 m×2 m样方,移去1 m厚原有土壤,然后分别于火山子、麻黄山和哈巴湖取原状典型灰钙土、黑垆土和风沙土回填坑内,每种类型土壤设3个样方,地下50 cm,地上20 cm,每个样方四边用阳光板隔离,避免外界土壤干扰。在2020年5月至2021年4月播种前,定期拔除样方中长出的所有植物以消除土壤种子库对后期播种的影响。2021年4月分别在已处理过的9个样方中按照相同的密度行状播种蒙古冰草,行间距20 cm。待所有样方出苗后,对每个样方中的蒙古冰草幼苗进行间苗,使其密度相同。

1.2.2 采样及测定方法

在每个样方中按照五点取样法采集0~20 cm土壤样品,同一样方中的土样混合成一个样品,总共9个混合样。样品带回实验室自然风干,去除残留的枯枝落叶后过2 mm筛,用于测定土壤理化性质。有机碳采用总有机碳分析仪(Vario TOC, Elementar, 丹麦)测定,硝态氮和铵态氮含量分别用酚二磺酸比色法和靛酚蓝比色法测定^[39],速效磷采用Olsen法,速效钾采用1 mol·L⁻¹ pH=7.0 乙酸铵浸提-火焰光度法,pH和电导率分别用5:1和2.5:1水土比浸提测定^[40]。

为获取标准样株,于2021年8月蒙古冰草种子成熟后,分别测量每个样方中蒙古冰草的株高,每个土壤类型各记录20组数据,然后在每个样方中随机选取6~7株挖取整株,带回实验室,将地上部分按照茎、叶和穗分开;地下部分去除死根,冲洗干净。将茎、叶、穗、根分别置于信封中。于105 °C杀青30 min后,置于65 °C下烘干至恒重,采用分析天平称其干重,记录每株植物各构件的重量,并按照张鲜花等^[13]的方法计算:

根冠比=地下生物量/地上生物量;构件生物量分配(%)=构件生物量/全株的总生物量×100%;营养分配(%)=(茎重+叶重)/全株总生物量×100%;贮藏分配(%)=根重/全株总生物量×100%;繁殖分配(%)=花序重/全株总生物量×100%。

1.3 数据处理

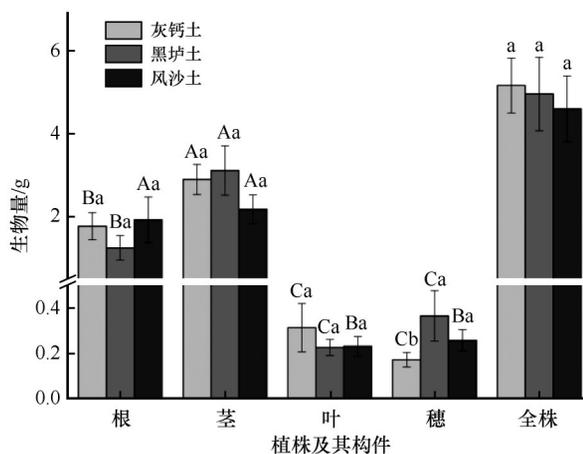
采用单因素方差分析法分析土壤类型对土壤理化性质、蒙古冰草各构件生物量、构件分配比例、各构件生物量比率和根冠比的影响,利用最小显著性差异法(Least-Significant Difference, LSD)进行多

重比较。基于冗余分析(Redundancy Analysis, RDA)研究土壤理化性质与蒙古冰草各构件生物量分配比例之间的关系。各构件生物量之间以及与总生物量和株高之间的关系采用杨昊天等^[41]的异速生长模型进行拟合,即 $y=ax^b$,对方程两边取对数后转化为线性函数 $\lg y=\lg a+b\lg x$,其中 b 为回归直线斜率, $\lg a$ 为截距,通过标准主轴法(Standardized Major Axis, SMA)计算斜率和截距。若 b 与1.0差异显著,则表明变量间为异速生长关系,若差异不显著,则为等速关系^[41]。采用SPSS 26.0(SPSS Inc., Illinois, 美国)进行数据统计分析。用Origin 9.0(Origin Lab Corp., 美国)作图。用Canoco 5.0进行冗余分析。

2 结果与分析

2.1 蒙古冰草构件生物量特征

蒙古冰草根、茎、叶等构件及全株总生物量在不同土壤类型之间均存在差异,但差异一般不显著,只有灰钙土的穗生物量显著小于黑垆土和风沙土($P<0.05$,图1)。3种土壤类型中,蒙古冰草各构件生物量一般表现为茎>根>叶>穗的规律。



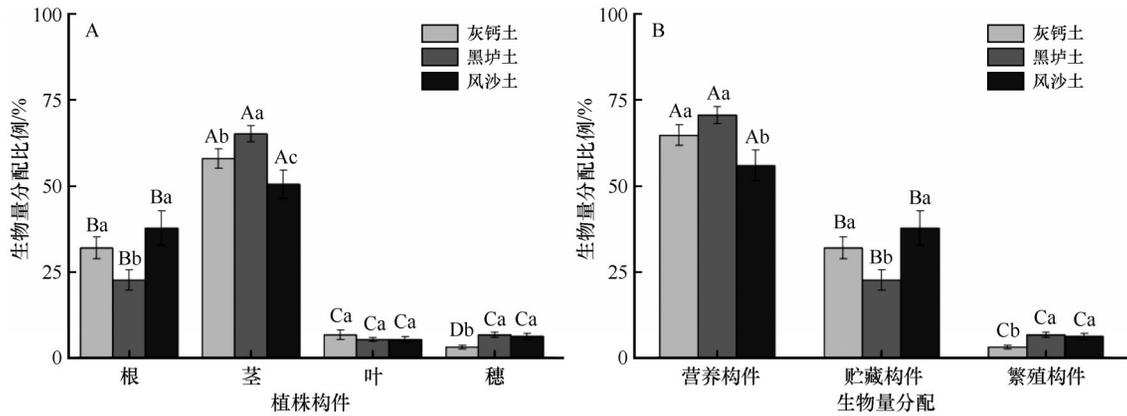
不同大写字母表示构件间差异显著($P<0.05$),不同小写字母表示土壤类型间差异显著($P<0.05$)

图1 蒙古冰草各构件生物量

Fig.1 The biomass of different organs of *Agropyron mongolicum* var. *mongolicum*

2.2 蒙古冰草构件生物量分配特征

蒙古冰草根、茎和穗等构件生物量分配比例在不同土壤类型间一般差异显著($P<0.05$,图2),但叶生物量分配比例在不同土壤类型间差异不显著。具体表现为灰钙土和风沙土中蒙古冰草根生物量



不同大写字母表示构件间生物量比例差异显著($P < 0.05$),不同小写字母表示土壤类型间差异显著($P < 0.05$)

图2 蒙古冰草各构件生物量分配

Fig.2 Module biomass allocation of *Agropyron mongolicum* var. *mongolicum* in different soil

分配比例显著高于黑垆土,但黑垆土中茎生物量分配比例显著高于灰钙土和风沙土,灰钙土中穗生物量显著低于黑垆土和风沙土($P < 0.05$,图2A)。3种土壤类型中,蒙古冰草各构件生物量分配比例间一般存在显著差异,表现为茎最大、根次之、叶和穗最小的规律($P < 0.05$,图2A)。

蒙古冰草构件生物量在3种土壤类型中均表现为营养分配>贮藏分配>繁殖分配,且差异显著($P < 0.05$,图2B)。不同土壤类型间,风沙土中蒙古冰草的营养分配显著低于灰钙土和黑垆土,而风沙土中蒙古冰草的贮藏分配则显著高于黑垆土,风沙土和黑垆土中蒙古冰草的繁殖分配比例显著高于灰钙土($P < 0.05$,图2B)。

2.3 不同土壤类型中蒙古冰草各构件生物量比和根冠比特征

叶/茎和叶/根生物量比在不同土壤类型中差异不显著($P > 0.05$),其他构件生物量比在不同土壤类型间一般存在显著差异($P < 0.05$,表1)。叶/茎、叶/根、叶/穗、根/穗和茎/穗均表现为在灰钙土中最大,叶/根、叶/穗和茎/穗均表现为在风沙土中最小,叶/茎、根/茎和根/穗在黑垆土中最小。繁殖构件生物量/营养构件生物量在风沙土中最大、灰钙土中最小,贮藏构件生物量/营养构件生物量则表现为在风沙土中最大、在黑垆土中最小,繁殖构件生物量/贮藏构件生物量在黑垆土中最大、在灰钙土中最小。这表明蒙古冰草各构件生物量比与土壤类型密切相关,蒙古冰草在不同土壤类型中的生长策略存在差异。土壤养分条件最差的风沙土优先将生物量分配给繁殖构件和贮藏构件,而养分较好的灰钙土

表1 不同土壤类型中蒙古冰草各构件生物量比和根冠比

Table 1 The influence of soil types on biomass ratio and root/shoot ratio of different organs of *Agropyron mongolicum* var. *mongolicum*

性状	土壤类型		
	灰钙土	黑垆土	风沙土
叶/茎	0.13±0.03 ^a	0.08±0.01 ^a	0.11±0.02 ^a
叶/根	0.39±0.16 ^a	0.36±0.07 ^a	0.29±0.10 ^a
叶/穗	3.97±1.03 ^a	1.01±0.14 ^b	0.90±0.08 ^b
根/穗	15.65±1.49 ^a	5.83±0.67 ^c	12.29±1.33 ^b
根/茎	0.65±0.10 ^b	0.39±0.05 ^c	1.37±0.19 ^a
茎/穗	36.36±1.21 ^a	12.39±1.45 ^b	10.83±1.91 ^b
繁殖构件/营养构件	0.05±0.01 ^c	0.09±0.01 ^b	0.12±0.01 ^a
贮藏构件/营养构件	0.57±0.04 ^b	0.37±0.03 ^c	1.22±0.12 ^a
繁殖构件/贮藏构件	0.17±0.03 ^b	0.47±0.09 ^a	0.40±0.09 ^a
根冠比	0.54±0.05 ^b	0.34±0.04 ^c	1.08±0.16 ^a

不同字母表示土壤类型间差异显著($P < 0.05$)。

优先将生物量分配给营养构件。

根冠比是反映植物地下和地上生物量分配策略的重要指标。蒙古冰草根冠比在不同土壤类型中差异显著($P < 0.05$,表1),表现为风沙土>灰钙土>黑垆土,风沙土中蒙古冰草的根冠比分别是灰钙土和黑垆土中的2.01倍和3.18倍。

2.4 不同土壤类型中蒙古冰草各构件生物量之间的关系

3种土壤蒙古冰草各构件生物量的对数间一般呈显著线性相关关系($P < 0.05$,图3~图5)。回归模型表明,不同土壤类型中蒙古冰草各构件生物量分

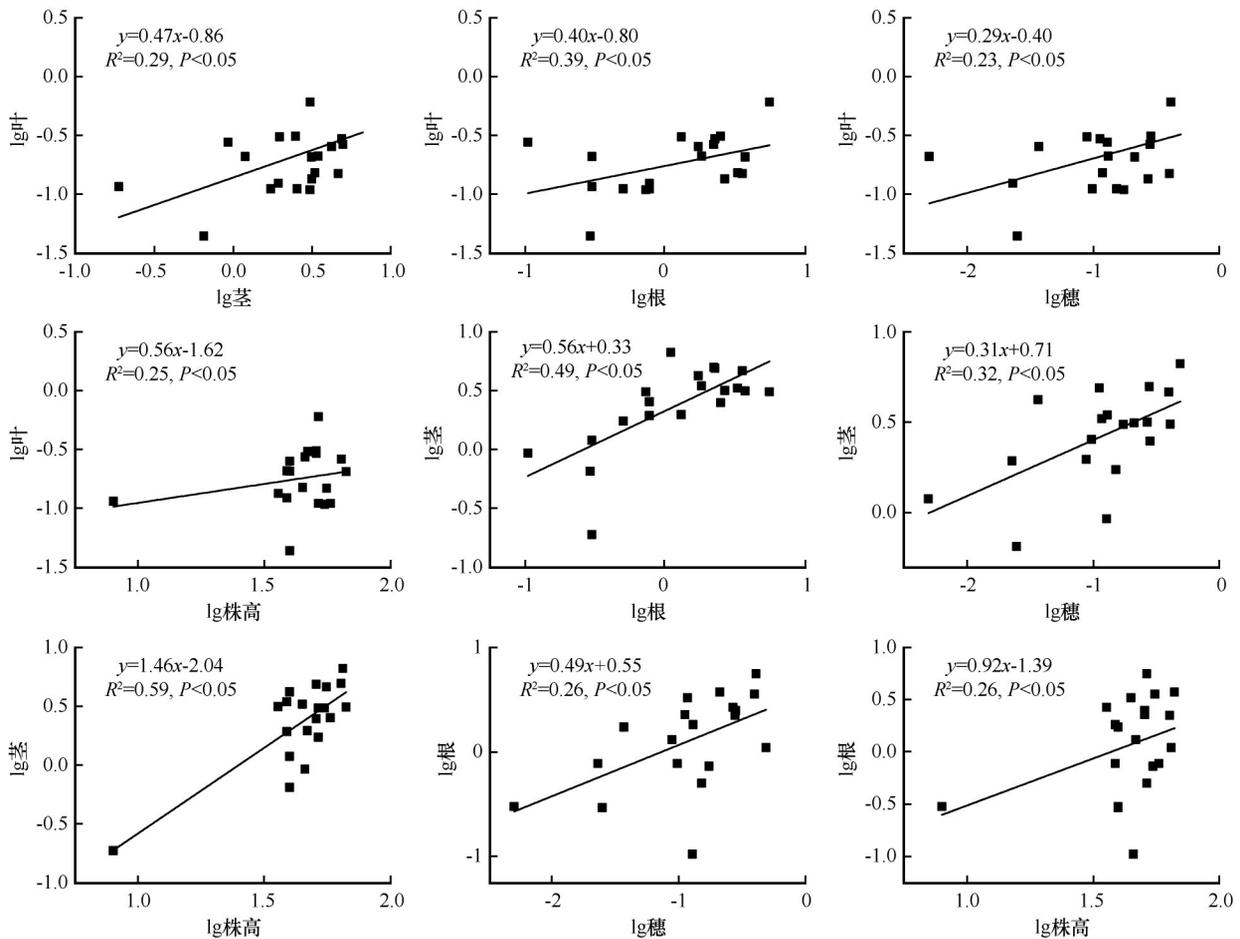


图3 灰钙土中蒙古冰草各构件生物量之间的关系

Fig.3 The correlation between biomass of different organs of *Agropyron mongolicum* var. *mongolicum* in sierozem soil

配关系存在差异,以异速生长关系为主,有少量构件间呈等速生长关系。其中,灰钙土中蒙古冰草根生物量-株高、风沙土中蒙古冰草叶-茎和叶-穗之间呈等速生长关系($P>0.05$),其他构件之间均为异速生长关系($P<0.05$,表2)。

2.5 蒙古冰草各构件生物量分配策略与土壤理化性质的关系

土壤理化性质在不同土壤类型间差异显著。有机碳、硝态氮、铵态氮和速效钾含量均表现为灰钙土>黑垆土>风沙土。速效磷和电导率表现为黑垆土>灰钙土>风沙土。而pH则是风沙土>灰钙土>黑垆土。

冗余分析表明,蒙古冰草各构件生物量比与土壤理化性质密切相关,不同土壤理化性质对蒙古冰草构件生物量分配策略的解释程度有着较大差异(图6)。第一轴和第二轴分别解释了蒙古冰草根冠比、贮藏构件/营养构件、繁殖构件/营养构件和繁殖

构件/贮藏构件生物量比例变异的61.74%和33.09%(图6A),分别解释了叶/茎、叶/根、叶/穗、根/穗、根/茎和茎/穗生物量变异的79.40%和19.48%(图6B)。从各理化性质与第一轴和各构件比例的夹角及投射到第一轴的线长来看,土壤pH和电导率是影响蒙古冰草根冠比、贮藏构件/营养构件、繁殖构件/营养构件和繁殖构件/贮藏构件生物量比例的主要因素,分别可解释其变异的54.6%和33.2%(图6A);速效钾、pH和电导率是影响蒙古冰草叶/茎、叶/根、叶/穗、根/穗、根/茎和茎/穗生物量比例的主要因素,分别可解释其变异的55.8%、19.2%和23.0%(图6B)。

3 讨论

植物生物量分配是陆地生态系统生物地球化学循环中的重要变量,定量理解生物量分配模式是生态管理的重要理论基础^[42],对提升植物保护和利用以及生态系统功能具有重要作用。植物通过改变生物量的分配模式以响应环境变化^[43],各构件生

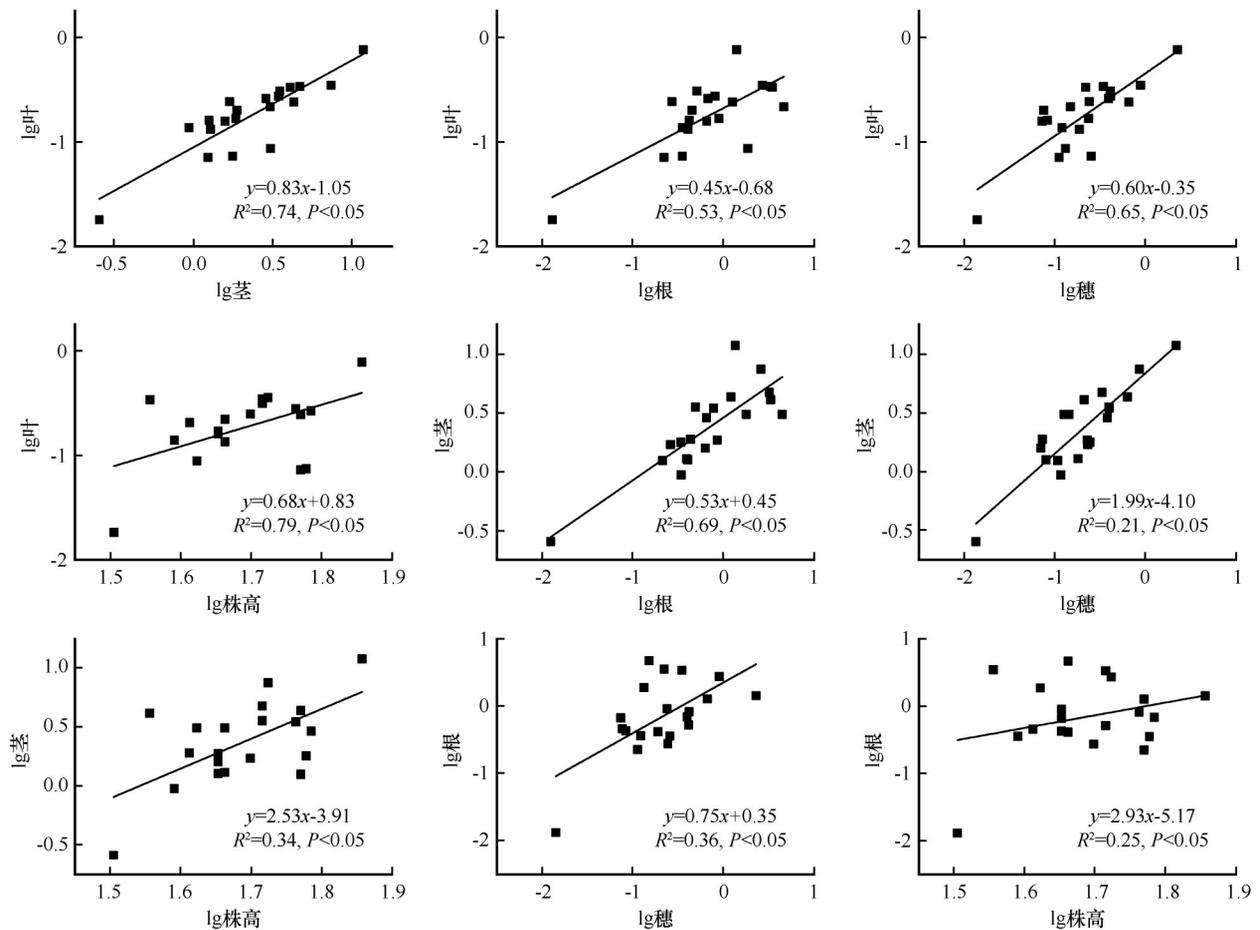


图4 黑垆土中蒙古冰草各构件生物量之间的关系

Fig.4 The correlation between biomass of different organs of *Agropyron mongolicum* var. *mongolicum* in dark loessial soil

物量的分配比率和各构件间的比值体现了植物适应环境的策略。模拟试验表明土壤异质性对植物生物量和生物量分配有显著影响^[44],但是在自然环境下还缺乏荒漠草原土壤类型对蒙古冰草构件生物量分配模式和异速生长关系的验证。本研究重点探讨了宁夏荒漠草原不同土壤类型对蒙古冰草各构件生物量分配的影响。

生物量是植物生长情况最直观的外在表现,通过植物生物量可以对植物的生长情况进行初步判断^[45]。各土壤类型间蒙古冰草全株总生物量表现为灰钙土>黑垆土>风沙土,与土壤有机碳、硝态氮、铵态氮和速效钾等土壤养分的趋势相同,但差异不显著。由于试验的气候背景一致,即降水、气温、光照等因子相同,表明宁夏荒漠草原3种土壤类型对蒙古冰草总生物量大小有影响但差异不显著。

植物如何响应环境中资源可用性的变化是植物生态学的核心问题^[46]。植物构件生物量的分配反映了植物的发育规律和生存策略,影响植物个体

的生长和植被结构,以及草地土壤碳输入和生态系统碳循环^[11,47-49]。有研究表明,土壤质地、碳氮比等因素对全球植物根系生物量分配比例起重要作用^[50]。在3种土壤类型条件下,蒙古冰草的构件生物量分配都表现出贮藏分配最多、营养分配次之、繁殖分配最少的规律,这与赵盼盼等^[3]的研究结果一致。荒漠草原植物生长的主要限制性因子是水分和土壤养分^[50],本控制试验中3种土壤类型具有相同的降水条件,尤其是在试验结束前经历了长达80 d的干旱,可以很好地探讨干旱条件下,不同土壤类型蒙古冰草是否符合最优分配理论。蒙古冰草根、茎、穗、营养分配、贮藏分配和繁殖分配比率在不同土壤类型间存在显著差异,各构件生物量比在不同土壤类型间也存在差异,且叶/根、叶/穗、茎/穗、叶/茎、根/茎、根/穗、繁殖构件生物量/营养构件生物量、贮藏构件生物量/营养构件生物量、繁殖构件生物量/贮藏构件生物量的排序在3种土壤类型中发生转变(表1)。这表明蒙古冰草叶、茎、根、穗等构

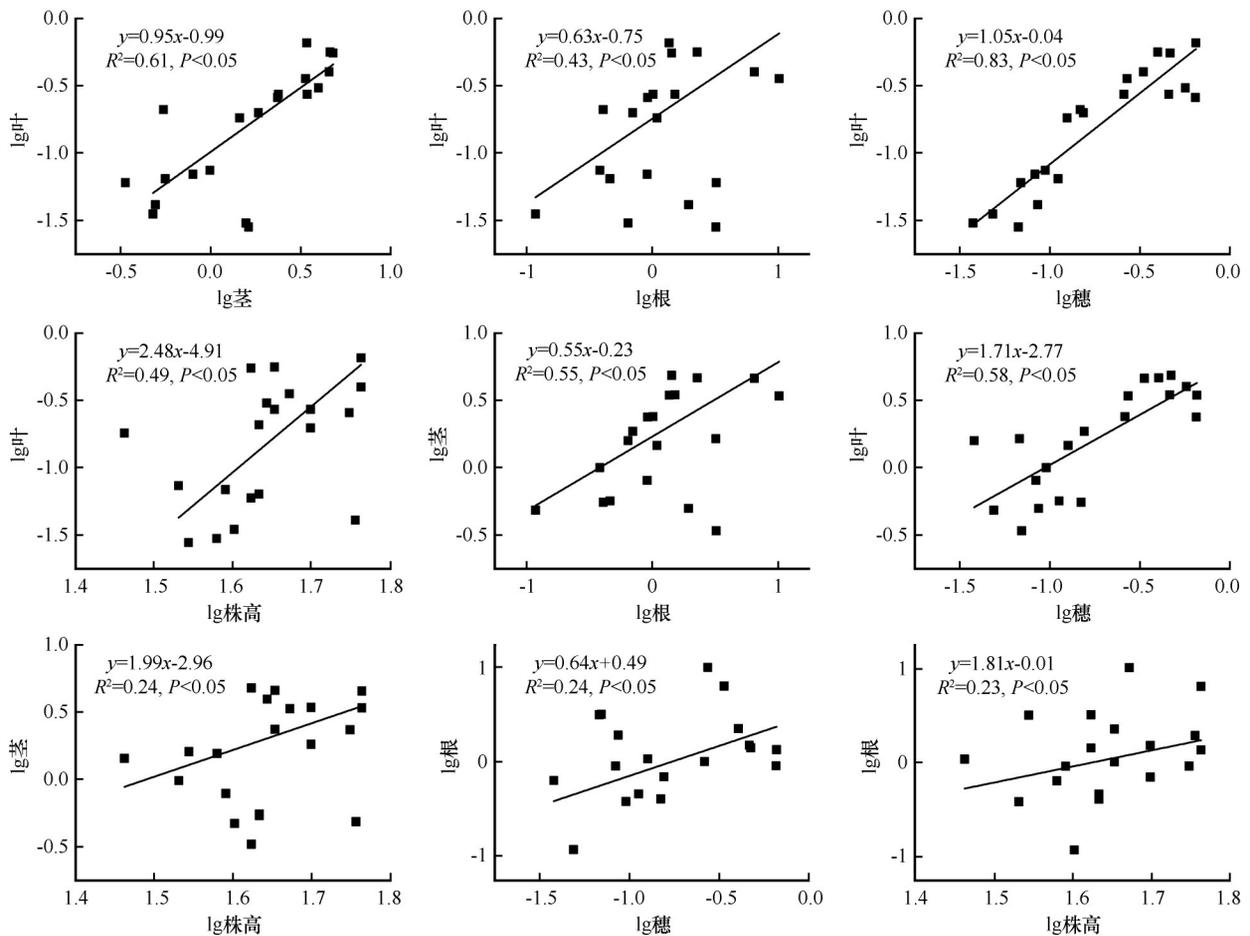


图5 风沙土中蒙古冰草各构件生物量之间的关系

Fig.5 The correlation between biomass of different organs of *Agropyron mongolicum* var. *mongolicum* in aeolian soil

件以及繁殖、营养和贮藏构件的功能分配在不同土壤间存在权衡,蒙古冰草通过调整生物量分配策略以适应不同土壤类型,如在养分较好的灰钙土中以营养分配和贮藏分配为主,在黑垆土中则是减少贮藏分配而增加营养分配和繁殖分配,而在养分较差的风沙土中则是减少营养分配而增加贮藏分配和繁殖分配。另外,我们发现根、茎和穗生物量分配比例在不同类型土壤中一般存在显著差异,但叶生物量分配在不同类型土壤中无显著差异(图2)。这表明蒙古冰草构件生物量分配主要受土壤水分和养分资源等限制。

地下生物量分配比例反映了植物的生长策略,通常来说,多年生植物地下部分生物量分配比例更大^[51]。左有璐等^[52]发现生活型影响植物构件生物量分配,一年生植物地上生物量分配比例相对更高,多年生植物地下生物量分配比例相对更高。本研究的根冠比数据表明蒙古冰草在不同类型土壤中的地下和地上生物量分配策略不同,其分配策略

与土壤性质密切相关(表1,图6)。在营养贫瘠的风沙土中优先将生物量分配给根系以保证能获得足够养分生长和繁殖,而在黑垆土中时则会适当减少根系生物量的分配比例而增加地上生物量。本研究证实,在干旱条件下不同土壤类型中蒙古冰草构件生物量比和根冠比支持最优分配理论。

土壤类型对生物量分配的影响可能主要取决于土壤理化属性,冗余分析表明土壤理化属性可以解释部分构件生物量比。不同类型土壤中蒙古冰草构件生物量分配之所以会出现差异,主要是因为植物为了增强其生态适应性,会减少非限制性资源构件的分配,而增大获取限制性资源的构件分配。土壤有机碳含量在一定范围内,才能使植物生长最优化,有机碳含量过高会造成富营养化而不利于植物生长,但有机碳含量太低又会使养分循环失衡而影响植物生长。氮素含量是影响干旱区植物生物量的主要营养限制因子^[53]。土壤速效磷缺乏已成为植物生长的主要限制因子^[54],速效磷含量通常

表2 蒙古冰草各构件生物量之间的关系

Table 2 The correlation between biomass of different organs of *Agropyron mongolicum* var. *mongolicum*

土壤类型	构件	样本数量	R^2	斜率均值 [下限, 上限]	截距 lgb	F	$P(H_0=1)$
灰钙土	叶-茎	20	0.29	0.47[0.32, 0.56]	-0.86	5.52	0.020
	叶-根	20	0.39	0.40[0.28, 0.62]	-0.80	11.71	0.012
	叶-穗	20	0.23	0.29[0.18, 0.42]	-0.40	4.72	0.042
	叶-株高	20	0.25	0.56[0.48, 0.78]	-1.62	4.97	0.013
	茎-根	20	0.49	0.56[0.42, 0.71]	0.33	19.28	0.006
	茎-穗	20	0.32	0.31[0.20, 0.46]	0.71	9.65	0.023
	茎-株高	20	0.59	1.46[1.15, 1.89]	-2.04	28.08	0.002
	根-穗	20	0.26	0.49[0.36, 0.62]	0.55	7.343	0.031
	根-株高	20	0.26	0.92[0.78, 1.65]	-1.39	5.52	0.076
黑垆土	叶-茎	20	0.74	0.83[0.73, 1.12]	-1.05	55.77	0.011
	叶-根	20	0.53	0.45[0.32, 0.62]	-0.68	22.21	0.023
	叶-穗	20	0.65	0.60[0.47, 0.86]	-0.35	36.22	0.012
	叶-株高	20	0.21	1.99[1.82, 2.62]	-4.10	6.12	0.000
	茎-根	20	0.69	0.53[0.41, 0.65]	0.45	42.62	0.022
	茎-穗	20	0.79	0.68[0.53, 1.02]	0.83	70.65	0.031
	茎-株高	20	0.34	2.53[2.34, 2.98]	-3.91	10.84	0.000
	根-穗	20	0.36	0.75[0.62, 0.92]	0.35	11.44	0.012
	根-株高	20	0.25	2.93[2.45, 3.65]	-5.17	5.56	0.000
风沙土	叶-茎	20	0.61	0.95[0.76, 1.35]	-0.99	25.64	0.076
	叶-根	20	0.43	0.63[0.52, 0.98]	-0.75	12.85	0.031
	叶-穗	20	0.83	1.05[0.89, 1.65]	-0.04	93.86	0.062
	叶-株高	20	0.49	2.48[2.12, 2.89]	-4.91	6.32	0.046
	茎-根	20	0.55	0.55[0.42, 0.86]	-0.23	11.26	0.023
	茎-穗	20	0.58	1.71[1.36, 1.98]	-2.77	14.56	0.002
	茎-株高	20	0.24	1.99[1.52, 2.32]	-2.96	5.62	0.000
	根-穗	20	0.24	0.64[0.46, 0.79]	0.49	4.98	0.023
	根-株高	20	0.23	1.81[1.42, 2.02]	-0.01	5.26	0.003

与植物生物量呈正比^[55-56]。宁夏荒漠草原3种土壤类型中有机碳、硝态氮、铵态氮、速效钾的变化趋势一致,且均与蒙古冰草生物量变化趋势一致,但与构件生物量比的关系较为复杂,既有趋势一致的(如叶/根、叶/穗、茎/穗),也有趋势相反的(如构件/营养构件),还有无规律的(如贮藏构件/营养构件、根冠比),还需开展更多的研究解析构件生物量比与土壤养分之间的关系。陈冠光^[57]发现干旱区植物生物量随土壤pH的升高呈先增加后减少趋势,

土壤pH为8.6左右时生物量最大。本研究结果显示,土壤pH和电导率是影响土壤根、茎、叶和穗生物量分配比例的主要因子(图6A),当土壤pH在最适值范围时(风沙土pH为8.81),蒙古冰草根生物量比例增加,而茎生物量比例减少,土壤pH对蒙古冰草构件生物量分配策略的影响可能是通过调整根和茎的生物量比例来权衡的。

3种土壤类型中,蒙古冰草各构件生物量间以及构件生物量与株高间主要表现为异速生长关系,

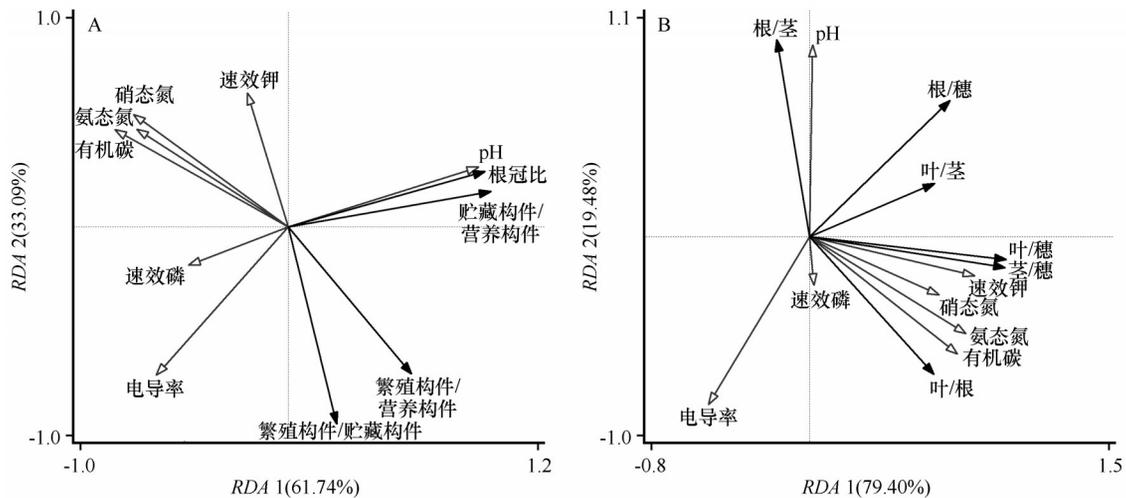


图6 蒙古冰草各构件生物量分配比例与土壤理化性质的关系

Fig.6 Correlation of module biomass allocation ratio and the ratio of biomass of different organs of *Agropyron mongolicum* var. *mongolicum* and soil properties

仅灰钙土根生物量-株高、风沙土叶生物量-茎生物量和叶生物量-穗生物量间呈等速生长关系(表2)。这说明不同大小蒙古冰草间生物量分配在3种土壤类型中均存在变异。异速生长关系表现为 $\lg y = \lg a + b \lg x$,其斜率 b 在不同土壤类型间存在差异。这说明蒙古冰草通过调整各构件生物量之间以及构件生物量与株高间的异速生长关系以适应不同土壤类型。

4 结论

同一气候背景下,宁夏荒漠草原不同土壤类型对蒙古冰草总生物量的影响不显著,全株总生物量表现为灰钙土>黑垆土>风沙土,土壤类型显著影响蒙古冰草营养、贮藏和繁殖等构件的生物量分配比例。蒙古冰草通过调整各构件生物量比(叶/茎、叶/根、叶/穗、根/茎、根/穗、茎/穗、繁殖构件/营养构件、贮藏构件/营养构件、繁殖构件/贮藏构件)和根冠比来适应不同的土壤环境,符合最优分配理论。蒙古冰草各构件生物量间以及构件生物量与株高间主要表现为异速生长关系,在不同土壤类型间存在差异。蒙古冰草根、茎、叶和穗生物量分配主要受土壤pH和电导率的调控。

参考文献:

[1] 许爱云.宁夏荒漠草原蒙古冰草种群小尺度空间格局研究[D].银川:宁夏大学,2019.
[2] 陈林,曹萌豪,宋乃平,等.中国荒漠草原的研究态势与热点分析:基于文献计量研究[J].生态学报,2021,41(24):9990-10000.

[3] 赵盼盼,邵文山,靳长青,等.围封对荒漠草原沙芦草种群构件生物量分配特性的影响[J].生态环境学报,2017,26(12):2024-2029.
[4] 王君梅,马静姝,刘王锁.小麦近缘植物沙芦草围封保护效果研究[J].宁夏农林科技,2016,57(10):1-3.
[5] Che Y H, Li L H. Genetic diversity of prolamines in *Agropyron mongolicum* Keng indigenous to northern China[J]. Genetic Resources and Crop Evolution, 2007, 54(5): 1145-1151.
[6] Tian Q S, Wang S Y, Du J C, et al. Reference genes for quantitative real-time PCR analysis and quantitative expression of P5CS in *Agropyron mongolicum* under drought stress[J]. Journal of Integrative Agriculture, 2016, 15(9): 2097-2104.
[7] 刘金龙.宁夏荒漠草原沙芦草种群生长适应性研究[D].银川:宁夏大学,2019.
[8] 杨菁.宁夏荒漠草原沙芦草种群结构及繁殖对策的研究[D].银川:宁夏大学,2013.
[9] Zhang X, Fan B, Yu Z, et al. Functional analysis of three miRNAs in *Agropyron mongolicum* Keng under drought stress[J]. Agronomy-Basel, 2019, 9(10): 661.
[10] 刘国华,马克明,傅伯杰,等.岷江干旱河谷主要灌丛类型地上生物量研究[J].生态学报,2003(9):1757-1764.
[11] Hovenden M J, Newton P, Wills K E. Seasonal not annual rainfall determines grassland biomass response to carbon dioxide[J]. Nature, 2014, 511(7511): 583-586.
[12] 雷隆举,赵锦梅,张雪,等.祁连山东段不同植物群落的特征及生物量分配[J].草业科学,2020,37(5):853-863.
[13] 张鲜花,李江艳,袁小强,等.不同海拔梯度牧草生物型种群构件的生物量分配策略[J].草原与草坪,2021,41(3):1-8.
[14] 杨昊天,李新荣,刘立超,等.荒漠草地4种灌木生物量分配特征[J].中国沙漠,2013,33(5):1340-1348.
[15] 刘文昊,靳瑰丽,宫珂,等.不同株高野生无芒雀麦表型特征及生物量分配研究[J].西北植物学报,2020,40(12):2122-2129.

- [16] Iwasa Y. Dynamic optimization of plant growth [J]. *Evolutionary Ecology Research*, 2000, 2(4): 437-455.
- [17] Bernacchi C J, Coleman J S, Bazzaz F A, et al. Biomass allocation in old-field annual species grown in elevated CO₂ environments: no evidence for optimal partitioning [J]. *Global Change Biology*, 2000, 6(7): 855-863.
- [18] Bloom A J, Chapin F S, Mooney H A. Resource limitation in plants: an economic analogy [J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1985, 16(1): 363-392.
- [19] McCarthy M C, Enquist B J. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation [J]. *Functional Ecology*, 2007, 21(4): 713-720.
- [20] Müller I, Schmid B, Weiner J. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants [J]. *Perspectives in Plant Ecology Evolution & Systematics*, 2000, 3(2): 115-127.
- [21] Reich P B. Root-shoot relations: optimality in acclimation and adaptation or the 'Emperor's New Clothes' [J]. *Plant Roots: the hidden half*, 2002, 2: 205-220.
- [22] Niklas K J. Plant allometry: is there a grand unifying theory? [J]. *Biological Reviews*, 2004, 79(4): 871-889.
- [23] 程栋梁. 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, 2007.
- [24] 韩文轩, 方精云. 幂指数异速生长机制模型综述 [J]. *植物生态学报*, 2008, 32(4): 951-960.
- [25] 程栋梁, 钟全林, 林茂兹, 等. 植物代谢速率与个体生物量关系研究进展 [J]. *生态学报*, 2011, 31(8): 2312-2320.
- [26] West G B, Brown J H, Enquist B J. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology [J]. *Science*, 1997, 276(5309): 122-126.
- [27] 陶冶, 张元明. 准噶尔荒漠6种类短命植物生物量分配与异速生长关系 [J]. *草业学报*, 2014, 23(2): 38-48.
- [28] 谢然, 陶冶, 常顺利. 四种一年生荒漠植物构件形态与生物量间的异速生长关系 [J]. *生态学杂志*, 2015, 34(3): 648-655.
- [29] 高景, 王金牛, 徐波, 等. 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*, 2016, 40(8): 775-787.
- [30] 陈仁飞. 生物与非生物因子对不同类型植物生物量分配模式的影响 [D]. 兰州: 兰州大学, 2019.
- [31] 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.
- [32] 云锦凤, 米福贵. 冰草属牧草的种类与分布 [J]. *中国草地*, 1989(3): 14-17.
- [33] 许爱云, 许冬梅, 曹兵, 等. 宁夏荒漠草原不同群落蒙古冰草种群空间格局及种间关联性 [J]. *草业学报*, 2020, 29(3): 171-178.
- [34] 陈晶, 王峰, 谢应忠, 等. 沙芦苇+胡枝子混播草地的生物量及土壤速效养分 [J]. *草业科学*, 2015, 32(4): 492-500.
- [35] 陈科元. CO₂浓度升高对土壤环境及2种牧草生长的影响 [D]. 银川: 宁夏大学, 2016.
- [36] 聂明鹤, 沈艳, 陆颖, 等. 宁夏盐池县荒漠草原区不同群落优势植物叶片-土壤生态化学计量特征 [J]. *草地学报*, 2021, 29(1): 131-140.
- [37] 马生花, 谢应忠, 胡海英, 等. 荒漠草原2种典型群落类型下土壤含水量与土壤粒径分布的关系 [J]. *中国水土保持*, 2019(7): 61-65.
- [38] 李学斌, 陈林, 谢应忠. 北方农牧交错带封育草地土壤含水量变化研究: 以宁夏盐池县为例 [J]. *安徽农业科学*, 2010, 38(4): 1923-1925, 1951.
- [39] Jackson M L. *Soil Chemical Analysis* [M]. Englewood Cliffs, USA: Prentice-Hall, 1958.
- [40] Zhang T, Jia R L, Yu L Y. Diversity and distribution of soil fungal communities associated with biological soil crusts in the southeastern Tengger Desert (China) as revealed by 454 pyrosequencing [J]. *Fungal Ecology*, 2016, 23: 156-163.
- [41] 杨昊天, 李新荣, 王增如, 等. 腾格里沙漠东南缘4种灌木的生物量预测模型 [J]. *中国沙漠*, 2013, 33(6): 1699-1704.
- [42] Niklas K J. *Plant Allometry: The Scaling of Form and Process* [M]. Chicago, USA: University of Chicago Press, 1994.
- [43] Reich P B, Buschena C, Tjoelker M G, et al. Variation in growth rate and ecophysiology among 34 grassland and savanna species under contrasting N supply: a test of functional group differences [J]. *New Phytologist*, 2003, 157(3): 617-631.
- [44] Liu Y J, Li G E, Wang M X, et al. Effects of three-dimensional soil heterogeneity and species composition on plant biomass and biomass allocation of grass-mixtures [J]. *AoB Plants*, 2021, 13(4): plab033.
- [45] 陈建兴. 土壤类型对建瓯雷竹单株生物量的影响 [J]. *福建林业*, 2017(5): 34-38.
- [46] McConnaughay K D M, Coleman J S. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? a test along three resource gradients [J]. *Ecology*, 1999, 80(8): 2581-2593.
- [47] Creighton M, Litton J W, Raich M G, et al. Carbon allocation in forest ecosystems [J]. *Global Change Biology*, 2007, 13(10): 2089-2100.
- [48] 张德魁, 王继和, 马全林, 等. 油蒿与沙蒿枝构件特征研究 [J]. *草原与草坪*, 2009(1): 43-46.
- [49] 李有涵, 谢昭良, 解新明. 5个象草品种的构件生物量特征及分配动态 [J]. *草业学报*, 2011, 20(5): 11-18.
- [50] Ma H, Mo L, Crowther T W, et al. The global distribution and environmental drivers of aboveground versus belowground plant biomass [J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2021, 5(8): 1110-1122.
- [51] 闫小红, 何春兰, 周兵, 等. 不同生育期入侵植物大狼把草的生物量分配格局及异速生长分析 [J]. *生态与农村环境学报*, 2017, 33(2): 150-158.
- [52] 左有璐, 王振孟, 习新强, 等. 川西北高寒草甸优势植物生物量分配对策 [J]. *应用与环境生物学报*, 2018, 24(6): 1195-1203.
- [53] Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Escolar C, et al. Direct and

- indirect impacts of climate change on microbial and biocrust communities alter the resistance of the N cycle in a semiarid grassland[J]. *Journal of Ecology*, 2015, 102(6): 1592-1605.
- [54] 宇万太,张璐,殷秀岩,等. 农业生态系统养分循环再利用作物产量增益的地理分异[J]. *农业工程学报*, 1998, 9(6): 379-385.
- [55] 郭轶敏,文亦蒂,史亮涛,等. 土壤磷水平对柱花草株高、根长及生物量的影响[J]. *草业与畜牧*, 2014(1): 1-4.
- [56] 程朝晖. 不同磷背景土壤磷素用量对烤烟农艺性状及生物量的影响[J]. *现代农业科技*, 2018(19): 1-3.
- [57] 陈冠光. 疏勒河下游地下水埋深与土壤理化性质变化对植物群落的影响[D]. 兰州: 兰州大学, 2020.

Response of module biomass allocation of *Agropyron mongolicum* var. *mongolicum* to soil types

Wang Peiyuan^{1ab}, Yang Haotian², Zhang Xue², Liu Bingqing^{1ab}, Li Yunfei²,
Jiang Qi³, Wang Zhanjun³, Wu Xudong³, Liu Lichao^{1a,2}

(1.a.School of Ecology and Environment / b.MOE Key Laboratory of Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystems in Northwestern China, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 2.Shapotou Desert Research and Experiment Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; 3.Institute of Forest and Grass Land Ecology, Ningxia Academy of Agriculture and Forestry Sciences, Yinchuan 750021, China)

Abstract: Plants respond to and adapt to environmental changes by adjusting biomass allocation of various organs. Biomass allocation represents plant growth strategies and the functional trade-offs between components. In this study, biomass and allocation characteristics of each component in different types of soils were compared and analyzed, as well as allometric relationship, to explore the survival strategy of *Agropyron mongolicum* var. *mongolicum*. The results showed that there were significant differences in the biomass of each component among sierozem soils, dark loessial soils and aeolian soils, which showed stem > root > leaf > inflorescence; and the biomass allocation pattern of components was similar, which showed storage module > vegetation module > reproductive module. Different soil types had no significant effect on the total biomass, but significantly affected the biomass allocation ratio of most module biomass, such as, stem, root, inflorescence, vegetation, storage and reproductive module of *A. mongolicum* var. *mongolicum*. The vegetation module of *A. mongolicum* var. *mongolicum* in aeolian soils was significantly lower than that in indark loessial soils and sierozem soils, while the storage module was significantly higher than that in dark loessial soils and sierozem soils. The reproductive module ratio of dark loessial soils and aeolian soils were significantly higher than that of sierozem soils. Soil pH and electrical conductivity were the main factors affecting root-shoot ratio, biomass ratio of storage/vegetation, reproductive/vegetation and reproductive/storage of *A. mongolicum* var. *mongolicum*; available potassium, pH and electrical conductivity were the main factors affecting the biomass ratio of leaf/stem, leaf/root, leaf/inflorescence, root/inflorescence, root/stem and stem/inflorescence. The relationship among module biomass or between plant height and module biomass are mainly characterized by allometric relationship which was different among different soil types.

Key words: modular biomass; allocation strategy; desert steppe; allometric relationship