

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2021.09.015

# 氮添加和放牧对云雾山草原优势种异速生长模式的影响

张博<sup>1,2</sup>, 程杰<sup>3</sup>, 王淑红<sup>4</sup>, 刘晶<sup>5</sup>, 杨雪<sup>5</sup>, 晏昕辉<sup>5</sup>, 李伟<sup>6\*</sup>

(1. 中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 国家林业和草原局西北调查规划设计院, 旱区生态水文与灾害防治国家林业局重点实验室, 陕西 西安 710000; 4. 宁夏云雾山国家级自然保护区管理局, 宁夏 固原 756000; 5. 西北农林科技大学草业与草原学院, 陕西 杨凌 712100; 6. 西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100)

**摘要:**氮添加和放牧是影响草地生态系统结构和功能的重要因素。本研究以宁夏云雾山典型草原为研究对象, 采用标准化主轴估计和异速生长分析, 探究了氮添加和放牧干扰对草地群落中7种优势植物根、茎、叶不同构件的生物量分配对策和异速生长模式(包括异速生长斜率和截距)的影响。结果表明:在封育地, 氮添加处理显著提高了物种的叶生物量;而在放牧地, 氮添加则使得物种的根生物量上升, 而茎、叶生物量下降;植物各营养器官生物量均随植物个体生物量的增加而增加, 且只有在放牧×氮添加处理下植物叶生物量与个体生物量之间的异速生长斜率和截距发生了显著改变, 其余处理下植物的异速生长斜率均无明显差异。因此, 植物营养器官的生物量分配主要依赖于植物个体大小, 而氮添加和放牧对植物异速生长模式的影响相对较小。

**关键词:**氮添加; 放牧; 异速生长; 个体大小; 表型可塑性

中图分类号: Q944

文献标识码: A

文章编号: 1007-0435(2021)09-1983-09

## Effects of Nitrogen Addition and Grazing on Allometric Growth of Dominant Plant Species in Grassland in the Yunwu Mountains

ZHANG Bo<sup>1,2</sup>, CHENG Jie<sup>3</sup>, WANG Shu-hong<sup>4</sup>, LIU Jing<sup>5</sup>, YANG Xue<sup>5</sup>, YAN Xin-hui<sup>5</sup>, LI Wei<sup>6\*</sup>

(1. Institute of Soil and Water Conservation, CAS&MWR, Yangling, Shaanxi Province 712100, China; 2. University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China; 3. Northwest Surveying, Planning and Designing Institute of National Forestry and Grassland Administration, Key Laboratory National Forestry Administration on Ecological Hydrology and Disaster Prevention in Arid Regions, Xian, Shaanxi Province 710000, China; 4. Bureau of National Natural Reservation Area of Yunwu Mountains in Ningxia, Guyuan, Ningxia Province 756000, China; 5. College of Grassland Agriculture, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi Province 712100, China; 6. Institute of Soil and Water Conversion, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi Province 712100, China)

**Abstract:** Nitrogen addition and grazing are two important factors affecting the structure and function of grassland ecosystem. It is vital to study the biomass allocation pattern of grassland species for restoration and adaptive management of degraded grassland. This study selected a grassland in the Ningxia Yunwu Mountains as the research area. We measured the biomass of seven dominant species at individual and organ scales in grassland communities with disturbance by nitrogen addition and grazing, and used Standardized major axis regression (SMA) and allometric analysis to study biomass allocation and allometric growth patterns of these species. The results showed that: 1) Nitrogen addition significantly increased the leaf biomass of species in enclosed grassland. However, nitrogen addition shifted the biomass allocation from aboveground to belowground in grazed grassland, and the root biomass increased, while the stem biomass and leaf biomass decreased specifically. 2) The biomass of each plant vegetative organ increased with the increase of plant individual biomass. Only the allometric growth slope and intercept of plant leaf biomass changed under nitrogen addition × grazing treatment, while the allometric growth slope of the others did not differ significantly. Therefore, the biomass allocation pattern of plant vegetative organs mainly depended on the individual plant size, and the effect of nitrogen addition and grazing on the allometric growth pattern of plants was relatively small.

收稿日期: 2021-03-10; 修回日期: 2021-04-08

基金项目: 国家自然科学基金项目(41601586)资助; 陕西省自然科学基金(2020 JM-162)资助

作者简介: 张博(1997-), 汉族, 男, 湖南长沙人, 硕士研究生, 主要从事恢复生态学研究, E-mail: zhangbo19@mails.ucas.ac.cn; \*通信作者 Author for correspondence, E-mail: liwei2013@nwsuaf.edu.cn

**Key words:** Nitrogen addition; Grazing; Allometric growth; Individual size; Phenotypic plasticity

草地是全球陆地绿色植物资源中面积最大的可再生自然资源,既是发展畜牧业的农业资源基础,又是陆地生态系统中最重要、分布最广的生态系统类型之一<sup>[1]</sup>。大气氮沉降作为全球变化的主要环境问题之一,已引发人们的广泛关注。自工业革命以来,随着工业用氮的增加和农业生产中氮肥的大量使用,大气中氮含量迅速增加,导致氮沉降在世界范围内的广泛发生<sup>[2-3]</sup>。持续的氮沉降对草地生态系统的组成、结构和功能产生重要影响<sup>[4]</sup>。氮素是限制草地生态系统植物生长发育和生产力的主要因素之一,同时也影响草地植物的光合能力和养分利用效率<sup>[5]</sup>。放牧作为草地主要利用方式之一,能够直接或间接地影响植物功能性状、物种多样性和生产力<sup>[6]</sup>,但过度放牧会造成草地植被和土壤严重退化。因此,明确草地植物在氮沉降和放牧干扰下的响应对策对退化草地生态系统的恢复和重建具有重要意义。

植物功能性状是植物在长期进化和发展过程中形成的与其定植、存活、生长和死亡密切相关的一系列核心植物属性,这些属性能够显著影响生态系统的功能和过程,并能客观反映植被对环境变化的响应<sup>[7]</sup>。近年来,植物功能性状对环境变化响应已成为植物学和生态学的研究热点<sup>[8-9]</sup>。有研究表明,植物在不同营养条件下生物量分配差异的主要原因是植物的异速生长<sup>[10]</sup>。异速生长是指生物体某一特征的相对生长速率不等于第二种特征的相对生长速率的一种特性<sup>[11]</sup>,这种特性是由物种遗传性质所决定的,能够影响植物的生物量分配、资源利用率以及植物对环境变化的适应性<sup>[12]</sup>。目前传统的分析方法无法揭示植物性状的变化哪些是由环境变化引起的,哪些是由植株个体大小变化引起的<sup>[13-14]</sup>。异速生长分析能够排除个体大小变化的影响,分析植物不同性状之间的关系,从而揭示环境影响植物性状的变化规律<sup>[15-16]</sup>。然而,关于植物的生物量分配差异产生的具体原因还没有定论。陆霞梅<sup>[17]</sup>认为植物形态可能随植株大小的变化而变化,物种的一些表型差异,可能仅仅是和植株大小不一或者生长阶段不同有关。Pigliucci<sup>[18]</sup>认为不同物种的可塑性在不同环境梯度间也有不同。周小玲等<sup>[19]</sup>的研究结果表明物候期的改变也能影响植物的生物量分配模式。由于植物性状是表征植物适应性的重要指标,在异速生长研究中,关于植物繁殖分配对环境变化的响应已被广泛研究<sup>[20-24]</sup>,但作为植物重要组成部

分的营养器官的生物量分配模式对氮添加和放牧干扰下的响应机制方面的研究还相对较少<sup>[25]</sup>。基于此,本文以云雾山草地群落中 7 种优势植物为主要研究对象,探究氮添加和放牧干扰下植物各营养器官生物量分配变化,植物各营养器官的异速生长模式与植株个体大小的关系,以及氮添加和放牧干扰对植物各营养器官生物量与个体生物量之间的异速生长模式的影响。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域概况

试验地位于宁夏云雾山草原生态系统国家长期科研基地(106°21'~106°27' E, 36°10'~36°17' N),海拔 1 800 ~ 2 180 m,该区域属于中温带半干旱区,年平均气温为 5℃,年均日照时数为 2 300 ~ 2 500 h,年均无霜期 137 d,年均降水量 400~500 mm,降水主要集中在 6 月至 9 月。植被区划属于暖温带典型草原区,其建群种和优势种为甘青针茅(*Stipa przewalskyi*)、大针茅(*Stipa grandis*)、百里香(*Thymus mongolicus*)等,伴生种为猪毛蒿(*Artemisia scoparis*)、星毛委陵菜(*Comarum acaulis*)等。土壤类型以山地灰褐土和黑垆土为主,pH 值 7.9~8.2<sup>[26]</sup>。

### 1.2 试验设计

本试验在天然草地进行,采用随机试验设计,包括两个放牧处理(封育和放牧)和两个氮添加(模拟氮沉降)处理(0 和 10 g·m<sup>-2</sup>),共 4 个组合,分别为:封育(E),封育×氮添加(E+N),放牧(G),放牧×氮添加(G+N)。每个组合 6 个重复,共 24 个小区,每个小区的面积(长×宽)为 24 m<sup>2</sup>(6 m×4 m),在小区之间设有 2 m 的缓冲带。封育草地自 1982 年开始,至今封育年限达 38 年。放牧草地自 1996 年开始放牧,放牧期为每年夏秋季 6—8 月,每月放牧一次,连续放牧 10 d,放牧强度为 3 只羊单位·hm<sup>-2</sup>,放牧试验由固定的养殖户执行完成。自 2013 年起,每年在生长季节开始时(4 月底)在小区中施加尿素 10 g·m<sup>-2</sup><sup>[27]</sup>,选择阴雨天气一次性将肥料撒播于小区内,一直持续至 2020 年。为了保证试验的一致性并减小误差,封育和放牧草地各小区布局和氮添加处理保持一致。

### 1.3 植被调查与植株采样

2020年8月下旬对每个小区选取1 m×1 m的植被样方进行调查,为了避免边缘效应,样方距边缘的距离大于50 cm,然后测定样方内物种数,并记录每个物种的高度、盖度和个体数。根据以往在本地的长期试验资料和2013—2020年本试验点的群落调查结果<sup>[28]</sup>,在长期封育草地选取下列物种:二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)、甘菊(*Chrysanthemum lavandulifolium*)、甘青针茅(*S. przewalskyi*)、白莲蒿(*Artemisia sacrorum*);在放牧草地选取下列物种:白莲蒿(*A. sacrorum*)、大针茅(*S. grandis*)、赖草(*Leymus secalinus*)、百里香(*T. mongolicus*)。这些物种共同决定了群落80%~90%的盖度和生物量。因氮添加和放牧改变了群落的物种组成和多度,故每个处理的优势物种组成不一定完全相同。

在每个小区内每个物种选取3~4株成熟且完整的个体<sup>[29]</sup>,6个重复,共20株,根据植物根系生长的方向,用铁锹在每个植株的基部10~20 cm的范围内挖取20~30 cm深的包含植物全部或绝大多数根系的土块,仔细地去除附着在目标植物根系上的土壤及其他杂质<sup>[30]</sup>。对甘青针茅(*S. przewalskyi*)等禾本科克隆植物,因营养共享或者竞争关系只发生在紧密连接的几个枝条间<sup>[31]</sup>,故以一个株丛作为一个单独的个体。对于放牧地的植株个体,选择家畜采食后已经恢复生长的完整植株,取样过程中保证植株地上部分和地下部分相连,并尽量保证所取根系的完整性。将地下部分装入封口袋放入冷藏箱中带回实验室;将地上部分分为叶、茎及繁殖部分,分别装入信封,并及时烘干以防腐烂。在实验室中用冷水(<5℃)将根系样品清洗干净后与地上部分一样,在65℃条件下烘干至恒重,并记录数据。

### 1.4 数据分析

由于研究对象为多年生植物,此外在采样过程中也发现繁殖部分相对较少,故将其归入到植物的茎部分。个体生物量(Individual biomass, IB)以根、茎(支持部分)和叶干重的总和表示;植物根、茎和叶的生物量分别以RB(Root biomass), SB(Stem biomass)和LB(Leaf biomass)表示。

异速生长模型的建立是探索植被生长策略的数理统计方法,具有重要的参考意义。在异速关系中,两个相关的变量 $y$ 和 $x$ 在异速方程中关系为:

$$y = cx^b \quad (1)$$

把上面的方程进行对数转换就得到:

$$\lg y = \lg c + b \lg x \quad (2)$$

分别用 $Y = \lg y$ ,  $X = \lg x$ 和 $a = \lg c$ 替换方程(2),就得到一个线性关系:

$$Y = a + bX \quad (3)$$

$a$ 是异速生长指数(截距), $b$ 是异速生长系数(斜率)。异速生长指数(截距)改变,表明总生物量向该器官的分配效率发生转变;同时,异速生长系数(斜率)改变表明该物种的异速生长曲线发生变化。

不同群体之间的异速生长曲线的变化主要有以下4种类型:第1种是异速生长系数(斜率)不同,异速生长指数(截距)无明显差异(Shift A);第2种是异速生长系数(斜率)相同,但异速生长指数(截距)不同(Shift B);第3种是异速生长系数(斜率)相同,且具备相同的线性拟合轴(Shift C);第4种是异速生长系数(斜率)不共轴且异速生长指数(截距)也不同(Shift D)<sup>[32-33]</sup>。

利用独立样本 $t$ 检验(Independent-sample  $t$ -test)分析氮添加对封育地和放牧地优势植物个体生物量及各营养器官生物量的影响。异速生长方程的参数估计采用标准化主轴估计(SMA)方法<sup>[34]</sup>,比较异速生长系数(斜率)是否与1有显著的不同,当斜率 $b=1$ 时表示个体生物量与各营养器官之间为等速生长关系,否则为异速生长关系,该部分采用SMATR Version 2.0计算完成。同时,利用方差分析(ANOVA)检验氮添加对封育地和放牧地优势植物异速生长指数和异速生长系数的影响,并进行LSD多重比较,分析异速生长指数和异速生长系数是否在各处理间有显著的不同。为满足正态分布和方差齐性的要求,对数据进行对数转换,采用SPSS 22.0分析数据,Origin 2017作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 氮添加对封育地和放牧地植物个体大小变化及各营养器官的生物量分配的影响

研究结果表明,氮添加对植物各营养器官的生物量有显著影响,对于封育地的优势种二裂委陵菜、甘菊、甘青针茅而言,这些物种倾向于向地上分配更多生物量(图1),具体表现为:二裂委陵菜在氮添加处理下个体生物量(IB)增加了92.2%,其中茎生物量(SB)和叶生物量(LB)分别增加了134.5%和138.5%(表1),且个体生物量(IB)、茎生物量(SB)和叶生物量(LB)与封育处理相比均存在显著差异( $P < 0.05$ );甘菊在氮添加处理下植株个体大小

(IB)与封育处理的差异不显著,但根生物量(RB)叶生物量(LB)存在显著的差异( $P < 0.05$ ),其中根生物量(RB)降低了 58.0%,叶生物量(LB)增加了 68.8%;甘青针茅在氮添加处理下,与封育处理相比

个体生物量的差异不显著,根生物量(RB)下降了 37.6%,其中茎生物量(SB)和叶生物量(LB)略有增加,但差异未达到显著水平;白莲蒿氮添加处理与封育处理相比,叶生物量(LB)有所增加,增加了 22.6%。

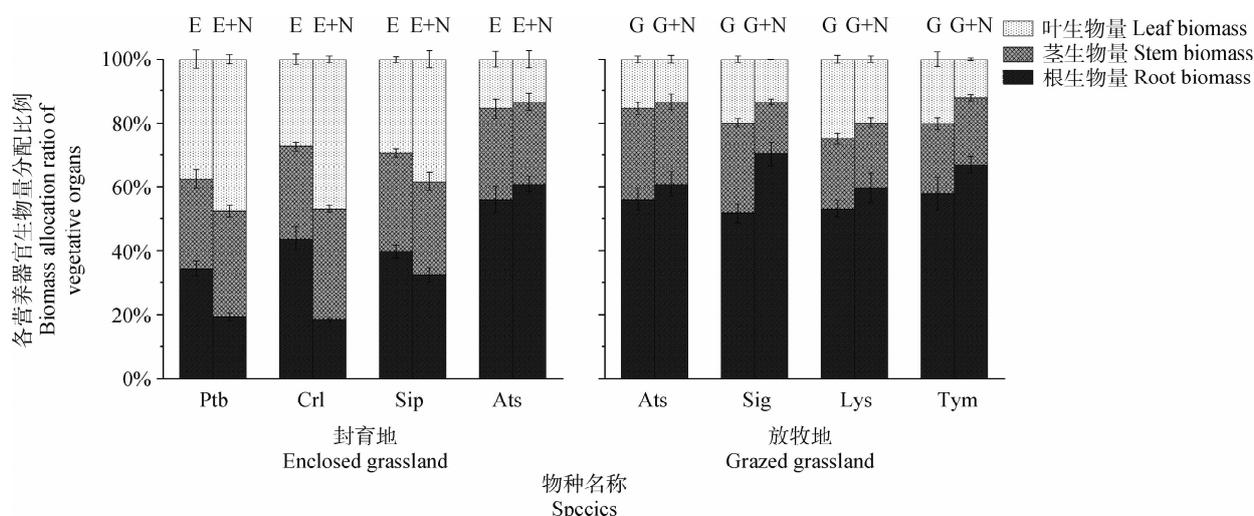


图 1 封育地和放牧地优势物种各营养器官生物量分配比例

Fig. 1 Biomass allocation ratio of vegetative organs of dominant species in enclosed and grazed grasslands

注: E, E+N, G 和 G+N 分别代表封育、封育×氮添加、放牧和放牧×氮添加 4 种处理;轴下字母分别代表各优势种的简称, Ptb(二裂委陵菜)、Ats(白莲蒿)、Crl(甘菊)、Sig(大针茅)、Sip(甘青针茅)、Lys(赖草)和 Tym(百里香)。下同

Note: E, E+N, G and G+N respectively represent four treatments: enclose, enclose× nitrogen addition, grazing and grazing× nitrogen addition. The letters under the axis represent the abbreviation for each dominant species, Ptb(*P. bifurca*), Ats(*A. sacrorum*), Crl(*C. lavandulifolium*), Sig(*S. grandis*), Sip(*S. przewalskyi*), Lys(*L. secalinus*) and Tym(*T. mongolicus*). The same as below

对于放牧地的优势物种白莲蒿、大针茅和赖草来说,这些物种倾向于将地上更多的资源分配到地下(图 1)。与放牧处理相比,大针茅在放牧×氮添加处理下,植株个体生物量(IB)下降了 22.7%,植株的茎生物量(SB)和叶生物量(LB)显著下降( $P < 0.05$ ),分别降低了 55.7%和 47.2%;与放牧处理相比,百里香在放牧×施肥处理下,个体大小(IB)显著降低( $P < 0.05$ ),下降了 46.8%,茎生物量(SB)和叶生物量(LB)也呈现明显下降的趋势,分别下降了 49.6%和 68.0%;对于白莲蒿和赖草这两个物种在放牧处理和放牧×氮添加处理下各营养器官生物量变化不明显,均未达到显著水平(表 1)。

## 2.2 氮添加对封育地和放牧地植物各营养器官生物量与个体生物量间异速生长关系的影响

对植物各营养器官的生物量与个体生物量进行异速生长分析表明,对于 IB-RB 之间的异速生

长关系,封育处理( $b = 0.988, R^2 = 0.990, P > 0.05$ )与放牧处理( $b = 0.996, R^2 = 0.993, P > 0.05$ )的异速生长系数均小于 1,但未达到显著水平,故属于因变量分配速率小于自变量的等速生长关系。封育×氮添加处理( $b = 1.139, R^2 = 0.951, P < 0.05$ )的异速生长系数显著大于 1,放牧×氮添加处理下( $b = 0.977, R^2 = 0.992, P < 0.05$ )的异速生长系数显著小于 1,符合异速的相关生长关系;对于 IB-SB 之间的异速关系,4 种处理下的异速生长系数均显著大于 1(图 2),符合因变量分配速率大于自变量的异速生长关系;对于 IB-LB 之间的异速生长关系,除放牧×氮添加处理下( $b = 1.025, R^2 = 0.910, P > 0.05$ )的异速生长系数大于 1,属于叶生物量(LB)分配速率高于个体生物量(IB)分配速率的等速生长关系外,其余 3 种处理方式均为异速生长系数显著小于 1 的异速生长关系。

表 1 封育地和放牧地优势种个体生物量与各营养器官生物量

Table 1 Biomass of individual and organs of dominant species in enclosed and grazed grasslands

物种 Species	样地 Grasslands	个体生物量	根生物量	茎生物量	叶生物量
		Individual biomass/g	Root Biomass/g	Stem Biomass/g	Leaf Biomass/g
二裂委陵菜 <i>P. bifurca</i>	E	0.499±0.402 <sup>b</sup>	0.170±0.119 <sup>a</sup>	0.139±0.144 <sup>b</sup>	0.187±0.145 <sup>b</sup>
	E+N	0.959±0.454 <sup>a</sup>	0.188±0.129 <sup>a</sup>	0.326±0.179 <sup>a</sup>	0.446±0.149 <sup>a</sup>
甘菊 <i>C. lavanduli folium</i>	E	1.686±1.226 <sup>a</sup>	0.734±0.694 <sup>a</sup>	0.487±0.258 <sup>a</sup>	0.465±0.297 <sup>b</sup>
	E+N	1.676±0.541 <sup>a</sup>	0.309±0.154 <sup>b</sup>	0.583±0.210 <sup>a</sup>	0.785±0.183 <sup>a</sup>
甘青针茅 <i>S. przewalskyi</i>	E	1.533±0.659 <sup>a</sup>	0.607±0.320 <sup>a</sup>	0.475±0.187 <sup>a</sup>	0.452±0.153 <sup>a</sup>
	E+N	1.172±0.912 <sup>a</sup>	0.379±0.265 <sup>b</sup>	0.342±0.334 <sup>a</sup>	0.450±0.316 <sup>a</sup>
白莲蒿 <i>A. sacrorum</i>	E	15.803±4.501 <sup>a</sup>	5.539±1.950 <sup>a</sup>	5.284±1.397 <sup>a</sup>	4.980±1.184 <sup>a</sup>
	E+N	17.343±4.275 <sup>a</sup>	5.551±1.358 <sup>a</sup>	5.689±1.484 <sup>a</sup>	6.103±1.443 <sup>b</sup>
	G	4.765±2.987 <sup>a</sup>	2.671±1.614 <sup>a</sup>	1.349±0.858 <sup>a</sup>	0.745±0.536 <sup>a</sup>
	G+N	5.165±4.021 <sup>a</sup>	3.304±2.100 <sup>a</sup>	1.392±1.338 <sup>a</sup>	0.735±0.711 <sup>a</sup>
大针茅 <i>S. grandis</i>	G	1.554±0.829 <sup>a</sup>	0.805±0.465 <sup>a</sup>	0.440±0.215 <sup>a</sup>	0.309±0.160 <sup>a</sup>
	G+N	1.202±0.638 <sup>a</sup>	0.845±0.428 <sup>a</sup>	0.195±0.110 <sup>b</sup>	0.163±0.016 <sup>b</sup>
赖草 <i>L. secalinus</i>	G	0.614±0.336 <sup>a</sup>	0.326±0.159 <sup>a</sup>	0.134±0.102 <sup>a</sup>	0.153±0.079 <sup>a</sup>
	G+N	0.633±0.454 <sup>a</sup>	0.379±0.293 <sup>a</sup>	0.129±0.099 <sup>a</sup>	0.126±0.069 <sup>a</sup>
百里香 <i>T. mongolicus</i>	G	0.632±0.597 <sup>a</sup>	0.365±0.330 <sup>a</sup>	0.139±0.124 <sup>a</sup>	0.128±0.144 <sup>a</sup>
	G+N	0.336±0.136 <sup>b</sup>	0.225±0.088 <sup>a</sup>	0.070±0.033 <sup>b</sup>	0.041±0.016 <sup>b</sup>

注:不同小写字母表示同一指标在添加氮和不添加氮处理之间差异显著 ( $P < 0.05$ ),下同

Note: Different lowercase letters represent significant differences at the 0.05 level, the same as below

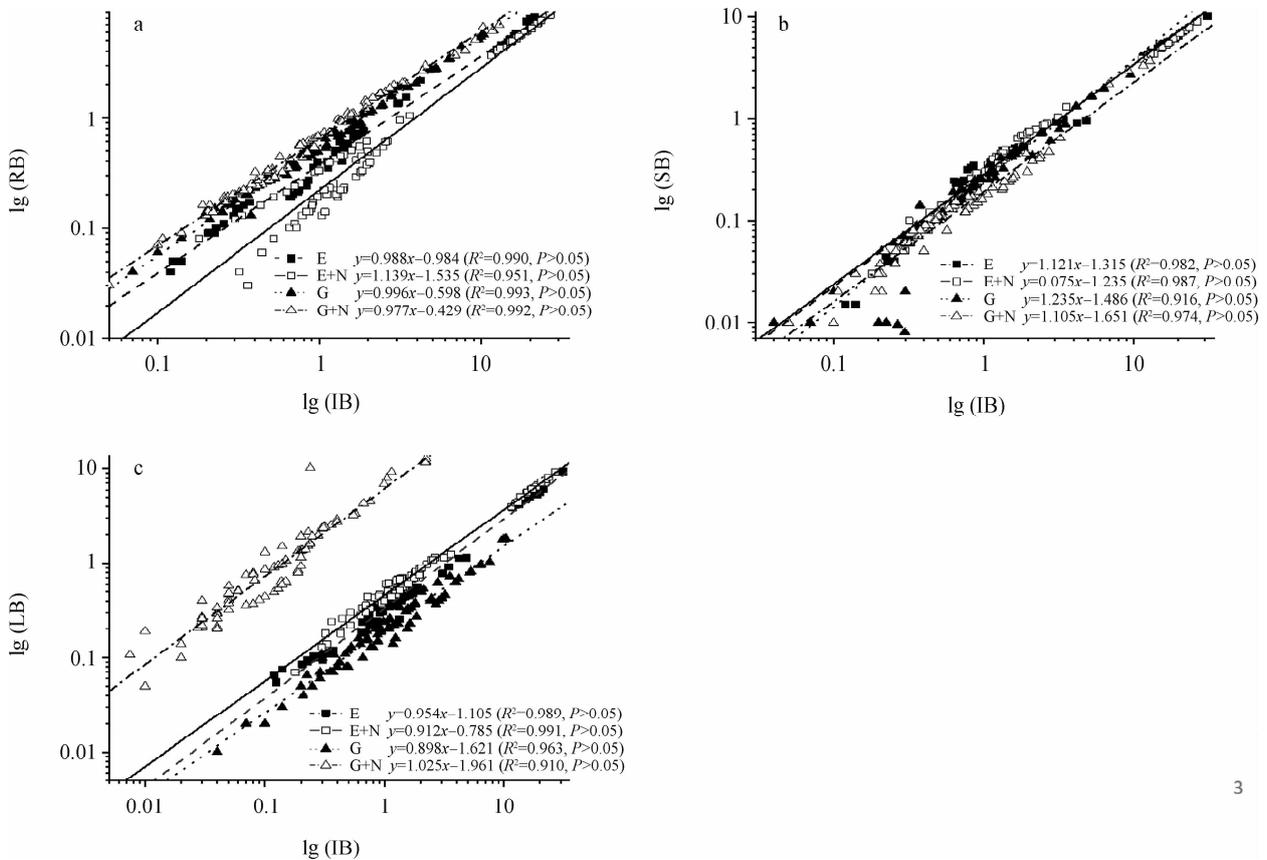


图 2 根(a)、茎(b)和叶(c)生物量与个体生物量之间的异速生长关系

Fig. 2 Allometric relationships between biomass of root (a), stem (b) and leaf (c) and individual plant biomass

注:lg(RB),lg(SB),lg(LB)和lg(IB)分别代表植物根、茎和叶生物量和个体生物量的对数

Note:lg (RB),lg (SB),lg (LB) and lg (IB) represent the logarithm of root,stem and leaf biomass and individual biomass, respectively

通过对不同处理下的植物各营养器官生物量与个体生物量之间的异速生长指数(截距)和异速生长系数(斜率)进行分析,得出了以下试验结果(图 3):

1)放牧和放牧×氮添加处理下 IB-RB 之间的异速生长指数(截距)与封育相比均存在显著性差异,异速生长系数(斜率)并未存在显著性差异(发生 Shift B),而在封育×氮添加处理下,IB-RB 之间的异速生长系数(斜率)与异速生长指数(截距)均未有显著性差异。

2)对于 IB-SB 之间的异速模型,与封育相比,放牧×氮添加处理下的异速生长曲线的异速生长指数

(截距)存在显著性差异,异速生长系数(斜率)没有明显变化(发生 Shift B)。封育×氮添加处理和放牧处理下的异速生长系数(斜率)和异速生长指数(截距)均未有显著性差异。

3)植物 IB-LB 之间的异速生长模型中,与封育相比,封育×氮添加处理下,叶生物量的异速生长指数(截距)存在显著差异,但异速生长系数(斜率)均未有显著变化。放牧处理下的异速生长指数(截距)存在显著性差异,异速生长系数(斜率)不存在显著性差异(发生 Shift B)。而在放牧×氮添加处理下的异速生长系数(斜率)和异速生长指数(截距)均存在显著差异(发生 Shift D)。

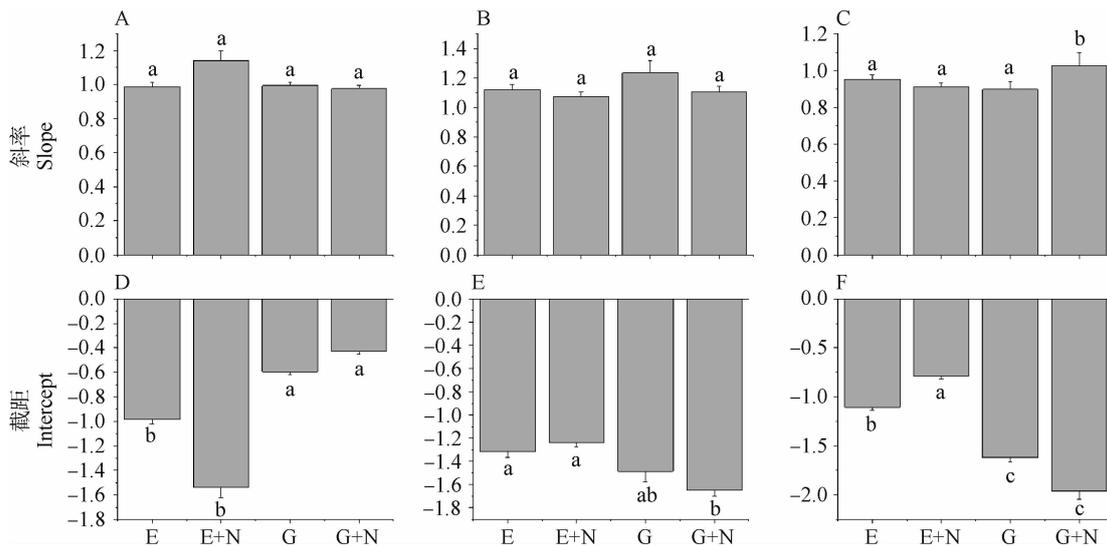


图 3 氮添加对植物根(A和D)、茎(B和E)和叶(C和F)与个体生物量之间的异速生长指数和异速生长系数的影响

Fig. 3 Effect of nitrogen addition on the allometric growth index and allometric growth coefficient between root(A and D), stem(B and E), leaf(C and F) and individual biomass of plants

### 3 讨论

#### 3.1 氮添加和放牧对植物各营养器官生物量分配的影响

根据最优分配理论,植物能在环境资源限制和干扰条件下将光合作用所固定的能量优化分配从而最大化其在多变环境中的适合度<sup>[35]</sup>。根据 Müller 等<sup>[36]</sup>的研究,植物在早期生长阶段为了吸收更多的养分会出现“根化”,而到生长后期会出现“茎叶化”。Shipley 和 Meziane<sup>[37]</sup>的研究结果表明,植物在养分含量较低的环境中,会分配更多的生物量到植物的根部,而在养分含量较高的环境下,会投入更多的资源到植物的茎和叶,以适应光竞争的增强。就不同处理下植物各营养器官的生物量的投入而言,本研究结果表明,氮添加处理下二裂委陵菜、甘菊和白莲

蒿的叶生物量显著高于封育处理,而根生物量和茎生物量与封育处理差异并不明显,这可能是由于植物在养分充足的环境下,光成为了植物生长的限制因子,所以植物通过加大对叶生物量的分配策略来提高对光资源的竞争。同时,施氮肥具有明显的调水作用,可提高根系的吸水能力,改善叶片的光合能力,有利于提高植物水分利用效率和地上生物量的积累<sup>[38]</sup>。相对于封育地,放牧使得氮添加对植物各营养器官生物量分配的影响更为复杂,Hillebrand 等<sup>[39]</sup>的研究表明,放牧及氮肥的使用对植物生物量分配的影响主要依赖于群落的均匀度、生态系统的生产力以及食草动物对植物偏好等众多因素。而在本研究中,放牧地的优势物种白莲蒿、大针茅、赖草和百里香各营养器官的生物量分配的趋势主要是从地上转移到地下,其中植物茎和叶的生物量的下降

最为明显。这可能与放牧地整体的光环境有关,放牧后,大个体的生物被移除,光竞争减弱,使得小个体植物从光竞争中释放出来,投入更多的资源到地下以获取生长所需的营养。

### 3.2 氮添加和放牧对植物异速生长模式的影响

分配是植物生活史中的一个重要概念<sup>[40]</sup>,而植物对于各个器官或组织的资源分配存在着一个权衡,更多的资源分配到某个器官或组织也就意味着要减少对其他器官的投入。植物的生物量分配模式决定了植物的优先发展方向,HarPer 和 Ogden<sup>[41]</sup>认为这种分配策略往往是由物种遗传决定的或者物种基因型特有的,依赖于植物的个体大小。Poorte 和 Nagel<sup>[42]</sup>认为许多植物分配模式的变化是可塑的,环境变化也可能成为影响植物各器官分配模式的重要因素。植物各器官生物量分配的可塑性通常被认为是“表观的可塑性”或“真实的可塑性”,这种真实的可塑性又被定义为植物异速生长曲线发生变化,并不只是植物的生长速率和分配效率发生了变化<sup>[43]</sup>。因此,植物各营养器官在不同处理下的异速生长曲线是否发生改变对研究植物可塑性对环境变化的真实响应具有重要意义。

本研究结果表明植物各营养器官生物量与个体生物量之间的生长关系大部分是异速的(图2)。Wu 等<sup>[44]</sup>的研究也表明,高山草原植物的生物量分配也符合异速的相关生长关系。Liu 等<sup>[25]</sup>认为在区域尺度上蒿属植物进化出了特有的异速生长策略。在不同环境中,各器官之间倾向于保持的特定的异速生长比例,而不是直接依赖于各器官为响应环境变化而调整生物量分配。然而 Niklas<sup>[45]</sup>认为高寒草原植物生物量分配支持等速分配假说而不是异速分配假说,这也反映了不同的物种获取资源分配策略在不同的生境中也存在差异。本研究结果表明,在植物各营养器官生物量与个体生物量之间的异速关系中,斜率的变化并不明显,变化主要发生在截距上。Niu 等<sup>[46]</sup>关于青藏高寒草原植物繁殖分配与个体大小之间的异速关系的研究中,斜率与截距的变化也存在类似的趋势。异速生长曲线截距的变化是常见的,截距的变化说明植物的分配效率发生了改变,并不意味着环境变化直接影响了植物各营养器官的生物量分配策略<sup>[47]</sup>。本研究结果表明在植物各营养器官生物量和个体生物量之间的相关生长关系中,只有放牧×氮添加处理下叶生物量和个体生物量之间的异速生长斜率发生了变化,由此也说

明环境变化对植物生物量分配策略的影响相对较小。在氮添加处理下,封育地植物的竞争主要由对地下土壤养分的竞争转变为对地上光资源的竞争,光竞争的增强使得植物分配更多的资源到地上部分;而在放牧地植物地上部分易被动物啃食,导致植物出现补偿性生长<sup>[48]</sup>,使得植物地上部分生物量增多。因此,在放牧和氮添加的共同作用下,植物叶分配异速生长曲线发生改变可能是因为植物调整了原有的分配对策以更好地适应周围环境的变化。

## 4 结论

总的来说,氮添加和放牧对植物各营养器官生物量分配有显著的影响,氮添加对封育地植物地上生物量的影响较大,而氮添加对放牧地植物生物量分配的影响主要集中在植物地下部分。此外,植株各营养器官的异速生长模式依赖于植株个体大小,且各营养器官生物量与个体大小具有明显的正相关关系。同时,氮添加和放牧对植物异速生长模式的影响相对较小,异速生长指数与异速生长系数的结果表明,环境变化虽然影响了植物各营养器官之间的生物量分配效率,但并未直接改变植物各营养器官的生物量分配策略。

### 参考文献

- [1] BALMFORD A, BOND W. Trends in the state of nature and their implications for human well-being[J]. *Ecology Letters*, 2005, 8(11):1218-1234
- [2] GALLOWAY J N, TOWNSEND A R, ERISMAN J W, et al. Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions[J]. *Science*, 2008, 320(5878):889-892
- [3] ZHU J X, WANG Q F, HE N P, et al. Imbalanced atmospheric nitrogen and phosphorus depositions in China: Implications for nutrient limitation[J]. *Journal of Geophysical Research-Bio-geosciences*, 2016, 121(6):1605-1616
- [4] GRUBER N, GALLOWAY J N. An Earth-system perspective of the global nitrogen cycle[J]. *Nature*, 2008, 451(7176):293-296
- [5] 王奇,王金枝,姜丽丽,等. 氮和磷添加对草原群落特征及有关生态过程的影响[J]. *草地学报*, 2017, 25(5):914-920
- [6] 罗黎明,苗彦军,潘影,等. 不同干扰强度对拉萨河谷草甸草原群落特征和功能性状的影响[J]. *草地学报*, 2015, 23(6):1161-1166
- [7] 孟婷婷,倪健,王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能[J]. *植物生态学报*, 2007, 31(1):150-165
- [8] MENG T T, NI J, HARRISON S P. Plant morphometric traits and climate gradients in northern China: a meta-analysis using

- quadrat and flora data[J]. *Annals of Botany*, 2009, 104(6): 1217-1229
- [9] HARRISON S P, PRENTICE I C, BARBONI D, et al. Eco-physiological and bioclimatic foundations for a global plant functional classification[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2010, 21(2): 300-317
- [10] MÜLLER N, SCHNELLER J J, HOLDEREGGER R. Variation in breeding system among populations of the common woodland herb *Anemone nemorosa* (Ranunculaceae) [J]. *Plant Systematics and Evolution*, 2000, 221(1/2): 69-76
- [11] 路德维希·冯·贝塔朗菲. 生命问题: 现代生物学思想评价[M]. 北京: 商务印书馆, 1999: 52-54
- [12] 武瑞鑫, 邵新庆, 胡新振, 等. 披针叶黄华茎叶性状对不同草地管理措施的响应及其生长关系研究[J]. *草地学报*, 2015, 23(3): 476-482
- [13] HUANG Y X, ZHAO X Y, ZHOU D W, et al. Allometry of *Corispermum macrocarpum* in response to soil nutrient, water and population density[J]. *Botany Botanique*, 2010, 88(1): 13-19
- [14] WEINER J. Allocation, plasticity and allometry in plants[J]. *Perspectives in Plant Ecology Evolution & Systematics*, 2004, 6(4): 207-215
- [15] WANG T H, ZHOU D W, WANG P, et al. Size-dependent reproductive effort in *Amaranthus retroflexus*: the influence of planting density and sowing date[J]. *Canadian Journal of Botany-revue Canadienne De Botanique*, 2006, 84(3): 485-492
- [16] ALLEN A P, POCKMAN W T, RESTREPO C, et al. Allometry, growth and population regulation of the desert shrub *Larrea tridentata*[J]. *Functional Ecology*, 2010, 22(2): 197-204
- [17] 陆霞梅, 周长芳, 安树青. 植物的表型可塑性, 异速生长及其入侵能力[J]. *生态学杂志*, 2007, 26(9): 1438-1444
- [18] PIGLIUCCI M. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2005, 20(9): 481-486
- [19] 周小玲, 马新娥, 尚可为, 等. 不同物候期胀果甘草生物量和营养物质生殖分配研究[J]. *草业学报*, 2012, 21(4): 25-32
- [20] 黄迎新, 邵彦涛, 范高华, 等. 灰绿藜形态性状与繁殖性状的异速关系[J]. *草地学报*, 2015, 23(5): 905-913
- [21] 杨中领. 青藏高原东部高寒草甸群落结构和功能对施肥和放牧的响应[D]. 兰州: 兰州大学, 2011: 23-24
- [22] 牛克昌. 青藏高原高寒草甸群落主要组种繁殖特征对施肥和放牧的响应[D]. 兰州: 兰州大学, 2008: 41-43
- [23] 金晓明, 兰雪, 关庆新, 等. 不同密度下羊草种群的无性繁殖对策[J]. *草地学报*, 2017, 4(25): 164-169
- [24] 赵玉红, 魏学红, 苗彦军, 等. 藏北高寒草甸不同退化阶段植物群落特征及其繁殖分配研究[J]. *草地学报*, 2012, 20(2): 221-228
- [25] LIU R, YANG X, GAO R, et al. Allometry rather than abiotic drivers explains biomass allocation among leaves, stems and roots of *Artemisia* across a large environmental gradient in China[J]. *Journal of Ecology*, 2020, 10(5): 25-36
- [26] 赵洁, 李伟, 井光花, 等. 黄土区封育和放牧草地物种多样性和地上生物量对氮素添加的响应[J]. *草业学报*, 2017, 26(8): 54-64
- [27] BAI Y F, WU J G, CLARK C M. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from Inner Mongolia Grasslands [J]. *Global Change Biology*, 2010, 16(1): 358-372
- [28] LIU J, YANG X, GHANIZADEH H, et al. Long-term enclosure can benefit grassland community stability on the Loess Plateau of China[J]. *Sustainability*, 2020, 13(1): 213-214
- [29] CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIER E, et al. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Australian Journal of Botany*, 2003(53): 335-380
- [30] 王亮, 牛克昌, 杨元合, 等. 中国草地生物量地上-地下分配格局: 基于个体水平的研究[J]. *中国科学: 生命科学*, 2010, 40(7): 642-649
- [31] CHEPLICK G P. *Population Biology of Grasses*[M]. United Kingdom: Cambridge University Press, 1998: 40
- [32] WARTON D I, WRIGHT I J, FALSTER D S, et al. Bivariate line-fitting methods for allometry [J]. *Biological Reviews*, 2006, 81(2): 259-291
- [33] XIE J B, TANG L S, WANG Z Y, et al. Distinguishing the biomass allocation variance resulting from ontogenetic drift or Acclimation to Soil Texture[J]. *Plos One*, 2012, 7(7): e41502
- [34] 陈国鹏, 杨克彤, 王立, 等. 甘肃南部 7 种高寒杜鹃生物量分配的异速生长关系[J]. *植物生态学报*, 2020, 44(10): 1040-1049
- [35] BLOOM A J, CHAPIN F S I, MOONEY H A I. Resource limitation in plants—an economic analogy[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1985(16): 363-392
- [36] 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
- [37] SHIPLEY B, MEZIANE D. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation[J]. *Functional Ecology*, 2010, 16(3): 326-331
- [38] THOMPSON T L, DOERGE T A, GODIN R E. Nitrogen and water interactions in subsurface drip-irrigated cauliflower[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 2000, 64(1): 412-418
- [39] HILLEBRAND H, GRUNER D S, BORER E T, et al. Consumer versus resource control of producer diversity depends on ecosystem type and producer community structure[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, 104(26): 10904-10909
- [40] STEARNS S C. *The Evolution of life histories*[M]. Oxford: Oxford University Press, 1992: 56-58
- [41] HARPER J L, OGDEN J. The reproductive strategy of higher plants: I. The concept of strategy with special reference to *Senecio vulgaris* L[J]. *Journal of Ecology*, 1970, 53(8): 681-698
- [42] POORTE A H, NAGEL O. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO<sub>2</sub>, nutrients and water: a quantitative review[J]. *Australian Journal of Plant Physiology*, 2000, 27(189): 595-607

- [43] WRIGHT S D, MCCONNAUGHAY K D M. Interpreting phenotypic plasticity: the importance of ontogeny[J]. *Plant Species Biology*, 2002, 17(2): 119-131
- [44] WU J B, HONG J T, WANG X D, et al. Biomass Partitioning and Its Relationship with the Environmental Factors at the Alpine Steppe in Northern Tibet[J]. *PLoS One*, 2013, 8(12): e81986
- [45] NIKLAS K J. A phyletic perspective on the allometry of plant biomass-partitioning patterns and functionally equivalent organ-categories[J]. *The New Phytologist*, 2006, 171(1): 27-40
- [46] NIU K C, PHILIPPE C, ZHAO B B, et al. The Allometry of Reproductive Biomass in Response to Land Use in Tibetan Alpine Grasslands[J]. *Functional Ecology*, 2009, 23(2): 274-283
- [47] 杨中领, 苏芳龙, 苗原, 等. 施肥和放牧对青藏高原高寒草甸物种丰富度的影响[J]. *植物生态学报*, 2014, 38(10): 26-35
- [48] 丛日慧, 刘思齐, 朱羚, 等. 短期放牧下典型草原草畜生产和转化效率研究[J]. *中国草地学报*, 2017, 39(6): 47-53

(责任编辑 闵芝智)