羊草种群生物量分配动态模拟*

平晓燕¹² 贾丙瑞 袁文平 王风玉 王玉辉 周 莉 许振柱 周广胜^{1**} (1中国科学院植物研究所植被与环境变化重点实验室,北京 100093; 2中国科学院研究生院,北京 100049)

摘 要 基于 4 种密度羊草种群的温室模拟试验,分析了羊草种群地上生物量与地下生物量的动态变化. 结果表明:羊草种群的地上生物量与地下生物量随生长期呈增加的趋势,且随密度的增加而增加,但不同密度间羊草地上生物量与地下生物量的相对生长速率没有显著差异;不同密度羊草种群的根冠比随生长进程而增加,但差异不显著,表明环境因子是影响羊草种群根冠比变化的主导因素:单株羊草及羊草种群的地上生物量和地下生物量间存在显著的幂函数关系,但幂函数指数与系数随羊草密度的变化而变化,表明资源竞争引起的微环境差异导致了羊草种群根冠比的动态变化,可为定量研究光合产物分配提供参考.

关键词 羊草种群 生物量 生物量分配 根冠比 模拟 文章编号 1001-9332(2007)12-2699-06 中图分类号 0948.1 文献标识码 A

Biomass allocation of *Leymus chinensis* population: A dynamic simulation study. PING Xiaoyan^{1,2}, JIA Bing-rui¹, YUAN Wen-ping¹, WANG Feng-yu¹, WANG Yu-hui¹, ZHOU Li¹, XU Zhen-zhu¹, ZHOU Guang-sheng¹(¹Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China). -Chin. J. Appl. Ecol. 2007, 18(12):2699–2704.

Abstract: Based on a greenhouse simulation experiment, this paper studied the dynamics of the above- and below-ground biomass of Leymus chinensis populations with four planting densities (120, 240, 360 and 480 plants · m⁻²). The results showed that the above- and below-ground biomass of L. chinensis populations had an increasing trend with the growth, and increased with increasing planting density. However, the relative growth rates (RGRs) of the above- and below-ground biomass did not show significant difference among the L. chinensis populations. The ratio of root to shoot (RRS) of the L. chinensis populations increased with their growth, but did not show significant difference among the planting densities, implying that environmental factors were the controlling factors for RRS. There existed significant power function relationships between the above- and below-ground biomass of L. chinensis individuals and populations, but the power function indices and coefficients varied with the planting density. It was suggested that the difference of microenvironment resulted from resources competition could induce the changes of L. chinensis RRS, and the latter could be used as a reference to quantitatively study the allocation of photosynthetic products.

Key words: Leymus chinensis population; biomass; biomass allocation; ratio of root to shoot; simulation.

1 引 言

以气候变暖为标志的全球环境变化已经发生, 并将继续到可预见的未来^[30],从而将对陆地生态系统产生重大影响^[12].为了预测未来全球变化对陆地 生态系统的影响,近20年来,科学家们开展了一系列陆地生态系统动态模型的研究,包括陆地表面过程模型、生物地球化学模型及全球植被动态模型等^[58,19-20].这些模型的发展与应用增进了人们对全球变化及其对陆地生态系统影响的理解,同时也为政府制订应对全球变化的决策提供了依据.但是,这些模型在进行植被净初级生产力的估算时,通常将植物光合产物在地上与地下部分的分配作为常数处理,如整合生物圈模型(IBIS模型)^{30]}.一些模型

^{*} 国家重点基础研究发展规划项目(2006CB400502), 国家杰出青年科学基金项目(40625015)和中国科学院知识创新工程交叉型重要方向资助项目(KSCX2-SW-133).

^{* *} 通讯作者. E-mail:gszhou@ibcas. ac. cn 2006-12-29 收稿 2007-09-18 接受.

尽管考虑了水热因子对光合作用分配的影响,但亦是基于理论分析与经验参数[11],并没有实测资料的分析与验证,从而影响了模型模拟的准确性及其关于全球变化对陆地生态系统影响评估的准确性.为此,迫切需要了解植物生物量分配特征及其影响因子,以建立植物光合作用分配的定量模型,服务于植物生产力的准确模拟.

羊草(Leymus chinensis)草原广泛分布于欧亚草 原区的东部 其中在我国境内主要分布于东北和内 蒙古东部地区,形成地带性群落类型[4],是内蒙古 东部地区的主要打草场和放牧场,在畜牧业生产中 占有重要的地位. 正因为如此,自20世纪60年代以 来,许多学者开展了羊草草原生物量动态方面的研 究:如东北羊草草原生物量动态研究[9];羊草草原 生物量动态及影响因子研究[1 4 ,13 ,16 ,18 ,26 ,28] ;基于放 牧、CO、浓度、光照、竞争及围栏封育等影响的生物 量动态研究等[36,1022-252729]. 这些研究大多集中于 从群落或生态系统水平探讨羊草群落或生态系统的 地上生物量动态变化及其影响因子,关于地下生物 量动态及地上生物量与地下生物量关系的观测研究 较少 更没有建立定量模拟羊草群落或生态系统生 物量分配或光合产物分配的模拟模型 制约着草原 生态系统结构与功能的动态模拟, 为此, 本文试图以 羊草草原的建群种羊草植物为研究对象 基于不同 密度羊草种群生物量分配动态的温室模拟试验 研 究不同密度下羊草种群地上生物量与地下生物量分 配动态及其相互关系,旨在探讨影响羊草种群根冠 比的主导影响因子,以期增进对植物生物量分配的 理解,并为准确模拟羊草草原生态系统的结构与功 能提供参考依据.

2 材料与方法

2.1 供试材料

试验在中国科学院植物研究所温室内进行. 试验所用土壤采自内蒙古锡林浩特天然草原,表层土壤($0 \sim 30 \text{ cm}$)过 2.5 cm 土壤筛后充分混匀,从而保证试验地土壤基质的均匀一致. 整块样地划分为 7个小区,每个小区又分为 12 个样方($50 \text{ cm} \times 50 \text{ cm}$),共 84 个样方. 依据内蒙古草原羊草的自然分布密度($292 \sim 480 \text{ k} \cdot \text{m}^{-2}$),每个小区设置 4 个不同密度的羊草试验(120,240,360 和 $480 \text{ k} \cdot \text{m}^{-2}$),各 3 个重复.

试验用羊草种子采自内蒙古锡林浩特的天然草原. 播种前进行种子处理 :于 5% 高锰酸钾溶液中消

毒 8 min ,清水冲洗干净后在零下低温中储存 7 d. 2003 年 6 月 19 日播种 ,大约 1 周后开始萌发. 观测时间 2003 年 7 月 31 日—11 月 24 日 20 d 左右测定 1 次 ,整个试验期间共测定 7 次. 温室气温在 18 $^{\circ}$ ~ 24 $^{\circ}$ 之间变动 ,相对湿度为 60% ~ 80% ,光量子通量密度为 130 ~ 330 $^{\circ}$ $^{\circ}$ $^{\circ}$ $^{\circ}$ · s $^{-1}$. 在每次测定之前的 7 ~ 10 d ,对每个样方进行均匀的喷水处理 ,强度为 2 L · m $^{-2}$,以保证每个样方水分的均匀等量供应 ,使外界环境条件达到一致 ,从而更好地分析羊草种群光合产物分配的影响因子.

2.2 测定方法

- 2. 2. 1 地上生物量测定 地上部分生物量用收割法测定. 即在测定时把地上部分齐地刈割 ,然后迅速将地上部分生物量用布袋装好后带回实验室. 先称其鲜质量 ,然后 ,把样品放入 80 % 的烘箱中烘干 24 h 至恒量后称其干质量 ,所有样品采用电子天平(感量为 0.01 g)称量.
- 2.2.2 地下生物量测定 地下部分生物量用挖土柱 法测定. 即在地上部分生物量测定完的样地上挖取 土柱(50 cm×50 cm×30 cm),之后把土柱拿回实验 室过孔径为1 mm 的网孔筛,用流水冲洗直至把泥土全部冲洗干净,再把样品放入80 ℃烘箱中烘干24 h至恒量后称其干质量.
- 2.2.3 根冠比测定 根冠比为植物地下部分与地上部分生物量干质量的比值. 将每个密度下 3 个重复的平均值作为该密度的根冠比值.
- 2.2.4 相对生长速率 为了分析生物量在整个生长期的变化 引入相对生长速率(RGR)指标,以体现生物量的积累效率. RGR表示单位时间单位生物量对应的生物量增量[7],计算公式为:

 $RGR_{(T_{i+1}-T_i)} = (\ln B_{i+1} - \ln B_i)/(T_{i+1} - T_i)$ 式中 $RGR_{(T_{i+1}-T_i)}$ 表示 $T_i \cong T_{i+1}$ 时间内生物量的相 对生长速率($g \cdot g^{-1} \cdot d^{-1}$) B_{i+1} 和 B_i 分别表示 T_{i+1} 和 T_i 时刻的生物量($g \cdot m^{-2}$); $T_{i+1} - T_i$ 表示从 T_i 至 T_{i+1} 时间内的生长天数(d).

2.3 数据处理

采用 Excel 2003 软件进行数据统计检验与绘图,用 SPSS 10.0 统计软件进行单因素方差(one-way ANOVA)分析和最小显著差数法(LSD)分析.

3 结果与分析

3.1 羊草种群生物量及其分配动态

在同一密度下,羊草种群地上生物量与地下生物量随生长期的增加呈先增加后降低再增加的"N"

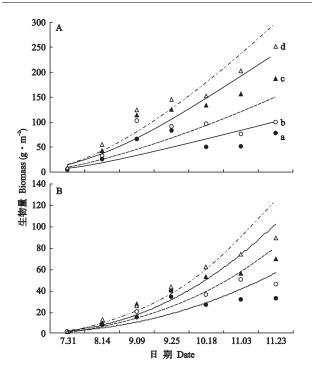


图 1 不同密度下羊草种群地上生物量(A)与地下生物量(B)季节动态

Fig. 1 Seasonal dynamics of above-(A) and below-ground biomass (B) of *L. chinensis* populations at different planting densities. a) 120 plant · m $^{-2}$; b) 240 plant · m $^{-2}$; c) 360 plant · m $^{-2}$; d) 480 plant · m $^{-2}$. 下同 The same below.

型曲线变化(图1),其中地上生物量的变化尤其明显. 这与以往研究指出的生物量随生长期呈"S"型曲线的结果不尽相同[2,13,26]. 其原因与温室环境和自然环境的不同有关. 温室在9月份以后仍保持较高的温度,而且羊草生长的水分供应充足,从而使羊草种群得以持续生长. 对各个密度下羊草种群生物量动态的拟合曲线结果显示,羊草种群的地上与地下生物量随生长期呈幂函数增加.

羊草种群的地上生物量与地下生物量随生长期呈增加趋势,且随密度的增加而增加 表明羊草种群的密度并没有超过当前资源所允许的最大密度而引起羊草之间由于资源竞争产生的产量下降(图1).不同密度间羊草种群地上生物量与地下生物量的相对生长速率(RGR)没有显著差异(图2),且均表现为生长初期最大,而后逐渐下降的趋势,反映出羊草种群生长速率随生长进程而逐渐减小.

ANOVA 方差分析表明,除了生长初期外,不同密度羊草种群的根冠比没有显著差异(图略).同一密度下根冠比动态的拟合曲线结果表明,羊草种群根冠比均随生长进程而增加,但不同密度间羊草种群的根冠比随生长进程存在不同的波动(图3).这说明羊草种群的根冠比主要是由环境因素所决定,

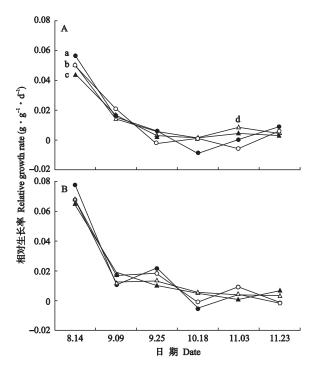


图 2 不同密度下羊草种群地上生物量(A)与地下生物量(B)相对增长率动态

Fig. 2 RGR of above-(A) and below-ground (B) biomass of *L. chinensis* populations at different planting densities.

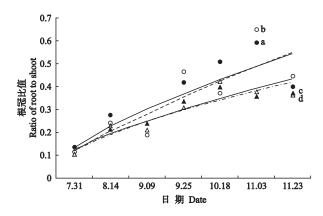


图 3 不同密度下羊草种群根冠比的季节变化

Fig. 3 Ratio of root to shoot of *L. chinensis* populations at different planting densities.

种群密度变化主要通过影响个体间的资源竞争来影响羊草种群根冠比. 因此,在进行羊草种群根冠比的模拟时,不仅要关注大环境因素的变化,还要考虑与羊草种群密切相关的微环境因素的差异,从而为利用环境因子定量描述羊草种群根冠比动态提供依据.

3.2 羊草植物地上生物量与地下生物量的关系

通常,植物地上生物量易于精确测量,但地下生物量不仅难以精确测定,而且费时、费力.如能建立植物地上生物量与地下生物量的关系,则有助于精确地估算植物生物量与生产力. Niklas^[17]研究指出,

从图 4 可以看出 *A* 种密度下单株羊草和羊草种群地下生物量与地上生物量间均存在着幂函数关系,且方程指相关指数均在 0.93 以上. 表明可利用植物的地上生物量来较好地评估地下生物量. 而且随着羊草密度的增加 ,羊草种群地下生物量与地上生物量幂函数关系中的幂函数指数不断增加 ,但系

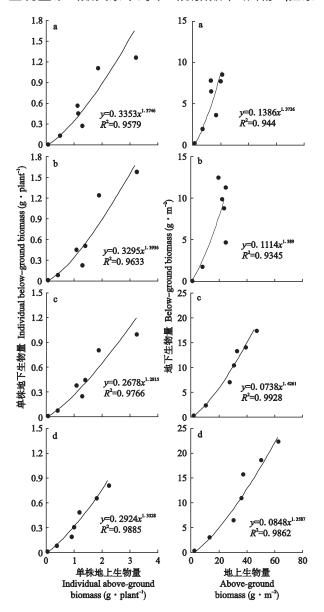


图 4 单株植物和羊草种群地下生物量与地上生物量的关系

Fig. 4 Relationships between below- and above-ground biomass of individual plant and *L. chinensis* populations.

数则呈减小趋势. 表明在同一大环境下,不同密度羊草种群通过个体间的资源竞争导致不同密度羊草种群微环境的差异,从而影响羊草种群的根冠比. 这进一步表明,在进行羊草种群根冠比的模拟时不仅要关注大环境因素的变化,还要考虑与羊草种群密切相关的微环境因素的差异.

4 讨 论

4.1 密度竞争对羊草种群生物量及其分配动态的 影响

植物间的竞争作用是影响植物生长、形态和存活的主要因素之一,植物可通过对其地上部分和地下部分各器官生物量分配模式的改变对资源的竞争做出反应. 杜占池等⁶¹的研究表明,羊草种群在密度为788 株·m⁻²时仍未达到其光能利用率的上限,即没有产生自疏现象. 这个结论在本试验中得到了验证. 本试验所采用的羊草种群密度为120~480株·m⁻²,远低于杜占池等试验中所采取的密度,其地上与地下生物量随密度的增加而增加.

植物根冠比变化不仅反映了植物对环境变化的适应对策,而且对准确模拟植物叶面积指数、进而准确地模拟植物生产力具有重要意义. 在本试验中,密度因素没有影响生物量分配的变化,除了生长初期外,不同密度羊草种群的根冠比没有显著差异,但根冠比却随生长期呈增加趋势,这表明环境因素是影响根冠比的主要因素,而密度变化主要通过影响种群个体间的资源竞争来影响种群的根冠比.

4.2 羊草植物地上生物量与地下生物量的关系

地下生物量是土壤有机碳库的最主要输入源, 在草地生态系统碳循环中起着关键作用[21]. 但是由 于地下生物量难以精确测定,而且费时、费力,因此, 目前通常采用间接方法来估算地下生物量. 一种方 法是通过根冠比估算地下生物量 依据特定植被类 型的平均根冠比和地上生物量来估算地下生物量; 一种方法是通过建立地上生物量或者环境因素与地 下生物量之间的关系模型,通过地上生物量和环境 因素来估算地下生物量[14]. 目前,由于根冠比的公 开数据还较少 因此大部分研究还是通过地上生物 量或者环境因子来估算地下生物量. 本研究发现 不 论是单株植物还是羊草种群,其地上生物量与地下 生物量之间均存在着较好的幂函数关系. Mokany 等[15]指出 模型法对森林植被地下生物量的预测效 果较好,但不适宜于草地和灌丛地下生物量的估算. 但本研究结果表明 对羊草草原来说 用模型法可以

较好地估算地下生物量,地上生物量能够解释地下生物量空间变异性的90%以上.

在本研究中,地下生物量与地上生物量之间存在幂函数关系,即 $y=ax^b$.不论是单株植物还是羊草种群,其幂指数b均大于1,表明羊草植物的地上生物量与地下生物量之间存在着异速生长特性,即地下生物量的增长高于地上部分的增长,并且这种趋势随着密度的增加而增强,说明其异速生长特性受到密度因素引起的资源胁迫的影响.虽然本试验的种群密度还未达到能够产生制约的程度,但由于密度因素所引起的光照和水分等微环境的变化促使羊草植物将更多的光合产物分配给地下器官,从而提高其竞争能力.

参考文献

- [1] Bai Y-F(白永飞), Xu Z-X(许志信). 1997. A model of above-ground biomass of *Aneurolepidium chinense* community in response to seasonal precipitation. *Acta Prataculturae Sinica*(草业学报), 6(2):1-6(in Chinese)
- [2] Bai Y-F(白永飞), Xu Z-X(许志信), Li D-X(李德新). 1994. Study on seasonal fluctuations of biomass for *Leymus chinensis* grassland. *Grassland of China*(中国草地),(3):1-5(in Chinese)
- [3] Carter EB , Theodorou MK , Morris P. 1997. Responses of *Lotus corniculatus* to environmental change. I . Effects of elevated CO_2 , temperature and drought on growth and plant development. New Phytologist , 136: 245 253
- [4] Chen Z-Z(陈佐忠), Huang D-H(黄德华). 1988. A measurement to underground productivity and turnover value of Aneurolepidium chinense and Stipa grandis grassland at the Xilin river valley // Inner Mongolia Grassland Ecosystem Research Station, Chinese Academy of Sciences (中国科学院内蒙古草原生态系统定位站), ed. Research on Grassland Ecosystem. Beijing: Science Press (in Chinese)
- [5] Dickinson RE, Henderson-Sellers A, Kennedy PJ, et al. 1986. Biosphere-Atmosphere Transfer Scheme (BATS) for NCAR Community Climate Model. NCAR/TN-275-STR. Boulder, Colorado: National Centre for Atmospheric Research
- [6] Du Z-C(杜占池), Yang Z-G(杨宗贵). 1999. Study on the population structure of *Leymus chinensis* and its distribution of luminance under its different density conditions. *Acta Agrestia Sinica*(草地学报), 7(3):236-244(in Chinese)
- [7] Duo L-A(多立安), Zhao S-L(赵树兰). 2002. Yield ecology simulation and information parameter application of *Leymus chinensis* in grassland in Northeast China during growing season. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), 22(1):33-47(in Chinese)
- [8] Foley JA, Prentice IC, Ramankutty N, et al. 1996. An

- integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. Global Biogeochemical Cycles, 10(4):603-628
- [9] Guo J-X(郭继勋), Zhu T-C(祝廷成). 1994. Effect of climatic factors on the yield of an *Aneurolepidium chinense* (Trin.) Keng community. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **36**(10):790-796 (in Chinese)
- [10] Hamerlynck EP , Huxman TE , Nowak RS , et al. 2000. Photosynthetic responses of Larrea tridentate to a step-increase in atmospheric ${\rm CO_2}$ at the Nevada desert FACE facility. Journal of Arid Environments , 44(4): 425 436
- [11] Huang Y(黄耀), Zhou G-S(周广胜), Wu J-S(吴金水), et al. 2007. China Terrestrial Ecosystem Carbon Budget Model. Beijing: Science Press(in Chinese)
- [12] Lin E-D (林而达), Zhou G-S (周广胜), Ren L-L (任立良). 2004. The Study on the Impact of North Drought on Agriculture, Water Resources and Natural Ecosystems. Beijing: China Meteorological Press (in Chinese)
- [13] Liu Z-L(刘钟龄), Li Z-H(李忠厚). 1987. A research on the primary production for AnerolepidInm chinense and Stipe glandis steppe in Inner Mongolia.

 Journal of Arid Land Resources and Environment (干旱区资源与环境), 1(2):13-33 (in Chinese)
- [14] Ma W-H(马文红), Fang J-Y(方精云). 2006. R/S ratios of temperate steppe and the environmental controls in Inner Mongolia. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis (北京大学学报·自然科学版), 42 (6):774-778 (in Chinese)
- [15] Mokany K , Raison RJ , Prokushkin AS. 2005. Critical analysis of root shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology* , 11 : 1 13
- [16] Molyneux DE. 1983. Rooting pattern and water relations of three pasture grasses growing in drying soil. *Oecolo*gy ,58: 220 – 224
- [17] Niklas KJ. 2005. Modeling below- and above-ground biomass for non-woody and woody plants. *Annals of Botany*, **95**(2):315-321
- [18] Pandey CB, Singh JS. 1992. Influence of rainfall and grazing on herbage dynamics in a seasonally dry tropical savanna. *Vegetatio*, **102**(2):107-124
- [19] Parton WJ , Scurlock JMO , Ojima DS , et al. 1993. Observations and modeling of biomass and soil organic matter dynamics for the grasslands biome worldwide. Global Biogeochemical Cycles , 7:785 809
- [20] Prentice IC , Cramer W , Harrison SP , et al. 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance , soil properties and climate. Journal of Biogeography , 19 :117 – 134
- [21] Scurlock JMO , Hall DO. 1998. The global carbon sink : A grassland perspective. Global Change Biology ,4 :229 -233
- [22] Wand SJE , Midgley GF , Jones MH , et al. 1999. Responses of wild C_4 and C_3 grass (Poaceae) species to elevated atmospheric CO_2 concentration : A meta-analytic

- test of current theories and perceptions. Global Change Biology, 5(6):723-741
- [23] Wang D-L(王德利), Zhu T-C(祝廷成). 1996. Regularity of the ecological potential and gradient of aboveground ecological field of *Aneurolepidium chinense* and their seasonal changes under different population densities. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报), **16**(2): 121-127 (in Chinese)
- [24] Wang J(王静), Yang C(杨持), Wang T-J(王铁娟). 2005. Changes of biomass allocation of Artemisia frigida population in grazing induced retrogressive communities. Chinese Journal of Applied Ecology(应用生态学报), 16(12):2316-2320(in Chinese)
- [25] Wang R-Z(王仁忠). 1997. Biomass formation dynamics of *Leynus chinensis* population affected by grazing. *Chinese Journal of Applied Ecology*(应用生态学报),8 (5):505-509(in Chinese)
- [26] Wang Y-F(王义凤). 1989. The feature and rule of formation of aboveground biomass of *Stipa grandis* steppe. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica*(植物生态学与地植物学学报),13(4):297-308(in Chinese)
- [27] Wang Y-F(王艳芬), Wang S-P(汪诗平). 1999. Influence of different stocking rates on belowground bio-

- mass in Inner Mongolia steppe. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), **7**(3):198-203 (in Chinese)
- [28] Xiao X-M(肖向明), Wang Y-F(王义凤), Chen Z-Z (陈佐忠). 1996. Dynamics of primary productivity and soil organic matter of typical steppe in the Xilin river basin of Inner Mongolia and their responses to climate change. *Acta Botanica Sinica*(植物学报), 38(1):45 -52(in Chinese)
- [29] Xu Z-Z(许振柱), Zhou G-S(周广胜), Xiao C-W (肖春旺), et al. 2005. Interactive effects of doubled atmospheric CO₂ concentrations and soil drought on whole plant carbon allocation in two dominant desert shrubs. Acta Phytoecologica Sinica (植物生态学报), 29(2):281-288 (in Chinese)
- [30] Zhou G-S(周广胜), Wang Y-H(王玉辉). 2003. Global Ecology. Beijing: China Meteorological Press(in Chinese)

作者简介 平晓燕 ,女 ,1985 年生 ,硕士研究生. 主要从事全球生态学研究. E-mail: pingxy@ibcas. ac. cn

责任编辑 杨 弘