

半干旱黄土丘陵沟壑区柳枝稷 (*Panicum virgatum*) 的生物质形成

杨新国¹, 李玉英^{1,2}, 吴天龙³, 程 序^{3,*}

(1. 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100193; 2. 南阳师范学院生命科学与技术学院, 河南南阳 473061;
3. 中国农业大学农学与生物技术学院, 北京 100193)

摘要:为深入认识半干旱黄土丘陵沟壑区引种能源植物柳枝稷生物质生产的开发潜力及其约束机制,调查了农田、植丛尺度上早熟和晚熟柳枝稷年度生命周期内生物量累积、分株建成动态,以及土壤水分供求平衡过程。研究发现,植丛尺度早熟柳枝稷抽穗比例近 100%,分株生殖发生大小阈值依赖基本丧失,高度大小分布近似正态,种群内光资源竞争强度明显弱化,与晚熟类型形成明显差异。农田尺度晚熟柳枝稷生物质产量可以达到 15 t/hm²,高出早熟类型近 1 倍,但是其立地 80~400 cm 土层的含水量稳定在 7% 以下,土壤干旱已经发生,早期干旱胁迫导致的生长停滞,以及生长中后期的成片倒伏现象在两年的观测周期内连续出现。早熟柳枝稷立地则形成相对稳定的白草、柳枝稷复合优势植被结构,深层土壤水分含量稳定在 10% 以上,实现了跨年度的土壤水分供求平衡。植丛尺度的生物质形成在一定程度上取决于分株生殖发生的大小依赖程度和分株间竞争关系格局,基于植丛尺度普遍的生殖发生和明显弱化的光资源竞争,早熟柳枝稷表现出更为高效的生物质形成机制。农田尺度晚熟柳枝稷尽管在雨热同步期的降水资源利用效率上存在明显比较优势,但是在降水资源利用分配策略和效应上,早熟柳枝稷表现出了综合的生态适宜性优势。保证雨热同步期降水资源利用和保蓄的平衡,是半干旱黄土丘陵沟壑区生物质生产应该遵循的基本原则之一。

关键词:柳枝稷;生物质生产;分株种群;半干旱黄土丘陵沟壑区

文章编号:1000-0933(2008)12-6043-08 中图分类号:S944 文献标识码:A

Biomass formation for switchgrass (*Panicum virgatum*) in the semiarid loess hilly-gully regions

YANG Xin-Guo¹, LI Yu-Ying^{1,2}, WU Tian-Long³, CHENG Xu^{3,*}

1 Resource and Environmental College, China Agricultural University, Beijing 100193, China

2 College of Life Science and Technology, Nanyang Normal University, Nanyang, Henan 473061, China

3 Agronomy and Biotechnological College, China Agricultural University, Beijing 100193, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(12): 6043 ~ 6050.

Abstract: In order to deeply understand biomass formation for *Panicum virgatum* in the semiarid loess hilly-gully regions, we investigated the biomass production, ramet generation, and resource supply and demand at the plot and tussock scales during the yearly life cycles of two switchgrass species, i. e. early-maturing and late-maturing ones, respectively. Here, the reproduction ratio for early-maturing switchgrass at the scale of tussock was nearly 100% with the absence of size-dependent reproduction, and the height-size pattern was nearly normal with obviously relaxed competition among those ramets.

基金项目:国家重点基础研究资助项目(G2000018606)

收稿日期:2007-07-27; 修订日期:2008-04-09

作者简介:杨新国(1976~),男,山东肥城人,博士生,主要从事能源植物与植物生态研究. E-mail: xinguoyang1976@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chengxu@cau.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by 973 project (No. G2000018606)

Received date: 2007-07-27; **Accepted date:** 2008-04-09

Biography: YANG Xin-Guo, Ph. D. candidate, mainly engaged in bioenergy plant and plant ecology. E-mail: xinguoyang1976@163.com

However, the later-maturing switchgrass represented significantly different ramet-population ecology. At the scale of plot, the biomass yield in a year for the later-maturing switchgrass was $15 \text{ t} / \text{hm}^2$, nearly one time more than that of the early-maturing one. However, the soil water content in the soil profile of 80—400 cm was lower than 7% for the later-maturing switchgrass, therefore deeper-profile drought had happened in 2005—2006, with phasic growing stop in June and extensive lodging in August or September. Contrarily, multiple vegetation, *Panicum virgatum* and *Pennisetum flaccidum* as the dominant species, had been formed in the early-maturing switchgrass plot, with the balance of supply and demand for soil water, while the water content of above 10% can be kept and extended to the next year. In conclusion, the efficiency of biomass formation at the tussock scale was decided in certain degree with the size-dependent reproduction and competitive relation pattern among ramets. And the early-maturing switchgrass presented higher efficiency of biomass production based on its size-independent reproduction and relaxed competitive relationship. At the farm scale, the early-maturing switchgrass also represented its better ecological adaptability than later-maturing one, for the balance between utilization and storage of limited rainfall, although the later achieved more biomass yields by the fully utilization of rainfall during the rainfall season. The balance between utilization and storage of limited rainfall during the rainfall season should be considered as a basic rule for the sustainable production of biomass in the semiarid loess hilly-gully regions.

Key Words: *Panicum virgatum*; biomass production; ramet population; semiarid loess hilly-gully regions

生态、经济的兼顾是生态脆弱区能源植物引种和边际农地资源开发的基本指导原则。作为一种模式植物 (model species), 柳枝稷 (*Panicum virgatum*) 的生物能源利用价值正在被逐步认识、开发^[1]。自从 1992 年引种半干旱黄土丘陵沟壑区 (陕西省安塞县), 柳枝稷表现出突出的水土保持价值以及优良的生物质生产属性^[2,3]。7、8 月份阶段性雨热同步是半干旱黄土丘陵沟壑区典型的气候生产特征, 如何有效利用这种局部性资源优势, 是当地生物质生产可持续发展的关键^[4]。就引种柳枝稷而言, 早熟和晚熟类型表现出了截然不同的雨热资源利用策略以及生态、生产效应。为进一步认识这种差异的内在机制, 调查了年度内柳枝稷分株种群 (ramet population) 的大小分株建成、生产水平和土壤水分变化。根据生物质形成的相对投入产出关系的定义, 就分株种群内部竞争关系格局、生殖大小依赖现象对生物质形成的效应及其作用方式进行了分析。进而讨论了半干旱黄土丘陵沟壑区生物质生产的潜在约束和基本开发利用原则与途径。

1 材料与方法

1.1 试验地概况与调查材料

试验地点位于陕西省安塞县中科院水土保持所野外试验站, 属典型半干旱黄土丘陵沟壑区。柳枝稷调查样地处于河谷平坦阶地, 土壤为黄绵土类型。柳枝稷原产北美, 常见于当地高草草原或开放林地生境, 为禾本科黍属多年生暖季型草本植物^[5]。短根茎柳枝稷呈现典型丛生克隆 (caespitose clone) 生长习性, 分株 (ramet) 发生密集, 茎秆直立、高大。根系发达, 耐寒, 抗旱, 耐瘠薄, 生态适应性极强。

1992 年柳枝稷作为一种水土保持材料首次引种安塞实验站。种子系商业来源 (Jacklin Seed Company, Idaho State, USA), 遗传背景不详, 但是从成熟期表现看, 存在两种明显不同的遗传类型: 早熟柳枝稷和晚熟柳枝稷, 界定为两种生活策略 (life strategy) 类型, 可能与引种地的相对纬度差异有关。早熟柳枝稷与晚熟柳枝稷样地位于同一长方形阶地 (地势平坦, 土质均一, 长轴向为正南方位), 南北相距不到 50 m, 土壤质量并无明显差异 (表层土壤有机质含量 0.74% ~ 0.78%, 总氮 0.047% ~ 0.054%, 总磷 0.054% ~ 0.058%)。早熟和晚熟柳枝稷群体空间分布格局经历了相似的演变过程: 2001 年初夏种子条播人工建植后, 由于建植当年的干旱胁迫, 田间发生整齐度很差, 行内间断明显, 后移植补充, 形成初始的间断行生格局。柳枝稷根茎伸展极为缓慢, 以初始种子成功萌发形成的植丛为中心, 缓慢向四周拓展, 形成初始丛生格局。经多年自然生长, 原有行生格局已经完全打破。

目前唯一成片完整保存的晚熟柳枝稷材料 (面积大约 300 m^2) 于 2001 年种子条播种植, 无施肥灌水, 每

年春季过火一次。在当地生长期一般为4月初到10月中旬,7月中旬前后抽穗,8~9月份草地局部发生成片倒伏。丛生,植丛直径大小错落,中空现象普遍;但是在农田尺度上,独立植丛空间分布较为紧凑,进入生长盛期,整体外观较为整齐,无明显地表裸露,柳枝稷单一覆盖度近100%,同时除局部赖草侵入外,鲜有杂草发生。早熟柳枝稷目前保存面积300 m²左右,成片完整保存面积大约100 m²。2001年种子条播种植,管理方式与晚熟类型一致。在当地生长期一般为4月初到9月中旬,6月初抽穗,尽管分株相对细弱、发生密集,但是成片倒伏现象并未出现。丛生,植丛分布格局不一。成片保存的早熟柳枝稷立地生长盛期柳枝稷覆盖度一般在80%以上,植物种类多样,形成以早熟柳枝稷和白草(*Pennisetum flaccidum*)为优势植被的草地群落类型。

1.2 研究方法

1.2.1 农田尺度年度内生物量形成动态调查

于2005年和2006年的5月上旬、7月中旬、8月中旬以及10月上旬(早熟类型为9月中旬,2006年晚熟类型最后一次取样为9月下旬)选取具有阶段发育典型特征的完整成片维持的柳枝稷样地,随机选取3个1 m × 1 m标准样方,齐地面割下柳枝稷地上部分,测量鲜重,抽取10%样本85℃烘干12 h,十分之一电子天平测量样本干重,推算总干重大小。把最后一次的取样测定结果作为年度的地上生物量产量(t/hm²)。早熟类型农田尺度的取样选定在柳枝稷覆盖度在80%以上的完整样地,植被包括柳枝稷和白草,分别测定其地上生物量。

1.2.2 土壤水分含量平衡动态调查

于2005年10月、2006年4月,在早熟和晚熟柳枝稷典型样地内,分别调查了休闲期始末地下0~400 cm土层土壤水分含量分布,重复取样3次。以20 cm为间隔,土钻取样,1/100电子天平测湿土重,105℃烘干12 h后,测干土重,计算分层的土壤重量百分含水量。

1.2.3 分株种群(植丛)尺度取样与测定

首先设定取样样地(外观整齐紧凑,具有群体发育阶段代表性),在样地(2 m × 2 m)内,以植丛为独立取样单位,按样地对角线重复取样3次。对每个取样植丛按照1/4大小方位(直角取样器与植丛底部框定,统一为正南朝向)齐地面剪下全部柳枝稷分株地上部分,测定分株群内每个存活分株的株高、茎叶重、穗重。取样时间依次为7月中旬,8月中旬,9月中旬。

株高的测定方法:抽穗分株为从剪口到最上部叶鞘痕的长度,未抽穗分株为剪口到最上部展开叶叶鞘痕的距离。直尺测量精度0.1 cm。茎叶重的测定方法:抽穗分株从最低穗节分支处剪下,测量分株的茎叶鲜重,根据实际大小(鲜重)分布,按大小等级均匀抽样(20%左右),85℃烘干12 h,百分之一电子天平测量干重(精度0.01 g),根据特征大小分布等级下的鲜重干重平均换算关系,推算全部分株样品的干重值。穗重的测定方法:测量方法同上。

1.2.4 统计方法与数据处理

为便于分株群体大小分布格局的比较,每次取样的分株群内分株个体高度、茎叶重和穗重作最大值极化处理,形成(0,1)区间的相对大小数据分布。同时根据茎叶重和株高相对大小的分布,把分株群等大小间隔(0.1单位)划分为10个大小等级,统一折算群体大小为100,统计各大小等级分株数量的标准化分布。所有数据处理在SPSS11.5.0和EXCEL2003上完成。

文中的生物量产量或收益系指植物地上生物量部分,农田尺度的生物量产量包括茎叶重和穗重,在植丛尺度界定茎叶重为生物量收益大小。生殖仅就有性繁殖而言。同时根据晚熟柳枝稷田间发生干旱胁迫时的土壤水分含量调查结果以及黄绵土的持水能力,参考相关研究结论^[6],界定柳枝稷立地土壤干层含水量上限为7%(质量含水量),即田间最大持水量的30%左右。

2 结果与分析

2.1 农田尺度柳枝稷生物量生产水平及其土壤水分利用后果

如图1和图2所示,尽管晚熟类型的生物量累积过程要持续到10月份,但是经历7、8月份雨热同步期

后,生物量累积水平已经达到全年的 80% 左右,而前期(6 月份)由于干旱胁迫,植物地上部分的生长基本处于停滞状态,这样由于雨热同步期激发性生长的绝对水分需求,雨季有效降水大部分可能被直接消耗,而不能有效补充土壤蓄水。早熟类型在 7 月中旬以后,生物量的累积过程已经停止,在整个雨热同步阶段的中后期,基本处于一种维持并缓慢下降的状态,对水分的生产性需求大大降低,这样大量有效降水可以渗入土壤深层保存起来。跨年度的土壤剖面水分平衡过程,可以直观的显示出两者资源利用过程和效应的差异。

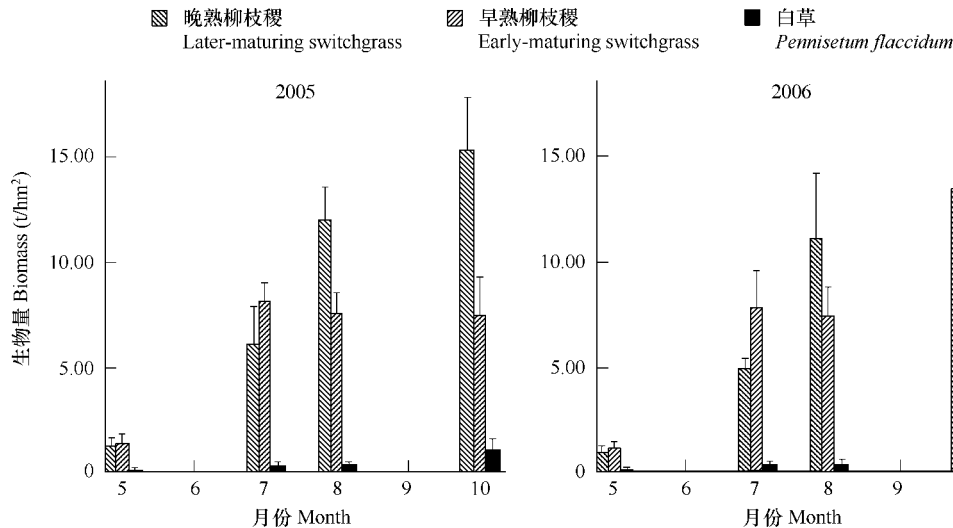


图1 柳枝稷立地植被地上生物量累积动态(平均值, 95% 置信区间)

Fig. 1 Biomass storage of vegetation in the switchgrass farms (Mean, 95% CI)

就土壤干层的分布上限而言,5~6年生晚熟柳枝稷立地出现在地下80~100 cm附近,在生物高强度的即时利用消耗下,年度内降水补充很难到达100 cm以下。即使经过休闲期,在下一个生长季节来临前,80 cm以下的土壤干旱状况鲜有改善。相对而言,早熟柳枝稷尽管在生长季内会形成局部的生物利用性土壤干旱,但是由于雨季降水得到有效保存,经过一个休闲期的渗透平衡,地下100~160 cm局部性土壤水分亏缺现象消失。

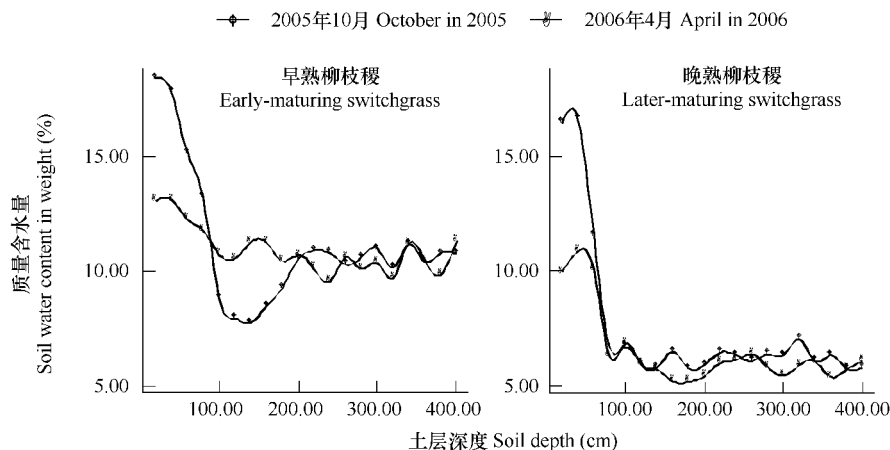


图2 柳枝稷立地0~400 cm土壤剖面跨年度水分平衡过程

Fig. 2 Soil water balance underground 0 - 400 cm in the switchgrass farms over to the next year

2.2 分株大小等级分布与分株种群内部竞争格局分析

垂直方向的光资源争夺主导着柳枝稷分株种群内竞争过程,沿相对高度大小等级的分株数量分布可以

看作是一种竞争性的投入结构,相应的重量大小等级分株数量分布可以看作一种生物质产出结构。如图 3 所示,对晚熟类型而言,大量分株个体倾向与一种高度建成策略的选择,导致垂直空间上的趋上集中分布,但是在生物质的收益上,趋下集中分布明显。相对而言,在竞争投入上,早熟类型的分布近似正态,其内部光资源竞争关系相对弱化。反映在生物质的产出结构上,趋下分布的集中度随分株大小等级的提升呈现快速下降趋势,与晚熟类型形成明显的对比。

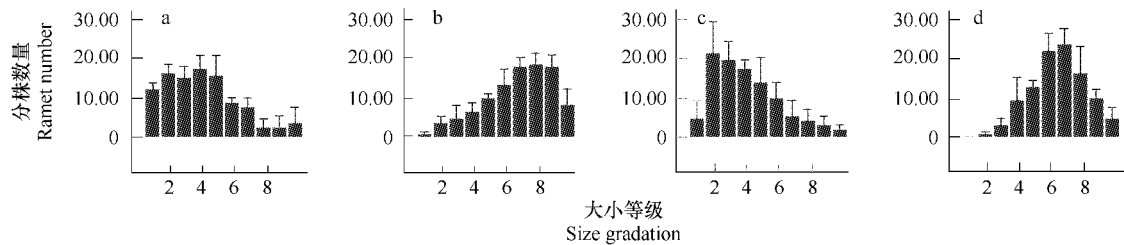


图 3 柳枝稷大小分株数量等级分布格局(平均值,标准误)

Fig. 3 Distribution of ramet numbers along the size gradations (Mean, SE)

a. 晚熟柳枝稷重量大小等级分布 size gradation in weight for later-maturing switchgrass; b. 晚熟柳枝稷高度大小等级分布 size gradation in height for later-maturing switchgrass; c. 早熟柳枝稷重量大小等级分布 size gradation in weight for early-maturing switchgrass; d. 早熟柳枝稷高度大小等级分布 size gradation in height for early-maturing switchgrass

晚熟柳枝稷分株重量大小和高度大小间明显逆向分布格局的共存,可以看作光资源竞争环境下,相对生物质建成效率而言的一种内在竞争性消耗过程的反映。利用标准化的大小数据进行分株群内分株建成质量(单位分株相对高度的分株相对茎叶重大小)分布格局的统计描述,如果界定 0.5 为分株徒长与否的判断标准,晚熟类型在 8、9 月份分别有 70% ~ 80%、50% ~ 60% 的分株处于不同程度的徒长状态;相对而言,早熟类型在 7、8 月份只有 30% ~ 40%、40% ~ 50% 的分株个体相对建成质量较差。

2.3 分株生殖发生大小依赖格局及其线性关系检验

早熟和晚熟柳枝稷分株生殖发生大小依赖格局存在明显的差异。8 月份的存活分株平均生殖发生比例,晚熟类型大约是 67% 左右,而早熟柳枝稷接近 100%。相对于晚熟类型严格的生殖发生高度大小依赖,早熟类型,无论重量大小还是高度大小,的生殖发生依赖格局基本丧失。进一步分析发现,分株相对穗重大小与相对茎叶重大小之间的简单线性回归关系在不同发育阶段、不同生活策略类型上都是极显著的(表 1)。如果把穗重定义为一种繁殖投入,而定义茎叶重为生物质产出,不考虑未抽穗分株,就上述投入产出关系而言,早熟类型的生物质形成可能更为高效。即单位相对繁殖投入下相对生物质产出更多。

表 1 分株相对茎叶重大小(y)与相对穗重大小(x)间线性回归关系检验($y = a + bx$)

Table 1 Linear regression between relative spike weight(x) and relative leaf and tiller weight(y) of ramets in the switchgrass ramet population

$(y = a + bx)$		斜率 b	决定系数 R^2	F 值
Life strategy		Slope	Coefficient of determination	F value
早熟 Early-maturing	7 月 July	0.89	0.83 **	1139.78
	8 月 August	0.75	0.60 **	211.48
晚熟 Later-maturing	8 月 August	0.69	0.87 **	590.29
	9 月 September	0.58	0.68 **	165.26

** : 显著水平, $P < 0.01$ significant difference at $P < 0.01$

3 讨论

3.1 植丛尺度生物质形成是生殖格局和竞争关系综合作用的结果,生殖格局和竞争关系相互关联,并统一于柳枝稷生活策略的适应性选择

在植丛尺度,界定生物质形成为一个相对的分株群生物质质量建成过程,也就是分株个体间生物量建成

关系及其整体格局。相对应的雨热资源利用角度的生物质形成更多的体现为农田尺度上单位面积生物量持续累积过程。

3.1.1 生物质形成的竞争因素

在一个密集丛生的分株群内,围绕光资源的争夺,分株个体间往往形成一种“高度建成策略”的趋同选择^[7],就生物质形成而言,分株高度和茎叶重可以分别看作分株竞争性投入和产出概念。茎叶重代表了分株生物质收益的绝对大小,但是由于临域效应和相对大小对称或非对称竞争关系的约束^[8,9],植丛尺度的生物质形成,取决于特定竞争格局下这种投入和产出的相对建成关系,即单位分株高度的茎叶重大小及其分布。例如由于晚熟类型的激发性生长效应,尽管雨热同步阶段的资源利用效率较高,但是由于其内在光资源竞争机制的约束,在生物质建成上存在大量的低效产出,即徒长分株个体的出现。生长中后期成片倒伏间接导致的生产损失可能正是这种竞争关系的必然产物。相反,早熟类型尽管分株建成相对细弱,植丛尺度分株发生更为密集,但是在观测周期内田间从未出现成片倒伏现象。相对于植丛尺度生物质形成而言,徒长可以看作一种竞争性失效。

3.1.2 生物质形成的生殖因素

种内竞争条件下,个体持续增加竞争性生物量投入的生殖收益期望往往呈现下降趋势^[10,11],但是竞争的相对大小对称或非对称格局,可能对这种边际效应的体现产生一定的影响。晚熟柳枝稷相对大小非对称竞争关系导致明显的强弱两极分化,大量资源被竞争优势个体不成比例的占有。抽穗繁殖的竞争优势个体单位生物量投入的生殖产出收益,随个体投入水平的提升,反而可能进一步强化,上述边际效应被有所掩盖。由于大小非对称性竞争相对弱化,早熟柳枝稷生殖发生的大小阈值依赖格局基本丧失,限制性资源的生殖分配相对分散,同时由于生殖和营养生长间一定程度的资源竞争分配关系,随个体生物量投入水平的提升,持续的生殖产出收益增长可能趋缓,边际效应的体现要更加充分。徒长分株的比重与上述边际效应的异化存在直接的联系,不管怎样,从生物质形成的角度反向分析,界定生殖表达为一个投入过程,基于上述边际效应的差异,早熟类型可能表现出更为高效的生物质形成(表1)。

生物质的形成本质上是从属与有性繁殖的竞争性投入过程^[10],但是繁殖体的大小对于分株活性的维持和持续的生物量建成往往是至关重要的,雨热同步阶段营养生长和生殖生长的交叉,也导致两者密不可分的关联建成关系。早熟柳枝稷直接把生殖过程提前,同时生殖发生的大小阈值依赖丧失,生殖可能作为一种分株群内部竞争关系的协调手段,弱化光资源竞争强度,从而影响了大小等级分株生物量相对建成过程和格局。晚熟柳枝稷有性繁殖和营养生长过程基本上交叉重叠于整个雨热同步期始末,就植丛整体而言,延迟繁殖的风险-收益平衡过程表现为,短期的雨热资源利用效率支持的竞争性生物量持续高投入和生殖的相对质量建成收益,但是也形成一种长期的潜在的风险累积,既深层土壤干旱问题。而这种风险显然与延迟繁殖下持续的营养生长导致的内部无序竞争引发的降水资源利用和保蓄平衡失调有关。因此繁殖开始的早晚对于长期生存的相对影响和所谓权衡关系^[12,13],对柳枝稷这种多年生植物而言,需要结合限制性资源的供求关系,在不同研究尺度上具体分析。

3.1.3 竞争与生殖的相互关系及其综合的生物质形成效应表达

在自然种群中,普遍存在的竞争关系导致个体尺度的生殖优化选择^[14,15],相应形成一种生殖表达的大小等级分布。晚熟类型在生物质形成的关键时期,许多分株个体由于不能抽穗生殖,个体的生物活性不能在大小等级明显分化、大小非对称竞争关系相对突出的群体内很好的保持,整体竞争性生物量持续投入格局异化,两级分化严重。同时此期的快速发育导致的徒长现象,进一步加剧了生物质建成质量的下降。而早熟类型在普遍生殖的前提下,形成一种围绕光资源争夺的近似正态分布的大小(高度)分株随机配置格局,竞争导致的小个体生长抑制效应明显弱化。因此,就植丛尺度的生物质建成效率而言,早熟类型通过生殖和竞争的综合效应,相对晚熟类型,表现出一定的优势。

3.2 农田尺度晚熟柳枝稷尽管在雨热同步期的资源利用效率上存在明显优势,但是在降水资源分配策略上,

早熟柳枝稷表现出了综合的生态适宜性优势

晚熟柳枝稷充分利用雨季降水,实现了近两倍于早熟柳枝稷的生物质产量,水分生产力突出。2002~2006年,当地降水处于常年平均偏高水平,阶段性雨热同步特征稳定,尽管严重的深层土壤干旱已经发生,种群整体尚处于一种相对稳定的生产状态。尽管如此,晚熟柳枝稷在6月份由于土壤干旱胁迫导致的生长停滞现象,以及生长中后期大面积成片倒伏现象,在2005~2006年被连续观测到。晚熟柳枝稷的生态适应过程可能正是资源供求关系失调的一种表现:生长早期降水持续不足,土壤供水能力下降,根系不断拓展,引发深层土壤干旱,过度分配资源于根系但劳而无功,阶段性生长停滞,进入雨季植株补偿性激发生长,内部竞争关系恶化,徒长,成片倒伏,同时有效降水被即时消耗,深层土壤水分难以补充,进而形成一种正向反馈,资源供求关系持续恶化。

早熟柳枝稷在进入雨季前已经完成普遍的生殖过程,早期营养生长阶段的水分供给主要是上一个雨季的土壤蓄水。进入7月中下旬,随其生物量持续快速累积进程的结束,土壤水分的生物利用性消耗反而明显下降,同时腾出足够的土壤库容来接纳雨季有效降水。早熟柳枝稷生态适应过程体现出降水资源利用和保蓄的协调,土壤水分状态稳定,为多种植被的共存创造了理想的条件。如田间自然演替形成的白草和早熟柳枝稷为优势植被的局部性农田群落。而这种复合的植被结构很难在晚熟柳枝稷占优的立地出现。早熟柳枝稷和白草为优势植被的群落生物量产量只有 $8\sim 9\text{ t/hm}^2$ (柳枝稷覆盖度在80%以上),但是在生态上更为安全、持续。白草与柳枝稷在生长格局和资源利用上存在很好的时空互补性,同时也是一种理想的水土保持复合植被模式。作为一种冷季型禾草,白草(*Pennisetum flaccidum*)生物量形成主要是在早熟柳枝稷地上部分开始衰败以后,可以有效利用雨季后期的资源供给。同时白草的低矮密集分枝、浅根游击克隆生长特性导致的草皮性地表覆盖,相对于高草型柳枝稷丛生散落覆盖格局,在控制地表径流对表土的冲刷侵蚀方面具有很好的补充价值。而柳枝稷作为一种深根性植物^[5]可能主要在土体固持方面发挥作用。

7~8月份阶段性雨热同步是半干旱黄土丘陵沟壑区潜在的气候生产优势^[4]。晚熟柳枝稷充分利用雨热同步气候资源,生物量产量优势突出,但是伴随发生的严重深层土壤干旱,反映了其内在生产和生态效益的矛盾冲突。早熟柳枝稷尽管绝对生产能力较低,但是从长期的生产稳定性,以及综合的生态恢复价值,无疑具有其独特的适宜性。

3.3 保证雨热同步期降水资源利用和保蓄的平衡,是半干旱黄土丘陵沟壑区生物量生产应该遵循的基本原则

整体而言,半干旱黄土丘陵沟壑区处于生态恢复初期,由于资源供求关系的约束,生物量资源开发存在一个总量限制,农田尺度适度生产力的界定就是一种必然选择。但是在生产力布局上,可以充分结合当地水热资源的异质性时空分布,以及生物量生产的生物类型普适性和功能过程多样性,实现生产力结构和功能的优化^[16]。半干旱黄土丘陵沟壑区生物量生产与生态恢复的统一,可能正是一个基于生态恢复进程的复合生物量生产群体构建与资源优化利用分配过程,而与传统粮食作物集约生产制度和种群生态学约束^[17]有所区别。就资源的优化利用分配过程而言,根据早熟和晚熟柳枝稷的对比分析,结合农牧交错区系统生产力开发的一般认识^[16],保证雨热同步期降水资源利用和保蓄平衡,可能至关重要。因此在复合生产群体优势植被类型的选择上,除遵循植被自然恢复原则外^[18],在资源供给总量及其稳定性普遍较差的约束下,相对于限制性雨水资源集中供给分布格局,年度内较早的生物量生产力高峰的实现,可以作为一种衡量标准。

4 总结

植丛尺度晚熟柳枝稷分株间光资源大小非对称竞争关系相对突出,徒长分株比例保持在50%以上,生物量形成质量较差。在取得生物量产量相对收益的同时,晚熟柳枝稷延迟繁殖导致的持续竞争性营养生长引发了降水资源利用和保蓄平衡的失调。同时由于不同竞争格局下相对投入产出过程的潜在边际效应表达的可能差异,早熟和晚熟类型在生殖投入支持下的生物量产出被异化。基于植丛尺度普遍的生殖发生和明显弱化的光资源竞争,早熟类型表现出更为高效的生物量形成机制。

农田尺度晚熟柳枝稷立地已经发生严重的深层土壤干旱,水分供求关系明显失调。而早熟柳枝稷实现了跨年度的土壤水分供求平衡,并自然演替形成了以早熟柳枝稷和白草为优势植被的一种理想的水土保持复合植被模式。7~8月份阶段性雨热同步是半干旱黄土丘陵沟壑区潜在的气候生产优势,早熟柳枝稷在这种资源的利用上表现出其特殊的生态适宜性。

以柳枝稷为例,通过复合生物质生产群体优势植被年度内较早的生产力高峰的实现,保证雨热同步期降水资源利用和保蓄的平衡,可能是半干旱黄土丘陵沟壑区生物质生产应该遵循的一个基本原则和开发途径。

References:

- [1] McLaughlin S B, Kszos L A. Development of switchgrass (*Panicum virgatum*) as a bioenergy feedstock in the united states. *Biomass and Bioenergy*, 2005; 28 (6): 515—535.
- [2] Li D Q, Liu G B, Huang J, *et al.* Study on introduction and bio-ecological characters of switchgrass (*Panicum virgatum*) in An-Sai loess hilly-gully region. *Journal of Soil Erosion and Soil and Water Conservation*, 1999, 5 (Spe.): 125—128.
- [3] Xu B C, Shan L, Li F M. Above-ground biomass and water use efficiency of an introduced grass, *Panicum virgatum* L, in the semiarid loess hilly-gully region. *Acta Ecologica Sinica* 2005, 25 (9): 2206—2213.
- [4] Cheng X. Green agriculture and bioenergy. *The Scientific Chinese*, 2007, 4: 42—44.
- [5] Vogel K P. Switchgrass. In: Moser L E, Sollenberger L, Burson B, eds. Warm-season (C_4) grasses. Madison, WI: ASA-CSSA-SSSA Monograph, 2004. 561—588.
- [6] Hou Q C, Han R L, Han S F. Preliminary study on the problem of Dry Soil Layer on the artificial forest and grassland in the loess plateau. *Soil and Water Conservation in China*, 1999, 5: 11—14.
- [7] McMahon T A. Size and shape in biology. *Science*, 1973, 179: 120—1204.
- [8] Henrey H L A, Aarssen L W. The interpretation of stem diameter-height allometry in trees; biomechanical constrains, neighbour effects, or biased regression? *Ecology Letters*, 1999, 2: 89—97.
- [9] Weiner J. Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 1990, 5: 360—364.
- [10] Silvertown J, Charlesworth D. Translated by Li B, *et al.* Introduction to plant population biology (fourth edition). Beijing: Higher Education Press, 2001. 234—237.
- [11] Solbrig O T, Sarandon R, Bossert W. A density-dependent growth model of a perennial herb, *Viola fimbriatula*. *America naturalist*, 1984, 131: 385—400.
- [12] Silvertown J, Franco M, Perez-Ishiwara R. Evolution of senescence in iteroparous perennial plants. *Evolutionary Ecology Research*, 2001, 3: 1—20.
- [13] Schemske D W. Population structure and local selection in *Impatiens pallida* (Balsaminaceae), a selfing annual. *Evolution*, 1984, 38: 817—832.
- [14] Dodd M E, Silvertown J. Size-specific fecundity and the influence of lifetime size variation upon effective population size in *Abies balsamea*. *Heredity*, 2000, 85: 604—609.
- [15] Zhang D Y, Wang G. Evolutionarily stable reproductive strategies in sexual organisms: an integrated approach to life-history evolution and sex allocation. *American Naturalist*, 1994, 144: 65—75.
- [16] Cheng X, Mao L X. Concept of system productivity and its significance in ecological reconstruction of pasture and agriculture transitional zone in China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14 (12): 2311—2315.
- [17] Zhao S L, Li F M, Zhang D Y, Duan S S. Crop production is a population process. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17: 100—104.
- [18] Cheng J M, Wan H E, Hu X M. Study of vegetation restoration and rebuilding pattern and the process of succession in the loess hilly regions. *Acta Agrestia Sinica*, 2005, 13(4): 324—327, 333.

参考文献:

- [2] 李代琼, 刘国彬, 黄谨. 安塞黄土丘陵区柳枝稷的引种及生物生态学特性试验研究. *土壤侵蚀与水土保持学报*, 1999, 5 (Spe.): 125—128.
- [3] 许炳成, 山仑, 李凤民. 黄土丘陵半干旱区引种禾草柳枝稷的生物量与水分利用效率. *生态学报*, 2005, 25 (9): 2206—2213.
- [4] 程序. 绿色农业与生物质能源. *科学中国人*, 2007, 4: 42—44.
- [6] 侯庆春, 韩蕊莲, 韩仕峰. 黄土高原人工林草地土壤干层问题初探. *中国水土保持*, 1999, 5: 11—14.
- [10] Silvertown J, Charlesworth D 著. 李博, 等译. 简明植物种群生物学(第四版). 北京: 高等教育出版社, 2001. 234—237.
- [16] 程序, 毛留喜. 农牧交错带系统生产力的概念及其对生态重建的意义. *应用生态学报*, 2003, 14 (12): 2311—2315.
- [17] 赵松岭, 李凤民, 张大勇, 段舜山. 作物生产是一个种群过程. *生态学报*, 1997, 17: 100—104.
- [18] 程积民, 万惠娥, 胡相明. 黄土丘陵区植被恢复重建模式与演替过程研究. *草地学报*, 2005, 13(4): 324—327, 333.