

DOI: 10.5846/stxb202202070303

张力斌, 何明珠, 张珂. 柠条锦鸡儿生物量分配规律与异速生长对氮、磷添加的响应. 生态学报, 2023, 43(16): 6627-6636.

Zhang L B, He M Z, Zhang K. Response of biomass allocation and allometric growth of *Caragana Korshinskii* to nitrogen and phosphorus addition. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(16): 6627-6636.

柠条锦鸡儿生物量分配规律与异速生长对氮、磷添加的响应

张力斌^{1,2}, 何明珠^{1,2,*}, 张 珂³

1 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, 兰州 730000

2 中国科学院大学, 北京 100049

3 郑州轻工业大学, 郑州 450000

摘要: 氮(N)和磷(P)元素在生态系统的结构和功能、稳定性、服务价值和可持续发展中起着关键作用。但自工业革命以来, 全球气候变化受人类活动影响愈加剧烈。气候变化不同程度的影响干旱和半干旱区的氮磷循环过程, 进而改变植物个体生物量积累以及植被生产力。因此, 探究荒漠植物的生物量积累与分配规律对氮、磷添加的响应机制, 有助于深入理解干旱区植物应对大气氮磷沉降等气候变化的适应策略。以荒漠植物柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii* Kom., 以下简称柠条)为研究对象, 通过养分添加控制实验研究柠条地上/地下生物量的积累和分配, 揭示其异速生长规律。实验包括 3 种形态的氮素添加(NH_4^+ 、 NH_4NO_3 、 NO_3^-)和 1 种磷素添加(H_2PO_4^-), 分别对应 4 个浓度梯度(4 g/m^2 、 8 g/m^2 、 16 g/m^2 和 32 g/m^2)。结果表明, NO_3^- 添加对柠条生物量有显著影响, 但不同浓度对柠条生物量的影响无显著差异; 单独的 NH_4^+ 添加对柠条地上/地下部分生长都具有显著抑制作用, 且抑制作用与添加浓度呈显著的正相关关系; NH_4NO_3 添加初期对柠条地上/地下生物量均具有促进作用, 但这种促进作用会随着柠条生长和后期 NH_4NO_3 添加浓度的增加而消失; 高浓度 NH_4NO_3 添加量(32 g/m^2)会抑制柠条的生长。低浓度(4 g/m^2 、 8 g/m^2)外源氮添加会使柠条的生物量主要优先配给地下部分; 磷添加则会使柠条的生物量分配策略向地上部分倾斜。综上所述, 研究结果表明柠条改变地上和地下的生物量分配策略以响应氮或/和磷沉降。这一结论不仅增强了我们对植物生长策略的认识, 而且有助于我们揭示全球气候变化条件下干旱地区土壤与植物之间的氮、磷循环和转化。

关键词: 氮沉降; 标准主轴法(SMA); 固沙植物; 最优分配假说

Response of biomass allocation and allometric growth of *Caragana Korshinskii* to nitrogen and phosphorus addition

ZHANG Libin^{1,2}, HE Mingzhu^{1,2,*}, ZHANG Ke³

1 Shapotou Desert Research and Experiment Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Zhengzhou University of Light Industry, Zhengzhou 450000, China

Abstract: Nitrogen (N) and phosphorus (P) elements play key roles in the structure and function, stability, service value and sustainable development of ecosystems. However, since the industrial revolution, global climate change has been increasingly affected by human activities. Climate change differentially affects nitrogen (N) and phosphorus (P) cycles in arid and semi-arid regions, which results in changes in plant biomass accumulation and vegetation productivity. Revealing

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(XDA 2003010301); 国家自然科学基金项目(41671103); 宁夏回族自治区交通局项目(WMKY1)

收稿日期: 2022-02-07; **网络出版日期:** 2023-06-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hmzecology@lzb.ac.cn

the mechanisms of plant biomass accumulation and allocation in arid regions for responding to nitrogen and phosphorus addition could enhance an understanding of vegetation strategies under N and/or P deposition resulting from climate changes. In this study, *Caragana korshinskii* Kom., one dominant taxa in the desert, was selected to elucidate the accumulation, distribution and allometric growth in aboveground/belowground biomass. The N addition included three fractions (NH_4^{4+} , NH_4NO_3 , NO_3^-) and P addition included one fraction, i.e., $\text{H}_2\text{PO}_4^{4-}$. They were all experimented with in four concentration gradients (4 g/m^2 , 8 g/m^2 , 16 g/m^2 , and 32 g/m^2). Results showed that there was no significant difference in *C. Korshinskii* biomass under the four concentrations of NO_3^- , the interaction of added concentration and time also had no significant effect on the biomass of *C. Korshinskii*; in contrast to NO_3^- addition, the interaction between NH_4^+ concentration and time had a significant effect on the biomass of *C. Korshinskii*, and NH_4^+ addition alone had a significant inhibitory effect on the growth of aboveground / belowground parts of *C. Korshinskii*; the NH_4NO_3 addition in the low concentration promoted the aboveground and belowground biomass of *C. Korshinskii*, but this promotion disappeared with the growth of *C. Korshinskii* or the increase of NH_4NO_3 concentration. The high concentration of NH_4NO_3 (32 g/m^2) inhibited the growth of *C. Korshinskii*; the interaction of P addition concentration and time had no significant effect on the aboveground biomass of *C. Korshinskii*, but had significant effects on its belowground biomass. Low concentration nitrogen (4 g/m^2 , 8 g/m^2) addition would preferentially allocate the biomass of *C. Korshinskii* to the aboveground, while adding phosphorus changed the biomass allocation strategy to the aboveground, which supports the optimal allocation hypothesis. In conclusion, the study results highlight that *C. Korshinskii* changes the strategy of biomass allocation to the aboveground/belowground for responding N or/and P deposition. This conclusion not only enhance an understanding of plant strategies but help us revealing N and P cycling and transforming between soil and plant in the arid area under global climate change.

Key Words: nitrogen deposition; Standardized Major Axis Tests (SMA); sand-fixation vegetation; the optimal allocation hypothesis

全球气候变化已对生态系统的结构与功能、物质循环和能量流动等造成不同程度的影响,生态系统已有的生物地球化学循环过程及元素平衡状态也发生了潜在变化和迁移^[1-2]。同时,人类不合理的利用自然资源也显著的影响了营养元素在生态系统中的循环过程,如化石燃料的燃烧、含氮肥料的施用等改变了氮磷的循环特征^[3-5]。有研究表明,氮沉降增加导致土壤氮/磷平衡发生改变,植物生长受磷限制的影响将逐步加剧^[6-7]。

干湿沉降是干旱和半干旱地区氮输入的重要方式^[8-9]。研究发现荒漠生态系统的总氮沉降量为 $4.0 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$,草地、森林、农田和城市/郊区生态系统的氮沉降量在 $3.15-27.92 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 之间^[10]。适量的氮沉降可为植物生长提供氮素来源^[11];相反,氮沉降过量会改变生态系统氮磷及其他元素之间的化学计量平衡关系,并对生物多样性以及生态系统的结构和功能产生影响^[12-13]。此外,过量的氮沉降通过促进 NH_4^+ -N 硝化和 NO_3^- -N 的淋失,加速土壤的酸化和阳离子的淋洗,导致重金属的毒害作用增强^[14]。同时,氮沉降导致氮限制生态系统转变为磷限制生态系统^[15-16]。荒漠生态系统磷主要来源于土壤母质风化和少部分的颗粒物沉降。磷作为植物生长所必需的营养元素之一,与植物的抗寒性和抗旱性息息相关。在植物细胞缺水状态下,磷会参与细胞活动,提高其水化度并维持细胞的持水能力,减少水分散失。磷通过改变植物叶片气孔导度和根的生长,缓解干旱条件下植物对水分胁迫带来的不利影响^[15,17]。由于磷在土壤中移动性较差,易被固定,这就导致土壤有效磷含量较低,从而限制植物生长^[18-19]。

在外界环境干扰下,植物生物量的分配策略对于植株本身的生存起着关键作用。植物对于资源的调配有一定的策略,这些策略能更好的帮助植物适应不利自身生长的环境并缓解外界胁迫因子所带来的危害。生物量的分配规律源于植物本身的基因遗传特性,同时也受到外界环境变化的影响^[20-21],植物通过改变原有生物量分配策略以此来适应和缓解外界胁迫带来的生存压力,即最优分配假说^[22]。该假说认为,植物会将更多

的生物量分配到能有效获取受限资源的器官中,以维持生长所需营养,保持生长速率,这就意味着外界环境条件的变化会影响植物生物量在不同器官间的分配。有学者在对内蒙古半干旱草原生态系统的研究中发现,氮增加对于地上生物量的影响并不显著,但是会导致物种丰富度的下降^[23];另外,在对森林生态系统中的植株进行研究后,发现氮的增加会显著改变植物的生物量分配,同时也会导致森林物种组成发生变化^[24];而磷添加则显著增加了高寒草甸植物群落的地上/地下生物量^[25]。不同于草原以及森林生态系统,本试验研究的沙坡头区荒漠生态系统具有脆弱性(生态系统)、过渡性(地处阿拉善高原荒漠与荒漠草原过渡带)以及复合性(人工植被与自然植被并存)的特点^[26],在该地区生态系统中,氮磷循环受到水分的驱动,水分变化会明显改变氮磷的吸收、归还与分解释放量^[27],这种水分驱动的氮磷循环作用于植物生长和发育,导致该环境下植被的生长特征和分布差异性巨大。为了适应干旱区变化,在长期的生态进化下,干旱和半干旱环境中的植被已形成了独特的生态特征。柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii* Kom.)作为防风固沙、水土保持的优良灌木,具有根系发达、抗旱、抗寒、耐沙埋、耐贫瘠和生物固氮等优点^[28-29],已成为干旱半干旱区生态重建的优势造林树种。柠条具有固氮作用可保证其在氮素贫瘠的干旱区荒漠生存,然而柠条的生长和地上/地下生物量分配对目前氮沉降日益增加的环境条件以及氮沉降量的累积所造成的磷限制作用会有何响应?

针对上述问题,本文通过研究柠条生长过程中在外源氮、磷元素添加下的生物量变化来对比分析植株生长特征所受到的影响。生物量的累积作为植物生长与适应环境的重要机制^[30-31],研究其分配规律的变化,可以揭示柠条获取限制其生长的养分而进行的自我调节机制,以及柠条生物量分配策略对土壤氮、磷条件变化的响应规律,明确磷元素和不同形态氮元素添加水平与植物生长之间的相互作用关系,确定适合柠条生长的氮、磷素添加水平范围,以期干旱、半干旱地区人工植被的恢复与重建提供参考。

1 材料与方法

1.1 研究地区概况

试验于中国科学院沙坡头沙漠研究试验站(以下简称沙坡头站)多功能温室进行。沙坡头站始建于1955年,地处腾格里沙漠东南缘,位于宁夏回族自治区中卫市沙坡头自然保护区内(37°27'N, 104°57'E),海拔1250 m,多年平均降水量为186 mm,属草原化荒漠地带^[32]。截至2011年,沙坡头自然保护区植被覆盖面积占总面积65.65%,人工林覆盖面积占总面积为37.98%。其中保护包兰铁路沿线两旁的人工植被固沙带的主要植被以柠条为主,其次以沙拐枣(*Calligonum mongolicum* Turcz.)、油蒿(*Artemisia ordosica* Krasch.)等构成。该防风固沙人工林带植被长势良好,已形成稳定的植物群落,逐步改善了生态环境,保证了包兰铁路沙坡头段通畅运行^[33]。同时沙坡头地区也成为中国进行人工生态重建及恢复措施治理、改造沙漠地区环境成功的典范^[34]。

1.2 试验方法

试验于2021年4月开始,采用柠条种子(种子过筛,保证粒径相差不超过0.1 mm)进行人工温室盆栽试验,温室为半智能式文洛(Venlo)式(3屋脊聚碳酸酯中空板)温室,控制室温在25℃左右,空气湿度在40%左右,光照为研究区自然状态下的太阳光照强度(温室透光率在95%以上)。盆栽基质为中科院沙坡头沙漠研究试验站所在的腾格里沙漠腹地流动沙丘上采集的流沙,试验前测定该土壤全氮含量为0.48 mg/g,全磷含量为0.23 mg/g。盆栽试验采用的花盆为高度21 cm,上表面直径为31 cm的塑料花盆。试验设置5个施肥处理,分别使用 $\text{NH}_4^+(\text{NH}_4\text{HCO}_3)$ 、 NH_4NO_3 、 $\text{NO}_3^-(\text{Ca}(\text{NO}_3)_2)$ 和 $\text{H}_2\text{PO}_4^-(\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O})$ 以及不进行任何施肥处理的对照组(CK)。在对宁夏地区氮沉降临界负荷和接受氮沉降总量相关文献研究分析后^[35],设置4个药品添加梯度,分别为4 g/m²、8 g/m²、16 g/m²和32 g/m²(添加浓度梯度按照元素重量计算),每个梯度试验进行4次重复。为避免施肥过量引起的植物烧苗现象,根据花盆面积计算所需施肥量,再将所需的肥料分4次施入,分别按照施肥梯度的10%、20%、30%和40%依次添加,每次施肥间隔15 d。

为保证每组试验植株数目相等,在试验前先进行供试种子的萌发试验,根据结果计算得出该批供试种子

的萌芽率为 97%。因此,播种时每盆播种 32 粒,保证每盆中有 30 株幼苗。幼苗在 15 d 开始接受水分以及养分的添加试验,水分添加为沙坡头生态恢复区域年平均降水的 2 倍量,为 372 mm^[31]。满足柠条生长过程中对水分的需求,排除因水分限制对试验结果造成的影响。所施药品在添加过程中,使用 1L 的水溶解,并使用喷壶均匀的喷洒至相对应的花盆中,对照组不施用药品,用等量的水代替。

采集样品时,每种处理随机选择 5 株植株进行收获,采集时间分别在药品添加完成后的第 15 天、30 天、60 天、90 天和 120 天,将采集的样品放入 105℃ 烘箱中杀青 2 h 后恒温 75℃ 烘干,测定其地上/地下生物量。

1.3 数据处理

试验所得数据使用 EXCEL 2019 进行整理。使用 SPSS Statistics 26 (SPSS, Chicago, LI, USA) 对数据进行正态性分布检验,对不符合正态性分布的数据使用对数转化处理。使用标准主轴回归 (Standardized Major Axis Tests, SMA) 的方法对数据进行拟合,得出柠条地上/地下生物量分配在氮磷元素添加下的异速关系 (使用软件为 SMATR 3),对于 SMA 没有显著差异的数据做进一步的 Wald 检测。图件均使用 OriginPro 2021 绘制。

2 结果分析

2.1 氮、磷添加对柠条地上/地下生物量的影响

氮添加形态为 NH_4^+ ,其浓度与时间的交互作用显著影响了柠条的生物量 ($P < 0.05$, 表 1);而当氮添加形态为 NO_3^- ,其浓度和时间的交互作用对柠条生物量无显著影响 ($P > 0.05$, 表 1)。此外,磷添加浓度与时间的交互作用仅影响柠条地下生物量 ($P < 0.05$)。

表 1 不同处理的浓度水平和时间对柠条地上/地下生物量的影响 (重复测量方差分析)

Table 1 Effects of different treatment concentration levels and time on aboveground and belowground biomass of *C. korshinskii* (Repeated Measure MANOVA)

添加形态 Adding fractions	生物量类型 Biomass type	浓度 Concentration		时间 Time		浓度×时间 Concentration×Time	
		F	P	F	P	F	P
$\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$	AGB	1.80	0.17	178.89	<0.0001	1.24	0.27
	BGB	33.75	<0.0001	76.65	<0.0001	2.06	0.03
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	AGB	3.80	0.02	193.88	<0.0001	1.12	0.37
	BGB	1.45	0.25	155.03	<0.0001	0.55	0.90
NH_4NO_3	AGB	4.75	0.0074	64.40	<0.0001	1.25	0.27
	BGB	2.71	0.06	37.64	<0.0001	2.27	0.01
NH_4HCO_3	AGB	16.12	<0.0001	43.07	<0.0001	3.69	<0.0001
	BGB	5.04	0.0057	14.90	<0.0001	2.58	0.005

AGB;地上生物量 Aboveground biomass; BGB;地下生物量 Belowground biomass

氮的不同形态极显著地影响了柠条生物量的变化 ($P < 0.05$);而不同浓度的氮对柠条地下生物量也有显著影响 ($P < 0.05$) (表 2)。然而,氮添加的形态与其浓度的交互作用对柠条生物量无显著影响 ($P > 0.05$) (表 2)。

表 2 添加形态和浓度水平对柠条地上/地下生物量的影响 (双因素方差分析)

Table 2 Effects of added morphology and concentration levels on aboveground and belowground biomass of *C. korshinskii* (Two-Way ANOVA)

生物量类型 Biomass type	浓度 Concentration		添加形态 Adding fractions		浓度×添加形态 Concentration×Adding fraction	
	F	P	F	P	F	P
AGB	0.80	0.53	14.08	<0.001	1.54	0.11
BGB	3.23	0.01	10.77	<0.001	1.66	0.07

由图 1 可以看出,在单独添加 NH_4^+ 时,柠条地上生物量累积显著低于对照组;而在单独添加 NO_3^- 时,柠条地上生物量累积多于 CK 组;共同添加 NH_4^+ 和 NO_3^- 时,其低浓度状态对柠条地上生物量影响并不显著,而高浓度则抑制柠条地上部分生长(图 1)。柠条地下生物量对 NO_3^- 添加响应并不显著,但其地下生物量的累积对磷添加有显著的响应(图 2);与地上部分一样,单独的 NH_4^+ 添加会抑制柠条地下部分生物量的累积,而 NH_4^+ 和 NO_3^- 共同添加对柠条地下生物量没有显著影响(图 2)。此外, NH_4^+ 添加对柠条生物量累积产生抑制作用,且浓度越高,抑制作用越明显(图 3)。高浓度的磷添加 (32 g/m^2) 对柠条地上生物量也产生显著影响 ($P<0.05$) (图 3)。地下生物量在不同的磷添加浓度下皆发生显著变化 ($P<0.05$),且浓度越高,柠条地下生物量的变化越显著 ($P<0.05$);当单独添加 NH_4^+ 时, NH_4^+ 对柠条地上/地下生物量存在显著抑制作用 ($P<0.05$)。单独添加 NO_3^- 时,柠条地上和地下生物量在相同时间内对不同浓度的 NO_3^- 并无显著差异 ($P>0.05$)。比起对照组,柠条生物量在不同浓度的 NH_4NO_3 添加下存在显著差异 ($P<0.05$),低浓度 NH_4NO_3 添加对柠条地上生物量有一定的促进作用,但随着浓度升高会使这种促进作用消失,反而抑制柠条的生长 ($P<0.05$),如 32 g/m^2 NH_4NO_3 抑制柠条地下生物量,导致柠条地下生物量的累积显著小于其他添加浓度 ($P<0.05$)。

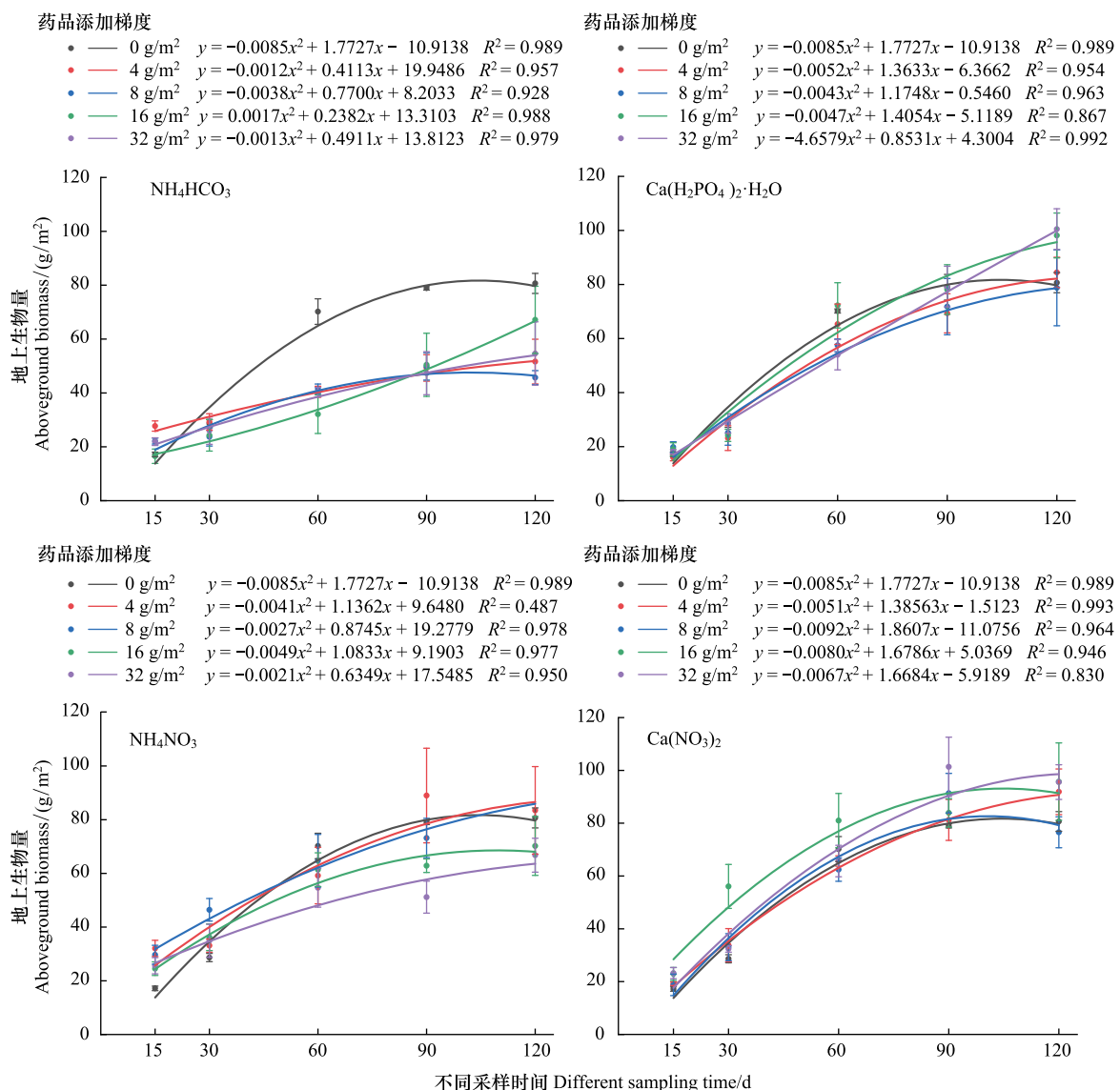


图 1 柠条地上生物量随时间的变化
Fig.1 Changes in aboveground biomass with time of *C. korshinskii*

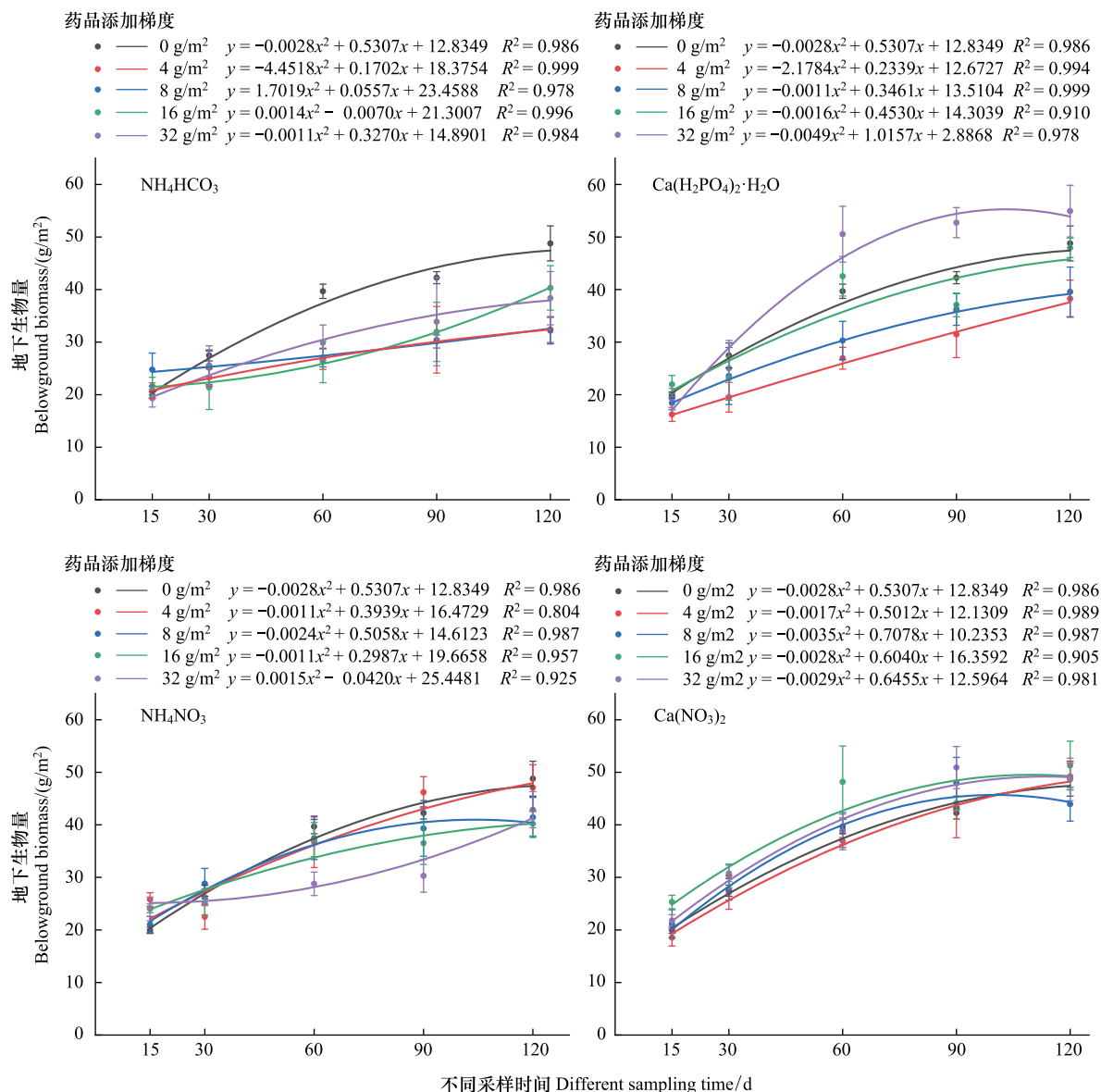


图2 柠条地下生物量随时间的变化

Fig.2 Changes in belowground biomass with time of *C. korshinskii*

2.2 柠条地上/地下生物量在氮、磷添加下的异速生长关系

如表3和图4所示,在添加 NH_4HCO_3 浓度为 4 g/m² 和 32 g/m² 时,柠条地上/地下生物量的 SMA 斜率与其他浓度之间出现显著差异 ($P < 0.05$),生物量的分配向地下部分倾斜;在不同浓度 $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 以及 $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 处理下,柠条地上/地下生物量的 SMA 斜率均显著大于 1.00 ($P < 0.001$),但各添加水平地上/地下生物量的 SMA 斜率没有显著性差异 ($P > 0.05$),做进一步的 Wald 检测发现,不同浓度 $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$ 处理的线性拟合存在显著的截距漂移,即在给定的地下生物量水平下,地上生物量水平存在显著差异 ($P < 0.05$)。 NH_4NO_3 添加下的柠条地上/地下生物量符合异速生长关系,其 SMA 线性拟合 ($P < 0.001$) 的斜率均显著大于 1.00 ($P < 0.001$),在 4 g/m² 和 8 g/m² 的添加水平下,柠条的地上/地下生物量分配关系发生改变,其 SMA 斜率显著减小。通过横向对比发现,在 4 g/m² 的低浓度添加浓度水平下,只有磷添加对于柠条生物量分配的影响倾向于地上部分,氮添加则会使柠条的生物量更多地向地下部分分配;但是随着添加浓度升高到 16 g/m² 时,氮添加造成的生物量向地下部分倾斜的效果逐渐减弱,磷添加造成的生物量分配策略改变效果达到

最大(SMA 斜率最大);在添加浓度达到 32 g/m²时,磷添加对生物量分配的影响与之前相反,SMA 斜率降低。

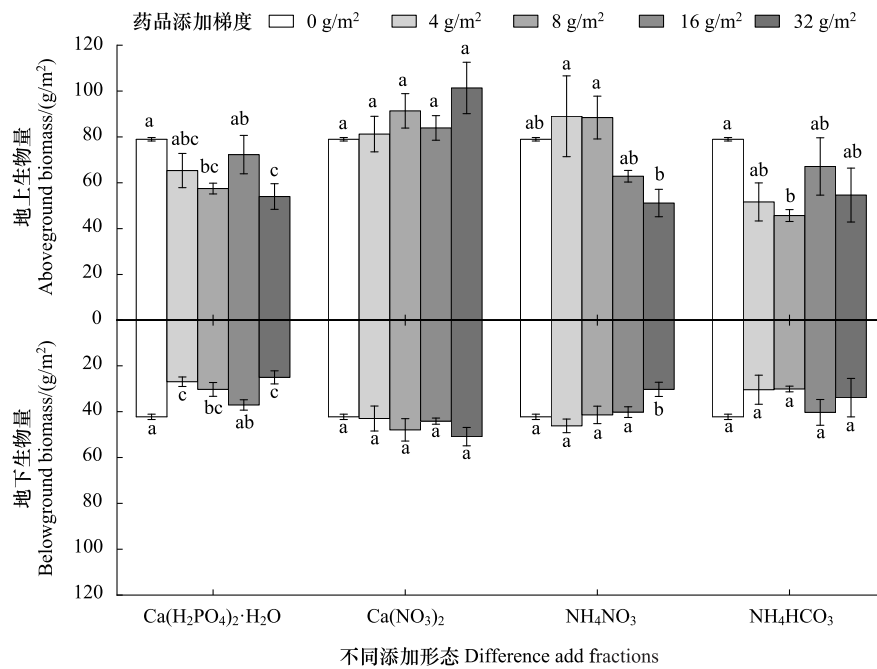


图 3 不同添加处理对柠条地上/地下生物量的影响

Fig.3 Effects of different addition treatments on aboveground / belowground biomass of *C. korshinskii*

小写字母表示不同处理浓度具有显著性差异 ($P < 0.05$)

表 3 各添加形态的不同浓度水平下柠条地上-地下生物量间的拟合参数

Table 3 Fitting parameters of above-belowground biomass of *C. korshinskii* at different concentrations of different added fractions

添加形态 Adding fractions	添加浓度 Adding concentration/ (g/m ²)	R ²	P	斜率(95%置信区间) Slope (95% Confidence Interval)	截距(95%置信区间) Intercept (95% Confidence Interval)
NH ₄ HCO ₃	0	0.915	<0.001	1.900(1.676,2.155) a	-1.2384(-1.6059,-0.8710)
	4	0.536	<0.001	1.239(0.927,1.656) b	-0.1804(-0.6835,0.3227)
	8	0.411	0.001	1.391(1.004,1.925) a	-0.5002(-1.1467,0.1463)
	16	0.597	<0.001	1.682(1.283,2.204) a	-0.8973(-1.5561,-0.2384)
	32	0.467	<0.001	1.268(0.930,1.728) b	-0.3461(-0.9238,0.2317)
NH ₄ NO ₃	0	0.915	<0.001	1.900(1.676,2.155) a	-1.2384(-1.6059,-0.8710)
	4	0.744	<0.001	1.399(1.127,1.737) b	-0.4194(-0.8872,0.0485)
	8	0.857	<0.001	1.371(1.165,1.612) b	-0.3205(-0.6580,0.0170)
	16	0.746	<0.001	1.740(1.402,2.159) a	-0.9419(-1.5109,-0.3730)
	32	0.634	<0.001	1.751(1.353,2.267) a	-0.9435(-1.6168,-0.2702)
Ca(NO ₃) ₂	0	0.915	<0.001	1.900(1.676,2.155) a	-1.2384(-1.6059,-0.8710)
	4	0.825	<0.001	1.579(1.320,1.889) a	-0.6951(-1.1280,-0.2623)
	8	0.784	<0.001	1.862(1.526,2.272) a	-1.1764(-1.7495,-0.6032)
	16	0.534	<0.001	1.748(1.308,2.337) a	-0.9856(-1.8009,-0.1703)
	32	0.893	<0.001	1.794(1.559,2.065) a	-1.0642(-1.4595,-0.6688)
Ca(H ₂ PO ₄) ₂ · H ₂ O	0	0.915	<0.001	1.900(1.676,2.155) a	-1.2384(-1.6059,-0.8710)
	4	0.755	<0.001	1.969(1.593,2.434) a	-1.1284(-1.7187,-0.5381)
	8	0.747	<0.001	1.865(1.503,2.313) a	-1.0744(-1.6628,-0.4860)
	16	0.905	<0.001	2.010(1.761,2.295) a	-1.3695(-1.7755,-0.9636)
	32	0.724	<0.001	1.401(1.119,1.754) a	-0.4327(-0.9118,0.0465)

不同字母表示不同浓度水平斜率的差异显著

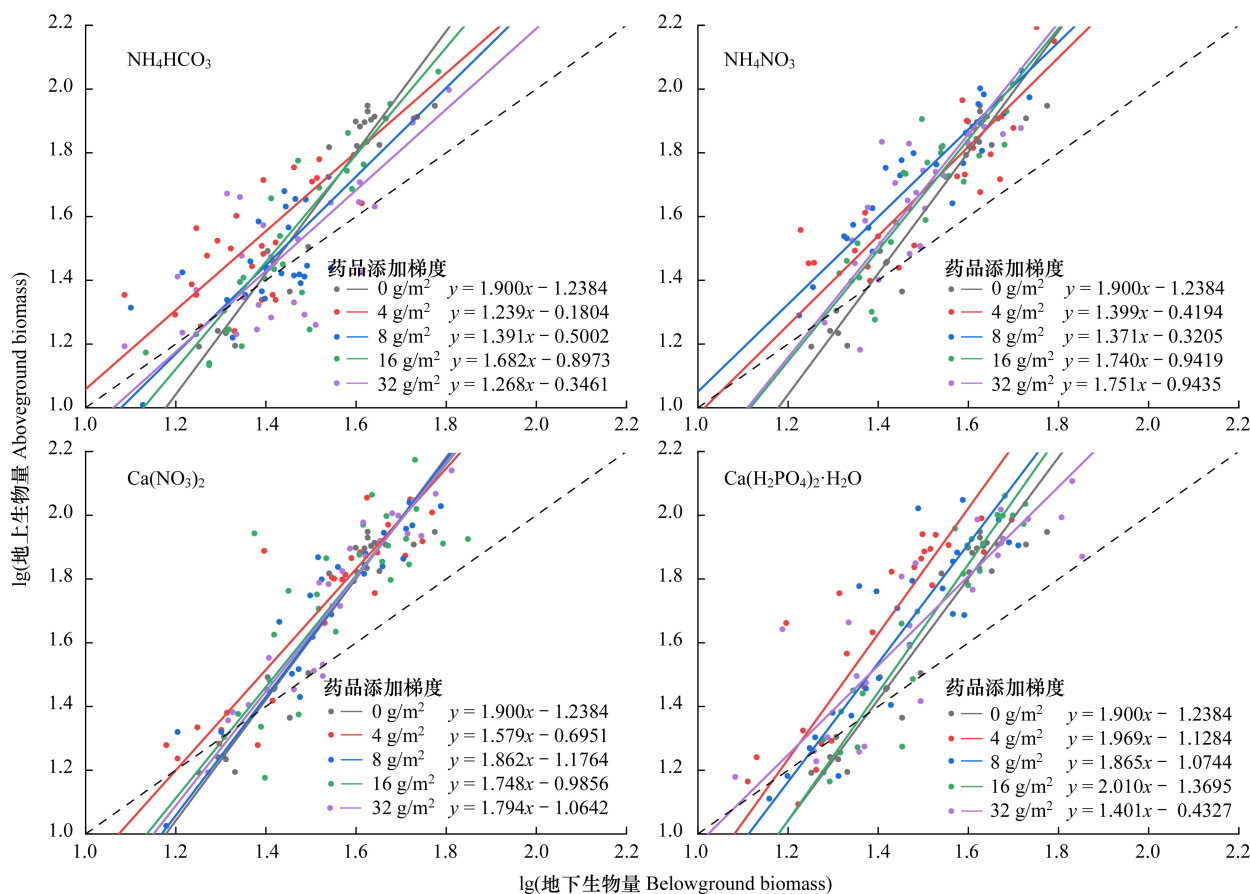


图4 柠条地上/地下生物量的异速生长关系

Fig.4 Relationship of allometric growth between aboveground and belowground of *C. korshinskii* biomass

3 讨论

3.1 氮添加对柠条生物量的影响

研究表明,不同形态或浓度的氮添加对柠条地上/地下生物量的影响不同,原因在于植物体内的氮元素含量达到一定阈值,造成其对元素的吸收策略发生了改变^[36]。如柠条在不同形态氮的不同添加水平下, NH_4^+ 添加会抑制柠条生物量的累积。在氮素添加前期,较低浓度会对柠条地上生物量产生促进作用,即低浓度氮添加处理在柠条生长过程中的促进作用,但随着氮添加浓度的增加,促进作用逐渐消失甚至产生抑制作用,而且只有存在 NH_4^+ 的添加的条件下,浓度与时间的交互作用才会对柠条生物量有显著影响,单独的 NO_3^- 添加时,浓度与时间的交互作用对柠条生物量并未产生显著影响。这与田霄鸿等^[37]的研究结果保持一致,即长期的 NH_4^+ 添加会对植物产生毒害作用,抑制其生长。

柠条对于生物量的分配优先倾向于地上部分,主要是因为氮是植物体内核酸、磷脂、蛋白质的主要组成部分,也是对光合作用有直接影响的主要元素^[38],在氮素充足情况下,负责植物光合作用的地上部分会被优先供给养分^[39]。但在本次研究中,柠条接受外源氮添加时,生物量分配策略发生改变,向地下部分倾斜,一方面是因为氮素添加促进生物量累积的作用消失并逐渐产生了抑制作用,另一方面是植物在外源氮添加条件下对养分吸收策略发生改变,从而使得生物量优先分配根部以加强除氮以外的其他养分获取^[40]。在添加初期,植物对 NH_4^+ 和 NO_3^- 的吸收率低,养分效应并不显著,在经过一段时间的养分累积后, NH_4^+ 和 NO_3^- 对植物生长产生了促进作用,但随着植物的生长以及浓度的累积,该作用效果减弱,甚至产生抑制作用,即在 NH_4^+ 、 NO_3^- 共

同作用下柠条地上/地下生物量的增长较单独添加的 NH_4^+ 和 NO_3^- 要高,但具有时效性^[13]。导致这种情况发生的原因有:一是柠条本身是豆科植物,可以通过与根瘤菌共同作用进行固氮,从而保证自身所需的氮素供给;二是作为沙旱生植物,柠条已经适应氮缺乏的环境,所以对于氮元素的响应并不敏感,反而对于水分的响应有所增强^[41]。植物为适应生存环境,须根据自身氮水平以及外界环境变化来调整氮素吸收过程,因此对不同形态氮的吸收机制也有所不同^[42],这就导致外源氮素的形态与浓度不同对柠条的影响也有所不同,合适的添加形态以及添加浓度,能够促进柠条的生长,也能调节地上/地下生物量的分配和氮的循环。

3.2 磷添加对柠条生物量的影响

在植物生长发育过程中,磷是不可或缺的营养元素之一,它参与植物体内的多种有机化合物合成,且能够通过控制磷酸化过程来影响植物光合作用,从而影响生物量的分配策略^[43]。在干旱半干旱地区,植物生物量生产通常受到磷的限制^[44],常年磷缺乏使植物自身已经适应在低磷环境下调整自身生长模式。因此,外源磷的添加对于植物的生长和生物量分配的影响较低^[41]。本试验中,磷元素添加对柠条地上生物量的生长影响并不显著,仅在 90 天采样时发现柠条地上生物量受到磷添加的抑制作用,这与牛玉斌等^[45]研究相一致;磷对于柠条地下生物量的影响由于添加浓度不同和时间的增长而产生不同的表现,在 90 天采样时,高浓度添加下,会对地下生物量有所抑制,这是植株本身响应磷添加从而改变生物量分配做出的应对,之后在 120 天采样时,这种抑制情况得到改善。

在 32 g/m^2 水平添加下,柠条地上/地下生物量的 SMA 斜率与其他添加水平相比,沿 y 轴出现正向偏移 ($P < 0.05$),这是表明 32 g/m^2 的磷添加对于柠条地上/地下生物量分配策略存在影响,使得柠条生物量分配向地下部分倾斜,在给定的地上生物量水平下,其地下生物量水平大于其他处理。原因是:随着磷添加浓度的升高,植物对于磷的吸收效率有所下降^[46],从而产生磷供给不足的情况,导致植物生物量向地下部分分配,保证根系对养分的吸收。

综上所述,柠条在生长过程中外源磷元素的添加影响生物量的分配策略及其异速关系。在不同的添加条件下,地上地下的生物量分配有所不同,且异速生长关系研究结果表明,柠条在响应磷添加过程中,随着地下生物量的增加,柠条生物量分配向地上部分倾斜,从而保证地上部分的生长以及光合作用的进行^[47],这在一定程度上支持了最优分配的假说。

参考文献 (References):

- [1] Knapp A K, Hoover D L, Wilcox K R, Avolio M L, Koerner S E, La Pierre K J, Loik M E, Luo Y Q, Sala O E, Smith M D. Characterizing differences in precipitation regimes of extreme wet and dry years: implications for climate change experiments. *Global Change Biology*, 2015, 21 (7): 2624-2633.
- [2] 郝成元, 赵伟, 赵同谦. 全球气候变化背景下中国敏感区区域响应比较. *地域研究与开发*, 2011, 30(3): 56-61.
- [3] Ambus P, Skiba U, Butterbach-Bahl K, Sutton M A. Reactive nitrogen and greenhouse gas flux interactions in terrestrial ecosystems. *Plant and Soil*, 2011, 343(1): 1-3.
- [4] 常运华, 刘学军, 李凯辉, 吕金岭, 宋韦. 大气氮沉降研究进展. *干旱区研究*, 2012, 29(6): 972-979.
- [5] Wang C, Houlton B Z, Dai W W, Bai E. Growth in the global N_2 sink attributed to N fertilizer inputs over 1860 to 2000. *Science of the Total Environment*, 2017, 574: 1044-1053.
- [6] 洪江涛, 吴建波, 王小丹. 全球气候变化对陆地植物碳氮磷生态化学计量学特征的影响. *应用生态学报*, 2013, 24(9): 2658-2665.
- [7] 闫钟清, 齐玉春, 董云社, 彭琴, 孙良杰, 贾军强, 曹丛丛, 郭树芳, 贺云龙. 草地生态系统氮循环关键过程对全球变化及人类活动的响应与机制. *草业学报*, 2014, 23(6): 279-292.
- [8] Throop H L. Nitrogen deposition and herbivory affect biomass production and allocation in an annual plant. *Oikos*, 2005, 111(1): 91-100.
- [9] Lamarque J, Kiehl J T, Brasseur G P, Butler T, Cameron - Smith P, Collins W D, Collins W J, Granier C, Hauglustaine D, Hess P G, Holland E A, Horowitz L, Lawrence M G, McKenna D, Merilees P, Prather M J, Rasch P J, Rotman D, Shindell D, Thornton P. Assessing future nitrogen deposition and carbon cycle feedback using a multimodel approach: analysis of nitrogen deposition. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2005, 110(D19): 19303.
- [10] Li K H, Liu X J, Geng F Z, Xu W, Lv J L, Dore A J. Inorganic nitrogen deposition in arid land ecosystems of Central Asia. *Environmental Science and Pollution Research International*, 2021, 28(24): 31861-31871.
- [11] 李欠欠, 汤利. 大气氮沉降的研究进展. *云南农业大学学报: 自然科学版*, 2010, 25(6): 889-894, 902.
- [12] 鲁显楷, 莫江明, 董少峰. 氮沉降对森林生物多样性的影响. *生态学报*, 2008, 28(11): 5532-5548.

- [13] Magill A H, Aber J D, Berntson G M, McDowell W H, Nadelhoffer K J, Melillo J M, Steudler P. Long-term nitrogen additions and nitrogen saturation in two temperate forests. *Ecosystems*, 2000, 3(3): 238-253.
- [14] Kleijn D, Bekker R M, Bobbink R, De Graaf M C C, Roelofs J G M. In search for key biogeochemical factors affecting plant species persistence in heathland and acidic grasslands: a comparison of common and rare species. *Journal of Applied Ecology*, 2008, 45(2): 680-687.
- [15] He Y Q, Zhu Y G, Smith S E, Smith F A. Interactions between soil moisture content and phosphorus supply in spring wheat plants grown in pot culture. *Journal of Plant Nutrition*, 2002, 25(4): 913-925.
- [16] Kellogg L E, Bridgman S D. Phosphorus retention and movement across an ombrotrophic-minerotrophic peatland gradient. *Biogeochemistry*, 2003, 63(3): 299-315.
- [17] Radin J W. Stomatal responses to water stress and to abscisic acid in phosphorus-deficient cotton plants. *Plant Physiology*, 1984, 76(2): 392-394.
- [18] Hinsinger P. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil*, 2001, 237(2): 173-195.
- [19] Yang G W, Liu N, Lu W J, Wang S, Kan H M, Zhang Y J, Xu L, Chen Y L. The interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and soil phosphorus availability influences plant community productivity and ecosystem stability. *Journal of Ecology*, 2014, 102(4): 1072-1082.
- [20] 杨志玲, 杨旭, 舒泉, 严琳香, 谭梓峰, 王洁, 檀国印, 刘毅, 俞文仙. 厚朴种源间苗期生物量的变异、分配格局及遗传稳定性. *福建农林大学学报: 自然科学版*, 2011, 40(4): 351-359.
- [21] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. *The New Phytologist*, 2012, 193(1): 30-50.
- [22] McCarthy M C, Enquist B J. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology*, 2007, 21(4): 713-720.
- [23] He K J, Qi Y, Huang Y M, Chen H Y, Sheng Z L, Xu X, Duan L. Response of aboveground biomass and diversity to nitrogen addition - a five-year experiment in semi-arid grassland of Inner Mongolia, China. *Scientific Reports*, 2016, 6: 31919.
- [24] 刘双娥, 李义勇, 方熊, 黄文娟, 龙凤玲, 刘菊秀. 不同氮添加量和添加方式对南亚热带 4 个主要树种幼苗生长的影响. *植物生态学报*, 2015, 39(10): 950-961.
- [25] 杨晓霞, 任飞, 周华坤, 贺金生. 青藏高原高寒草甸植物群落生物量对氮、磷添加的响应. *植物生态学报*, 2014, 38(2): 159-166.
- [26] 高翔, 黄娉婷, 王可. 宁夏沙坡头干旱沙漠自然保护区生态系统稳定性评估. *生态学报*, 2019, 39(17): 6381-6392.
- [27] 谢尧, 赵琼, 李炎真, 于占源, 林贵刚, 曾德慧. 干旱化对樟子松固沙林氮磷循环的影响. *生态学杂志*, 2019, 38(12): 3593-3600.
- [28] Waseem M, Nie Z F, Yao G Q, Hasan M, Xiang Y, Fang X W. Dew absorption by leaf trichomes in *Caragana korshinskii*: an alternative water acquisition strategy for withstanding drought in arid environments. *Physiologia Plantarum*, 2021, 172(2): 528-539.
- [29] 王国华, 宋冰, 席璐璐, 缙倩倩. 晋西北丘陵风沙区不同林龄人工柠条生长与繁殖动态特征. *应用生态学报*, 2021, 32(6): 2079-2088.
- [30] Chapin F S III. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, 11: 233-260.
- [31] 吴福忠, 鲁叶江, 杨万勤, 王开运, 乔匀周, 张春娜. 缺苞箭竹密度对养分元素贮量、积累与分配动态的影响. *生态学报*, 2005, 25(7): 1663-1669.
- [32] 李新荣, 周海燕, 王新平, 刘立超, 张景光, 陈国雄, 张志山, 刘玉冰, 谭会娟, 高艳红. 中国干旱沙区的生态重建与恢复: 沙坡头站 60 年重要研究进展综述. *中国沙漠*, 2016, 36(2): 247-264.
- [33] 石莎. 沙坡头地区人工植被群落结构及动态[D]. 北京: 中央民族大学, 2004.
- [34] Li X R, Zhang Z S, Huang L, Wang X P. Review of the ecophysiological processes and feedback mechanisms controlling sand-binding vegetation systems in sandy desert regions of China. *Chinese Science Bulletin*, 2013, 58(13): 1483-1496.
- [35] 段雷. 中国酸沉降临界负荷区划研究[D]. 北京: 清华大学, 2000.
- [36] 张珂. 柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)生长及化学计量特征对外源氮、磷的响应研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2014.
- [37] 田霄鸿, 李生秀, 王朝辉, 尹向涛, 陈世祥. 莴笋对不同形态氮素的反应. *应用生态学报*, 2003, 14(3): 377-381.
- [38] 王忠. 植物生理学. 北京: 中国农业出版社, 2012.
- [39] Müller I, Schmid B, Weiner J. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2000, 3(2): 115-127.
- [40] Shipley B, Meziane D. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology*, 2002, 16(3): 326-331.
- [41] Bennett L T, Adams M A. Response of a perennial grassland to nitrogen and phosphorus additions in sub-tropical, semi-arid Australia. *Journal of Arid Environments*, 2001, 48(3): 289-308.
- [42] 刘婷, 尚忠林. 植物对铵态氮的吸收转运调控机制研究进展. *植物生理学报*, 2016, 52(6): 799-809.
- [43] 宋红丽, 孙志高, 孙景宽, 牟晓杰, 姜欢欢, 孙文广. 氮、磷输入对黄河口潮滩湿地不同生境下碱蓬种子萌发与幼苗生长的影响. *草业学报*, 2012, 21(6): 30-41.
- [44] Harpole W S, Ngai J T, Cleland E E, Seabloom E W, Borer E T, Bracken M E S, Elser J J, Gruner D S, Hillebrand H, Shurin J B, Smith J E. Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters*, 2011, 14(9): 852-862.
- [45] 牛玉斌, 余海龙, 王攀, 樊瑾, 王艳红, 黄菊莹. 氮磷添加对荒漠草原植物群落多样性和土壤 C:N:P 生态化学计量特征的影响. *生态学报*, 2019, 39(22): 8462-8471.
- [46] Li L, Liu B, Gao X P, Li X Y, Li C D. Nitrogen and phosphorus addition differentially affect plant ecological stoichiometry in desert grassland. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 18673.
- [47] 陈国鹏, 杨克彤, 王立, 王飞, 曹秀文, 陈林生. 甘肃南部 7 种高寒杜鹃生物量分配的异速生长关系. *植物生态学报*, 2020, 44(10): 1040-1049.