

吉林西部退化草地中羊草的生长率和异速生长关系的研究

赵一赢¹, 李月芬^{1*}, 郭冬艳^{1,2}, 王冬艳¹, 李晴宇¹

(1. 吉林大学地球科学学院, 吉林长春 130061; 2. 中国国土资源经济研究院, 北京 101149)

摘要 利用吉林西部草地不同退化演替阶段中, 羊草不同器官(根茎叶)生物量和各器官中 C、N、P 元素的数据, 采用简化主轴回归方法验证生长率假说, 并对异速生长关系进行。结果表明, 随着草地退化演替的进行, 在 N、P 元素限制下, 吉林西部退化草地上生长的羊草不符合生长率假说。羊草茎中 N、P 呈显著的异速生长关系; 羊草叶片中 C、P 以及 N、P 呈显著的异速生长关系, 其余器官中 C、N、P 之间没有显著的相关关系。吉林西部退化草地中羊草的生长不符合 3/4 法则。

关键词 生态化学计量学; 绝对生长率; 异速生长关系; 碳氮磷; 羊草

中图分类号 S812.6⁺8; Q146 **文献标识码** A **文章编号** 0517–6611(2015)24–206–03

Research on Growth Rate and Allometric Relationship of *Leymus chinensis* in Degraded Grassland in Western Jilin Province

ZHAO Yi-ying¹, LI Yue-fen^{1*}, GUO Dong-yan^{1,2} et al (1. College of Earth Sciences, Jilin University, Changchun, Jilin 130061; 2. Chinese Academy of Land & Resource Economics, Beijing 101149)

Abstract Carbon, nitrogen and phosphorus contents of root, stem and leaf of each *Leymus chinensis* sample collected from western Jilin Province were tested. And this paper tempts to verify the growth rate hypothesis and study on heterauxesis by using major axis regression analysis. The results indicated that the growth of *Leymus chinensis* is not consistent with the growth rate hypothesis if the nitrogen and phosphorus elements are limited, as the succession of grassland degradation. There is a significant allometric relationship between stem N and P content, leaf C and P content, leaf N and P content. There was no significant correlation between the rest of the organs of carbon, nitrogen and phosphorus content, which is inconsistent with the 3/4 power function.

Key words Ecological stoichiometry; Absolute growth rate; Allometric relationship; Carbon, nitrogen and phosphorus; *Leymus chinensis* organs

生态化学计量学是从元素计量的角度研究生态过程和生态作用中能量和化学元素平衡的科学, 是当前生态学领域的研究热点。生长率假说是当前生态化学计量学研究热点问题, 该假说认为生物个体的生长速率与体内的氮磷比(N:P)、碳磷比(C:P)具有负相关的关系, 与体内的 P 含量呈显著的正相关关系^[1–3]。这是因为快速生长的生物需要众多的核糖体, 而生物体内磷的主要仓库恰好是核糖体, 于是核糖体的大量增加就必然导致 P 的大量增加^[2,4–5]。生长率假说在浮游动物、节肢动物、细菌的研究中得到了广泛的验证, 然而在陆生植物的研究中并没有得出一致的结论^[6]。目前, 对植物生长率假说的研究多集中在地上部分, 对于地下部分的研究较少^[7]。

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特性, 是生物体生长的一种特性, 由遗传物质所决定, 同时也受外界条件的影响^[8]。异速生长关系简单来说就是不成比例的生长关系, 通常以幂函数形式表示^[6]。研究表明, 植物体内 C、N、P 元素含量存在显著的相关生长关系, N 随 C 呈等速增长, P 随 C 呈 3/4 幂指数增长^[6]。不同物种或相同物种的不同发育阶段对元素的吸收、运输、分配和利用过程存在显著差异, 吉林西部退化草地 C、N、P 元素含量之间的异速生长关系需要进一步研究。

草地是我国最重要的生态系统类型之一。吉林省西部草地的优势种是羊草, 它生态适应性广, 可塑性强, 对干旱和

盐碱化环境具有较强的耐受性, 被认为是该区草地恢复和重建最有前景的牧草之一^[9]。对于退化草地来说, 羊草的生长高度和覆盖程度随着退化程度的加剧而降低^[10]。C:N:P 是分析生态系统的有力工具^[4]。C:N:P 化学元素比率可以影响种群稳定性和群落结构^[11–12], 研究 C:N:P 的比值与羊草生长率的关系, 不仅具有重要的理论意义, 还将为退化草地的治理给出有益的启示。笔者对吉林西部退化草地不同退化演替阶段羊草的生长率假说进行验证, 并对根、茎、叶中 C、N、P 元素含量之间的异速生长关系进行研究。

1 材料与方法

1.1 研究区概况 吉林西部位于松嫩平原西南, 包括松原市与白城市 2 个地级市, 10 个县(市、区)。地理坐标 123°09′~124°22′ E, 44°57′~45°46′ N, 总面积约 47 000 km²。该区为典型的半湿润半干旱季风气候, 四季分明, 春季多风干燥, 夏季高温多雨, 秋季晴朗多日照, 冬季寒冷漫长。多年平均降水量约 400 mm, 集中于 7、8 月份, 平均蒸发量远大于降水量。研究区多年平均气温约 4.5℃, 7 月气温最高, 为 23℃, 1 月气温最低, 为 -17.5℃。该区主要河流有第二松花江、嫩江、霍林河和洮儿河等, 松花江和嫩江位于该区边界, 且海拔较低, 不易利用, 洮儿河和霍林河近年来水量显著减少, 全区地表水缺乏。该区主要地貌类型为平坦的河流低阶地、倾斜的河流高阶地、河漫滩、湖积冲积平原、沙丘等。土壤类型有淡黑钙土、草甸土、风沙土、黑钙土、碱土和栗钙土等。在地势较低的地区往往分布着盐碱湖泊, 湖泊周围为盐碱土或盐碱化的草甸土。

1.2 样品采集与分析 根据土壤的退化程度和羊草群落的不同密度, 采用以空间序列代替草地退化时间序列的方法进行样方调查, 样方大小为 100 cm × 100 cm, 样方基本上处于

基金项目 吉林省自然科学基金项目(201215017)。
作者简介 赵一赢(1991–), 女, 辽宁本溪人, 硕士研究生, 研究方向: 土壤改良与土地利用。* 通讯作者, 副教授, 从事土壤改良、土壤地球化学研究。

收稿日期 2015-06-29

同一海拔高度,地势平坦,且土壤类型一致。分别于 2010 年 6 月和 2012 年 6 月在吉林省西部大安市、长岭县和前郭县选取具有代表性的采样点,共采集羊草样品 73 件,包括根 28 件、茎 17 件、叶 28 件。植物样品采集时,将羊草植株全部取出,尽量减少根系损失量,拣出植物的枯死体,采用四分法取样,装入牛皮纸信封保存并标记。采回的新鲜羊草样品带回实验室后,须立即将根、茎、叶 3 部分剪开,以免养分运转,用蒸馏水冲洗后,用吸水纸吸干;在 105 ℃ 鼓风干燥箱中杀青 15 min,降温至 65 ℃ 烘干 12 h,使水分去除干净,利用电子天平称量样品干重。

1.3 测定项目与方法 植物样品经 60 ℃ 烘干,用粉碎机粉碎后保存于干燥器内,用于测定羊草 C、N、P 含量。植物全碳测定采用高温催化氧化消解法;全氮采用 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮,蒸馏法测定;全磷采用 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮,钼锑抗比色法测定^[13]。

1.4 数据处理与分析 试验数据用 Excel 2010 统计软件进行整理。采用简约主轴回归(reduced major axis regression, RMA)(即第 II 类回归模型),进行生长率假说验证和元素间异速生长关系分析。RMA 回归采用软件 Standardized Major Axis Tests and Routines(SMATR)^[14]进行计算。原始数据经对数变换以符合正态分布。简约主轴回归,又叫做几何平均数回归,与最小二乘法回归(ordinaryleast squares regression, OLS)(即第 I 类回归模型)最大的不同,是考虑到解释变量也是存在随机误差的。因此,对于随机变量来说,这种相对严谨的分析方法能得到更科学的结果。普通最小二乘回归多用于预测 2 个变量之间的变化趋势,当需要了解 2 个变量之间的功能关系时,RMA 回归是最合适的方法,而且该方法也是异速生长分析的标准方法^[15]。

2 结果与分析

2.1 生长率假说的验证 植物生长所需要的化学元素主要来自于土壤。植物各个器官对植物生长的影响是有区别的,根系是吸收作用,茎是运输作用,叶片是光合作用。植物生长时,各个器官的作用不同导致 C、N、P 元素含量在植物体内分布不同^[16]。生长率假说是研究生物生长率与化学计量特征之间关系的理论^[17]。引入生长率公式计算羊草绝对生长率,分析其与 C、N、P 元素比值之间的联系,研究退化草地在 N、P 缺乏的情况下是否符合生长率假说。绝对生长率方程为 $\mu = \ln(M_t/M_0)/t$ ^[5],式中 M_t 和 M_0 为前后两个时间的单位面积样方中羊草生物量干重; t 为时间,d。这里, M_t 为 2012 年 8 月 3 日的羊草植株、地上或地下的生物量; M_0 为 2012 年 7 月 2 日羊草植株、地上或地下的生物量。结果表明,N、P 元素限制下,地下部分生长率与根系 C:P 之间存在显著正相关关系,回归斜率 $\alpha_{RMA} = 0.000\ 175\ 4$,显著水平 $P = 0.025$,决定系数 $R^2 = 0.854$ (表 1);地上部分生长率与茎 N:P 之间存在显著正相关关系,回归斜率 $\alpha_{RMA} = 0.023\ 05$,显著水平 $P = 0.038$,决定系数 $R^2 = 0.809$ (表 2)。由表 1~3 可知,羊草地下部分生长率与根系 C:N、N:P 无明显的相关关系,羊草地上部分生长率与茎 C:N、C:P 无明显的相关关系,羊草地上部分生长率与叶 C:N、C:P、N:P 均无明显的相关关

系,不符合生长速率假说。

表 1 羊草地下部分生长率与根系 C:N:P 比值的关系

元素比值	R^2	P	斜率
C: N	0.746	0.059	0.002 399
C: P	0.854	0.025	0.000 175
N: P	0.658	0.096	0.054 730

注: $P < 0.05$ 表示显著相关。

表 2 羊草地上部分生长率与茎 C:N:P 比值的关系

元素比值	R^2	P	斜率
C: N	0.006	0.899	-0.001 631
C: P	0.052	0.712	0.000 134
N: P	0.809	0.038	0.023 050

注: $P < 0.05$ 表示显著相关。

表 3 羊草地上部分生长率与叶 C:N:P 比值的关系

元素比值	R^2	P	斜率
C: N	0.016	0.839	0.007 160
C: P	0	0.992	-0.000 457
N: P	0.199	0.451	-0.036 720

注: $P < 0.05$ 表示显著相关。

针对吉林西部的退化草地而言,N、P 营养元素缺乏,羊草地上部分生长率与茎 N:P 之间存在正相关关系,这与庾强^[7]对内蒙古草原维管植物物种内生长率的研究一致,但与生长速率理论不符。庾强对内蒙古草原维管植物物种内生长率研究表明,内蒙古草原维管植物物种内生长率与 N:C 和 P:C 呈正相关,符合生长率假说^[7]。磷限制条件下,生长率与 N:P 呈负相关,也符合生长率假说。但是,氮限制条件下生长率与 N:P 呈正相关,与生长率假说不符^[6]。这可能是由于生长率假说是在无营养元素限制条件下针对浮游生物和细菌提出的,而该研究是针对吉林西部的退化草地而言,N、P 营养元素缺乏,并且羊草植物属于自养生物。生长率假说对光合自养生物并不是完全一致的,主要因为光合自养生物尤其是植物存在储藏养分的器官,掩盖了 C:N:P 化学计量特征与生长速率的关系^[5,18]。植物的生长率与 N:P 的关系目前尚未明确,因此关于高等植物生长率的调控机制尚需进一步研究。

2.2 羊草根、茎、叶中 C、N、P 的异速生长关系 异速生长是指生物体各部分器官不均匀和不成比例地生长,用于研究生长中的整体与部分或部分与部分之间的关系^[8]。异速生长方程表示为: $y = \beta x^\alpha$,式中 x 、 y 是生物属性,如羊草各器官中 C、N、P 含量及其比率; β 为异速生长常数, α 为异速生长指数^[19]。将上式进行以 10 为底的对数转换,得到如下方程 $\log y = \alpha \log x + \log \beta$ 。然后,用简化主轴回归方法(reduced major axis, RMA)计算异速生长关系的指数 α_{RMA} 和常数 $\log \beta_{RMA}$ 。由表 4 可知,羊草茎中 N、P 呈显著的异速生长关系($\alpha_{RMA} = 0.675\ 8$, $P = 0.005$),羊草叶片中 C、P 以及 N、P 呈显著的异速生长关系($C:P: \alpha_{RMA} = 0.242\ 4$, $P = 0.005$; $N:P: \alpha_{RMA} = 0.832\ 8$, $P = 0.004$)。其余器官 C、N、P 之间没有显著的相关关系。该研究结果与 Niklas 等得出的异速生长关系并不一致^[20]。因此,吉林西部退化草地中羊草的生长不符合 3/4 法则。

表4 羊草根、茎、叶、中C、N、P之间的异速生长关系

器官	logy	logx	样本数	异速生长指数	95%置信区间	异速生长常数	决定系数	显著水平
			<i>n</i>	α_{RMA}	95% <i>CI</i>	$\log\beta_{\text{RMA}}$	<i>R</i> ²	<i>P</i>
根	log C	log N	28	-0.216 2	[-0.315 9, -0.148 0]	2.850	0.072	0.168
	log C	log P	28	0.124 2	[0.084 0, 0.183 7]	2.653	0.010	0.619
	log N	log P	28	0.574 8	[0.390 6, 0.845 6]	1.008	0.036	0.334
茎	log C	log N	17	0.283 0	[0.013 9, 0.038 2]	2.628	0.076	0.283
	log C	log P	17	0.015 5	[0.009 2, 0.026 3]	2.651	0.001	0.890
	log N	log P	17	0.675 8	[0.449 4, 1.016 0]	0.972	0.420	0.005
叶	log C	log N	28	0.291 0	[0.198 7, 0.426 2]	2.254	0.060	0.210
	log C	log P	28	0.242 4	[0.172 6, 0.340 3]	2.597	0.264	0.005
	log N	log P	28	0.832 8	[0.594 4, 1.167 0]	1.178	0.273	0.004

注:α_{RMA}表示简约主轴回归斜率;β表示简约主轴回归截距;*P*<0.05表示显著相关,*P*<0.01表示极显著相关。

前人在研究C、N、P的异速生长关系时,多是研究不同物种的异速生长关系。比如,Niklas等通过搜集131种禾草的元素数据,分析得出叶片中N含量与C含量呈显著的等速生长,叶片中N含量与P含量呈幂指数为3/4的异速生长^[20]。这里研究了单个物种的异速生长关系,因此异速生长规律在物种水平的应用需要进一步研究。

3 结论

(1)随着吉林西部草地退化演替的进行,在N、P元素限制下,羊草地下部分生长率与根系C:P之间存在显著正相关关系,地上部分生长率与茎N:P之间存在显著正相关关系。羊草地下部分生长率与根系根C:N,N:P无明显的相关关系,羊草地上部分生长率与茎C:N、C:P无明显的相关关系,羊草地上部分生长率与叶C:N、C:P、N:P均无明显的相关关系,不符合生长速率假说。

(2)羊草茎中的N、P呈显著的异速生长关系,羊草叶片中C、P以及N、P呈显著的异速生长关系,其余器官C、N、P之间没有显著的相关关系。吉林西部退化草地中羊草的生长不符合3/4法则。其他植物是否符合生长率假说和异速生长关系还需要进一步研究。

(3)研究了单个物种的生长率假说和异速生长关系,为进一步研究不同物种、群落或生态系统的化学计量特征提供了参考。

参考文献

[1] HESSEN D O,LYCHE A. Inter-and intraspecific variations in zooplankton element composition[J]. Archiv für Hydrobiologie, 1991, 121 (3): 343 - 353.

[2] ELSER J J, DOBBERFUHL D R, MACKAY N A, et al. Organism size, life history, and N:P stoichiometry[J]. Bio Science, 1996, 46(9): 674 - 684.

[3] STERNER R W, SCHULZ K L. Zooplankton nutrition: Recent progress and

a reality check[J]. Aquatic Ecology, 1998, 32(4): 261 - 279.

[4] ELSER J J, FAGAN W F, DENNO R F, et al. Nutritional constraints in terrestrial and freshwater food webs[J]. Nature, 2000, 408(6812): 578 - 580.

[5] STERNER R W, ELSER J J. Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere [M]. Princeton: Princeton University Press, 2002.

[6] 严正兵, 金南瑛, 韩廷申, 等. 氮磷施肥对拟南芥叶片碳氮磷化学计量特征的影响[J]. 植物生态学报, 2013, 37(6): 551 - 557.

[7] 庾强. 内蒙古草原植物化学计量生态学研究[D]. 北京: 中国科学院植物研究所, 2009

[8] 刘秀香, 杨允非. 松嫩平原不同生境芦苇生殖分株的异速生长分析[J]. 草业学报, 2012, 21(4): 313 - 318.

[9] 李晓宇, 蒯吉祥, 李秀军, 等. 羊草苗期对盐碱胁迫的生长适应及 Na⁺, K⁺ 代谢响应[J]. 草业学报, 2013, 22(1): 201.

[10] 桂花. 呼伦贝尔草原不同程度退化下羊草群落特征[J]. 南方农业学报, 2012, 43(12): 2035 - 2039.

[11] STERNER R W, HESSEN D O. Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores[J]. Annu Rev Ecol Syst, 1994, 25: 1 - 29.

[12] ANDERSEN T. Pelagic nutrient cycles: Herbivores as sources and sinks [M]. Berlin: Springer, 1997.

[13] 李月芬, 王冬艳, 杨小琳, 等. 基于土壤化学性质与神经网络的羊草碳氮磷含量预测[J]. 农业工程学报, 2014, 30(3): 104 - 111.

[14] FALSTER D S, WARTON D I, WRIGHT I J. (S) MATR: Standardised major axis tests and routines (Version 2.0) [EB/OL]. [2015 - 05 - 06]. <http://www.Bio.mq.edu.au/ecology/SMATR>.

[15] 张元明. 准噶尔荒漠6种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.

[16] 印婧婧, 郭大立, 何思源, 等. 内蒙古半干旱区树木非结构性碳、氮、磷的分配格局[J]. 北京大学学报: 自然科学版, 2009(3): 519 - 527.

[17] 徐劲草, 许新宜. 羊草生长率的研究和生长率假说的验证[J]. 草业科学, 2013, 30(1): 74 - 79.

[18] ÅGREN G I. Stoichiometry and nutrition of plant growth in natural communities[J]. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2008, 39: 153 - 170.

[19] NIKLAS K J. Plant allometry: The scaling of form and process [M]. Chicago: University of Chicago Press, 1994. 7 - 34.

[20] NIKLAS K J, COBB E D. N, P and C stoichiometry of *Eranthis hyemalis* (Ranunculaceae) and the allometry of plant growth[J]. American Journal of Botany, 2005, 92(8): 1256 - 1263.

(上接第205页)

[33] MOORE P J, MARTIN J B, SCREATON E J. Geochemical and statistical evidence of recharge, mixing, and controls of spring discharge in an eogenetic karst aquifer[J]. Journal of Hydrology, 2009, 376: 443 - 455.

[34] MULLANEY J R, LORENZ D L, ARNTSON A. Chloride in groundwater and surface water in areas underlain by the glacial aquifer system, Northern United States[R]. USGS, 2009.

[35] ASANO Y, OHTE N, UCHIDA T. Sources of weathering-derived solutes in two granitic catchments with contrasting forest growth[J]. Hydrol Proc, 2004, 18: 651 - 666.

[36] GAO X B, WANG Y X, WU P L, et al. Trace elements and environmental isotopes as tracers of surface water-groundwater interaction: A case study at Xinán karst water system, Shanxi Province, Northern China[J]. Envi-

ron Earth Sci, 2010, 59: 1223 - 1234.

[37] KUMAR U S, SHARMA S, NAVADA S V. Recent studies on surface water-groundwater relationships at hydro-projects in India using environmental isotopes[J]. Hydrol Process, 2008, 22: 4543 - 4553.

[38] 袁晓婕, 郭占荣, 马志勇, 等. 基于²²²Rn质量平衡模型的胶州湾海底地下水排泄[J]. 地球学报, 2015, 36(2): 237 - 244.

[39] NÉGREL P H, PETELET-GIRAUD E, BARBIER J. Surface water-groundwater interactions in an alluvial plain: Chemical and isotopic systematic [J]. Journal of Hydrology, 2003, 277: 248 - 267.

[40] COOK P G, FAVREAU G, DIGHTON J C, et al. Determining natural groundwater influx to a tropical river using radon, chlorofluorocarbons and ionic environmental tracers[J]. Journal of Hydrology, 2003, 277: 74 - 88.