



柴达木盆地优势物种分布及生物量分配的环境驱动模式分析

刘涛¹, 刘玉萍^{2,3,4}, 岳广阳⁵, 苏旭^{2,3,4*}, 靳佳瑞², 余明君², 朱迪²

(1. 青海理工学院生态与环境科学学院, 青海西宁 810008; 2. 青海师范大学生命科学学院, 青海西宁 810008; 3. 青海师范大学青海省青藏高原生物多样性形成机制与综合利用重点实验室, 青海西宁 810008; 4. 青海师范大学高原科学与可持续发展研究院, 青海西宁 810008; 5. 中国科学院西北生态环境资源研究院, 甘肃兰州 730000)

摘要: 荒漠生态系统中土壤养分含量低, 气候严酷导致植物在环境胁迫下表现出独特的生理和生态特性, 这是荒漠生态系统多样性和维持稳定的基础。然而, 柴达木盆地土壤与植物生物量分配关系及其维持荒漠草原生态系统稳定性过程仍不清晰。本研究通过柴达木盆地内 35 个样地 175 个样方 86 种优势植物重排序、异速生长关系、方差分解及结构方程模型方式, 分析研究区土壤粒径与植物物种多样性沿干旱梯度的分布特征, 以及土壤养分与植物地上、地下生物量之间的关系及其影响。结果表明: (1) 柴达木盆地 35 个样点物种丰富度具有明显的环境梯度特征, 经过重排序分析呈多个物种集合。多年生优势物种地上生物量显著高于一年生植物 ($P < 0.01$), 证明优势物种分布模式为集群分布, 多年生灌木与半灌木植物的地上、地下生物量异速生长关系均不显著 ($P = 0.885$), 而一年生优势物种地下生物量分配速率高于地上; (2) 逐步回归法筛选出影响优势物种分布的 7 个气候因子, 它们对研究区多年生灌木、半灌木植物地上生物量影响程度 (方差分解地上生物量 $R^2 = 0.318$) 高于对其地下生物量的影响 (地下生物量 $R^2 = 0.01$), 而海拔对其地上、地下生物量的影响不显著, 结构方程模型证明海拔间接影响优势物种地上、地下生物量, 表明柴达木盆地海拔变化引起水热协同变化, 极端气候 (如等温性、最冷季降雨与最湿月、最湿季降雨) 对其存在显著正、负影响, 土壤粒径对其无显著影响。

关键词: 柴达木盆地; 异速生长率; 土壤粒径; 方差分解; 结构方程模型

[中图分类号] S812.29

[文献标志码] A

[文章编号] 1004-6704(2025)-02-0068-14

Environmental Drivers Shaping Dominant Species Distribution and Biomass Allocation Analysis in the Qaidam Basin

LIU Tao¹, LIU Yuping^{2,3,4}, YUE Guangyang⁵, SU Xu^{2,3,4*}, JIN Jiarui², YU Mingjun², ZHU Di²

(1. School of Ecology and Environmental Science, Qinghai Institute of Technology, Xining, Qinghai 810008, China; 2. School of Life Sciences, Qinghai Normal University, Xining, Qinghai 810008, China; 3. Key Laboratory of Biodiversity Formation Mechanism and Comprehensive Utilization of the Qinghai-Xizang Plateau in Qinghai Province, Qinghai Normal University, Xining, Qinghai 810008, China; 4. Academy of Plateau Science and Sustainability, Qinghai Normal University, Xining, Qinghai 810008, China; 5. Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, CAS, Lanzhou, Gansu 730000, China)

[收稿日期] 2024-09-01

[基金项目] 青海师范大学孵化青海理工大学(筹)新进教师(博士/硕士)论文延伸科研培育计划项目(202302LWYS004); 青海省重大科技专项(2023-SF-A5); 青海省 2024 年中央引导地方科技发展资金计划项目(2024ZY033); 国家自然科学基金项目(32360305); 2023 年中央林业草原生态保护恢复资金野生动植物保护项目(QHSY-2023-016); 青海省省财政林业改革发展资金林草新技术推广项目(QSCZ-2023-001)

[第一作者] 刘涛(1993-), 男, 副教授, 主要从事高山植物系统进化及分子生态学研究。E-mail: tliu@qh.it.edu.cn

* [通信作者] 苏旭, E-mail: xusu8527972@126.com

Abstract: The low nutrient content of soil in desert ecosystems, combined with harsh climatic conditions, causes plants to develop unique physiological and ecological traits under environmental stress, forming the basis for the diversity and stability of desert ecosystems. However, the relationship between soil and plant biomass allocation in the Qaidam Basin and its role in maintaining desert grassland ecosystem stability remains unclear. This study analyzed the distribution characteristics of soil particle size and plant species diversity along the aridity gradient in 35 sampling sites with 175 quadrats and 86 dominant plant species in the Qaidam Basin, using methods such as plant species reordering, allometric growth relationships, variance decomposition, and structural equation modeling. It also investigated the relationship between soil nutrients and aboveground and belowground biomass of plants, and their effects on ecosystem stability. The results showed that: (1) Species richness across the 35 sites in the Qaidam Basin displays distinct environmental gradient characteristics. Perennial dominant species have significantly higher aboveground biomass compared to annual species ($P < 0.01$), indicating that the allometric growth relationships between aboveground and belowground biomass of perennial shrubs and semi-shrubs are not significant ($P = 0.885$), whereas annual dominant species allocate more biomass belowground than aboveground. (2) Stepwise regression identified seven climatic factors affecting the distribution of dominant species, and their influence on the aboveground biomass of perennial shrubs and semi-shrubs (variance decomposition $R^2 = 0.318$ for aboveground biomass) was greater than their influence on belowground biomass ($R^2 = 0.01$ for belowground biomass). Elevation had no significant direct effect on aboveground or belowground biomass, but the structural equation model demonstrated that elevation indirectly affects the biomass of dominant species. This indicates that altitude-driven changes in water and heat conditions, along with extreme climate events (such as isothermality, precipitation in the coldest season, and precipitation in the wettest month and season), have significant positive and negative impacts on biomass, while soil particle size has no significant effect.

Key words: Qaidam Basin; allometric growth rate; soil particle size; variance decomposition; structural equation model

植物物种多样性是群落的重要特征,是维持生态系统结构、功能和稳定的基础。植物物种多样性格局的研究是理解区域生物多样性维持机制的重要内容,同时对生物多样性的保护管理等有着重要的指导意义^[1-3]。中国西北干旱荒漠地区物种多样性与群落演替是一种独特的自然现象,其独特的自然地理环境使该地区拥有大量复杂的片段化和荒漠化生境,柴达木盆地是大陆性干燥气团控制下的中纬

度内陆盆地,气候极端干旱,降水量较少,蒸发量远大于降水量;四季温度变化明显,昼夜温差大,日照时间长,太阳辐射强,多大风和沙尘暴等极端气候天气。凌智永等^[4]通过柴达木盆地灌丛沙丘沉积过程稀土元素分异特征与物源分析,证明灌丛沙丘发育时期柴达木盆地总体处于干燥的气候环境,此时化学风化作用弱,植被发育相对较差,成壤作用不明显;尹文杰等^[5]利用 SPI 和 SPEI 两种干旱指数,综合分析柴达木盆地干旱演变特征及时空分布规律,认为温度对该地区干旱情况的影响较大,中部干旱状况最为严重,而东部边缘和西北部干旱频次相对较少;王建莹等^[6]通过 Mann-Kendall 检验等方法,分析该地区近 30 年降水时间序列特征,证明近年来柴达木盆地年均降水量增加,表现出多时间尺度特征,其东部地区降水受东部季风的影响;结合降水量、气温、日照时数、相对湿度和平均风速气象资料和夏季风指数、经纬向环流指数等大气环流资料,许婉彤等^[7]认为 1982~2013 年柴达木盆地降水和气温显著上升,其气候变化的区域性特征和周期性变化主要是由亚洲夏季风、经纬向环流、副热带高压等气候系统以及下垫面植被演变等因素综合作用的结果。毋庸置疑,柴达木盆地特殊的环境必定对其植物的物种分布和生物量分配产生深刻影响。

柴达木盆地地理及气候条件独特^[8],植物资源丰富,植被类型多样,具有鲜明的地域特征,不同群落类型的气候敏感性不同^[9],其中盐爪爪群落的气候敏感性最低。蒋丽伟^[10]认为基于柴达木盆地形成的历史因素和环境条件,该区域内植物区系以北温带为主,其特点是野生种子植物多样性丰富,科、属的高度分化致使植物的区系成分复杂。同样,根据尤勇刚等^[11]研究发现,柴达木盆地的植被类型主要是灌木和多年生草本,是典型的以灌丛为代表的优势植物生活型,柴达木盆地及其周边植物物种组成主要为禾本科(Poaceae)、菊科(Asteraceae)、莎草科(Cyperaceae)和藜科(Chenopodiaceae)等植物。若以世界气温变化的 1987 年为界,李红梅^[12]利用线性趋势、综合顺序分类法等方法,认为柴达木盆地,植被主要朝着温暖化和湿润化的方向发展。随着年代变化,寒温带植被类型逐渐减少,微温带植被类型逐渐增多。此外,植物为了获取最大化的资源而采取的生物量最优分配策略,导致植物的根茎比发生变化,也就是植物通过对各器官的生物量调节分配,特别是在极端干旱生境中保证自身能够最大化的吸收资源^[13-14],即优化分配理论(optimal partitioning theory)。异速生长模型根据植物体相对生

长表示不成比例的生长关系,是用来研究植物个体大小与形状、解剖学、生理学和行为之间的关系的方法之一。然而,植物生物量的分配不单受到水分、光照、矿质营养等环境因素的影响,还受种群密度等生物量因素的影响^[15],对植物生物量分配模式的研究,以往多是通过设计资源限制因子的条件来观察生物量分配的模式^[16]。已有试验数据表明,在不存在竞争的情况下,有效资源因子的分布和数量影响着植物对各器官的生物量分配^[17];当环境中的营养元素为限制因子时,会通过减少对茎的生物量分配、增加对根的生物量分配,导致植物的根茎比增大,而当光资源成为限制因子时,植物根茎比会减少。因此,植物生物量的积累是反映其生长发育的重要指标^[18],而生物量的分配不仅是植物对地上资源和地下资源的简单分配,它是植物对不同环境的响应策略^[19]。特别是在不利于生长的条件下,对自然资源实现优化分配,是植物应对环境胁迫的基本策略之一,也是衡量植物逆境适应能力的指标。在高原地区,温度是影响植物生长的主导因素,同时降水也对其产生一定的影响,例如,苏淑兰等^[20]对青海省海晏县高寒牧草与气候条件的研究显示,每年5~9月(生长季)中,6~7月的平均气温和上一年度的降水量对牧草产量和牧草高度有显著影响;吴让等^[21]对青海省兴海县天然草地牧草和气候条件的研究发现,草地牧草的产量与降水量的变化有相同趋势,但不受气温的影响。据此,本研究通过调查柴达木盆地35个样点,对优势植物地上、地下生物量的数据,结合青海省33个气象站的数据资料,采集研究区样地6个土层土壤样品,综合分析优势物种生物量分配模式气候异质性响应规律,探讨该地区不同植物群落生物量分配模式和环境适应性之间的关系,旨在一定程度上对柴达木盆地未来植被可能变化的趋势进行预估,不仅可以对相关理论进一步完善起到一定的推动作用,而且可以为今后该区实施生态环境保护和开展适应环境变化工作等提供参考。

1 材料和方法

1.1 柴达木盆地环境特征分析及数据提取

采用ANUSPLIN空间插值工具对柴达木盆地采集样点及周边128个气象站点数据的插值拟合^[22],从中提取35个样点的年均气温和年均降雨量。以世界World-Clim气候数据库(<http://www.worldclim.org/bioclim>)中国大陆740个站点从1961~2007年的观测气象数据为基础,提取包括太阳总辐射、日照时数、温度、降水、风向、风速、平均气压等气象数据,

以及1:250 000的500 m×500 m的数字高程数据,经过软件ArcMap(ARCGIS 10.3, Esri)处理后,生成全国尺度各种气候要素的1 km×1 km栅格数据库。随后,根据每个取样点的经纬度坐标,提取出包括年均温(bio1: annual mean temperature, MAT)、昼夜温差日均值(bio2: mean diurnal range, MDR)、等温性(bio3: isothermality, ISO)、温度季节性变化的标准差(bio4: temperature seasonality, SDTS)、最暖月最高温(bio5: max temperature of warmest month, MT-WM)、最冷月最低温(bio6: min temperature of coldest month, MTCM)、年均温变化范围(bio7: temperature annual range, TAR)、最湿季度平均温度(bio8: mean temperature of wettest quarter, MTWEQ)、最干季度平均温度(bio9: mean temperature of driest quarter, MTDQ)、最暖季度平均温度(bio10: mean temperature of warmest quarter, MTWQ)、最冷季度平均温度(bio11: mean temperature of coldest quarter, MTCQ)、年均降水量(bio12: annual precipitation, MAP)、最湿月降水量(bio13: precipitation of wettest month, PWM)、最干月降水量(bio14: precipitation of driest month, PDM)、降水量变异系数(bio15: precipitation seasonality, CPS)、最湿季度降水量(bio16: precipitation of wettest quarter, PWEQ)、最干季度降水量(bio17: precipitation of driest quarter, PDQ)、最暖季度降水量(bio18: precipitation of warmest quarter, PWQ)和最冷季度降水量(bio19: precipitation of coldest quarter, PCQ)等19种气象因子数据。此外,通过国际交换站气候标准年值数据集(<http://www.iwmi.cgiar.org/WAtlas/>)下载干燥指数(aridity index, AI)和潜在蒸发量(potential evapotranspiration, PET)数据集。

1.2 采样调查点设置与植物群落调查

本研究根据青藏高原高寒荒漠主要植物群落调查课题所提供的调查点,参考先前研究,研究区内选取柴达木盆地35个样点进行优势物种野外调查(表1)。根据选定的调查点,以优势物种植物群落分布,设置一个100 m×100 m的大样方。利用GPS定位,结合无人机低空航拍(垂直),清查样方内的所有乔、灌、草植物种类组成,记录珍稀濒危植物。在样方内设置5个10 m×10 m的灌木样方,9个1 m×1 m的草本样方(图1),开展优势物种群落特征调查。

1.3 优势植物生物量测定

1.3.1 灌木群落植物地上生物量 首先在调查样方内选择大小、高低能够代表群落灌丛平均状态的

标准样株。然后用剪刀近地面剪切标准样株的地上部分。植物地上组织保存在土壤袋(土样袋容积>500 g)内,植物地下组织在野外筛根(200 目,6 个土层:0~10、10~20、20~30、30~50、50~70 和 70~100 cm)后土壤保存到土壤袋(土样袋容积>500 g)

中,带回实验室。将带回到实验室的标准株植物,采用烘干法,在温度为 85 °C 烘箱中将植物烘干至恒重,然后使用电子分析天平(欧莱博 FA2204B,精度万分之一)测定其生物量干重。按照线性回归模型拟合地上生物量,以分层定量方法估算植物整体地

表 1 柴达木盆地 35 个代表性样点分布及植被统计

Table 1 The distribution of 35 representative sample points and main plant communities in Qaidam Basin

样点号	经度/°E	纬度/°N	海拔/m	植被亚型	植被类型
1	100.824	36.689	3 315	半灌木、矮半灌木荒漠	沙蒿荒漠
2	100.455	37.046	3 193	半灌木、矮半灌木荒漠	沙蒿荒漠
3	98.307	37.090	4 224	灌木荒漠	小叶金露梅荒漠
4	98.140	37.340	4 450	多汁盐生矮半灌木荒漠	尖叶盐爪爪荒漠
5	97.961	37.185	4 195	半灌木、矮半灌木荒漠	驼绒藜荒漠
6	97.914	38.175	4 326	垫状矮半灌木高寒荒漠	唐古特红景天荒漠
7	97.866	37.376	4 229	多汁盐生矮半灌木荒漠	尖叶盐爪爪荒漠
8	97.521	37.316	3 443	半灌木、矮半灌木荒漠	蒿叶猪毛菜荒漠
9	97.462	38.520	3 322	垫状矮半灌木高寒荒漠	唐古特红景天荒漠
10	97.224	37.340	3 010	半灌木、矮半灌木荒漠	蒿叶猪毛菜荒漠
11	97.212	37.792	3 938	蒿草、杂类草高寒草甸	风毛菊草甸
12	97.034	38.508	4 109	蒿草、杂类草高寒草甸	风毛菊草甸
13	96.998	37.747	3 855	蒿草、杂类草高寒草甸	风毛菊草甸
14	96.915	37.400	3 479	半灌木、矮半灌木荒漠	蒿叶猪毛菜荒漠
15	96.855	37.973	3 007	垫状矮半灌木高寒荒漠	垫状驼绒藜荒漠
16	96.731	38.973	3 281	禾草、苔草高寒草原	紫花针茅草原
17	96.510	37.507	3 379	灌木荒漠	小叶金露梅荒漠
18	96.388	39.351	3 188	温带丛生矮禾草、矮半灌木荒漠草原	沙生针茅草原
19	96.224	37.447	3 769	半灌木、矮半灌木荒漠	蒿叶猪毛菜荒漠
20	96.082	38.887	3 776	温带丛生矮禾草、矮半灌木荒漠草原	沙生针茅草原
21	95.903	37.637	3 452	半灌木、矮半灌木荒漠	驼绒藜荒漠
22	95.725	39.139	3 076	多汁盐生矮半灌木荒漠	细枝盐爪爪荒漠
23	95.689	37.483	4 077	半灌木、矮半灌木荒漠	驼绒藜荒漠
24	95.538	39.451	3 496	温带丛生矮禾草、矮半灌木荒漠草原	沙生针茅草原
25	95.534	38.458	3 171	半灌木、矮半灌木荒漠	蒿叶猪毛菜荒漠
26	95.320	38.899	3 311	半灌木、矮半灌木荒漠	驼绒藜荒漠
27	95.261	37.649	2 921	半灌木、矮半灌木荒漠	驼绒藜荒漠
28	95.178	38.482	3 456	半灌木、矮半灌木荒漠	驼绒藜荒漠
29	94.963	38.982	3 364	半灌木、矮半灌木荒漠	驼绒藜荒漠
30	94.928	37.899	3 302	半灌木、矮半灌木荒漠	蒿叶猪毛菜荒漠
31	94.868	38.316	3 145	灌木荒漠	膜果麻黄荒漠
32	94.690	38.101	3 328	灌木荒漠	膜果麻黄荒漠
33	94.595	38.732	3 261	半灌木、矮半灌木荒漠	合头草荒漠
34	94.523	38.328	4 016	半灌木、矮半灌木荒漠	蒿叶猪毛菜荒漠
35	94.273	38.601	3 858	半灌木、矮半灌木荒漠	合头草荒漠

下生物量,样地生物量计算公式如下:

$$M_{\text{地上}(g/m^2)} = aH + b \quad (1)$$

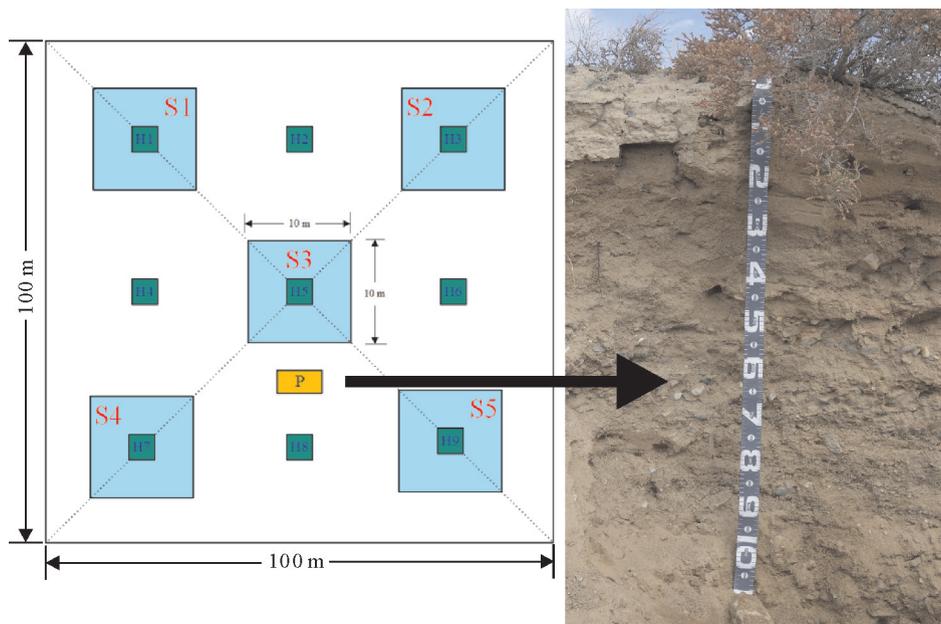
$$M_{\text{地下}(g/m^2)} = (\omega_{u1} + \omega_{u2} + \omega_{u3} + \omega_{u4} + \omega_{u5} + \omega_{u6}) / m \times 100\% \quad (2)$$

灌木植物地上生物量测定,首先通过直接收割法先在大样方内 S1 至 S5 称取不同 plot 实际地上生物量,再通过株高(H)与冠幅大小,拟合线性回归模型(1)以评估整个样方灌木群落植物地上生物量^[23];地下生物量测定是通过分层挖掘法:考虑到根系在土壤中的分布不均匀,野外筛根时对灌木植物地下生物量 6 个土层(同上)进行挖掘,取 10 m×10 m 面积内(m)对应分别测定各层的根系生物量 ω_{u1} 、 ω_{u2} 、 ω_{u3} 、 ω_{u4} 、 ω_{u5} 、 ω_{u6} 总和,推算样方整体植物地下生物量及垂直分布(图 1)。

1.3.2 草本群落植物地上生物量 地上生物量采取 1 m×1 m 样方收割法进行测定^[24]。收割后的样

品放入纸袋保存。地下生物量则采取土钻法(根钻直径 7 cm)进行取样。每个测定样方内,按照三角形采集 3 个重复土样。每个土样深度为 60 cm,每层 20 cm,共分 3 层。野外筛根(200 目)后土壤保存到土壤袋(土样袋容积>500 g)中,带回实验室。测定地上、地下生物量干重后,分别把样品保存 100~150 g,保存在坚实的信封袋内。按照原来的调查点编号做出标识,发送给项目组,以便后续进行根系有机质、碳、氮和其它元素含量的测定。将 1 m×1 m 样方内收割后的植物地上部分,采用烘干法,在温度为 85 °C 烘箱中将植物烘干至恒重,然后使用电子分析天平测定其生物量干重并做记录。

1.3.3 优势植物地下生物量的测定 将带回实验室的土样用清水进行冲洗,把洗出的根系样放入烘箱,在 85 °C 条件下烘干至恒重,使用电子分析天平测定其生物量干重并做记录。



S. 灌木样方; H. 草本样方; P. 土壤剖面调查点

图 1 调查样方设置示意图

Fig. 1 Survey of plot setup

1.4 土壤养分与粒径测定

1.4.1 土壤样品采集与处理 2017~2019 年 3 年时间,对柴达木盆地 35 个代表性样点进行野外调查。根据四分法^[25],土壤取样步骤如下:①在记录样方位置、朝向、结皮等生境情况下,挖掘和拍摄土壤剖面 1 份(100 cm),分 6 层(0~10、10~20、20~30、30~50、50~70、70~100 cm)其中 0~10 cm 和 10~20 cm 本研究作为浅层,50~70 cm 和 70~100 cm 为深层,其他 2 层分别是 20~30 cm,30~50 cm 土层采取土样^[26];②土壤样品采集后带回实验室摊开风干后,置于 PVC 板,剪净样品表面植物,用橡胶

辊进行粗碾,拣出大的石块等杂物,过 2 mm 筛后,筛弃植物根系将样品混匀,用四分法,取一半置于塑料袋中;③剩余的土壤继续碾碎,过 1 mm 筛,弃去上层根系,混匀,采用多点取样法取出约 1/3 样品^[27]。将取出的 1/3 样品,全部过 0.25 mm 筛,置于塑料袋中,在室温下密封。

1.4.2 土壤有机质、总氮和总磷含量测定 本研究 35 个代表性样点按照取土位置(图 1, P 点),灌木、草本植物群落各样地内的小样方各设置 3 个土壤取样重复。采样后进行土壤总碳、总氮和总磷含量测定。①土壤全 C、全 N 的测定是将取得的样品粉碎

过 80 目筛后,55 °C 烘干至恒重,称取适量待测样品,用锡箔纸包裹,运用元素分析仪 CN 模式分析测试(TruSpec CN)^[28];②土壤全磷的测定需要在方格坐标纸上以吸光度为纵坐标,全磷(mg/L)为横坐标,绘制校准曲线,在室温 15 °C 以上条件下,放置 30 min 后,使用 880 nm、1 cm 光径比色皿,以空白试验为参比液调节仪器零点,进行比色测定,读取吸光度,依据标准曲线上查得相应的含全磷量,换算全磷含量^[29]。

1.4.3 土壤粒径分析 采用 Mastersizer 3000 激光粒度仪进行土壤粒度测定,仪器测定范围在 0.01 ~ 3 000 μm ^[30]。土壤粒径分级以美国制土壤粒级为标准:黏粒(<2 μm)、粉粒(2~50 μm)、极细砂粒(50~100 μm)、细砂粒(100~250 μm)、中砂粒(250~500 μm)、粗砂粒(500~1 000 μm)、极粗砂粒(1 000~2 000 μm)、石砾(2 000~3 000 μm)。

1.5 数据分析

本研究采用单样本 K-S 检验方法进行不同深度土壤全碳、全氮和全磷含量数据的正态性检验,若检验符合正态分布且组间方差齐,则采用多因素方差分析,否则采用 Wilcoxon 秩和检验非参数方法分析。35 个样地不同生境之间环境因子共线性分析,通过 VIF 膨胀系数(variance inflation factor, VIF)判断其共线性关系,并采用逐步回归法(stepwise regression)筛选最优模型;35 个样地不同生境之间优势物种分布格局分析,采用 R 语言(vegan 包)进行物种集合重排序。优势物种地上、地下不同组织的生物量异速生长,生物量分配模型分析,采用 SMA 标准化主轴回归法(standardized major axis regression, SMA)。最后,本研究基于过程模型分析柴达木盆地优势物种生物量分配驱动因子,采用协方差分析以及结构方程模型进行分析(structural equation model, SEM),以上计算软件使用 R 语言(psych、OpenMx)和 SPSS 23.0(SPSS Inc. USA),可视化工具采用 R 语言 ggplot2、gclus 和 ggpubr 包生成。

2 结果与分析

2.1 柴达木盆地土壤养分与粒径分析

通过对柴达木盆地 35 个不同样地土壤粒径分析,显示其优势植物所在生境的土壤以粉粒、砂粒为主,而黏粒的百分含量最低(~18.2%)。随着土壤深度增加,沙粒和粉粒含量增加,而极粗砂粒和石砾未检测到分布(图 2)。不同样地之间其土壤粒径的组成差异不显著,其土层之间粒径组成不存在垂直

分异,土壤粒度累积频率曲线斜率越大,颗粒分布越均匀。因此,柴达木盆地 35 个不同样地土壤均匀度较好,但黏粒分布少,500~1 000 μm 粒径分布变化不大,表明土壤粒径在这部分区间内最集中。

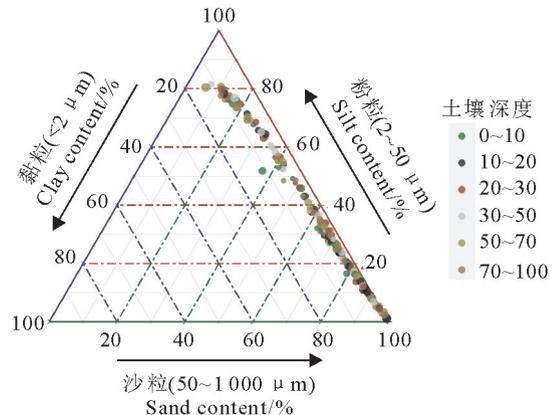


图 2 35 个样地土壤粒径分析

Fig. 2 The correlation analysis of climate for the same phenotypic matrix in 35 sample plots

柴达木盆地物种数据在 35 个样地 R 模式物种集合,具有强烈的生态梯度特征,重排序可知物种多度数据经 Hellinger 转化后,物种存在多个相似聚集,而弦距离和对数转化重排序同样存在明显的相异矩阵间断,由此证明柴达木盆地物种多样性特征是典型的聚集分布,而非随机分布(图 3)。一个聚类树内两个样地之间同表型距离应是两个样地在同一组分类水平内的距离估计,本研究转置原始距离形成同表型距离的矩阵,发现单连接(single-link)与最小二乘法(wrad)聚类同表型距离与物种间弦距离相关性较弱,UPGMA 平均聚合在分析气候因子仍为最优(图 3,相关系数 $R^2 = 0.908$),说明柴达木盆地 35 个样点间水热因子与物种多样性分布相似,存在一个或多个型心。

2.2 VIF 膨胀因子与逐步回归分析

本研究对 19 个气候因子进行相关矩阵判断,根据相关系数、VIF 膨胀因子及逐步回归,筛选得到 7 个主要的气候因子(表 2)。通过对柴达木盆地 35 个采样点地理气候数据和原始相关矩阵总体观察可知,研究区水热因子存在显著相关性。年平均温度(bio1)与研究区极端温度(温度季变化 bio4、最冷月最低温 bio6)之间 VIF 大于 10。同时,最湿季降雨(bio16)与最暖月降雨(bio18) VIF 大于 20。证明研究区气候因子存在冗余,根据 VIF 与 AIC 最大赤池信息为标准,筛选具有两者 VIF 值小于 10 且秩和是否满秩的因子,满足以上条件的因子代入逐步回归方程,保证 AIC 值小于 2,模型保留为本研究区气候背景底值。

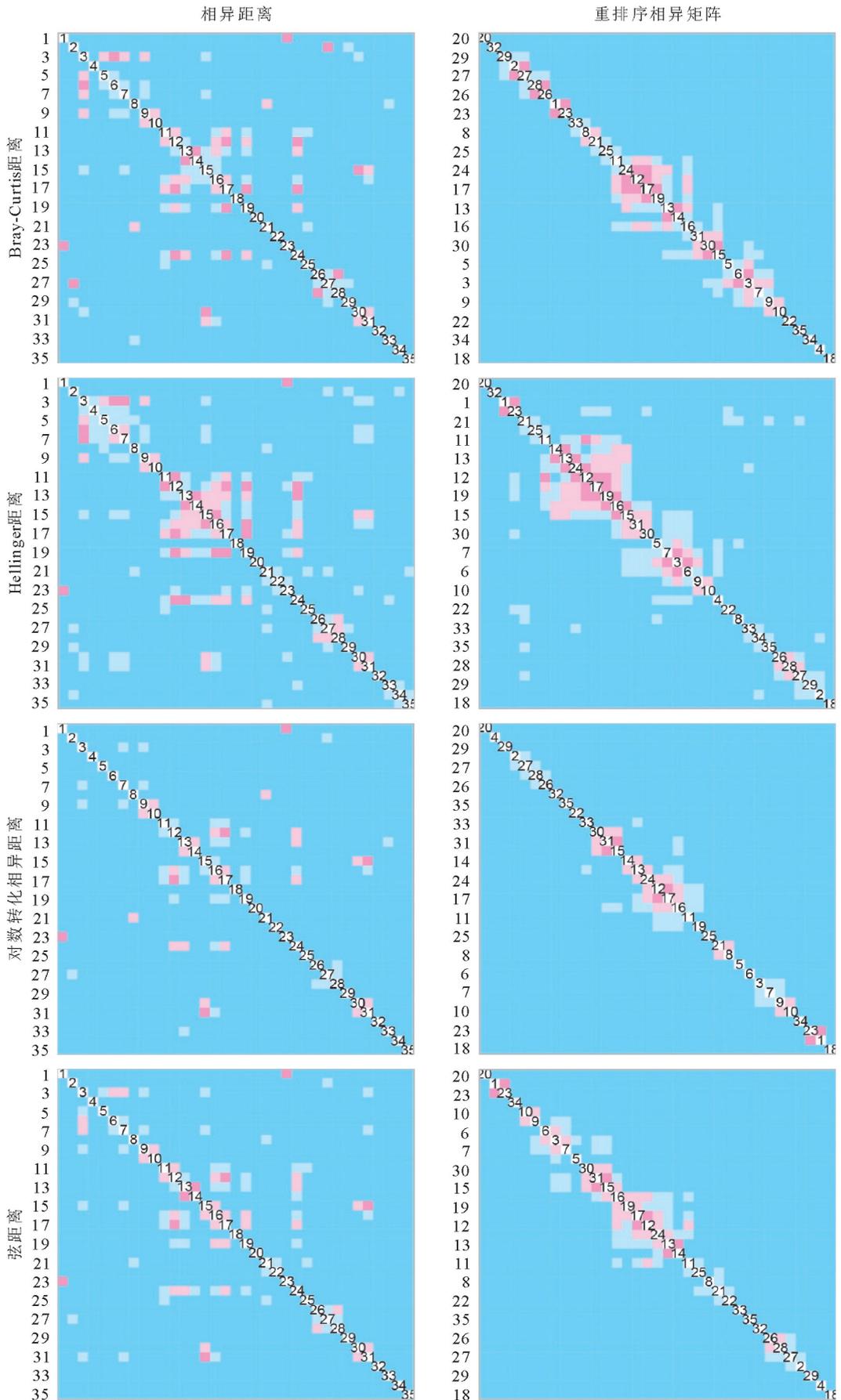


图3 柴达木盆地35个样点物种距离重排序

Fig. 3 Reordering of species distances of 35 sample plots in the Qaidam Basin

表 2 逐步回归法筛选生态因子

Table 2 Screening ecological factors by stepwise regression

类型	因子	模型估计	标准误	t 值	P 值
气候因子	年平均温度 bio1	-8.501	5.209	-1.632	0.117
	昼夜温差日均值 bio2	-0.583	0.251	-2.323	0.029*
	等温性 bio3	0.301	0.137	2.184	0.039*
	温度季变化 bio4	0.028	0.005	5.936	<0.01***
	最冷月最低温 bio6	-0.288	0.122	-2.368	0.027*
	最湿季平均温度 bio8	-0.362	0.221	-1.635	0.116
	最冷季平均温度 bio11	1.659	0.229	7.216	<0.01***
	年平均降雨 bio12	-0.015	0.013	-1.209	0.239
	最湿月平均降雨 bio13	-0.067	0.041	-1.642	0.115
	最干月平均降雨 bio14	-0.165	0.066	-2.485	0.021*
	降雨季变化 bio15	-0.023	0.013	-1.734	0.096
	最湿季降雨 bio16	0.052	0.017	3.146	0.004***
	最干季降雨 bio17	0.048	0.029	1.640	0.115
地理因子	海拔	-1.917	0.101	0.315	<0.01***
总计		残差 0.169			0.012*

注: * 表示最优模型中因子显著性 $P < 0.05$; * * * 表示最优模型中因子显著性 $P < 0.01$ 。

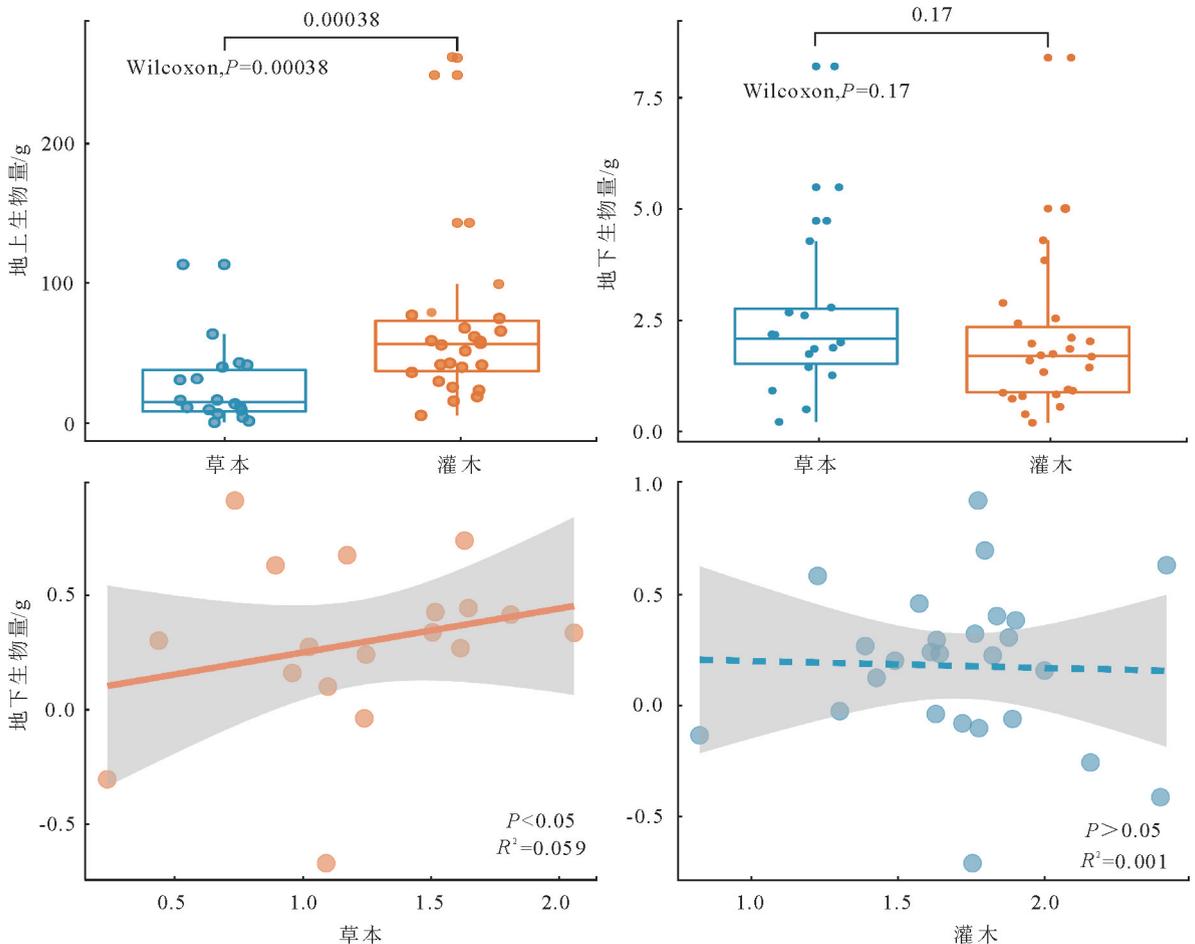


图 4 35 个样地优势物种平均地上(A)与地下(B)生物量差异及生物量分配

Fig. 4 The difference and allocation of above(A) and below-ground(B) biomass of dominant species in 35 sample plots in the Qaidam Basins

2.3 优势物种生物量分配过程

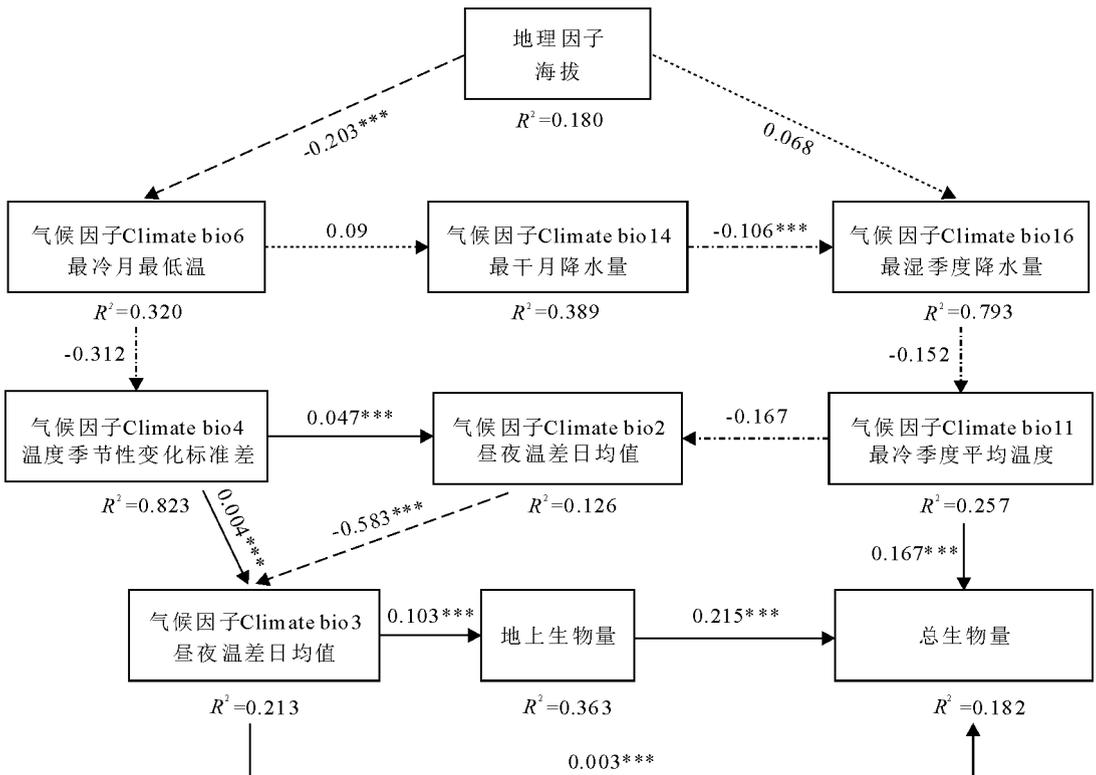
本研究 35 个样地中多年生灌木样地 9 个[碱蓬(*Suaeda glauca*)、松叶猪毛菜(*Oreosalsola laricifolia*)群落], 一年生草本群落 17 个[例如: 风毛菊(*Saussurea japonica*)草甸]而 9 个样地优势物种为灌木、草本混生群落。

如图 4 所示, 本研究 35 个样地内重复样方生物量(草本植物有 9 个样方重复、灌木植物有 5 个样方重复, 混生群落按对角线分为 5 个多年生样方、9 个一年生样方)按样方进行加权平均, 群落中一年生禾本植物的地上生物量显著小于多年生灌木($P < 0.01$), 而一年生禾本植物地上生物量与多年生灌木无显著差异($P = 0.17$), 且多年生灌木植物地上生物量离散度高。

利用逐步回归方法筛选得到 7 个气候因子与海拔 1 个地理因子, 分析地理气候因子、土壤养分及地理因子对优势物种生物量过程(结构方程模型, SEM), 结果显示柴达木盆地极端气候因子对多年生灌木地上生物量的影响效应程度大于地下生物量, 而地理环境因子则无显著差异; 两者均共同影响了优势物种地上、地下生物量。但是气候及地理因

子对植物地下生物量的解释低, 证明某些生物因子(根系竞争)、非生物因子(土壤粒径)影响地下生物量程度更高。

模型通过拟合非生物因素影响地上生物量和总生物量, 证明海拔间接影响了最湿季降雨(bio16), 对最冷月最低温(bio6)产生负影响; 柴达木盆地的温度季节性变化(bio4)、等温性(bio3)和最湿季降雨均直接影响植物地上生物量; 最冷季平均温度(bio11)、最干月平均降雨(bio14)、最湿季降雨和最冷月最低温对总生物量产生直接影响, 且此路径对生物量的影响最强烈。此外, 昼夜温差日均值(bio2)在长期的地上生物量积累过程是较为重要的间接因素; 柴达木盆地地理气候条件通过两种途径影响优势物种的生物量及其分配: (1) 改变最干月降雨与最湿季降雨影响了植物地上生物量, 其直接作用对一年生草本植物影响强烈, 草本植物地上地下生物量表现为异速生长趋势而非生物因子, 如最湿季降雨和最冷月最低温对灌木植物影响小于等温性和温度季变化, 过程模型分析与方差分解结果一致; (2) 通过最大似然法基于生物量和地理气候数据统计, 观测其协方差矩阵和均值向量, 结果显示参数估计的



虚线连接表示中介效益; 实线箭头表示直接关系; 假设模型的两个检验值在回归方程模型修正中;

*** 表示拟合 $P < 0.01$, 以变量 R^2 表示模型中其拟合程度 $R^2 < 0.01$ 代表解释力不足

图 5 柴达木盆地地理气候环境对优势物种地上生物量与总生物量的结构方差模型

Fig. 5 Structural variance model of geographical and climatic environment of Qaidam Basin for aboveground biomass and total biomass of the dominant species

初始值等温性和季节性降雨对总生物量影响较大,且估值均符合渐进正态分布推理结果可靠,迭代计算似然值,发现其前后两个似然值差异小,进一步证明此过程模型收敛,因此保留拟合值、参数估计值和标准误差,输入模型拟合指数(图 5)。

3 讨 论

3.1 柴达木盆地优势物种生物量分配模式

柴达木盆地物种具有强烈的生态梯度特征,研究分析发现,柴达木盆地地上组织(茎、叶片)生物量分配的权衡在不同生活史植被间存在不同的异速生长趋势,多年生灌木、半灌木植物其地上与地下生物量异速比率不显著($P > 0.05$),这意味着在柴达木盆地随着多年生植物地上生物量增加,地下生物量反而没有增加趋势。而大多数繁殖分配与资源异质性紧密相关的多年生植物,生长初期地下生物量优先分配,例如:沙米与沙蒿种群增长率低,这是因为在生长初期,仅有根系能够生长抵达沙地浅层水以下,进行固着吸收充足水分的个体能够渡过完整的生长期,而生育期早期种群中根系异速分配低的个体则由缺少水分补给而退出种群,因此,地下生物量是多年生植被长期的生长结局。本研究同样地间灌木、半灌木植被地上生物量虽然随个体大小而逐渐增大,但地下生物量相对总生物量,比地上生物量分配速率更高,这种显著的幂指数关系说明,柴达木盆地独特的地理、气候条件下,多年生灌木、半灌木植物地上和地下生物量存在显著增加趋势,然而地下生物量异速生长率更高,地上生物量分配速率与地下生物量可能已为不同步生长关系,这也是其生物量分配策略适应高寒环境的气候变异响应。

植物为维持生命活动,通过网络分形结构把有机体的物质能量供应到各个器官,因而异速生长是生物体最基本的规律之一^[31]。从柴达木盆地整体一年生草本植物来看,五星蒿、沙米的总地上生物量和总地下生物量分别与总生物量之间的异速指数存在从 1 转变到 0.75 的过程,说明在这一年生植物在其不同生境条件不存在统一的异速生长指数,从植株完整生活史中分析存在异速指数从 1~0.75 的转变过程。这与多年生植物保守的生物量分配策略不同,异速指数由 1~0.75 的转变过程可能与植物个体生物量分配及种群动态有关,在植物生长发育早期,植物体内大部分为代谢活性组织,且植物叶片生物量正比于个体生物量,因此代谢速率与个体生物量有着较强的线性对应关系,代谢异速指数为 1;而随着个体的生长发育,植物叶片在整体生物量中所

占比例减少,次生结构比例增加,导致代谢活性组织比例减小,从而导致代谢异速指数减小,因而也可推导出代谢指数的变化与植物生物量的分配模式密切相关(不同组织器官间活性组织比例不同)。而白茎盐生草的总光合、总呼吸速率分别与总生物量间的异速指数存在从早期异速指数接近于 1 到中期的 0.75,后期异速指数又转变为 1 的过程,与其地上一地下生物量分配规律相反(中期异速指数为 1.006,早期和后期异速指数分别为 0.807 和 0.816,偏向于地下分配),说明地上生物量与总呼吸及地下生物量与总呼吸间的异速指数可能存在差异(地下单位质量的呼吸速率大于地上单位质量的呼吸速率,且较乌拉尔虫实(*Corispermum squarrosum*)有较大差异,以至于掩盖了个体发育对异速指数的影响),进一步说明植物不同器官间代谢指数可能存在差异,所以随着个体发育,生物量分配的变化,可能是导致发育过程中异速指数变化的原因之一。在其不同生长时期,五种荒漠一年生草本植物不存在唯一异速指数,不完全符合代谢理论小个体异速生长指数为 1 的预测。从整体种内分析,不同荒漠一年生草本植物在其不同生长时期不存在恒定异速指数,各属性间的异速关系受个体发育影响,且不同物种随个体发育其异速关系有不同变化趋势,具有一定物种特异性。从整体种间水平分析,荒漠一年生草本植物其生长前期和中期地上一地下生物量间指数接近于 1,符合等速分配理论,生长后期呈异速生长,指数大于 1,符合最优分配理论,其个体总光合、总呼吸速率分别与总生物量间异速指数呈现先减少后增加的趋势,且很接近 0.75,不符合代谢理论小个体代谢指数为 1 的预测。从相同养分梯度不同生长时期分析,荒漠植物在相同养分条件下其不同生长时期也不存在恒定异速指数,且不同浓度组间其异速指数变化趋势也存在差异^[32]。

3.2 多年生及一年优势物种异速生长规律

在环境条件良好情况下,植物种内邻体之间的相互作用随个体生长或种群密度增加将发生怎样的变化是种群生态学研究热点之一。20 世纪 60 年代,日本生态学家提出植物种群自疏法则,种内个体为了有限的资源而发生竞争,种群内个体会逐渐死亡,种群密度逐渐减小,直至达到平衡状态,这种种群的生长动态过程就叫做自疏(self-thinning)。其后对经济作物的密度效应实际应用发展推导出最终产量恒定法则,即密度和种群内个体的平均生物量存在幂律关系,对数转化后,种群死亡率的调节,也就是 $-3/2$ 自疏指数也可以表现植物个体构件器官

之间的异速生长关系,因此异速比例指数与种群初始密度、萌发时间及个体大小紧密相关。

Enquist 基于代谢生态理论提出了植物物质能量分配等一系列具有普适性的代谢理论模型,生物体代谢速率与个体大小(生物量)存在 -1 到 $-4/3$ 幂律关系^[33],某个种群(小个体)代谢速率(呼吸、光合速率)与个体生物量关系的机理模型斜率接近 1 ,而某个(大个体)斜率接近 $3/4$ 。植物个体在三维空间的生长速度成比例,属于等速生长模型,而基于WBE模型 $-4/3$ 自疏法则则是从植物的异速生长出发,利用个体的代谢速率与个体大小的异速生长关系和资源对植物的限制得到的种群自疏规律。无论 $-3/2$ 自疏法则还是 $-4/3$ 自疏法则,都只是植物种群处于特殊的竞争状态之中^[34],两种理论都有不完备的地方,植物种群的密度调控规律和机理,仍然是种群生态学的研究热点。然而,关于植物物质能量分配中具体异速生长指数依然备受争议:例如,植株平均个体生物量与种群密度的异速生长指数。生物量是植物的基本生物学特征和功能性状之一,是物质能量积累的基本体现^[35]。植物将光合作用产生的物质能量以不同的比例运送到各组织器官,即生物量分配。生物量分配是植物生殖与生存平衡的结果,是比率驱动的过程,受植物的生长发育和环境条件影响。植物生长过程生物量的分配不断变化,各组织器官生物量分配有所区别。不同种源地木荷种群,其环境条件不一致,既生境内的资源总量一致,因此,当种群密度增加时,种群内个体数量增多,但是种群内个体根系对资源的需求基本上是一致的,每个个体所能捕获的资源有限,为了使个体存活下去,相比于调整器官之间的生物量分配,改变植株的形态结构是最容易、最经济的适应策略。植物通过对各个器官生物量分配的权衡,最大化的吸收资源。

本研究发现,不同生活型的植物显著改变了器官间生物量的分配。在一年生种群下,其光合产物更多的分配给了茎和根的生长,同时减少了对叶和块茎的投入,一年生植物对光、水分、矿质营养和地下空间的竞争能力随着密度的上升而增加,这表明多年生生物量分配对于长期的生长策略具有可塑性。随着海拔的增加,增加了对茎和根的投入,这与最优化理论中光资源和水分竞争的预测一样,但是叶生物量分配随着种群密度的上升而下降。温度制约下,多年生灌木、半灌木器官(地上、地下)之间的生物量分配模式并不完全符合最优化分配理论,生物量分配对环境异质性的响应。

3.3 不同生活史植物异速生长与环境适应性关系

植物的功能性状上就其最直观的定义而言,是指物种的耐阴性、耐旱性、耐寒性等特征。其中异速生长是生物体适应环境胁迫(生物、非生物)的形态学特征,生物体在不同生境某一特征的相对生长率,不等于第二特征的相对生长率^[36],而等速理论任务两种特征应该是同比率增加,其特征可以是几何特征,复杂的异速生长不遵循的数学形式^[37],对植物而言,其高与基茎之间(几何特征与形态特征)也可以用异速方程进行描述。因此,植物异速生长与生境条件的功能关系的综合反映,但是不易用客观的办法予以准确衡量。量化功能性状须要具体测量植物各器官甚至整个植株的生理、形态、物候和化学计量学等特征,比如,最大光合速率、光补偿点、枝条水传导率、膨压丧失点、叶氮含量、常绿性/落叶性等,可直接反映植物处理光照、水份、矿质营养和热量等资源的“经济”策略。物种的一系列功能性状协变与权衡的组合,形成所谓适应性征候群(adaptive syndrome),这种征候群导致物种趋近给定环境条件下的最优适合度,影响或者决定物种在环境梯度上的分布与数量。长期以来的研究表明,比叶面积(或比叶质量)、种子重量、木材密度和植株高度同样具有重大生态学意义,完全可以代表植物功能变异的主要维度^[38]。

另外,根据生物过程的不同,植物种群异速生长又分为静态的异速生长、个体生长期的异速生长于进化上的异速生长。本研究是采用夏季植物生长旺盛期,观测群落内一年生禾本与多年生灌木、半灌木静态的异速生长。但是,尤其是多年生物种某一个特定的个体发育阶段多个生物体之间的共同特征是存在共同变化。随着生长周期推移,相同密度菊芋种群,其生物量分配特征相似^[39],不同密度梯度菊芋种群,其光合速率,器官异速生长率存在显著差异。高密度种群茎的异速生长周期早于其他密度。随着种群密度增大,相同生长周期植物静态异速生长曲线已不在复合异速生长曲线,直线形态变为凸型曲线,种群密度越大这种现象越明显^[40-41]。而这种良好生境下的植物异速生长不适用于高原植被环境气候特征^[42-43],油蒿(*Artemisia ordosica*)和杨柴(*Hedysarum laeve*)种群光竞争激烈,其个体可以通过根状茎在其他种群密度较小的区域产生新枝,其静态生长率与种群内个体的平均值没有明显变化^[44]。

本研究发现,一年生禾本地上生物量异速生长高于地下(slope=0.338)而多年生灌木、半灌木地

上、地下生物量无显著异速关系($P > 0.05$),因此没有自疏产生,这是因为一年生与多年生植物混生群落,植物冠幅远未达到密接,且一年生草本植物优势物种多为无性繁殖,而多年生灌木、半灌木植物在年均降雨不同区均有分布,资源竞争不是判断其产生异速生长特征的唯一机制^[45-46],而它们地上、地下生物量(器官)受极端温度(最冷月最低温)、极端降雨(最湿季平均降雨)的直接影响($P < 0.05$),同时海拔是间接作用,土壤养分对其无显著影响。这种可能的征候群导致物种趋近给定环境条件下的最优适合度^[47],高原植物物候影响或者决定物种在环境梯度上的分布与数量,驱动植被异速生长主要机制。

4 结 论

柴达木盆地 35 个样点物种丰富度具有明显的环境梯度特征,优势物种分布模式为集群分布,呈现一个或多个物种集合,而非随机分布,其分布规律与不同样地气候梯度紧密相关。基于逐步回归方法筛选出影响柴达木盆地优势物种分布的 7 个气候因子,发现气候环境对多年生灌木、半灌木植物地上生物量影响程度高于对其地下生物量的影响,而海拔对其地上、地下生物量的影响不显著,但海拔变化间接引起环境水热共变,极端气候对其地上地下植物生物量存在直接正、负影响。结构方程模型对柴达木盆地植被变化趋势及多样性调查起到理论借鉴作用,可为今后该区实施生态环境保护和开展适应环境变化工作等提供参考。

参考文献:

- [1] 徐浩杰,杨太保. 1981—2010 年柴达木盆地气候要素变化特征及湖泊和植被响应[J]. 地理科学进展, 2013, 32(6):868-879.
XU H J, YANG T B. Climate factors change and its impact on lake area and vegetation growth in the Qaidam Basin during 1981—2010[J]. Progress in Geography, 2013, 32(6):868-879.
- [2] 谢长礼. 柴达木生态环境保护与循环经济[M]. 西宁:青海人民出版社, 2013.
- [3] 韩国栋,焦树英,毕力格图,等. 短花针茅草原不同载畜率对植物多样性和草地生产力的影响[J]. 生态学报, 2007, 27(1):182-188.
HAN G D, JIAO SH Y, Biliqetu, et al. Effects of plant species diversity and productivity under different stocking rates in the *Stipa breviflora* Griseb. desert steppe [J]. Acta Ecologica Sinica, 2007, 27 (1): 182-188.
- [4] 凌智永,王建萍,陈 亮,等. 柴达木盆地灌丛沙丘稀土元素地球化学特征与物源[J]. 中国沙漠, 2018, 38(5): 963-971.
LING ZH Y, WANG J P, CHEN L, et al. Rare earth elements' geochemical characteristics of nebkhas in the Qaidam Basin and the provenance[J]. Journal of Desert Research, 2018, 38(5):963-971.
- [5] 尹文杰,张梦琳,胡立堂. 柴达木盆地干旱时空变化特征[J]. 干旱区研究, 2018, 35(2):387-394.
YIN W J, ZHANG M L, HU L T. Spatiotemporal variation of drought in the Qaidam Basin[J]. Arid Zone Research, 2018, 35(2):387-394.
- [6] 王建莹,詹 存,张盼盼. 柴达木盆地降水变化特性研究[J]. 安徽农业科学, 2018, 46(16):157-159.
WANG J Y, ZHAN C, ZHANG P P. Research on precipitation variation characteristics in Qaidam Basin[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2018, 46(16): 157-159.
- [7] 许婉彤,曾 彪,李 博,等. 柴达木盆地气候变化区域性特征及其影响因素[J]. 兰州大学学报(自然科学版), 2019, 55(3):357-364.
XU W T, ZENG B, LI B, et al. Regional differentiation of climate changes in Qaidam Basin and its influencing factors[J]. Journal of Lanzhou University (Natural Sciences), 2019, 55(3):357-364.
- [8] 中国科学院内蒙古宁夏综合考察队. 内蒙古植被[M]. 北京:科学出版社, 1985.
- [9] 陈 彝. 青藏高原高寒草地对气候变化的敏感性及其调控机制[D]. 石家庄:河北师范大学, 2023.
- [10] 蒋丽伟. 柴达木盆地野生种子植物区系特征分析[J]. 西部林业科学, 2019, 48(2):126-134.
JIANG L W. A floristic study of wild seed plants in the tsaidam basin[J]. Journal of West China Forestry Science, 2019, 48(2):126-134.
- [11] 尤勇刚,杨庆华,王 攀,等. 柴达木盆地植被调查与研究[J]. 干旱区资源与环境, 2019, 33(2):183-188.
YOU Y G, YANG Q H, WANG P, et al. Investigation on the vegetations in tsaidam basin[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2019, 33 (2): 183-188.
- [12] 李红梅. 柴达木盆地气候变化对植被的影响分析[J]. 草业学报, 2018, 27(3):13-23.
LI H M. Analysis on the impact of climate change on vegetation in the Qaidam Basin[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2018, 27(3):13-23.
- [13] BLOOM A J, CHAPIN F S, MOONEY H A. Resource limitation in plants—an economic analogy[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1985, 16: 363-392.
- [14] CHAPIN F S III, BLOOM A J, FIELD C B, et al.

- Plant responses to multiple environmental factors[J]. *BioScience*, 1987, 37(1): 49-57.
- [15] 牛建伟, 雷占兰, 周华坤, 等. 种植密度和施氮水平对垂穗披碱草生物量分配的影响[J]. *草业科学*, 2014, 31(7): 1 343-1 351.
- NIU J W, LEI ZH L, ZHOU H K, et al. Reproductive allocation of *Elymus nutans* under different planting densities and nitrogen fertilizing treatments[J]. *Pratacultural Science*, 2014, 31(7): 1 343-1 351.
- [16] RÜNK K, ZOBEL K. Phenotypic plasticity and biomass allocation pattern in three *Dryopteris* (*Dryopteridaceae*) species on an experimental light-availability gradient[J]. *Plant Ecology*, 2007, 193(1): 85-99.
- [17] WILSON J B. A review of evidence on the control of shoot:Root ratio, in relation to models[J]. *Annals of Botany*, 1988, 61(4): 433-449.
- [18] CASPER B B, CAHILL J F, HYATT L A. Above-ground competition does not alter biomass allocated to roots in *Abutilon theophrasti* [J]. *New Phytologist*, 1998, 140(2): 231-238.
- [19] AERTS R, BOOT R G A, VAN DER AART P J M. The relation between above-and belowground biomass allocation patterns and competitive ability[J]. *Oecologia*, 1991, 87(4): 551-559.
- [20] 苏淑兰, 肖建设, 裴青生, 等. 放牧对高寒草地植被生长的影响及其生物量预测模型构建[J]. *草业科学*, 2019, 36(1): 20-26.
- SU SH L, XIAO J SH, PEI Q SH, et al. Effect of grazing on vegetation characters in alpine meadow and its prediction model construction [J]. *Pratacultural Science*, 2019, 36(1): 20-26.
- [21] 吴 让, 韩炳宏, 韩 通, 等. 青海省兴海县天然草地牧草生长发育与气候条件的关系[J]. *草业科学*, 2017, 34(10): 1 991-1 998.
- WU R, HAN B H, HAN T, et al. The relations of natural grassland vegetation growth and climate conditions in Xinghai of Qinghai Province[J]. *Pratacultural Science*, 2017, 34(10): 1 991-1 998.
- [22] ZAK D R, PREGITZER K S, CURTIS P S, et al. Atmospheric CO₂, soil-N availability, and allocation of biomass and nitrogen by *Populus tremuloides* [J]. *Ecological Applications*, 2000, 10(1): 34.
- [23] 何 潇. 吉林省天然针阔混交林林分生物量影响因素与模型研究[D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2022.
- [24] 李小锋, 惠婷婷, 李耀明, 等. 不同放牧管理方式对新疆山地草原植物群落特征的影响[J]. *干旱区研究*, 2024, 41(1): 124-134.
- LI X F, HUI T T, LI Y M, et al. Effects of different grazing management strategies on plant diversity in the mountain grassland of Xinjiang, China [J]. *Arid Zone Research*, 2024, 41(1): 124-134.
- [25] 杨慧琴, 向涌旗, 吕 倩, 等. 3 种混交林造林初期土壤真菌群落结构特征[J]. *生态学报*, 2024, 44(8): 3 360-3 371.
- YANG H Q, XIANG Y Q, LÜ Q, et al. A comparative study on the soil fungal community structure across three mixed forests at the initial stage of afforestation [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2024, 44(8): 3 360-3 371.
- [26] 毛亚辉. 青藏高原高寒沼泽草甸土壤呼吸动态变化及对增温的响应——以瓦颜山为例[D]. 西宁: 青海师范大学, 2016.
- [27] 张馨月, 隋永超, 王 琼, 等. 德兴矿区原生植物根际土壤真菌群落结构和多样性分析[J]. *草地学报*, 2024, 32(10): 3 103-3 112.
- ZHANG X Y, SUI Y CH, WANG Q, et al. Analysis of fungal community structure and diversity in rhizosphere soil of native plants in Dexing mining area [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2024, 32(10): 3 103-3 112.
- [28] 王红兰, 蒋舜媛, 崔俊芳, 等. 基于聚类及 PCA 分析的羌活栽培区土壤质量评价[J]. *安徽农业大学学报*, 2024, 51(5): 857-864.
- WANG H L, JIANG SH Y, CUI J F, et al. Soil quality evaluation of *Notopterygium incisum* cultivation area based on cluster and PCA analysis [J]. *Journal of Anhui Agricultural University*, 2024, 51(5): 857-864.
- [29] 王 瑾. 土壤理化性质及外源养分添加对土壤有机碳平均周转时间的影响[D]. 南京: 南京信息工程大学, 2022.
- [30] 马黎春, 盛建东, 蒋平安, 等. 克拉玛依干旱生态农业区土壤质地的空间异质性研究[J]. *干旱区地理*, 2006, 29(1): 109-114.
- MA L CH, SHENG J D, JIANG P A, et al. Spatial variability of soil texture in Karamay arid zone [J]. *Arid Land Geography*, 2006, 29(1): 109-114.
- [31] 李奋灿. 密度制约的菊芋生长及产量特性研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2019.
- [32] 吴 凡. 荒漠草本植物在不同营养条件下不同生长期异速生长规律研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2017.
- [33] 邓建明. 水分梯度条件下植物群体调控的异速比例变化规律研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2007.
- [34] MEDHURST J, PARSEBY J, LINDER S, et al. A whole-tree chamber system for examining tree-level physiological responses of field-grown trees to environmental variation and climate change [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2006, 29(9): 1 853-1 869.
- [35] 程栋梁, 钟全林, 林茂兹, 等. 植物代谢速率与个体生物量关系研究进展[J]. *生态学报*, 2011, 31(8): 2 312-2 320.

- CHENG D L, ZHONG Q L, LIN M Z, et al. The advance of allometric studies on plant metabolic rates and biomass[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(8): 2 312-2 320.
- [36] 何 东. 植物功能性状变异与群落构建——以黑石顶常绿阔叶林为例[D]. 广州: 中山大学, 2016.
- [37] WRIGHT I J, WESTOBY M, REICH P B. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span[J]. *Journal of Ecology*, 2002, 90(3): 534-543.
- [38] SHINOZAKI K, KIRA T. Intraspecific competition among higher plants. VII. Logistic theory of the C-D effect[J]. *Journal of the Institute of Polytechnics; Series D*, 1956, 12: 69-82.
- [39] SHIPLEY B, MEZIANE D. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation[J]. *Functional Ecology*, 2002, 16(3): 326-331.
- [40] 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 and Systematics*, 2000, 3(2): 115-127.
- [41] SNELL T W, BURCH D G. The effects of density on resource partitioning in *Chamaesyce hirta* (Euphorbiaceae)[J]. *Ecology*, 1975, 56(3): 742-746.
- [42] HODÁNOVÁ D. Plant strategies and vegetation processes[J]. *Biologia Plantarum*, 1981, 23(4): 254.
- [43] CONNOLLY J. On the use of response models in mixture experiments[J]. *Oecologia*, 1987, 72(1): 95-103.
- [44] ELLIS R H, SALAHI M, GOODING M J, et al. Optimising inputs for contrasting cultivars: quantifying the effects of plant population density and nitrogen fertilizer on the yield of four cultivars of spring wheat[J]. *Aspects of Applied Biology*, 1997.
- [45] POORTER H, REMKES C, LAMBERS H. Carbon and nitrogen economy of 24 wild species differing in relative growth rate[J]. *Plant Physiology*, 1990, 94(2): 621-627.
- [46] 朱志红, 王 刚. 燕麦表型可塑性与繁殖分配的研究[J]. *兰州大学学报*, 2002, 38(1): 76-83.
- ZHU ZH H, WANG G. Studies on the phenotypic plasticity and reproductive allocation in *Avena sativa* L[J]. *Journal of Lanzhou University*, 2002, 38(1): 76-83.
- [47] KALISZ S. Introduction to Plant Population Biology [M]. Fourth Edition, By Jonathan Silvertown and Deborah Charlesworth, The Quarterly Review of Biology, 2003, 11: 1-6.
- ~~~~~
- (上接第 61 页)
- [8] HALL B G. Building phylogenetic trees from molecular data with MEGA[J]. *Molecular Biology and Evolution*, 2013, 30(5): 1 229-1 235.
- [9] 谭 瑶, 赵 清, 舒为群, 等. K-B 纸片扩散法药敏试验[J]. *检验医学与临床*, 2010, 7(20): 2 290-2 291.
- [10] 张 昊, 袁恒豫, 毕澜婷, 等. 拮抗金黄色葡萄球菌的细菌分离及其作用机制[J]. *中国兽医学报*, 2020, 40(4): 730-734.
- ZHANG H, XI H Y, BI L T, et al. Bacterial isolation of antagonistic *Staphylococcus aureus* and its mechanism of action [J]. *Chinese Journal of Veterinary Medicine*, 2020, 40(4): 730-734.
- [11] JANKIEWICZ M, ŁUKASIK J, KOTOWSKA M, et al. Strain-specificity of probiotics in pediatrics: A rapid review of the clinical evidence[J]. *Journal of Pediatric Gastroenterology and Nutrition*, 2023, 76(2): 227-231.
- [12] YIBAR A, YILDIZ O, KUCUK S C, et al. Investigation of vitality, antibacterial properties, and antagonistic effects of probiotic bacteria in probiotic dairy products[J]. *International Food Research Journal*, 2024, 31(1): 107-118.
- [13] CHOPRA I, ROBERTS M. Tetracycline antibiotics: Mode of action, applications, molecular biology, and epidemiology of bacterial resistance[J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 2001, 65(2): 232-260.
- [14] AGERSØ Y, STUER-LAURIDSEN B, BJERRE K, et al. Antimicrobial susceptibility testing and tentative epidemiological cutoff values for five *Bacillus* species relevant for use as animal feed additives or for plant protection[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2018, 84(19): e01108-18.
- [15] 姜北辰, 贺凯茹, 杨姗姗, 等. 枯草芽孢杆菌抑菌成分研究进展[J]. *乳业科学与技术*, 2023, 46(2): 35-41.
- JIANG B CH, HE K R, YANG SH SH, et al. Advances in the study of bacteriostatic substances from *Bacillus subtilis* [J]. *Journal of Dairy Science and Technology*, 2023, 46(2): 35-41.
- [16] 宋俊男. 水产养殖用益生菌的分离鉴定及其应用潜力评估[D]. 广州: 华南理工大学, 2020.