

荒漠草原猪毛蒿种群繁殖特征的土壤驱动因子分析

陈 林 王 磊 杨新国 宋乃平* 李月飞 苏 莹 卞莹莹 祝忠有 孟文婷

宁夏大学西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室, 银川 750021; 宁夏大学西北土地退化与生态恢复国家重点实验室培育基地, 银川 750021

摘 要 繁殖是植物生命活动的重要环节, 了解植物的繁殖特征是解释植物生态适应性和制定有效管理措施的重要依据。该研究以荒漠草原猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)种群为研究对象, 通过测定不同土壤类型的理化性质和猪毛蒿的繁殖特征, 以期探讨影响其繁殖特征的主要土壤驱动因子。结果表明: 灰钙土、风沙土和基岩风化残积土的水溶性碳含量、全氮含量、全磷含量、全盐含量、土壤水分含量、土壤硬度存在显著差异。猪毛蒿平均个体大小、单株头状花序的平均质量和数量均以灰钙土生境下最大, 基岩风化残积土最小。繁殖分配在不同土壤类型下无显著差异, 但与单个头状花序质量、单株头状花序数量和质量间呈极显著正相关关系。单株头状花序数量与单个头状花序质量间呈负相关关系。在风沙土生境下, 单株头状花序质量主要受到土壤水溶性碳含量、土壤水分含量以及pH值的共同影响; 单株头状花序数量受全盐含量的影响最大; 繁殖分配和单个头状花序质量主要受全碳含量的影响。灰钙土生境下, 单株头状花序质量与土壤水溶性碳含量、土壤水分含量和有机碳含量呈正相关关系; 速效氮含量显著影响着单株头状花序数量。而基岩风化残积土生境下, 繁殖特征的变异主要受到土壤水溶性碳含量、土壤硬度、土壤水分含量、全磷和速效磷含量的影响。综合分析发现, 土壤因子对猪毛蒿繁殖特征的影响程度不同, 其中单株头状花序数量和质量极显著地受到土壤水溶性碳含量和土壤水分含量的影响, 繁殖分配和单个头状花序质量与土壤水溶性碳含量、土壤水分含量呈负相关关系。因此, 土壤水溶性碳含量和土壤水分是荒漠草原地区影响猪毛蒿种群繁殖特征的主要土壤因子。

关键词 荒漠草原; 猪毛蒿; 繁殖特征; 土壤因子; 冗余分析

陈林, 王磊, 杨新国, 宋乃平, 李月飞, 苏莹, 卞莹莹, 祝忠有, 孟文婷 (2019). 荒漠草原猪毛蒿种群繁殖特征的土壤驱动因子分析. 植物生态学报, 43, 65–76. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0211

Reproductive characteristics of *Artemisia scoparia* and the analysis of the underlying soil drivers in a desert steppe of China

CHEN Lin, WANG Lei, YANG Xin-Guo, SONG Nai-Ping*, LI Yue-Fei, SU Ying, BIAN Ying-Ying, ZHU Zhong-You, and MENG Wen-Ting

Breeding Base for State Key Laboratory of Land Degradation and Ecological Restoration in Northwest China, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; and Key Laboratory for Restoration and Reconstruction of Degraded Ecosystem in Northwest China of Ministry of Education, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

Abstract

Aims Reproduction is an important part of plant life activities, and thus the reproductive characteristics of plants play an important role in explaining the ecological adaptability of plants as well as developing effective management strategy plans. The aims of this study are to explore the reproductive characteristics of *Artemisia scoparia* and analyze its main soil driving factors in a desert steppe of China.

Methods As a method to extract and summarize the variation in a set of response variables, the redundancy analysis can be explained by a group of explanatory variables. In the present study, we selected the *A. scoparia* population in a desert steppe, and examined physicochemical properties of different soil types and reproductive characteristics of *A. scoparia* with the redundancy analysis.

Important findings There were significant differences in water-soluble carbon content (C_{ws}), total nitrogen content (TN), total phosphorus content (TP), total salt content (TS), soil moisture (M_s) and soil hardness (SH) of

收稿日期Received: 2018-08-25 接受日期Accepted: 2018-12-14

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0500709)、宁夏高等学校一流学科建设(生态学)资助项目(NXYLXK2017B06)、宁夏自然科学基金(2018AAC03037)和第三批宁夏青年科技人才托举工程项目(TJGC2018068)。Supported by the National Key R&D Program of China (2016YFC0500709), Ningxia University Top-ranking Discipline Construction Funding Project (Ecology) (NXYLXK2017B06), the Natural Science Foundation of Ningxia (2018AAC03037), and The Third Batch of Ningxia Youth Talents Supporting Program (TJGC2018068).

* 通信作者Corresponding author (songnp@163.com)

calcareous soil (SS), aeolian sand soil (ASS) and weathered residual soil (WB). The average mass (M_a), the number (N_i) of average individual head inflorescence, and the average individual size (S_{ai}) of a single plant were the largest in the SS habitat, followed by ASS and WB. No significant difference was observed in reproductive allocation (R_a) of *A. scoparia* in different soil types. An extremely significant positive correlation was observed between R_a and the quality of single capitate inflorescence (M_e), N_i and M_a , respectively, while N_i was negatively correlated with M_e . The variation of the reproductive characteristics of *A. scoparia* was mainly affected by soil water soluble carbon content (C_{ws}), soil hardness (SH), soil moisture (M_s), TP and available phosphorus content (AP) in WB habitat. M_a was mainly affected by C_{ws} , M_s and pH value; N_i was mainly affected by total salt content (TS); R_a and M_e were mainly affected by total carbon content (C_t) in the ASS habitat. M_a was positively correlated with C_{ws} , M_s and C_o , while the correlation between M_a and C_o was not significant; N_i was significantly affected by available nitrogen content (AN) in the SS habitat. A comprehensive analysis of the three soil types showed that the total explanatory amount of soil factors affecting the reproductive characteristics of *A. scoparia* was 30.74%. M_a and N_i were significantly affected by C_{ws} and M_s . R_a and M_e were negatively correlated with C_{ws} and M_s though they are not statistically significant. We conclude that C_{ws} and M_s are the main soil factors affecting the reproductive characteristics of *A. scoparia* populations in the desert grassland.

Key words desert steppe; *Artemisia scoparia*; reproductive characteristic; soil factor; redundancy analysis

Chen L, Wang L, Yang XG, Song NP, Li YF, Su Y, Bian YY, Zhu ZY, Meng WT (2019). Reproductive characteristics of *Artemisia scoparia* and the analysis of the underlying soil drivers in a desert steppe of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 65–76. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0211

繁殖不仅是种群形成、发展和进化的核心问题,也是生物群落和生态系统演替的基础(陈亭和王一峰, 2014)。不同种类的植物采取不同的繁殖方式以维持其种群的延续,并形成多样化的分布格局(L'Hérault *et al.*, 2013; 王芸芸等, 2014)。因此,繁殖特征一定程度上反映了植物适应环境变化的策略(Gélin *et al.*, 2016; 肖红等, 2018)。同时,了解植物的繁殖特征也是制定有效管理措施的重要依据(Kendall *et al.*, 2011),特别是植物自然繁殖更新能力作为干旱区植被管理和恢复实践的重要研究内容,一直受到人们的关注(Vavrek *et al.*, 1997; 刘志民等, 2003a)。自20世纪80年代以来,对植物繁殖适应性的研究逐渐增多,繁殖生态学成了国际生态学领域的一个新热点(Xu, 1999; 张大勇和姜新华, 2001)。

猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)是菊科蒿属草本,是一种C₃植物,却呈现类似CAM植物的叶片特性(杜华栋等, 2016),广布于欧亚大陆温带至亚热带地区(马德滋, 1986; 李克昌和郭思加, 2012),在局部地区成为植物群落的优势种,单个样地覆盖度可超过50%(焦菊英等, 2008)。目前,国内外学者对蒿属植物的研究多集中在植物生理、化学和药理学/配药领域(陈林等, 2017),特别是猪毛蒿的化学成分及其医药用途方面是研究热点,但较少考虑土壤因子对猪毛蒿繁殖特征的影响,特别是荒漠草原异质生境条件下,以不同土壤因子为驱动力,对猪毛蒿繁

殖特征及其影响因素的研究很少有报道。

在自然界,植物所处的生境条件在时间和空间上都是变化的,不仅在大的空间尺度上存在,在小尺度上也被探测到(董鸣, 1996),甚至10 cm尺度上微生境的异质性也有学者进行了研究(Gray & Spies, 1997),均发现生境的异质性对植物的生长、定居、存活、分布等产生影响。宁夏中部荒漠草原相对海拔变化较小,无明显的气候垂直分布区域,海拔差异不会对气压、气温的差异等造成很大影响,该区域土壤水分、养分状况主要受地形起伏、地面高度、土壤类型等差异的影响形成异质性环境,进而造成植被空间分布格局的差异(刘方等, 2008; 赵连春等, 2017),植被类型往往表现为斑块性(宋乃平等, 2018)。因此,生境异质性是影响植物的重要因素(Palmer & Dixon, 2010; 陈云等, 2016; 王慧杰等, 2016)。而植物的繁殖性状同时受到内在遗传和外在环境因子的共同影响(李冰等, 2013),外在环境的作用对植物的影响更显著(张大勇和姜新华, 2001)。分析影响植物繁殖特征的众多因素并找出主要影响因素,是需要重点研究的内容。

但从不同角度研究同一个问题,经常得出矛盾的结论(Mayer *et al.*, 2011)。所以从不同的因素中综合分析并找出影响植物繁殖特征的主要选择压力,是摆在植物繁殖生态学家面前的挑战(任明迅等, 2012)。在众多的环境因子中,土壤因子往往制约着

荒漠植物生命过程,起着关键作用(霍举颂等, 2017)。因此本研究基于对宁夏荒漠草原地区猪毛蒿种群繁殖特征的调查,以土壤类型和驱动因子为切入点,采用约束性排序中的冗余分析来探讨:(1)不同土壤类型对猪毛蒿的繁殖特征是否有影响;(2)哪些土壤因子对猪毛蒿繁殖特征起主要影响作用。通过此研究揭示异质生境下猪毛蒿繁殖特征与土壤驱动因子的关系及其机制,以期为荒漠草原恢复和管理提供理论参考和科学依据。

1 研究方法

1.1 研究区概况和样地选择

本研究区位于宁夏中部干旱带的荒漠草原,为鄂尔多斯高原缓坡起伏地带。干旱少雨,蒸发量大,冬春两季风大沙多,属典型的中温带大陆性气候(宋乃平等, 2018)。近50年年平均气温为8.46 °C,年降水量为276.3 mm,年日照时间为2 862.6 h。该区域植被主要受水分因素限制(Ramakrishna *et al.*, 2003),表现为物种多样性较低、群落结构简单、沙生特征明显,地下水资源匮乏且植物常常无法利用(刘小丹等, 2015; Tang *et al.*, 2017; Wang *et al.*, 2018)。

采用典型样地调查方法,样地设置主要考虑土

壤类型和地形地貌等要素,在宁夏中部荒漠草原区选取39个猪毛蒿群落样地(图1; 附录I),为减少抽样误差,每个样地分别设置3–5个1 m × 1 m的样方,样方间隔距离大于10 m,共190个样方。其中,风沙土生境105个样方,灰钙土生境为65个,基岩风化沉积土生境为20个。取样前1个月内无>5 mm单次降水且近7天内无降水事件发生。用GPS定位并记录采样点的经纬度和海拔等信息。

1.2 植株特征和繁殖特征测定

盖度测量选择常用的目测估算法;高度和冠幅为样方内随机选取有代表性的3–5株,用卷尺测量地上部分自然高度和冠幅后取其平均值。在样方内随机选取生长健康,没有人为干扰和病虫害影响的个体,挖取整株,分株装于信封带回实验室。再次清理干净后,测量其主根最长部分记为根长,用游标卡尺测量其茎部直径记为茎粗,把植株分为头状花序、根、茎和叶等部分,分别装入信封并置于(65 ± 2) °C烘箱中烘干至恒定质量,然后用1/10000电子天平称取质量。地上生物量为头状花序、茎和叶生物量之和。总生物量为地上生物量和根生物量之和。根冠比为根生物量与地上生物量的比值。营养器官生物量为根、茎和叶生物量之和。

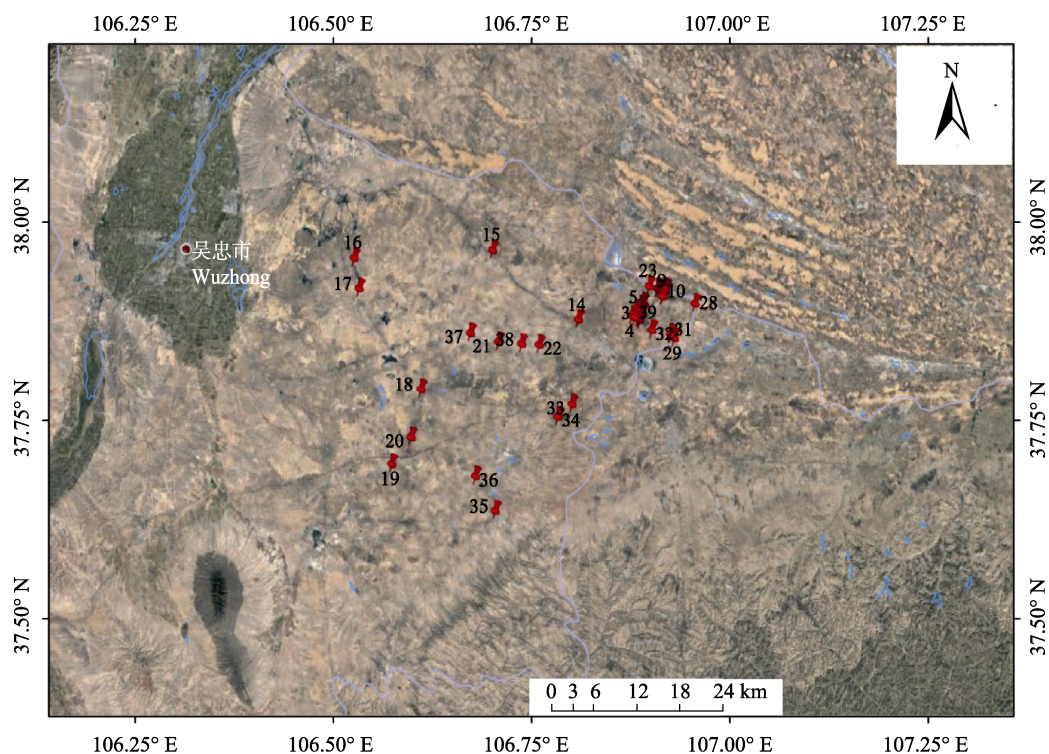


图1 宁夏荒漠草原猪毛蒿采集样地分布点。

Fig. 1 Sampling sites of *Artemisia scoparia* in the desert steppe of Ningxia.

本研究中猪毛蒿个体大小以地上生物量干质量表示(刘左军等, 2002; 何玉惠等, 2009); 繁殖器官大小以头状花序干质量表示。统计单株猪毛蒿的生物量、繁殖体数量、繁殖体质量, 并计算单个繁殖体质量, 单个繁殖体质量为单株繁殖体质量与单株繁殖体数量的比值。繁殖分配为繁殖器官干质量占总生物量干质量的百分比。

1.3 土壤因子测定

在所调查的植株样方内, 采用便携式土壤水分测量仪(ML3, Delta-T, Burwell, UK)和数显式土壤紧实度仪(SC-900, Spectrum Technologies, Aurora, USA)分别对0–10和10–20 cm土层土壤水分含量(M_s)和0–5、5–10和10–20 cm土壤硬度(SH)进行测量。pH值采用电位法测定, 水土质量比为5:1; 全盐含量(TS)通过电导率换算而成; 易氧化碳含量(C_{eo})采用 $KMnO_4$ 氧化比色法测定; 用蒸馏水浸提0.45 μm 滤膜过滤后采用 K_2CrO_7 法测定水溶性碳含量(C_{ws}); 有机碳含量(C_o)采用 K_2CrO_7 氧化法测定; 全碳含量(C_t)采用元素分析仪(vario MACRO, Elementar, Langensfeld, Germany)测定; 全磷含量(TP)采用钼锑抗比色法测定; 速效磷含量(AP)采用 $0.5\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ $NaHCO_3$ 浸提-钼锑抗比色法测定; 速效钾含量(AK)采用乙酸铵浸提-火焰光度法测定; 全氮含量(TN)采用凯氏定氮法测定; 碱解氮含量(AN)采用碱解扩散法测定(鲍士旦, 2000)。

1.4 数据统计与分析

所有数据在Excel 2016和SPSS 21.0软件中进行统计、计算、分析和制图, 采取单因素方差分析和最小显著差异(LSD)法分析异质生境土壤理化性质、猪毛蒿株高、茎粗、根长、根质量以及各生物量等方面的差异。0–20 cm土层土壤含水量为0–10和10–20 cm土层土壤含水量的加权平均值。0–20 cm土层土壤硬度为0–5、5–10和10–20 cm土层土壤硬度的加权平均值。变异系数为标准偏差与平均值之比。采用RStudio和Canoco 5.0软件绘制猪毛蒿繁殖特征和植株特征的相关关系图, 分析不同土壤类型下猪毛蒿繁殖特征和土壤因子之间的关系。将样地内猪毛蒿的繁殖特征指标设为响应变量, 包括单株头状花序数量、单个头状花序质量、单株头状花序质量和繁殖分配; 将土壤因子中的不同深度 M_s 、不同深度 SH 、 C_{eo} 、 C_{ws} 、 C_o 、 C_t 、 AP 、 AK 、 AN 、 TN 、 TP 、pH

值和 TS 等18个指标综合构建解释变量。选择用RDA或CCA分析: 需先做去趋势对应分析(DCA), 根据分析结果中Axis Lengths第一轴的大小, 如果大于4.0, 就应选CCA (基于单峰模型, 典范对应分析); 如果在3.0–4.0之间, 选RDA和CCA均可; 如果小于3.0, RDA的结果则更合理(基于线性模型, 冗余分析); 本操作在RStudio软件中执行。分析结果表明第一排序轴长小于3.0, 因此本项研究用RDA进行猪毛蒿种群繁殖特征与土壤因子的关系分析, 使用蒙特卡洛法, 用999个序列检验判断变量的解释能力。

2 结果和分析

2.1 土壤因子特性分析

从表1可以看出, 所调查样地中的3种土壤类型理化性质存在一定的差异。 C_{ws} 、 TN 、 TP 、 M_s 间存在极显著差异($p < 0.01$), TS 和 SH (0–20 cm)存在显著差异($p < 0.05$)。其中, 风沙土中的 C_{ws} 极显著低于灰钙土和基岩风化沉积土($p < 0.01$); 基岩风化沉积土中的 TN 极显著低于灰钙土和风沙土($p < 0.01$); 风沙土中的 TP 则极显著低于灰钙土和基岩风化沉积土($p < 0.01$); 表层 M_s (0–20 cm)则是灰钙土中极显著高于基岩风化沉积土($p < 0.01$), 风沙土最低; 风沙土中的 TS 显著低于灰钙土和基岩风化沉积土($p < 0.05$); SH (0–20 cm)则表现为灰钙土>基岩风化沉积土>风沙土。而 C_{eo} 、 C_o 、 C_t 、 AP 、 AK 、 AN 、pH值、 SH (5 cm、10 cm和20 cm)间则无显著差异($p > 0.05$)。

2.2 不同土壤类型下猪毛蒿的繁殖特征

猪毛蒿种群在荒漠草原普遍存在, 不同土壤类型下均有生长, 本研究中猪毛蒿个体大小以单株总生物量表示, 不同生境下的大小排序为: 灰钙土(10.60 g) > 风沙土(7.07 g) > 基岩风化残积土(1.28 g)。基岩风化残积土生境下猪毛蒿的繁殖分配(0.49 ± 0.08)略低于风沙土(0.54 ± 0.13)和灰钙土(0.52 ± 0.11), 但三者间均未达到显著差异($p > 0.05$)。灰钙土生境下单株头状花序数量的平均值(7 283.31个)远高于风沙土(4 700.94个)和基岩风化残积土(941.47个)($p < 0.05$), 风沙土中的变异系数高达307%, 单株头状花序数量最大值高达108 841个。基岩风化残积土生境下单株头状花序质量平均值(0.59 g)显著低于灰钙土(4.82 g)和风沙土生境(3.25 g) ($p < 0.05$)。风沙土中单个头状花序质量

表1 猪毛蒿种群不同生境中土壤特性的比较(平均值±标准误差)

Table 1 Comparisons of soil properties in three soil types from the different habitats of *Artemisia scoparia* (mean ± SE)

土壤特性 Soil property	ASS	SS	WB	ANOVA	
				<i>F</i>	<i>p</i>
C_{eo} (mg·g ⁻¹)	1.022 ± 0.760	1.088 ± 1.065	0.639 ± 0.337	2.192	0.115
C_{ws} (mg·g ⁻¹)	0.048 ± 0.178	0.209 ± 0.439	0.297 ± 0.557	7.006	<0.001***
C_o (%)	0.449 ± 0.477	0.450 ± 0.187	0.424 ± 0.139	0.042	0.959
C_t (%)	0.541 ± 0.242	0.605 ± 0.401	0.654 ± 0.268	1.594	0.206
AP (mg·kg ⁻¹)	2.776 ± 1.875	2.625 ± 1.854	1.755 ± 1.170	2.672	0.072
AK (mg·kg ⁻¹)	81.592 ± 37.170	71.040 ± 40.591	70.963 ± 40.242	1.668	0.192
AN (mg·kg ⁻¹)	230.668 ± 123.556	191.756 ± 54.719	237.687 ± 285.222	1.787	0.170
TN (%)	0.034 ± 0.013	0.040 ± 0.013	0.027 ± 0.011	9.938	<0.001***
TP (%)	0.029 ± 0.013	0.037 ± 0.010	0.038 ± 0.010	10.480	<0.001***
pH	9.076 ± 0.209	9.092 ± 0.165	9.090 ± 0.288	0.191	0.827
TS (g·kg ⁻¹)	0.265 ± 0.045	0.315 ± 0.198	0.317 ± 0.155	3.409	0.035*
M_s , 10 cm (%)	7.591 ± 1.997	10.268 ± 3.757	8.990 ± 2.813	17.556	<0.001***
M_s , 20 cm (%)	7.309 ± 2.588	9.902 ± 4.008	8.768 ± 1.898	13.529	<0.001***
M_s , 0–20 cm (%)	7.489 ± 1.707	10.031 ± 3.274	8.747 ± 1.652	22.330	<0.001***
SH , 5 cm (kPa)	1 003.436 ± 516.201	1 245.283 ± 796.110	1 060.000 ± 560.993	2.824	0.062
SH , 10 cm (kPa)	1 377.634 ± 709.554	1 697.746 ± 1 196.433	1 611.250 ± 870.530	2.058	0.131
SH , 20 cm (kPa)	2 032.554 ± 1303.646	2 465.967 ± 1 338.089	2 281.400 ± 1 124.882	2.140	0.121
SH , 0–20 cm (kPa)	1 471.208 ± 678.777	1 807.194 ± 896.430	1 659.950 ± 726.002	3.714	0.026*

ASS, 风沙土; SS, 灰钙土; WB, 基岩风化沉积土。AK, 速效钾含量; AN, 碱解氮含量; AP, 速效磷含量; C_{eo} , 易氧化碳含量; C_o , 有机碳含量; C_t , 全碳含量; C_{ws} , 水溶性碳含量; M_s , 土壤水分含量; SH , 土壤硬度; TN , 全氮含量; TP , 全磷含量; TS , 全盐含量。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。
ASS, aeolian sand soil; SS, calcareous soil; WB, weathered residual soil. AK, available potassium content; AN, alkaline nitrogen content; AP, available phosphorus content; C_{eo} , easily oxidized organic carbon content; C_o , organic carbon content; C_t , total carbon content; C_{ws} , soil water soluble carbon content; M_s , soil moisture content; SH , soil hardness; TN , total nitrogen content; TP , total phosphorus content; TS , total salt content. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

表2 不同土壤类型下猪毛蒿的繁殖特征

Table 2 Reproductive characteristics of *Artemisia scoparia*

繁殖特征 Reproductive characteristic	土壤类型 Soil type	最大值 Max value	最小值 Min value	平均值 Average	标准偏差 Standard deviation	变异系数 Coefficient of variation
S_{ai}	ASS	157.89	0.16	7.07	19.75	2.79
	SS	138.22	0.25	10.60	25.62	2.42
	WB	4.02	0.29	1.28	1.23	0.95
R_a	ASS	0.78	0.05	0.54	0.13	0.24
	SS	0.73	0.21	0.52	0.11	0.20
	WB	0.61	0.33	0.49	0.08	0.14
N_i	ASS	108 841.00	107.00	4 700.94	14 557.55	3.07
	SS	79 019.00	122.00	7 283.31	17 272.63	2.37
	WB	3 414.00	202.00	941.47	988.64	1.05
M_e	ASS	42.2	1.8	8.1	4.7	5.5
	SS	15.0	2.9	7.2	2.3	3.2
	WB	7.7	4.7	6.1	1.0	1.6
M_a	ASS	71.25	0.06	3.25	9.14	2.79
	SS	68.30	0.06	4.82	12.41	2.58
	WB	2.13	0.14	0.59	0.63	1.06

ASS, 风沙土; SS, 灰钙土; WB, 基岩风化沉积土。 M_a , 单株头状花序质量(g); M_e , 单个头状花序质量($g \times 10^{-4}$); N_i , 单株头状花序数量; R_a , 繁殖分配; S_{ai} , 个体大小, 以单株总生物量表示(g)。

ASS, aeolian sand soil; SS, calcareous soil; WB, weathered residual soil. M_a , capitulum mass of each individual plant (g); M_e , each acptitulum mass ($g \times 10^{-4}$); N_i , capitulum number of each individual plant; R_a , reproductive allocation; S_{ai} , total biomass (g).

(8.1×10^{-4} g)和灰钙土(7.2×10^{-4} g)、基岩风化残积土(6.1×10^{-4} g)生境下差异不大($p > 0.05$), 最大值仅为 42.2×10^{-4} g。

2.3 繁殖特征和植株性状的相关性分析

植物的生长与繁殖能力是植物适应环境的体现, 是统一的整体, 所以植株繁殖特征也必然与植株的各生长特征紧密联系(刘志民等, 2003b)。猪毛蒿繁殖特征间的相关性分析表明, 繁殖分配与单个头状花序质量、单株头状花序数量与质量间呈极显著正相关关系($r = 0.44$, $r = 0.97$, $p < 0.001$), 单株头状花序数量与单个头状花序质量呈显著负相关关系($r = -0.17$, $p < 0.05$)。繁殖分配与单株头状花序数量和单株头状花序质量间、单个头状花序质量与单株头状花序质量间均无相关关系($p > 0.05$)。

植株性状特征之间的相关性分析表明, 除了盖度与平均冠幅、平均高度与根长、根冠比与根生物量、根长、营养器官生物量、平均冠幅和茎粗间无显著相关关系($p > 0.05$)外, 所测定的其他植株特征之间均呈显著或极显著相关关系($p < 0.05$ 或 $p < 0.001$)。

猪毛蒿繁殖特征与植株性状特征之间的相关性分析表明, 繁殖分配与平均高度和茎粗呈极显著负相关关系($r = -0.31$, $p < 0.001$; $r = -0.28$, $p < 0.001$)。单株头状花序数量与根冠比呈显著负相关关系($r = -0.19$, $p < 0.05$), 与其他指标间均呈现极显著正相关关系($p < 0.001$)。单个头状花序质量仅与根长存在显著正相关关系($r = 0.17$, $p < 0.05$), 而与其他指标均无相关关系($p > 0.05$)。单株头状花序质量与根冠

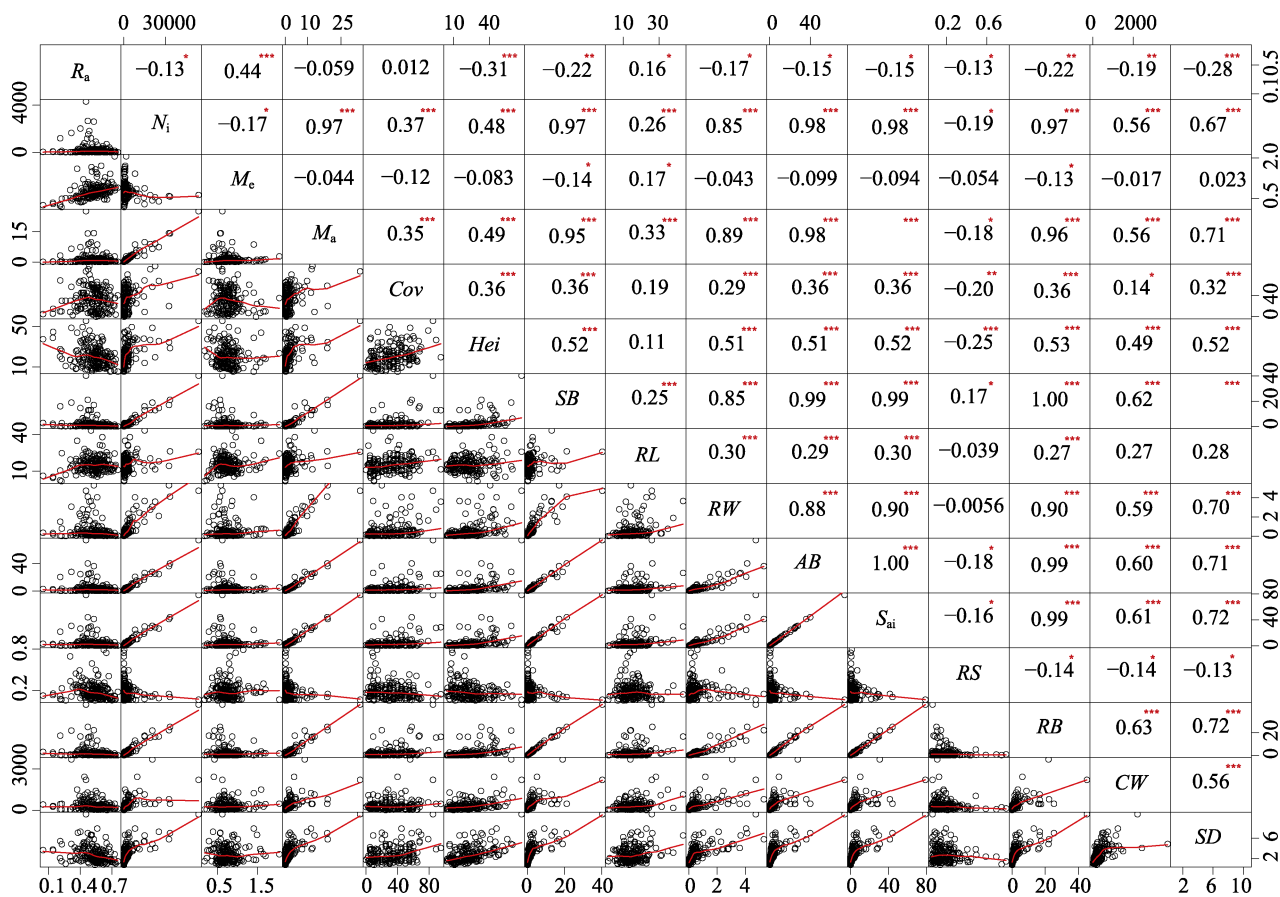


图2 猪毛蒿繁殖特征与植株性状特征间的Pearson相关性。AB, 地上总生物量(g); Cov, 盖度(%); CW, 平均冠幅(cm^2); Hei, 平均高度(cm); M_a , 单株头状花序质量(g); M_e , 单个头状花序质量($\text{g} \times 10^{-4}$); N_i , 单株头状花序数量; R_a , 繁殖分配; RB, 营养器官生物量(g); RL, 根长(cm); RS, 根冠比; RW, 根生物量(g); S_{ai} , 总生物量(g); SB, 茎生物量(g); SD, 茎粗(mm)。*表示相关性水平; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 2 Pearson's correlation for reproductive characteristics and plant characteristics of *Artemisia scoparia*. AB, aboveground biomass (g); Cov, coverage (%); CW, crown width (cm^2); Hei, average height (cm); M_a , capitulum mass of each individual plant (g); M_e , each capitulum mass ($\text{g} \times 10^{-4}$); N_i , capitulum number of each individual plant; R_a , reproductive allocation; RB, reproductive biomass (g); RL, root length (cm); RS, root/shoot ratio; RW, root biomass (g); S_{ai} , total biomass (g); SB, stem biomass (g); SD, stem diameter (mm). * meant the relevant level; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

比呈显著负相关关系($r = -0.18, p < 0.05$), 与其他指标间呈极显著正相关关系($p < 0.001$)。

2.4 繁殖特征与土壤因子的关系

2.4.1 基于不同土壤类型的RDA分析

RDA排序图可以直观地表示不同土壤类型下猪毛蒿繁殖特征与土壤因子间的关系, 以及各土壤因子间的相互关系。带有空心箭头的黑色线段表示不同的土壤因子, 箭头所处的象限表示环境因子与排序轴间的正负相关性。箭头连线的长度表示该土壤因子对繁殖特征的影响程度, 连线越长, 说明相关性越大, 能解释影响程度的比例也越多。箭头连线和排序轴的夹角以及箭头连线之间的夹角表示相关性, 锐角表示成正相关关系, 钝角则表示成负相关关系。夹角越小, 相关性越高。

猪毛蒿繁殖特征与土壤因子关系的冗余分析结

果显示, 在风沙土生境下, 各土壤因子对猪毛蒿繁殖特征影响的前两轴解释量为29.41%, 其中单株头状花序质量主要受到 C_{ws} 、 M_s 以及pH值的正向影响, 而与 SH 、 AN 、 AK 和 C_{eo} 呈负相关关系。单株头状花序数量受 TS 的正向影响最大, 受 C_t 和 C_o 的负向影响较大(图3A)。繁殖分配和单个头状花序质量主要受 C_t 的影响。在灰钙土生境下, 土壤因子的前两轴解释量为64.39%, 单株头状花序质量与 C_{ws} 、 M_s 以及 C_o 呈正相关关系(图3B), 说明随着 C_{ws} 和不同土层 M_s 的增加, 单株头状花序质量也越大。在基岩风化沉积土生境下, 猪毛蒿繁殖特征的变异主要受到 C_{ws} 、 SH 、 M_s 、 TP 、 AK 的影响, 其中99.62%的变异能被前两轴解释(图3C)。单株头状花序质量主要受到 C_{ws} 的影响, 其值越大, 单株头状花序质量越大。单株头状花序数量受 SH 的影响最大。单个头状花序质量和

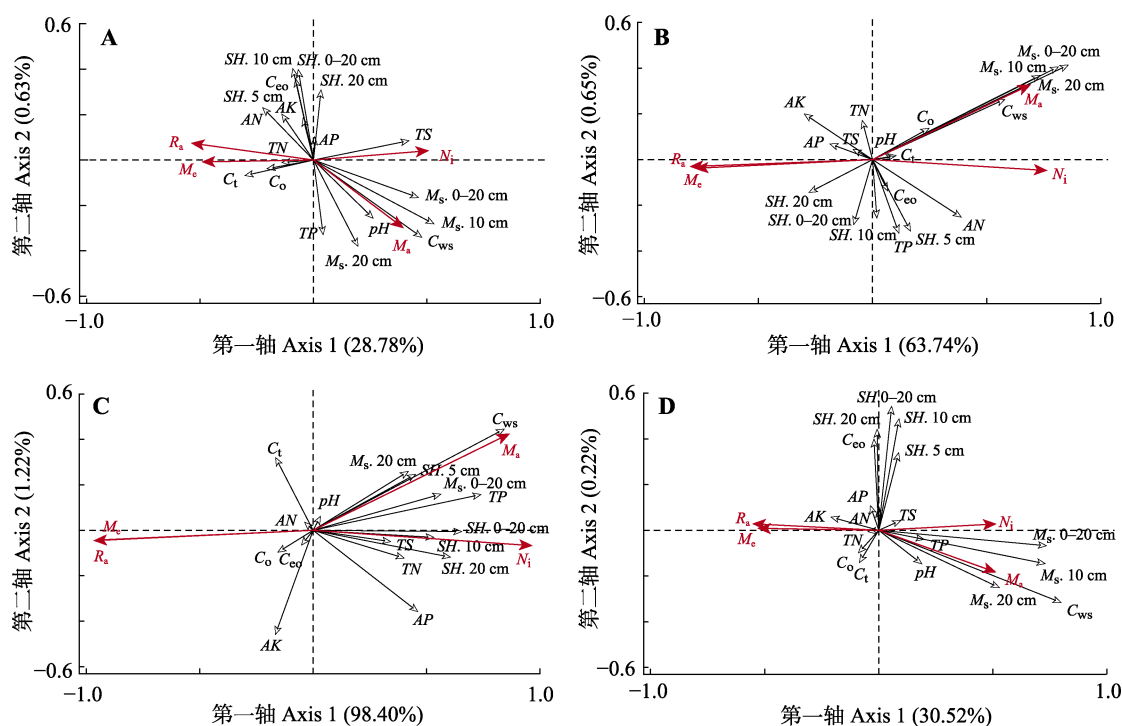


图3 猪毛蒿繁殖特征与土壤因子关系的冗余分析排序。A, 风沙土。B, 灰钙土。C, 基岩风化沉积土。D, 综合分析。M_a, 单株头状花序质量(g); M_e, 单个头状花序质量(g × 10⁻⁴); N_i, 单株头状花序数量; R_a, 繁殖分配。AK, 速效钾含量; AN, 碱解氮含量; AP, 速效磷含量; C_{eo}, 易氧化碳含量; C_o, 有机碳含量; C_t, 全碳含量; C_{ws}, 水溶性碳含量; M_s, 10 cm, 0–10 cm土壤水分含量; M_s, 20 cm, 10–20 cm土壤水分含量; M_s, 0–20 cm, 0–20 cm土壤水分含量平均值; pH, pH值; SH, 5 cm, 0–5 cm土壤硬度; SH, 10 cm, 5–10 cm土壤硬度; SH, 20 cm, 10–20 cm土壤硬度; SH, 0–20 cm, 0–20 cm土壤硬度平均值; TN, 全氮含量; TP, 全磷含量; TS, 全盐含量。

Fig. 3 Relationship between reproductive characters and soil factors in redundancy analyses. A, aeolian sand soil. B, calcareous soil. C, weathered residual soil. D, comprehensive analysis of three soil types. M_a, capitulum mass of each individual plant (g); M_e, each capitulum mass (g × 10⁻⁴); N_i, capitulum number of each individual plant; R_a, reproductive allocation. AK, available potassium content; AN, available nitrogen content; AP, available phosphorus content; C_{eo}, easily oxidized organic carbon content; C_o, organic carbon content; C_t, total carbon content; C_{ws}, water soluble carbon content; M_s, 10 cm, soil water content of 0–10 cm; M_s, 20 cm, soil water content of 10–20 cm; M_s, 0–20 cm, the average soil water content of 0–20 cm; pH, pH value; SH, 5 cm, soil hardness of 0–5 cm; SH, 10 cm, soil hardness of 5–10 cm; SH, 20 cm, soil hardness of 10–20 cm; SH, 0–20 cm, the average soil hardness of 0–20 cm; TN, total nitrogen content; TP, total phosphorus content; TS, total salt content.

繁殖分配与 SH 、 TP 和 M_s 等呈负相关,说明这几个指标值越大,单个头状花序质量和繁殖分配则越小。综合分析来看,土壤因子对猪毛蒿繁殖特征影响的总解释量为30.74%,单株头状花序数量和质量受 C_{ws} 的影响最大,其次为 M_s ,与 TP 和 pH 值也呈正相关关系,但影响较小,而与 SH 和 C_{eo} 几乎无关。繁殖分配和单个头状花序质量与 C_{ws} 、 M_s 呈负相关关系(图3D)。

2.4.2 土壤因子对繁殖特征变异的解释量

排序轴是反映综合生态梯度的抽象轴,特征根值是反映相应的排序轴所集中的指标重要值矩阵中信息量的大小,而相关系数表示的是各排序轴与真实环境梯度之间的相关性(余敏等, 2013)。因此进一步对每个繁殖特征进行Monte Carlo置换检验,结果显示:在基岩风化沉积土生境下,对猪毛蒿繁殖特征的影响中, C_{ws} 的解释量高达71.7% ($p < 0.001$),其次是 TP (55.4%, $p < 0.001$), 0–20 cm M_s 和 SH 的解释量分别为32.4%和43.6% ($p < 0.01$), 而0–5、5–10和10–20 cm SH 的解释量同样达到了显著或极显著水平($p < 0.05$ 或 $p < 0.01$)。 AP 的解释量也达到了21.9%

($p < 0.05$)。在风沙土生境下,各土壤因子的解释量均不高($<10\%$),其中 C_{ws} 、 TS 、 M_s (0–20 cm)和 M_s (0–10 cm)的解释量达到了显著水平或极显著水平($p < 0.05$ 或 $p < 0.01$)。在灰钙土生境下, M_s (0–20 cm)的解释量为47.9% ($p < 0.001$), 0–10 cm和10–20 cm的 M_s 解释量分别为43.2%和35.3%, C_{ws} 的解释量同样达到了极显著水平(22.1%, $p < 0.001$), AN 的解释量为10.0%, 达到了显著水平($p < 0.05$)。综合分析结果表明, C_{ws} 和 M_s (0–20 cm)的解释量分别为19.9%和16.9%, 达到了极显著水平($p < 0.001$), 同样, 0–10 cm和10–20 cm M_s 的解释水平也达到了极显著水平($p < 0.001$), 说明0–20 cm土层的 M_s 对猪毛蒿种群的繁殖特征有显著影响。而其他的土壤因子解释量均未能达到显著水平($p > 0.05$)。

3 讨论和结论

植物种群的更新和个体生活史的完成均依赖于繁殖过程(全杜娟等, 2012; Larson & Funk, 2016),植物的繁殖性状是植物资源投入-收益长期权衡的结果(张大勇, 2004), 通过植株、花序等的资源分配

表3 不同土壤类型下各土壤因子解释量和显著性检验结果

Table 3 Variance explained by soil indicators and significance of the test results

土壤因子 Soil indicator	ASS			SS			WB			综合分析 Comprehensive analysis		
	解释量 Variance explained (%)	F	p	解释量 Variance explained (%)	F	p	解释量 Variance explained (%)	F	p	解释量 Variance explained (%)	F	p
AK	0.10	< 0.1	0.817	6.02	3.7	0.053	3.10	0.6	0.468	1.45	2.6	0.101
AN	0.66	0.7	0.424	10.04	6.5	0.014	0.20	< 0.1	0.933	< 0.01	< 0.1	0.969
AP	0.02	< 0.1	0.973	2.44	1.4	0.227	21.90	5.0	0.035	0.06	0.1	0.803
C_{eo}	0.28	0.3	0.613	0.33	0.2	0.685	0.30	< 0.1	0.841	0.05	< 0.1	0.807
C_o	1.34	1.3	0.247	4.17	2.5	0.112	2.70	0.5	0.487	0.28	0.5	0.468
pH	2.16	2.2	0.132	0.80	0.5	0.494	0.10	< 0.1	0.910	1.18	2.1	0.144
SH	0.25	0.2	0.644	0.55	0.3	0.590	43.60	13.9	0.002	0.17	0.3	0.593
SH . 5 cm	1.57	1.6	0.208	1.93	1.1	0.282	20.90	4.8	0.038	0.27	0.5	0.499
SH . 10 cm	0.36	0.4	0.572	0.12	< 0.1	0.849	29.00	7.3	0.014	0.31	0.6	0.466
SH . 20 cm	0.11	0.1	0.783	5.25	3.2	0.071	37.30	10.7	0.004	0.05	< 0.1	0.820
M_s	6.44	6.8	0.011	47.88	53.3	< 0.001	32.40	8.6	0.007	16.89	36.4	< 0.001
M_s . 10 cm	8.46	9.2	0.003	43.20	44.1	< 0.001	15.40	3.3	0.084	16.62	35.7	< 0.001
M_s . 20 cm	0.68	0.7	0.407	35.26	31.6	< 0.001	18.20	4.0	0.062	8.79	17.3	< 0.001
C_t	2.81	2.9	0.087	0.71	0.4	0.484	3.00	0.6	0.471	0.26	0.5	0.497
TN	0.66	0.7	0.421	0.18	0.1	0.790	16.70	3.6	0.071	0.10	0.2	0.706
TP	0.13	0.1	0.769	0.98	0.6	0.467	55.40	22.3	< 0.001	1.32	2.4	0.122
TS	5.36	5.6	0.018	0.61	0.4	0.486	12.20	2.5	0.121	0.34	0.6	0.435
C_{ws}	6.87	7.3	0.008	22.10	16.5	< 0.001	71.70	45.6	< 0.001	19.90	44.5	< 0.001

土壤因子同图3。

See Fig. 3 for soil indicator.

可以很好地解释许多重要繁殖特征,这在很大程度上协调了不同侧重点研究所得到的矛盾结论(任明迅等, 2012)。

3.1 异质生境对植物生长繁殖的影响

生境的异质性在不同植物群落中普遍存在,直接影响植物的生长发育(Olmo *et al.*, 2016)。在相似的气候条件下,土壤理化性质的空间差异决定了植被分布的空间差异(赵锐锋等, 2006),也制约了干旱地区植物生命过程,对植物种类、生长、分布及数量特征产生重要影响(岳跃民等, 2012; Johnson *et al.*, 2016)。反过来,生活在不同环境条件和资源状况中的植物往往具有与之相对应的形态和生理特点(王建成等, 2009),植物种群的繁殖特征往往也表现出明显差异(张治来等, 2009)。本研究中,猪毛蒿的个体大小、单株头状花序数量、单个头状花序质量、单株头状花序质量在异质生境条件下均表现出一定的差异,说明不同土壤类型和 M_s 条件对其生长和繁殖特征的影响较为明显,灰钙土生境下猪毛蒿个体较大,且单株头状花序质量较大、数量较多,但繁殖分配和单个头状花序质量却不是最大的。有研究发现,生境异质性可以影响群落中植被恢复和补充的各个阶段,尤其是幼苗建成过程中的早期生长阶段(刘方炎等, 2011),甚至对花期物候和坐果率都有显著影响(黄至欢等, 2017)。薇甘菊(*Mikania micrantha*)叶片功能性状、开花结实和繁殖分配对异质环境条件也具有不同的适应对策(徐高峰等, 2014)。芦苇(*Phragmites australis*)种群在根茎长度、生物量、干物质贮量等数量特征上在生境间的差异均表现出明显的土壤因子环境效应(焦德志等, 2018)。而异质生境中中花柱花性状的变化是导致雪地报春(*Primula nivalis*)花性状分化的主要因素(艾沙江·阿不都沙拉木, 2018)。以上研究结果均说明植物会对异质生境产生相适应的对策,因此植物适应的对象是生存环境,但最终目标是物种的持续生存和繁衍(何维明和钟章成, 1997)。

3.2 土壤因子对猪毛蒿繁殖特征的影响

C_o 会对荒漠植物产生重要影响(霍举颂等, 2017),而 C_{ws} 是最活跃的碳组分(沈玉芳等, 2011),它是能溶解于水,具有不同大小和结构,活性较高的有机分子混合物(Flessa *et al.*, 2015),可在土壤中迅速转化成其他组分,为植物提供养分。植物枯枝落叶分解和根系分泌物是 C_{ws} 的重要来源(肖列等,

2017),而 C_{ws} 又是土壤微生物主要的能量来源。土壤湿度的不同会造成土壤微生物活性的差异,从而土壤微生物对 C_{ws} 的消耗也不一样,导致 C_{ws} 含量出现变化(Fang *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2016)。目前,对于影响 C_{ws} 的因素和原因的研究相对较多(Koltes, 2006; Scaglia & Adani, 2009; Singh *et al.*, 2017; Song *et al.*, 2018),而 C_{ws} 是如何影响植物生长性状,特别是如何影响植物繁殖性状的机理机制还有待进一步深入研究。

有研究发现, C_{ws} 含量与降水量显著负相关,是因为降水量的增加导致 C_{ws} 淋溶、淋失作用加强,从而 C_{ws} 含量较低(刘荣杰等, 2013)。但本研究区降水较少,降水的淋溶作用不足以使 C_{ws} 发生淋失,而 M_s 相对较高的生境能促进枯枝落叶的分解,进而增加了土壤中 C_{ws} 的含量,因此 C_{ws} 与 M_s 呈现出正相关关系。本研究区地下水位较低,植物往往无法利用,土壤中水分补给的主要来源是降水,且具有很强的时空异质性和随机性,导致该地区植物群落分布多呈斑块状(宋乃平等, 2018)。有研究结果表明荒漠植物数量特征的关键驱动力是 M_s ,特别是表层 M_s (0–20 cm)对荒漠植物群落数量特征起到非常重要的生态作用(霍举颂等, 2017)。本研究中,单株头状花序质量和数量极显著地受到 M_s 的影响, C_{ws} 与单株头状花序质量显著正相关,这与有关学者(杜华栋等, 2016)研究发现猪毛蒿叶片形态、解剖和生理指标的可塑性对立地 M_s 和 C_o 含量较为敏感的结果有相同之处。结合RDA分析图可知, C_{ws} 和 M_s 是影响猪毛蒿繁殖特征的重要因子。

此外,猪毛蒿虽然产生大量的头状花序,即意味着开花数量较多,但种子是否存在异型性及其在荒漠草原地区萌发率和种群动态如何,这些都是今后该地区生态系统研究中值得考虑的重点内容。

致谢 感谢宁夏大学农学院本科生赵娟、王家锐、丁焜、王科鑫、王晓芳、贾静、马蓉、马静、王佳娟、张莹、禹小彦等同学在室内进行大量的猪毛蒿繁殖特征测定以及数据的录入和核对工作。

参考文献

- Aysajan A (2018). Effect of habitat heterogeneity on floral trait differentiation level in distylous species *Primula nivalis*. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 38, 158–165.
[艾沙江·阿不都沙拉木 (2018). 异质生境对二型花柱植

- 物雪地报春花性状分化的影响. 西北植物学报, 38, 158–165.]
- Bao SD (2000). *Soil Agricultural Chemistry Analysis*. 3rd edn. China Agriculture Press, Beijing. [鲍士旦 (2000). 土壤农化分析. 第三版. 中国农业出版社, 北京.]
- Chen L, Song NP, Wang L, Yang XG, Li XB, Su Y, Li YF (2017). A bibliometric appraisal of research on *Artemisia* from 1986–2016. *Acta Prataculturae Sinica*, 26, 223–235. [陈林, 宋乃平, 王磊, 杨新国, 李学斌, 苏莹, 李月飞 (2017). 基于文献计量分析的蒿属植物研究进展. 草业学报, 26, 223–235.]
- Chen T, Wang YF (2014). Response of reproductive characteristics of *Saussurea maceota* Franch. to elevation at eastern Qinhai-Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Ecology*, 33, 3216–3221. [陈亭, 王一峰 (2014). 青藏高原东缘大耳叶风毛菊繁殖特征对海拔的响应. 生态学杂志, 33, 3216–3221.]
- Chen Y, Wang T, Li PK, Yao CL, Yuan ZL, Ye YZ (2016). Community characteristics and spatial distribution of dominant tree species in a deciduous broad-leaved forest of Muzhaling, Henan, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1179–1188. [陈云, 王婷, 李培坤, 姚成亮, 袁志良, 叶永忠 (2016). 河南木札岭温带落叶阔叶林群落特征及主要乔木空间分布格局. 植物生态学报, 40, 1179–1188.]
- Dong M (1996). Plant clonal growth in heterogeneous habitats, risk-spreading. *Acta Phytoecologica Sinica*, 20, 543–548. [董鸣 (1996). 异质性生境中的植物克隆生长, 风险分摊. 植物生态学报, 20, 543–548.]
- Du HD, Jiao JY, Kou M, Miao F (2016). Adaptability of foliar morphological, anatomical, and physiological characteristics of the pioneer species *Artemisia scoparia* growing in a hilly-gully Loess Region at different slope sites. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 2914–2925. [杜华栋, 焦菊英, 寇萌, 苗芳 (2016). 黄土高原先锋种猪毛蒿叶片形态解剖与生理特征对立地的适应性. 生态学报, 36, 2914–2925.]
- Fang H, Cheng S, Lin E, Yu G, Niu S, Wang Y, Xu M, Dang X, Li L, Wang L (2015). Elevated atmospheric carbon dioxide concentration stimulates soil microbial activity and impacts water-extractable organic carbon in an agricultural soil. *Biogeochemistry*, 122, 253–267.
- Flessa H, Ludwig B, Heil B, Merbach W (2015). The origin of soil organic C, dissolved organic C and respiration in a long-term maize experiment in Halle, Germany, determined by ^{13}C natural abundance. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 163, 157–163.
- Gélin U, Wilson ME, Cripps J, Coulson G, Festabianchet M (2016). Individual heterogeneity and offspring sex affect the growth-reproduction trade-off in a mammal with indeterminate growth. *Oecologia*, 180, 1127–1135.
- Gray AN, Spies TA (1997). Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps. *Ecology*, 78, 2458–2473.
- He WM, Zhong ZC (1997). The concept and research contents of plant propagation strategy. *Journal of Biology*, 14, 1–3. [何维明, 钟章成 (1997). 植物繁殖对策的概念及其研究内容. 生物学杂志, 14, 1–3.]
- He YH, Zhao HL, Liu XP, Zhao XY, Li YL, Zhao W (2009). Reproductive allocation and its relationship with the size of *corispermum elongatum* in different sandy habitats. *Arid Zone Research*, 26, 59–64. [何玉惠, 赵哈林, 刘新平, 赵学勇, 李玉霖, 赵玮 (2009). 不同类型沙地长穗虫实的繁殖分配及其与个体大小的关系. 干旱区研究, 26, 59–64.]
- Huang ZH, Lu QF, Chen YZ (2017). Comparative study on reproductive success of *Corydalis shearer* (Papaveraceae) between alkaline limestone soil and red soil habitats in a karst area. *Biodiversity Science*, 25, 972–980. [黄至欢, 陆奇丰, 陈颖卓 (2017). 地锦苗在石灰岩土壤和红壤生境中的繁殖成功的比较. 生物多样性, 25, 972–980.]
- Huo JS, Liu WG, Liu JG, Li HX, Xu Y, Maria N (2017). Driving forces of desert plant characteristics in a desert oasis transitional zone in Fukang, Xinjiang, China. *Acta Ecologica Sinica*, 37, 8304–8313. [霍举颂, 刘卫国, 刘建国, 李宏侠, 徐悦, 玛丽娅·奴尔兰 (2017). 影响阜康荒漠-绿洲过渡带荒漠植物数量特征的土壤驱动力分析. 生态学报, 37, 8304–8313.]
- Jiao DZ, Jiang QX, Cao R, Yan QY, Yang YF (2018). Quantitative characteristics and dynamics of the rhizome of *Phragmites australis* populations in heterogeneous habitats in the Zhalong Wetland. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 3432–3440. [焦德志, 姜秋旭, 曹瑞, 闫秋月, 杨允菲 (2018). 扎龙湿地不同生境芦苇种群根茎数量特征及动态. 生态学报, 38, 3432–3440.]
- Jiao JY, Zhang ZG, Jia YF, Wang N, Bai WJ (2008). Species composition and classification of natural vegetation in the abandoned lands of the hilly-gullied region of North Shaanxi Province. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 2981–2997. [焦菊英, 张振国, 贾燕锋, 王宁, 白文娟 (2008). 陕北丘陵沟壑区撂荒地自然恢复植被的组成结构与数量分类. 生态学报, 28, 2981–2997.]
- Johnson BG, Verburg PS, Arnone JA (2016). Plant species effects on soil nutrients and chemistry in arid ecological zones. *Oecologia*, 182, 1–19.
- Kendall BE, Fox GA, Fujiwara M, Nogueira TM (2011). Demographic heterogeneity, cohort selection, and population growth. *Ecology*, 92, 1985–1993.
- Koltes S (2006). Vegetation and fertilization effects on soil water soluble organic carbon. *Current Applied Physics*, 6, 182.
- L'Hérault V, Franke A, Lecomte N, Alogut A, Bêty J (2013). Landscape heterogeneity drives intra-population niche variation and reproduction in an arctic top predator. *Ecology & Evolution*, 3, 2867–2879.
- Larson JE, Funk JL (2016). Regeneration: An overlooked aspect of trait—Based plant community assembly models. *Journal of Ecology*, 104, 1284–1298.
- Li B, Liu ZJ, Zhao ZG, Hu C, Ren HM, Wu GQ (2013). Influence of altitude on reproductive traits and reproductive allocation of different colours in *Anemone obtusiloba*

- populations. *Acta Prataculturae Sinica*, 22, 10–19. [李冰, 刘左军, 赵志刚, 胡春, 任红梅, 伍国强 (2013). 海拔对钝裂银莲花不同花色居群间繁殖特征及繁殖分配的影响. 草业学报, 22, 10–19.]
- Li KC, Guo SJ (2012). *Main Feed and Poisonous Plants in Ningxia*. Sunshine Press, Yinchuan. [李克昌, 郭思加 (2012). 宁夏主要饲用及有毒有害植物. 阳光出版社, 银川.]
- Liu F, Wang SJ, Luo HB, Liu YS, Liu HY (2008). Micro-habitats in karst forest ecosystem and variability of soils. *Acta Pedologica Sinica*, 45, 1055–1062. [刘方, 王世杰, 罗海波, 刘元生, 刘鸿雁 (2008). 喀斯特森林生态系统的小生境及其土壤异质性. 土壤学报, 45, 1055–1062.]
- Liu FY, Zhang ZX, Wang XQ, Li K, Sun YY, Zhang CH (2011). Effects of habitat heterogeneity on early growth of *Quercus franchetii* natural regeneration seedlings in the Jinsha River dry-hot valley. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 17, 338–344. [刘方炎, 张志翔, 王小庆, 李昆, 孙永玉, 张春华 (2011). 生境异质性对金沙江干热河谷锥连栎天然更新幼苗早期生长的影响. 应用与环境生物学报, 17, 338–344.]
- Liu RJ, Li ZC, Wang B, Wu YC, Cheng CF, Ma SJ, Ge-Ri LT (2013). Seasonal dynamics of soil water-soluble organic carbon in secondary forests and Chinese fir plantations in hilly region of northwest Zhejiang Province, East China. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 1385–1390. [刘荣杰, 李正才, 王斌, 吴亚丛, 程彩芳, 马少杰, 格日乐图 (2013). 浙西北丘陵地区次生林与杉木林土壤水溶性有机碳季节动态. 生态学杂志, 32, 1385–1390.]
- Liu XD, Zhang KB, Wang LL, Yang XH (2015). How enclosure affects community characteristics of the sandy grassland in semi-arid areas of northwestern China. *Journal of Beijing Forestry University*, 37(2), 48–54. [刘小丹, 张克斌, 王黎黎, 杨晓晖 (2015). 封育对半干旱区沙化草地群落特征的影响. 北京林业大学学报, 37(2), 48–54.]
- Liu ZJ, Du GZ, Chen JK (2002). Size-dependent reproductive allocation of *Ligularia virgaurea* in different habitats. *Acta Phytocologica Sinica*, 26, 44–50. [刘左军, 杜国祯, 陈家宽 (2002). 不同生境下黄芩 (*Ligularia virgaurea*) 个体大小依赖的繁殖分配. 植物生态学报, 26, 44–50.]
- Liu ZM, Jiang DM, Gao HY, Chang XL (2003a). Relationships between plant reproductive strategy and disturbance. *Chinese Journal Applied Ecology*, 14, 418–422. [刘志民, 蒋德明, 高红瑛, 常学礼 (2003a). 植物生活史繁殖对策与干扰关系的研究. 应用生态学报, 14, 418–422.]
- Liu ZM, Zhao XY, Fan SX (2003b). Grime's CSR model and his philosophy of ecological research. *Advance in Earth Sciences*, 18, 603–608. [刘志民, 赵晓英, 范世香 (2003b). Grime的植物对策思想和生态学研究理念. 地球科学进展, 18, 603–608.]
- Ma DZ (1986). *Flora of Ningxia*. Ningxia People's Press, Yinchuan. [马德滋 (1986). 宁夏植物志. 宁夏人民出版社, 银川.]
- Mayer C, Adler L, Armbruster WS, Dafni A, Eardley C, Huang S-G, Kevan PG, Ollerton J, Packer L, Ssymank A, Stout JC, Potts SG (2011). Pollination ecology in the 21st Century: Key questions for future research. *Journal of Pollination Ecology*, 3, 8–23.
- Olmo M, Lozano AM, Barrón V, Villar R (2016). Spatial heterogeneity of soil biochar content affects soil quality and wheat growth and yield. *Science of the Total Environment*, 562, 690–700.
- Palmer MW, Dixon PM (2010). Small-scale environmental heterogeneity and the analysis of species distributions along gradients. *Journal of Vegetation Science*, 1, 57–65.
- Quan DJ, Wei Y, Zhou XQ, Yan C (2012). Growth dynamics, biomass allocation and ecological adaptation in *Ceratocarpus arenarius* L. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 3352–3358. [全杜娟, 魏岩, 周晓青, 严成 (2012). 角果藜的生长动态及其生殖配置. 生态学报, 32, 3352–3358.]
- Ramakrishna RN, Charles DK, Hirofumi H, William MJ, Stephen CP, Compton JT, Ranga BM, Steven WR (2003). Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science*, 300, 1560–1563.
- Ren MX, Jiang XH, Zhang DY (2012). Some important questions in plant reproductive ecology. *Biodiversity Science*, 20, 241–249. [任明迅, 姜新华, 张大勇 (2012). 植物繁殖生态学的若干重要问题. 生物多样性, 20, 241–249.]
- Scaglia B, Adani F (2009). Biodegradability of soil water soluble organic carbon extracted from seven different soils. *Journal of Environmental Sciences*, 21, 641–646.
- Shen YF, Tao WH, Li SQ (2011). Effects of fertilization dissolved organic carbon and nitrogen in the ryegrass farmland soil in wind-water erosion crisscross region on the Loess Plateau. *Journal of Natural Resources*, 26, 1387–1393. [沈玉芳, 陶武辉, 李世清 (2011). 黄土高原水蚀风蚀交错区施肥对黑麦草农田土壤水溶性有机碳、氮的影响. 自然资源学报, 26, 1387–1393.]
- Singh AK, Rai A, Pandey V, Singh N (2017). Contribution of glomalin to dissolve organic carbon under different land uses and seasonality in dry tropics. *Journal of Environmental Management*, 192, 142–149.
- Song G, An N, Ning Z, He Y, Shi P, Zhang J, He N (2018). Climate warming impacts on soil organic carbon fractions and aggregate stability in a Tibetan alpine meadow. *Soil Biology & Biochemistry*, 116, 224–236.
- Song NP, Wang X, Chen L, Xue Y, Chen J, Sui JM, Wang L, Yang XG (2018). Co-existence mechanisms of plant species within “soil islands” habitat of desert steppe. *Biodiversity Science*, 26, 667–677. [宋乃平, 王兴, 陈林, 薛毅, 陈娟, 随金明, 王磊, 杨新国 (2018). 荒漠草原“土岛”生境群落物种共存机制. 生物多样性, 26, 667–677.]
- Tang Z, Deng L, An H, Yan W, Shangguan Z (2017). The effect of nitrogen addition on community structure and productivity in grasslands: A meta-analysis. *Ecological Engineering*, 99, 31–38.
- Vavrek MC, McGraw JB, Yang HS (1997). Within-population variation in demography of *taraxacum officinale*: Season- and size-dependent survival, growth and reproduction. *Journal of Ecology*, 85, 277–287.

- Wang HJ, Chang SL, Zhang YT, Xie J, He P, Song CC, Sun XJ (2016). Density-dependent effects in *Picea schrenkiana* forests in Tianshan Mountains. *Biodiversity Science*, 24, 252–261. [王慧杰, 常顺利, 张毓涛, 谢锦, 何平, 宋成程, 孙雪娇 (2016). 天山雪岭云杉森林群落的密度制约效应. 生物多样性, 24, 252–261.]
- Wang JC, Shi X, Zhang DY, Yi LK (2009). The morphological plasticity of *Eremosparton songoricum* a long heterogeneous micro-habitats of continuous moisture gradient changes in sand dunes. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 3641–3648. [王建成, 施翔, 张道远, 尹林克 (2009). 沙丘坡面异质性小生境中准噶尔无叶豆对水分条件变化的响应. 生态学报, 29, 3641–3648.]
- Wang X, Yang X, Wang L, Chen L, Song N, Gu J, Xue Y (2018). A six-year grazing exclusion changed plant species diversity of a *Stipa breviflora* desert steppe community, northern China. *PeerJ*, 6, e4359. DOI: 10.7717/peerj.4359.
- Wang XG, Li CS, Yong L, Hua KK, Zhou MH (2016). The impact of nitrogen amendment and crop growth on dissolved organic carbon in soil solution. *Journal of Mountain Science*, 13, 95–103.
- Wang YY, Shi S, Lin F, Yuan ZQ, Ye J, Wang XG, Hao ZQ (2014). Reproductive traits and their correlation among woody plants in a broadleaf-Korean pine (*Pinus koraiensis*) mixed forest in Northeast China. *Chinese Science Bulletin*, 59, 2407–2415. [王芸芸, 师帅, 蔺菲, 原作强, 叶吉, 王绪高, 郝占庆 (2014). 长白山阔叶红松林木本植物繁殖特征及其关联性. 科学通报, 59, 2407–2415.]
- Xiao H, Xu CL, Zhang DG, Chai JL, Pan TT, Yu XJ (2018). Effects of simulated trampling and rainfall in sexual reproduction characteristics of *Medicago ruthenica* var. *inschanica* on alpine meadow. *Chinese Journal of Ecology*, 37, 1976–1982. [肖红, 徐长林, 张德罡, 柴锦隆, 潘涛涛, 鱼小军 (2018). 模拟践踏和降水对高寒草甸阴山扁蓿豆有性繁殖特征的影响. 生态学杂志, 37, 1976–1982.]
- Xiao L, Liu GB, Li P, Xue S (2017). Effects of nitrogen addition and elevated CO₂ concentration on soil dissolved organic carbon and nitrogen in rhizosphere and non-rhizosphere of *Bothriochloa ischaemum*. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 28, 64–70. [肖列, 刘国彬, 李鹏, 薛莲 (2017). 氮素添加和CO₂浓度升高对白羊草根际和非根际土壤水溶性有机碳、氮的影响. 应用生态学报, 28, 64–70.]
- Xu GF, Shen SC, Zhang FD (2014). Adaptability and reproductive characteristics of *Mikania micrantha* H.B.K under different habitats. *Ecology and Environmental Sciences*, 23, 1258–1264. [徐高峰, 申时才, 张付斗 (2014). 异质环境下入侵植物薇甘菊的适应性及繁殖特性. 生态环境学报, 23, 1258–1264.]
- Xu Z (1999). Plant development and reproduction: Advances and perspectives. *Acta Botanica Sinica*, 41, 909–920.
- Yu M, Zhou ZY, Kang FF, Ouyang S, Mi XC, Sun JX (2013). Gradient analysis and environmental interpretation of understory herb-layer communities in Xiaoshegou of Lingkong Mountain, Shanxi, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 373–383. [余敏, 周志勇, 康峰峰, 欧阳帅, 米湘成, 孙建新 (2013). 山西灵空山小蛇沟林下草本层植物群落梯度分析及环境解释. 植物生态学报, 37, 373–383.]
- Yue YM, Wang KL, Xiong Y (2012). Feasibility of monitoring karst standing conditions with vegetation spectra. *Spectroscopy and Spectral Analysis*, 32, 1891–1894. [岳跃民, 王克林, 熊鹰 (2012). 基于植被光谱监测喀斯特异质性生境可行性研究. 光谱学与光谱分析, 32, 1891–1894.]
- Zhang DY (2004). *Evolution of Plant Life History and Reproductive Ecology*. Science Press, Beijing. [张大勇 (2004). 植物生活史进化与繁殖生态学. 科学出版社, 北京.]
- Zhang DY, Jiang XH (2001). Mating system evolution, resource allocation, and genetic diversity in plants. *Acta Phytocologica Sinica*, 25, 130–143. [张大勇, 姜新华 (2001). 植物交配系统的进化、资源分配对策与遗传多样性. 植物生态学报, 25, 130–143.]
- Zhang ZL, Tuo F, Shang H, Zhang YM (2009). Difference in growth status and ecological adaptability strategy of large-fruit seabuckthorn under different site conditions. *Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences)*, 29(5), 12–15. [张治来, 拓飞, 尚华, 张永满 (2009). 不同立地类型大果沙棘生长及生态适应对策差异. 西南林业大学学报(自然科学), 29(5), 12–15.]
- Zhao LC, Zhao CZ, Wang XP, Wen J (2017). Interrelations between environmental factors and distribution of *Tamarix gansuensis* in Qinwangchuan wetland. *Acta Ecologica Sinica*, 38, 3422–3431. [赵连春, 赵成章, 王小鹏, 文军 (2017). 秦王川湿地柽柳分布与环境因子的关系. 生态学报, 38, 3422–3431.]
- Zhao RF, Zhou HR, Qian YB, Zhang JJ (2006). Interrelations between plant communities and environmental factors of wetlands and surrounding lands in mid- and lower reaches of Tarim River. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 17, 955–960. [赵锐锋, 周华荣, 钱亦兵, 张建军 (2006). 塔里木河中下游湿地及周边植物群落与环境因子的关系初探. 应用生态学报, 17, 955–960.]

特邀编委: 王 雷 责任编辑: 李 敏

附录I 宁夏荒漠草原猪毛蒿样地信息

Supplement I Basic information of the plots of *Artemisia scoparia* in the desert steppe of Ningxia

http://www.plant-ecology.com/fileup/PDF/cjpe.2018.0211-S1.xlsx

www.plant-ecology.com

扫码加入读者圈
听语音, 看问答