

高寒矮嵩草草甸两种主要植物耐牧性的比较*

樊瑞俭¹ 朱志红^{1**} 李英年² 袁芙蓉¹ 周晓松¹

(¹ 陕西师范大学生命科学学院, 西安 710062; ² 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要 通过野外控制实验,研究了刈割(留茬 3 cm、留茬 1 cm 及不刈割)、施肥(施肥、不施肥)和浇水(浇水、不浇水)处理对高寒草甸矮嵩草(*Kobresia humilis*)和垂穗披碱草(*Elymus nutans*)补偿高度、株高相对生长率、比叶面积、叶片净光合速率和地上总生物量的影响。结果表明:2 物种的株高和地上总生物量在刈割后均为低补偿响应,但其株高相对生长率显著提高,并均随年份而增加;垂穗披碱草比叶面积、叶片净光合速率和地上总生物量对刈割损伤更加敏感;尽管施肥能显著提高 2 物种上述各项指标,但在不同处理条件下矮嵩草的耐牧性指数均小于垂穗披碱草;浇水的作用不显著。说明 2 物种的耐牧性依赖于土壤养分资源获得性,矮嵩草的耐牧性强于垂穗披碱草。

关键词 矮嵩草; 垂穗披碱草; 刈割; 施肥; 浇水; 补偿生长

中图分类号 S812 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2011)6-1052-11

Grazing-tolerance of two major plant species in alpine *Kobresia humilis* meadow. FAN Rui-jian¹, ZHU Zhi-hong^{1**}, LI Ying-nian², YUAN Fu-rong¹, ZHOU Xiao-song¹ (¹College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China; ²Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China). *Chinese Journal of Ecology*, 2011, 30(6): 1052-1062.

Abstract: A field manipulation experiment was conducted to study the effects of clipping (stubbled 3 cm, stubbled 1 cm, and unclipped), fertilizing (fertilized and non-fertilized), and watering (watered and non-watered) on the compensatory height (CH), relative height growth rate (RGR), specific leaf area (SLA), net photosynthesis rate (NPR), and total aboveground biomass per ramet (TAB) of two major plant species (*Kobresia humilis* and *Elymus nutans*) in an alpine *K. humilis* meadow, aimed to compare the grazing-tolerance of the two species, and to analyze the relationships between the tolerance and the resource availability of soil. The CH and TAB of the two species had an under-compensatory response to clipping, while the RGR increased significantly with clipped intensity and the clipped effect was accumulative over time. The responses of SLA, NPR, and TAB to clipping were more sensitive for *E. nutans* than for *K. humilis*. Though fertilization greatly improved the test indices of the two species, the grazing-tolerance index of *K. humilis* under fertilized and non-fertilized conditions was smaller than that of *E. nutans*. Watering had little effects on the tolerance index of the two species. It was suggested that the grazing-tolerance of the two species depended on the resource availability of soil to some extent, and *K. humilis* had a higher tolerance ability than *E. nutans*.

Key words: *Kobresia humilis*; *Elymus nutans*; clipping; fertilizing; watering; compensatory growth.

植物对采摘的伤害(包括放牧伤害)的反应分为敏感(sensitive)和抵抗(resistant)2种,抵抗性植物有的采用躲避对策,有的则采用忍耐对策,植物被

采摘后表现出的迅速再生而补偿失去组织的特性就是一种放牧忍耐对策。忍耐性植物被采食后往往出现生物量的增加(Belsky, 1986)。这种忍耐采摘伤害的积极反应被称为补偿性生长,它一般包括3种模式:1)超补偿(overcompensation),采食后植物生产净积累量超过未被采食的植物;2)等补偿(full

* 国家自然科学基金项目(30671490 和 31070382)资助。

** 通讯作者 E-mail: zhuzhihong@snnu.edu.cn

收稿日期: 2010-12-23 接受日期: 2011-03-21

compensation), 被食植物的生产净积累量与未被采食植物的无差异或相似; 3) 低补偿 (under compensation), 采食对植物生长产生消极影响, 其生物量净积累明显低于未被采食的植物 (Belsky *et al.*, 1993)。何种条件有助于植物发生超补偿是当前放牧生态学研究领域的一个热点。轻度刈割有利于植物发生超补偿生长, 而重度刈割可显著降低植物的地上部分生物量, 引起植物的低补偿生长 (王海洋等, 2003; 周秉荣等, 2006)。除此之外, 植物的补偿生长还与土壤资源获得性有关, 富养条件可以提高植物个体的分蘖能力和秆叶再生能力, 增强植物补偿能力, 从而在一定程度上提高生产力 (董全民等, 2005; 马涛等, 2007)。施肥后植物并未发生超补偿, 因此营养资源与植物的补偿生长无关 (雷抒情等, 2005)。Hilbert (1981) 的建模实验表明, 植物在较低的营养资源条件下同样会发生补偿反应。沈振西等 (2002) 对矮嵩草草甸的研究显示, 增加或减少 20%~40% 降水量对高寒草甸禾草类地上生物量影响不显著, 但施氮肥的效应明显。韩国栋等 (1999) 对内蒙古短花针茅 (*Stipa breviflora*) 的研究证实, 在干旱草原放牧系统中水分条件的改善是引起植物发生超补偿的重要条件。同时, 放牧采食与资源条件的相互作用对植物补偿生长也有重要影响。Gao 等 (2008) 对羊草 (*Leymus chinensis*) 再生和繁殖的研究证明刈割与土壤水分和养分分别具有相反的互作效应, 前者为“协力”互作 (‘cooperative’ interactions), 将加剧采食对植物的负面影响, 而后者为“拮抗”互作 (‘antagonistic’ interactions), 能减轻采食的负面影响。总之, 放牧或刈割对植物补偿生长的影响取决于对植物产生的促进与抑制之间的净效应 (马红彬和谢应忠, 2008), 而这种净效应又与植物被采食前后的状况和环境条件, 如采食强度或土壤资源的可获得性 (Trlica & Rittenhouse, 1993) 以及植物种类 (Damhoureyeh & Hartnett, 2002) 等因素。

矮嵩草草甸主要分布于中国黄河、长江和澜沧江的发源地 (周兴民和王启基, 1995), 是我国高寒草甸生态系统中重要的群落类型之一。矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 和垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 分别是矮嵩草草甸的建群种和主要伴生种 (朱志红等, 2005), 其耐牧性具有明显的差异, 通常认为在环境条件相同的草地中, 矮嵩草的耐牧性强于垂穗披碱草 (王文娟等, 2009)。垂穗披碱草人工草地在短期内迅速退化与其耐牧性较弱有直接关系。但以

往对高寒草甸的很多研究均忽略了植物耐牧性与生境资源获得性的关系, 缺乏对植物耐牧性的定量研究。因此, 研究这 2 种植物的补偿生长特性对于揭示矮嵩草草甸乃至整个嵩草草甸的放牧演替过程和退化机制非常重要。本研究通过一项野外控制实验, 分析了刈割、施肥和浇水处理对矮嵩草和垂穗披碱草株高补偿生长模式、叶片净光合速率、比叶面积、株高相对生长率以及地上生物量的影响, 旨在探讨这 2 种植物的耐牧性及其与生境资源获得性的关系, 为矮嵩草草甸退化机制与恢复研究提供理论依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

本研究于 2007—2009 年在青海海北高寒草甸生态系统国家野外观测研究站 (37°29'N—37°45'N, 101°12'E—101°23'E) (以下简称海北站) 矮嵩草草甸内进行。该站位于青藏高原东北缘、青海省海北藏族自治州门源回族自治县境内。海拔 3200 m 左右。年均温 -1.6 °C, 最冷月 (1 月) 均温 -15 °C, 最热月 (7 月) 均温 10.1 °C, 年平均降水量 560 mm, 6—9 月降水量占全年降水量的 68.6% (李英年等, 2004)。矮嵩草草甸是海北站地区分布最广的草地类型之一, 其地势平缓, 为当地冬春草场, 每年 11 月—翌年 5 月底进行放牧, 6—10 月为休闲恢复期, 放牧家畜转入夏季高山牧场, 家畜为藏羊和牦牛。矮嵩草草甸土壤为高山草甸土, 土层 30~60 cm, pH 6.0~7.5。由于地处高寒, 土壤中微生物活动较弱, 有机质分解缓慢, 速效养分含量低, 半分解的腐殖质大量积累。海北站地区气温变幅大, 寒流和冷空气侵入频繁, 强度大, 霜冻严重, 全年无绝对无霜期, 相对无霜期约 20 d, 在最热月仍可出现霜冻、结冰、降雪 (雨夹雪) 等冬季的天气现象 (李英年等, 2004)。因此, 低温和低土壤速效养分含量限制了植物生长和草地初级生产力的提高。

1.2 实验材料

矮嵩草为莎草科嵩草属多年生密丛草本植物, 高 3~15 cm, 具短的木质根状茎 (朱志红等, 2005), 在海北站地区, 该植物一般在 4 月中下旬返青, 5 月中旬完成抽穗, 6 月上旬进入盛花期, 7 月底和 8 月上旬果实成熟 (杨元武和李希来, 2008)。该植物的木质根状茎中储藏有大量的营养物质, 使其具有较强的耐牧性和抗逆性 (朱志红和孙尚奇, 1996)。

垂穗披碱草为禾本科披碱草属多年生疏丛草本

植物,高20~60 cm,须根系强大,多集中在15~20 cm的土层中,深者可达1 m以上。该植物抽穗后能继续进行营养生长,7月初进入开花期,8月下旬种子初步形成,9月中、下旬种子基本成熟,随后进入短暂的果后营养期(Songet *et al.*, 2006)。该植物抗寒、抗旱,多分布于海拔2400~4700 m的高寒草甸区,是构成嵩草草甸根茎禾草层片的主要种群,也是建植人工草地和改良天然草地的优良草种,产量高,适口性好,营养价值高。但该植物耐牧性弱,过度放牧将会使其退化(朱志红等, 2005; 周华坤等, 2007)。

1.3 实验设计与取样测定

2007年4月底,在海北站矮嵩草草甸内用高1.2 m网围栏建面积0.6 hm²(100 m×60 m)的实验样地。实验设计为刈割、施肥和浇水的3因子裂区设计。主区为刈割处理,分3个刈割高度,即对照组(NH:不刈割)、中度刈割(H3:刈割留茬3 cm)和重度刈割(H1:刈割留茬1 cm)。嵌套于主区中的副区为施肥(施肥、不施肥)和浇水(浇水、不浇水)处理。共设3个区组,每区组5个4 m×4 m的大样方,共45个大样方。用4块长2 m、宽0.25 m雪花铁皮十字形纵切嵌入草地0.25 m深,将每个大样方隔成4个2 m×2 m小样方,将副区的4个处理组合设于其中:1)NFW:不施肥,不浇水(对照);2)F:仅施肥;3)W:仅浇水;4)FW:既施肥又浇水。在每个小样方4边留出0.25 m,在中央1.5 m×1.5 m范围内实施刈割、施肥、浇水处理。这样,不同处理小样方间相距0.5 m,并有深0.25 m雪花铁皮相隔,以防止不同处理间水、肥渗透。在每个小样方内再设4个0.5 m×0.5 m取样样方,其中一个为永久样方,作为长期观察物种组成变化之用。本研究取样在剩余3个取样样方中的1个内进行。

研究地区早春温度低,群落中的很多植物返青较迟,前期生长缓慢。至当地冬春放牧草场5月底放牧活动结束时垂穗披碱草高度仅1~2 cm高,难以实施刈割控制。本实验每年的刈割处理时间后延至6月中旬。在6月中旬实施刈割处理前以及8月底,测定各样方植物盖度、密度和高度。不刈割对照、中度刈割和重度刈割处理的刈割生物量分别相当于0%、45%和81%的采食率。将刈割部分置于60℃干燥箱烘72 h,称取地上生物量。

以沈振西等(1991, 2002)、王长庭等(2003)、马玉寿等(2006)和施建军等(2007)在退化高寒草甸建

植垂穗披碱草人工草地时的施肥量为依据,本实验中的施肥量为尿素+磷酸二胺共225 kg·hm⁻²·a⁻¹,浇水量以增加年均降水量的5%~10%为限。施肥和浇水处理在5—9月进行,每年2~3次。每次施肥量为尿素5.7 g·2.25 m⁻²(含N 46%),磷酸二胺1.3 g·2.25 m⁻²(含N 13.3%, P 63.0%),于浇水前均匀撒施。每次用喷壶浇10 kg·2.25 m⁻²。2009年浇水量增至15 kg·2.25 m⁻²。

2008和2009年7月中旬,用TPS-I光合仪测定叶片净光合速率(net photosynthesis rate, NPR, $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$),每样方重复3次。测定于每个晴朗日9:30—11:30时进行。净光合速率测定结束后,在每个取样样方中分别随机取5株植物,用Li-4002叶面积仪测量叶面积,并于60℃烘72 h,称取叶片干重,计算比叶面积(specific leaf area, SLA, $\text{m}^2\cdot\text{kg}^{-1}$)。

植物的重要值(importance value, IV)、补偿生长高度(compensatory height, CH, cm)、株高的相对生长率(relative growth rate, RGR)和SLA数据计算如下:

$$IV = (\text{相对高度} + \text{相对密度} + \text{相对盖度}) \times 100 / 3$$

$$CH = 8 \text{月底收获时高度} + 6 \text{月刈割部分高度}$$

$$RGR = 8 \text{月底高度} / (6 \text{月刈割后留茬高度} \times \text{生长天数})$$

$$SLA = \text{叶面积} / \text{叶干重}$$

植物耐牧性采用Damhoureyeh和Hartnett(2002)提出的耐牧性指数估计,即放牧后植物生长和繁殖等特性指标与对照相比减少百分数的平均值,值越大,耐牧性越低。本文以刈割后植物重要值、补偿生长高度和地上生物量减少百分数的平均值计算耐牧性指数。

1.4 统计分析

用SPSS 13.0-GLM中的Multivariate ANOVA程序,进行裂区试验设计的方差分析,比较刈割、施肥、浇水处理和年份及其交互作用对重要值、补偿生长高度、株高相对生长率、比叶面积,叶片净光合速率以及地上生物量的影响。多重比较用Duncan检验。统计检验的显著水平设为 $\alpha = 0.05$ 。

2 结果与分析

2.1 重要值

刈割、施肥处理以及二者之间的交互作用对矮嵩草重要值影响显著,其他处理及各因子之间的交

互作用不显著(表1)。不施肥条件下,矮嵩草重要值在不刈割条件下显著高于重度刈割,中度刈割与不刈割和重度刈割之间无显著性差异;施肥后,重要值在不刈割最高,中度刈割次之,重度刈割条件下最低(图1)。

施肥处理及其和年份之间的交互作用对垂穗披碱草重要值影响显著,其他处理及各因子之间的交互作用不显著(表2)。2008年,施肥处理对垂穗披

碱草重要值无显著性影响;2009年,施肥后重要值显著高于不施肥处理;施肥后2009年重要值显著高于2008年(图1)。

2.2 补偿生长高度

刈割、施肥处理和年份以及施肥和年份之间的交互作用对矮嵩草补偿生长高度影响极显著,其他各因子的作用不显著(表1)。2008年,矮嵩草补偿高度在不刈割显著高于中度刈割和重度刈割,中度

表1 刈割、施肥、浇水以及年份对矮嵩草的影响

Table 1 ANOVA for the effects of clipping, fertilizing, watering and different years on *Kobresia humilis*

变异来源	自由度	重要值		补偿生长高度 (cm)		相对生长率		比叶面积 ($\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$)		净光合速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
C	2	7.841	0.009**	26.875	0.000**	195.418	0.000**	3.575	0.067	1.461	0.278
W	1	0.305	0.581	4.129	0.064	0.417	0.519	0.230	0.632	1.466	0.228
F	1	4.575	0.034*	40.005	0.000**	18.882	0.000**	0.860	0.355	55.674	0.000**
Y	1	0.000	0.998	37.636	0.000**	112.991	0.000**	180.392	0.000**	51.818	0.000**
B	2	1.512	0.267	6.152	0.078	1.722	0.228	2.831	0.148	3.262	0.081
C×W	2	2.089	0.127	2.012	0.137	1.768	0.174	0.010	0.990	0.219	0.804
C×F	2	3.388	0.036*	1.414	0.246	0.547	0.579	2.256	0.108	1.668	0.192
C×Y	2	1.045	0.387	3.298	0.079	9.258	0.005**	5.518	0.024*	1.679	0.235
W×F	1	1.828	0.178	1.931	0.166	0.930	0.336	0.029	0.864	0.002	0.963
W×Y	1	0.091	0.763	0.012	0.912	0.020	0.889	0.012	0.912	0.021	0.884
F×Y	1	0.246	0.621	11.687	0.001**	4.731	0.031*	2.112	0.148	1.070	0.302
C×W×F	2	0.829	0.438	0.029	0.971	0.375	0.688	2.130	0.122	0.207	0.813
C×W×Y	2	0.739	0.479	0.786	0.457	0.370	0.691	0.108	0.898	0.292	0.747
C×F×Y	2	0.103	0.902	1.532	0.219	0.408	0.665	1.231	0.295	4.239	0.076
W×F×Y	1	0.052	0.820	0.269	0.605	0.014	0.907	0.312	0.577	3.301	0.071
C×F×W×Y	2	0.361	0.697	1.520	0.222	0.748	0.475	3.134	0.066	1.378	0.255

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, C, 刈割; F, 施肥; W, 浇水; Y, 年份; B, 区组; ×, 交互作用。

表2 刈割、施肥、浇水以及年份对垂穗披碱草的影响

Table 2 ANOVA for the effects of clipping, fertilizing, watering and different years on *Elymus nutans*

变异来源	自由度	重要值		补偿生长高度 (cm)		相对生长率		比叶面积 ($\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$)		净光合速率 ($\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)	
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
C	2	2.230	0.158	25.571	0.000**	327.330	0.000**	4.579	0.039*	5.178	0.029*
W	1	0.290	0.591	3.072	0.081	1.887	0.171	0.536	0.465	0.363	0.548
F	1	5.545	0.020*	145.501	0.000**	86.249	0.000**	12.024	0.001**	20.487	0.000**
Y	1	1.508	0.248	65.288	0.000**	67.710	0.000**	203.483	0.000**	20.909	0.001**
B	2	1.939	0.194	0.567	0.585	1.169	0.350	0.008	0.992	1.506	0.268
C×W	2	2.124	0.122	0.268	0.765	0.256	0.774	0.261	0.770	0.472	0.625
C×F	2	3.036	0.051	2.322	0.101	7.801	0.001**	0.569	0.567	3.302	0.039*
C×Y	2	0.694	0.522	7.363	0.011*	3.413	0.074	11.558	0.003**	0.662	0.537
W×F	1	0.006	0.938	0.005	0.942	0.057	0.811	0.004	0.949	2.972	0.086
W×Y	1	0.030	0.864	3.367	0.068	1.010	0.316	1.129	0.289	1.506	0.221
F×Y	1	6.464	0.012*	35.095	0.000**	24.822	0.000**	0.004	0.949	0.021	0.884
C×W×F	2	0.451	0.637	0.143	0.867	0.173	0.842	0.008	0.992	2.613	0.076
C×W×Y	2	1.364	0.258	0.449	0.639	1.360	0.259	0.326	0.723	2.652	0.073
C×F×Y	2	0.274	0.761	0.282	0.754	7.076	0.089	0.022	0.978	0.124	0.884
W×F×Y	1	0.367	0.545	0.019	0.892	0.090	0.764	2.328	0.129	1.259	0.263
C×F×W×Y	2	1.057	0.350	0.903	0.407	2.305	0.103	0.958	0.368	0.106	0.899

$P < 0.05$, ** $P < 0.01$; C, 刈割; F, 施肥; W, 浇水; Y, 年份; B, 区组; ×, 交互作用。

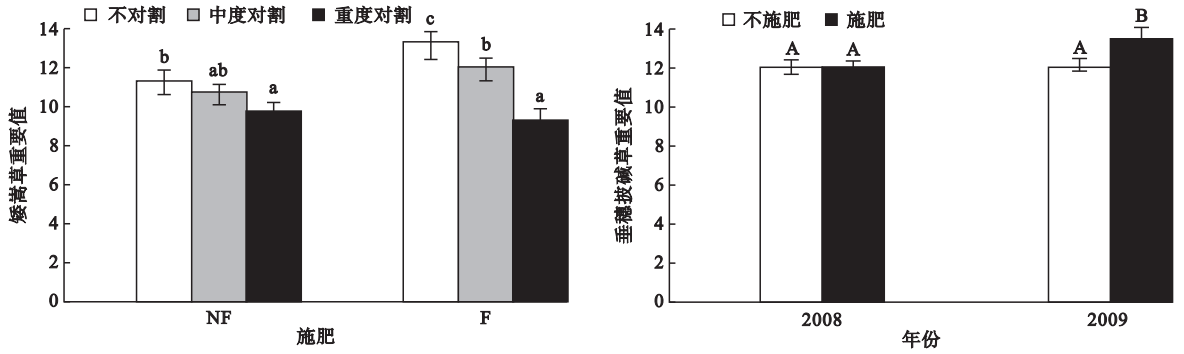


图1 刈割、施肥和年份处理对矮嵩草、垂穗披碱草重要值的影响

Fig. 1 Effects of clipping, fertilizing and year on the importance value of *Kobresia humilis* and *Elymus nutans*

数值为平均值±标准误, F 和 NF 分别表示施肥处理和不施肥处理, 图柱上方的相同字母表示不同刈割强度、施肥或者年份处理之间差异不显著 ($P>0.05$)。下同。

刈割和重度刈割之间差异不显著; 2009 年, 补偿高度在不刈割显著高于中度刈割和重度刈割, 中度刈割显著高于重度刈割; 在相同刈割强度条件下, 2009 年补偿高度显著高于 2008 年(图 2)。施肥后矮嵩草补偿高度显著高于不施肥处理; 相同施肥处理条件下, 2009 年补偿高度均显著高于 2008 年(图 2)。

刈割、施肥和年份以及刈割、施肥和年份之间的交互作用对垂穗披碱草补偿生长高度影响极显著, 其他各因子的作用不显著(表 2)。2008 年, 垂穗披碱草补偿高度在不刈割显著高于中度刈割和重度刈割, 中度刈割和重度刈割之间差异不显著; 2009 年,

补偿高度在不刈割最高, 中度刈割次之, 重度刈割最低; 相同刈割强度条件下, 2009 年补偿高度显著高于 2008 年(图 2)。施肥后垂穗披碱草补偿高度显著高于不施肥处理; 相同施肥处理条件下, 2009 年补偿高度均显著高于 2008 年(图 2)。

2.3 相对增长率

刈割、施肥处理和年份以及刈割、施肥和年份之间的交互作用对矮嵩草相对增长率影响显著, 浇水处理及其他各因子之间的交互作用不显著(表 1)。矮嵩草株高相对增长率随刈割强度增加而显著提高(图 3); 施肥能显著提高相对增长率(图 3); 在相同

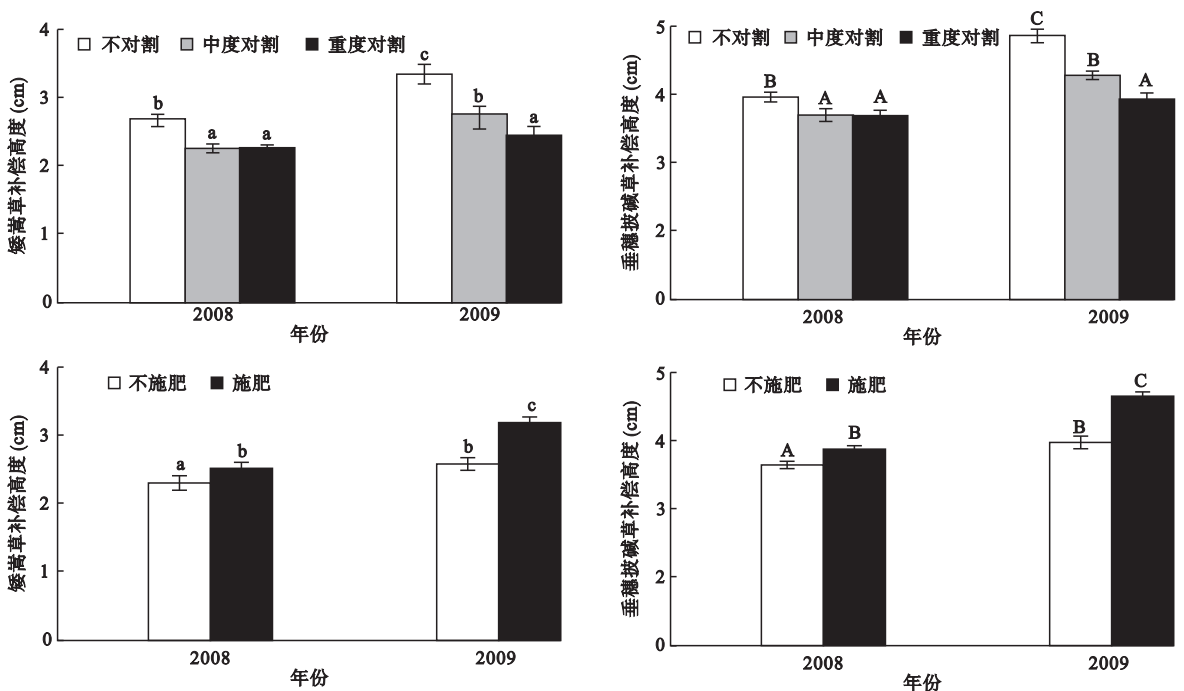


图2 刈割、施肥和年份处理对矮嵩草、垂穗披碱草补偿高度的影响

Fig. 2 Effects of clipping, fertilizing and year on the compensatory height of *Kobresia humilis* and *Elymus nutans*

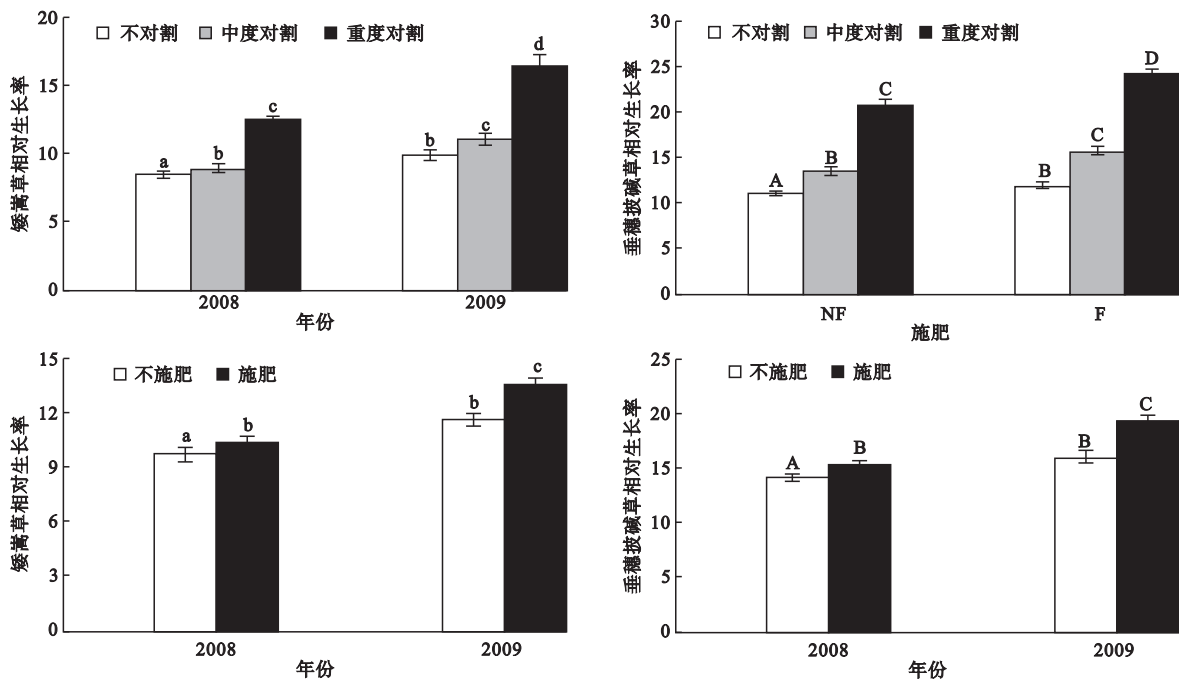


图3 刈割、施肥和年份处理对矮蒿草、垂穗披碱草相对生长率的影响

Fig.3 Effects of clipping, fertilizing and year on the relative growth rate of *Kobresia humilis* and *Elymus nutans*

刈割强度和相同施肥处理条件下,2009年相对生长率显著高于2008年(图3)。

刈割、施肥处理和年份以及刈割和施肥、施肥和年份之间的交互作用对垂穗披碱草相对生长率影响极显著,浇水处理及其他各因子之间的交互作用不显著(表2)。不论施肥与否,垂穗披碱草相对生长率在刈割处理间的变化趋势为重度刈割>中度刈割>不刈割;而在相同刈割强度条件下,施肥后相对生长率显著高于不施肥处理(图3)。不同年份,垂穗披碱草相对生长率在施肥后均显著高于不施肥处理;相同施肥处理条件下,2009年相对生长率均显著高于2008年(图3)。

2.4 比叶面积

刈割对矮蒿草比叶面积有微弱影响($P=0.067$),而年份以及刈割和年份之间的交互作用对矮蒿草比叶面积影响显著,其他处理及各因子之间的交互作用不显著(表1)。2008年,矮蒿草比叶面积在刈割处理间无显著性差异;2009年,比叶面积在不刈割显著高于中度刈割和重度刈割,中度刈割、重度刈割之间无显著性差异;相同刈割强度条件下,2009年比叶面积均显著低于2008年(图4)。

刈割、施肥处理和年份以及刈割和年份之间的交互作用对垂穗披碱草比叶面积影响极显著,浇水处理及其他各因子之间的交互作用不显著(表2)。

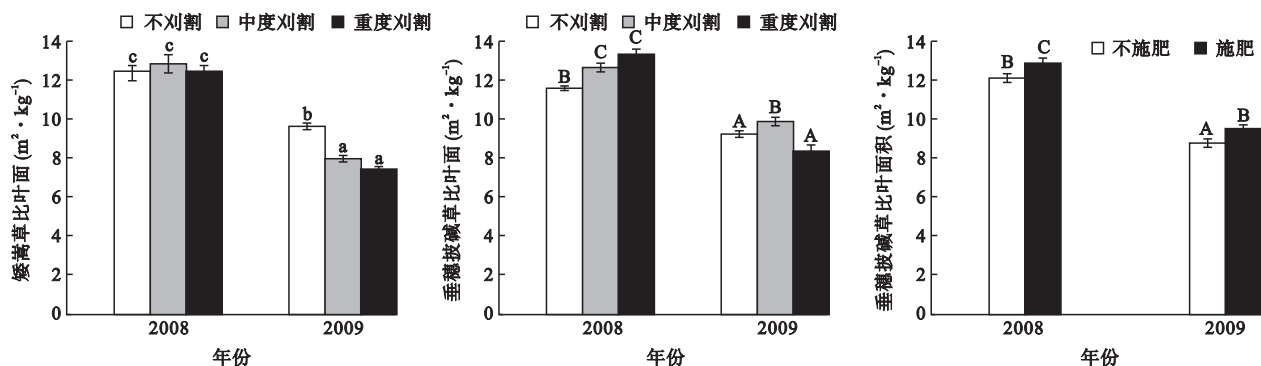


图4 刈割、施肥和年份处理对矮蒿草、垂穗披碱草比叶面积的影响

Fig.4 Effects of clipping, fertilizing and year on specific leaf area of *Kobresia humilis* and *Elymus nutans*

2008年,垂穗披碱草比叶面积在中度刈割和重度刈割之间无显著性差异,但均显著高于不刈割;2009年,比叶面积在中度刈割显著高于重度刈割和不刈割,重度刈割、不刈割之间无显著性差异(图4);施肥后垂穗披碱草比叶面积显著高于不施肥处理(图4);但在相同的刈割强度和施肥处理条件下,比叶面积在2009年显著低于2008年(图4)。

2.5 净光合速率

施肥处理和年份对矮蒿草净光合速率影响极显著,其他处理及各因子之间的交互作用不显著(表1)。施肥后矮蒿草净光合速率均显著高于不施肥处理;相同施肥处理条件下,2009年净光合速率均显著高于2008年(图5)。

刈割、施肥处理和年份以及刈割和施肥之间的交互作用对垂穗披碱草净光合速率影响显著,浇水处理及其他各因子之间的交互作用不显著(表2)。不施肥条件下,垂穗披碱草净光合速率在刈割处理间无显著性差异;施肥后,净光合速率在中度刈割显著高于不刈割处理,重度刈割与中度刈割处理之间以及重度刈割和不刈割处理之间差异不显著;相同刈割强度条件下,仅中度刈割处理在施肥后净光合

速率显著提高(图5)。施肥后垂穗披碱草净光合速率均显著高于不施肥处理;相同施肥处理条件下,2009年净光合速率显著高于2008年(图5)。

2.6 地上总生物量

仅施肥处理对矮蒿草地上总生物量影响极显著($F=16.488, P<0.001$),其他各因子作用不显著。相同刈割强度下,施肥后矮蒿草地上总生物量均显著高于不施肥处理(图6)。

刈割和施肥处理对垂穗披碱草地上总生物量影响显著(刈割: $F=7.658, P<0.05$;施肥: $F=19.446, P<0.001$),其他处理及各因子之间的交互作用不显著。不论施肥与否,刈割能显著降低垂穗披碱草地上总生物量,刈割处理间的差异不显著;相同刈割强度,施肥后垂穗披碱草地上总生物量均显著高于不施肥处理(图6)。

2.7 耐牧性指数

刈割能显著降低垂穗披碱草的重要值、补偿高度和地上总生物量,而且随刈割强度加大,同一指标与对照相比减少的百分数也增加,而矮蒿草的总地上生物量不受刈割的影响(图6);但施肥后2物种上述测定指标减少的百分数均小于不施肥处理,甚

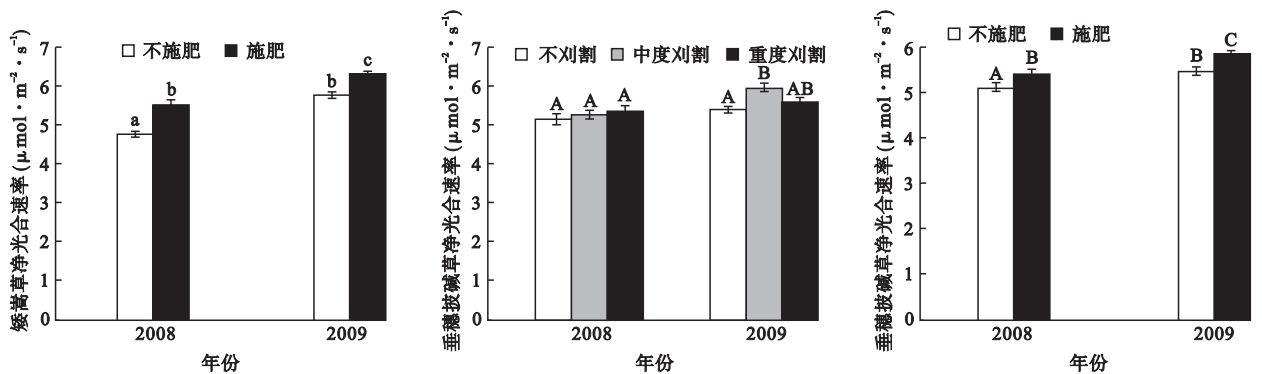


图5 刈割、施肥和年份处理对矮蒿草、垂穗披碱草净光合速率的影响

Fig. 5 Effects of clipping, fertilizing and year on the net photosynthesis of *Kobresia humilis* and *Elymus nutans*

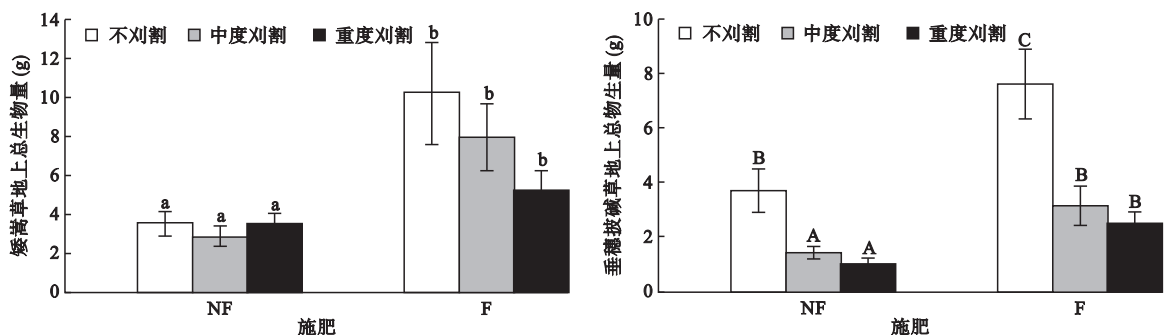


图6 刈割和施肥处理对矮蒿草、垂穗披碱草地上总生物量的影响

Fig. 6 Effects of clipping and fertilizing on the total dry biomass of *Kobresia humilis* and *Elymus nutans*

至高于不刈割对照处理。因此,2物种的耐牧性指数值在不同的刈割强度与施肥处理间表现出相同的变化规律,即在H1最高,随后在不同处理间的变化顺序是重度刈割×不施肥、中度刈割、中度刈割×不施肥、重度刈割×施肥、中度刈割×施肥和施肥(表3)。与矮嵩草相比,垂穗披碱草的耐牧性指数值在同一处理下均较大。这说明重度刈割能显著降低这两种植物的耐牧性,而施肥能有效抵消刈割的负面效应,因此在刈割与施肥的4个互作处理中,2物种的耐牧性指数在重度刈割×不施肥最大,而在中度刈割×施肥最小。

2.8 群落盖度、密度和高度

刈割、施肥和年份对矮嵩草草甸群落盖度、密度和高度影响显著,刈割和年份的交互作用对群落盖

度影响显著,而施肥和年份的交互作用对群落密度和高度影响显著。浇水处理及与其他因子的交互作用对群落盖度、密度和高度无显著影响(表4)。群落高度随刈割强度的增大而减小,群落盖度、密度均在中度刈割强度最高(图7)。施肥能显著提高矮嵩草草甸群落的盖度、密度和高度(图7);在相同的刈割和施肥条件下,2009年的群落盖度、密度和高度大于2008年(图7)。从2物种的补偿响应模式与群落特征的消长变化来看,矮嵩草、垂穗披碱草的重要值和补偿高度均在刈割后发生低补偿而相对生长率均在中度刈割条件下发生超补偿,且2物种的重要值、补偿高度和相对生长率均在施肥后发生超补偿,表明两物种的补偿响应模式与群落特征的消长变化趋势一致。

表3 不同处理下2物种各反应变量减少的百分数和耐牧性指数

Table 3 Average percentage reduction of different response variables and overall grazing tolerance indices of the two species under different treatments

物种	处理	重要值	补偿高度 (cm)	地上总生物量(g)	耐牧性指数
矮嵩草	中度刈割	7.63	16.16	20.29	14.69
	重度刈割	22.87	21.60	36.33	26.93
	施肥	-5.23	-15.21	-133.04	-51.16
	中度刈割×不施肥	5.34	13.92	17.96	12.41
	中度刈割×施肥	-2.54	0.80	-125.35	-42.84
	重度刈割×不施肥	13.29	19.23	20.20	17.57
垂穗披碱草	重度刈割×施肥	8.70	7.50	-45.77	-29.57
	中度刈割	4.37	12.66	59.52	25.52
	重度刈割	12.38	17.51	69.22	33.04
	施肥	-5.35	-16.15	-117.98	-46.49
	中度刈割×不施肥	-0.21	11.47	60.98	24.08
	中度刈割×施肥	-3.26	-2.09	14.61	3.09
	重度刈割×不施肥	6.73	16.04	73.52	32.10
	重度刈割×施肥	6.83	3.92	31.90	14.22

×为交互作用。

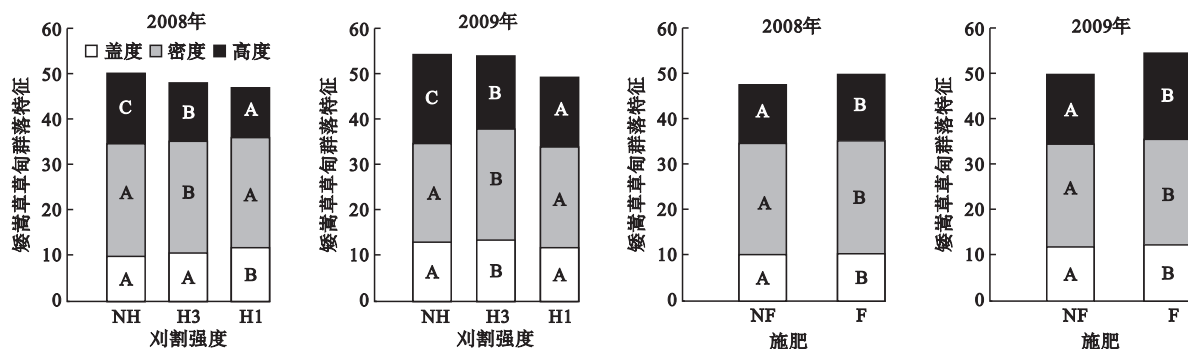


图7 刈割、施肥和年份处理对矮嵩草草甸群落特征的影响

Fig. 7 Effects of clipping, fertilizing, watering and year on the various traits of *Kobresia humilis* meadow

数值为平均值±标准误;NH、H3和H1分别为不刈割处理、中度刈割处理和重度刈割处理;F和NF分别为施肥处理和不施肥处理;相同指标图柱中的相同字母表示不同刈割强度、施肥或者年份处理之间差异不显著($P>0.05$)。

表4 刈割、施肥、浇水处理以及年份对矮嵩草草甸群落特征的影响

Table 4 ANOVA for the effects of clipping, fertilizing, watering and year on community characteristic of *Kobresia humilis* meadow

变异来源	自由度	盖度(%)		密度(%)		高度(cm)	
		F	P	F	P	F	P
C	2	4.828	0.034 *	89.637	0.000 **	89.637	0.000 **
W	1	0.316	0.575	2.405	0.123	2.405	0.123
F	1	12.313	0.001 **	136.875	0.000 **	136.875	0.000 **
Y	1	55.141	0.000 **	155.141	0.000 **	155.141	0.000 **
B	2	9.681	0.089	2.107	0.172	2.107	0.172
C×W	2	1.943	0.146	0.303	0.739	0.303	0.739
C×F	2	1.269	0.250	1.369	0.250	1.396	0.250
C×Y	2	17.468	0.001 **	1.981	0.188	1.981	0.188
W×F	1	0.591	0.443	1.674	0.197	1.674	0.197
W×Y	1	0.003	0.956	0.400	0.528	0.400	0.528
F×Y	1	0.007	0.933	44.058	0.000 **	44.058	0.000 **
C×W×F	2	0.209	0.812	0.465	0.629	0.465	0.629
C×W×Y	2	0.446	0.641	0.037	0.963	0.037	0.963
C×F×Y	2	0.788	0.456	0.074	0.928	0.074	0.928
W×F×Y	1	0.010	0.922	0.213	0.645	0.213	0.645
C×F×W×Y	2	2.830	0.062	0.021	0.979	0.021	0.979

* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$; C, 刈割; F, 施肥; W, 浇水; Y, 年份; B, 区组。

3 讨论

3.1 矮嵩草的补偿生长

矮嵩草株高的补偿生长随刈割强度增加而降低(图2),表现为低补偿模式。但施肥能增加株高的补偿生长能力(图2),同时刈割和施肥显著提高了株高的相对生长率(图3)。施肥增加株高补偿生长能力的效应以及刈割和施肥增加株高相对生长率的效应还随实验年限的延长而愈加显著(图3)。因此,刈割与施肥处理的互作效应对矮嵩草株高补偿生长影响不显著(表1),说明施肥处理能有效抵消刈割的不利影响,最终使矮嵩草株高的补偿生长在这2个因子的共同作用下表现为等补偿模式。由于2008年矮嵩草比叶面积在各刈割处理之间差异不显著,2009年在刈割的两个处理显著低于不刈割处理(图4);同时随着年限增加,比叶面积也减小,但减小的程度在刈割的2个处理中更大(图4),而其他因子对比叶面积无显著影响(表1)。说明矮嵩草比叶面积主要受刈割处理的影响,刈割后其叶片有变厚的趋势,显示出抗牧性。尽管叶片净光合速率在各刈割处理之间差异不显著,但施肥能显著提高叶片净光合速率(图5)。说明叶片净光合速率主要受施肥的影响。矮嵩草地上总生物量在刈割处理后差异不显著($F = 1.147, P = 0.404$),但施肥后显著高于不施肥处理(图6)。说明地上总生物量主要受施肥的影响。以上结果表明刈割后矮嵩草的株高生

长受到抑制、叶片变厚,但施肥后其居间分生组织生长加快、叶片光合能力增强,地上总生物量增多,补偿了刈割造成的组织损伤。尽管矮嵩草的重要值主要受刈割处理的影响(图1),但其耐牧能力还与土壤中养分资源的获得性有着密切关系,从而证实了Gao等(2008)关于刈割与养分因子间存在“拮抗”互作的研究结果。本研究与杨元武和李希来(2008)、王文娟等(2009)的研究结果一致,同时说明施肥促进矮嵩草生长并提高其光合作用能力的效应具有累加性的特点。

3.2 垂穗披碱草的补偿生长

垂穗披碱草株高补偿生长的模式以及株高相对生长率在刈割、施肥处理及其互作影响下的变化规律与矮嵩草相同(图2、图3),不同处理的效应也具有随年份而累加的特性(图2)。刈割与施肥处理的互作效应对株高补偿生长的影响也不显著(表1),说明施肥处理能有效抵消刈割的不利影响,最终使株高的补偿生长在2个因子的共同作用下表现为等补偿模式。与矮嵩草不同的是,垂穗披碱草比叶面积和叶片净光合速率同时受刈割、施肥和实验年限的影响,说明垂穗披碱草对刈割的响应在一定程度上也依赖于土壤中养分资源的获得性。这与垂穗披碱草重要值主要受施肥处理影响的结果一致(图1)。有研究认为,丰富的资源环境能降低刈割对植物损伤的负面效应,有助于提高植物的耐牧性(Gao *et al.*, 2008)。但在本实验中,随着实验年限延长,

垂穗披碱草比叶面积在中度刈割处理最高(图4-2),施肥也仅提高了中度刈割处理中叶片的净光合速率(图5)。说明施肥的作用强烈依赖于刈割强度,在中度刈割条件下垂穗披碱草叶片光合能力增强,叶片有变薄变大的趋势,从而为其迅速再生创造了条件。另外,尽管施肥有增加比叶面积和叶片净光合速率的作用(图4,图5),但在相同的刈割强度和施肥条件下,比叶面积还是随年份的增加逐渐减小(图4),即随着刈割处理年限的增加,叶片有变厚的趋势,从而表现出与矮嵩草相同的变化。但与矮嵩草相比,垂穗披碱草比叶面积对刈割处理的响应变化更加敏感。例如,不同刈割处理间矮嵩草比叶面积至2009年时才表现出差异(图4),而垂穗披碱草比叶面积在2008年即随刈割强度增加而显著增加(图4)。与矮嵩草相比,垂穗披碱草地上总生物量对刈割处理有更强的响应,但施肥后表现出与矮嵩草相同的变化(图6)。以上结果可能说明垂穗披碱草对放牧的响应更加强烈地受到放牧强度和土壤中养分资源的制约。朱志红等(1994)表明,随放牧强度的增加,矮嵩草每分株的分蘖数、叶片数和分株地上生物量随之增加;在水肥条件较好的生境中,矮嵩草分蘖能力较强,极易形成草皮(杨元武和李希来,2008);说明矮嵩草在一定的放牧强度和富营养生境中具有较强的营养繁殖和水平扩展能力。而垂穗披碱草仅在中度和轻度放牧条件下发生等补偿和超补偿(王海洋等,2003),重度放牧后极易退化。但施肥会消除资源的限制,更易使禾草植物在资源竞争中增强地上部分的竞争优势(Wise & Abrahamson, 2007)。

3.3 2物种耐牧性比较

本文结果显示,矮嵩草总的耐牧性要强于垂穗披碱草(表3),它们的耐牧性机制有很大差异。虽然矮嵩草重要值(本文中物种重要值以相对高度、相对密度和相对盖度计算)和补偿高度在不同处理中的减少百分数大于垂穗披碱草,刈割对矮嵩草重要值、补偿高度的负效应大于垂穗披碱草,但矮嵩草地上总生物量的减少百分数却小于垂穗披碱草(表3),施肥后垂穗披碱草地上总生物量与对照相比减少了14.6%~31.9%,而矮嵩草则增加了125.3%~45.7%(表3)。说明刈割对垂穗披碱草地上总生物量的负效应更大。因此,尽管两物种的耐牧性依赖于土壤中的资源获得性,但施肥的效应还因刈割强度和物种的不同而异。本研究中,高寒矮嵩草草

甸植物群落的高度随刈割强度增大而减小,密度、盖度均在中度刈割条件下表现出最大值,且施肥后植物群落高度、密度和盖度均显著增加(图7)。本研究还表明,2物种对刈割、施肥的补偿响应模式与整个群落的变化趋势一致,即均在中度刈割、施肥条件下发生补偿生长,说明高寒草甸的补偿响应模式与群落物种补偿量的消长变化密切相关补偿能力同时受放牧强度和土壤营养资源的共同影响而土壤水分的影响相对较小(席博等,2010)。以上结果同时说明,在种群高度和多度特性上,矮嵩草的耐牧性弱于垂穗披碱草,但从营养繁殖增加地上总生物量方面考虑,其耐牧性要强于垂穗披碱草。究其原因可能有以下几点:

1)形态结构上,矮嵩草株高仅3~15 cm,分蘖节位于地下,具有一定的避牧性,同时其短的木质根状茎中储藏有大量营养物质以供再生需要,这决定了矮嵩草具有较强的耐牧性;而垂穗披碱草茎秆直立,株高达60~150 cm,虽然具有发达的须根,根茎分蘖能力强,但其更新芽位于地上,极易受到采食损伤而影响再生。

2)生长型上,矮嵩草是高抗逆性密集型克隆植物,其克隆生长以分蘖数和分株数的增加以及基株丛径的扩大为特征(朱志红等,1994),表现出对占据生境的“巩固”对策,即提高克隆局部的耐受能力,迅速吸收短期内可获取的资源;而垂穗披碱草为根茎疏丛型克隆植物,具有利用临时生境的特性和较高的种子繁殖能力(王启基和张松林,1990)。因此在受到较强的放牧采食后,更新芽受到严重损伤,再生受阻,即使有丰富的土壤养分供应也难以充分利用。在此条件下,只有依靠土壤种子库维持种群。

3)生理上,垂穗披碱草比叶面积和叶片净光合速率对刈割处理的响应更加敏感,而矮嵩草的叶片净光合速率不受刈割处理的影响,比叶面积的变化也仅在实验第2年才表现出处理间的显著差异(图4,图5)。虽然施肥对垂穗披碱草叶片捕获光资源、提高光合能力以及促进生长有明显作用(田冠平等,2010),但施肥的作用强烈依赖于刈割强度,且仅在中度刈割条件下其叶片光合能力得到明显增强,如果增加刈割强度,叶片净光合速率即出现下降(图4,图5)。

从以上3方面的比较来看,矮嵩草种群在重度放牧的草地中具有更强的保持力以及更加有效地利用养分资源恢复再生的能力。由于矮嵩草和垂穗披

碱草具有不同的耐牧性,不论是在对这2个物种共生的矮嵩草草甸自然群落还是对垂穗披碱草人工草地群落的利用上,一方面要控制放牧利用强度,使利用率低于50%,另一方面要施以有效的施肥管理抚育措施。这对于降低放牧对植物的损伤,解除高寒草甸土壤养分不足对植物生长的限制作用,促进恢复再生,维持群落物种多样性和初级生产力的长期稳定性都是极为重要的(王长庭等,2005;臧岳铭等,2009)。本文关于耐牧性的比较也为“矮嵩草草甸成为在长期过度放牧利用下的放牧偏途顶极”(周兴民等,1987)的研究结论提供了证据。

参考文献

- 董全民,赵新全,马玉寿,等. 2005. 牦牛放牧率和放牧季节对小嵩草高寒草甸土壤养分的影响. 生态学杂志, **24** (7): 729-735
- 韩国栋,李博,卫智军,等. 1999. 短花针茅草原放牧系统植物补偿性生长的研究. 草地学报, **7** (1): 1-7.
- 雷抒情,王海洋,杜国祯,等. 2005. 刈割后两种不同体型植物的补偿式样对比研究. 植物生态学报, **29** (5): 740-746.
- 李英年,赵新全,曹广民,等. 2004. 海北高寒草甸生态系统定位站气候、植被生产力背景的分析. 高原气象, **23** (4): 558-567.
- 马涛,武高林,杜国祯,等. 2007. 青藏高原东部高寒草甸群落生物量和补偿能力对施肥与刈割的响应. 生态学报, **27** (6): 2288-2293.
- 马红彬,谢应忠. 2008. 不同放牧方式下荒漠草原植物补偿性生长研究. 西北农业学报, **17** (1): 211-215.
- 马玉寿,施建军,董全民,等. 2006. 人工调控措施对“黑土型”退化草地垂穗披碱草人工植被的影响. 青海畜牧兽医杂志, **36** (2): 1-3.
- 沈振西,杨福屯,钟海民,等. 1991. 矮嵩草草甸主要植物含水量及需水程度的初步研究. 草地学报, **1** (1): 133-141.
- 沈振西,周兴民,陈佐忠,等. 2002. 高寒矮嵩草草甸植物类群对模拟降水和施氮的响应. 植物生态学报, **26** (3): 288-294.
- 施建军,马玉寿,董全民,等. 2007. “黑土型”退化草地优良牧草筛选试验. 草地学报, **15** (6): 543-549
- 田冠平,朱志红,李英年,等. 2010. 刈割、施肥和浇水对垂穗披碱草补偿生长的影响. 生态学杂志, **29** (5): 1-8.
- 王长庭,龙瑞军,王启基,等. 2005. 高寒草甸不同草地群落物种多样性与生产力关系研究. 生态学杂志, **24** (5): 483-487.
- 王长庭,王启基,沈振西,等. 2003. 模拟降水对高寒矮嵩草草甸群落影响的初步研究. 草业学报, **12** (2): 25-29.
- 王海洋,杜国祯,任金吉. 2003. 种群密度与施肥对垂穗披碱草刈割后补偿作用的影响. 植物生态学报, **27** (4): 477-483.
- 王启基,张松林. 1990. 天然垂穗披碱草种群生长节律及生态适应性的研究. 中国草地, (1): 18-25.
- 王文娟,朱志红,臧岳铭,等. 2009. 放牧格局和生境资源对矮嵩草(*Kobresia humilis*)分株生物量分配和补偿性生长的影响. 生态学报, **29** (5): 2186-2194.
- 席博,朱志红,李英年,等. 2010. 放牧强度和生境资源对高寒草甸群落补偿能力的影响. 兰州大学学报, **46** (1): 77-84.
- 杨元武,李希来. 2008. 矮嵩草克隆生长与繁殖的初步研究. 青海大学学报, **26** (1): 31-34.
- 臧岳铭,朱志红,李英年,等. 2009. 高寒矮嵩草草甸物种多样性与功能多样性对初级生产力的影响. 生态学杂志, **28** (6): 999-1005.
- 周秉荣,马宗泰,李红梅. 2006. 刈割及放牧对牧草生长的补偿效应. 青海大学学报, **24** (4): 17-20.
- 周华坤,赵新全,赵亮,等. 2007. 高山草甸垂穗披碱草人工草地群落特征及稳定性研究. 中国草地学报, **29** (2): 13-25.
- 周兴民,王启基. 1995. 青藏高原退化草地的现状、调控策略和持续发展. 高寒草甸生态系统(第4集). 北京: 科学出版社.
- 周兴民,王启基,张堰青,等. 1987. 不同放牧强度下高寒草甸植被演替规律的数量分析. 植物生态学与地植物学学报, **11** (4): 276-285.
- 朱志红,刘建秀,郑伟. 2005. 资源获得性和种内竞争对垂穗披碱草生长繁殖的影响. 西北植物学报, **25** (10): 2056-2061.
- 朱志红,孙尚奇. 1996. 高寒矮嵩草种群的放牧中构件种群的反应特性. 植物学报, **38** (8): 653-660.
- 朱志红,王刚,赵松岭. 1994. 不同放牧强度下矮嵩草无性系分株种群的动态与调节. 生态学报, **14** (1): 40-45.
- Belsky AJ, Carson WP, Jenson CL. 1993. Overcompensation by plants: Herbivore optimization or red herring. *Evolutionary Ecology*, **7**: 109-121.
- Belsky AJ. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist*, **127**: 870-892.
- Damhoureyeh SA, Hartnett DC. 2002. Variation in grazing tolerance among three tallgrass prairie plant species. *American Journal of Botany*, **89**: 1634-1643.
- Gao Y, Wang DL, Ba L, et al. 2008. Interactions between herbivory and resource availability on grazing tolerance of *Leymus chinensis*. *Environmental and Experimental Botany*, **63**: 113-122.
- Hilbert DW, Swift DM, Detling JK, et al. 1981. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia*, **51**: 14-18.
- Song MH, Tian YQ, Xu XL, et al. 2006. Interactions between root and shoot competition among four plant species in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Acta Oecologica*, **29**: 214-220.
- Trlica MJ, Rittenhouse LR. 1993. Grazing and plant performance. *Ecological Applications*, **3**: 21-23.
- Wise MJ, Abrahamson WG. 2007. Effect of resource availability on tolerance of herbivory: A review and assessment of three opposing models. *The American Naturalist*, **169**: 443-454.

