

# 高寒草甸不同生境粗喙薹草补偿生长研究

朱志红<sup>1\*</sup> 席博<sup>1</sup> 李英年<sup>2</sup> 臧岳铭<sup>1</sup> 王文娟<sup>1</sup> 刘建秀<sup>1</sup> 郭华<sup>1</sup>

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

**摘要** 补偿生长反映了植物的耐牧性, 受采食和土壤养分资源获得性的共同影响。但何种条件易于引起植物发生超补偿是长期以来争论的问题。通过一项野外调查试验, 研究了高寒矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸3种生境(I. 畜圈, 富养, 放牧; II. 牧道, 低养, 放牧; III. 封育草地, 低养, 不放牧)中粗喙薹草(*Carex scabrirostris*)的补偿生长模式与机制, 以及采食率、土壤养分和水分因子对补偿生长的相对贡献。粗喙薹草补偿生长量和分株盖度、密度及高度在生境I显著高于生境II和生境III, 在生境I和生境II均发生超补偿生长, 在生境III为低补偿。分株生物量对生长器官的分配在生境I和生境II相同, 并都高于生境III; 生物量对储藏器官的分配在生境II最高, 生境III次之, 生境I最低。储藏分配与生长分配和克隆繁殖分配间, 生长分配与有性繁殖分配间均存在负偶联(trade-offs)关系。对补偿生长贡献最大的因子是相对生长率和6月份土壤有机质含量, 其次是8月份土壤氮素营养和采食率。研究结果表明, 粗喙薹草的补偿生长和生物量分配具有可塑性, 并决定着补偿生长模式随生境条件而变化。不论在富养环境或低养环境, 储藏分配高的粗喙薹草都容易发生超补偿, 富养生境条件能降低采食的负面效应, 增加植物的耐牧性。

**关键词** 克隆植物, 补偿性生长, 采食, 资源获得性, 高寒草甸

## Compensatory growth of *Carex scabrirostris* in different habitats in alpine meadow

ZHU Zhi-Hong<sup>1\*</sup>, XI Bo<sup>1</sup>, LI Ying-Nian<sup>2</sup>, ZANG Yue-Ming<sup>1</sup>, WANG Wen-Juan<sup>1</sup>, LIU Jian-Xiu<sup>1</sup>, and GUO Hua<sup>1</sup>

<sup>1</sup>College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China; and <sup>2</sup>Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China

### Abstract

**Aims** Compensatory growth is affected by defoliation ratio, water and soil nutrient availability, but it is unclear which factor is most important in the overcompensatory response to herbivores in a particular area. Our objectives were to examine how compensatory growth of *Carex scabrirostris* varies with different habitats in an alpine *Kobresia humilis* meadow and determine relative effects of these factors on compensatory growth.

**Methods** Our field experiment at the Haibei Research Station of the Chinese Academy of Sciences from April to September 2007 included three habitats (habitat I: pen pasture, grazed × high nutrient availability; habitat II: pass pasture, grazed × low nutrient availability and habitat III: ungrazed pasture, null defoliation ratio × low nutrient availability) with three plots per habitat. In each plot, 12 quadrats (0.5 m × 0.5 m) were divided into two groups: 6 caged and 6 uncaged. For each of these sets of 6 quadrats, 3 quadrats were sampled in mid-June and 3 in mid-August. We used canonical correspondence analysis (CCA) with potential impact factors selected by the forward selection procedure for the compensatory growth of *C. scabrirostris* ramets to determine the relative effects of defoliation ratio, water and soil nutrient variables on compensatory growth.

**Important findings** The compensatory increase in dry weight, cover, density and height of ramets were higher for the habitat I than for habitats II and III. Overcompensation of aboveground biomass per ramet occurred in habitat I and II, whereas undercompensation was found in habitat III. The biomass allocation to growth function per ramet in habitat I was equal to that of III but higher than that of II. Storage allocation was greatest in habitat II, moderate in III, and least in I. Storage allocation was negatively correlated with growth and clonal propagation allocations, and growth allocation was negatively correlated with sexual reproductive allocation. The most important factors that induced compensatory growth were relative growth rate and soil organic matter content in June, followed by nitrogen content in August and defoliation ratio. These results suggest that the ramets in nutrient-rich habitat or in nutrient-poor habitat but having a high storage allocation tend to have overcompensation growth. The nutrient-rich habitat can compensate for the negative effects of herbivores and improve the ability to tolerate

收稿日期 Received: 2009-02-17 接受日期 Accepted: 2009-08-12

\* 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: zhuzhihong@snnu.edu.cn)

herbivores.

**Key words** clonal plant, compensatory growth, grazing, resource availability, alpine meadow

草地植物在长期的进化过程中形成了抗牧性。抗牧性包括避牧性和耐牧性(Briske, 1996; 赵钢和崔泽仁, 1999)。避牧性指植物降低被采食的几率和强度的机制, 如通过改变其空间和机械性结构特征及化学成分以降低采食程度和适口性; 耐牧性指植物忍受采食的能力, 其机制是通过增加再生能力来抵抗采食(Briske, 1996; Strauss & Agrawal, 1999), 如通过改变剩余顶端分生组织的有效性及生理过程以刺激植物的生长(汪诗平, 2004), 从而产生更高的生物量和更多的芽(即生物量补偿和密度补偿)(Gao *et al.*, 2008)。因此, 耐牧性是植物受到采食损伤后补偿失去组织的一种能力(Belsky, 1986; Strauss & Agrawal, 1999), 通常所说的补偿生长(compensatory growth)就是表征耐牧性的重要机制之一, 补偿生长量的大小可以表示耐牧性的强弱(Tiffin, 2000)。补偿生长包括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(fullcompensation), 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(undercompensation), 采食对植物生长产生消极影响, 生物量净积累明显低于未被采食植物。采食后植物个体的相对增长率(relative growth rate, RGR)、资源吸收利用能力、分株数和资源分配的变化以及地下器官储藏物的调运等都是引起补偿生长的重要机制, 可表现在生物量补偿和密度补偿(Gao *et al.*, 2008)以及植物体内养分含量补偿(Leriche *et al.*, 2003)等方面。生境资源的可获得性对补偿生长模式将产生重要的影响(Strauss & Agrawal, 1999)。

过去20多年国内外学者对何种条件易于引起超补偿存在争论(Williamson *et al.*, 1989; Alward & Joern, 1993; 汪诗平等, 1998; 汪诗平和王艳芬, 2001; 韩国栋等, 1999; Bråthen & Odasz-Albrigtsen, 2000; Huhta *et al.*, 2000; 安渊等, 2001; Damhoureyeh & Hartnett, 2002; Leriche *et al.*, 2003; 刘艳等, 2004; 刘颖等, 2004; McIntire & Hik, 2005; Wise & Abrahamson, 2005, 2007; Gao *et al.*, 2008)。截至目前, 有4个理论模型预测了发生超补偿的条件, 它们是放牧优化假说(grazing optimization hypothesis,

GOH)(McNaughton, 1979; Dyer *et al.*, 1993)、反应连续谱假说(continuum of responses hypothesis, CRH)(也称补偿性连续谱假说, compensatory continuum hypothesis, CCH) (Maschinski & Whitham, 1989; Huhta *et al.*, 2000)、增长率模型(growth rate model, GRM) (Hilbert *et al.*, 1981)和限制资源模型(the limiting resource model, LRM) (Wise & Abrahamson, 2005, 2007)。GOH认为采食率与补偿生长之间为单峰曲线关系, 过重和过轻的采食均不利于发生超补偿。CRH是GOH的补充模型, 认为富养生境、长时间恢复或生长季早期放牧有利于植物吸收土壤养分并进行充分的光合再生产, 引发超补偿。GRM则认为在胁迫环境中缓慢生长的植物被少量采食后容易发生超补偿, 因为这些植物储藏物含量一般都较高, 被采食后更易提高生长率, 且轻度采食后只需少量增加RGR就能实现超补偿。LRM认为耐牧性依赖于资源类型(限制和非限制资源)和采食的相互作用, 并预测有7条途径可引起耐牧性变化(Wise & Abrahamson, 2005, 2007)。对这些假说进行分析可以发现, GOH主要强调采食率对补偿的影响, 并与GRM对采食率与超补偿关系的预测不同。CRH和GRM对发生超补偿的生境条件具有完全相反的预测。LRM虽然更加灵活通用, 但过于复杂(Gao *et al.*, 2008), 因此, Gao等(2008)提出一个简化的LRM模型, 并证明刈割与水分和养分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), 能减轻负面影响, 原因在于重度刈割后将引起水分对植物生长产生限制作用, 但不会引起养分限制(Gao *et al.*, 2008)。因此, 引起争论的原因是多方面的, 包括动植物种特性、室内外实验、地区环境、植被类型和资源类型的不同等。如在干旱草原区解除水分胁迫并实行轻、中度放牧, 容易引起超补偿(汪诗平等, 1998; 汪诗平和王艳芬, 2001; 韩国栋等, 1999; Damhoureyeh & Hartnett, 2002)。而在北极地区的研究则表明土壤营养对补偿生长具有限制作用(Bråthen & Odasz-Albrigtsen, 2000)。这说明地区性限制资源可能首先是影响补偿生长的重要因素。同时, 植物具

有内在的适应环境变化的能力和多样化的补偿机制,在局域环境内,影响因素不同,补偿模式也可能表现出多种变化。如沿着放牧或资源梯度,羊草(*Leymus chinensis*)会出现从低补偿、等量补偿到超补偿的可塑性变化(Gao *et al.*, 2008)。因此,区分异质性环境中影响因子作用的相对重要性对于认识补偿机制至关重要。

粗喙藁草(*Carex scabrirostris*)为莎草科藁草属(*Carex*)多年生克隆植物,根系发达,根茎细长,广泛分布于青藏高原高寒草甸。在生境条件均一的矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸,其重要值随放牧强度增加而降低(周兴民等, 1987)。但笔者在野外调查中发现,其分株种群密度在水肥条件良好且重度放牧的生境中要高于其他生境,而在长期不放牧的生境中则分布稀疏。因此我们推测,当生境异质性很高时,生境资源获得性和采食强度可能共同影响该物种的生长、繁殖和耐牧性。但养分、水分以及采食因素何者更具限制作用、其相对贡献大小如何却有待深入研究。本文通过一项野外调查试图揭示不同生境中粗喙藁草的补偿生长模式与机制,并采用前向选择(forward selection)和Monte Carlo检验筛选对补偿生长具有显著影响的因子,同时运用典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)探讨这些因子与耐牧性的关系,并与有关假说进行比较,为简化的LRM模型提供实验证据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究样地概况

实验于2007年4–9月在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站矮嵩草草甸(*Kobresia humilis* meadow)内进行。该站位于青藏高原东北缘,隶属青海省海北藏族自治州门源回族自治县,地理位置为37°29′–37°45′ N, 101°12′–101°23′ E, 站区地形开阔,多滩地和河流阶地,海拔3 200–3 600 m。年平均气温–1.6 °C,年平均降水量560 mm, 79%集中于5–9月。年蒸发量1 238 mm,相对湿度67%(李英年等, 2004)。矮嵩草草甸是站区主要群落类型,地势平缓,属冬春草场,每年11月至次年5月底放牧,6–10月休闲,家畜转至夏季高山牧场。研究样地设于矮嵩草草甸常见的3类生境中,即:生境I——畜圈,富养,放牧;生境II——牧道,低养,放牧;生境III——封育草地,低养,不放牧(表1)。由于距河

岸的距离及用途不同,它们在牛羊采食和践踏程度、粪尿积累量、养分和水分含量等方面均有明显的不同。

### 1.2 研究方法

2007年4月中旬植物返青前,在每生境中各选3块样地作为重复,每样地中随机设置12个0.5 m × 0.5 m的样方,其中6个用0.7 m × 0.7 m × 0.8 m的铁丝扣笼罩住,其余6个则不罩扣笼,仍处于自然放牧状态。将各样地中的样方分成两组测定,测定时间分别为春季放牧结束后半个月(6月中旬)和2个半月(8月中旬),每次测定包括3个有扣笼样方和3个无扣笼样方。实验包括3生境 × 3重复 × 2测定时间 × 6样方,共108个样方。

### 1.3 取样测定与数据计算

6月中旬,测定样方内分株地上生物量,60 °C烘干72 h,称取干重(DW, g)。8月中旬,测定样方中粗喙藁草及其他物种的密度、盖度、高度,连根挖出洗净,60 °C烘干72 h。称取每分株叶片、花序、根系、根茎干重,以各部分干重占分株总干重比例计算生长分配(growth allocation, GA)、有性繁殖分配(sexual reproductive allocation, SRA)、储藏分配(storage allocation, SA)和克隆繁殖分配(clonal propagation allocation, CPA)。并计算地上、地下生物量分配(aboveground allocation, AA; belowground allocation, BA)。对其他种则直接称取地上干重。

地上部分测定结束后,用土钻在样方中取2份0–20 cm深土样,1份用铝盒法测定土壤含水量(soil water content, SWC)(105 °C, 烘干6 h),1份送西北农林科技大学资源环境学院分析测试中心测定营养成分。土壤pH值用电位法测定;有机质(organic matter, OM, g·kg<sup>-1</sup>)含量用重铬酸钾容量法;全氮(total nitrogen, TN, g·kg<sup>-1</sup>)含量用凯氏法消解,AA3连续流动分析化学仪测定;全磷(total phosphorus, TP, g·kg<sup>-1</sup>)含量用凯氏法消解,钼锑抗比色法测定;硝态氮(nitrate nitrogen, NN, mg·kg<sup>-1</sup>)和氨态氮(ammoniacal nitrogen, AN, mg·kg<sup>-1</sup>)含量用1.0 mol·L<sup>-1</sup> KCl提取,AA3连续流动化学分析仪测定;速效磷(available phosphorus, AP, mg·kg<sup>-1</sup>)含量用0.5 mol·L<sup>-1</sup> NaHCO<sub>3</sub>浸提,钼锑抗比色法测定。

各生境的采食率(defoliation ratio, DR)用下式计算:

$$DR = (UGDW_{t1} - GDW_{t1}) \times 100 / UGDW_{t1} \quad (1)$$

表1 不同生境土壤养分和水分状况、采食率和群落盖度比较

Table 1 Comparison of nutrient and water content in the soil, defoliation ratio of herbs and coverage of communities among habitats

时间 Time	生境特性 Habitat characteristics	$F_{(2,6)}$	生境 Habitat		
			I	II	III
6月 Jun.	pH值 pH value	1.22 <sup>ns</sup>	7.75 ± 0.11 <sup>a</sup>	7.93 ± 0.13 <sup>a</sup>	7.78 ± 0.18 <sup>a</sup>
	土壤含水量 Soil water content (SWC, %)	22.87 <sup>**</sup>	26.66 ± 1.27 <sup>b</sup>	21.89 ± 0.82 <sup>a</sup>	22.82 ± 0.44 <sup>a</sup>
	有机质 Organic matter (OM, g·kg <sup>-1</sup> )	6.18 <sup>*</sup>	148.23 ± 32.89 <sup>b</sup>	82.66 ± 8.94 <sup>a</sup>	102.15 ± 26.63 <sup>ab</sup>
	全氮 Total nitrogen (TN, g·kg <sup>-1</sup> )	11.06 <sup>**</sup>	8.09 ± 1.26 <sup>ab</sup>	5.48 ± 0.51 <sup>a</sup>	11.31 ± 2.66 <sup>b</sup>
	硝态氮 Nitrate nitrogen (NN, mg·kg <sup>-1</sup> )	18.25 <sup>**</sup>	67.29 ± 31.45 <sup>b</sup>	11.03 ± 2.58 <sup>a</sup>	22.71 ± 7.21 <sup>a</sup>
	氨态氮 Ammoniacal nitrogen (AN, mg·kg <sup>-1</sup> )	2.42 <sup>ns</sup>	46.75 ± 7.69 <sup>a</sup>	48.95 ± 13.14 <sup>a</sup>	60.00 ± 16.02 <sup>a</sup>
	全磷 Total phosphorus (TP, g·kg <sup>-1</sup> )	4.17 <sup>†</sup>	1.13 ± 0.08 <sup>b</sup>	0.89 ± 0.09 <sup>a</sup>	0.92 ± 0.11 <sup>ab</sup>
	速效磷 Available phosphorus (AP, mg·kg <sup>-1</sup> )	7.05 <sup>*</sup>	11.97 ± 3.91 <sup>b</sup>	3.36 ± 0.81 <sup>a</sup>	4.32 ± 2.97 <sup>a</sup>
	地上重 Aboveground mass (AM, g·ramet <sup>-1</sup> )	4.12 <sup>†</sup>	0.18 ± 0.03 <sup>b</sup>	0.13 ± 0.04 <sup>ab</sup>	0.10 ± 0.03 <sup>a</sup>
	群落采食率 Defoliation ratio (DR, %)	19.17 <sup>**</sup>	43.65 ± 11.81 <sup>c</sup>	32.17 ± 5.23 <sup>b</sup>	10.35 ± 2.89 <sup>a</sup>
	粗喙薹草采食率 DR of <i>Carex scabrirostris</i> (%)	11.76 <sup>**</sup>	32.79 ± 9.62 <sup>c</sup>	14.47 ± 3.91 <sup>b</sup>	9.26 ± 0.86 <sup>a</sup>
8月 Aug.	pH值 pH value	1.69 <sup>ns</sup>	7.74 ± 0.09 <sup>a</sup>	7.89 ± 0.26 <sup>a</sup>	8.05 ± 0.21 <sup>a</sup>
	土壤含水量 Soil water content (SWC, %)	22.85 <sup>**</sup>	29.61 ± 1.93 <sup>b</sup>	23.63 ± 1.41 <sup>a</sup>	25.63 ± 0.58 <sup>a</sup>
	有机质 Organic matter (OM, g·kg <sup>-1</sup> )	11.21 <sup>**</sup>	173.60 ± 52.59 <sup>b</sup>	81.01 ± 5.47 <sup>a</sup>	91.27 ± 17.11 <sup>a</sup>
	全氮 Total nitrogen (TN, g·kg <sup>-1</sup> )	15.14 <sup>**</sup>	13.71 ± 2.00 <sup>b</sup>	9.61 ± 2.26 <sup>b</sup>	5.64 ± 1.15 <sup>a</sup>
	硝态氮 Nitrate nitrogen (NN, mg·kg <sup>-1</sup> )	4.48 <sup>†</sup>	27.36 ± 18.61 <sup>b</sup>	4.63 ± 3.37 <sup>a</sup>	2.76 ± 2.08 <sup>a</sup>
	氨态氮 Ammoniacal nitrogen (AN, mg·kg <sup>-1</sup> )	6.33 <sup>*</sup>	43.08 ± 10.39 <sup>b</sup>	21.74 ± 2.11 <sup>a</sup>	31.48 ± 9.15 <sup>ab</sup>
	全磷 Total phosphorus (TP, g·kg <sup>-1</sup> )	30.57 <sup>**</sup>	1.32 ± 0.11 <sup>b</sup>	0.88 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.93 ± 0.07 <sup>a</sup>
	速效磷 Available phosphorus (AP, mg·kg <sup>-1</sup> )	4.65 <sup>†</sup>	14.32 ± 10.26 <sup>b</sup>	3.38 ± 1.22 <sup>a</sup>	3.64 ± 2.26 <sup>a</sup>
	群落盖度 Community coverage (TC, %)	14.35 <sup>**</sup>	99.56 ± 0.51 <sup>b</sup>	96.33 ± 2.73 <sup>b</sup>	80.78 ± 8.04 <sup>a</sup>

I、II和III分别表示畜圈、牧道和封育草地3种生境。测定数值为平均值 ± 标准偏差, 同行数值后的相同字母表示无显著差异。F值中, ns、†、\* 以及 \*\* 分别表示  $p > 0.1$ 、 $0.05 < p \leq 0.1$ 、 $p \leq 0.05$  以及  $p \leq 0.01$ 。

I, II and III in the table indicate pen, pass and ungrazed pasture habitats, respectively. Measured values are mean ± SD and similar letters after value in the same row indicate no significant difference at the 0.1 significant level. In the row of F value, ns, †, \* and \*\* indicate  $p > 0.1$ ,  $0.05 < p \leq 0.1$ ,  $p \leq 0.05$  and  $p \leq 0.01$ , respectively.

式中,  $UGDW_{t1}$  为6月中旬有扣笼样方地上生物量,  $GDW_{t1}$  为6月中旬无扣笼样方地上生物量,  $UGDW_{t1} - GDW_{t1}$  即为采食量。估测生境III的采食率时, 是对其无扣笼样方进行齐地面刈割(接近生境I、生境II自然放牧采食高度), 将刈割量计为  $GDW_{t1}$ , 再根据(1)式计算。

补偿生长量 (compensatory growth weight, CDW, g) 用Leriche等(2003)的方法计算:

$$CDW = UGDW_{t1} - GDW_{t1} + GDW_{t2} \quad (2)$$

式中, CDW为补偿生长量,  $GDW_{t2}$  为8月中旬无扣笼样方地上生物量, 即再生量。其他同(1)式。

补偿生长模式用补偿指数G/C (Belsky, 1986)表示。G为CDW, C为8月中旬有扣笼样方地上生物量。本文同时计算了2种补偿指数: 一是生境内补偿指数  $G/C_1$ , G为某生境的CDW,  $C_1$  为同生境8月中旬有扣笼样方地上生物量; 二是生境间补偿指数  $G/C_2$ , G仍为某生境的CDW, 但  $C_2$  为生境III 8月中旬有扣

笼样方地上生物量。若  $G/C_1$  (或  $G/C_2$ )  $> 1$ , 则表示为超补偿;  $G/C_1$  (或  $G/C_2$ )  $= 1$ , 为等量补偿;  $G/C_1$  (或  $G/C_2$ )  $< 1$ , 为低补偿(Belsky, 1986)。由于补偿指数是个相对概念,  $G/C_1$  和  $G/C_2$  有着不同的意义。  $G/C_1$  变化说明当年放牧采食后植物补偿失去组织的能力, 而  $G/C_2$  变化显示不同生境条件的长期综合作用引起植物产生的耐牧性差异。

采食后植物的相对生长率(RGR)( $g \cdot g^{-1} \cdot d^{-1}$ ) 用下式计算:

$$RGR = (GDW_{t2} - GDW_{t1}) / GDW_{t1} \times d \quad (3)$$

式中, d为恢复再生天数。其他同(1)、(2)式。

#### 1.4 统计分析

用SPSS 13.0中单因子方差分析(One-Way ANOVA)程序比较不同生境无扣笼样方土壤水分、养分以及植物的CDW、DR、RGR、生物量分配、分株密度、高度和盖度差异。为了揭示生物量分配性状与补偿特性间的相互关系, 对GA、SRA、SA、

CPA、AA、BA、G/C和CDW进行了Spearman秩相关分析。进行上述分析时,分别对百分比数据进行反正弦转换、对密度数据进行平方根转换,对生物量和高度数据进行对数 $\ln(x+1)$ 转换。

本文选DR、RGR以及6月和8月2次测定的土壤含水量、pH值、有机质、全氮、硝态氮、氨态氮、全磷和速效磷含量等18个因子作为预选变量,使用前向选择法和Monte Carlo检验来检测对群落总盖度、CDW、分株盖度、密度和高度等特征具有显著影响的因子,同时使用CCA来分离这些解释变量引起的特征变异。前向选择法、Monte Carlo检验和CCA排序采用TerBraak编制的CANOCO4.5软件包实现,并对数据进行对数 $\ln(x+1)$ 标准化。

## 2 结果和分析

### 2.1 生境差异

到本研究开始时,生境I用作畜圈和牛羊宿营地已经5年,由于牛羊粪便积累量大,以及样地仅距河岸15–20 m,土壤养分和水分在3个生境中最为丰富(表1);生境II,用作放牧牛羊时的通道5年,粪便积累较少,到8月份仅土壤全氮和硝态氮含量略高于生境III,其他养分含量与生境III无差异。样地距河岸80–100 m,土壤含水量低于生境I,而与生境III无显著差异;生境III,位于海北定位站气象站围栏内,围封禁牧10余年,无牛羊粪便积累,样地距河岸80–100 m,除土壤有机质略高于生境II外,其他养分含量及土壤含水量与生境II无差异(表1)。在研究地区,每年4月中旬至5月中旬是牧草返青和生长初期,草地初级生产力极低,家畜缺草严重,几乎是贴地采食植物。尽管此时3个生境所受采食高度或刈割处理留茬高度相同,但由于各生境资源获得性不同,植物地上生长量存在差异( $0.05 < p < 0.10$ ),且表现为生境I > 生境II > 生境III的趋势,致使无扣笼样方内植物地上部分被采食的量(或刈割量)占扣笼样方内植物地上生物量的比例不同,使3个生境植物群落和粗喙薹草的采食率出现显著差异( $p < 0.01$ ),表现为生境I > 生境II > 生境III的规律(表1)。生境I、II的群落盖度无显著差异,但高于生境III(表1)。

### 2.2 CDW与G/C

粗喙薹草的CDW在生境间存在显著差异( $F_{(2,6)} = 31.76, p = 0.001$ ),且在生境I显著高于生境II和生境

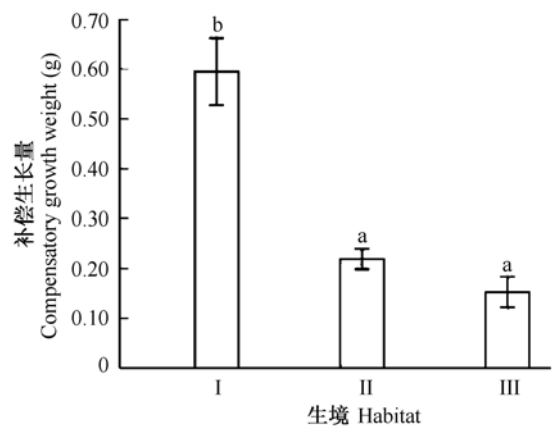


图1 海北高寒草甸不同生境粗喙薹草分株补偿生长量(平均值±标准误)。I、II、III分别表示畜圈、牧道和封育草地生境。标准误上方的不同字母表示生境间的显著差异( $p < 0.05$ )。

Fig. 1 Compensatory growth weight of *Carex scabrostris* ramet in different habitats in Haibei alpine meadow (mean ± SE). I, II and III in the figure indicate pen, pass and ungrazed pasture habitats, respectively. Different letters above error bars indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) among habitats.

III, 约为后者的2.5–3.0倍,而后两者间无差异(图1)。

就生境内补偿指数 $G/C_1$ 而言,在生境I、II中, $G/C_1 > 1$ ,为超补偿;在生境III中, $G/C_1 < 1$ ,为低补偿(表2)。生境间补偿指数 $G/C_2$ 与 $G/C_1$ 的变化趋势相同,但 $G/C_1$ 在生境间的差异要小于 $G/C_2$ 的差异,如 $G/C_1$ 在生境间相差1.15倍,而 $G/C_2$ 相差6.49倍(表2)。

### 2.3 生物量分配及其与补偿生长的关系

方差分析表明,春季放牧后经过2个半月的恢复再生,粗喙薹草分株AA、BA、GA、SA在生境间存在显著差异,而SRA和CPA无显著差异(表3)。AA在生境I、III较高且无差异,在生境II较低,仅为23.40%左右。BA的变化与此相反,在生境II显著高于其他2个生境(表3)。GA在生境I、生境III相同且高于生境II;SA在生境II最高,生境III次之,生境I最低。虽然CPA在生境间无统计学意义上的差异( $p < 0.10$ ),但其变化显示出生境I > 生境II > 生境III的趋势(表3)。上述各项生物量分配性状在有扣笼和无扣笼样方间无显著差异( $0.37 < F_{(1,12)} < 1.38, p > 0.1$ ),说明当年解除放牧并未影响分株内资源的分配特性,而不同生境间土壤资源获得性与放牧历史的差异可能是引起生物量分配性状发生变化的重要原因。

表2 不同生境粗喙薹草分株补偿指数G/C(平均值±标准误)

Table 2 Compensatory index G/C of *Carex scabrirostris* ramet in different habitats (mean ± SE)

生境内补偿指数G/C <sub>1</sub>			生境间补偿指数G/C <sub>2</sub>		
Compensatory index G/C <sub>1</sub> within habitats			Compensatory index G/C <sub>2</sub> among habitats		
I	II	III	I	II	III
1.119 ± 0.137	1.169 ± 0.073	0.982 ± 0.007	6.385 ± 1.223	2.316 ± 0.061	0.982 ± 0.007

I、II、III分别表示畜圈、牧道和封育草地3种生境。

I, II and III in the table indicate pen, pass and ungrazed pasture habitats, respectively.

表3 海北高寒草甸不同生境粗喙薹草分株生物量分配(平均值±标准误)

Table 3 Biomass allocation of *Carex scabrirostris* ramet in different habitats in Haibei alpine meadow (mean ± SE)

生物量分配 Biomass allocation (%)	F <sub>(2,6)</sub>	生境 Habitat		
		I	II	III
生长分配 Growth allocation, GA	4.81 <sup>†</sup>	37.91 ± 3.35 <sup>b</sup>	22.64 ± 2.16 <sup>a</sup>	35.62 ± 2.43 <sup>b</sup>
有性繁殖分配 Sexual reproductive allocation, SRA	1.19 <sup>ns</sup>	0.16 ± 0.02 <sup>a</sup>	0.77 ± 0.71 <sup>a</sup>	0.34 ± 0.14 <sup>a</sup>
储藏分配 Storage allocation, SA	19.35 <sup>**</sup>	17.80 ± 1.34 <sup>a</sup>	38.15 ± 2.34 <sup>c</sup>	29.07 ± 3.15 <sup>b</sup>
克隆繁殖分配 Clonal propagation allocation, CPA	2.36 <sup>ns</sup>	44.13 ± 2.34 <sup>a</sup>	38.44 ± 1.70 <sup>a</sup>	34.97 ± 2.97 <sup>a</sup>
地上生物量分配 Aboveground biomass allocation, AA	4.48 <sup>†</sup>	37.91 ± 3.34 <sup>b</sup>	23.40 ± 1.86 <sup>a</sup>	35.94 ± 2.43 <sup>ab</sup>
地下生物量分配 Belowground biomass allocation, BA	5.19 <sup>*</sup>	62.09 ± 3.34 <sup>a</sup>	76.60 ± 1.86 <sup>b</sup>	64.06 ± 2.43 <sup>a</sup>

I、II和III分别表示畜圈、牧道和封育草地3种生境。同行数值后的相同字母表示无显著差异。F值中, ns、†、\* 以及 \*\* 分别表示  $p > 0.1$ 、 $0.05 < p \leq 0.1$ 、 $p \leq 0.05$  以及  $p \leq 0.01$ 。I, II and III in the table indicate pen, pass and ungrazed pasture habitats, respectively. Similar letters after value in the same row indicate no significant difference at the 0.1 significant level. In the row of F value, ns, †, \* and \*\* indicate  $p > 0.1$ ,  $0.05 < p \leq 0.1$ ,  $p \leq 0.05$  and  $p \leq 0.01$ , respectively.

表4 海北高寒草甸粗喙薹草分株生物量分配及其与补偿生长的Spearman秩相关

Table 4 Spearman correlation for biomass allocation and compensatory growth of *Carex scabrirostris* ramet in Haibei alpine meadow

	生长分配 GA (%)	有性繁殖分配 SRA (%)	储藏分配 SA (%)	克隆繁殖分配 CPA (%)	地上生物量分配 AA (%)	地下生物量分配 BA (%)	生境间补偿指数 G/C <sub>2</sub>
生长分配 GA (%)							
有性繁殖分配 SRA (%)	-0.448*						
储藏分配 SA (%)	-0.736**	0.471*					
克隆繁殖分配 CPA (%)	-0.226	-0.163	-0.435*				
地上生物量分配 AA (%)	0.998**	-0.431**	-0.733**	-0.234			
地下生物量分配 BA (%)	-0.998**	0.431**	0.733**	0.234	-1.000**		
生境间补偿指数 G/C <sub>2</sub>	0.305	-0.139	-0.507**	0.259	0.320	-0.320	
补偿生长量 CDW (g)	0.335	-0.053	-0.470**	0.177	0.367	-0.367	0.732**

\*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ;  $n = 27$ ; GA, growth allocation; SRA, sexual reproductive allocation; SA, storage allocation; CPA, clonal propagation allocation; AA, aboveground biomass allocation; BA, belowground biomass allocation; G/C<sub>2</sub>, compensatory index among habitats; CDW, compensatory growth weight.

生物量分配与补偿生长特性的Spearman秩相关分析(表4)显示, GA与SRA、SA、BA显著负相关( $p < 0.05$ 或 $p < 0.01$ ), 与AA显著正相关( $p < 0.01$ )。GA虽与CDW及G/C<sub>2</sub>正相关, 但未达到显著水平。SRA与SA、BA显著正相关( $p < 0.05$ 或 $p < 0.01$ ), 与AA显著负相关( $p < 0.01$ )。SA与CPA、AA、G/C<sub>2</sub>和CDW显著负相关( $p < 0.05$ 或 $p < 0.01$ ), 与BA显著正相关( $p < 0.01$ )。AA与BA显著负相关( $p < 0.01$ )。G/C<sub>2</sub>

与CDW显著正相关( $p < 0.01$ )。

## 2.4 RGR

分株地上部分在恢复再生期的RGR在生境间存在显著差异( $F_{(2,6)} = 12.56$ ,  $p = 0.007$ )。RGR在生境I为  $0.088 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ , 显著高于生境II ( $0.008 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ )和生境III ( $0.006 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ), 生境II、III之间无差异(图2)。

## 2.5 分株盖度、密度和高度

粗喙薹草盖度(coverage, C)、密度(density, D)

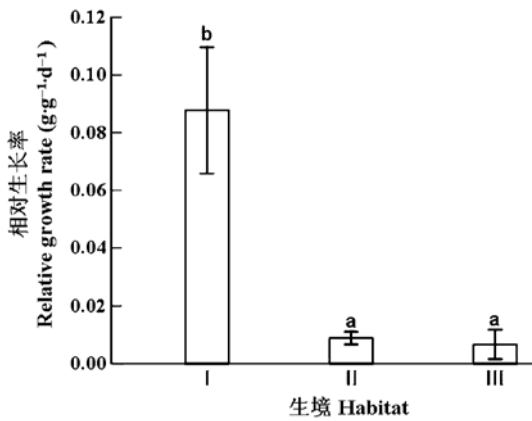


图2 海北高寒草甸不同生境粗喙薹草株采食后的相对生长率(平均值±标准误)。I、II、III分别表示畜圈、牧道和封育草地生境。标准误上方的不同字母表示生境间的显著差异( $p < 0.05$ )。

Fig. 2 Relative growth rate of *Carex scabrirostris* ramet after defoliating in different habitats in Haibei alpine meadow (mean ± SE). I, II and III indicate pen, pass and ungrazed pasture habitats, respectively. Different letters above error bars indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) among habitats.

和高度(height,  $H$ )在生境间有显著差异( $F_{(2,6)C} = 5.19, p = 0.049$ ;  $F_{(2,6)D} = 11.07, p = 0.010$ ;  $F_{(2,6)H} = 8.18, p = 0.019$ )。盖度和密度在生境I最高, 生境II次之, 生境III最低(图3); 高度在生境I显著高于生境II, 与生境III无差异, 且在生境II、III之间无差异(图3)。

### 2.6 CCA排序

前向选择和Monte Carlo检验显示(表5), 在18个预选因子中, 对群落总盖度(Total coverage, TC)、粗喙薹草CDW、分株盖度、密度和高度影响最大的因子是土壤氨态氮和RGR ( $p < 0.05$ 或 $p < 0.01$ ), 其次是6月份土壤pH值和全磷含量( $0.05 < p < 0.10$ ), DR、全氮含量、6月份有机质以及8月份土壤pH值和硝态氮的影响较弱( $p > 0.10$ ), 而土壤含水量、速效磷、6月份土壤硝态氮、8月份土壤有机质、全磷含量等7个因子则与入选因子存在共线性关系, 属冗余变量而被剔除。

CCA排序前4轴的特征值及其与11个入选因子的相关系数见表5。前4轴的特征值和为0.031, 占总特征值0.039的79.5%, 其中前两轴的特征值占总特征值的74.3%, 能够解释上述特性变化的60.3%和12.8%, 说明二维排序效果良好。3、4轴的特征值均为0.001, 信息载荷量小, 且各因子与特征根没有显著相关关系。因此, 前两轴能够代表所研究的排序

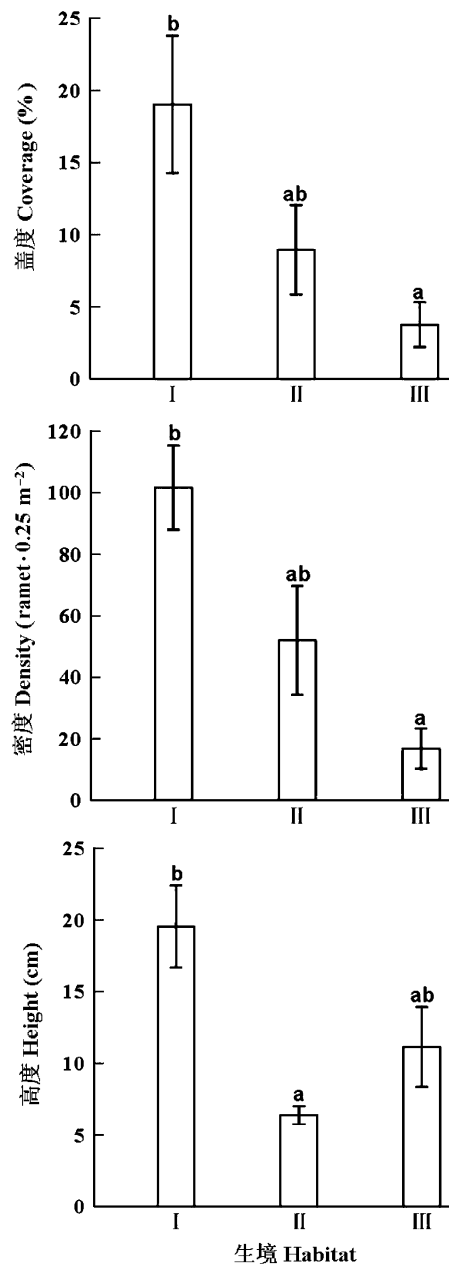


图3 海北高寒草甸不同生境粗喙薹草分株种群盖度、密度和高度变化(平均值±标准误)。I、II、III分别表示畜圈、牧道和封育草地生境。标准误上方的不同字母表示生境间的显著差异( $p < 0.05$ )。

Fig. 3 Varieties of coverage, density and plant height of *Carex scabrirostris* ramet population in different habitats in Haibei alpine meadow (mean ± SE). I, II and III indicate pen, pass and ungrazed pasture habitats, respectively. Different letters above error bars indicate significant differences ( $p < 0.05$ ) among habitats.

关系。根据相关系数绝对值的大小判断, 第一轴主要表征RGR、DR和8月份全氮含量的变化, 第二轴则主要表示土壤氨态氮和6月份土壤有机质的变化

表5 对影响因子的前向选择和Monte Carlo检验以及各因子与CCA排序轴间的相关系数

Table 5 Forward selection and Monte Carlo test for the impact factors and the correlation coefficients between CCA ordination axes and impact factors

排序轴 Axes	特征值 Eigen- values	累计方差 Cumulative percentage variance (%)	6月 June							8月 August					RGR	DR				
			pH	SWC	OM	TN	NN	AN	TP	AP	pH	SWC	OM	TN			NN	AN	TP	AP
1	0.024	60.3	0.09	-0.20	0.40*	0.42*	-0.30	0.37*	-0.58**	-0.39*	-0.16	-0.60**	-0.59**							
2	0.005	73.1	-0.37*	0.73**	0.31	0.52**	0.46*	-0.04	0.25	0.26	0.82**	0.55**	0.17							
3	0.001	75.7	-0.04	-0.12	-0.01	0.12	-0.17	0.03	-0.15	0.08	-0.04	-0.07	-0.31							
4	0.001	77.5	-0.09	0.10	-0.09	0.08	0.15	-0.09	-0.03	-0.06	-0.07	-0.01	0.03							
Monte Carlo检验 Monte Carlo test	<i>p</i> 值		0.06†	#	0.53	0.28	#	0.01**	0.06†	#	0.30	#	#	0.38	0.27	0.04*	#	#	0.01**	0.26

\*\* $p < 0.01$ ; \* $p < 0.05$ ; † $0.05 < p < 0.1$ ; #, 影响因子之间存在共线性关系; SWC, 土壤含水量(%); OM, 有机质( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); TN, 全氮( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); NN, 硝态氮( $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); AN, 氨态氮( $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); TP, 全磷( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); AP, 速效磷( $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); RGR, 相对增长率( $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ); DR, 采食率(%).

\*\* $p < 0.01$ ; \* $p < 0.05$ ; † $0.05 < p < 0.1$ ; #, collinearity relationship exists among impact factors; SWC, soil water content (%); OM, organic matter ( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); TN, total nitrogen ( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); NN, nitrate nitrogen ( $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); AN, ammoniacal nitrogen ( $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); TP, total phosphorus ( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); AP, available phosphorus ( $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); RGR, relative growth ratio ( $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ); DR, defoliation ratio (%).

(表5)。

CCA二维排序图(图4)直观地反映出群落盖度、粗喙藁草的CDW、盖度、密度和高度等特性变化的分布、各影响因子的相对贡献以及相互关系。三角形符号及其相互间的距离分别表示特性点及其分布的相似性。箭头表示影响因子值增加的方向, 箭头夹角表示两因子的相关性大小, 箭头连线在排序轴上垂直投影的长度表示该因子对排序轴的相对贡献。从图4可知, 群落总盖度、粗喙藁草的CDW、盖度、密度和高度特性点散布于生境空间中, 粗喙藁草盖度和密度、群落盖度和粗喙藁草高度距离较近, 具有正相关关系, 这与表1、图3的结果相符。群落盖度与CDW及粗喙藁草盖度、高度和盖度及密度之间存在负相关关系, 说明群落盖度影响粗喙藁草的补偿生长和种群特性。

根据11个入选影响因子在排序图中的象限位置, 将其分为3类: 第一类, 土壤pH值, 主要影响群落总盖度的变化, 且与其正相关; 第二类, 6月份全氮和氨态氮含量, 主要与采食后株高的增加有关; 第三类, RGR、DR、8月份氮素含量以及6月份有机质和全磷含量, 主要决定粗喙藁草CDW、盖度和密度的变化。其中, 对增加CDW贡献最大的是RGR, 其次是6月份土壤有机质和8月份土壤氮素含量。盖度、密度与DR、8月份全氮和氨态氮含量具有更为密切的关系。

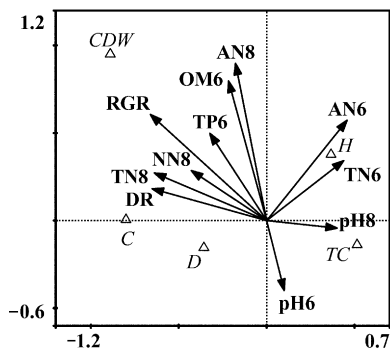
### 3 讨论和结论

放牧采食会引起植物形态、生长、繁殖和资源

分配等多方面的变化(Belsky, 1986; Briske, 1996; Crawley, 1997; Jaramillo & Detling, 1998; Smith, 1998; Erneberg, 1999; Paige, 1999), 表现在生物量、相对生长率和分株数上的变化成为提高植物耐牧性的重要补偿机制(Strauss & Agrawal, 1999)。本文关于G/C<sub>1</sub>和G/C<sub>2</sub>的分析(表2)分别揭示了生境差异对植物耐牧性影响的现时效应与长期累加效应, 说明在长期不放牧且资源相对贫乏的生境III中耐牧性已大大降低, 以致于在当年受到刈割后, 不能有效地补偿失去的组织量。而在经历持续放牧的生境I、II中, 不但能够补偿失去的组织, 甚至能发生超补偿, 表现出较高的耐牧性。这种补偿生长模式随生境条件的可塑性变化与Gao等(2008)对羊草的研究结果相同。而粗喙藁草分株地上重、种群密度、盖度、高度在生境I中显著增加(表1; 图3)的现象说明, 它在资源丰富的生境I中具有更高的可塑性, 并同时生物量、密度和高度特性方面表现出超补偿机制。Grime等(1986)认为克隆植物的形态可塑性与生境的资源状况相适应, 生境资源水平高, 克隆植物具有更高的形态可塑性。多年生根茎克隆植物黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)分枝强度随资源水平增高而上升(单保庆等, 2000)的现象也证实了这一结论。

粗喙藁草GA与SRA及SA间以及CPA与SA间的显著负相关(表4)说明, GA、CDW和CPA的增加都是以减少SRA和SA为代价的。说明植物具有内在的能力去适应多样的环境, 这种分配上的负偶联(trade-offs)原理是植物应对放牧采食和生境资源条件综合





**图4** 基于前向选择的环境因子与粗喙薹草分株补偿生物量的CCA排序图。阿拉伯数字表示月份。*OM*, 有机质( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); *TN*, 全氮( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); *NN*, 硝态氮( $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); *AN*, 氨态氮( $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); *TP*, 全磷( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); *RGR*, 相对生长率( $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ); *DR*, 采食率(%); *CDW*, 补偿生长量(g); *TC*, 群落盖度(%); *C*, 粗喙薹草盖度(%); *D*, 粗喙薹草密度( $0.25\text{ m}^2$ ); *H*, 粗喙薹草株高(cm)。

**Fig. 4** The ordination diagram of CCA with environmental variables selected by the forward selection procedure for the compensatory growth of *Carex scabrirostris* ramet. Arabic numbers in the ordination diagram indicate the sampling month. *OM*, organic matter ( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); *TN*, total nitrogen ( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); *NN*, nitrate nitrogen ( $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); *AN*, ammoniacal nitrogen ( $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); *TP*, total phosphorus ( $\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$ ); *RGR*, relative growth ratio ( $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{d}^{-1}$ ); *DR*, defoliation ratio (%); *CDW*, compensatory growth weight (g); *TC*, total coverage (%); *C*, coverage of *Carex scabrirostris* (%); *D*, density of *C. scabrirostris* ( $0.25\text{ m}^2$ ); *H*, height of *Carex scabrirostris* (cm).

变化而发生可塑性补偿响应的基础, 具有重要的生态适应意义。本研究表明, 在生境I中, *RGR*、*AB*, 特别是*GA*的增加之所以能有效地补偿因严重采食而失去的地上组织, 与大量消耗根系内的储藏营养物质、减少*SA*密切相关(表4)。与之相反, 在生境II中发生超补偿却并非因为*RGR*和*GA*的提高, 而是因为该生境植物具有很高的*SA*(表4), 而补偿能力依赖于采食前的分配格局(Hochwender *et al.*, 2000)。这样, 当生境II中的植物受到采食后就可凭借大量储藏物的支持而再生, 只要恢复时间允许, 即使其土壤资源获得性和植物*RGR*低也能发生超补偿(表2; 图2, 图3)。因此, 在生境I、II中的超补偿现象分别与前述的CRH和GRM的预测相符。CRH和GRM假说之所以对引起超补偿的资源条件具有完全相反的预测, 是因为它们基于不同的基础生境条件对植物的影响。CRH认为低资源环境中植物适合度受采食的负面影响大(Wise & Abrahamson, 2007), 因而增加资源获得性有利于发生超补偿, 而GRM认为高资源环境中植物适合度受采食的负面影响大

(Wise & Abrahamson, 2007), 因而低资源获得性有利于发生超补偿。在本研究中, CRH和GRM假说都仅仅预测到粗喙薹草在一种生境条件下的补偿模式, 说明2个假说仅具有有限的适用范围。过去的研究表明CRH和GRM对大约50%的研究结果不能解释(Hawkes & Sullivan, 2001)或仅能分别解释31%和48%的研究结果(Wise & Abrahamson, 2007)。因此, 它们作为普适的理论模型的预测价值非常有限。

生境条件的长期综合作用引起粗喙薹草补偿生长和分株种群特征出现明显差异(表1, 表2; 图1–3), 但不同因子的相对贡献不同(表5), 而且*DR*也能影响土壤养分资源的变化(图4)。也就是说生境资源和采食率变化都能影响粗喙薹草的补偿生长, 而土壤有机质的积累和恢复再生过程中土壤氮素含量的增加是影响补偿生长的主要资源因素, 同时采食作用既能通过去除植物组织直接影响补偿生长, 也能通过家畜的放牧践踏和粪尿积累影响主要限制资源的变化而间接影响补偿生长(图4)。本研究通过单因子方差分析和CCA相结合的方法确定了粗喙薹草补偿生长和分株种群特征在生境间的差异, 筛选出影响补偿生长的主要因子, 解析了采食与资源获得性对耐牧性的相对贡献。研究结果符合LRM假说的2个基本前提, 并与该假说二叉分枝检索表中关于高资源(即低胁迫)环境可增加植物耐牧性的预测(Wise & Abrahamson, 2007)相符。

本研究结果也部分证实了改进后的LRM (Gao *et al.*, 2008)的预测。一方面, 前向选择和Monte Carlo检验证明在该地区水分因子对粗喙薹草耐牧性变化无影响, 而养分资源则具有显著作用(表5), 从而证明在自然生态系统中土壤水分和养分资源对植物耐牧性具有不同的作用。另一方面, 植物在生境I、II中均表现为超补偿, 但*G/C*<sub>1</sub>大小近似而*G/C*<sub>2</sub>相差较大(表2), 说明高资源环境确实能降低采食的负面效应, 而且富养生境条件的长期累加效应能够增加植物的耐牧性。有研究表明高寒草甸生态系统土壤有机氮储量丰富, 但由于气温低, 微生物活动和矿化过程微弱, 氮素有效率低, 特别是速效氮含量相对贫乏, 不能满足植物生长需要, 限制草地生产力的提高(张金霞和曹广民, 1999; Zhao & Zhou, 1999)。王长庭等(2008)的研究表明矮嵩草草甸8月份地上生物量与土壤有机质和全氮含量显著正相关( $p < 0.05$ ), 虽然模拟增加20%的全年降水量

能使该群落莎草科植物地上生物量提高 $77.12 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$  (王长庭等, 2003), 但该地区水分的限制作用主要体现在5–6月份, 若此期间降水低于中等年景降水分, 就会发生春旱, 从而抑制牧草的前期生长和全年的产草量(姚德良等, 1996)。这说明该地区土壤氮素营养, 特别是速效氮含量是植物生长的主要长期限制因子, 而水分的限制作用则具有偶然性, 不像在干旱草原区那么重要(汪诗平等, 1998; 汪诗平和王艳芬, 2001; 韩国栋等, 1999; Damhoureyeh & Hartnett, 2002)。在本研究进行期间, 2007年降水量为510 mm, 5、6月降水量分别为57.5和126.5 mm, 接近或高于同期多年平均降水量(5月平均为59.4 mm, 6月平均为93.7 mm, 见李英年等, 2004), 特别是6月份降水量是同期多年平均降水量的1.35倍, 因而不会发生水分限制作用。这可能是CCA过程中前向选择和Monte Carlo检验将土壤水分因子作为冗余变量的原因。

总之, 土壤养分资源和放牧采食对粗喙藁草分株的补偿生长、生物量分配和种群特征等具有重要影响, 对提高补偿生长贡献最大的土壤养分因子是6月份土壤有机质含量和8月份土壤氮素营养。补偿生长模式随生境条件发生可塑性变化, 分株各部分之间生物量分配的负偶联关系是补偿生长模式随生境条件变化的基础。本研究说明CRH和GRM假说具有不同的适用范围, 部分证实了LRM假说, 并为改进后的LRM模型提供了实验证据。

**致谢** 国家自然科学基金(30671490)资助项目。

## 参考文献

Alward RD, Joern A (1993). Plasticity and overcompensation in grass responses to herbivory. *Oecologia*, 95, 358–364.

An Y (安渊), Li B (李博), Yang C (杨持), Xu Z (徐柱), Yan ZJ (阎志坚), Han GD (韩国栋) (2001). Plant compensatory growth and grassland sustainable use. *Grassland of China* (中国草地), 23(6), 1–5. (in Chinese with English abstract)

Belsky AJ (1986). Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist*, 127, 870–892.

Bråthen KA, Odasz-Albrigtsen AM (2000). Tolerance of the arctic graminoid *Luzula arcuata* ssp. *confusa* to simulated grazing in two nitrogen environments. *Canadian Journal of Botany*, 78, 1108–1113.

Briske DD (1996). Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. In: Hodgson J ed. *The Ecology and Management of Grazing Systems*. Oxford

University Press, New York, 37–67.

Crawley MJ (1997). Plant-herbivory dynamics. In: Crawley MJ ed. *Plant Ecology*. Black Science, Oxford. 401–474.

Damhoureyeh SA, Hartnett DC (2002). Variation in grazing tolerance among three tallgrass prairie plant species. *American Journal of Botany*, 89, 1634–1643.

Dyer MI, Turner CL, Seastedt TR (1993). Herbivory and its consequences. *Ecological Applications*, 3, 10–16.

Erneberg M (1999). Effects of herbivory and competition on an introduced plant in decline. *Oecologia*, 118, 203–209.

Gao Y, Wang DL, Ba L, Bai YG, Liu B (2008). Interactions between herbivory and resource availability on grazing tolerance of *Leymus chinensis*. *Environmental and Experimental Botany*, 63, 113–122.

Grime JP, Crick JC, Rincon JE (1986). The ecological significance of plasticity. In: Jennings DH, Trewavas AJ eds. *Plasticity in Plants*. Biologists Limited, Cambridge. 5–29.

Han GD (韩国栋), Li B (李博), Wei ZJ (卫智军), Yang J (杨静), Lü X (吕雄), Li H (李宏) (1999). Plant compensatory growth in the grazing system of *Stipa breviflora* desert steppe. I. Plant net productivity. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), 7(3), 1–7. (in Chinese with English abstract)

Hawkes CV, Sullivan JJ (2001). The impact of herbivory on plants in different resource conditions: a meta-analysis. *Ecology*, 82, 2045–2058.

Hilbert DW, Swift DM, Detling JK, Dyer MI (1981). Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia*, 51, 14–18.

Hochwender CG, Marquis RJ, Stowe KA (2000). The potential for and constraints on the evolution of compensatory ability in *Asclepias syriaca*. *Oecologia*, 122, 361–370.

Huhta AP, Hellström K, Rautio P, Tuomi J (2000). A test of the compensatory continuum: fertilization increases and below-ground competition decreases the grazing tolerance of tall wormseed mustard (*Erysimum strictum*). *Evolutionary Ecology*, 14, 353–372.

Jaramillo VJ, Detling JK (1998). Grazing history, defoliation, and competition: effects on shortgrass production and nitrogen accumulation. *Ecology*, 69, 1599–1608.

Leriche K, Le Roux X, Desnoyers F, Benest D, Simioni G, Abbadie L (2003). Grass response to clipping in an African savanna: testing the grazing optimization hypothesis. *Ecological Applications*, 13, 1346–1354.

Li YN (李英年), Zhao XQ (赵新全), Cao GM (曹广民), Zhao L (赵亮), Wang QX (王勤学) (2004). Analyses on climates and vegetation productivity background at Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station. *Plateau Meteorology* (高原气象), 23, 558–567. (in Chinese with English abstract)

Liu Y (刘艳), Wei ZJ (卫智军), Yang J (杨静), Yang SM (杨尚明) (2004). Plant compensatory growth under different grazing system in *Stipa breviflora* desert steppe. *Grass-*

- land of China* (中国草地), 26(3), 18–23. (in Chinese with English abstract)
- Liu Y (刘颖), Wang DL (王德利), Han SJ (韩士杰), Wang X (王旭) (2004). Effect of grazing intensity on the regrowth capability in *Leymus chinensis* grassland. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 13(6), 39–44. (in Chinese with English abstract)
- Maschinski J, Whitham TG (1989). The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability and timing. *The American Naturalist*, 134, 1–19.
- McIntire EJB, Hik DS (2005). Influences of chronic and current season grazing by collared pikas on above-ground biomass and species richness in subarctic alpine meadows. *Oecologia*, 145, 288–297.
- McNaughton SJ (1979). Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationship in the Serengeti. *The American Naturalist*, 113, 691–703.
- Paige KN (1999). Regrowth following ungulate herbivory in *Ipomopsis aggregata*: geographic evidence for overcompensation. *Oecologia*, 118, 316–323.
- Shan BQ (单保庆), Du GZ (杜国祯), Liu ZH (刘振恒) (2000). Clonal growth of *Ligularia virgaurea*: morphological responses to nutritional variation. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 24, 46–51. (in Chinese with English abstract)
- Smith SE (1998). Variation in response to defoliation between populations of *Bouteloua curtipendula* var. *caespitosa* (Poaceae) with different livestock grazing histories. *American Journal of Botany*, 85, 1266–1272.
- Strauss SY, Agrawal AA (1999). The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 14, 179–185.
- Tiffin P (2000). Mechanisms of tolerance to herbivore damage: What do we know? *Evolutionary Ecology*, 14, 523–536.
- Wang CT (王长庭), Long RJ (龙瑞军), Cao GM (曹广民), Wang QL (王启兰), Jing ZC (景增春), Shi JJ (施建军) (2008). The relationship between soil nutrients and diversity-productivity of different type grasslands in alpine meadow. *Chinese Journal of Soil Science* (土壤通报), 39, 1–8. (in Chinese with English abstract)
- Wang CT (王长庭), Wang QJ (王启基), Shen ZX (沈振西), Peng HC (彭红春), Li HY (李海英) (2003). A preliminary study of the effect of simulated precipitation on an alpine *Kobresia humilis* meadow. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 12(2), 25–29. (in Chinese with English abstract)
- Wang SP (汪诗平) (2004). Grazing resistance of rangeland plants. *Chines Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 15, 517–522. (in Chinese with English abstract)
- Wang SP (汪诗平), Wang YF (王艳芬) (2001). Study on over-compensation growth of *Cleistogenes squarrosa* population in Inner Mongolia Steppe. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 43, 413–418. (in Chinese with English abstract)
- Wang SP (汪诗平), Wang YF (王艳芬), Li YH (李永宏), Chen ZZ (陈佐忠) (1998). The influence of different stocking rates on herbage regrowth and aboveground net primary production. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), 6, 275–281. (in Chinese with English abstract)
- Williamson SC, Detling JK, Dodd JJ, Dyer MI (1989). Experimental evaluation of the grazing optimization hypothesis. *Journal of Range Management*, 42, 149–152.
- Wise MJ, Abrahamson WG (2005). Beyond the compensatory continuum: environmental resource levels and plant tolerance of herbivory. *Oikos*, 109, 417–428.
- Wise MJ, Abrahamson WG (2007). Effects of resource availability on tolerance of herbivory: a review and assessment of three opposing models. *The American Naturalist*, 169, 443–454.
- Yao DL (姚德良), Shen WM (沈卫明), Xie ZT (谢正桐), Zhou XM (周兴民), Wang QJ (王启基), Shen ZX (沈振西) (1996). Study on growth yield model of forage grass in high cold meadow. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), 4, 274–280. (in Chinese with English abstract)
- Zhang JX (张金霞), Cao GM (曹广民) (1999). The nitrogen cycle in an alpine meadow ecosystem. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 19, 509–513. (in Chinese with English abstract)
- Zhao G (赵钢), Cui ZR (崔泽仁) (1999). Selective grazing of animals and the response of plants. *Grassland of China* (中国草地), 1, 62–67. (in Chinese with English abstract)
- Zhao XQ, Zhou XM (1999). Ecological basis of alpine meadow ecosystem management in Tibet: Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station. *Ambio*, 28, 642–647.
- Zhou XM (周兴民), Wang QJ (王启基), Zhang YQ (张堰青), Zhao XQ (赵新全), Lin YP (林亚平) (1987). Quantitative analysis of succession law of the alpine meadow under the different grazing intensities. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), 11, 276–285. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 罗天祥 责任编辑: 王 威