

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2019-0338

王娅琳, 朱文琰, 侯将将, 高巧静, 赵新全, 徐世晓, 孙平. 放牧对贵南县 4 种退化指示植物叶片性状的影响. 草业科学, 2020, 37(3): 423-431.

WANG Y L, ZHU W Y, HOU J J, GAO Q J, ZHAO X Q, XU S X, SUN P. Effects of grazing on leaf traits of four degraded indicator plants in Guinan. Pratacultural Science, 2020, 37(3): 423-431.

放牧对贵南县 4 种退化指示植物 叶片性状的影响

王娅琳¹, 朱文琰², 侯将将¹, 高巧静¹, 赵新全³, 徐世晓³, 孙平²

(1. 河南科技大学动物科技学院, 河南 洛阳 471003; 2. 河南科技大学林学院, 河南 洛阳 471003;
3. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810008)

摘要: 本研究以青海省贵南县高寒草甸 4 种退化指示植物为研究对象, 分析放牧干扰对叶片碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及其化学计量特征、叶干物质含量和比叶面积的影响, 探讨高寒草甸生态系统中退化植物对环境变化的响应和适应策略。结果表明, 4 种植物叶片碳、氮、磷含量及化学计量比随放牧强度增加表现为碳含量不变, 氮、磷含量上升、化学计量比(C/N、C/P 及 N/P)下降的变化趋势, 且重度放牧后, 植物生长受氮元素限制。放牧强度改变显著影响 4 种植物叶片性状 ($P < 0.01$), 且对叶片磷含量的影响最大 ($P < 0.001$); 物种对比叶面积影响最大 ($P < 0.001$), 且在不同植物间表现出物种差异性。即放牧强度增加时, 4 种植物叶片均表现出养分储存增加, 但植物比叶面积的变化更多表现出物种特异性。

关键词: 退化指示植物; 叶片功能型性状; 叶片结构型性状; 放牧

文献标志码: A 文章编号: 1001-0629(2020)03-0423-09

Effects of grazing on leaf traits of four degraded indicator plants in Guinan

WANG Yalin¹, ZHU Wenyan², HOU Jiangjiang¹, GAO Qiaojing¹, ZHAO Xinquan³, XU Shixiao³, SUN Ping²

(1. College of Animal Science and Technology, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, Henan, China;

2. Forestry College, Henan University of Science and Technology, Luoyang 471003, Henan, China;

3. Northwest Institute of Plateau Biology Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, Qinghai, China)

Abstract: To study the response and adaptation strategies of degraded plants to environmental changes, the effect of grazing disturbance on leaf carbon, nitrogen and phosphorus content and their stoichiometric characteristics, leaf dry matter content, and specific leaf area were analyzed in four degraded indicator plants in the alpine meadow ecosystem of Guinan County, Qinghai. The results showed that the carbon, nitrogen, and phosphorus content and their stoichiometric ratio in the leaves of the four species showed a trend of unchanged carbon content, increased nitrogen and phosphorus content, and decreased stoichiometric ratio (C/N, C/P, and N/P) with the increase of grazing intensity. Furthermore, the growth of plants was limited by nitrogen after heavy grazing. The interaction showed that the change in grazing intensity significantly affected the leaf traits of the four plants ($P < 0.01$), and had the greatest impact on leaf phosphorus content ($P < 0.001$). In addition, specific leaf area was the most affected by species, showing species differences among different plants. It was suggested that the four plants showed a

收稿日期: 2019-07-04 接受日期: 2019-10-15

基金项目: “十二五”国家科技支撑计划项目(2014BAC05B04-04); 青海省重点研发与转化计划项目“贵南黑藏羊产业提质增效关键技术研发与集成示范”(219-NK-173)

第一作者: 王娅琳(1999-), 女, 河南南阳人, 在读硕士生, 主要从事草地资源管理方面的研究。E-mail: 18437959165@163.com

通信作者: 孙平(1975-), 男, 山东邹城人, 副教授, 博士, 主要从事草地生态学研究。E-mail: pingsunny@msn.com

<http://cykx.lzu.edu.cn>

trend of increased nutrient storage as grazing intensity increased, but the regulation of specific leaf area showed species specificity.

Keywords: degraded indicator plant; leaf functional traits; leaf structural traits; grazing

Corresponding author: SUN Ping E-mail: pingsunny@msn.com

近年来植物叶片性状对环境变化的响应受到广泛关注^[1-4]。植物叶片性状可以反映植物在特定环境下的生存策略,是适应环境过程中植物内部与外部不同功能性状之间的权衡^[5]。其中,比叶面积(specific leaf area, SLA)和叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)作为重要的叶片功能型性状,从外部反映了植物在不同生境下的适应特征。比叶面积可以衡量叶片获取光照能力及对资源的获取能力,叶干物质含量可以反映植物叶片的支撑结构以及对草食动物的防御能力^[6]。叶片碳、氮、磷含量及其化学计量比值则被认为是叶片的结构型性状,反映了植物体内的生长代谢状况,在研究不同植物对养分的利用状况和营养元素的养分限制关系过程中起到重要作用。

从植物叶片性状变化探讨草原植物对放牧的响应机制,是备受科学家青睐的研究思路。放牧作为天然草地重要的利用方式之一,在很大程度上影响草地植物的生长与适应策略。李西良等^[7]研究了羊草(*Leymus chinensis*)茎叶性状对长期放牧的响应,认为长期放牧使羊草各茎叶性状显著小型化,表现为表型矮小化的避牧适应对策。Rusch等^[8]认为放牧后,植物会随资源供给及家畜采食状况相应调节植物叶干物质含量、叶厚度、比叶面积等叶片性状,且在资源丰富的环境中植物对放牧的响应更加明显。因此,研究草地植物对放牧的响应机制对合理利用草地有重要意义。

不合理的放牧强度会导致优质牧草生长势减弱,群落密度减小,土地裸露、板结,一、二年生草本及毒杂草获得了更多的生活资源,出现草地演替的倒退^[9]。草地退化指示植物是草地退化过程中随退化程度不同而出现的不同优势种。因其特殊的生态位,指示植物可作为反映群落类型、栖息地条件或环境变化的物种,从生理生化、个体、种群以及群落等多个方面反映外界复杂环境的变化^[10]。在现有研究中,草地植物对放牧的响应和变化规律多集中于原生优质牧草,对退化指示植物叶片性状随放牧强度变化的研究尚不明确。因此,研

究草地退化指示植物功能性状随放牧强度变化可以从侧面了解放牧对草地植物的影响及植物对环境变化的响应机制,有利于制定合理的放牧政策,为草地生态的健康发展提供一定的理论支持。

本研究以青海省贵南县长期放牧的高寒草甸为样地,选择4种退化指示植物为研究对象,通过测定4种植物在不同放牧条件下的叶片功能性状,探讨植物叶片性状在放牧强度和物种影响下的变化规律、各叶片性状间相互关系及植物在放牧强度增加时的生长策略,以期高寒草甸合理放牧提供科学依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况与样地布设

本研究区位于青海省东北部的贵南县,地处西倾山与黄河之间,地理坐标为100°13′-101°33′ E, 35°09′-36°08′ N,总面积6 649.7 hm²,属高原大陆性气候,年平均气温为2.3℃,年降水量为403.8 mm,年均日照时数为2 907.8 h,年均蒸发量为1 378.5 mm。主要建群种有小嵩草(*Kobresia pygmaea*)、矮生嵩草(*K. humilis*)、冷地早熟禾(*Poa crymophila*)、针茅(*Stipa capillata*)、苔草(*Carex tristachya*)等。

试验区天然草地以放牧为主。根据放牧强度的不同,选择适度放牧样地(moderate grazing, MG)及重度放牧样地(heavy grazing, HG),另选择一块自2013年8月进行封育的样地作为对照组(enclosed grassland, EG)。适度放牧草地的放牧强度约为0.68头牛·hm⁻²,重度放牧草地的放牧强度约为2.14头牛·hm⁻²。3个样地彼此相距不超过5 km,气候、地貌、土地、原生群落类型相同。

1.2 样品采集及指标测定

4种退化指示植物的叶片性状分为结构型性状和功能型性状。结构型性状包括比叶面积(SLA)和叶干物质含量(LDMC),叶片功能型性状包括叶片碳含量(leaf carbon content, LCC)、氮含量(leaf nitrogen content, LNC)、磷含量(leaf phosphours content, LPC)

及其化学计量值 (C/P、C/N 及 N/P)。

2015 年 8 月初，于草地植被达到最大地上生物量时，在 3 个不同放牧强度样地中 (每个样地随机取 5 个重复样方，样方大小 5 m × 10 m) 采集了甘肃棘豆 (*Oxytropis kansuensis*)、麻花苳 (*Gentiana straminea*)、黄帚橐吾 (*Ligularia virgaurea*)、细叶亚菊 (*Ajania tenuifolia*) 4 种退化指示植物^[11-12]的当年生叶片，采集部位为植株中部健康叶片，从 5~10 株 (丛) 植株上进行采集，叶片采集后放入样品采集保温箱 (内有生物冰袋保持温度在 0~4 °C)，带回实验室后将样品分为两份，一份样品自保温箱取出后，迅速将叶片夹在两片浸湿的滤纸中，放入 4 °C 冰箱内吸水至饱和，以测定叶饱和鲜重；并用叶面积扫描仪 (Canon LiDE 210) 扫描叶片，Image J 软件 (v2.1.4.7) 计算叶片面积。后将叶片 105 °C 杀青，65 °C 烘干至恒重，测定叶片干重，计算 SLA 和 LDMC^[13]。SLA = 叶片面积/叶片干重，LDMC = 叶片干重/叶片饱和鲜重。另外一份样品烘干后粉碎，过孔径 0.3 mm 的筛网后进行元素测定。磷元素采用钼锑抗比色法测定^[14]，碳元素和氮元素采用 Vario MACRO cube CHNS 元素分析仪器测定，再通过计算得出 C/P、C/N 及 N/P。

1.3 数据分析

使用 SPSS 24.0 对 3 个样地数据进行单因素方差 (ANOVA) 分析，检验各处理间属性值差异，用 LSD 方法进行显著性比较，显著水平为 $P < 0.05$ 。

Pearson 相关分析法分析各叶片性状间相关关系；图、表分别使用 GraphPad Prism 8 及 Excel 2010 版进行绘制，图中误差线均采用标准误。

2 结果分析

2.1 放牧对叶片结构性状的影响

与封育样地相比 (图 1)，4 种植物中甘肃棘豆的 LDMC 对放牧响应不明显，而麻花苳、黄帚橐吾及细叶亚菊的 LDMC 在重度放牧后均呈显著下降趋势 ($P < 0.05$)，变异系数 (CV) 分别为 9.39%、18.35% 和 20.58%，说明 3 种植物对放牧的响应在 LDMC 上呈相同趋势，且细叶亚菊 LDMC 变化最大。甘肃棘豆、麻花苳及黄帚橐吾的 SLA (CV 分别为 23.04%、12.59% 和 17.17%) 随放牧强度增加而增加 ($P < 0.05$)，其中甘肃棘豆 SLA 变化程度最大。细叶亚菊 SLA (CV = 20.58%) 则表现为随放牧强度增加而降低 ($P < 0.05$)。即 4 种退化指示植物中，麻花苳和黄帚橐吾在应对高强度放牧时表现出降低 LDMC、增加 SLA 的现象，而甘肃棘豆只有 SLA 变化显著 ($P < 0.05$)，呈增加趋势；细叶亚菊 LDMC 与 SLA 变化趋势相同，都随放牧强度增加而下降。

2.2 放牧对叶片功能性状的影响

分析放牧和封育样地下 4 种植物养分含量发现 (图 2)：放牧对植物碳含量无较大干扰，只在细

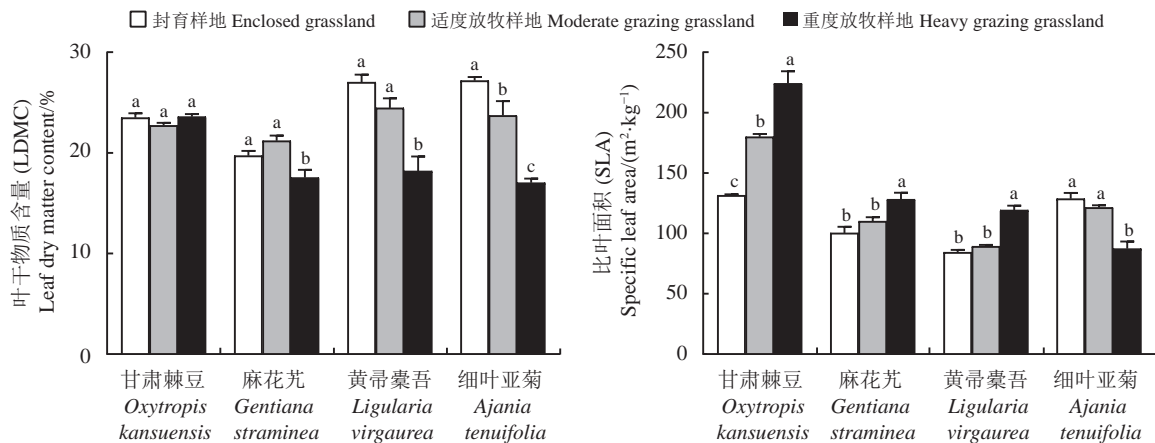


图 1 不同放牧强度下草地植物叶片叶干物质含量 (LDMC) 和比叶面积 (SLA) 含量

Figure 1 Changes in Leaf dry matter content (LDMC) and specific leaf area (SLA) content in the leaves under different grazing intensities

不同小写字母表示同一物种不同放牧强度间差异显著 ($P < 0.05$)；下图同。

Different lowercase letters within the same species indicate significant differences among different grazing intensities at the 0.05 level; similarly for the following figures.

叶亚菊中呈先上升后下降趋势 ($P < 0.05$, $CV = 4.57\%$)。麻花苳、黄帚橐吾及细叶亚菊 3 种植物的叶氮含量均随放牧强度增加呈上升趋势 ($P < 0.05$), 变异系数分别为 11.94%、13.37% 和 22.57%, 且细叶亚菊叶氮含量对放牧强度变化最为敏感。甘肃棘豆叶氮含量随放牧强度增加变化不显著 ($P > 0.05$)。植物叶磷含量对放牧较为敏感, 随放牧强度增加, 叶片磷含量均呈上升趋势 ($P < 0.05$), 其中

细叶亚菊变异系数最大 ($CV = 61.35\%$), 麻花苳变异系数最小 ($CV = 20.15\%$)。叶片养分 C/P、C/N 及 N/P 在放牧条件下呈相似趋势, 放牧强度增加时, 除甘肃棘豆的 C/N 比无显著变化外, 其余植物的 C/N、C/P 及 N/P 均随放牧强度增加而下降 ($P < 0.05$)。且细叶亚菊 C/N 及 C/P 变异程度最大 (CV 分别为 21.20% 和 48.97%), N/P 在甘肃棘豆中变化最大 ($CV = 42.83\%$), 其次为细叶亚菊 ($CV = 34.95\%$)。

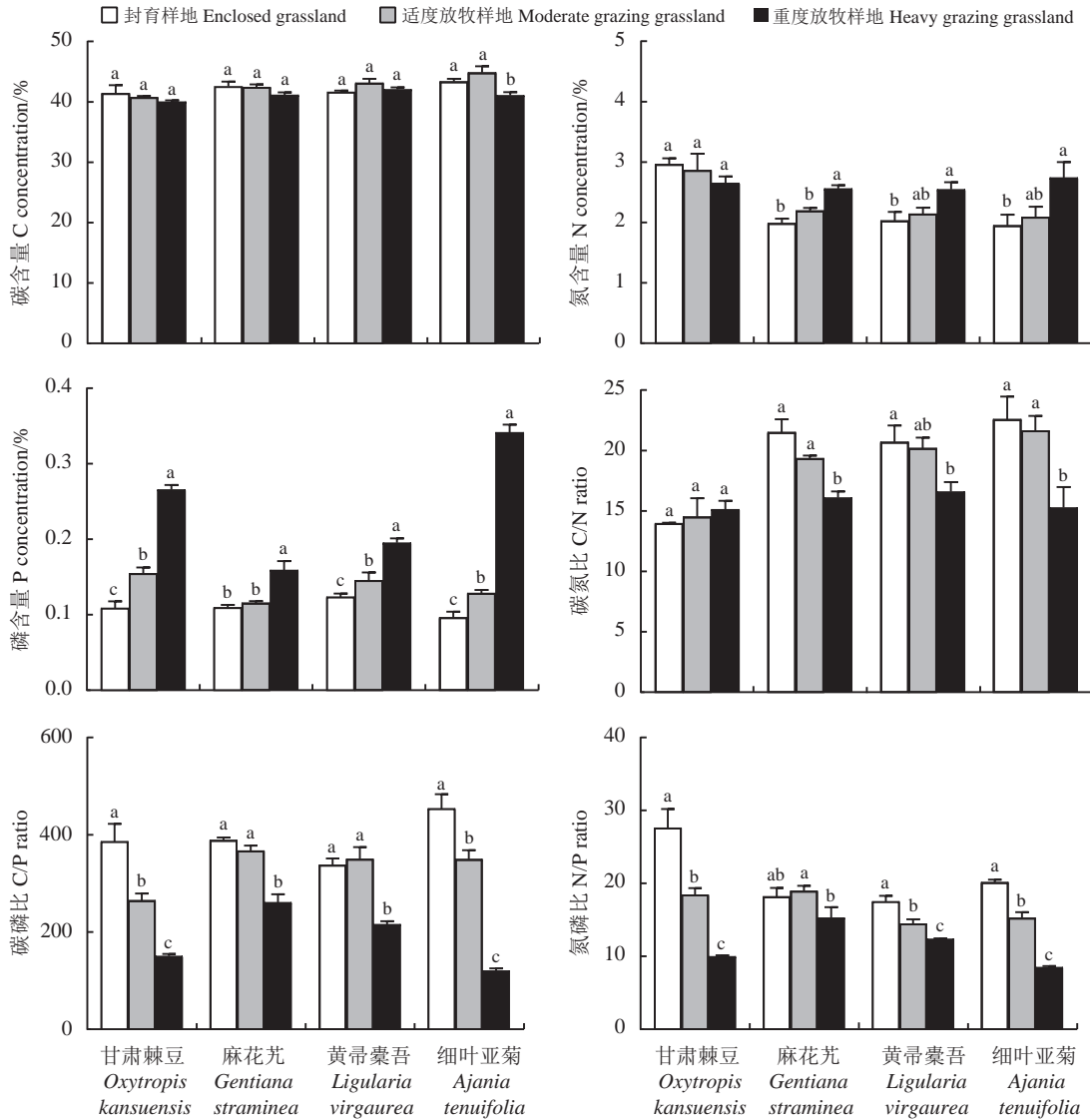


图 2 不同草地放牧强度下植物叶片 C、N、P 含量及 C/N、C/P、N/P 变化

Figure 2 Changes of C, N, P, C/N, C/P and N/P contents in leaves under different grazing intensities

2.3 放牧强度、物种及其交互作用对各叶片性状的影响

对放牧强度、物种及其交互作用进行分析(表 1)可知, 放牧强度及物种分别对植物叶片 C 含量有

极显著影响 ($P < 0.01$), 但二者的互作对碳含量影响不显著 ($P > 0.05$)。叶片 N、P 含量对放牧强度、物种及其交互作用均表现出极显著响应 ($P < 0.01$), 其中 P 元素在放牧强度中 F 值 (339.314) 最

大，说明 P 元素受放牧强度影响最大。放牧强度和物种对叶片 C/N、C/P 及 N/P 也表现出极显著影响 ($P < 0.001$)，其中 C/P 和 N/P 的 F 值在草地放牧强度中明显高于物种中，分别为 126.147 和 65.589，说明放牧强度对 C/P 和 N/P 的影响大于物种本身。叶片 SLA 和 LDMC 对放牧强度和物种的响应均表现出极显著性 ($P < 0.001$)，SLA 对物种响应最明显 ($F = 184.338$)，LDMC 对草地放牧强度表现最明显 ($F = 48.912$)，说明 4 种植物的 SLA 主要受物种影响，LDMC 主要受草地放牧强度影响。即放牧强度变化对植物叶片 P 含量、C/P、N/P 及 LDMC 影响均大于物种自身，但 SLA 主要受物种变化影响。

2.4 叶片结构性状和功能性状间相互关系

对各叶片性状进行 Pearson 相关分析(表 2)发现，叶片碳、氮、磷各元素间两两极显著相关 ($P < 0.01$)，且碳元素与氮、磷元素间极显著负相关，氮、磷元素间极显著正相关，这体现了植物生长过程中 3 种元素间的相互影响。叶片 C/N 和 C/P 值与叶片碳、氮、磷含量也极显著相关 ($P < 0.01$)。其中，与碳元素极显著正相关，与氮、磷元素极显著负相关。C/P 与 C/N 极显著正相关 ($P < 0.01$)。N/P 与 C/P 极显著正相关 ($P < 0.01$)，与 P 元素极显著负相关 ($P < 0.01$)，而与 N 元素无显著相关性 ($P > 0.05$)，说明本研究中磷元素是影响植物 N/P 的关键因素。SLA 与 C、N 及 C/N 有极显著的相关关

表 1 放牧强度、物种及其交互作用对叶片性状的影响
Table 1 Effect of both grazing intensity and species on leaf traits

因子 Factor	放牧强度 Grazing intensity ($df=2$)		物种 Species ($df=3$)		放牧强度 Grazing intensity \times 物种 Species ($df=6$)	
	F	P	F	P	F	P
碳 C	7.292	<0.01	6.861	<0.01	1.770	0.148
氮 N	11.398	<0.001	14.930	<0.001	5.044	<0.01
磷 P	339.314	<0.001	37.781	<0.001	42.567	<0.001
C/N	11.828	<0.001	13.754	<0.001	2.848	<0.05
C/P	126.147	<0.001	8.473	<0.001	8.115	<0.001
N/P	65.589	<0.001	9.834	<0.001	10.149	<0.001
SLA	38.361	<0.001	184.338	<0.001	37.306	<0.001
LDMC	48.912	<0.001	15.911	<0.001	11.339	<0.001

SLA: 比叶面积; LDMC: 叶干物质含量; 表2同。

SLA: specific leaf area; LDMC: leaf dry matter content; similarly for Table 2.

表 2 4 种植物叶片性状间的相关性分析
Table 2 Correlation analysis between the leaf traits of the four plants

因子 Factor	碳 C	氮 N	磷 P	C/N	C/P	N/P	SLA
碳 C	1.000						
氮 N	-0.588**						
磷 P	-0.440**	0.465**					
C/N	0.615**	-0.961**	-0.489**				
C/P	0.538**	-0.549**	-0.922**	0.589**			
N/P	-0.014	0.290	-0.647**	-0.236	0.603**		
SLA	-0.377**	0.692**	0.189	-0.641**	-0.282	0.218	
LDMC	0.234	-0.121	-0.481**	0.213	0.509**	0.383*	0.118

*表示差异显著($P < 0.05$)，**表示差异极显著($P < 0.01$)。

* indicate significant difference at the 0.05 level, ** indicate significant difference at the 0.01 level.

系 ($P < 0.01$), 说明 SLA 与植物 C、N 元素在植物生长过程中关系较密切。LDMC 与植物 P 元素极显著负相关 ($P < 0.01$), 与 C/P 极显著正相关 ($P < 0.01$), 与 N/P 显著正相关 ($P < 0.05$)。

3 讨论

3.1 叶片结构型性状对放牧的响应具有物种特异性

植物性状反映了植物对生长环境的响应和适应, 受气候、地理空间变异、营养、干扰等环境因素影响^[15]。比叶面积可以反映植物获取资源的能力, 比叶面积较大的植物具有较高的生产力, 可以更好地获取资源, 适应资源相对丰富的环境^[13]。叶干物质含量能反映叶片的组织密度, 快速生长植物一般表现出低组织密度、低叶干物质含量、高比叶面积的特点^[16]。Cruz 等^[17]在对放牧 15 年的草地中不同生活型植物研究发现, 植物会通过降低叶干物质含量、提高比叶面积及光合速率来快速恢复损失组织, 提高生长速率, 表现出“快速资源获得型策略”。本研究中, 重牧条件下麻花苋和黄帚橐吾两种植物的叶干物质含量与封育相比有明显下降, 比叶面积显著上升, 说明两种植物在重牧条件下表现出相似的生长策略, 即在重度放牧下植物表现为低叶干物质含量、高比叶面积, 快速利用资源的生长策略。同时也有研究表明, 植物会在放牧后表现出对资源利用的保守型策略, 即降低比叶面积、提高叶干物质含量, 以减少资源消耗和养分流失^[6]。但在本研究中, 甘肃棘豆叶干物质含量在重牧条件下变化不显著, 比叶面积呈现大幅度增加趋势; 细叶亚菊的比叶面积和叶干物质含量则呈现相同的下降趋势, 与麻花苋和黄帚橐吾变化趋势不同, 说明在应对放牧条件变化时, 植物对比叶面积和叶干物质含量调节并不完全相同, 表现出植物的表型可塑性^[4]。甘肃棘豆比叶面积大幅度增加, 说明其在应对放牧过程中提高了自身的光合获取能力, 以适应动物的踩踏与啃食; 细叶亚菊则通过对比叶面积和叶干物质含量的共同调节, 达到“避牧”效果。放牧改变了植物的资源分配策略, 4 种植物叶片叶干物质含量和比叶面积随放牧强度增加表现出不同的变化趋势, 反映了放牧后植物在适应环境过程中不同

的生态策略。

3.2 放牧强度增大使叶片 N、P 积累增加

碳、氮、磷是植物体内重要的组成元素, 影响植物生长、发育及系统结构和功能等, 放牧干扰对植物叶片碳、氮、磷含量会造成不同程度的影响。有研究表明, 放牧对叶片养分的影响表现为两方面: 一方面放牧通过改变植物形态和功能, 改变养分的同化和积累能力; 另一方面, 放牧后动物踩踏与粪便积累改变了土壤理化性质及养分状况, 从而影响植物根部对养分的吸收^[18]。本研究中, 放牧对叶片碳含量影响较小, 主要原因是碳元素作为构成植物的骨架元素, 受生境的影响较小, 且含量较稳定^[19]。植物叶片 N、P 含量越高, 表明其光合速率越高, 生长速率越快, 资源竞争能力越强^[20]。本研究中, 随放牧强度增加, 除甘肃棘豆氮含量无明显变化外, 4 种植物叶片氮、磷含量均表现为增加趋势, 表明 4 种植物在应对放牧干扰时表现出积累 N、P 的快速生长策略, 这与董晓玉等^[21]的研究结果相同。分析原因认为, 放牧后草地植物地上幼嫩器官生物量增加, 提高了地上部分氮、磷利用率和贮量, 从而使植物处于快速生长状态。甘肃棘豆叶片氮含量对放牧响应不明显, 可能其自身拥有固氮能力, 因而对外界干扰不敏感。陈凌云等^[22]在对豆科植物养分添加的研究中也指出, 氮添加对甘肃棘豆氮含量无显著影响。4 种退化指示植物对氮、磷的快速积累还可能与自身所占的生态位有关^[23-24], 放牧使优质牧草生物量大量损失, 减少了与退化指示植物的竞争, 使其拥有更多的营养和空间生长, 从而表现出快速生长的特点。

叶片 C/N、C/P 及 N/P 能反映植物生长过程中元素的组成, 指示植物在不同生长环境下的生长策略。植物叶片的 C/N 和 C/P 与植物对 C 的同化能力有关, 一定程度上可反映植物的营养利用效率^[25]。本研究中, 叶片 C/N 及 C/P 在重度放牧后均有不同程度下降, 可能原因是重度放牧后, 植物增加了对 N、P 元素的吸收, 但对 C 元素利用效率变化不大, 进而导致 C/N 和 C/P 的下降。叶片 N/P 反映了植物生长过程中养分限制情况^[26]。Koerselman 和 Meuleman^[27]认为, 叶片 N/P 小于 14 意味着 N 限

制, 而 N/P 大于 16 则表示 P 元素限制。本研究中, 4 种植物在封育样地中叶片 N/P 均超过 16, 说明植物生长受 P 元素限制, 这与 Han 等^[28] 研究结果相符。但随放牧强度增加, 植物叶片 N/P 减小, 重牧样地中 4 种植物叶片 N/P 均小于 14, 说明重度放牧后植物生长受到氮元素限制。Zeng 等^[29] 的研究发现, 过度放牧导致草地养分流失严重, 但氮元素流失速率大于磷元素, 导致放牧后期植物生长受氮元素限制。

3.3 放牧通过影响 P 元素吸收来影响植物生长策略

植物生长过程中, 在外界环境和自身生理需要驱动下, 各性状相互协调, 表现出一定的相关性, 反映了植物对环境变化的适应过程。本研究中, 比叶面积与叶片碳含量、氮含量及 C/N 存在极显著相关性, 说明本研究中植物叶片氮元素是影响比叶面积变化的关键因子, 与李永华等^[30] 研究结果一致。且交互作用分析发现, 比叶面积与 N 主要受物种影响, 即 4 种植物在放牧强度增加时, 均表现出氮元素的积累以应对环境变化, 但对叶片比叶面积的调节有不同表现。叶片 N/P、叶干物质含量与叶片 P 均极显著负相关, 说明叶片 P 含量是影响 N/P 和叶干物质含量的关键因子。其他指标中 C、P、C/P、N/P、叶干物质含量都受放牧强度影响, 说明放牧强度主要通过影响磷元素的吸收利用, 来改变植物的叶干物质含量, 从而

改变植物对生境的生长策略。祁建等^[31] 指出植物不仅能被动地接受环境条件的变化, 而且能够通过改变生长策略和生理过程来适应这种变化。李玉霖等^[32] 研究结果表明, 植物比叶面积与叶干物质含量呈现显著负相关关系, 与本研究结果不同。可能原因是 4 种植物的比叶面积主要受物种变化影响, 而叶干物质含量主要受放牧强度影响, 从而导致 4 种植物比叶面积和叶干物质含量无显著相关关系。

4 结论

4 种退化指示植物叶片功能性状主要受放牧强度影响。随放牧强度增加, 4 种退化指示植物均表现出增加叶片氮、磷含量、调节比叶面积和叶干物质含量以应对环境变化的快速生长策略。植物对营养元素的吸收呈现相同趋势, 即植物应对放牧的内部响应机理一致。但叶干物质含量和比叶面积的变化受放牧强度影响表现不一致, 存在物种特异性。重度放牧后 4 种植物生长受氮元素限制, 重度放牧后的草地可以适当施加氮肥, 以保证植物的快速恢复。退化指示植物在重度放牧后快速生长会在一定程度上侵占优质牧草生态位, 但封育后退化指示植物生长速度较缓, 因此可以通过封育对草地原有植被进行恢复。草地退化植物的快速生长也可能起到减缓草地养分的流失速率的作用, 但其在不同草地中作用大小尚不明确, 需在后续研究中加以论证。

参考文献 References:

- [1] ANSQUER P, DURU M, THEAU J P, CRUZ P. Convergence in plant traits between species within grassland communities simplifies their monitoring. *Ecological Indicators*, 2009, 9(5): 1020-1029.
- [2] FONTANA V, KOHLER M, NIEDRIST G, BAHN M, TAPPEINER U, FRENCK G. Decomposing the land-use specific response of plant functional traits along environmental gradients. *Science of The Total Environment*, 2017, 599/600: 750-759.
- [3] CASTRO H, LEHSTEN V, LAVOREL S, FREITAS H. Functional response traits in relation to land use change in the Montado. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 2010, 137(1): 183-191.
- [4] 安慧. 放牧干扰对荒漠草原植物叶性状及其相互关系的影响. *应用生态学报*, 2012, 23(11): 2991-2996.
AN H. Effects of grazing disturbance on leaf traits and their interrelationships of plants in desert steppe. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, 23(11): 2991-2996.
- [5] BERNARD-VERDIER M, NAVAS M L, VELLEND M, VIOLLE C, FAYOLLE A, GARNIER E. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, 2012, 100(6): 1422-1433.

- [6] 赵娜, 赵新全, 赵亮, 徐世晓, 邹小艳. 植物功能性状对放牧干扰的响应. 生态学杂志, 2016, 35(7): 1916-1926.
ZHAO N, ZHAO X Q, ZHAO L, XU S X, ZOU X Y. Progress in researches of the response of plant functional traits to grazing disturbance. Chinese Journal of Ecology, 2016, 35(7): 1916-1926.
- [7] 李西良, 侯向阳, 吴新宏, 萨茹拉, 纪磊, 陈海军, 刘志英, 丁勇. 草甸草原羊草茎叶功能性状对长期过度放牧的可塑性响应. 植物生态学报, 2014, 38(5): 440-451.
LI X L, HOU X Y, WU X H, Sarula, JI L, CHEN H J, LIU Z Y, DING Y. Plastic responses of stem and leaf functional traits in *Leymus chinensis* to long-term grazing in a meadow steppe. Chinese Journal of Plant Ecology, 2014, 38(5): 440-451.
- [8] RUSCH G M, SKARPE C, HALLEY D J. Plant traits link hypothesis about resource-use and response to herbivory. Basic and Applied Ecology, 2009, 10(5): 466-474.
- [9] WEN L, DONG S K, LI Y Y, SHERMAN R, JIAN J S, DE M L, YAN L W, YU S M, LEI Z. The effects of biotic and abiotic factors on the spatial heterogeneity of alpine grassland vegetation at a small scale on the Qinghai-Tibet Plateau (QTP), China. Environmental Monitoring and Assessment, 2013, 185(10): 8051-8064.
- [10] CACERES M D, LEGENDRE P, MORETTI M. Improving indicator species analysis by combining groups of sites. Oikos, 2010, 119(10): 1674-1684.
- [11] 辛玉春, 杜铁璞. 青海省天然草地退化程度分级指标初探. 青海草业, 2013(1): 19-21.
XIN Y C, DU T Y. A preliminary study on indexes of natural grassland degradation classification in QingHai. Qinghai Prataculture, 2013(1): 19-21.
- [12] 王庆海, 李翠, 庞卓, 武菊英, 达能太, 王德军, 苏日拉格. 中国草地主要有毒植物及其防控技术. 草地学报, 2013, 21(5): 831-841.
WANG Q H, LI C, PANG Z, WU J Y, DA N T, WANG D J, Surilage. Poisonous weeds in Chinese grassland and control technology. Acta Agrictir Sinica, 2013, 21(5): 831-841.
- [13] WILSON P J, THOMPSON K, HODGSON J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. New Phytologist, 1999, 143(1): 155-162.
- [14] 鲍士旦. 土壤农化分析. 第三版. 北京: 中国农业出版社, 2013: 25-92.
BAO S D. Soil Agricultural Chemical Analysis. Third Version. Beijing: China Agricultural Press, 2013: 25-92.
- [15] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境及生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
MENG T T, NI J, WANG G H. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. Chinese Journal of Plant Ecology, 2007, 31(1): 150-165.
- [16] CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIER E, DIAZ S, BUCHMAN N, GURVICH. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 2003, 51(4): 335-380.
- [17] CRUZ P, QUADROS F L F D, THEAU J P, FRIZZO A, JOUANY C, DURUM, CARVALHO P C F. Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil. Rangeland Ecology & Management, 2010, 63(3): 350-358.
- [18] 杨惠敏, 王冬梅. 草-环境系统植物碳氮磷生态化学计量学及其对环境因子的响应研究进展. 草业学报, 2011, 20(2): 244-252.
YANG H M, WANG D M. Advances in the study on ecological stoichiometry in grass-environment system and its response to environmental factors. Acta Prataculturae Sinica, 2011, 20(2): 244-252.
- [19] HE J S, FANG J, WANG Z, DAN F, GUO D L. Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. Oecologia, 2006, 149(1): 115-122.
- [20] 戚德辉, 温仲明, 王红霞, 郭茹, 杨士梭. 黄土丘陵区不同功能群植物碳氮磷生态化学计量特征及其对微地形的响应. 生态学报, 2016, 36(20): 6420-6430.
QI D H, WEN Z M, WANG H X, GUO R, YANG S S. Stoichiometry traits of carbon, nitrogen, and phosphorus in plants of different functional groups and their responses to micro-topographical variations in the hilly and gully region of the Loess Plateau, China. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(20): 6420-6430.
- [21] 董晓玉, 傅华, 李旭东, 牛得草, 郭丁, 李晓东. 放牧与围封对黄土高原典型草原植物生物量及其碳氮磷贮量的影响. 草业学报, 2010(2): 175-182.

- DONG X Y, FU H, LI X D, NIU D C, GUO D, LI X D. Effects on plant biomass and CNP contents of plants in grazed and fenced steppe grasslands of the Loess Plateau. *Acta Prataculturae Sinica*, 2010(2): 175-182.
- [22] 陈凌云, 赵君, 张仁懿, 王绍美, 王刚. 氮磷复合肥添加对高寒草甸金露梅灌丛中豆科植物的影响. *生态科学*, 2010, 29(6): 512-517.
- CHEN L Y, ZHAO J, ZHANG R Y, WANG S M, WANG G. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on legumes in *Potentilla fruticosa* shrub in alpine meadow. *Ecological Science*, 2010, 29(6): 512-517.
- [23] 韩友吉, 陈桂琛, 周国英, 孙菁, 李锦萍. 青海湖地区高寒草原植物个体特征对放牧的响应. *中国科学院大学学报*, 2006, 23(1): 118-124.
- HAN Y J, CHEN G C, ZHOU G Y, SUN J, LI J P. Study on morphological response of the alpine steppes plant individuals to grazing stress. *Journal of the Graduate School of the Sciences*, 2006, 23(1): 118-124.
- [24] 李江文, 韩国栋, 李治国, 王忠武, 康萨如拉, 任海燕, 于丰源. 无芒隐子草地上部分功能性状对长期放牧的变异性响应. *草业科学*, 2018, 35(5): 1179-1187.
- LI J W, HAN G D, LI Z G, WANG Z W, Kangsarula, REN H Y, YU F Y. Variation of response in *Cleistogenes songorica* above-ground part functional traits to long-term grazing in a desert steppe. *Pratacultural Science*, 2018, 35(5): 1179-1187.
- [25] 李红琴, 毛绍娟, 祝景彬, 杨永胜, 贺慧丹, 李英年. 放牧强度对高寒草甸群落碳氮磷化学计量特征的影响. *草业科学*, 2017, 34(3): 449-455.
- LI H Q, MAO S J, ZHU J B, YANG Y S, HE H D, LI Y N. Effects of grazing intensity on the ecological stoichiometry characteristics of alpine meadow. *Pratacultural Science*, 2017, 34(3): 449-455.
- [26] GUSEWELL S, KOERSELMAN W. Variation in nitrogen and phosphorus concentrations of wetland plants. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics*, 2002, 5(1): 37-61.
- [27] KOERSELMAN W, MEULEMAN A F M. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *The Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [28] HAN W, FANG J, GUO D, ZHAN Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [29] ZENG Q C, LIU Y, FANG Y, MA R T, LAI R T, AN S S, HUANG Y M. Impact of vegetation restoration on plants and soil C:N:P stoichiometry on the Yunwu Mountain Reserve of China. *Ecological Engineering*, 2017, 109: 92-100.
- [30] 李永华, 罗天祥, 卢琦, 田晓娅, 吴波, 杨恒华. 青海省沙珠玉治沙站17种主要植物叶性因子的比较. *生态学报*, 2005, 25(5): 994-999.
- LI Y H, LUO T X, LU Q, TIAN X Y, WU B, YANG H H. Comparisons of leaf traits among 17 major plant species in Shazhuyu Sand Control Experimental Station of Qinghai Province. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25(5): 994-999.
- [31] 祁建, 马克明, 张育新. 辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 叶特性沿海拔梯度的变化及其环境解释. *生态学报*, 2007, 27(3): 930-937.
- QI J, MA K M, ZHANG Y X. The altitudinal variation of leaf traits of *Quercus liaotungensis* and associated environmental explanations. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(3): 930-937.
- [32] 李玉霖, 崔建垣, 苏永中. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较. *生态学报*, 2003, 25(2): 304-311.
- LI Y L, CUI J Y, SU Y Z. Specific leaf area and leaf dry matter content of some plants in different dune habitats. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 25(2): 304-311.

(责任编辑 苟燕妮)