

刈割后两种不同体型植物的补偿式样对比研究

雷抒情¹ 王海洋^{1,2*} 杜国祯² 潘声旺¹

(1 西南农业大学园艺园林学院, 重庆 400716) (2 兰州大学干旱农业生态教育部重点实验室, 兰州 730000)

摘要 对比了两种不同体型植物燕麦(*Avena sativa*)和油菜(*Brassica campestris*)在不同施肥水平下的刈割反应特点。结果表明:对于燕麦而言,在不施肥条件下,3个时期的轻度刈割处理与对照相比,其生物量、总生物量、果重、果数等都有增加,但只有某些指标出现超补偿;在施肥条件下,各种刈割处理后均没有发生超补偿。并且无论施肥与否,分蘖期与拔节期的补偿指数均高于抽穗期的补偿指数。可以认为,不施肥条件下营养期轻度刈割处理较有利于燕麦的补偿生长。对于油菜而言,花蕾期轻度刈割处理后植物补偿指数最大,且施肥条件下的补偿指数高于不施肥条件下的补偿指数。比较两种植物在不同资源下补偿反应的特点,可认为因休眠芽位置及其活动方式不同而所造成的体型差异对植物的补偿反应式样有很大影响。

关键词 刈割 补偿 休眠芽 体型

COMPENSATORY GROWTH RESPONSES OF TWO PLANTS WITH DIFFERENT GROWTH FORMS AFTER CLIPPING

LEI Shu-Qing¹ WANG Hai-Yang^{1,2*} DU Guo-Zhen² and PAN Sheng-Wang¹

(1 College of Horticulture and Landscape, Southwest Agricultural University, Chongqing 400716, China)

(2 Key Laboratory of Arid Agroecology of Ministry of Education, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

Abstract Identifying mechanisms of tolerance to herbivore damage will facilitate attempts to understand the role of tolerance in the evolutionary and ecological dynamics of plants and herbivores. Several external factors, such as water availability, nutrient availability, intensity of damage, and timing of damage, will affect the ability of individual plants to tolerate damage by mediating internal mechanisms. Though interspecific comparisons are useful for identifying possible mechanisms, direct comparisons between tolerance and putative mechanism have been made almost exclusively in interspecies or interpopulation studies.

This study compared the compensatory responses of *Avena sativa* and *Brassica campestris*, which belong to different growth forms, to clipping under two fertilization treatments. The results showed that, for *Avena sativa*, under no fertilization treatment, the biomass, total biomass, fruit weight and number of fruits were greater than in the control, but only some aspects resulted in overcompensation. Under fertilized conditions, clipping treatments did not cause any overcompensation. Whether fertilized or not, the index of compensation during the tillering stage and jointing stage were both higher than during the flowering stage. Thus, under the no fertilization treatment, the low clipping treatment during the vegetative stage was shown to benefit *Avena sativa*. With respect to *Brassica campestris*, the index of compensation was greatest in the low clipping treatment during the flower bud stage, and was enhanced under fertilization. These results indicate that clipping during the reproductive stage can help compensatory growth in *Brassica campestris*. The different responses to clipping were attributed to the different growth forms, which had different positions and activities of dormant buds.

Key words Clipping, Compensation, Dormant bud, Growth form

补偿生长是植物具有的一种普遍现象(Belsky, 1986)。植物补偿反应式样与伤害发生的时间、强度、频度以及土壤的资源状况有关(Belsky *et al.*, 1993; Rosenthal & Kotanen, 1994)。一般认为在高资源情况下植物的补偿效果好(Maschinski & Whitham,

1989),但是也存在相反的观点(Hilbert *et al.*, 1981)。植物在个体水平上的补偿机制一般包括如下4个方面:1)被食草动物采食后,剩余叶片光合作用增强,在一段时间内可以积累更多的同化物质(Trumble *et al.*, 1993);2)植物贮藏资源有一个再分

配过程,这种分配是以牺牲其它器官的生理和代谢为代价的(Evans, 1991);3)剩余组织的相对生长速率增大,因而在有限的生长季节内可能产生超补偿(Hilbert *et al.*, 1981);4)伤害解除顶端优势,刺激休眠芽的活动,使植物产生较多的分枝结构(Paige & Whitham, 1987; Lennartsson *et al.*, 1998)。

Tuomi 等(1994)认为,植物的补偿程度与植食者的采食强度以及休眠芽的多少有关。休眠芽相对较少的情况下,轻度伤害后超补偿才能产生。休眠芽较多的情况下,重度伤害后超补偿可能产生。那么据此理论,植物休眠芽位置及其活动方式不同而造成体型差异的植物也应该具有不同补偿反应形式。迄今为止,比较不同体型植物在不同资源水平下的补偿反应方面的研究还很少见有报道。本文选择了基部分蘖的燕麦(*Avena sativa*)与上部分枝的油菜(*Brassica campestris*)作为试验材料,探讨不同植物的补偿反应差异是否与休眠芽位置和Activity有关。

1 材料和方法

1.1 试验地点与试验方法

试验地点位于甘肃省甘南藏族自治州合作市兰州大学干旱农业生态教育部重点实验室高寒草甸生态系统定位站,地理位置为 34°55' N, 102°53' E,海拔 2 900 m。自然条件已有报道(王海洋等,2003)。

2003 年 5 月,在 300 m² 的实验地进行施肥处理。一组不施肥,作为施肥对照区;另一组施磷酸二铵(有效氮含量 18%,有效磷含量 46%),施肥标准为 60 g·m⁻²。增施磷肥的原因是有证据表明磷肥可以提高人工草场的使用寿命(杜国祯和王刚,1995)。5 月 20 日分别播种燕麦和油菜。播种密度为 400 粒·m⁻²,幼苗密度控制在 200 株·m⁻²。当燕麦进入分蘖期,油菜 3 片叶子时分别选择高度、分蘖数和叶片数相近的植株挂牌定株。每种组合的刈割处理定株 160 个。油菜、燕麦共计 5 760 株。其中,在每个处理的定株中,60 个用于生物量、果实数等收获指标的统计,24 个(刈割前后,每次 12 样株)用于两次光合速率的测定,12 个用于特定叶面积干重(SLA)测定,40 个样株用于同化产物再分配的测定,其它样株作为预留。

刈割试验设计:在施肥区和施肥对照区,于燕麦分蘖期、拔节期和抽穗期,油菜营养期、花蕾期和开花期,模拟自然放牧条件,按留茬高度分别进行不同强度的刈割处理。共计有 7 种刈割组合处理:1)燕麦分蘖期、油菜营养期轻度刈割,刈割部分生物量占

地上部分生物量的 10% 左右;2)燕麦分蘖期、油菜营养期重度刈割,刈割部分生物量占地上部分生物量的 60% 左右。由于这个时期燕麦、油菜体型较小,刈叶处理未破坏分生组织;3)燕麦拔节期、油菜花蕾期轻度刈割,刈割强度同 1);4)燕麦拔节期、油菜花蕾期重度刈割,刈割强度同 2);5)燕麦抽穗期、油菜开花期轻度刈割,刈割强度同 1);6)燕麦抽穗期、油菜开花期重度刈割,刈割强度同 2);7)对照不刈割 CK。

刈割处理的同时,以相同的强度刈割定株周围的植株,以减少植株对光的竞争。定株刈割的部分装袋,带回实验室。8 月 27 日以个体为单位分地上、地下收获燕麦和油菜,地上部分测定植株的高度、分枝数、总分蘖数、有效分蘖数、果实数和茎、叶、果实、现存生物量、总生物量,地下部分测定生物量。所有生物量均在 70 °C 下 48 h 烘干至恒重。在电子天平(Sartorius BP 190S Max 200 g d = 0.1 mg)上称重。数据在 STATISTICA5.0 统计软件上做方差分析(ANOVA)。

1.2 补偿反应式样的判断

刈割植株与对照植株干重或种子数的比值作为刈割后植物的反应指标,定义为补偿指数(Compensation index, CI)(王海洋等,2003)。分别计算被刈割植株果实数、果实重、生物量(现存生物量)、总生物量(刈割部分 + 现存生物量)与对照植株指标之间的比值。根据补偿指数,结合 ANOVA 检验结果判断补偿反应式样,若 CI 大于 1,且刈割处理植株的指标与对照植株之间存在显著差异,则为超补偿;若 CI 值稍大于,等于或稍小于 1,且方差分析不显著,则为等量补偿;若 CI 小于 1,且方差分析显著,则判断为不足补偿。

2 结果与分析

2.1 刈割前植株的状况

不施肥条件下燕麦 3 个时期植株的平均高度分别为(21.6 ± 0.32)、(27.0 ± 0.38)和(46.0 ± 0.40) cm。平均叶片数为(2.41 ± 0.08)、(2.75 ± 0.10)和(2.69 ± 0.16)个。各个刈割处理之间基本相似($df = 119, p > 0.05$);施肥条件下,植株的平均高度分别为(24.1 ± 0.41)、(41.0 ± 0.49)和(66.6 ± 1.07) cm,平均叶片数为(3.82 ± 0.10)、(4.93 ± 0.16)和(5.05 ± 0.22)个,刈割处理之间没有显著差异($df = 119, p > 0.05$)。不施肥条件下,油菜 3 个时期的平均高度分别为(8.7 ± 0.18)、(22.3 ± 0.59)和(34.1 ±

0.69) cm, 平均叶片数为 (4.3 ± 0.09) 、 (4.7 ± 0.04) 和 (4.3 ± 0.03) 个。刈割处理之间无显著差异($df = 119, p > 0.05$)。施肥条件下, 油菜 3 个时期的平均高度分别为 (10.2 ± 0.23) 、 (33.9 ± 0.57) 、 (63.1 ± 1.21) cm 平均叶数分别为 (5.9 ± 0.07) 、 (4.8 ± 0.05) 、 (4.6 ± 0.03) 个。3 个时期刈割处理之间无显著差异($df = 119, p > 0.05$)。因此, 油菜、燕麦各个处理时期定株大小基本一致。

2.2 不同资源水平下, 不同时期不同强度的刈割处

理对燕麦的补偿影响

不同资源水平下, 不同时期不同强度的刈割处理下燕麦的反应见图 1 和表 1。不施肥条件下, 分蘖期、拔节期的轻度刈割处理均使果重、果数、生物量、总生物量与对照相比有显著增加($p < 0.001, df = 119, 1.42 < CI < 1.77$)。抽穗期的轻度刈割处理虽然使果实数、总生物量上与对照相比显著增加($p < 0.05, df = 119, 1.23 < CI < 1.37$)。但是果重、生物量有等量补偿的特点($0.98 < CI < 1.19$)。分蘖期

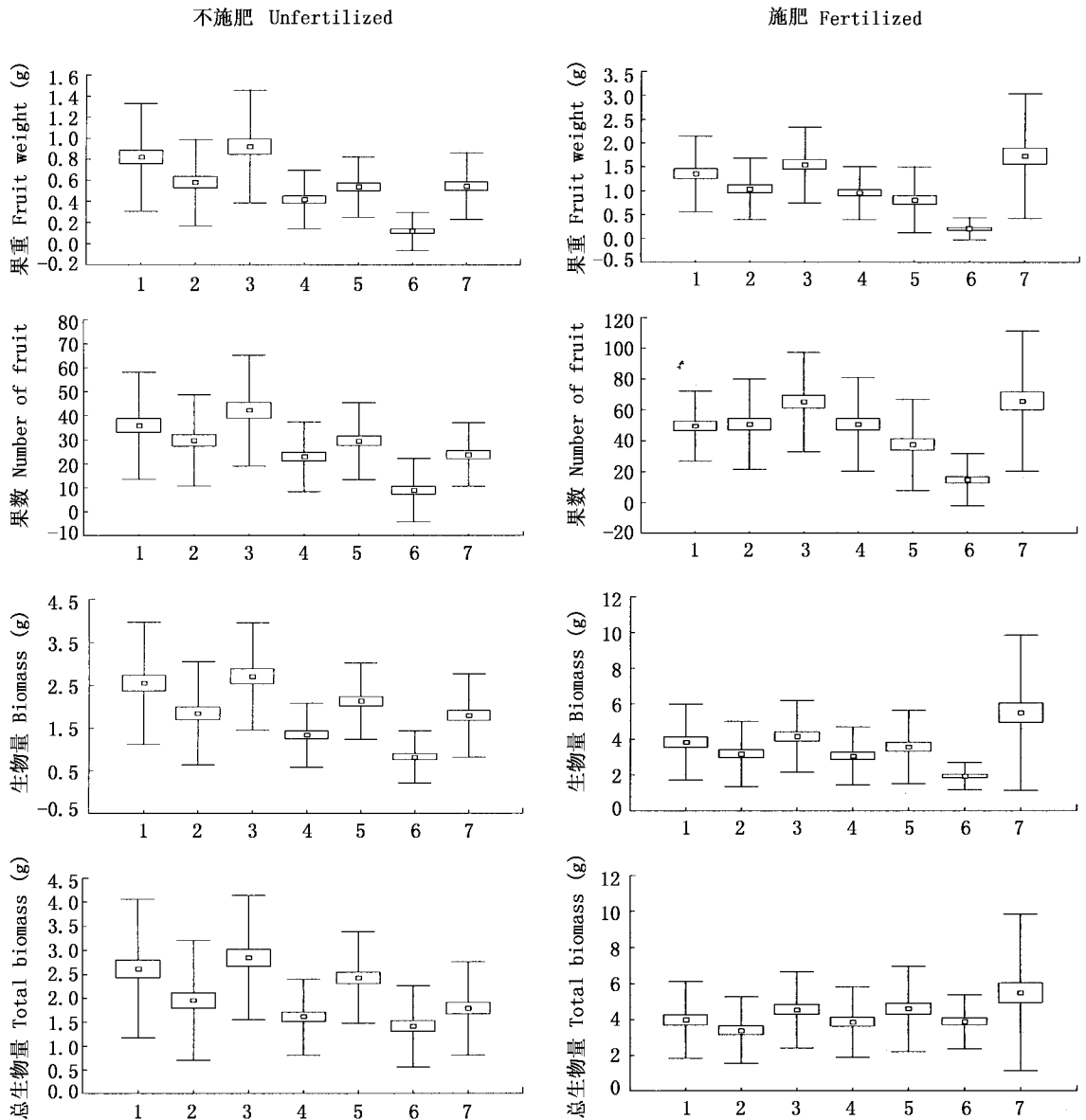


图 1 刈割时间、刈割强度及施肥处理对燕麦生长和生殖的影响

Fig. 1 The effect of clipping time, clipping intensity and fertilization on growth and reproduction of *Avena sativa*

1. 分蘖期轻度刈割 Tillering stage 2. 分蘖期重度刈割 Tillering stage 3. 拔节期轻度刈割 Jointing stage 4. 拔节期重度刈割 Jointing stage high 5. 抽穗期轻度刈割 Flowering stage 6. 抽穗期重度刈割 Flowering stage 7. 对照 CK

表 1 燕麦施肥和不施肥条件下不同刈割处理与对照之间植物各指标的补偿指数
Table 1 The compensation index of *Avena sativa* between control plot (CK) and treatment clipped in different time and intensity under two levels of fertilization

处理 Treatment	刈割/对照 Clipping/Control	补偿指数 Compensation index			
		果重 Fruit weight	果数 No. of fruit	生物量 Biomass	总生物量 Total biomass
不施肥 Unfertilized	1/CK	1.500**	1.502**	1.426**	1.464**
	2/CK	1.060	1.247	1.031	1.094
	3/CK	1.689**	1.766**	1.515**	1.590**
	4/CK	0.764*	0.963	0.745**	0.900
	5/CK	0.981	1.236*	1.188	1.361**
	6/CK	0.213**	0.374**	0.460**	0.791*
施肥 Fertilized	CK/CK	1.000	1.000	1.000	1.000
	1/CK	0.783	0.753*	0.701*	0.725*
	2/CK	0.601**	0.771*	0.579**	0.620**
	3/CK	0.894	0.990	0.761*	0.828
	4/CK	0.551**	0.771*	0.560**	0.704**
	5/CK	0.468**	0.569**	0.651*	0.836
	6/CK	0.118**	0.225**	0.355**	0.707**
	CK/CK	1.000	1.000	1.000	1.000

** : $p < 0.01$ * : $p < 0.05$ 1、2、3、4、5、6: 同图 1 See Fig. 1

的重度刈割与对照相比在上述 4 个指标上发生了等量补偿($1.03 < CI < 1.25$)。拔节期的重度刈割处理,果实数、总生物量发生等量补偿($0.90 < CI < 0.97$)。然而果实重、生物量发生不足补偿($p < 0.05$, $df = 119$, $0.74 < CI < 0.76$)。抽穗期的重度刈割处理与对照相比较,上述 4 个指标均发生不足补偿($p < 0.05$, $df = 119$, $0.21 < CI < 0.80$)说明,营养期的轻度刈割有利于燕麦的恢复补偿,且补偿效果在拔节期最好,越是生长期后期,补偿效果越差。表明植物刈割后的补偿反应存在阈值,超过此阈值的刈割处理,植物的补偿效果变差。3 个时期的重度

刈割处理与对照比较补偿效果均差。重度刈割不利于燕麦的补偿生长。施肥条件下,任何组合的刈割处理与对照相比较上述 4 个指标的补偿效果都差,补偿指数均小于 1.02。说明,施肥并没有提高燕麦的补偿能力。

2.3 不同资源水平下,不同时期、不同强度的刈割处理对油菜的补偿影响

不同资源水平下,不同时期、不同强度的刈割处理后油菜的反应见图 2 和表 2。

对于油菜而言,不施肥条件下,营养期的轻度刈割均使果重、果数、生物量、总生物量上发生了等量

表 2 施肥和不施肥条件下不同刈割处理与对照之间植物各指标的补偿指数
Table 2 The compensation index of *Brassica campestris* between control plot (CK) and treatment plant clipped in different time and intensity under two levels of fertilization

处理 Treatment	刈割/对照 Clipping/Control	补偿指数 Compensation index			
		果重 Fruit weight	果数 No. of fruit	生物量 Biomass	总生物量 Total biomass
不施肥 Unfertilized	1/CK	0.963	0.984	0.899	1.008
	2/CK	0.193**	0.236**	0.539**	0.680*
	3/CK	0.506**	0.779*	1.179	1.264*
	4/CK	0.240**	0.528**	0.858	1.034
	5/CK	0.364**	0.444**	0.836	0.939
	6/CK	0.096**	0.086**	0.616*	0.999
施肥 Fertilized	CK/CK	1.000	1.000	1.000	1.000
	1/CK	0.589**	0.739**	0.582**	0.647**
	2/CK	0.223**	0.280**	0.371**	0.450**
	3/CK	1.165	1.444**	1.392**	1.431**
	4/CK	0.320**	0.431**	0.596**	0.694**
	5/CK	1.089	1.240	1.306*	1.437**
	6/CK	0.175**	0.196**	0.507**	0.775*
	CK/CK	1.000	1.000	1.000	1.000

** : $p < 0.01$ * : $p < 0.05$ 1、2、3、4、5、6: 同图 1 See Fig. 1

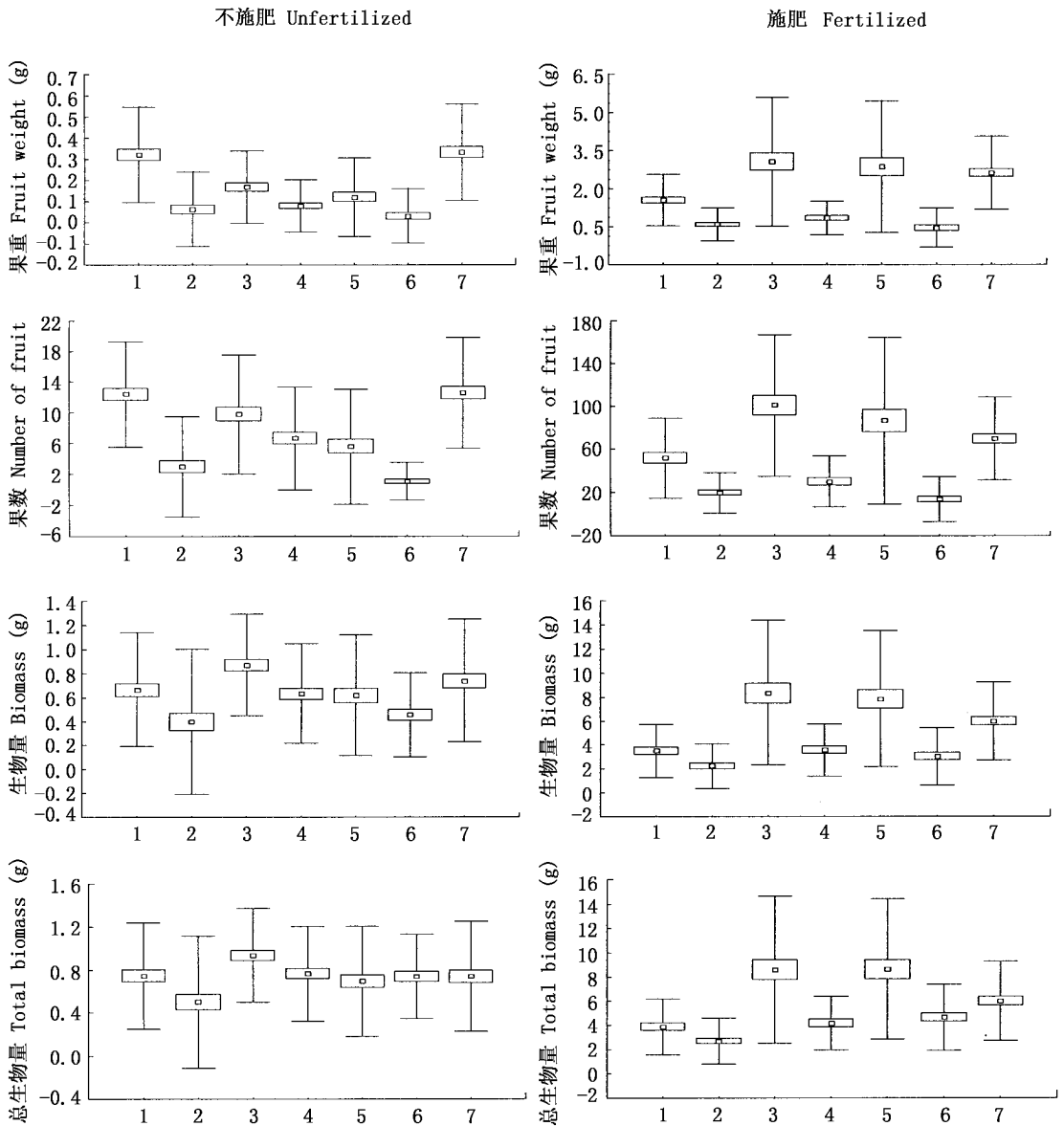


图2 刈割时间、刈割强度及施肥处理对油菜生长和生殖的影响

Fig.2 The effect of clipping time, clipping intensity and fertilization on growth and reproduction of *Brassica campestris*

1. 营养期轻度刈割 Vegetative stage 2. 营养期重度刈割 Vegetative stage 3. 花蕾期轻度刈割 Flower bud stage 4. 花蕾期重度刈割 Flower bud stage 5. 开花期轻度刈割 Flowering stage 6. 开花期重度刈割 Flowering stage 7. 对照 CK

补偿($0.89 < CI < 1.01$)。重度刈割上述4个指标都产生了不足补偿($p < 0.05$, $df = 119$, $0.19 < CI < 0.68$)。花蕾期的轻度刈割总生物量发生了超补偿($p < 0.05$, $df = 119$, $CI = 1.264$)。重度刈割总生物量等量补偿($CI = 1.034$)。轻、重度刈割使现存生物量有等量补偿特点($0.85 < CI < 1.18$)。果重、果数则都发生了不足补偿($p < 0.05$, $df = 119$, $0.24 < CI < 0.78$)。开花期的轻、重度刈割总生物量有等量补偿特点($0.93 < CI < 1.00$)。轻度刈割生物量等量补偿 $CI = 0.84$ 。重度刈割则为不足补偿($p < 0.001$,

$df = 119$, $CI = 0.62$)。果数、果重均为不足补偿($p < 0.001$, $df = 119$, $0.08 < CI < 0.45$)。

施肥条件下,营养期轻、重度刈割处理,花蕾期和开花期的重度刈割处理,上述4个指标都是不足补偿($p < 0.05$, $df = 119$, $CI < 0.78$)。生殖生长早期的轻度刈割处理,果重上等量补偿($CI = 1.165$)。

果数、现存生物量、总生物量上为超补偿($p < 0.01$, $df = 119$, $1.391 < CI < 1.444$)。生殖生长的晚期轻度刈割处理,虽然生物量、总生物量产生了超补偿($p < 0.05$, $df = 119$, $1.305 < CI < 1.438$)。但是,

果重、果数发生了等量补偿($1.088 < CI < 1.241$)。

结果说明,生殖生长期的轻度刈割有利于油菜的恢复生长,补偿能力花蕾期达到最大,并且施肥条件下的补偿指数要高于不施肥条件下的补偿指数,施肥提高了油菜对伤害的补偿能力。

3 结论与讨论

影响植物补偿反应的外部因素一般包括伤害时间、伤害强度、土壤的资源状况等。Lennartsson 等(1998)提出,植物受伤害后的补偿反应程度与伤害发生的时间密切相关,伤害诱导的超补偿反应仅发生在特定的诱导期(Inductive time period, ITP)。本试验中燕麦在拔节期、油菜在花蕾期的补偿效果最高,与该结论一致。但是,导致燕麦在营养期、油菜在生殖期补偿反应不一致的差异可能是休眠芽所处的位置不同和受刈割影响物候期推迟的两个方面综合作用的结果。燕麦具有基部的分生组织,3个时期的刈割处理都使燕麦增加了总分蘖数。其中生殖期重度刈割后总分蘖数最多,不施肥条件下有4.36个,施肥条件下8.83个,但是有效分蘖数却最少分别为1.08与1.63个,与对照植株相比分别减少0.50和1.87个。说明3个时期刈割处理促进了休眠芽的活动,且抽穗期达到最大。但是由于物候期的延迟,外界条件已不能满足其进一步再生生长的需要。因此,这时燕麦的补偿以营养补偿为主,生殖生长的补偿程度较小。不施肥条件下,油菜营养期的轻、重刈割处理后,总分枝数分别为1.63和1.54个(对照植株为1.78个);施肥条件下,总分枝数分别为4.93和5.42个(对照植株为6.61个),即营养期的刈割对其生长有抑制作用,生殖期的刈割均增加了总分枝数。这和油菜休眠芽处于植株上部有关,只有经过一定时期的营养生长后休眠芽才出现。即证明了我们的假设,休眠芽位置以及活动造成植物不同体型对补偿有很大的影响。

植物发生补偿反应的程度还与伤害的强度有关(Maschinski & Whitham, 1989; Bergelson & Crawley, 1992; Lennartsson *et al.*, 1998)。许多实验表明,植物在轻度伤害的情况下更易恢复补偿(Obeso, 1998; Huhta *et al.*, 2003)。本试验中轻度刈割都有利于燕麦、油菜的恢复补偿,与该结论一致,即在低水平的伤害情况下植物容易再生。燕麦和油菜轻度刈割的条件下即可解除顶端优势,刺激休眠芽的活动。该情况不同于Lennartsson等(1998)研究的一种假龙胆属植物(*Gentianella campestris*),该植物在轻度刈割

(刈割部分占地上部分的10%)情况下没有超补偿,重度刈割(刈割部分占地上部分的50%)的情况下反而出现了超补偿,其原因可能是该植物需要较大程度的刈割处理后顶端优势才能解除。

Hawkes 和 Sullivan(2001)总结了前人的研究结果表明,大多数情况下禾草类植物在高资源的条件下补偿效果好,双子叶草本和木本植物的补偿与资源的关系还不太明确。本文中燕麦在不施肥的条件下,补偿能力要好,与陈红等(2003)所得结论一致。油菜在施肥条件下补偿能力高,其原因可能是燕麦和油菜所经历的选择压力不同。燕麦作为高寒草甸人工牧草,自然选择使其投入到繁殖部分的能量较低。不施肥条件下,繁殖分配为(0.286 ± 0.056),施肥条件下为(0.290 ± 0.049),方差分析不显著($df = 119, p > 0.05$)。而油菜作为油料作物,人为选择使其投入到繁殖部分的能量较燕麦大。不施肥条件下为(0.392 ± 0.088),施肥条件下为(0.393 ± 0.067),方差分析不显著($df = 119, p > 0.05$)。就根冠比这个指标来讲,这两个物种对于施肥效应反应不一致。施肥后油菜的根冠比为(0.130 ± 0.043),不施肥为(0.138 ± 0.027),方差分析不显著($df = 119, p > 0.05$);施肥后燕麦的根冠比为(0.077 ± 0.024),不施肥为(0.097 ± 0.063),方差分析显著($df = 119, p < 0.05$)。施肥降低了燕麦的根冠比,改变了植物生长模式。刈割处理后影响了植物获取资源的能力。因而施肥条件下补偿程度较低。当然对于该问题尚需进一步的研究。

以生理和形态学为基础,建立起来的植物忍耐补偿机制,在一定程度上能够解释植物的补偿反应。但是还不具有一般性(Tiffin, 2000)。许多试验的研究只局限于一个物种或一个种群(Caldwell *et al.*, 1981; van der Meijden *et al.*, 1988; Rosenthal & Welter, 1995)。比较不同物种或同一物种内不同补偿机制的试验还较少见(Juenger & Bergelson, 2000)。因此,本试验中我们还调查了燕麦、油菜新生叶片和残留叶片的光合能力的比较,新生叶片与残留叶片特定叶面积干重(SLA)、可溶性碳水化合物在根、茎、叶、果实中的分配转移规律。定量分析(通径分析)的结果仍支持我们的假设(结果另文发表)。

综上所述,影响植物补偿反应的因素有多方面,任何片面强调某个方面而发展起来的模型(Tuomi *et al.*, 1994; Lehtilä, 2000)或理论(Hilbert *et al.*, 1981; Maschinski & Whitham, 1989; Weis *et al.*, 2000)都不可能具有普遍性。环境的异质性、季节性的差异、放

牧史等也可影响植物补偿反应的表达。在这里我们所说的植物补偿反应能力是指植物种群中所有个体补偿反应能力的平均值。不同种群之间,或者同一种群内不同基因型的植物补偿反应能力可能不一样 (Martinez *et al.*, 1999)。Paige 和 Whitham (1987) 及 Bergelson 和 Crawley (1992) 研究同种材料 (*Ipomopsis aggregata*) 的补偿反应不同,可能就是该原因导致的。这也从另一个方面证明植物的补偿反应形式不具有一个统一的模式。

参 考 文 献

- Belsky AJ (1986). Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist*, 127, 870 – 892.
- Belsky AJ, Carson WP, Jensen CL, Fox G (1993). Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring? *Evolutionary Ecology*, 7, 109 – 121.
- Bergelson J, Crawley MJ (1992). Herbivory and *Ipomopsis aggregata*: the disadvantages of being eaten. *American Naturalist*, 139, 870 – 872.
- Caldwell MM, Richards JH, Johnson DA, Nowack RS, Dzurec RS (1981). Coping with herbivory: photosynthetic capacity and resource allocation in two semiarid *Agropyron* bunchgrasses. *Oecologia*, 50, 14 – 24.
- Chen H (陈红), Wang HY (王海洋), DU GZ (杜国祯) (2003). Impacts of clipping time, clipping intensity and fertilization on plant compensation of *Avena sativa*. *Acta Botanica Boreali-occidentalia Sinica* (西北植物学报), 23, 969 – 975. (in Chinese with English abstract)
- DU GZ (杜国祯), Wang G (王刚) (1995). Succession and changes of grassland quality of the artificial grassland communities in subalpine meadow in Gannan. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 37, 306 – 313. (in Chinese with English abstract)
- Evans AS (1991). Whole-plant responses of *Brassica campestris* to altered sink-source relations. *American Journal of Botany*, 78, 394 – 400.
- 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, Deltung JK, Dyer MI (1981). Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia*, 51, 14 – 48.
- Huhta AP, Hellström K, Rautio P, Tuomi J (2003). Grazing tolerance of *Gentianella amarelle* and other monocarpic herbs: why is tolerance highest at low damage levels? *Plant Ecology*, 166, 49 – 61.
- Juenger T, Bergelson J (2000). The evolution of compensation to herbivory in scarlet gilia, *Ipomopsis aggregata*: herbivore-imposed natural selection and quantitative genetics of tolerance. *Evolution*, 54, 764 – 777.
- Lehtilä K (2000). Modelling compensatory regrowth with bud dormancy and gradual activation of buds. *Evolutionary Ecology*, 14, 315 – 330.
- Lennartsson T, Tuomi J, Nilsson P (1998). Induction of overcompensation in the field gentian, *Gentianella campestris*. *Ecology*, 79, 1061 – 1072.
- Martínez Moreno D, Núñez-Farfán J, Terrazas T, Ruiz LM, Trinidad-Santos A, Trejo C, Larque-Saabedra A (1999). Plastic responses to clipping in two species of *Amaranthus* from the Sierra Norte de Puebla, Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 46, 225 – 234.
- Maschinski J, Whitham TG (1989). The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability, and timing. *American Naturalist*, 134, 1 – 19.
- Obeso JR (1998). Effects of the defoliation and girdling on fruit production in *Ilex aquifolium*. *Functional Ecology*, 12, 486 – 491.
- Paige KN, Whitham TG (1987). Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist*, 129, 407 – 416.
- Rosenthal JP, Welter SC (1995). Tolerance to herbivory by a stem-boring caterpillar in architecturally distinct maize and wild relatives. *Oecologia*, 102, 146 – 155.
- Rosenthal JP, Kotanen PM (1994). Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 145 – 148.
- Tiffin P (2000). Mechanisms of tolerance to herbivore damage: what do we know? *Evolutionary Ecology*, 14, 523 – 536.
- Trumble JT, Kolodny-Hirsch DM, Ting IP (1993). Plant compensation for arthropod herbivory. *Annual Review of Entomology*, 38, 93 – 119.
- Tuomi J, Nilsson P, Åström M (1994). Plant compensatory responses: bud dormancy as an adaptation to herbivory. *Ecology*, 75, 1429 – 1436.
- van der Meijden E, Wijin M, Verkaar HJ (1988). Defense and regrowth, alternative plant strategies in the struggle against herbivores. *Oikos*, 51, 355 – 363.
- Wang HY (王海洋), Du GZ (杜国祯), Ren QJ (任青吉) (2003). The impacts of population density and fertilization on compensatory responses of *Elymus nutans* to mowing. *Acta phytocologica Sinica* (植物生态学报), 27, 477 – 483. (in Chinese with English abstract)
- Weis AE, Simms EL, Hochberg ME (2000). Will plant vigor and tolerance be genetically correlated? Effects of intrinsic growth rate and self-limitation on regrowth. *Evolutionary Ecology*, 14, 331 – 352.