

刈割、施肥和浇水对矮嵩草补偿生长的影响

张璐璐¹ 周晓松¹ 李英年² 袁芙蓉¹ 樊瑞俭¹ 朱志红^{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 810008

摘要 通过对青海海北高寒矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸进行为期3年的野外控制试验, 研究了刈割(留茬1 cm、3 cm及不刈割)、施肥(2.5 g·m⁻²尿素+ 0.6 g·m⁻²磷酸二胺、不施肥)和浇水(20.1 kg·m⁻²、不浇水)处理对矮嵩草补偿生长(包括分株密度、株高和分株地上生物量)的影响, 及其比叶面积、叶片净光合速率和相对增长率的变化, 探讨矮嵩草补偿生长的机制。研究结果表明: 刈割后, 矮嵩草的补偿生长高度和比叶面积显著降低; 分株密度有增加的趋势, 但会随刈割强度的增加而下降; 株高和生物量的相对增长率随刈割强度的增加而呈上升趋势; 补偿地上生物量在重度刈割处理下最高。施肥能显著增加矮嵩草的补偿高度、分株密度、补偿地上生物量、株高相对增长率、生物量相对增长率、比叶面积和净光合速率; 与不浇水处理相比, 浇水处理对重度刈割处理下的分株地上生物量、密度相对增长率、比叶面积和净光合速率无影响, 而显著降低了中度刈割处理下的补偿高度和株高相对增长率, 提高了不刈割处理下的分株密度和重度刈割处理下的生物量相对增长率。刈割、施肥和浇水处理的交互作用也显示出刈割与施肥对矮嵩草补偿生长具有拮抗效应, 而刈割与浇水具有协同效应。上述结果说明, 矮嵩草在刈割后可通过增加分株密度和相对增长率等途径来提高补偿能力, 弥补在生长高度上出现的低补偿, 而施肥可显著抵消刈割的不利影响, 提高矮嵩草的补偿能力。

关键词 刈割, 补偿性生长, 施肥, 矮嵩草, 浇水

Effects of clipping, fertilizing and watering on compensatory growth of *Kobresia humilis*

ZHANG Lu-Lu¹, ZHOU Xiao-Song¹, LI Ying-Nian², YUAN Fu-Rong¹, FAN Rui-Jian¹, and ZHU Zhi-Hong^{1*}

¹College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China; and ²Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China

Abstract

Aims *Kobresia humilis* meadow is a disturbance-dependent (disclimax) community resulting from long-term and heavy grazing. Our objectives were to (a) examine how the compensatory growth of *K. humilis* (including ramet density, compensatory height and compensatory aboveground biomass per ramet) varies with different levels of clipping, fertilizing and watering and (b) examine changes in specific leaf area (*SLA*), lamina net photosynthetic rate (P_n) and relative growth rate (*RGR*) in order to reveal the compensatory mechanisms of the species.

Methods Our field experiment was carried out at the Haibei Research Station of the Chinese Academy of Sciences from 2007 to 2009. The experiment used a split-plot design with clipping treatment on the whole plot (stubbled 1 cm, 3 cm and unclipped) and both fertilizer (fertilized and unfertilized) and water (watered and unwatered) treatments in subplots. We analyzed effects of clipping, fertilizing and watering on the response variables by multivariate ANOVA. We used stepwise regression analysis to determine the contribution of *SLA*, P_n and *RGR* to compensatory growth and Pearson's correlation to determine the correlation among ramet density, compensatory height and compensatory aboveground biomass.

Important findings Compensatory height and *SLA* were reduced after clipping; *RGR* of ramet height and aboveground biomass, ramet density and compensatory biomass were increased. Fertilizing can increase ramet density, compensatory height, compensatory biomass, *RGR* of ramet height and aboveground biomass, *SLA* and P_n . The effect of watering on compensatory height and *RGR* of ramet height under stubbled 1 cm clipping was not obvious, but reduced them under stubbled 3 cm clipping. The interactions of clipping, fertilizing and watering showed that the relation between clipping and fertilizing is "antagonistic" and the relation between clipping and watering is "cooperative". Although *K. humilis* appeared under compensation in plant height, fertilizing could enhance the compensation ability and promote tolerance against defoliation at a certain level of clipping.

Key words clipping, compensatory growth, fertilizing, *Kobresia humilis*, watering

放牧是草地最基本的利用方式,对草地植物群落既有积极作用,也有消极作用(McIntyre *et al.*, 1999),其作用机制十分复杂。一方面,动物的采食可以去除植物的顶端分生组织和一些衰老组织,刺激侧枝的生长和新生组织的生成(Huhta *et al.*, 2003),消除植物的生长冗余,有利于增加植物净初级生产潜力(张荣和杜国祯, 1998; 马红彬和余治家, 2006);同时,动物产生的排泄物会提高土壤肥力,促进植物生长,表现出放牧对植物生长的积极作用。另一方面,由于动物的大量采食,导致植物失去大部分的生长组织和光合组织,使植物的生产量降低,特别是动物的过度采食也经常导致植物死亡率的提高(赵威和王征宏, 2008),从而表现出对植物生长的消极作用。为了对抗放牧所带来的消极影响,植物发展了补偿生长(compensatory growth)机制,以使其自身更加适应放牧扰动的生活环境。植物补偿生长是指植物受到有蹄类动物和草食性昆虫采食后所表现出的补偿性再生长(Belsky *et al.*, 1993),可表示植物补偿失去组织的能力,即耐牧性。补偿生长一般具有超补偿(overcompensation)、等补偿(fullcompensation)和低补偿(undercompensation) 3种响应模式。超补偿是指植物经过采食后,其高度、密度或生物量超过未被采食的植物;等补偿是指植物经过采食后,其补偿性生长指标与未被采食的植物相同或相似;低补偿是指被采食植物的补偿性生长指标明显低于未被采食的植物。采食后出现何种补偿模式取决于采食对植物的积极和消极作用的净效应,这种净效应又由物种特性、采食强度以及生境资源条件等所决定(Trlica & Rittenhouse, 1993)。

到目前为止,国内外对植物的补偿生长已有很多研究(Belsky, 1986; Belsky *et al.*, 1993; Dyer *et al.*, 1993; Wise & Abrahamson, 2007; Wise *et al.*, 2008; 田冠平等, 2010; 席博等, 2010; 朱志红等, 2010)。一般认为,不同刈割高度对牧草的生长和生理有一定影响,适度的刈割可在一定程度上促进植物再生,引起超补偿(代红军等, 2009),而重度利用对种群的长期保持将产生潜在的不利影响(王文娟等, 2009)。高资源环境能降低采食的负面效应,而且富营养生境条件的长期累加效应能够增加植物的耐牧性(朱志红等, 2010)。田冠平等(2010)的研究发现,由于刈割抑制垂穗披碱草(*Elymus nutans*)的补偿性高生长,将导致分株高度出现低补偿,但在刈割条

件下,垂穗披碱草具有一定的密度补偿机制。就群落水平的补偿生长而言,有研究表明,高寒草甸群落的补偿能力同时受放牧强度和土壤资源,特别是氮素营养的共同影响,而土壤水分的影响相对较小(席博等, 2010)。目前在讨论有关超补偿发生条件的4个假说中,放牧优化假说(grazing optimization hypothesis, GOH)认为,采食强度与植物补偿生长之间为单峰曲线关系(McNaughton, 1979; Dyer *et al.*, 1993)。反应连续谱假说(continuum of responses hypothesis, CRH)认为,生境资源较高或竞争较弱的环境条件、较长的恢复时间,以及生长季早期放牧有利于发生超补偿(Maschinski & Whitham, 1989)。增长率模型(growth rate model, GRM)则认为,在胁迫环境中缓慢生长的植物,由于其体内储藏物含量一般较高,在被少量采食后,会提高相对增长率,因此易发生超补偿,即在低资源条件下也能发生超补偿(Hilbert *et al.*, 1981)。最新提出的限制资源模型(the limiting resource model, LRM)认为,植物的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)。Gao等(2008)对LRM模型进行了简化,并证明羊草(*Leymus chinensis*)刈割与水分之间为“协力”互作(“cooperative” interactions),将加剧采食对植物生长和繁殖的不利影响,而刈割与养分之间为“拮抗”互作(“antagonistic” interactions),能减少不利面的影响(Gao *et al.*, 2008)。这些假说主要强调了采摘和土壤资源等外部因子与植物补偿生长模式的关系,对补偿机制则涉及较少,即外部因子变化是引起植物在密度、地上生物量方面发生补偿还是在株高生长方面发生补偿,这些补偿的具体模式是否相同?对这些问题我们尚不清楚。鉴于此,本文以矮嵩草(*Kobresia humilis*)为研究对象,通过在自然群落中进行控制试验,研究刈割、施肥和浇水处理后密度、地上生物量和株高补偿特性的变化,以及不同处理对其比叶面积、净光合速率和相对增长率的影响,旨在深入探讨矮嵩草补偿生长的机制。

矮嵩草是青藏高原高寒矮嵩草草甸的主要建群种,属于莎草科嵩草属多年生草本植物。嵩草属植物是高寒草甸中饲用价值高、分布面积广、数量多的一类优良牧草,具有植株低矮、密丛、叶片厚、根系发达等特点,易形成富有弹性的生草层,成为

耐牧性极强的放牧型草地, 其草质柔软, 适口性好, 粗蛋白质、粗脂肪、无氮浸出物含量高, 粗纤维含量低, 牧草质量高(范青慈, 2002)。矮嵩草地表以下分蘖节处膨大, 并具有短的木质根状茎, 根颈(包括分蘖节、木质化根茎和部分残留叶鞘)中非结构碳水化合物含量高达27.9%–31.1%, 是高抗逆性的克隆植物, 具有很强的耐牧性(朱志红和孙尚奇, 1996)。由于矮嵩草属于地面芽短根茎植物, 可进行营养繁殖, 耐放牧践踏, 所以在过度放牧及禾本科牧草被抑制的条件下, 它能良好地生长发育, 成为群落的建群种, 使得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)。但有关矮嵩草的耐牧性机制至今少有深入研究。为此, 本文拟从以下3个方面进行研究: (1)在不同的刈割、施肥和浇水处理作用下, 矮嵩草是在分株密度、地上生物量还是在株高生长方面发生超补偿? 其补偿模式是否相同? (2)内部因素如何影响其高度、密度和生物量的补偿? (3)高度、密度和生物量补偿生长之间的关系如何?

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究于2007–2009年在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站矮嵩草草甸内进行。该定位站位于青藏高原东北缘, 隶属于青海省海北藏族自治州门源回族自治县, 地理坐标为37°29′–37°45′ N, 101°12′–101°23′ E, 海拔3 200–3 600 m。矮嵩草草甸地势平缓, 为当地冬春草场, 每年11月至次年5月底进行放牧, 6至10月休闲, 家畜转至夏季高山牧场。放牧家畜为藏羊和牦牛。定位站地处高寒地区, 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天, 在最热的7月仍可出现霜冻、结冰、降雪(雨夹雪)等天气现象, 年平均气温–1.6 °C。年平均降水量为560 mm, 5–9月降水量占全年降水量的79% (李英年等, 2004)。

1.2 研究方法

1.2.1 试验设计与取样方法

2007年4月底设置试验样地, 样地面积0.6 hm² (100 m × 60 m)。试验为3个刈割高度、2个施肥水平和2个浇水水平的3因子裂区设计(split plot design)。共设3个区组, 每个区组5个4 m × 4 m的大样方, 共

45个大样方。主区处理为刈割高度。由于矮嵩草群落植株低矮, 大部分植物的更新芽位于地表或地下, 而且至5月底时群落的自然高度仅为1–2 cm。因此本实验中3个刈割处理的留茬高度确定为1 cm (H1)、3 cm (H3)和不刈割对照(NH), 每年6月中旬实施刈割, 以模拟该群落冬春季节自然放牧活动结束时的重度、中度和不放牧采食强度。刈割时根据不同留茬高度, 用剪刀将留茬以上部分剪掉。嵌套于主区中的副区处理为施肥(施肥×不施肥)和浇水(浇水×不浇水)。用4块长2 m、宽0.25 m的雪花铁皮十字形纵切嵌入草地0.25 m深, 将主区的每个大样方隔成4个2 m × 2 m的小样方, 将副区的4个处理组合设于其中, 即: (1) NFNW: 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。在每个小样方的4边留出0.25 m, 在中央1.5 m × 1.5 m (面积2.25 m²)范围内实施刈割、施肥和浇水处理。不同处理的小样方相距0.5 m, 并有深0.25 m的雪花铁皮相隔, 以防止不同处理间的水、肥渗透。在每个小样方内再设4个0.5 m × 0.5 m的取样样方, 其中1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个样方中的1个内进行。每年施肥量以当地建植人工草地时的中等施肥量225 kg·km⁻²为依据, 分3次施完, 分别于5–7月中旬进行, 在施肥样方中每次撒施2.5 g·m⁻²尿素(含N 20.4%)和0.6 g·m⁻²磷酸二胺(含N 5.9%, P 28.0%)。施肥后用喷壶浇水4.5 kg·m⁻², 浇水总量为年降水量的2.4%。2007和2008年的数据分析结果显示浇水的作用不显著, 故2009年每次浇水量增至6.7 kg·m⁻²。浇水总量增至年降水量的3.6%。

每年刈割前测定每个样方的总盖度、矮嵩草分株密度和高度。刈割后, 将刈割部分置于60 °C干燥箱烘干72 h至恒重, 称取矮嵩草干重和全部植物地上干重。同时, 在不同刈割处理的主区样地另设4个1.5 m × 1.5 m的样方, 实施齐地面刈割, 计算总地上干重。8月底, 待样方测定结束后对全部样方齐地面刈割, 将地上部分置于60 °C干燥箱烘干72 h至恒重, 称取干重。

2009年7月中旬, 在每个取样样方中随机选取3株矮嵩草, 用TPS-I光合仪(PP Systems, Ayrshire, UK)测定活体叶片的净光合速率(net photosynthetic rate, P_n , $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$), 测定于每个晴朗日的9:30–11:30进行。然后, 在每个取样样方中随机选取5株

矮嵩草, 用LI-3100C叶面积仪(LI-3100C, LI-COR, Nebraska, USA)测量单株总叶面积, 将叶片剪下置于60 °C烘箱72 h, 烘干至恒重, 称取叶片干重, 计算比叶面积(specific leaf area, SLA , $m^2 \cdot kg^{-1}$)。

1.2.2 数据计算

矮嵩草的补偿生长模式用Belsky (1986)提出的补偿指数 G/C 表示。本文中, G 为2009年不同处理的株高、密度或生物量的补偿量, C 为不刈割、不施肥、不浇水对照处理在8月底的株高、密度或生物量。若 $G/C > 1$, 则为超补偿; 若 $G/C = 1$, 则为等补偿; 若 $G/C < 1$, 则为低补偿。分别用 G_H 、 G_D 和 G_B 表示补偿株高、补偿密度和补偿地上生物量。各补偿量按照下式计算: $G_H = 8$ 月收获时的高度+ 6月刈割部分株高; $G_D = 8$ 月收获时密度; $G_B = 8$ 月收获时地上生物量+ 6月刈割部分地上生物量。分别用 G_H/C 、 G_D/C 和 G_B/C 表示株高补偿指数、密度补偿指数和生物量补偿指数。计算公式分别为: $G_H/C = G_H$ /对照处理株高; $(G_D)/C = G_D$ /对照处理密度; $(G_B)/C = G_B$ /对照处理地上生物量。

株高、密度和生物量的相对增长率(relative growth rate, RGR)分别用 RGR_H 、 RGR_D 和 RGR_B 表示, 计算公式为 RGR_H (或 RGR_D 、 RGR_B) = 8月收获时株高(或密度、生物量)/(生长天数×6月刈割时留茬高度(或密度、剩余生物量))。

$$SLA = \text{叶面积}/\text{叶干重}$$

1.2.3 统计分析

采用SPSS 13.0中的Multivariate ANOVA程序, 进行裂区试验的方差分析, 比较刈割、施肥、浇水处理、年份及其交互作用对矮嵩草补偿生长、比叶面积、净光合速率以及相对增长率等的影响。分析时以区组为随机因子。用SPSS 13.0中Stepwise regression程序分析比叶面积、净光合速率, 以及相对增长率对 G_H 、 G_D 和 G_B 的贡献。用SPSS 13.0中的Correlation analysis程序分析 G_H 、 G_D 和 G_B 之间的关系。统计检验的显著水平设为 $p < 0.05$ 。

2 结果和分析

2.1 补偿量

2.1.1 补偿高度

年份、刈割、施肥、浇水因子, 以及年份×施肥、刈割×施肥和年份×刈割×施肥的交互作用对矮嵩草的补偿高度影响极显著($p < 0.01$), 年份×刈割的交

互作用对矮嵩草补偿高度有微弱作用($p = 0.052$), 其他因子及交互作用均不显著(表1)。不论施肥与否, 矮嵩草补偿高度在年度间均表现为2009年显著高于2007和2008年, 2007和2008年间的差异不显著(图1)。补偿高度随刈割强度的增加而显著降低(图1)。施肥可显著增加各刈割处理矮嵩草的补偿高度(图1), 但其作用在2009年更加显著(图1)。浇水显著降低了不刈割和轻度刈割处理下的补偿高度, 但其作用在重度刈割处理下不显著(图1)。而在年份×刈割×施肥的交互作用中可以看出, 随着年份增加和刈割强度降低, 施肥都会显著增加补偿高度, 刈割强度越大, 越不利于株高的补偿(图1)。这说明刈割会显著抑制矮嵩草的株高再生长, 而施肥对刈割的拮抗作用随时间延长而逐渐增强。

2.1.2 补偿密度

施肥对矮嵩草补偿密度的影响极显著($p < 0.01$), 刈割×施肥以及刈割×浇水的交互作用对补偿密度影响显著($p < 0.05$), 其他因子的作用均不显著($p > 0.05$) (表1)。补偿密度在施肥×中度刈割下最高, 在不刈割和重度刈割处理差异不显著; 与不施肥处理相比, 施肥能显著提高不刈割和轻度刈割处理的补偿密度, 而在重度刈割中, 施肥和不施肥处理间的差异不显著(图1)。在不浇水处理中, 补偿密度在中度刈割下显著高于不刈割和重度刈割, 后两者间差异不显著。浇水处理能显著提高不刈割处理中的补偿密度, 但对刈割处理而言, 浇水的作用不显著(图1)。以上结果说明施肥能显著增加不刈割和轻度刈割处理中矮嵩草的补偿密度, 对重度刈割条件下补偿密度的变化无影响, 而浇水仅提高了不刈割处理中矮嵩草的补偿密度。

2.1.3 补偿地上生物量

施肥对补偿地上生物量的影响极显著($p < 0.01$), 其他因素对其影响均不显著(表2)。无论施肥与否, 重度刈割处理下的补偿地上生物量均显著高于中度刈割处理, 但与不刈割处理的差异不显著, 施肥可以显著提高不刈割处理下的补偿地上生物量, 但对中度刈割和重度刈割作用不显著(图1)。

2.2 补偿指数

表3中补偿指数的变化说明刈割后株高均为低补偿模式, 但中度刈割下的补偿指数 G_H/C 要大于重度刈割, 这与补偿高度在刈割处理间的变化相一致。从刈割与水肥因子的各种交互作用来看, 高度

表1 刈割、施肥和浇水在不同年份对矮嵩草补偿高度(G_H)、补偿密度(G_D)、株高相对增长率(RGR_H)和密度相对增长率(RGR_D)影响的方差分析**Table 1** ANOVA for the effects of clipping, fertilizing and watering on compensatory height (G_H), compensatory density (G_D), relative growth rate of height (RGR_H) and relative growth rate of density (RGR_D) of *Kobresia humilis* in different years

	变异来源 Source of variance	自由度 df (i, j)	G_H		G_D		RGR_H		RGR_D	
			F-test	p	F-test	p	F-test	p	F-test	p
主区	Y	2, 16	96.611	0.000**	1.335	0.291	54.590	0.000**	24.607	0.000**
Whole plot	C	2, 16	129.002	0.000**	1.613	0.230	152.833	0.000**	0.489	0.622
	B	2, 16	7.809	0.004**	1.773	0.202	4.476	0.029*	1.048	0.373
	Y × C	4, 16	2.974	0.052	2.790	0.062	9.192	0.000**	11.602	0.000**
	F	1, 54	112.857	0.000**	10.594	0.002**	109.522	0.000**	0.273	0.603
Subplot	W	1, 54	11.280	0.001**	2.056	0.157	3.098	0.084	2.305	0.135
	Y × F	2, 54	70.733	0.000**	0.406	0.668	53.104	0.000**	0.522	0.596
	Y × W	2, 54	2.503	0.091	0.447	0.642	0.316	0.730	0.490	0.615
	C × F	2, 54	11.719	0.000**	4.550	0.015*	17.097	0.000**	0.854	0.432
	C × W	2, 54	3.512	0.037*	4.752	0.013*	1.786	0.177	0.251	0.779
	F × W	1, 54	1.467	0.231	2.068	0.156	4.249	0.044*	0.001	0.982
	Y × C × F	4, 54	6.424	0.000**	0.585	0.675	8.301	0.000**	2.521	0.052
	Y × F × W	2, 54	0.027	0.973	0.184	0.833	0.697	0.502	2.340	0.106
	Y × C × W	4, 54	1.256	0.299	0.601	0.664	1.626	0.181	0.925	0.457
	C × F × W	2, 54	0.601	0.552	1.641	0.203	4.779	0.012*	0.268	0.766
	Y × C × F × W	4, 54	0.716	0.585	0.150	0.962	0.375	0.825	0.410	0.800
	总变异	Total variance	107							

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。B, 区组; C, 刈割; F, 施肥; i, 处理自由度; j, 误差自由度; ×, 交互作用; W, 浇水; Y, 年份。
B, block; C, clipping; F, fertilizing; i, treatment df; j, error df; ×, interactive effect; W, watering; Y, year.

表2 刈割、施肥和浇水对矮嵩草补偿地上生物量(G_B)、生物量相对增长率(RGR_B)、比叶面积(SLA)和净光合速率(P_n)影响的方差分析**Table 2** ANOVA for the effects of clipping, fertilizing and watering on compensatory aboveground biomass (G_B), relative growth rate of biomass (RGR_B), specific leaf area (SLA) and net photosynthetic rate (P_n) of *Kobresia humilis*

	变异来源 Source of variance	自由度 df (i, j)	SLA		P_n		G_B		RGR_B	
			F-test	p	F-test	p	F-test	p	F-test	p
主区	C	2, 4	149.715	0.000**	4.232	0.103	2.327	0.214	23.222	0.006**
Whole plot	B	2, 4	2.304	0.216	1.874	0.267	2.308	0.216	0.857	0.490
	F	1, 18	11.644	0.003**	20.358	0.000**	20.546	0.000**	31.969	0.000**
Subplot	W	1, 18	0.709	0.411	0.583	0.455	0.827	0.375	0.734	0.403
	C × F	2, 18	0.834	0.450	0.358	0.704	0.781	0.473	3.101	0.070
	C × W	2, 18	0.292	0.750	0.436	0.653	1.570	0.235	2.697	0.095
	F × W	1, 18	0.177	0.679	1.418	0.249	0.009	0.924	1.747	0.203
	C × F × W	2, 18	0.499	0.616	0.643	0.537	3.450	0.054	7.958	0.003**
	总变异	Total variance	35							

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。B, 区组; C, 刈割; F, 施肥; i, 处理自由度; j, 误差自由度; ×, 交互作用; W, 浇水; Y, 年份。
B, block; C, clipping; F, fertilizing; i, treatment df; j, error df; ×, interactive effect; W, watering; Y, year.

补偿指数在中度刈割处理下仍高于重度刈割。

中度刈割后分株密度为超补偿模式, 而重度刈割后则为低补偿模式, 且中度刈割下的密度补偿指数 G_D/C 比重度刈割下高1.58倍。同时, 在中度刈割×施肥处理中的密度补偿指数要显著高于其他处理, 这与施肥可以显著提高中度刈割处理下补偿密度的结果是一致的。由于施肥和浇水并不能显著增加重度刈割后的分株密度, 因此其密度补偿指数低于中度刈割处理。

分株地上生物量在中度刈割后为低补偿模式, 而在重度刈割后为超补偿模式, 且在重度刈割处理下地上生物量的补偿指数 G_B/C 比中度刈割下高1.9倍, 这与矮嵩草补偿地上生物量在重度刈割处理下显著高于中度刈割处理的结果是一致的。但由于重度刈割后分株的补偿地上生物量与不刈割处理差异不显著, 而施肥仅仅提高了不刈割处理中分株的补偿地上生物量(图1), 因而在重度刈割×施肥处理中分株地上生物量为低补偿模式, 在其余互作处理

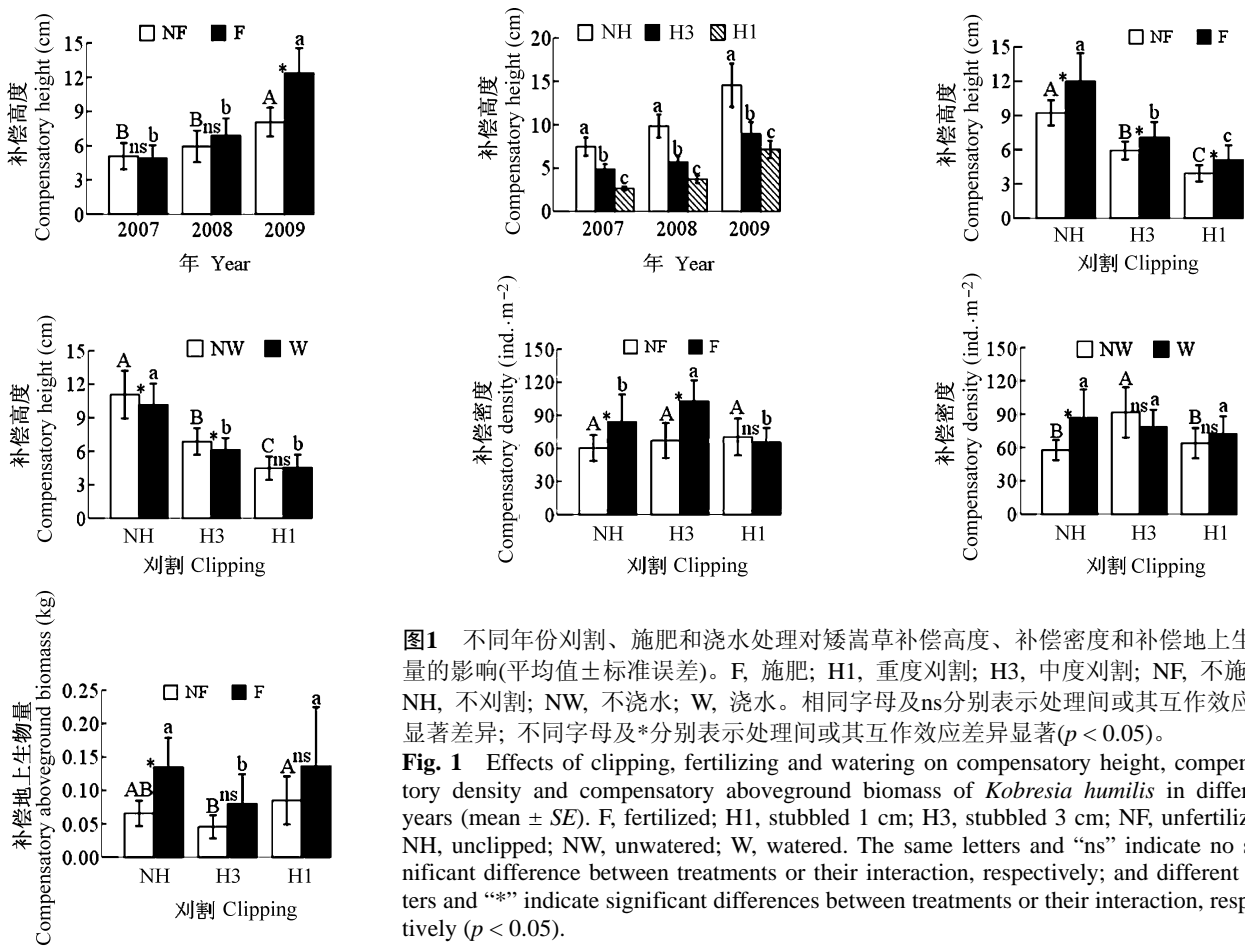


图1 不同年份刈割、施肥和浇水处理对矮嵩草补偿高度、补偿密度和补偿地上生物量的影响(平均值±标准误差)。F, 施肥; H1, 重度刈割; H3, 中度刈割; NF, 不施肥; NH, 不刈割; NW, 不浇水; W, 浇水。相同字母及ns分别表示处理间或其互作效应无显著差异; 不同字母及*分别表示处理间或其互作效应差异显著($p < 0.05$)。
Fig. 1 Effects of clipping, fertilizing and watering on compensatory height, compensatory density and compensatory aboveground biomass of *Kobresia humilis* in different years (mean ± SE). F, fertilized; H1, stubbled 1 cm; H3, stubbled 3 cm; NF, unfertilized; NH, unclipped; NW, unwatered; W, watered. The same letters and “ns” indicate no significant difference between treatments or their interaction, respectively; and different letters and “*” indicate significant differences between treatments or their interaction, respectively ($p < 0.05$).

表3 不同处理下矮嵩草分株高度、密度及地上生物量的补偿指数

Table 3 Compensation index of height, density and aboveground biomass of *Kobresia humilis* ramet under different treatments

补偿指数 G/C Compensation index G/C	刈割处理 Clipping treatment			交互作用 Interactive effect							
	NH	H3	H1	H3×NF×	H3×F×	H3×NF×	H3×F×	H1×NF×	H1×F×	H1×NF×	H1×F×
				NW	NW	W	W	NW	NW	W	W
G_H/C	1	0.613	0.492	0.717	0.576	0.594	0.595	0.519	0.429	0.526	0.523
G_D/C	1	1.309	0.824	1.566	2.203	1.053	1.035	1.281	1.138	0.705	0.557
G_B/C	1	0.624	1.119	0.657	0.633	0.733	0.523	1.414	0.671	1.217	1.532

C, 对照处理量; F, 施肥; H1, 重度刈割; H3, 中度刈割; NF, 不施肥; NH, 不刈割; NW, 不浇水; W, 浇水。×, 交互作用; G , 补偿量; G_H , 补偿株高; G_D , 补偿密度; G_B , 补偿地上生物量。

C, growth of control treatment; F, fertilized; H1, stubbled 1 cm; H3, stubbled 3 cm; NF, unfertilized; NH, unclipped; NW, unwatered; W, watered. ×, interactive effects; G , compensatory growth; G_H , compensatory height; G_D , compensatory density; G_B , compensatory aboveground biomass.

下为超补偿模式。

2.3 相对增长率

2.3.1 株高相对增长率

刈割、施肥、年份以及刈割×施肥、年份×施肥、年份×刈割、年份×刈割×施肥、施肥×浇水以及刈割×施肥×浇水的交互作用对矮嵩草株高相对增长率的影响显著($p < 0.05$), 其他因子的作用则不显著(表1)。株高相对增长率表现出逐年增加的趋势, 特

别是施肥后这种增加趋势更加明显(图2); 株高相对增长率随刈割强度的增加而显著提高(图2), 施肥可显著增加各刈割处理的株高相对增长率(图2), 表现出对刈割的“拮抗”效应。在年份×刈割×施肥的交互作用中, 随着年份增加以及刈割强度的加大, 施肥都会使株高相对增长率呈现出增加的趋势(图2)。而浇水处理会降低中度刈割和不施肥处理下的株高相对增长率(图2), 表现出与刈割的“协同”效应。

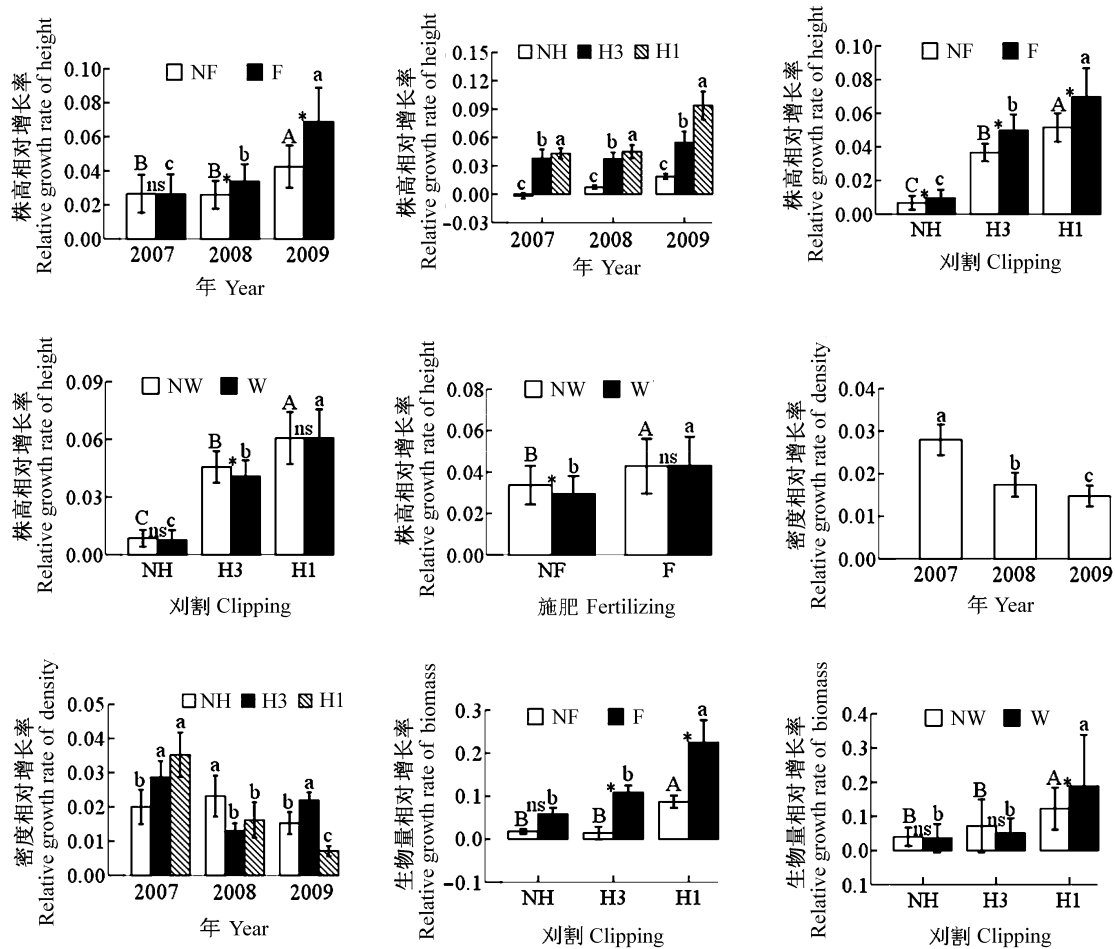


图2 不同年份刈割、施肥和浇水处理对矮蒿草相对增长率的影响(平均值±标准误差)。F, 施肥; H1, 重度刈割; H3, 中度刈割; NF, 不施肥; NH, 不刈割; NW, 不浇水; W, 浇水。相同字母及ns分别表示处理间或其交互效应无显著差异, 不同字母及*分别表示处理间或其交互效应差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Effects of clipping, fertilizing and watering on relative growth rate of *Kobresia humilis* in different years (mean \pm SE). F, fertilized; H1, stubbled 1 cm; H3, stubbled 3 cm; NF, unfertilized; NH, unclipped; NW, unwatered; W, watered. The same letters and "ns" indicate no significant difference between treatments and their interaction, respectively; and different letters and "*" indicate significant differences between treatments and their interaction, respectively ($p < 0.05$).

随着实验年限的增加, 重度刈割后的株高相对增长率仍然较高, 不同刈割强度处理间的差异也随之增大。

2.3.2 密度相对增长率

年份以及年份×刈割的交互作用对矮蒿草密度的相对增长率影响极显著($p < 0.01$), 其他因子的作用均不显著(表1)。矮蒿草密度相对增长率呈逐年显著降低的趋势(图2)。在2007年, 刈割处理的结果表现为不刈割处理的密度相对增长率显著低于中度刈割和重度刈割处理, 中度刈割和重度刈割处理下差异不显著; 2008年表现为不刈割处理显著高于中度刈割和重度刈割处理, 中度刈割和重度刈割处理差异不显著; 2009年表现为中度刈割处理下显著高

于不刈割处理, 不刈割处理显著高于重度刈割处理(图2)。由此可以看出, 即使作为密度补偿指数对矮蒿草的补偿生长贡献很大, 但是常年的过度利用仍然导致其相对增长率降低, 这不利于对牧草的持久利用。

2.3.3 生物量相对增长率

刈割、施肥以及刈割×施肥×浇水的交互作用对矮蒿草的生物量相对增长率影响极显著($p < 0.01$), 其他因子的作用均不显著(表2)。无论是否施肥或浇水, 重度刈割处理下地上生物量的相对增长率都显著高于中度刈割和不刈割处理, 而后两者间的差异不显著(图2)。施肥可显著提高中度和重度刈割处理

后的生物量相对增长率(图2), 浇水可显著提高重度刈割处理下的生物量相对增长率(图2)。

2.4 比叶面积和净光合速率

刈割和施肥对矮嵩草比叶面积的变化影响极显著($p < 0.01$), 其他因子则无显著作用(表2)。比叶面积随着刈割强度加大而减小, 施肥能显著增加不刈割和轻度刈割处理中的比叶面积, 但在重度刈割处理下, 施肥的作用不显著(图3)。说明施肥虽能显著增加矮嵩草叶片的光合面积, 但不足以抵消刈割后叶面积减小的趋势。

施肥能显著提高矮嵩草叶片的净光合速率($p < 0.001$), 其他因子的作用均不显著(表2; 图3)。

3 讨论和结论

3.1 刈割效应

放牧和刈割是草地的两种主要利用方式, 也是影响草地生态系统的最重要因素。研究表明, 随着放牧强度的增加, 草地的地上生物量和叶面积指数均降低(McNaughton *et al.*, 1998), 而适度放牧可以增加地上净初级生产力, 引起超补偿生长(刘建军等, 2005)。在青藏高原高寒草甸中, 过度放牧现象十分普遍, 并且成为引起草地退化的最主要原因(Zhao & Zhou, 1999)。高新中等(2008)的研究结果表明, 随着高寒草甸退化程度的增大, 矮嵩草无性系分株的叶片数、根系、根茎、叶、秆和穗的生物量呈下降趋势, 说明退化程度越高越不利于矮嵩草的生长和繁殖。从本研究的结果来看, 虽然矮嵩草是一种耐牧性很强的植物, 其分株补偿密度在中度刈割处理下最高, 但连年持续的重度刈割仍会显著降低分株的补偿高度和补偿密度(图1), 这与王文娟等(2009)、朱志红等(1994)、朱志红和孙尚奇(1996)的研究结果相同, 说明即使在矮嵩草草甸也不应进行长期的过度放牧, 而在适度放牧的情况下则会发生分株密度的超补偿。与之相比, 矮嵩草分株地上生物量在重度刈割处理下表现为超补偿模式(图1; 表2), 其主要原因一方面在于早春放牧(4月初到5月底)后矮嵩草每分株中分蘖数和叶片数显著增加, 从而补偿了单分蘖生物量的减少(朱志红等, 1994; 朱志红和孙尚奇, 1996), 同时矮嵩草分株中秆和穗的生物量在重度退化草地中有上升的现象(高新中等, 2008), 因而在较重的放牧强度下分株地上生物量高于或等于不放牧的对照区。这说明对于特定物

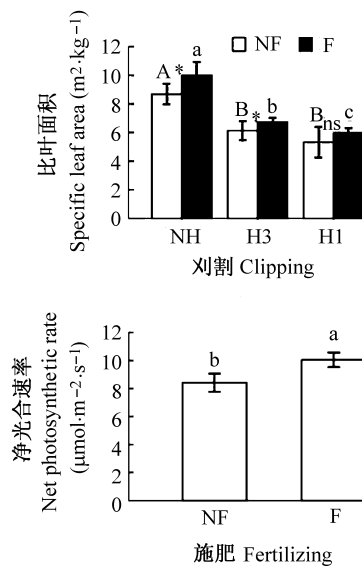


图3 刈割和施肥处理对矮嵩草比叶面积和净光合速率的影响(平均值±标准误差)。F, 施肥; H1, 重度刈割; H3, 中度刈割; NF, 不施肥; NH, 不刈割。相同字母及ns分别表示处理间或其互作效应无显著差异; 不同字母及*分别表示处理间或其互作效应差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 3 Effects of clipping and fertilizing on specific leaf area and net photosynthetic rate of *Kobresia humilis* (mean ± SE). F, fertilized; H1, stubbled 1 cm; H3, stubbled 3 cm; NF, unfertilized; NH, unclipped. The same letters and “ns” indicate no significant difference between treatments or their interaction respectively; and different letters and “*” indicate significant differences between treatments or their interaction, respectively ($p < 0.05$).

种来说, 其分株高度、密度和地上生物量等性状对刈割或放牧利用的补偿响应模式存在差异。另一方面, 放牧或刈割后群落物种间关系的变化也是引起矮嵩草分株地上生物量在重度刈割处理下出现超补偿的一个重要原因。一般来说, 植物在发生竞争时, 叶面积较大及叶位较高的植物在竞争中占优势(Keddy *et al.*, 1997)。在不刈割或中度刈割的草地中, 植株高大的垂穗披碱草等植物, 仍将优先捕获光资源, 并抑制其他牧草对光资源的利用, 使竞争等级更加明显和稳定(顾梦鹤等, 2008), 矮嵩草在与这些植物竞争时处于劣势(朱志红等, 2004)。但随着放牧强度继续增加, 强烈的采食作用消除了不耐牧的禾本科植物的竞争影响(朱志红和孙尚奇, 1996), 使得垂穗披碱草从高适合度(如良好的营养和繁殖能力)变为低适合度(刘建秀等, 2005)。而矮嵩草由于其根颈中含有大量的非结构碳水化合物(朱志红和孙尚奇, 1996), 在受到重度放牧利用或刈割后,

贮藏物质会向地上器官转移以促进再生, 有效地增加每分株分蘖数和叶片数(朱志红和孙尚奇, 1996; 朱志红等, 2006), 提高了分株地上生物量。但长期而言, 重牧和过牧条件下的超补偿性生长是以降低地下净初级生产力生产为代价的, 这种超补偿性生长是暂时的或是有条件的(汪诗平和王艳芳, 2001)。王文娟等(2009)对矮嵩草的研究也表明, 春季采摘率越高, 分株生物量向生长的投入越少, 向贮藏器官的投入越多, 但重度采摘将导致分株密度显著减少, 不利于矮嵩草种群的长期维持。

对矮嵩草分株补偿高度、补偿密度和补偿地上生物量三者间的相关分析显示, 补偿地上生物量与补偿高度呈显著的正相关关系($r = 0.399, p < 0.05$), 与补偿密度呈显著的负相关关系($r = -0.418, p < 0.05$)。在中度刈割后, 矮嵩草将主要依靠分株密度的超补偿缓解或抵消因刈割而减小的叶面积和株高带来的各种负面影响。但由于刈割留茬相对较高(3 cm), 剩余光合组织较多, 贮藏物质向地上器官转移较少, 新生叶片和分蘖少, 导致分株地上生物量发生低补偿。逐步回归分析表明, 比叶面积与分株补偿高度间存在显著正相关关系($Y = -3.030 + 1.853X, X = \text{比叶面积}, R^2 = 0.638, p < 0.01$), 且能够解释补偿高度变异的63.8%。比叶面积和分株密度相对增长率与分株补偿密度间存在显著正相关关系($Y = -0.087 + 66.708X_1 + 0.014X_2, X_1 = \text{密度相对增长率}, X_2 = \text{比叶面积}, R^2 = 0.997, p < 0.01$), 并能解释密度补偿变异的99.7%, 偏回归系数的大小说明密度相对增长率的作用大于比叶面积的作用。比叶面积和分株地上生物量相对增长率与补偿生物量之间存在显著正相关关系($Y = -0.009 + 0.357X_1 + 0.010X_2, X_1 = \text{生物量相对增长率}, X_2 = \text{比叶面积}, R^2 = 0.336, p < 0.01$), 能够解释补偿地上生物量变异的33.6%, 生物量增长率的作用大于比叶面积的作用。从以上结果可以看出, 除了补偿高度的相对增长率对分株补偿高度无显著作用外, 分株密度和地上生物量的相对增长率对矮嵩草补偿密度和补偿地上生物量的增加都有促进作用。但因为刈割后株高均为低补偿模式, 而分株密度和分株地上生物量也仅分别在中度刈割处理以及重度刈割的部分处理中出现超补偿(表3), 因此, 相对增长率的提高并非发生超补偿的充分必要条件。高的生长速率并不一定总是能获得高的活物质净积累率(夏景新, 1993), 补

偿性生长的发生除与放牧强度、生长季降雨量、植物的生物学特性、放牧史有关外, 还可能与植物地下生物量、土壤养分变化等因素有关(马红彬和谢应忠, 2008)。回归分析的结果还表明, 比叶面积增加, 补偿量会相应地增加。因为比叶面积是与叶片组织营养浓度(特别是N)、组织密度和细胞壁内容物、碳氮吸收率直接有关的重要功能性状(Lavorel *et al.*, 2007), 比叶面积大的植物, 其叶片的光捕获面积相对较大, 因而具有较高的生产力(李玉霖等, 2005)。回归结果显示, 叶片净光合速率对补偿量的影响均不显著, 可能与叶片净光合速率在刈割处理间无显著差异(表2)有关。杜占池和杨宗贵(1989)的试验发现, 刈割羊草全株后, 新生叶片的光合速率在刈割后第2天显著提高, 到第5天前达到高峰, 之后便趋于下降。赵威(2006)的研究表明, 刈割后羊草叶片的净光合速率在短期内显著增加, 但刈割后10天净光合速率在刈割和不刈割处理间的差异即消失。本研究中矮嵩草叶片净光合速率在刈割处理间无显著差异可能与测定净光合速率时距刈割的时间过长有关(近1个月)。本研究结果仍能说明相对增长率和比叶面积等内部因素对植物的补偿生长具有潜在的促进作用。

3.2 施肥效应

刈割后施肥对提高矮嵩草的补偿生长能力的作用显著的。例如, 施肥后两个刈割处理中矮嵩草分株的补偿高度(图1)、株高相对增长率(图2)和地上生物量相对增长率(图2)均显著增加。这与高寒草甸低温、土壤有机质矿化程度低、速效养分缺乏、植物长期处于资源限制状态的特点有关。李以康等(2010)对矮嵩草的研究发现, 施氮能解除资源限制作用, 促进植物叶片叶绿素的合成, 提高叶绿素含量, 延长叶片功能期, 提高光能利用率, 使矮嵩草更好地生长, 同时提高了其抗氧化能力和渗透调节能力, 增强其抵抗外界不良生长环境的能力(李以康等, 2010)。但本文结果显示, 施肥的作用是有限的, 并依赖于刈割强度的大小和实验年限的长短。例如, 刈割后矮嵩草分株补偿量仅在中度刈割处理有显著提高(图1), 而且不论施肥与否, 补偿高度均随刈割强度的增加而显著降低(图1), 施肥对提高刈割处理中分株补偿地上生物量的作用也不显著(图1), 但施肥对补偿高度及其相对增长率的促进作用将随实验年限的延长而逐渐增强(图1, 图2)。说

明施肥引起的相对增长率增加了在短期内尚不能有效地抵消刈割损伤的负面影响,特别是重度刈割造成的补偿生长量的减小,施肥对矮嵩草补偿生长的作用具有时滞性。这与田冠平等(2010)对垂穗披碱草的研究结果一致。另外,尽管施肥能显著提高各处理中矮嵩草叶片的净光合速率以及不刈割和中度刈割处理中的比叶面积,但随着刈割强度的增加,比叶面积仍然显著减少(图3)。说明重度刈割后叶肉细胞密度增加,形成厚度较大而面积较小的叶片(Reich *et al.*, 1998),这是一种逃避采食,防止资源损耗的对策(Smith, 1998)。因此笔者认为,在青藏高原高寒草甸地区,需通过施肥来增加土壤中速效养分的含量,进而促进牧草和整个群落的生长及补偿能力的提高,但仍需将放牧强度控制在适当水平,以充分发挥施肥效应,维持群落的长期稳定,避免退化的发生。

3.3 浇水效应

虽然2009年增加了浇水量,但浇水对于多数测定指标的作用仍不显著或仅降低了中度刈割处理下的补偿高度和株高相对增长率(图1, 图2)。这一方面说明在降水量相对丰富的高寒草甸区,水分可能不是限制植物补偿生长的主要外部因素。加之莎草类植物的抗旱性很强,对资源的波动适应性较强(沈振西等, 2002),因此对于环境中水分条件的变化不很敏感。另一方面, Gao等(2008)在对羊草的研究中证明,刈割与水分和养分对补偿生长具有相反的互作效应,前者为“协力”互作(‘cooperative’ interactions),即浇水将加剧采食对植物生长和繁殖的负面影响,而后者为“拮抗”互作(‘antagonistic’ interactions),即施肥能减轻采食的负面影响,原因在于重度刈割后将引起水分对植物生长的限制,但不会引起养分限制(Gao *et al.*, 2008)。本文结果与之有一致性。一般认为,对于生活在干旱生境中的植物,解除水分限制后容易引发超补偿(Archer & Detling, 1986; Coughenour *et al.*, 1990)。但在此条件下,即使土壤养分充足,重度刈割或放牧也将导致羊草生物量和生长率的下降(Zhao *et al.*, 2007)。

综上所述,对于矮嵩草来说,其分株高度、密度和地上生物量的补偿响应模式存在差异。补偿地上生物量与补偿高度呈显著正相关,与补偿密度呈显著负相关。在中度刈割后,矮嵩草主要依靠分株密度进行超补偿,在重度刈割后,主要是靠地上生

物量进行超补偿。内部因素对补偿生长的贡献非常大。在高度方面,仅比叶面积就已经影响到了63.8%,可见相对增长率和比叶面积等内部因素对植物的补偿生长具有潜在的促进作用。本研究结果也证实,刈割后施肥对提高矮嵩草补偿生长能力的作用是显著的,但依赖于刈割强度大小和实验年限的长短。而对于降水量相对丰富的高寒草甸区,水分并未成为限制植物补偿生长的主要外部因素。故在青藏高原高寒草甸地区,要维持放牧草地的牧草生产力,达到持续利用草地的目的,一方面需要将放牧强度控制在适当水平,同时还需通过施肥来增加土壤中速效养分的含量,以增加植物的补偿生长量,缓解放牧采摘的不利影响。

致谢 国家自然科学基金(30671490和31070382)资助。

参考文献

- Archer S, Detling JK (1986). Evaluation of potential herbivore mediation of plant water status in a North American mixedgrass prairie. *Oikos*, 47, 287–291.
- Belsky AJ (1986). Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist*, 127, 870–892.
- Belsky AJ, Carson WP, Jensen CL, Fox GA (1993). Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring? *Evolutionary Ecology*, 7, 109–121.
- Coughenour MB, Detling JK, Bamberg IE, Mugambi MM (1990). Production and nitrogen responses of the African dwarf shrub *Indigofera spinosa* to defoliation and water limitation. *Oecologia*, 83, 546–552.
- Dai HJ (代红军), Xie YZ (谢应忠), Hu YL (胡艳莉) (2009). Effects of different mowing intensities on growth and net photosynthesis and soluble sugar content of *Medicago sativa* Linn. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 45, 1061–1064. (in Chinese with English abstract)
- Du ZC (杜占池), Yang ZG (杨宗贵) (1989). The effect of cutting on the photosynthetic characteristics of *Aneurolepidium chinense*. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica* (植物生态学与地植物学学报), 13, 317–324. (in Chinese with English abstract)
- Dyer MI, Turner CL, Seastedt TR (1993). Herbivory and its consequences. *Ecological Applications*, 3, 10–16.
- Fan QC (范青慈) (2002). Quality analysis of several dominant grasses of Cyperaceae plants in Qinghai. *Journal of Sichuan Grassland* (四川草原), (4), 37–39. (in Chinese)
- Gao XZ (高新中), Li XL (李希来), Ma GH (马桂花), Ma GX

- (马桂祥) (2008). A primary study on propagation strategy of *Kobresia pygmaea* and *Kobresia humilis* under different degenerative gradation in alpine meadow. *Prataculture & Animal Husbandry* (草业与畜牧), 146(1), 7–11. (in Chinese with English abstract)
- 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.
- Gu MH (顾梦鹤), Du XG (杜小光), Wen SJ (文淑均), Ma T (马涛), Chen M (陈敏), Ren QJ (任青吉), Du GZ (杜国祯) (2008). Effect of fertilization and clipping intensities on interspecific competition between *Elymus nutans*, *Festuca sinensis* and *Festuca ovina*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 28, 2472–2479. (in Chinese with English abstract)
- Hilbert DW, Swift DM, Detling JK, Dyer MI (1981). Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia*, 51, 14–18.
- Huhta AP, Hellström K, Rautio P, Tuomi J (2003). Grazing tolerance of *Gentianella amarella* and other monocarpic herbs: Why is tolerance highest at low damage levels? *Plant Ecology*, 166, 49–61.
- Keddy PA, Twolan-Sstrutt L, Shipley B (1997). Experimental evidence that interspecific competitive asymmetry increases with soil production. *Oikos*, 80, 253–256.
- Lavorel S, Díaz S, Cornelissen JHC, Garnier E, Harrison SP, McIntyre S, Pausas JG, Pérez-Harguindeguy NP, Roumet C, Urcelay C (2007). Plant functional types: Are we getting any closer to the Holy Grail? In: Canadell JG, Pataki D, Pitelka L eds. *Terrestrial Ecosystems in a Changing World. The IGBP Series*. Springer-Verlag, Berlin. 149–164.
- Li YK (李以康), Ran F (冉飞), Bao SK (包苏科), Han F (韩发), Zhou HK (周华坤), Lin L (林丽), Zhang FW (张法伟) (2010). Physiological response of *Kobresia humilis* to nitrogenous fertilizer in an alpine meadow. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 19, 240–244. (in Chinese with English abstract)
- Li YL (李玉霖), Cui JY (崔建垣), Su YZ (苏永中) (2005). Specific leaf area and leaf dry matter content of some plants in different dune habitats. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 25, 304–311. (in Chinese with English abstract)
- 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 JJ (刘建军), Tadaaki U, Ju ZM (鞠子茂), Shigeru M (2005). Influence of grazing pressures on belowground productivity and biomass in Mongolia Steppe. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 25, 88–93. (in Chinese with English abstract)
- Liu JX (刘建秀), Zhu ZH (朱志红), Zheng W (郑伟) (2005). Responses of two plant species to grazing practice in alpine and cold meadow under grazing and grazing-suspension. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 25, 2043–2047. (in Chinese with English abstract)
- Ma HB (马红彬), Xie YZ (谢应忠) (2008). Plant compensatory growth under different grazing intensities in desert steppe. *Scientia Agricultura Sinica* (中国农业科学), 41, 3645–3650. (in Chinese with English abstract)
- Ma HB (马红彬), Yu ZJ (余治家) (2006). Review on the research of plant compensation effect for grazing grassland. *Journal of Agricultural Sciences* (农业科学研究), 27(1), 63–67. (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.
- McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, Forbes TDA (1999). Disturbance response in vegetation-towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, 10, 621–630.
- McNaughton SJ (1979). Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationship in the Serengeti. *The American Naturalist*, 113, 691–703.
- McNaughton SJ, BanNyikwa FF, McNaughton MM (1998). Root biomass and productivity in a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecology*, 79, 587–592.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS, Vose JM, Volin JC, Gresham C, Bowman WD (1998). Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf lifespan: a test across biomes and functional groups. *Oecologia*, 114, 471–482.
- Shen ZX (沈振西), Zhou XM (周兴民), Chen ZZ (陈佐忠), Zhou HK (周华坤) (2002). Influence of grazing pressures on belowground productivity and biomass in Mongolia Steppe. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), 26, 288–294. (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.
- Tian GP (田冠平), Zhu ZH (朱志红), Li YN (李英年) (2010). Effects of clipping, fertilizing, and watering on compensatory growth of *Elymus nutans*. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 29, 869–875. (in Chinese with English abstract)
- Trlica MJ, Rittenhouse LR (1993). Grazing and plant performance. *Ecological Applications*, 3, 21–23.
- 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 WJ (王文娟), Zang YM (臧岳铭), Li YN (李英年), Xi B (席博), Guo H (郭华), Zhu ZH (朱志红) (2009). Effects of grazing disturbance pattern and nutrient availability on biomass allocation and compensatory growth in *Kobresia humilis*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 29, 2186–2194. (in Chinese with English abstract)
- 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.
- Wise MJ, Cummins JJ, de Young C (2008). Compensation for floral herbivory in *Solanum carolinense*: identifying mechanisms of tolerance. *Evolutionary Ecology*, 22, 19–37.
- Xi B (席博), Zhu ZH (朱志红), Li YN (李英年), Wang WJ (王文娟), Zang YM (臧岳铭) (2010). Effect of grazing disturbance and nutrient availability on the compensatory responses of community in alpine meadows. *Journal of Lanzhou University (Natural Science Edition)* (兰州大学学报(自然科学版)), 46, 76–84. (in Chinese with English abstract)
- Xia JX (夏景新) (1993). Tissue turnover in the grazing sward and grazing management. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 2(2), 35–41. (in Chinese with English abstract)
- Zhang R (张荣), Du GZ (杜国祯) (1998). Redundance and compensation of grazed grassland communities. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 7(4), 13–19. (in Chinese with English abstract)
- Zhao W (赵威) (2006). *Physio-ecological Responses of Leymus chinensis to Overgrazing and Clipping* (羊草对过度放牧和刈割的生理生态响应). PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. 59–78. (in Chinese with English abstract)
- Zhao W, Chen SP, Lin GH (2007). Compensatory growth responses to clipping defoliation in *Leymus chinensis* (Poaceae) under nutrient addition and water deficiency conditions. *Plant Ecology*, 196, 85–99.
- Zhao W (赵威), Wang ZH (王征宏) (2008). Compensatory growth of plant. *Bulletin of Biology* (生物学通报), 43(3), 12–13. (in Chinese)
- 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)
- Zhu ZH (朱志红), Li XL (李希来), Qiao YM (乔有明), Liu W (刘伟), Wang G (王刚) (2004). Study on the risk spreading strategies of clonal plant *Kobresia humilis* under grazing selective pressures. *Acta Prataculturae Sinica* (草业学报), 21(12), 62–68. (in Chinese with English abstract)
- Zhu ZH (朱志红), Sun SQ (孙尚奇) (1996). Changes of total nonstructural carbohydrates of *Kobresia humilis* in alpine meadow. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 38, 895–901. (in Chinese with English abstract)
- Zhu ZH (朱志红), Wang G (王刚), Wang XA (王孝安) (2006). Hierarchical responses to grazing defoliation in a clonal plant *Kobresia humilis*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 26, 281–290. (in Chinese with English abstract)
- Zhu ZH (朱志红), Wang G (王刚), Zhao SL (赵松岭) (1994). Dynamics and regulation of clonal ramet population in *Komresia humilis* under different stocking intensities. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 14, 40–45. (in Chinese with English abstract)
- Zhu ZH (朱志红), Xi B (席博), Li YN (李英年), Zang YM (臧岳铭), Wang WJ (王文娟), Liu JX (刘建秀), Guo H (郭华) (2010). Compensatory growth of *Carex scabrirostris* in different habitats in alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 34, 348–358. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 王德利 责任编辑: 王 葳