

光照, 施肥及刈割对垂穗披碱草生长的影响

王晓芬¹, 杜国桢², 马银山², 张作亮², 张世挺^{2,*}

(1. 兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730020; 2. 兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室, 兰州 730000)

摘要:以甘南高寒草甸常见牧草垂穗披碱草(*Elymus nutans*)为研究对象,比较不同光照、肥力条件下,垂穗披碱草对刈割的生长和补偿反应。研究发现,光照和肥力存在交互作用。施肥、中度光照下,未刈割单株垂穗披碱草地上生物量最大,为3.239g。施肥、中度光照下,比较刈割植株地上生物量补偿发现:晚期刈割单株地上生物量的补偿大于早期刈割;刈割强度无显著影响;刈割两次单株地上生物量的补偿最大。施肥、中度光照、晚期、轻度、一次刈割时,单株垂穗披碱草地上生物量累积最大,为4.500g。全光照、未施肥条件下,刈割对单株地上生物量的补偿无影响。就补偿机制而言,植株地上生物量的增加以地下生物量为代价。

关键词:垂穗披碱草;施肥;光照;刈割;地上生物量;补偿

文章编号:1000-0933(2008)12-6212-07 中图分类号:Q145, Q142, Q143 文献标识码:A

The impacts of shading, fertilization and cutting on growth of *Elymus nutans*

WANG Xiao-Fen¹, DU Guo-Zhen², MA Yin-Shan², ZHANG Zuo-Liang², ZHANG Shi-Ting^{2,*}

1 Department of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

2 Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology, Ministry of Education, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(12): 6212 ~ 6218.

Abstract: A study was conducted with *Elymus nutans*, a common species in alpine meadow in Gannan, to assess the effects of shading and fertilization on its growth and compensatory responses to simulated grazing. Results show that light and fertilization interacted in no-cutting treatments; aboveground biomass was greatest (3.239g per plant) at 43.5% light in a fertilized environment. For plants at 43.5% light in a fertilized environment, the compensation index for aboveground biomass was greater after late cutting than early cutting; cutting intensity had no effect, but compensation was the greatest after cutting twice. Aboveground biomass was greatest (4.500g per plant) at 43.5% light in a fertilized environment after a single early mild cutting. Cutting did not affect compensation in natural light environment without fertilizer. For the compensation principle, increased aboveground biomass was associated with decreased belowground biomass.

Key Words: *Elymus nutans*; fertilization; light; cutting; aboveground biomass; compensation

补偿生长是植物普遍具有的一种现象。补偿分为超补偿、等量补偿和不足补偿,分别定义为植物的累积干重(包括采食或刈割的生物量)大于、等于或小于对照植物^[1~4]。植物的补偿通常取决于物种、采食或刈割的强度、方式和时间^[5~8]。植物的补偿反应式样与干扰发生的时间、强度、频度以及土壤的营养状况有

基金项目:国家基础研究发展规划(973 项目)课题“牧草、乡土草繁殖特性的遗传与选育的基础研究”(2007CB108904)

收稿日期:2007-08-07; **修订日期:**2007-12-29

作者简介:王晓芬(1983~),女,甘肃民勤人,硕士生,主要从事草地生态学研究。E-mail: mfe007@163.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangsht@lzu.edu.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Basic Research Program of China (973) (2007CB108904)

Received date:2007-08-07; **Accepted date:**2007-12-29

Biography: WANG Xiao-Fen, Master candidate, mainly engaged in grassland ecology. E-mail: mfe007@163.com

关^[9]。

目前对牧草刈割的研究主要包括:不同刈割处理下,同一物种生长特征的比较;资源的分配利用;种间耐受性;植物生长与放牧的关系;牧草对刈割响应的生存策略;刈割强度对不同密度种群生物量的影响,刈割对营养枝、生殖枝分配的影响;植物生长率;光照和肥力对牧草生长的交互作用;刈割对植物生理形态适应性变化的影响;不同资源环境下,刈割对植物补偿的影响;补偿机制^[5, 10~19]。

已有的研究较少涉及到光照、肥力、刈割强度、刈割频度、刈割时间对牧草的多因子影响效应。本试验设置 5 个因子:光照、肥力、刈割时间、刈割强度、刈割频度。了解影响因子对垂穗披碱草地上生物量补偿的影响,探讨植株地上生物量的补偿机制。

1 实验材料和方法

1.1 研究地点

实验地位于青藏高原东缘兰州大学高寒草甸生态系统野外定点研究站,地理位置为 34°55'N, 102°53'E, 海拔 2900m。

1.2 材料和方法

垂穗披碱草(*Elymus nutans*)是多年生疏丛型禾草,高寒草甸中的优势种之一,是重要的优良牧草。

试验采用裂区设计,5 个因子:光照、肥力、刈割时间、刈割强度、刈割频度,其中光照为次要因子,其他为主要因子。2006 年 4 月末,在单位样方(0.8m × 1.3m)随机撒播 80 粒垂穗披碱草种子,根据出苗状况,对相同光照、肥力的植株进行移苗、间苗,使苗间距约为 12cm,保证植株生长不受密度制约,达到单位样方 50 株植株。

为模拟经过中度和重度放牧的自然群落中毒杂草对牧草的植被遮荫状况,采用基本不改变光谱成分的绿色遮荫网遮盖,以创建类似于自然环境中的不同光照条件,共设 3 个水平:全光照(100%)、中度光照(43.5%)和低光照(6.74%)。实验地土壤速效氮含量为 0.3415 g·kg⁻¹,速效磷含量 0.007 g·kg⁻¹,施肥可提高人工草场的使用寿命^[20]。设置两个肥力水平:未施肥,施加磷酸二铵。施肥标准为 50g·m⁻²。3 个刈割时间水平:于 8 月初(早期,50%以上对照植株进入分蘖期)、8 月末(晚期,50%以上对照植株进入拔节期)初次刈割和不刈割(对照)。2 个刈割强度水平:重度刈割(刈割 90% 株体),轻度刈割(刈割 50% 株体)。3 个刈割频度水平:刈割 1 次,刈割 2 次,刈割 3 次。刈割频度的时间间隔为 20d。共 72 个处理,每处理重复 3 次。2006 年垂穗披碱草出苗较晚,9 月底对晚期刈割植株进行第 2 次处理,鉴于刈割植株的修复能力,未对 8 月末刈割的植株处理第 3 次。

苗期每周浇水一到两次,保证垂穗披碱草幼苗成活。每次刈割后,分别从 3 个相同处理的样方中随机选取 5 株垂穗披碱草(共 15 株),以个体为单位定株、装袋,分地上、地下部分测量,生物量为 85℃ 下烘干的恒重。10 月 23 日收获所有处理小区。

1.3 统计分析

对未刈割单株地上生物量进行 2 因子方差分析,检验不同生长期,光照与施肥因子的影响效应。采用多因素方差分析,明确光照、施肥、刈割强度、刈割频度和刈割时间对植株地上生物量累积、地上生物量补偿的影响效应。对植株生物量分配参数采用相关性分析,了解植物分配机制。方差分析采用 SPSS13.0 统计软件。

1.4 补偿指数及测定指标

以刈割植株与对照植株累积地上生物量的比值作为刈割植株的反应指标,定义为补偿指数(Compensation index, CI)。根据补偿指数,结合 ANOVA 检验结果,判断补偿反应模式:若 CI 大于 1,且刈割植株与对照植株存在显著差异,为超补偿;若 CI 稍大于,等于或稍小于 1,且差异不显著,为等量补偿;若 CI 小于 1,且差异显著,为不足补偿^[21]。

测定指标如下:根、茎、叶生物量(g)、地上生物量(g),总生物量(g),根冠比(RSR, g·g⁻¹),地上生物量中叶重比重(LSMR, g·g⁻¹),地上生物量中茎重比重(SSMR, g·g⁻¹),地上生物量比率(SWR, g·g⁻¹);地上生

物量补偿指数($CI_{\text{aboveground biomass}}$, $\text{g} \cdot \text{g}^{-1}$)

2 结果与分析

2.1 光照与施肥对单株干重的影响

不同光照下,未刈割植株在分蘖期、拔节期与收获期的地上生物量如表 1 所示。分蘖期,全光照下,施肥导致单株垂穗披碱草地上生物量减小($F=9.911, P<0.01$);中度光照下,施肥使单株垂穗披碱草地上生物量增加($F=7.205, P<0.01$);低光照下,施肥对单株垂穗披碱草地上生物量无影响($F=3.962, P>0.05$)。拔节期,全光照下,施肥使单株垂穗披碱草地上生物量增加($F=7.112, P<0.05$);中度光照下,施肥使增加单株垂穗披碱草地上生物量($F=4.309, P<0.05$);低光照下,施肥对单株垂穗披碱草地上生物量无影响($F=2.073, P>0.05$)。收获期,全光照下,施肥对单株垂穗披碱草地上生物量无显著影响($F=3.605, P>0.05$);中度光照下,施肥使单株垂穗披碱草地上生物量增加($F=32.555, P<0.01$);低光照下,施肥增加了单株垂穗披碱草地上生物量($F=16.154, P<0.01$)。

表 1 不同光照、施肥水平下不同生长时期未刈割垂穗披碱草植株地上生物量(平均数 $\pm$ 标准误)

Table 1 Aboveground biomass of *Elymus natuas* without cutting at different growth periods under different light and fertilization levels (Mean $\pm$ SE)

项目 Item		地上生物量 Aboveground biomass ($\text{g} \cdot \text{No}^{-1}$)			MANOVA		
		自然光照 Natural light	43.5% 光照 43.5% light	6.74% 光照 6.74% light	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>N</i>
分蘖期 Tillering stage	未施肥 No Fertilization	0.260 $\pm$ 0.204	0.321 $\pm$ 0.197	0.064 $\pm$ 0.22	11.336	<0.000	78
	施肥 Fertilization	0.098 $\pm$ 0.241	0.713 $\pm$ 0.204	0.065 $\pm$ 0.211			
拔节期 Shooting stage	未施肥 No Fertilization	0.440 $\pm$ 0.211	1.265 $\pm$ 0.197	0.026 $\pm$ 0.197	12.005	<0.000	85
	施肥 Fertilization	1.601 $\pm$ 0.211	2.160 $\pm$ 0.197	0.037 $\pm$ 0.204			
收获期 Harvest time	未施肥 No Fertilization	1.711 $\pm$ 0.152	1.442 $\pm$ 0.147	0.022 $\pm$ 0.141	23.98	<0.000	82
	施肥 Fertilization	2.058 $\pm$ 0.149	3.239 $\pm$ 0.144	0.034 $\pm$ 0.149			

光照和肥力间存在交互作用($F=27.082, P<0.01$),施肥、中度光照下,单株垂穗披碱草地上生物量最大,为 3.239g。

2.2 不同处理下植株的累积地上生物量

光照、施肥、刈割时间、刈割强度、刈割频度对植株地上生物量的累积存在明显交互作用($F=47.987, P<0.001$)。刈割时间、刈割频度、刈割强度间不存在交互作用($F=0.567, P>0.05$)。无论刈割处理组合如何,相对于自然光照、中度光照,低光照下植物地上生物量累积较低(图 1)。

未施肥:全光照下,刈割降低了植株地上生物量累积($F=5.063, P<0.01$);中度光照、低光照下,刈割使植株地上生物量累积明显增加,且中度光照下的增加程度大于低光照($F=13.508, P<0.01$; $F=6.204, P<0.05$)。施肥:全光照下,刈割植株地上生物量累积与对照无显著差异($F=1.848, P>0.05$);中度光照下,刈割降低了植株地上生物量累积($F=2.925, P<0.01$);低光照下,刈割使植株地上生物量累积增加($F=3.277, P<0.01$)。施肥、中度光照、晚期、轻度、1 次刈割时,单株垂穗披碱草累积地上生物量最大,为 4.500g。

2.3 不同处理下植株累积地上生物量的补偿

未施肥:全光照下,刈割垂穗披碱草单株地上生物量的补偿指数介于 0.369~0.695。刈割植株与对照无明显差异($F=1.507, P>0.05$),为等量补偿;中度光照下,刈割使垂穗披碱草植株产生超补偿效应($F=9.826, P<0.01$),早期、轻度、1 次刈割植株的超补偿现象最显著($CI=2.6714$);低光照下,刈割使垂穗披碱草

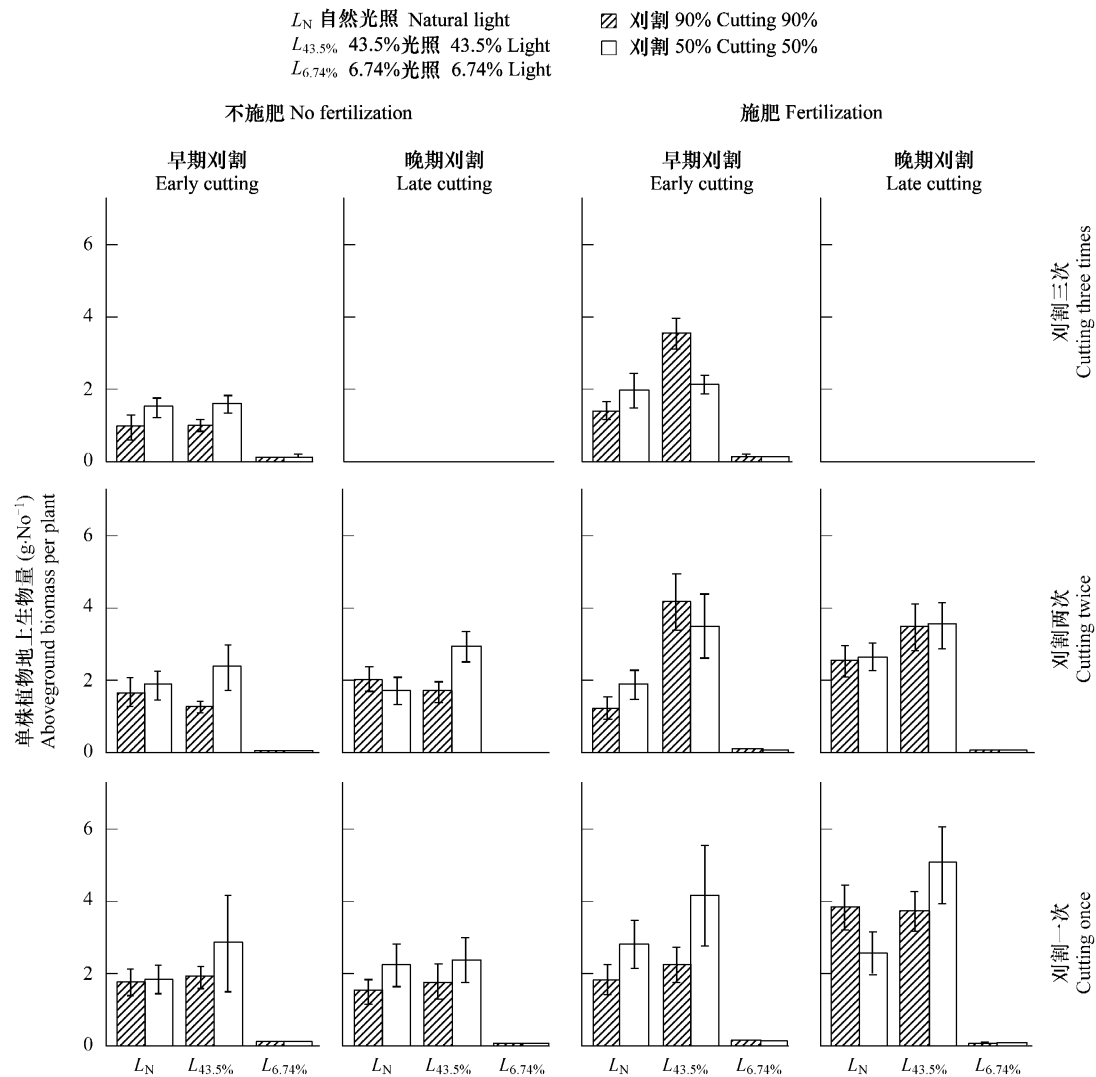


图1 不同处理下单株垂穗披碱草累积地上生物量

Fig. 1 Aboveground biomass of *Elymus natuas* per plant at different treatments in the figure

* 图中空白由于未对晚期刈割的植株进行第3次刈割; The blanks is for the late cutting plants without the third cutting

产生超补偿($F = 10.690, P < 0.01$)。早期、轻度、刈割3次的植株超补偿现象最明显($CI = 4.613$,如图2)。

施肥:全光照下,刈割使垂穗披碱草植株产生超补偿($F = 11.742, P < 0.01$),晚期、重度、1次刈割的植株补偿最大($CI = 1.257$)。中度光照下,刈割导致植株地上生物量不足补偿($F = 12.950, P < 0.01$)。低光照下,刈割植株与对照无显著差异($F = 0.788, P > 0.05$),为等量补偿。

施肥、中度光照下,未刈割垂穗披碱草植株地上生物量最大。施肥、中度光照下,比较刈割植株发现,晚期刈割植株地上生物量的补偿大于早期刈割($F = 8.643, P = 0.004$),刈割强度对植株地上生物量的补偿无显著影响($F = 0.074, P = 0.786$),刈割次数对植株地上生物量的补偿存在影响($F = 3.101, P = 0.048$),且两次刈割植株的地上生物量补偿最大。施肥、中度光照、晚期、轻度、1次刈割时,单株垂穗披碱草地上生物量最大,为4.500g。

未施肥、自然光照下,刈割对单株垂穗披碱草地上生物量的补偿无影响($F = 1.507, P > 0.05$)。

2.4 不同处理下植株生物量分配参数间的相关性

所有处理下, SWR 与 RWR 为负相关关系(R_{RWR}, R_{RSR} 为负值,见表2),说明地上生物量的增加主要由于对地下生物量投入的减少。分别考虑肥力,刈割强度,刈割时间的影响效应时,地上生物量比率与地上生物量中

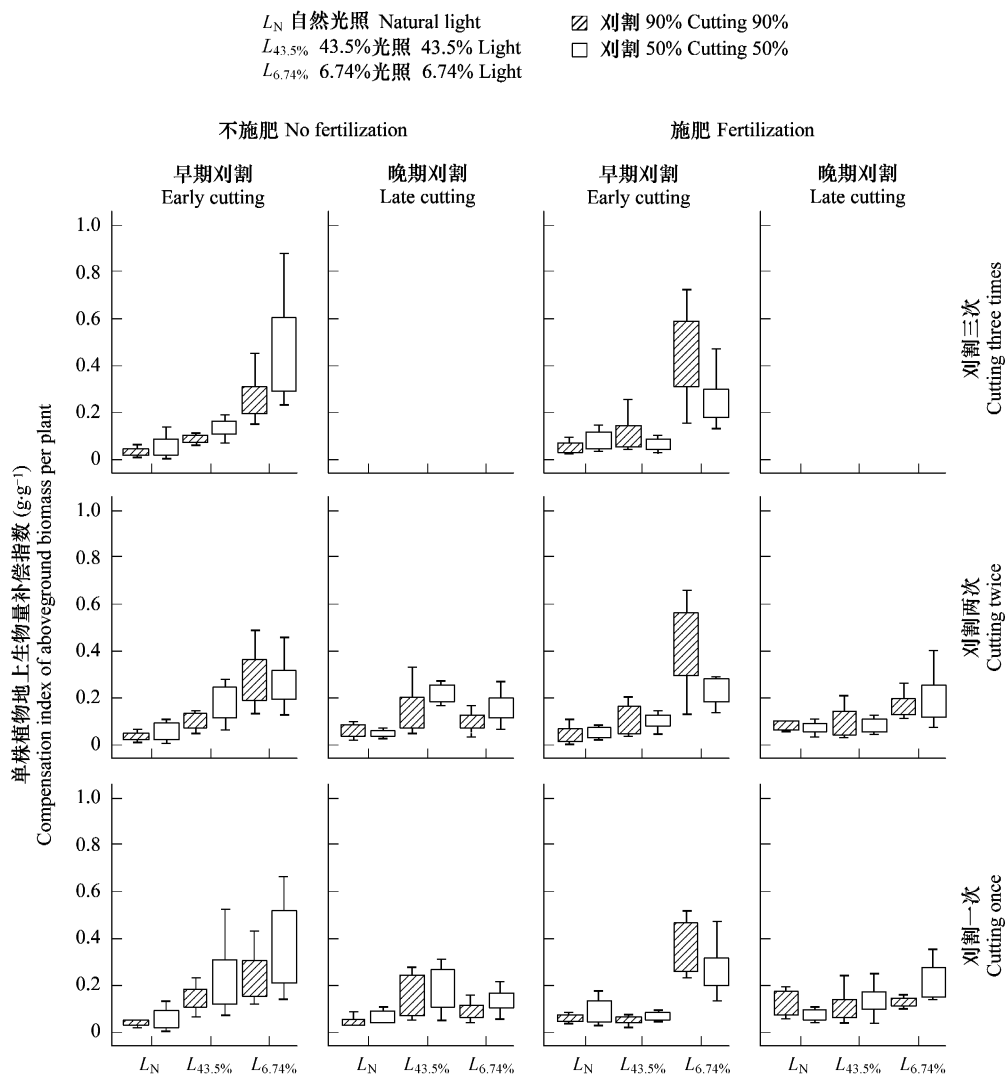


图2 不同处理下单株地上生物量的补偿

Fig. 2 Compensation of aboveground biomass for *Elymus nutans* per plant at different treatments

* 空白是由于未对晚期刈割的植株进行第3次刈割 The blanks is for the late cutting plants without the third cutting

茎重比重及叶重比重无相关关系 ($P > 0.05$); 变异来源分别为光照、刈割频度、光照与肥力、刈割时间与刈割强度与刈割频度、光照与肥力与刈割时间与刈割强度与刈割频度时, 地上生物量比率与地上生物量中茎重比重为负相关关系 (R_{SSMR} 为负值), 地上生物量比率与地上生物量中叶重比重为正相关关系 (R_{LSMR} 为正值)。

3 讨论

中度光照下, 施肥后垂穗披碱草收获期的单株地上生物量最大。光照和肥力的交互作用使植物对资源重新分配, 以达到最优补偿机制^[1, 17, 22]。已有研究表明, 适度遮荫能改善植物的营养吸收, 增大根生物量投入。相应地, 全光照下, 地下生物量的投入减少^[17]。营养的可利用性影响光合作用, 因为氮素是叶绿素和光合蛋白组分^[15]。中度光照、施肥下, 适度遮荫可能使垂穗披碱草增大对根生物量的投入, 从而提高营养吸收量, 进而增强地上部分的光合能力, 使垂穗披碱草单株地上生物量增加。

全光照下, 施肥使分蘖期垂穗披碱草植株地上生物量显著减小。Chaip 认为, 植物粗根、细根的分配比例可标示土壤肥力^[23]。Meekins & McCarthy 发现, 生长期不同, 植株细根的生长不同。茎、叶出现时, 细根开始出现, 持续生长 5 个月后, 逐渐完成向粗根的转变。细根在植物生长初期可以储藏碳水化合物, 充分利用资

源,对植物早期生长至关重要^[15]。分蘖期前,垂穗披碱草主要依靠细根吸收营养。施肥可能促进垂穗披碱草细根向粗根的转变,导致细根比例减少,营养吸收优势减弱,从而使分蘖期植株地上生物量降低。

表2 不同处理下单株垂穗披碱草生物量分配参数间的相关系数

Table 2 Correlation coefficients for variables among biomass allocation parameters were measured for *Elymus nutans* per plant at different treatments

变异来源 Source of variation		分配参数 Allocation parameters			
		RSR(823)	RWR(868)	LSMR(877)	SSMR(869)
光照 L	SWR	-0.988 **	-0.993 **	0.483 **	-0.493 **
肥力 F	(874)	-0.976 **	-0.985 **	—	—
刈割强度 CI		-0.975 **	-0.985 **	—	—
刈割频度 CF		-0.977 **	-0.987 **	0.088 *	-0.107 *
刈割时间 CT		-0.974 **	-0.985 **	—	—
光照与肥力 L & F		-0.988 *	-0.933 **	0.479 **	-0.492 **
刈割时间与刈割强度与刈割频度 CT& CI&CF		-0.977 **	-0.987 **	0.101 *	-0.121 **
光照与肥力与刈割时间与刈割强度与刈割频度 L&F &CT &CI& CF		-0.989 **	-0.993 **	0.508 **	-0.523 **

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; —: 影响不显著 Nosignificance; 括号内为自由度 In the bracket there are degrees of freedom

L:光照 light; F:肥力 Fertilization; CI:刈割强度 Cutting intensity; CF:刈割频度 Cutting frequency; CT:第一次刈割时间 Cutting time; LSMR:地上生物量中叶重比重, Leaf shoot mass ratio, $g \cdot g^{-1}$; SSMR:地上生物量中茎重比重, Stem shoot mass ratio, $g \cdot g^{-1}$; SWR:地上生物量比率, Shoot weight ratio, $g \cdot g^{-1}$; RWR:根重比率, Root weight ratio, $g \cdot g^{-1}$; RSR:根冠比, Root: shoot ratio, $g \cdot g^{-1}$

所有处理下 SWR 与 RWR 为负相关关系 (R_{RWR} , R_{RSR} 为负值), 地上生物量的增加主要由于对地下生物量投入的减少。说明无论处理如何, 地上生物量的分配趋势和地下生物量相反, 即二者之间存在权衡关系。刈割使垂穗披碱草产生超补偿的机制: 把对地下生物量的投入转移到地上生物量。分别在光照、刈割频度、光照与肥力、刈割时间与刈割强度与刈割频度、光照与肥力与刈割时间与刈割强度与刈割频度处理下, 刈割使植株对叶生物量投入增加, 对茎生物量的投入减少。也就是说, 地上生物量补偿主要通过增加叶生物量的投入, 对茎生物量的投入小于叶生物量。McConnaughay 和 Coleman 以 3 种 1 年生植物为研究对象发现: 物种存在各自调整其茎生物量和叶生物量分配的模式^[15]。实验中, 垂穗披碱草叶重、茎重比重的变化趋势相反, 可能由于对茎、叶生物量投入的重新分配。

8 月初, 未施肥、中度光照下, 刈割使单株垂穗披碱草地上生物量产生超补偿。Hilbert, Hicks 和 Turkington 认为, 刈割植株通过增加相对生长速率补偿缺失组织。刈割处理后, 缺乏营养、有竞争压力环境下的植株补偿更大。生长速率较低的植株经过刈割, 其生长速率只需很小的增幅就可满足对缺失组织的补偿^[22, 11]。刈割前, 可能由于未施肥环境下垂穗披碱草植株的生长速率较低, 导致刈割植株较易满足生长速率提高的要求, 产生超补偿。

施肥、中度光照下, 刈割导致垂穗披碱草植株产生不足补偿。刈割前, 处于高营养、低竞争环境下的植株以接近于潜在最大生长速率的速度生长。经过刈割处理, 植株需大幅增加生长速率来补偿缺失组织。刈割前植株持续、快速的生长, 导致刈割植株无法满足生长速率的大幅提高, 产生不足补偿^[22, 11]。

施肥、低光照下, 刈割植株地上生物量的超补偿现象最显著。Maschinski 和 Whitham 认为, 肥力较高的植株补偿更大。施肥促进组织再生, 因此高营养环境下的植物可以对缺失的组织给予充足补偿。相应的, 处于营养缺乏环境下的植株没有足够的营养支持再生^[5, 24]。刈割植株通过增加相对生长速率补偿缺失组织^[22, 11]。由于过度遮荫, 低光照下未刈割植株的地上生物量小于中度光照、自然光照 (相对生长速率小于中度光照和自然光照)。垂穗披碱草刈割前, 其施肥植株在低光照下的生长速率最低, 可能导致刈割植株对提高生长速率的要求最易满足, 超补偿现象最显著。

References:

- [1] Mcnaughton S J. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist*, 1979, 113: 691 — 703.
- [2] Mcnaughton S J. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 1983, 40: 329 — 336.
- [3] Belsky A J. Does herbivory benefit plants: a review of the evidence. *American Naturalist*, 1986, 127: 870 — 892.
- [4] Paige K N, Whitham T G. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist*, 1987, 129: 407 — 416.
- [5] Maschinski J, Whitham G T. The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability and timing. *American Naturalist*, 1989, 134: 1 — 19.
- [6] Simons A M, Johnston M O. The cost of compensation. *American Naturalist*, 1999, 153: 683 — 687.
- [7] Lennartsson T, Tuomi J, Nilsson P. Evidence for the evolutionary history of overcompensation in the grassland biennial *Gentianella campestris* (Gentianaceae). *American Naturalist*, 1997, 149: 1147 — 1155.
- [8] Lennartsson T, Nilsson P, Tuomi J. Induction of overcompensation in the field gentian, *Gentianella campestris*. *Ecology*, 1998, 79: 1061 — 1072.
- [9] Belsky A J, Carson W P, Jensen C, *et al.* Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring? *Evolutionary Ecology*, 1993, 7: 109 — 121.
- [10] Rosenthal J P, Kotanen P M. Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology Evolution*, 1994, 9: 145 — 148.
- [11] Hicks S, Turkington R. Compensatory growth of three herbaceous perennial species: the effect of clipping and nutrient availability. *Conidia Journal of Botany*, 2000, 78 (6): 759 — 757.
- [12] Damhoureyeh S A, Hartnett D C. Variation in grazing tolerance among three *Tallgrass prairie* plant species. *American Journal of Botany*, 2002, 89 (10): 1634 — 1643.
- [13] Li F R, Zhao A F, Zhou H Y, *et al.* Effects of simulated grazing on growth and persistence of *Artemisia frigida* in a semiarid sandy rangeland. *Grass and Forage Science*, 2002, 57: 239 — 246.
- [14] Urbas P, Zobel K. Adaptive and inevitable morphological plasticity of three herbaceous species in a multi-species community: field experiment with manipulated nutrients and light. *Acta Oecologica*, 2000, 21 (2): 139 — 147.
- [15] Meekins J F, McCarthy B C. Responses of the biennial forest herb *Alliaria petiolata* to variation in population density, nutrient addition and light availability. *Journal of Ecology*, 2000, 88: 447 — 463.
- [16] Allaie R R, Reshi Z, Wafai B A. Demographic plasticity in relation to growth and resource allocation pattern in *Anthemis cotula* — an alien invasive species in Kashmir Himalaya, India. *Applied Ecology and Environmental Research*, 2005, 4 (1): 63 — 74.
- [17] Ryser P, Eek L. Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *American Journal of Botany*, 2000, 87 (3): 402 — 411.
- [18] Klimesová J, Klimes L. Respouting of herbs in disturbed habitats: is it adequately described by Bellingham — Sparrow's model? *Oikos*, 2003, 103: 1.
- [19] Klimes L, Klimesová J. The Effects of mowing and fertilization on carbohydrate reserve and regrowth of grasses: Do they promote plant coexistence in species — Rich meadows? *Evolutionary Ecology*, 2002, 15: 363 — 382.
- [20] Du G Z, Wang G. Succession and changes of grassland quality of the artificial grassland communities in subalpine meadow in Gannan. *Acta Botanica Sinica*, 1995, 37 (4): 306 — 313.
- [21] Wang H Y, Du G Z, Ren Q J. The impact of population density and fertilization on compensatory responses of *Elymus nutans* to mowing. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27 (4): 477 — 483.
- [22] Hibert D W, Swift D M, Detling J K, *et al.* Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia*, 1981, 51: 14 — 18.
- [23] Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, 11: 233 — 260.
- [24] Huhta A P, Rautio P, Tuomi J. A test of the compensatory continuum: fertilization increases and below-ground competition decreases the grazing tolerance of tall wormseed mustard (*Erysimum strictum*). *Evolutionary Ecology*, 2000, 14: 353 — 372.

参考文献:

- [20] 杜国祯, 王刚. 甘南亚高山草甸人工草地的演替和质量变化. *植物学报*, 1995, 37 (4): 306 ~ 313.
- [21] 王海洋, 杜国祯, 任青吉. 种群密度与施肥对垂穗披碱草刈割后补偿作用的影响. *植物生态学报*, 2003, 27 (4): 477 ~ 488.