

## 施肥和刈割对冷地早熟禾补偿生长的影响

马银山<sup>1,2</sup>, 杜国祯<sup>2</sup>, 张世挺<sup>2,\*</sup>

(1. 河西学院生物系, 张掖 7340001; 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:**以青藏高原东部高寒草甸常见牧草冷地早熟禾(*Poa crymophila*)为研究对象,比较研究了肥力和不同刈割处理对植物生长和生物量补偿的影响。实验采用随机设计,肥力分为施肥和不施肥,刈割处理为刈割时间、刈割频度和刈割强度3因子组合。结果表明:不刈割情况下,施肥显著促进冷地早熟禾的生长,而在刈割情况下,施肥对植物的生长没有明显的促进作用甚至有负作用。不施肥,刈割可促进冷地早熟禾地上生物量的增加并发生超补偿,但补偿程度因刈割强度、刈割频度和刈割时间而异;施肥时,刈割没有或很少促进植株发生超补偿。超补偿发生时,资源贫瘠的条件可能是必需的。冷地早熟禾发生超补偿可能是以损耗地下部分的资源为代价的,刈割刺激分蘖的增加对超补偿的发生也有一定的贡献。

**关键词:**施肥;刈割;地上生物量;补偿生长;冷地早熟禾

## The impacts of fertilization and clipping on compensatory growth of *Poa crymophila*

MA Yinshan<sup>1,2</sup>, DU Guozhen<sup>2</sup>, ZHANG Shiting<sup>2,\*</sup>

1 Biology Department of Hexi University, Zhangye 734000, China

2 Key Laboratory of arid and grassland ecology of Ministry of Education, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

**Abstract:** A study was conducted with *Poa crymophila*, a common grass of alpine meadows of the eastern Tibetan Plateau, to examine the effects of fertilization and clipping on compensatory growth. A factorial field experiment was conducted with seventy-eight 1.3 × 0.8 m plots subjected to 24 treatment combinations (2 fertilization × 2 first clipping time × 3 clipping frequency × 2 clipping intensity), with one unclipping control treatment. Our results showed that fertilization tended to promote growth of *Poa crymophila* only in the absence of clipping. Clipping led to increased aboveground biomass and over-compensation in the absence of fertilization, but the degree of compensation depended on intensity, frequency and time of clipping. It may be that a poor resource supply is necessary for over-compensatory growth to occur. We considered two mechanisms as explanations for over-compensatory growth of *Poa crymophila*: the consumption of underground resources and an increase in the numbers of tillers.

**Key Words:** fertilization; clipping; aboveground biomass; compensation growth; *Poa crymophila*

牧草被食草动物采食或人为刈割损害后的补偿在自然草地上是一种普遍现象。在个体水平上,放牧或刈割对植物生长的影响已有许多研究结果<sup>[1-3]</sup>。一般来说,植物体受到伤害时,它们可能因损失而试图通过补偿生长以替代损失的部分,或者将资源投资转向另一些功能。这个选择有可能受植物的寿命、被损害时间等因素的制约<sup>[4]</sup>。植物一定水平的失叶或被动物采食有利于被采食植物的生长,表现为超补偿性生长;植物对放牧敏感,常常受害于放牧,表现为欠补偿性生长;植物被采食后生物量变化不大,表现为等补偿性生长<sup>[5]</sup>。可见,放牧或刈割既可能促进植物生长,又可能抑制植物生长。因而植物的补偿生长取决于促进与抑制之间

**基金项目:**国家基础研究发展规划(973项目)资助项目(2007CB108904);甘肃省教育厅研究生导师科研资助项目(0909B-3)

**收稿日期:**2008-10-30; **修订日期:**2008-12-22

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

的净效应,而这种净效应与植物被采食前后的状况和环境条件,如采食强度、频度和土壤资源等密切相关<sup>[5]</sup>。一些研究显示,牧草在刈割或动物采食后对丰富的营养供给并没有显示出超补偿反应<sup>[6-7]</sup>,低资源条件对超补偿的发生可能是必需的<sup>[8]</sup>。

目前,对于刈割后植物超补偿发生的机制研究结果很多<sup>[9-10]</sup>,普遍认为刈割能通过刺激光合作用<sup>[11]</sup>、产生更多的分蘖<sup>[12]</sup>或改变资源分配模式<sup>[13-14]</sup>来促进植物生长。如果这些机制都得到支持,刈割后分蘖数的增多使株丛密度增大,那么株丛内的竞争便不可避免的加剧;如果施肥同样可以增加分蘖数,那么,刈割就类似于种群的自疏,刈割减小了地上部分的竞争,可能导致超补偿的发生。因此,研究植物对肥力和刈割的响应,对于正确理解补偿或超补偿发生的机制至关重要。以青藏高原高寒草甸上常见牧草冷地早熟禾(*Poa crymophila*)为材料,通过野外控制实验,拟解决以下3个问题:(1)冷地早熟禾对施肥和刈割的主要响应是什么?(2)施肥和刈割能否促进超补偿的发生;(3)超补偿发生的可能机制是什么?

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地区概况

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与草地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 2900 m,年平均温度 2.0℃,最冷的 12、1、2 3 个月平均气温 -8.9℃,最热的 6—8 月份 3 个月平均气温 11.5℃<sup>[15]</sup>。

### 1.2 实验物种

冷地早熟禾(*Poa crymophila*)是疏丛型多年生草本,根茎发达,分蘖能力强。种植当年实生苗只能达到孕穗期,不能结实。在第 2 年 4 月下旬至 5 月上旬返青,5 月中旬至 6 月上旬孕穗,6 月上旬至 7 月上旬抽穗开花,8 月下旬种子成熟。在海拔 2300—4400m 的高寒牧区,均能生长良好,是当地的优良牧草。

### 1.3 实验方法

实验采用随机设计,4 个因子:肥力、刈割时间、刈割频度和刈割强度。2006 年 4 月,在野外对 78 个 1.3m × 0.8m 的单位样方进行施肥处理,其中有 39 个样方施磷酸二铵(有效氮含量 18%,有效磷含量 46%),施肥标准为 50g·m<sup>-2</sup>,另 39 个样方不施肥,作为施肥对照组。实验地土壤速效氮含量为 0.3415g·kg<sup>-1</sup>,速效磷含量为 0.007g·kg<sup>-1</sup>。有证据表明,增施磷肥 50g·m<sup>-2</sup>,使土壤保持高肥力,可提高人工草场的使用寿命<sup>[15]</sup>。施肥前对样方的土壤进行深翻,平整,去除其它杂草的影响。在每个样方均匀播撒 80 粒冷地早熟禾的种子,根据出苗情况进行间苗,在相同肥力间进行移苗,确保每个样方有 50 株个体,且个体之间有一定距离(约 12cm),避免植株个体之间的密度制约。苗期定期浇水,保证幼苗成活。

由于考虑到冷地早熟禾当年不能结实的情况,在 2006 年没有进行刈割处理。2007 年 6 月上旬开始,在施肥样方和不施肥样方中,根据冷地早熟禾的不同生长时期确定不同的刈割时间,分为早期(孕穗期)和晚期(开花期),分别在两个不同时期开始,按不同刈割强度(刈割植株 50% 与刈割植株 90%)和不同刈割频度(刈割 1 次、刈割 2 次和刈割 3 次)进行刈割处理。刈割频度的时间间隔为 20d,每个处理重复 3 次,在施肥和不施肥样方中均有 3 个样方不进行刈割处理,作为对照。在刈割处理开始之前,每个样方中随机定株 10 株个体,然后对整个样方的植株进行刈割处理,以避免其它个体对定株个体遮阴的影响。定株个体所剪下的部分分为茎、叶、穗,在 85℃ 的烘箱中烘到恒重,然后称重。整个实验在植物枯黄期进行收获,从每个样方的定株个体中选取 5 株(每个处理共 15 株个体),连根挖起,清洗干净,数出每株的分蘖数。将每株个体分为根、茎、叶、穗 4 部分在 85℃ 的烘箱中烘到恒重,用 1/10000 的电子天平称重。

### 1.4 数据分析

对每个个体,在收获后分别计算了累积地上生物量、根冠比(根生物量/累积地上生物量)、地上生物量补偿指数及资源分配参数。采用多因素方差分析确定施肥、刈割时间、刈割强度和刈割频度对累积地上生物量、根冠比、分蘖数和补偿指数的影响效应。为了使数据符合正态分布和改善方差齐性,累积地上生物量、根冠比、分蘖数和补偿指数的数据均进行了常用对数(log<sub>10</sub>)转换。用 QQ-Pots 检验数据正态性,Levene's 检验法

检验方差齐性(在显著性水平为 0.05 时不能拒绝数据的方差齐性假设);用多重比较中的最小显著差数法(LSD method)或 Tamhane's 检验法(方差不齐时)比较各处理间差异。所有分析均用 SPSS13.0 统计软件进行。

### 1.5 补偿指数及补偿模式的确定

刈割植株与对照植株累积地上生物量(刈割部分+现存地上生物量)的比值作为刈割后植物的反应指标,定义为补偿指数。根据补偿指数,结合 ANOVA 检验结果判断补偿反应模式,若补偿指数大于 1,且刈割处理植株与对照植株之间存在显著差异,则为超补偿;若补偿指数值稍大于、等于或稍小于 1,且方差分析不显著,则为等量补偿;若补偿指数小于 1,且方差分析显著,则判断为不足补偿<sup>[16]</sup>。

## 2 结果

### 2.1 不同因子处理下对植株地上生物量、分蘖数、根冠比、补偿指数的影响

肥力、刈割时间、刈割强度与刈割频度对地上生物量、分蘖数、根冠比和补偿指数的方差分析结果如表 1 所示。从表 1 可以看出,施肥、刈割时间、刈割频度对地上生物量、分蘖数、根冠比、补偿指数的影响差异显著( $P < 0.05$ );刈割强度只对地上生物量与根冠比影响差异显著( $P < 0.05$ ),而对分蘖数和补偿指数无影响( $P > 0.05$ )。肥力与刈割的任一因子的交互作用对地上生物量的影响均显著,三因子以上的交互作用表中不再列出。

表 1 肥力、刈割时间、刈割强度和刈割频度对冷地早熟禾地上生物量、分蘖数、根冠比、补偿指数的多因素方差分析结果

Table 1 Results of applying ANOVA to study the effect of fertilization (F), clipping time(CT), clipping intensity(CI) and clipping frequency (CF) on aboveground biomass, tiller number, root/shoot ratio and compensation index of *Poa crymophila*

| 因子<br>Factors   | 自由度<br>df | 地上生物量(g·株 <sup>-1</sup> )<br>Aboveground biomass | 分蘖数<br>Tiller number | 根冠比<br>Root/shoot ratio | 补偿指数<br>Compensation index |
|-----------------|-----------|--------------------------------------------------|----------------------|-------------------------|----------------------------|
|                 |           | F                                                | F                    | F                       | F                          |
| 肥力 F            | 1         | 57.957 ***                                       | 6.992 **             | 11.495 **               | 108.785 ***                |
| 刈割时间 CT         | 1         | 8.948 **                                         | 17.262 ***           | 10.664 **               | 5.191 *                    |
| 刈割强度 CI         | 1         | 4.505 *                                          | 1.336ns              | 6.875 **                | 3.054ns                    |
| 刈割频度 CF         | 2         | 39.133 ***                                       | 11.822 ***           | 123.425 ***             | 21.844 ***                 |
| 肥力×刈割时间 F×CT    | 1         | 14.447 ***                                       | 5.327 *              | 0.551ns                 | 7.874 **                   |
| 肥力×刈割强度 F×CI    | 1         | 13.705 ***                                       | 7.192 **             | 65.979 ***              | 8.584 **                   |
| 肥力×刈割频度 F×CF    | 2         | 21.593 ***                                       | 7.195 ***            | 0.792ns                 | 12.163 ***                 |
| 刈割时间×刈割强度 CT×CI | 1         | 2.724ns                                          | 11.794 **            | 15.859 ***              | 1.910ns                    |
| 刈割时间×刈割频度 CT×CF | 2         | 1.179ns                                          | 4.319 **             | 6.467 ***               | 0.64ns                     |
| 刈割强度×刈割频度 CI×CF | 2         | 2.426ns                                          | 0.777ns              | 1.785ns                 | 1.184ns                    |

$P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$ ; ns: 不显著;表中地上生物量、分蘖数、根冠比、补偿指数数据进行了常用对数( $\log_{10}$ )转换;F:肥力;CT:刈割时间;CI:刈割强度;CF:刈割频度

### 2.2 施肥对未刈割植株地上生物量、分蘖数及根冠比的影响

施肥对未刈割植物地上生物量、分蘖数及根冠比的影响如表 2 所示。施肥明显的增加了单株植物地上生物量( $F = 13.904, P < 0.01$ )、地下生物量( $F = 4.933, P < 0.05$ )和分蘖数( $F = 10.281, P < 0.01$ ),根冠比在施肥处理下明显小于未施肥的处理( $F = 10.517, P < 0.01$ )。这说明施肥时,虽然地上生物量与地下生物量都增加,但增加程度并不相同,施肥时地上部分增加更大。

### 2.3 不同处理对单株分蘖数的影响

施肥与不同刈割处理对单株分蘖数的影响如图 1 所示。不施肥情况下,早期刈割且刈割 90% 时单株分蘖数与对照相比无变化,而刈割 50% 单株分蘖数明显大于对照;晚期刈割时,无论刈割强度是 90% 还是 50%,刈割 1 次与 2 次单株分蘖数明显大于对照和刈割 3 次的植株,单株分蘖数随刈割频度的增加而减小。施肥情况下,仅早期刈割、刈割 1 次、强度为 50% 时单株分蘖数大于对照。

表 2 施肥对未刈割单株植物地上生物量、地下生物量、分蘖数及根冠比的影响(均值 ± 标准误)

Table 2 The effects of fertilization on aboveground biomass, belowground biomass, tiller number and root/shoot ratio of no-clipping plant (mean ± SE)

| 生长参数 Growth parameters                                                  | 不施肥<br>No fertilization | 施肥<br>Fertilization | MANOVA   |          |
|-------------------------------------------------------------------------|-------------------------|---------------------|----------|----------|
|                                                                         |                         |                     | <i>F</i> | <i>P</i> |
| 地上生物量/(g·株 <sup>-1</sup> ) Aboveground biomass/(g·plant <sup>-1</sup> ) | 4.35 ± 1.451            | 12.00 ± 1.451       | 13.904   | 0.001    |
| 地下生物量/(g·株 <sup>-1</sup> ) Belowground biomass/(g·plant <sup>-1</sup> ) | 5.68 ± 1.526            | 10.47 ± 1.526       | 4.933    | 0.035    |
| 分蘖数/(株 <sup>-1</sup> ) Tiller number/(plant <sup>-1</sup> )             | 137.33 ± 26.258         | 256.40 ± 26.258     | 10.281   | 0.003    |
| 根冠比 Root/shoot ratio                                                    | 1.38 ± 0.108            | 0.88 ± 0.108        | 10.517   | 0.003    |

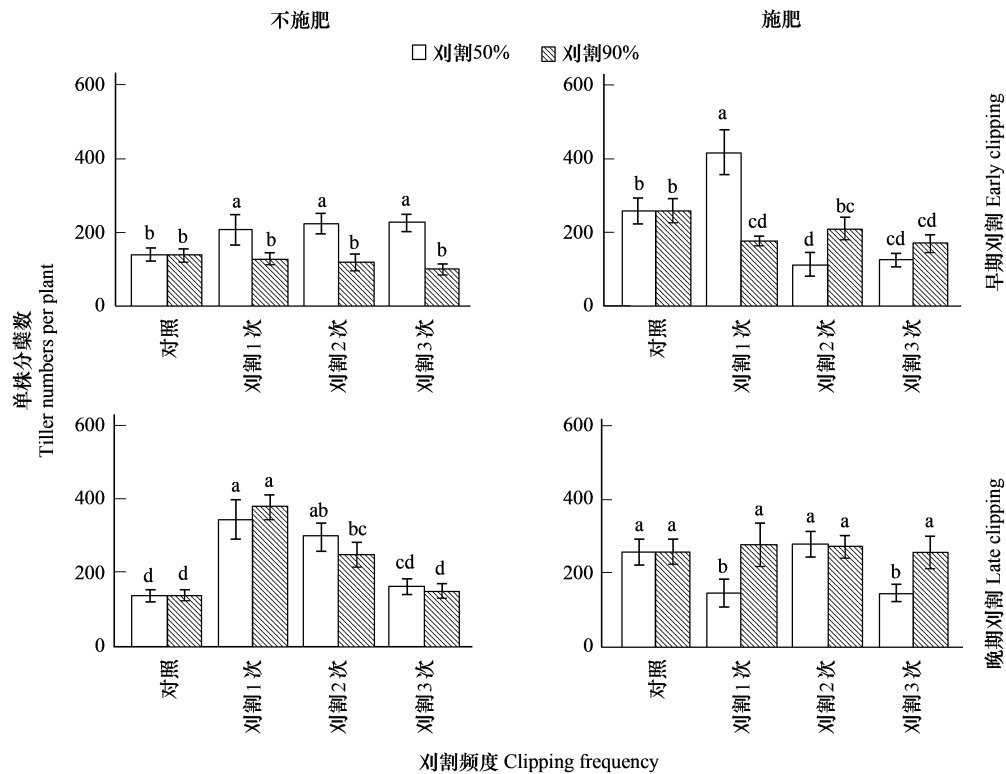


图 1 施肥、刈割频度、刈割时间及刈割强度对单株分蘖数的影响

Fig. 1 The effects of fertilization, clipping time, clipping intensity and clipping frequency on tiller number per plant

2.4 不同处理对单株地上生物量的影响

施肥与不同刈割处理对单株地上生物量的影响如图 2 所示。不施肥时,刈割导致了地上生物量的增大,在刈割强度、频度与初次刈割时间不同处理组合下地上生物量均大于对照;施肥时,仅早期 50% 的 1 次刈割和晚期 50% 的 2 次刈割,地上生物量明显大于对照和其它刈割处理。地上生物量在刈割强度之间的差异表现在施肥后早期 1 次刈割处理和晚期 2 次刈割的处理中,其刈割强度 50% 大于刈割强度 90% 处理,说明施肥时轻度刈割对植物生长有利。

2.5 不同处理对单株地上生物量补偿指数的影响

施肥与不同刈割处理对单株地上生物量补偿指数的影响如图 3 所示(图中数据进行了常用对数转换,对照补偿指数为 1,log<sub>10</sub> 1 = 0,即图中所示数据,大于零补偿指数大于 1,小于零补偿指数小于 1)。不施肥时,刈割导致了地上生物量补偿指数的增大,刈割处理后补偿指数均大于 1,且与对照差异显著(P < 0.05),即均发生了超补偿;补偿指数在刈割频度与刈割强度之间无差异。施肥时,在早期刈割一次、强度为 50% 时补偿指数大于 1 且与对照差异显著(P < 0.05);晚期刈割两次、强度为 50% 时补偿指数大于 1 且与对照差异显著

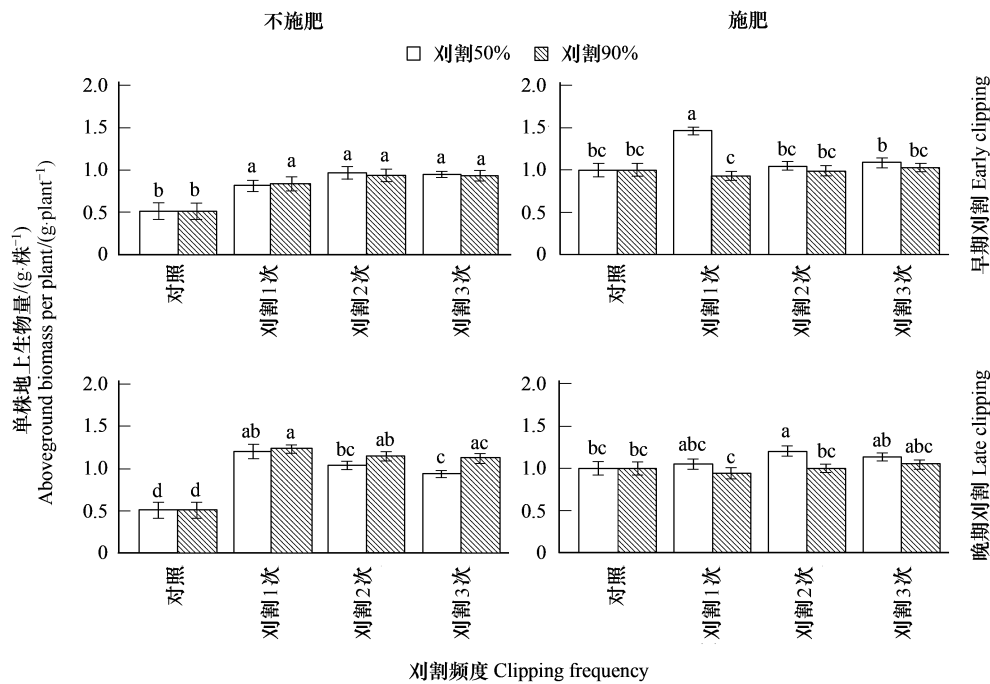


图2 施肥、刈割频度、刈割时间及刈割强度对单株地上生物量的影响

Fig. 2 The effects of fertilization, clipping time, clipping intensity and clipping frequency on aboveground biomass per plant

( $P < 0.05$ ), 其它处理下补偿指数均与对照差异不显著, 没有表现出明显的欠补偿。

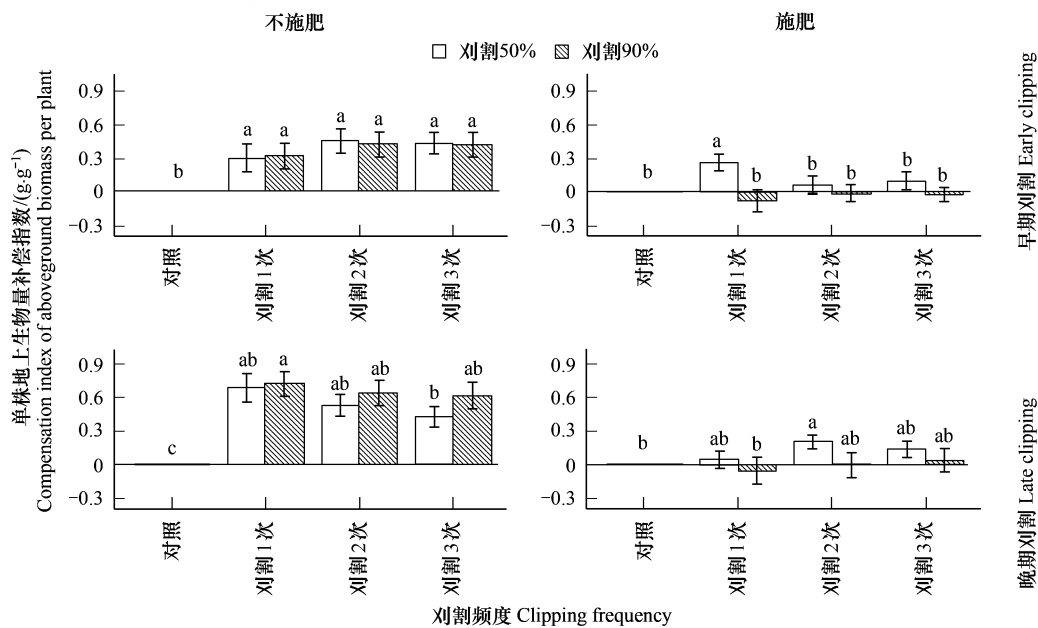


图3 施肥、刈割频度、刈割时间及刈割强度对单株地上生物量补偿指数的影响

Fig. 3 The effects of fertilization, clipping time, clipping intensity and clipping frequency on compensation index of aboveground biomass per plant

## 2.6 不同处理对根冠比的影响

施肥与不同刈割处理对根冠比的影响如图4所示。刈割使植株根冠比显著减小, 所有刈割处理下, 根冠比都小于对照。不施肥情况下, 早期刈割2次和3次时, 根冠比在刈割强度50%处理下大于90%处理下, 而在刈割频度之间无差异。施肥情况下, 早期50%一次刈割根冠比大于其它刈割处理; 晚期, 根冠比在刈割强

度为 90% 的处理下均大于 50% 的处理,而与刈割频率无关。

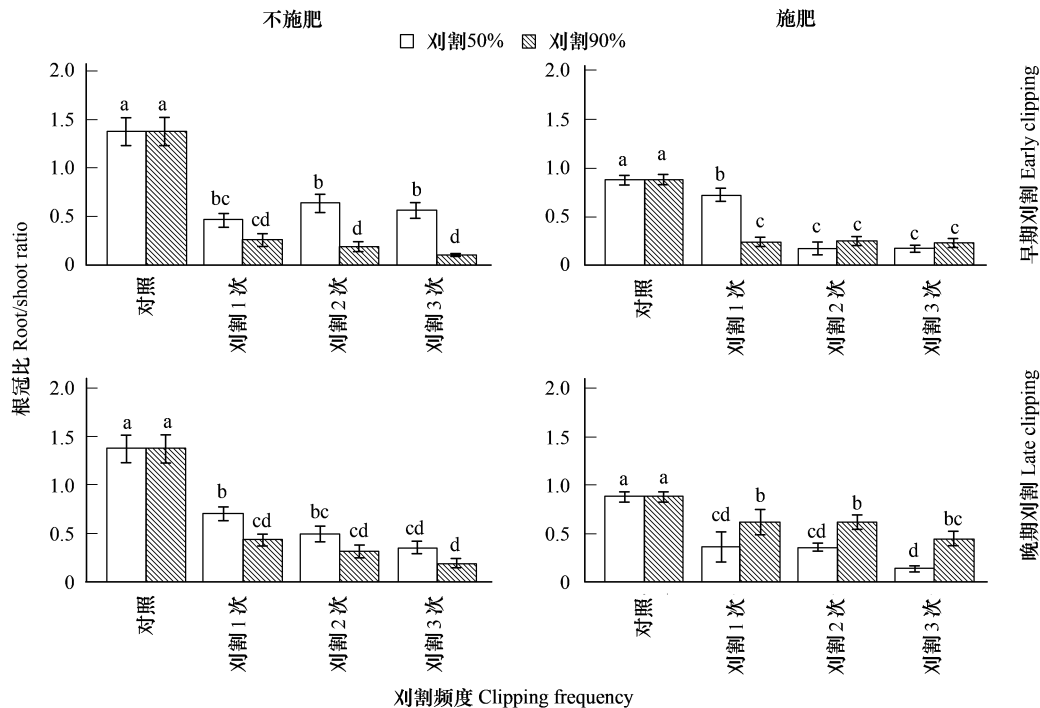


图4 施肥、刈割频率、刈割时间及刈割强度对根冠比的影响

Fig. 4 The effects of fertilization, clipping time, clipping intensity and clipping frequency on root/shoot ratio per plant

### 3 讨论

#### 3.1 施肥和刈割对植物补偿生长的影响

植物地上部分刈割后的补偿生长一直受到普遍关注,植物从欠补偿到超补偿依赖于当地的资源状况和其所经受的刈割情况<sup>[17]</sup>。通常来说,植物在增加营养条件下,可显示出较高的生长率<sup>[18]</sup>,产生更多的生物量<sup>[19]</sup>,并且分配相对较少的资源到根系<sup>[20]</sup>。肥力较高可促进植物补偿生长<sup>[21]</sup>,但也有与之相对的结论<sup>[8]</sup>。研究表明,在单独考虑肥力作用时,施肥显著促进植物的生长,能提高地上生物量和增加分蘖数。然而,当肥力与刈割共同作用于植物时,肥力对刈割后植物的补偿生长能力却存在一定的负影响。不施肥的情况下,所有刈割时间、刈割频率和刈割强度的处理下冷地早熟禾均发生了超补偿;而在施肥处理下,只有早期强度为50%一次刈割处理和晚期强度为50%的两次刈割处理下出现了超补偿。虽然这两个处理下有超补偿发生,但补偿指数与不施肥相比均明显较小。这说明,刈割时植株通常不能使用增加的营养促进生长。在土壤营养丰富的条件下,植物生长受分生组织的影响比受营养的影响更大<sup>[22-23]</sup>,刈割去除了植株顶端的分生组织,一定程度上影响了植物的补偿生长;同时,增加的营养由于刈割而流失,营养越丰富,流失率越大,增加营养的作用越小<sup>[8]</sup>;而且超补偿只出现在植物个体之间营养竞争存在的时候<sup>[8]</sup>,刈割近似于植物个体之间的自疏,土壤营养丰富时,个体之间营养的竞争相对较小,超补偿水平降低<sup>[6-7]</sup>。Yamauchi 和 Yamamura<sup>[8]</sup>的研究认为,超补偿发生时,资源贫瘠的条件是必需的,本文的结果与之相一致,而与 Maschinski 和 Whitham<sup>[21]</sup>关于增加营养促进超补偿的结果完全相反。

放牧或刈割可通过以下几种方式改变植物的生长:(1)保持在较早的物候阶段,使叶肉具高的营养浓度;(2)刺激生长,导致生物量增加;(3)刺激分蘖,从而增加株丛密度<sup>[24-26]</sup>。第2与第3点是受到较多关注的。普遍认为移去顶芽可刺激牧草的分蘖,但这种假设并非得到一致的支持,不同的研究者曾得到不同的结论<sup>[27]</sup>。研究中,不施肥时,早期刈割50%促进分蘖,而晚期刈割在低频率(1次,2次刈割)下促进分蘖;施肥时仅早期50%的1次刈割促进分蘖。研究结果只部分支持了移去顶芽可刺激牧草分蘖的观点。分蘖的增加

可能与刈割刺激休眠芽的活动有关<sup>[16]</sup>。刈割是否促进分蘖可能要依赖于土壤肥力、刈割强度、刈割频度和刈割时间。植物补偿能力与植物被采食或刈割的强度有关<sup>[28-29]</sup>,轻度刈割的情况下植物补偿效应相对较大<sup>[30]</sup>;低频刈割可促进地上生物量的增加,但在刈割频度之间并不呈线性<sup>[31]</sup>。

### 3.2 刈割后植物发生超补偿的可能机制

植物能从放牧或刈割中受益,通常讨论的有如下几种机制。第一就是较高的相邻植物遮阴或自身的遮阴影响,通过放牧或刈割避免了光资源的竞争<sup>[33]</sup>;第二,轻度和中度刈割打破了顶端优势,并且刺激被刈割植物产生更多的分蘖<sup>[21]</sup>;第三就是资源的重新分配和转换,资源转向有利于地上部分的生长<sup>[13-14]</sup>。地上部分刈割去除的绝大部分是光合组织。刈割后,植物由于邻居植株和自身遮阴的减小,光透射增强,虽然有叶子的损失,但这种损失可能由于光合作用的增强而得到补偿。施肥处理时,虽然重度、多次刈割时植物补偿程度明显的低于未施肥的处理,但刈割后地上生物量在肥力之间并没有明显的变化,刈割可能减小了施肥的作用。

许多前期的研究表明,刈割可以改变植物生物量分配<sup>[34]</sup>。分析地上生物量与分蘖、根冠比及生物量各分配参数之间的相互关系(表3)。可以看出,地上生物量与分蘖数成显著的正相关( $r = 0.508, P < 0.0001$ ),而与根冠比( $r = -0.264, P < 0.0001$ )和根分配( $r = -0.282, P < 0.0001$ )成显著的负相关。从前面图1和图3比较中可以看出,分蘖数增大的处理下,地上生物量均发生了超补偿。所有刈割处理下根冠比都是减小的,没有出现大于对照的情况(图4)。这个结果说明,冷地早熟禾在资源的分配过程中存在一个权衡。当地上部分刈割时,一方面由于顶端优势的打破,刺激了休眠芽的活动而产生出更多的新生分

蘖,导致地上生物量的增加<sup>[21]</sup>;另一方面,由于自身和邻居植物遮阴的减小,光透射增强,整个植物刈割后剩余叶片光合作用能力的增加超过了减少<sup>[35]</sup>,产生的资源主要投资于茎( $r = 0.277, P < 0.0001$ )和繁殖( $r = 0.216, P < 0.0001$ )部分的生长(表3);同时,植物减少了资源向地下部分的运输,而将地下部分贮藏的资源进行了重新分配,以促进地上部分的生长。资源从地下部分到地上部分的再分配可以很好的解释植物对刈割的补偿反应<sup>[13]</sup>。冷地早熟禾在刈割后主要是通过消耗地下部分的资源来促进地上部分补偿生长的。对冷地早熟禾来说,这可能是一个比较重要的补偿机制。因为刈割强度为90%刈割时,植株剩余叶片已经很少,补偿性光合作用产生的资源不可能提供植物生长和存活全部资源所需;顶端优势的打破虽然在一定程度上刺激分蘖增加,但产生新分蘖也需要资源的投入,在这种情况下,根部贮藏的资源就显得尤为重要。对多年生植物而言,根部贮藏的资源主要用于成功越冬和下一年的返青。冷地早熟禾对于刈割干扰,在当年生长、存活和下一年的返青之间选择了前者。当然,这种选择可能有一个阈值,如何保证植物不会将地下部分的资源耗尽,而且能够成功越冬和下一年返青,其权衡机制有待进一步研究。

综上所述,不刈割条件下,施肥显著促进冷地早熟禾的生长,但是在刈割条件下,施肥对植物的生长没有明显促进的作用甚至有负作用。不施肥时,刈割可导致冷地早熟禾地上生物量的增加并发生超补偿,但程度因刈割强度、刈割频度和刈割时间而异;施肥时,刈割没有或很少促进超补偿。超补偿发生时资源贫瘠的环境条件可能是必需的。冷地早熟禾发生超补偿是以损耗地下部分的资源为代价的,刈割刺激分蘖的增加对超补偿的发生也有一定的贡献。对于以冷地早熟禾为优势种的草地而言,如草地只作为秋季收获草场而不进行放牧,施肥将可能得到高产;如草地作为夏季牧场,不施肥且适度的放牧将提高草地的生产力,施肥则会造成财力的浪费。

表3 地上生物量与各生长参数的相关分析结果

Table 3 Results of Correlation analysis between aboveground biomass and growth parameters

| 生长参数<br>Growth parameters    | 地上生物量 Aboveground biomass |             |
|------------------------------|---------------------------|-------------|
|                              | 相关系数<br><i>R</i>          | 显著性<br>Sig. |
| 分蘖数 Tiller number            | 0.508                     | < 0.0001    |
| 根冠比 Root/shoot ratio         | -0.264                    | < 0.0001    |
| 根分配 Root allocation          | -0.282                    | < 0.0001    |
| 茎分配 Stem allocation          | 0.277                     | < 0.0001    |
| 叶分配 Leaf allocation          | -0.16                     | < 0.0001    |
| 繁殖分配 Reproduction allocation | 0.216                     | < 0.0001    |

## References:

- [ 1 ] McNaughton S J. On plant and herbivores. *American Naturalist*, 1986, 128:765-770.
- [ 2 ] Evans A S. Whole-plant responses of *Brassica campestris* (Cruciferae) to altered sink-source relations. *American Journal of Botany*, 1991, 78: 394-400.
- [ 3 ] Holland J N, Cheng W X, Crossley D A. Herbivore-induced changes in plant carbon allocation; assessment of belowground C fluxes using carbon-14. *Oecologia*, 1996, 107:87-94.
- [ 4 ] Hartemink N, Jongejans E, de Kroon H. Flexible life history responses to flower and rosette bud removal in three perennial herbs. *Oikos*, 2004, 105: 159-167.
- [ 5 ] Trlica M J, Rittenhouse L R. Grazing and plant performance. *Ecological Applications*, 1993, 3: 21-23.
- [ 6 ] Georgiadis N J, Ruess R W, McNaughton A J, Western D. Ecological conditions that determine when grazing stimulate grass production. *Oecologia*, 1989, 81:316-322.
- [ 7 ] Ferraro D O, Oesterheld M. Effect of defoliation on grass growth, A quantitative review. *Oikos*, 2002, 98: 125-133.
- [ 8 ] Yamauchi A, Yamamura N. Herbivory promotes plant production and reproduction in nutrient-poor conditions: effects of plant adaptive phenology. *American Naturalist*, 2004, 163: 138-153.
- [ 9 ] Hik D S, Jefferies R L. Increases in the net above-ground primary productivity of a salt-marsh forage grass: A test of the predictions of the Herbivore-Optimization Model. *Journal of Ecology*, 1990, 78: 180-195.
- [ 10 ] Klimeš L, Klimešová 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*, 2001, 15: 363-382.
- [ 11 ] Reich P B, Walters M B, Krause S C, Vanderklein D W, Raffe K F, Tabone T. Growth, nutrition and gas-exchange of *Pinus resinosa* following artificial defoliation. *Trees-Structure and Function*, 1993, 7: 67-77.
- [ 12 ] Oesterheld M, McNaughton S J. Intraspecific variation in the response of *Themeda triandra* to defoliation: the effect of time of recovery and growth rates on compensatory growth. *Oecologia*, 1988, 77: 181-186.
- [ 13 ] Li B, SHIBUYA T, YOGO Y, HARA T. Effects of ramet clipping and nutrient availability on growth and biomass allocation of yellow nutsedge. *Ecological Research*, 2004, 19: 603-612.
- [ 14 ] Zhao W, Chen S P, Lin G H. Compensatory growth responses to clipping defoliation in *Leymus chinensis* (Poaceae) under nutrient addition and water deficiency conditions. *Plant Ecology*, 2008, 196: 85-99.
- [ 15 ] 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.
- [ 16 ] Wang H Y, Du G Z, Ren Q J. The impacts of population density and fertilization on compensatory responses of *Elymus nutans* to mowing. *Acta phytocologica Sinica*, 2003, 27(4), 477-483.
- [ 17 ] Huhta A P, Hellstrom K, Rautio P and Tuomi J. A test of the compensatory continuum: fertilization increases and belowground competition decreases the grazing tolerance of tall wormseed mustard (*Erysimum strictum*). *Evolutionary Ecology*, 2000, 14: 353-372.
- [ 18 ] Gedroc J J, McConnaughay K D M, Coleman J S. Plasticity in root/shoot partitioning: optimal, ontogenetic, or both? *Functional Ecology*, 1996, 10: 44-50.
- [ 19 ] Dong M, de Kroon H. Plasticity in morphology and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass forming stolons and rhizomes. *Oikos*, 1994, 70: 99-106.
- [ 20 ] 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.
- [ 21 ] Maschinski J, Whitham T G. The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability and timing. *American Naturalist*, 1989, 134: 1-19.
- [ 22 ] Bonser S P, Aarssen L W. Meristem allocation: a new classification theory for adaptive strategies in herbaceous plants. *Oikos*, 1996, 77: 347-352.
- [ 23 ] Geber M A. The cost of meristem limitation in *Polygonum arenastrum*: negative genetic correlations between fecundity and growth. *Evolution*, 1990, 44: 799-819.
- [ 24 ] Frank D A, McNaughton S J. Evidence for the promotion of aboveground grassland production by native large herbivores in Yellowstone National Park. *Oecologia*, 1993, 96: 157-161.
- [ 25 ] Nolet B A. Overcompensation and grazing optimization in a swan-pondweed system? *Freshwater Biology*, 2004, 49: 1391-1399.
- [ 26 ] Van Der Graaf A J, Stahl J, Bakker J P. Compensatory growth of *Festuca rubra* after grazing: can migratory herbivores increase their own harvest

during staging? *Functional Ecology*, 2005, 19: 961-969.

- [27] Milchunas D G, Lauenroth W K. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological monographs*, 1993, 63: 327-366.
- [28] Bergelson J, Crawley M J. Herbivory and *Ipomopsis aggregata*: the disadvantages of being eaten. *American Naturalist*, 1992, 139: 870-872.
- [29] Miao S L, Bazzaz F A, Primack R B. Effects of maternal nutrient pulse on reproduction of two colonizing plantago species. *Ecology*, 1991, 72: 586-596.
- [30] Obeso J R. Effects of the defoliation and girdling on fruit production in *Ilex aquifolium*. *Functional Ecology*, 1998, 12: 486-491.
- [31] Del-Val E, Crawley M J. Are grazing increaser species better tolerators than decreasers? An experimental assessment of defoliation tolerance in eight British grassland species. *Journal of Ecology*, 2005, 93: 1005-1016.
- [32] Ramula S. Responses to the timing of damage in an annual herb: Fitness components versus population performance. *Basic and Applied Ecology*, 2008, 9: 233-242.
- [33] Belsky A J. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist*, 1986, 127: 870-892.
- [34] Martínez Moreno D, Núñez-Farfán J, Terrazas T, del Mar Lucero R P, Trinidad-Santos A, Carlos T L, Larque-Saavedra A. Plastic responses to clipping in two species of *Amaranthus* from the Sierra Norte de Puebla, Mexico. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 1999, 46: 225-234.
- [35] Meyer G A. Mechanisms promoting recovery from defoliation in goldenrod (*Solidago altissima*). *Canadian Journal of Botany*, 1998, 76: 450-459.

#### 参考文献:

- [15] 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.
- [16] 王海洋, 杜国祯, 仁青吉. 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): 477-483.