

DOI: 10.5846/stxb201402240315

马志良, 高顺, 杨万勤, 朱鹏, 吴福忠, 谭波. 遮荫对撂荒地草本群落生物量分配和养分积累的影响. 生态学报, 2015, 35(16): 5279-5286.

Ma Z L, Gao S, Yang W Q, Zhu P, Wu F Z, Tan B. Effects of shading treatments on biomass and nutrient accumulation of herb community in abandoned land in the subtropical region. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(16): 5279-5286.

遮荫对撂荒地草本群落生物量分配和养分积累的影响

马志良, 高 顺, 杨万勤*, 朱 鹏, 吴福忠, 谭 波

四川农业大学生态林业研究所, 四川省林业生态工程省级重点实验室, 成都 611130

摘要: 城市化进程导致农村出现大量的撂荒地, 了解撂荒地不同利用方式下的植物群落动态可为撂荒地利用与管理提供重要的基础数据。撂荒地栽植与没有栽植林木是否影响林下草本群落的生物量分配与养分积累仍有待于研究。采用 50%—95% 遮荫网处理, 模拟林下光环境对撂荒地草本群落生物量分配和养分积累特征的影响。结果表明: 随着遮荫强度增加, 群落总生物量显著降低。遮荫处理显著降低了地上生物量及其分配比例, 而对根部生物量的影响不显著, 却显著提高了根部生物量的分配比例。光照强度与总生物量和地上生物量呈极显著正相关。遮荫处理显著降低了群落地上部分 C 含量, 显著提高了 P、K 含量, 对 N 含量影响不显著; 遮荫处理也显著提高了根部 C、N、P 含量, 但对 K 含量的影响不显著。随遮荫强度增加, 地上部分 C、N、P、K 的分配比例显著降低, 根部 C、N、P、K 的分配比例显著提高。相关分析表明, 光照强度仅与地上部分 N 含量、根部 C、N、P 含量极显著相关。遮荫处理显著降低了地上部分 C:N、C:P 和地下部分的 C:N, 但对地下部分 N:P、C:P 影响不显著。可见, 遮荫将影响撂荒地草本植物群落地上部分生物量和养分积累, 而根部对光照强度改变的响应不敏感。

关键词: 遮荫; 撂荒地; 草本群落; 生物量分配; 养分积累

Effects of shading treatments on biomass and nutrient accumulation of herb community in abandoned land in the subtropical region

MA Zhiliang, GAO Shun, YANG Wanqin*, ZHU Peng, WU Fuzhong, TAN Bo

Key Laboratory of Ecological Forest Engineering of Sichuan Province, Institute of Ecology & Forestry, Sichuan Agriculture University, Chengdu 611130, China

Abstract: Urbanization in China results in a large amount of abandoned land in hilly regions. Understanding the dynamics of plant communities in abandoned land under different utilizations will be helpful to efficiently manage and utilize such land. Theoretically, different uses of abandoned land might produce different light environments, which might influence the biomass and nutrient accumulation of herb communities in abandoned land. Developing plantations is a universal way of utilizing the abandoned land. As yet, little information is available about planted trees and their effect on the biomass allocation and nutrient accumulation of the herb communities in the abandoned land of the subtropical region. In order to understand the shifts of herb communities in the abandoned land after planting trees, therefore, the light environments under the plantation were simulated using a 50%—95% shading net, and the characteristics of biomass allocation and nutrient accumulation of the herb community under the simulated light regimes was investigated. The results showed that the total biomass of herb communities significantly decreased with the decreases of light intensity. Significant changes were observed in the aboveground biomass and its allocation proportion under shading treatments. However, the root biomass showed no significant changes compared to the control, and its allocation proportions significantly increased. There was a

基金项目: 国家“十二五”科技支撑计划(2011BAC09B05); 四川省杰出青年学术与技术带头人培育项目(2012JQ0008, 2012JQ0059); 中国博士后科学基金(2013M540714, 2012T50782)

收稿日期: 2014-02-24; **网络出版日期:** 2014-10-08

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: scyangwq@163.com

significantly positive correlation between light intensity and aboveground biomass. Under shading treatments, the carbon content significantly decreased in the aboveground part, but the contents of phosphorus and potassium significantly increased. However, the N content was not significant affected. The shading treatments significantly increased the contents of carbon, nitrogen, and phosphorus in root tissues, but only slightly influenced the potassium content. The proportions of carbon, nitrogen, phosphorus, and potassium allocation in the aboveground part significantly decreased with decreasing light intensity, but these values significantly increased in the roots. These findings reveal that the changes of nitrogen content in the aboveground part as well as the contents of carbon, nitrogen, and phosphorus in the roots were significantly related with light intensity. In addition, the ratios of carbon-to-nitrogen (C:N) and carbon-to-phosphorus (C:P) in the aboveground part were significantly decreased. No significant changes of N:P and C:P were observed, but the carbon-to-nitrogen (C:N) in the roots significantly decreased. These results suggest that shading mainly affects biomass and nutrient accumulation in the aboveground part of herb communities in abandoned land, but changes in the root are not sensitive enough for shading treatments.

Key Words: shading treatment; abandoned land; herb community; biomass allocation; nutrient accumulation

我国正处于城市化过程中,大量的农村青壮年劳动力拥入城市,导致山丘区出现大量的撂荒地,理解不同撂荒地利用方式下的植物群落动态是撂荒地可持续利用与管理的基础。发展人工林是有效利用撂荒地的重要途径之一。这些撂荒地在栽植人工林后,林下的光环境是否影响其草本群落的生物量分配与养分积累?迄今尚缺乏相应的研究。

草本植物群落是森林生态系统的重要组成部分,在促进森林养分循环和维持森林生产力等方面起着关键作用^[1]。草本群落在森林生态系统中具有最高的物种丰富度,在生态系统物种多样性中占有重要地位,极大地影响着森林生态系统的能量流动^[2]。然而,草本层作为森林的冠下层植被,不仅受到立地条件(地形、土壤类型、土壤养分有效性等)的影响,而且受到冠上层的树种组成、林冠结构遮荫作用的影响^[3]。林冠层结构对林下草本层的影响程度远超过立地条件,林地光环境的异质性是造成森林群落结构不同的主要因素^[4-5]。研究表明,中林龄以上的林地光照强度仅为全光照的 30%—60%^[6],而在天然常绿阔叶林中,因受树木自身死亡、砍伐、以及自然灾害等因素的影响而形成大小不同的林窗,其内部最显著的变化就是光照强度的改变^[7]。林地内光照条件的不同会影响到与之相关联的水分、温度等因子,从而形成异质性的微环境,对林下植被层更新、生长发育、生物量的分配及 C、N、P、K 等元素的利用等产生不同的影响^[8]。植株可以通过改变生长策略和生理过程来适应林内光环境的改变^[9],如在低光照强度下,植株往往增加对地上部分的生物量分配比例来增加对光能的捕获和利用^[10]。由此可见,林地内光环境改变将显著影响林下草本植物群落更新、生物量及其分配和 C、N、P、K 等元素的利用及 C:N:P 化学计量特征。

然而,以往关于林地草本层生物量分配特征和营养元素利用的研究多关注系统内的几种优势植物^[11-12],这仅能从个体水平上说明生态系统的物质和能量循环过程,而生态系统具有物种多样性,各个物种之间又会产生很强的相互作用,在群落水平上植物生长状况、生物量分配和养分利用可能与个体水平有所差异,因此本文以亚热带一个典型草本群落为研究对象,采用遮荫试验(50%—95%遮荫网处理),研究了模拟林地光照对撂荒地草本植物群落的生物量及其分配和 C、N、P、K 等营养元素的积累格局及 C:N:P 化学计量特征,旨在为提高撂荒地生产力和空间综合利用效率提供基础理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

本试验研究区域位于四川省崇州市桤泉镇四川农业大学现代农业研发基地。该基地建立在撂荒两年的农田上,占地面积 133.33 hm²,坐落于四川盆地岷江中游川西平原西部,地理坐标 103°38'31"—103°39'22"E,

30°33'16"—30°33'54"N,四川盆地为亚热带湿润季风气候,年平均降雨量 1015.2 mm,降雨主要集中在 5—9 月。年平均气温 16.0 °C,年平均日照时数 1161.5 h,平均无霜期 283d,降雪稀少。土壤类型为老冲积黄壤。研究区域内无乔木、灌木等木本植物,草本植物主要有青蒿(*Artemisia annua*)、空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、稗草(*Echinochloa crusgalli*)、虻子草(*Leptochloa panicea*)、牛繁缕(*Malachium aquaticum*)、藜(*Chenopodium album*)、野苋菜(*Amaranthus viridis*)等。

1.2 试验方法

1.2.1 样地设置

根据前期调查,于 2013 年 1 月初在研究区域内选择草本植物长势良好、物种分布均匀、无高大乔木和灌木遮掩、地形平坦的空旷地表,搭设拱形钢架遮荫棚,其规格为长宽各 3 m,高 2.5 m。遮荫处理采用同一生产厂家生产的不同密度的黑色遮荫网上部及四周覆盖,遮荫处理共设置 5 个光照强度梯度,对应的遮荫网密度分别为 50%、65%、75%、85%、95%。遮荫网的密度越大,遮荫棚内光照强度越弱,各处理的光照强度由 TES-1332A 照度计测得后换算成相对光照强度,各处理相对光照强度依次为 72%、62%、55%、45%、32%,分别标记为 L72、L62、L55、L45、L32。每种密度的遮荫棚设置 3 组重复,一共搭设 15 个遮荫棚,同时在自然光照条件下设置 3 组对照试验(CK, 相对光照强度 100%),共 18 组处理。试验所选择的草本群落物种以青蒿、空心莲子草、狗尾草等为优势种。

1.2.2 生物量采集

2013 年 8 月 12 日在植物生长季节中期对每组处理进行刈割测产,其中地上生物量的获得方法为在每组处理内选择植物群落生长良好、长势一致的 1m×1m 的样方,把样方内所有草本植物地上部分齐地面刈割,做好标记后带回实验室;根部生物量的获得方法为采用挖土块法,即将同一样方内 20cm 深度土壤全部挖出放置于小孔径的尼龙网袋中,去除大块不含细根的土块后,用自来水将所有植物根部冲洗干净。所得地上部分和根部样品均在 65°C 的烘箱内烘干至恒重,以单位面积干物质重作为地上生物量和根部生物量的数据。

1.2.3 室内分析测定

每个样方内的生物量样品混合均匀后取一部分粉碎,用于样品全 C、N、P、K 含量的测定。样品全 C 采用重铬酸钾氧化-外加热法测定(LY/T 1237—1999);样品全 N、P、K 待测液用浓 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮法制备(NY/T 2017—2011),全 N、全 P、全 K 分别采用半微量凯氏定氮法(LY/T 1228—1999)、钼锑抗比色法(LY/T 1270—1999)和原子吸收分光光度法测定(LY/T 1270—1999)。

1.2.4 数据统计分析

使用 Excel 和 SPSS 20.0 进行数据统计与分析,利用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)进行不同遮荫处理间差异显著性检验($\alpha = 0.05$ 水平)。

2 结果与分析

2.1 生物量及其分配

由图 1 可见,除 L72 遮荫处理下群落总生物量与对照组(CK)差异不显著外($P > 0.05$),其余遮荫处理下群落总生物量均显著($P < 0.05$)低于对照组(CK)。各处理下撂荒地草本群落总生物量大小顺序依次为 CK (471.82 ± 1.73) g/m² > L72 (438.2 ± 26.78) g/m² > L62 (355.55 ± 28.85) g/m² > L45 (330.24 ± 8.99) g/m² > L32 (311.45 ± 51.67) g/m² > L55 (307.74 ± 20.11) g/m²。就不同部位生物量来看,遮荫处理显著($P < 0.05$)降低了群落地上部分生物量,而对根部生物量的影响不显著($P > 0.05$)。就分配比例来看,遮荫处理显著($P < 0.05$)降低了地上部分生物量的分配比例而显著($P < 0.05$)提高了根部生物量的分配比例,其效应随遮荫强度的增强而增强。从图 2 中可以看出,光照强度与总生物量和地上生物量呈极显著($P < 0.01$)正相关,而与根部生物量的相关性不显著($P > 0.05$),说明撂荒地草本植物群落的地上部分对光照强度的变化响应敏感,而根部对其变化响应不敏感。

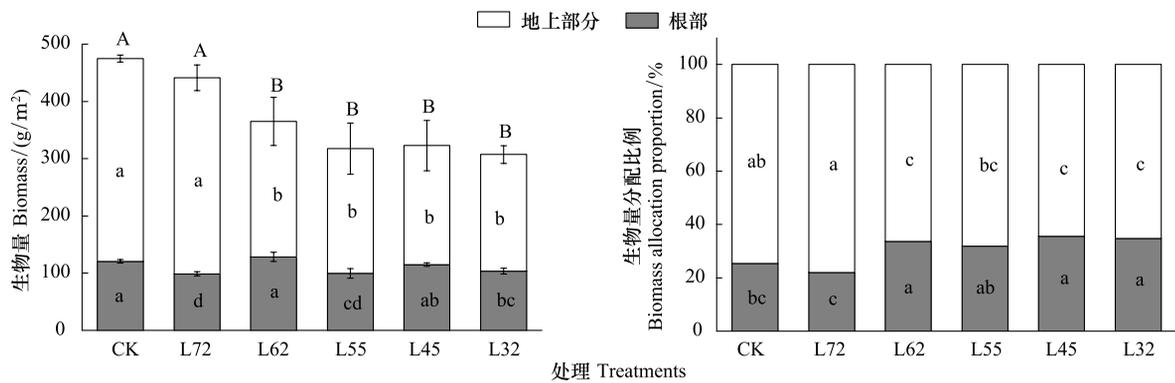


图1 不同遮荫处理下地上部分和根的生物量

Fig.1 Biomass of aboveground part and root between different shading treatments

图中横线表示标准差;不同小写字母表示不同处理之间相同部位的生物量之间差异显著($P < 0.05$);不同大写字母表示不同处理下总生物量之间差异显著($P < 0.05$)

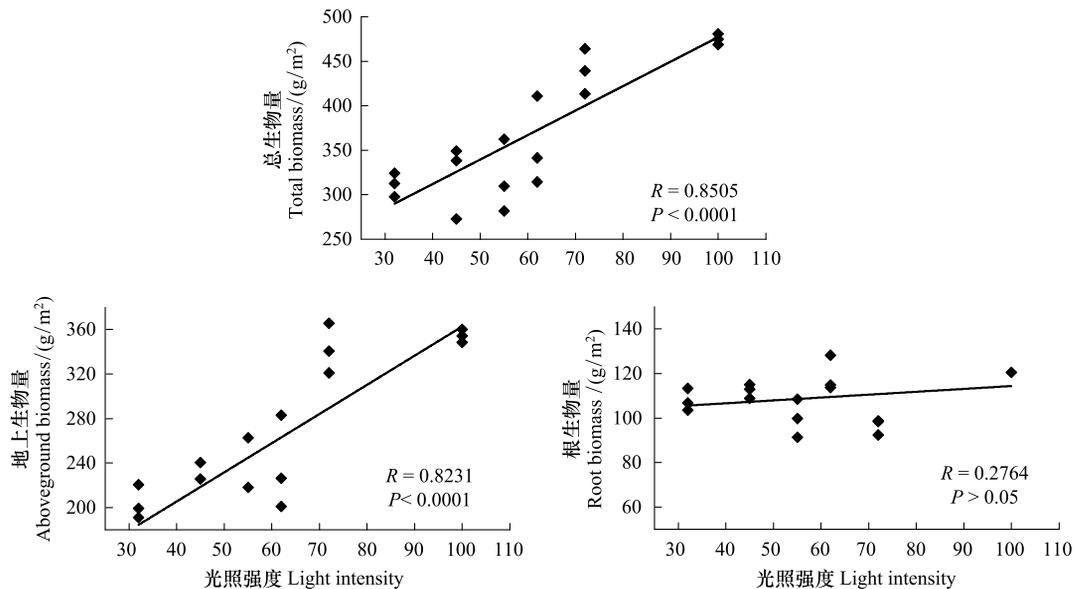


图2 相对光照强度与草本植物生物量之间的关系

Fig.2 Correlation about relative light intensity and biomass of herbaceous plants

2.2 C、N、P、K 含量及其分配比例

由表 1 可见,与对照组(CK)比较,遮荫处理显著($P < 0.05$)降低了撂荒地草本群落地上部分 C 含量,显著($P < 0.05$)提高了地上部分 P、K 含量。尽管遮荫处理下地上部分 N 含量稍有升高,但其影响没有达到显著($P > 0.05$)水平;根部 C、N、P 含量在遮荫处理下显著($P < 0.05$)提高,而没有显著影响根部 K 含量($P > 0.05$)。由图 3 可见,遮荫处理对不同部位的元素分配比例影响显著($P < 0.05$),随遮荫强度的增加,群落地上部分 C、N、P、K 的分配比例显著($P < 0.05$)降低,而根部 C、N、P、K 的分配比例显著($P < 0.05$)提高,其效应随遮荫强度的增强而增强。同时还发现同一遮荫处理下地上部分 C、N、P、K 的分配比例均明显高于根部。

2.3 化学计量比

由表 2 可见,遮荫处理对撂荒地草本群落地上部分的 C:N、N:P、C:P 影响显著($P < 0.05$)。遮荫处理使群落地上部分 C:N、C:P 显著($P < 0.05$)降低,但 L55、L32 两个遮荫处理下的地上部分 N:P 显著($P < 0.05$)高于对照组(CK),L45、L62、L72 三个遮荫处理下的 N:P 显著($P < 0.05$)低于对照组(CK)。遮荫处理对群落根部的 N:P、C:P 没有显著($P > 0.05$)影响,但是使群落根部 C:N 显著($P < 0.05$)降低。

表 1 不同遮荫处理下地上部分和根部的 C、N、P、K 含量(平均值±标准差)

Table 1 Contents of C, N, P, K of aboveground part and root under different shading treatments (mean±SD)

含量 Contents/ (g/kg)	处理 Treatments	地上部分 Aboveground part	根 Root	含量 Contents/ (g/kg)	处理 Treatments	地上部分 Aboveground part	根 Root
C	CK	336.73±17.58a	233.57±17.54c	P	CK	2.72±0.15c	1.49±0.11d
	L72	252.29±32.75cd	371.08±30.26a		L72	3.05±0.16b	3.13±0.20a
	L62	307.99±14.35ab	283.43±18.97b		L62	3.25±0.08b	2.45±0.38c
	L55	224.92±17.67d	368.04±0.68a		L55	2.51±0.17c	2.44±0.30c
	L45	288.72±9.66b	348.85±26.20a		L45	3.53±0.08a	2.66±0.16bc
	L32	284.11±3.44bc	349.57±25.96a		L32	2.66±0.06c	2.87±0.05ab
N	CK	22.88±2.48b	8.67±0.41d	K	CK	14.16±0.97c	8.79±0.58b
	L72	21.82±2.07b	17.36±1.67b		L72	14.63±0.56bc	8.77±0.75b
	L62	24.18±1.22b	12.01±1.87c		L62	16.43±0.57a	10.28±0.3a
	L55	24.43±0.71b	13.06±2.40c		L55	13.91±0.67c	8.85±0.09b
	L45	23.12±1.56b	16.14±1.30b		L45	12.57±0.64d	8.01±0.13c
	L32	19.48±0.53a	21.93±0.37a		L32	15.40±0.28ab	8.92±0.14b

不同小写字母表示不同处理之间差异显著($P < 0.05$)

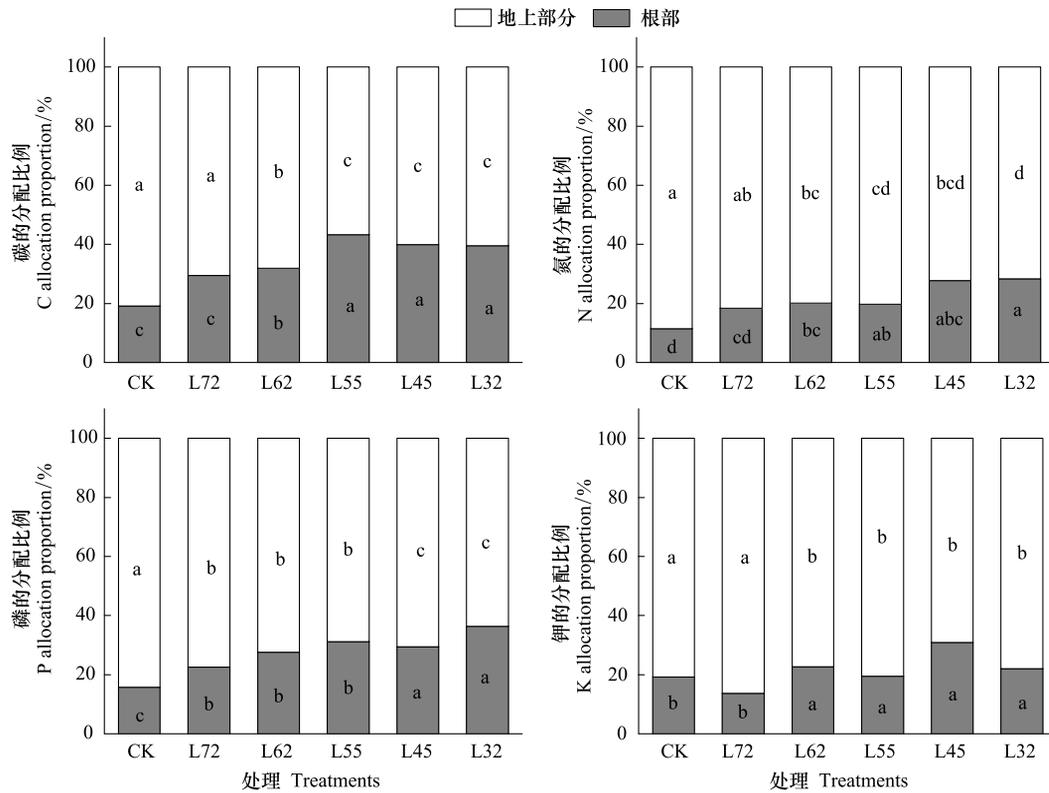


图 3 不同遮荫处理下元素的分配比例

Fig.3 Allocation proportion of C, N, P, K under the different shading treatments

不同小写字母表示不同处理之间差异显著($P < 0.05$)

2.4 光照强度与元素含量及化学计量比的关系

光照强度与元素含量及化学计量比关系见表 3。由表 3 可知,光照强度与地上部分 N 含量极显著($P < 0.01$)负相关,与 C:N 极显著($P < 0.01$)正相关,但是与地上部分 C、P、K 含量及 N:P、C:P 相关性不显著($P > 0.05$)。光照强度与根部 C、N、P 含量均极显著($P < 0.01$)负相关,与根部 C:N 显著($P < 0.05$)正相关。

表 2 不同遮荫处理下的化学计量比(平均值±标准差)

处理 Treatments	C:N		N:P		C:P	
	地上部分 Aboveground part	根 Root	地上部分 Aboveground part	根 Root	地上部分 Aboveground part	根 Root
CK	14.89±2.43a	26.93±0.90ab	8.43±1.03c	5.84±0.74b	123.90±13.71a	157.76±18.53a
L72	11.58±1.37bc	21.58±3.37c	7.15±0.43d	5.55±0.74b	82.98±5.29d	119.23±6.09c
L62	12.74±0.34ab	23.85±2.53abc	7.45±0.54cd	5.02±1.29b	94.89±3.09c	118.20±18.14c
L55	9.22±0.93d	28.78±4.97a	9.76±0.78b	5.42±1.25b	89.58±2.81cd	152.52±9.98ab
L45	12.51±0.51b	21.75±2.86bc	6.55±0.39d	6.10±0.84ab	81.75±8.01d	131.36±2.65abc
L32	9.64±0.15cd	15.93±0.94d	11.08±0.39a	7.6±0.07a	106.74±20.04b	121.89±4.56bc

不同小写字母表示不同处理之间化学计量比差异显著($P < 0.05$)

表 3 光照强度与元素含量及化学计量比的关系

项目 Item	C	N	P	K	C:N	N:P	C:P
地上部分 Aboveground part	0.397	-0.598**	-0.123	-0.009	0.663**	-0.325	0.443
根 Root	-0.644**	-0.758**	-0.642**	0.103	0.532*	-0.406	0.368

**表示 0.01 水平上显著相关; *表示 0.05 水平上显著相关

3 讨论

植物生物量作为植物初级生产力的一部分,是研究生态系统生产力和估算植被碳库的基础参数,对生态系统能量流动、物质循环和生物地球化学循环过程具有重要意义^[13]。植物地上和地下生物量的积累及分配主要受到环境中可利用资源(如光照,水分,养分等)、物种组成、植株大小等变化的影响^[14]。光是影响植物生长发育和生存的重要环境因子之一,植物对不同光环境的响应策略具有很大差异^[15]。绝大多数研究结果表明,降低光照强度,植物光合作用减弱,初级生产力降低,单位叶面积上制造的有机质减少,从而单位面积上累积的生物量减少^[16]。本研究结果中,随着遮荫强度的增加,光照强度逐渐降低,群落的总生物量显著($P < 0.05$)减少,群落地上生物量在低光照强度下也显著($P < 0.05$)减少,但是光照强度对根部生物量影响不显著($P > 0.05$)。相关分析也表明,地上部分生物量与光照强度显著($P < 0.01$)正相关,而根部生物量与光照强度相关性不强,这说明撂荒地草本植物群落的地上部分对光照强度的变化响应敏感,而根部对其变化响应不敏感。撂荒地栽植人工林后,将导致群落空间的光照强度降低,草本植物群落的生产力将降低。从分配比例来看,弱光环境下,群落生物量增加了对根部的分配比例,而减少了对地上部分的分配比例,这与一些研究结果不一致。安慧等^[17]和韩忠明等^[18]认为植物在弱光环境下相对生长速率放缓,植物通过改变其外部形态,减少对根部生物量的分配,增加对茎和叶的分配,增加叶面积比来适应弱光环境。本研究表明,弱光环境增加了草本植物群落地下生物量的分配,这将有利于群落根系的生长,增加对营养元素的吸收利用。植物在养分亏缺时,也会将更多的资源分配给根部,来获取更多的地下养分资源提高其竞争能力和生存适合度,而且植物的种间差异也可能导致生物量分配对光照强度变化的响应不同^[19]。

光照强度影响植物的光合作用和对营养元素的吸收、利用、分配,不同的营养元素对光照强度的响应不同,C、N、P、K等营养元素随着生物量的不均衡分配而在植物体内具有不同的含量^[8]。一般来说,弱光条件下,植物会加大对地上部分的投入,首先满足地上部分的生长发育,地上部分的矿质元素的含量有所提高^[10]。本研究结果中,遮荫促进群落地上部分P、K的累积,使得P、K含量在遮荫处理下显著高于自然光照处理。遮荫处理下C含量显著($P < 0.05$)低于自然光照处理,这可能是因为在弱光下群落的光合作用受阻,合成的有机物质减少造成的。此外,光照强度与地上部分N含量呈极显著($P < 0.01$)负相关,光照强度越强,地上部分对N的吸收利用就越少,从而分配给地上部分的N也越少。根部C、N、P含量在遮荫处理下显著($P < 0.05$)提高,原因可能与光合产物的分配有关,光照强度主要通过有机物质的整体分配来影响C、N、P、K的含量^[20]。

光照强度与根部 C、N、P 含量均呈极显著 ($P < 0.01$) 负相关,遮荫处理下的根部生物量分配比例增加,弱光环境下将有更多的 C、N、P 在根部累积,因此根部 C、N、P 含量也增加。遮荫处理对地上部分和根部的元素累积及其分配比例具有显著 ($P < 0.05$) 影响,群落在低光照水平上将更多的营养物质累积到根部,促进根部的生长发育,以吸收更多的水分和营养物质。地上部分的 C、N、P、K 的分配比例均显著 ($P < 0.05$) 降低,而根部 C、N、P、K 的分配比例则显著 ($P < 0.05$) 提高,这也说明遮荫处理能促进营养元素在根部的累积。

在不同的环境条件下植物会进行不同的生理生化反应,植物通过调节 C、N、P 的代谢和循环使其具有不同的含量和分布,最终表现出特定的元素生态化学计量学特征^[21]。N 和 P 是陆地生态系统植物生长最主要的限制性元素,植物对 N、P 的吸收和运输所需的能量最终是靠光合作用提供。当养分充足时,光照减弱会导致植物地上部分快速生长以捕获更多的光能,使植物地上部分 N:P 减小;而光照增加可使植物地上部分的生长速度放缓,导致植物 N:P 增加^[22-23]。有关研究表明,植物叶片的 N 含量随光照增强而降低,随着光照强度增加,植物叶片的 C:N 可能增加^[24-25]。本研究结果与此一致,遮荫处理下群落地上部分 C:N、C:P 显著 ($P < 0.05$) 降低,但是只有 C:N 与光照强度显著 ($P < 0.05$) 正相关,即光照越强,群落 C:N 越大,这与遮荫处理下的地上部分 C 含量降低,而 N、P 含量有所升高有关^[25]。光照强度与地上部分和根部 N:P、C:P 的相关性不强,这可能是土壤营养供应影响了群落的生长和 C、N、P 的分配^[21]。本研究结果显示,群落地上部分的 N:P < 10 ,这说明群落生长可能受到土壤中 N 的限制^[26],原因可能是较低的光照强度影响了草本群落对 N 的吸收利用能力,也可能是土壤中有效态 N 含量不足以满足群落生长发育的需求,这种情况可以通过补施氮肥,来促进撂荒地林下草本植物群落生产力的提高。

参考文献 (References):

- [1] Kerns B K, Thies W G, Niwa C G. Season and severity of prescribed burn in ponderosa pine forests: implications for understory native and exotic plants. *Ecoscience*, 2006, 13(1): 44-55.
- [2] Gilliam F S. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *Bioscience*, 2007, 57(10): 845-858.
- [3] Barbier S, Gosselin F, Balandier P. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanism involved—a critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 2008, 254(1): 1-15.
- [4] Wulf M, Naaf T. Herb layer response to broadleaf tree species with different leaf litter quality and canopy structure in temperate forests. *Journal of Vegetation Science*, 2009, 20(3): 517-526.
- [5] 余敏,周志勇,康峰峰,欧阳帅,米湘成,孙建新. 山西灵空山小蛇沟林下草本层植物群落梯度分析及环境解释. *植物生态学报*, 2013, 37(5): 373-383.
- [6] 覃凤飞,沈益新,周建国,王庆师,孙志成,王波. 遮荫条件下 9 个紫花苜蓿品种苗期形态及生长响应. *草业学报*, 2010, 19(3): 204-211.
- [7] 段文标,王丽霞,陈立新,杜珊,魏全帅,赵健慧. 红松阔叶混交林林隙大小及光照对草本植物的影响. *应用生态学报*, 2013, 24(3): 614-620.
- [8] 霍常富,王政权,孙海龙,范志强,赵晓敏. 光照和氮交互作用对水曲柳幼苗生长、生物量和氮分配的影响. *应用生态学报*, 2008, 19(8): 1658-1664.
- [9] Henriques A R D P, Marcelis L F M. Regulation of growth at steady-state nitrogen nutrition in lettuce (*Lactuca sativa* L.): Interactive effects of nitrogen and irradiance. *Annals of Botany*, 2000, 86(6): 1073-1080.
- [10] Grechi I, Vivin P, Hilbert G, Milin S, Robert T, Gaudillère P. Effect of light and nitrogen supply on internal C:N balance and control of root-to-shoot biomass allocation in grapevine. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 59(2): 139-149.
- [11] 李武斌,何丙辉,钟章成,王力,齐代华,张兴华,娄方海,苟小军. 九寨沟马脑壳金矿山优势草本植物生物量的垂直分布格局. *草地学报*, 2010, 18(5): 643-650.
- [12] 白彦真,谢英荷. 铅对山西省路域优势草本植物生长的影响及铅累积特征. *应用生态学报*, 2011, 22(8): 1987-1992.
- [13] Ives A R, Carpenter S R. Stability and diversity of ecosystems. *Science*, 2007, 317(5834): 58-62.
- [14] Enquist B J, Niklas K J. Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science*, 2002, 295(5559): 1517-1520.
- [15] Salgado-Luarte C, Gianoli E. Herbivory may modify functional responses to shade in seedlings of a light-demanding tree species. *Functional Ecology*, 2011, 25(3): 492-499.

- [16] Gamage H K, Jesson L. Leaf heteroblasty is not an adaptation to shade: seedling anatomical and physiological responses to light. *New Zealand Journal of Ecology*, 2007, 31(2): 245-254.
- [17] 安慧, 上官周平. 光照强度和氮水平对白三叶幼苗生长与光合生理特性的影响. *生态学报*, 2009, 29(11): 6017-6024.
- [18] 韩忠明, 赵淑杰, 刘翠晶, 王云贺, 韩梅, 杨利民. 遮荫对 3 年生东北铁线莲生长特性及品质的影响. *生态学报*, 2011, 31(20): 6005-6012.
- [19] Weiner J. Allocation, plasticity and allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2004, 6(4): 207-215.
- [20] 杜占池, 钟华平. 红三叶人工草地群落营养元素积累量的分配与动态特征. *草业科学*, 2002, 19(6): 24-26.
- [21] 王振南, 杨慧敏. 植物碳氮磷生态化学计量对非生物因子的响应. *草业科学*, 2013, 30(6): 927-934.
- [22] Sims L, Pastor J, Lee T, Dewey B. Nitrogen, phosphorus and light effects on growth and allocation of biomass and nutrients in wild rice. *Oecologia*, 2012, 170(1): 65-76.
- [23] Zheng S X, Shanguan Z P. Spatial patterns of leaf nutrient traits of the plants in the Loess Plateau of China. *Trees*, 2007, 21(3): 357-370.
- [24] 李海云, 刘焕红. 夜间补光对黄瓜幼苗激素含量及养分吸收的影响. *中国农学通报*, 2013, 29(16): 74-78.
- [25] 刘国顺, 云菲, 史宏志, 王可, 张春华, 宋晶. 光、氮及其互作对烤烟含氮化合物含量、抗氧化系统及品质的影响. *中国农业科学*, 2010, 43(18): 3732-3741.
- [26] Aerts R, Wallén B, Malmer N. Growth-limiting nutrients in Sphagnum-dominated bogs subject to low and high atmospheric nitrogen supply. *The Journal of Ecology*, 1992, 80(1): 131-140.