

DOI: 10.5846/stxb201810222280

木兰, 张璞进, 单玉梅, 温超, 晔霁罕, 常虹, 邱晓, 孙海莲, 任婷婷, 陈世革, 白永飞, 黄建辉. 短期氮、水添加对放牧背景下荒漠草原短花针茅叶片属性的影响. 生态学报, 2021, 41(2): 522-534.

Mu L, Zhang P J, Shan Y M, Wen C, Ye R H, Chang H, Qiu X, Sun H L, Ren T T, Chen S P, Bai Y F, Huang J H. Influence of short-term nitrogen and water addition on the leaf traits of *Stipa breviflora* in a desert steppe under different grazing intensities. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(2): 522-534.

短期氮、水添加对放牧背景下荒漠草原短花针茅叶片属性的影响

木 兰^{1,2}, 张璞进^{2,*}, 单玉梅², 温 超², 晔霁罕², 常 虹², 邱 晓², 孙海莲², 任婷婷³, 陈世革³, 白永飞³, 黄建辉^{3,4}

1 内蒙古大学生态与环境学院, 呼和浩特 010021

2 内蒙古自治区农牧业科学院, 呼和浩特 010031

3 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

4 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 叶片属性是反映植物对环境变化敏感程度的重要特征, 可在一定程度上预测植物对放牧干扰后的恢复能力。短花针茅 (*Stipa breviflora*) 是内蒙古荒漠草原的主要建群种。在不同放牧强度背景下的短花针茅草原开展了围封模拟放牧持续利用的实验, 同时进行添加氮素和水分的恢复措施, 测定了 7 月和 9 月中旬建群种短花针茅叶片的比叶面积、叶干物质含量, 以及叶片全氮、叶片全磷和叶片全碳含量, 分析水分和氮素添加对建群种短花针茅叶片的影响, 探讨不同放牧强度下短花针茅可持续利用的氮水调控机制。结果显示, 氮素和水分添加显著地增加了短花针茅叶片氮含量, 降低了叶片碳氮比; 放牧强度也显著地增加了叶片氮含量, 且轻度放牧下的叶片氮含量 (20.36 g/kg) 显著高于对照 (18.80 g/kg); 生长末期短花针茅的比叶面积、叶片碳含量、叶片碳氮比和叶片碳磷比显著高于生长盛期, 叶片氮含量和磷含量显著低于生长盛期; 在生长盛期和生长末期, 不同放牧强度背景下对短花针茅所采取的氮素和水分的供给措施也不同。研究结果表明在放牧背景下短期氮、水添加提高了短花针茅的叶片氮含量, 特别是在生长季后期水分添加增加了叶片氮和磷含量, 可进一步促进短花针茅的生长。我们的结果也表明了资源供给水平的改善有助于短花针茅的迅速恢复。

关键词: 荒漠草原; 草地恢复; 氮水添加; 叶片性状

Influence of short-term nitrogen and water addition on the leaf traits of *Stipa breviflora* in a desert steppe under different grazing intensities

MU Lan^{1,2}, ZHANG Pujin^{2,*}, SHAN Yumei², WEN Chao², YE Ruhan², CHANG Hong², QIU Xiao², SUN Hailian², REN Tingting³, CHEN Shiping³, BAI Yongfei³, HUANG Jianhui^{3,4}

1 School of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China

2 Inner Mongolia Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Hohhot 010031, China

3 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

4 University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China

Abstract: Leaf functional traits can most reflect the sensitivity of plant growth to the environmental changes, and can thus be used to predict the recovery ability of plants after grazing disturbance to some extent. In this study, we explored the

基金项目: 内蒙古农牧业创新基金 (2016QNJJM04, 2020CXJJM11); 国家自然科学基金地区基金 (31960246); 内蒙古科技计划项目 (2019GG015)

收稿日期: 2018-02-22; **修订日期:** 2020-08-13

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangpujin0819@163.com

effects of water and nitrogen (N) addition on changes of several leaf functional traits of the dominant species, *Stipa breviflora*, in a desert steppe at a grazing experimental site with control of grazing intensity. Our objectives are to uncover the adjustment of increasing water and N supply to some functional traits of *S. breviflora* under different grazing intensities. The results showed that N and water addition significantly increased foliar N concentrations and decreased leaf carbon to N ratio (C/N) of *S. breviflora*. The grazing intensity also significantly increased foliar N concentrations. The foliar N concentration under light grazing (20.36 g/kg) was significantly higher than that under control (18.80 g/kg). The specific leaf area, leaf C concentration, C/N ratio, and C/phosphorus (P) ratio of *S. breviflora* at the end of growing season were significantly higher than those at the peak of growing season, while the leaf N and P concentrations at the end of growing season were significantly lower than those at the peak of growing season. The addition of N and water, either alone or combined, was also different under different grazing intensities at the peak and end of growing. Our study showed that the leaf N concentration of *S. breviflora* increased with N and water addition under different grazing intensities, especially increased the leaf N and P concentration at the end of growing season, which can further promoted the growth of *S. breviflora*. The results also indicate that the improvement of resource supply is helpful to rapid recovery of *S. breviflora* under different grazing intensities.

Key Words: desert steppe; grassland restoration; nitrogen addition; water addition; leaf traits

当外界环境变化时植物的一些形态、生理和物候特性会发生相应的变化来适应环境,通过对这些变化了的植物功能性状的了解可以在一定程度上知悉植物对环境的生存策略^[1]。植物的叶片性状对环境变化响应快速而敏感,它在反映植物对资源的获取、利用和储存对策的同时也能体现出植物的生长策略^[2-3]。放牧是草原的主要利用方式,对草原生态系统的结构和功能有着重要的影响^[4-5]。随着放牧强度的变化,植物不同器官间的资源分配和繁殖策略会发生相应变化,以更好地适应环境。在过度放牧干扰下,草原植物往往呈现小型化现象^[6]。该现象已经得到了广泛的验证^[7-8],被认为是对过度放牧的一种负反馈响应,也是过度放牧影响下群落生产力衰减的重要体现^[6, 8]。草原植物小型化具体表现为植株变矮,叶片变短、变窄,节间缩短,根系分布浅层化等^[6]。有研究表明,植物的不同性状对放牧的敏感性存在明显差异^[9],不同类群植物的功能性状对放牧的响应也显著的不同^[10]。植物叶片对放牧家畜的采食最为敏感和直观。有研究显示,适度的放牧可以刺激叶片的补偿性生长,过度放牧可使叶片受损,导致叶片数量减少,叶面积指数缩小,光合能力减弱,牧草再生能力降低,叶片生物量下降,这阻滞了植物叶片光合产物的形成,导致植物地上生产力的降低,并进一步影响植物资源的分配策略^[11-12]。此外,在放牧干扰下,一、二年生草本植物逐渐具有较高的比叶面积(specific leaf area, SLA),表现出对过牧的耐受性,而多年生禾草逐渐具有较低的比叶面积,表现出对过牧的躲避能力^[13]。

中国草地是全球草地生态系统的重要组成部分^[14]。其中,天然草地总面积约为 $4.0 \times 10^8 \text{ hm}^2$, 约占国土面积的 41.7%^[15]。过度放牧可导致生产力下降,生物多样性受损,草地生产与生态功能不相协调,生态系统生产不可持续,一个重要的原因是土壤养分过度流失、土壤变紧实、土壤持水能力差^[16]。氮素和水分是干旱和半干旱草地生态系统植物生长和生物量形成的主要限制因子^[17-18]。研究表明,氮素和水分添加可以改善土壤理化条件,从而增加典型草原生态系统的生产力,加快了退化草原的恢复^[10, 19-21]。荒漠草原是草原植被中最干旱的类型之一,其生长环境严酷,建群种由强旱生丛生小禾草组成,常混生大量强旱生小半灌木,并在群落中形成稳定的次优势层,产草量低且不稳定,但饲用价值高^[22]。由于荒漠草原生态系统不稳定、波动强,脆弱且对环境因子变化敏感,因而极易发生退化^[23],一旦退化不易恢复。是否可以通过养分和水分补充,加快退化荒漠草原的恢复,从而实现荒漠草原放牧生态系统结构和功能的可持续性,相关研究还很少。

叶片属性(例如,叶片氮含量、叶片干物质含量、叶片厚度和叶面积指数)是对环境变化较为敏感的植物功能性状特征,可体现出植物对放牧干扰后的恢复能力^[24]。已有研究显示,在内蒙典型草原,氮素和水分

添加能够显著改变叶片的功能性状特征,如提高叶片氮含量、叶片净光合速率,显著降低了叶片寿命,并且不同的物种叶片的功能性状指标响应存在一定的差异^[25]。短花针茅(*Stipa breviflora*)是多年生丛生小禾草,是荒漠草原的建群种。有研究显示,随着放牧强度的增加,叶片各性状(单叶质量、叶长、单叶面积、比叶质量)、个体生物量、植物高度、冠(丛)幅均有显著变小、变矮的趋势^[26-27]。在灌溉条件下,短花针茅的自然高度、叶长、叶干质量、自然宽度、叶缘距都显著的大于放牧草地和围封草地^[28]。本研究在不同放牧强度背景下的短花针茅草原开展了围封模拟放牧持续利用的实验,同时进行添加氮素和水分的恢复措施,通过分析放牧强度、季节和氮水添加对建群种短花针茅叶片属性的影响,探讨不同放牧强度下短花针茅可持续利用的氮水调控机制。试图阐明水分和氮素调控对退化荒漠草原恢复的作用,以期在养分和水分平衡的基础上建立草畜平衡理论和技术体系提供基础数据与科学依据。

1 实验设计与方法

1.1 研究区概况

研究区域位于内蒙古自治区乌兰察布市四子王旗王府一队,北纬 41°47'17",东经 111°53'46",平均海拔 1450 m。气候类型为典型中温带大陆性季风气候,春季干旱多风,夏季炎热少雨。多年平均降雨量 280 mm,降水主要集中在 5—8 月份,蒸发量大,全年平均风速为 4—5 m/s,年均温 3℃ 左右。试验区土壤类型为淡栗钙土,草原类型为荒漠化草原。植被草层较低矮稀疏,建群种为短花针茅(*Stipa breviflora*),优势种为无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)、克氏针茅(*Stipa krylovii*)与冷蒿(*Artemisia frigida*),主要伴生种有银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)、栉叶蒿(*Artemisia pectinata*)、细叶葱(*Allium tenuissimum*)、刺沙蓬(*Salsola pestifer*)、羊草(*Leymus chinense*)等。

内蒙古农牧业科学院和内蒙古农业大学共建的荒漠草原放牧控制试验平台定位研究从 2004 年开始,群落类型为短花针茅+克氏针茅群落,试验区采用随机区组设计,设 3 个区组作为 3 次重复,每个区组内设 4 个载畜率水平(0、0.93、1.82 和 2.71 羊单位/hm²),即 4 个处理,分别表示对照(CK)、轻度放牧(LG)、中度放牧(MG)和重度放牧(HG),共计 12 个试验区,整个实验样地面积约为 50 hm²,每个试验区平均面积基本相等,对照、轻度、中度和重度的放牧围栏内放牧羊只数量分别为 0 只、4 只、8 只和 12 只。每区组内的试验区采用完全随机排列,分别表示为 CK1、LG1、HG1 和 MG1;HG2、CK2、MG2 和 LG2;LG3、CK3、MG3 和 HG3(图 1)。放牧羊选用发育成熟大小基本一致的羯羊,每年的 5 月初开始放牧,10 月底停止放牧,放牧期间只在白天进行放牧。为了进一步探讨不同放牧强度背景下的草地恢复受外来资源供给的影响,在每个实验区设置一个处理围栏,每个处理围栏的面积为 7 m×7 m,中间留 1 m 的缓冲区,每个处理围栏有 4 个处理亚区:对照(CK)、

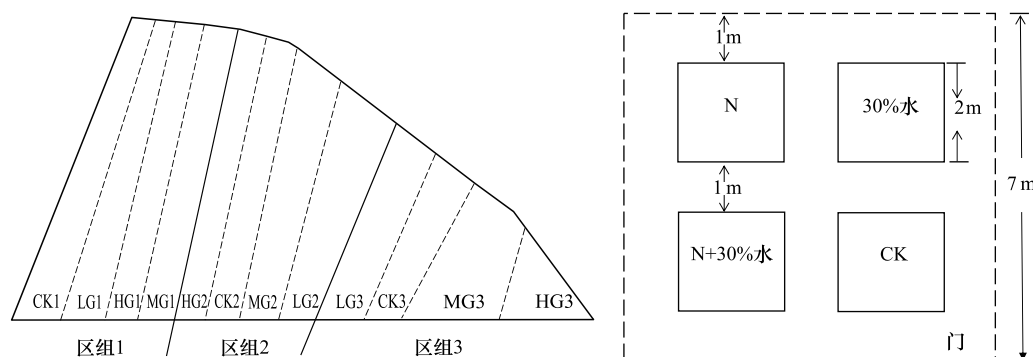


图 1 荒漠草原放牧控制试验设计图与 N 和水分添加示意图

Fig.1 The schematic diagram of grazing, nitrogen and water controlled experiment on desert grassland

CK: 对照; LG: 轻度放牧; MG: 中度放牧; HG: 重度放牧

加氮(+N)、加水(+W)和加氮加水(+N+W),每个处理亚区的面积 2 m×2 m,四周埋 40 cm 高的镀锌铁皮,铁皮入土深 30 cm,具体样地设置见图 1。在轻度、中度和重度放牧背景下每个处理亚区通过刈割模拟放牧,留茬高度 5 cm。

氮、水补给实验从 2013 年开始实施,每年添加水量为 108 mm(约增加年平均降雨量的 40%),分 12 次在 6、7、8 月份添加,每月添加 4 次,每次添加 9 mm/m²。添加的氮素为硝酸铵钙,分别在 6 月 1 号、7 月 1 号、8 月 1 号添加,每次添加 21.42 g/m²(3.33 g N/m²),在 2013 年和 2014 年的 7 月中旬和 8 月下旬、2015 年的 8 月中旬进行了留茬 5 cm 的模拟放牧。

1.2 样品采集与分析

分别在 2015 年生长盛期(7 月中旬)和生长后期(9 月中旬)在每一处理小区中选择 6—8 丛短花针茅,每丛齐地面采集 5 个分蘖小枝,选取 3 个叶片。将选取的叶片浸入水中过夜饱和(8—10 h 左右),然后将叶片捞出用吸水纸迅速吸干叶表面水分并称重(饱和鲜重, L_w),称重后用扫描仪进行叶片图像扫描(300dpi),然后放入信封并烘干(65℃, 48 h),获取干重(L_d),叶片图像用 image J 软件(<http://rsb.info.nih.gov/ij>)分析叶面积(L_a)。剩余的采集叶片在 65℃ 烘箱中烘干,并研磨,采用元素分析仪测定叶片碳含量(LCN)和全氮(LNC)(vario EL III, CHNOS Elemental Analyzer, Elementar Analysensysteme GmbH, Germany), H₂SO₄-H₂O₂ 消煮-钼锑抗比色法测定叶片磷含量(LPC),计算叶片碳/氮比(C/N)、碳/磷比(C/P)和氮/磷比(N/P)。

叶干物质含量(LDMC)和比叶面积(SLA)计算公式如下:

$$\text{LDMC (g/kg)} = L_d/L_w,$$

$$\text{SLA (cm}^2\text{/g)} = L_a/L_d$$

式中, L_d 和 L_w 分别为用于叶干物质含量测定的叶片干重和鲜重(g), L_a 为通过 Image J 软件测定的叶面积(cm²)。

1.3 统计分析

叶片属性指标采用 GLM 模型进行四因素(季节(Season, S)、放牧强度(Grazing intensity, GI)、氮素添加(+N)、水分添加(+W))方差分析(Four-way ANOVA),同一因素下的叶片属性指标采用单因素方差分析,用 Duncan 多重比较法进行差异显著性检验($\alpha = 0.05$),所有统计分析使用 SAS 9.0 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) 软件进行。

2 结果与分析

2.1 短花针茅叶片属性季节性变化

取样时间(7 月和 9 月)对短花针茅叶片的比叶面积(SLA)、叶片碳氮磷含量(LCC、LNC、LPC)以及叶片 C/N 和 C/P 具有显著性影响(表 1)。9 月的 SLA、LCC、C/N、C/P 分别为 141.46 cm²/g、475.00 g/kg、26 和 841,显著高于 7 月份,LNC、LPC 分别为 18.49 g/kg 和 0.60 g/kg 显著低于 7 月份(图 2)。

表 1 季节(S)、放牧强度(GI)、氮素(N)和水因子(W)对短花针茅叶片属性指标影响的四因素方差分析结果

Table 1 Four-way ANOVA for leaf traits of *Stipa breviflora* using season (S), grazing intensity (GI), nitrogen addition (N), water addition (W)

变异来源	DF	SLA	LDMC	LCC	LNC	LPC	C/N	C/P	N/P
季节(S) Season	1	392.01 ***	0.26	25.22 ***	21.95 ***	10.74 **	46.45 ***	16.13 ***	1.9
放牧强度(GI) Grazing intensity	3	0.33	2.33	0.16	2.06	0.04	2.75 *	0.19	0.83
氮素添加(N) Nitrogen addition	1	0.02	0.95	0.09	4.2 *	0.09	4.66 *	0.07	1.12
水添加(W) Water addition	1	0.08	1.1	0.65	26.81 ***	3.66	39.47 ***	3.41	1.8
S×GI	3	0.1	1.36	2.32	0.31	0.33	0.87	0.36	0.74
S×N	1	0.15	0.82	0.01	0.01	0.63	0.01	0.79	1.25
GI×N	3	0.16	1.04	0.27	0.93	1.63	1.98	1.55	0.94

续表

变异来源	DF	SLA	LDMC	LCC	LNC	LPC	C/N	C/P	N/P
S×W	1	0.1	0.12	0.08	20.14 ***	4.61 *	32.61 ***	4.99 *	0.25
GI×W	3	1.62	0.74	0.05	0.23	0.94	0.55	0.96	0.74
N×W	1	0.08	0.05	3.77	1.38	0.8	1.31	0.06	0.09
S×GI×NI	3	0.35	0.58	0.77	0.33	0.07	0.39	0.22	0.12
S×GI×W	3	0.75	1.97	1.02	0.07	0.57	0.18	0.68	0.66
S×N×W	1	0.21	0.51	1.35	0.11	0.02	0.03	0.1	0.4
GI×N×W	3	0.71	1.22	0.72	0.5	0.65	0.31	0.93	0.9
S×GI×N×W	3	0.21	0.66	2.3	0.52	0.3	1.14	0.5	0.37
Error	64								

*, **, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content; LCC: 叶片碳含量 Leaf carbon content; LNC: 叶片氮含量 Leaf nitrogen content; LPC: 叶片磷含量 Leaf phosphorus content; C/N: 叶片碳氮比 leaf carbon to nitrogen ratio; C/P: 叶片碳磷比 leaf carbon to phosphorus ratio; N/P: 叶片氮磷比 leaf nitrogen to phosphorus ratio

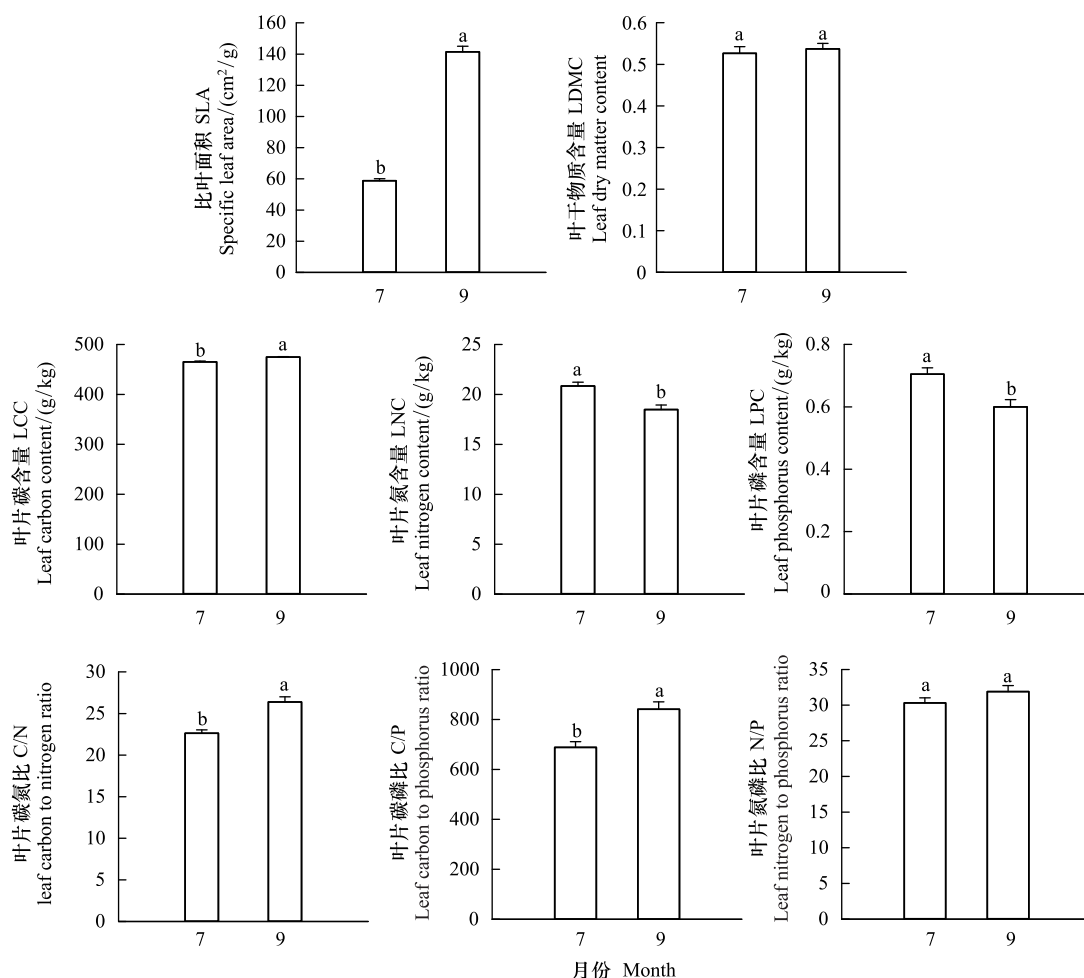


图2 季节变化对短花针茅叶片属性指标的影响

Fig.2 The effect of seasonal changes on leaf traits of *Stipa breviflora*不同的小写字母表示月份间差异显著 ($P < 0.01$)

2.2 氮素和水分添加对短花针茅叶片属性的影响

如表1所示,氮素和水分添加增加了SLA、LDMC、LNC、LPC和N/P,降低了C/N和C/P,并且对LNC和

C/N 有显著的影响,氮素和水分添加显著地增加了 LNC 含量,分别为 20.18、20.97 g/kg,降低了 C/N,分别为 23.92、22.78(图 3)。

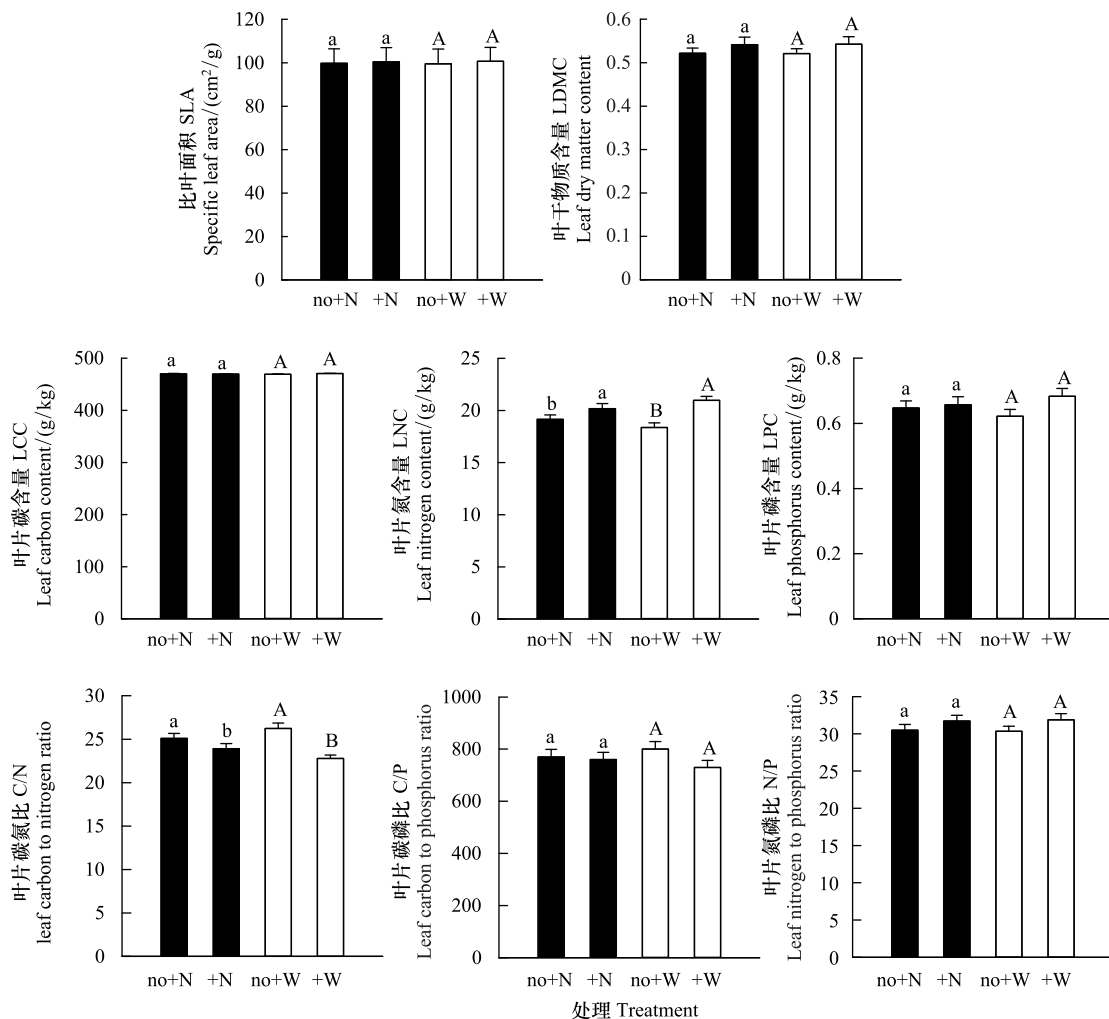


图 3 氮素和水分添加对短花针茅叶片属性指标的影响(平均值±标准误差)

Fig.3 The effect of nitrogen addition(+N), water addition(+W) on leaf traits of *Stipa breviflora* (mean±SE)

no+N:不添加氮素 Without nitrogen addition;+N:添加氮素 With nitrogen addition;no+W:不增水 Without water addition;+W:增水 With water addition,不同的小写字母表示氮素处理间差异显著($P<0.01$),不同的大写字母表示水分处理间差异显著($P<0.01$)

2.3 放牧强度对短花针茅叶片属性的影响

放牧强度对叶片的 C/N 产生显著影响(表 1),放牧降低了 C/N,轻牧和重牧的 C/N 分别为 23.70、23.87,显著低于 CK(25.38)(图 4);单因素方差分析显示(图 4),中牧的 LDMC 为 0.49,显著低于对照(0.55)和重牧(0.55),放牧增加了 LNC 含量,且轻牧的 LNC 含量(20.36 g/kg)显著高于对照(18.80 g/kg)。

2.4 季节、放牧强度、氮素和水分的交互效应对短花针茅叶片属性的影响

如表 1 所示,季节与放牧强度和氮素的交互作用对短花针茅叶片性状没有产生显著的影响,但季节和水分添加的交互效应显著地影响了 LN 和 LP 含量与 C/N 和 C/P(表 1)。在 7 月份水分添加对叶片的 LN 含量、LP 含量、C/N 和 C/P 没有显著影响,但在 9 月份水分添加显著地增加了叶片 LN 和 LP 含量,降低了 C/N 和 C/P(图 5)。

2.4 不同放牧背景下短花针茅叶片属性指标对氮素和水分添加的响应特征

如图 6 所示,在 7 月中旬,轻度放牧背景下,+W+N 与 CK 相比,可提高短花针茅的 SLA、LDMC、LCC、

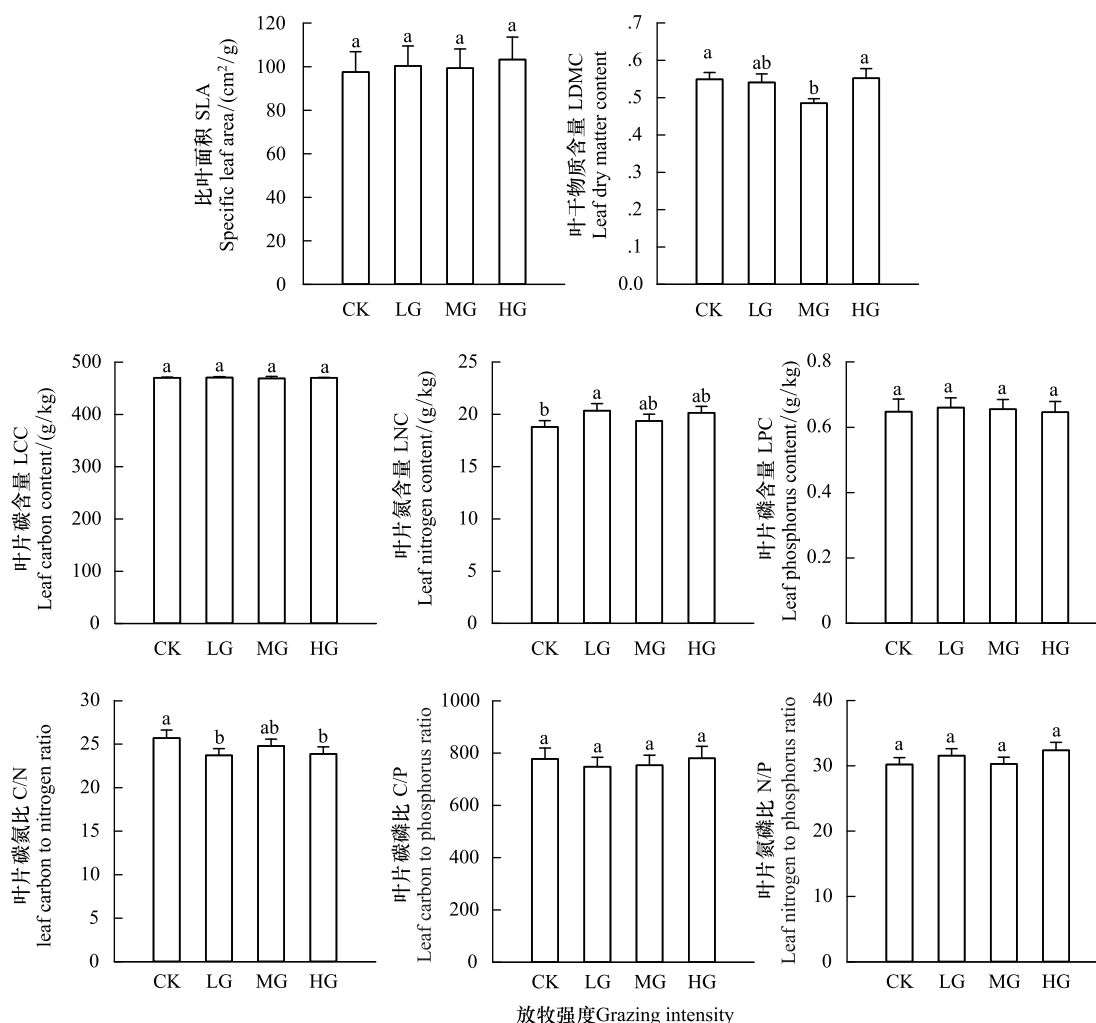


图4 放牧强度对短花针茅叶片属性的影响

Fig.4 The effect of grazing intensity on leaf traits of *Stipa breviflora*

CK: 无放牧 No grazing; LG: 轻度放牧 Lightly grazed; MG: 中度放牧 Moderately grazed; HG: 重度放牧 Heavily grazed CK, 不同小写字母表示不同放牧强度间差异显著 ($P < 0.01$)

LNC、LPC, 且对 SLA 的影响差异显著, +N 可提高短花针茅叶片的 C/N、C/P 和 N/P; 在中度放牧背景下, +N 可提高短花针茅叶片的 LDMC、LCC、C/N、C/P 和 N/P; 在重度放牧背景下, +W+N 可提高短花针茅叶片的 SLA、LDMC、LCC、LNC、C/N、C/P 和 N/P。在 9 月中旬, 轻度放牧背景下, +N 可以提高短花针茅叶片的 SLA、LDMC、LCC、C/N、C/P、N/P; 中度放牧背景下, +W+N 可以提高短花针茅叶片的 LDMC、LCC、LNC 和 LPC; 重度放牧背景下, +W 可以提高短花针茅叶片的 SLA、LDMC、LNC 和 LPC。

3 讨论

氮、磷是影响植物生长和生物量的重要营养元素^[29]。有研究显示, 植物叶片元素含量与叶片的结构和生长节律有关系^[30], 并随着生长节律的推移, 叶片 C/N 和 C/P 逐渐升高, 这主要是由于植物叶片的快速生长对 N、P 浓度的稀释作用引起^[31]。也有研究表明随着植物由成长、成熟到衰老, 叶片 C 含量在升高, N 含量在降低, 而 P 含量没有显著的变化^[32], 当然类似的变化也与植物种类有关^[33]。生长末期的植物叶片即将枯落, 在受氮、磷限制的土壤环境中, 植物为了增加养分利用效率, 部分养分从植物即将衰老器官中转移并运输到其他器官中储存, 供来年植物生长利用^[34-35]。短花针茅在 7 月份是生长旺季, LNC、LPC 显著高于 9 月份。有研

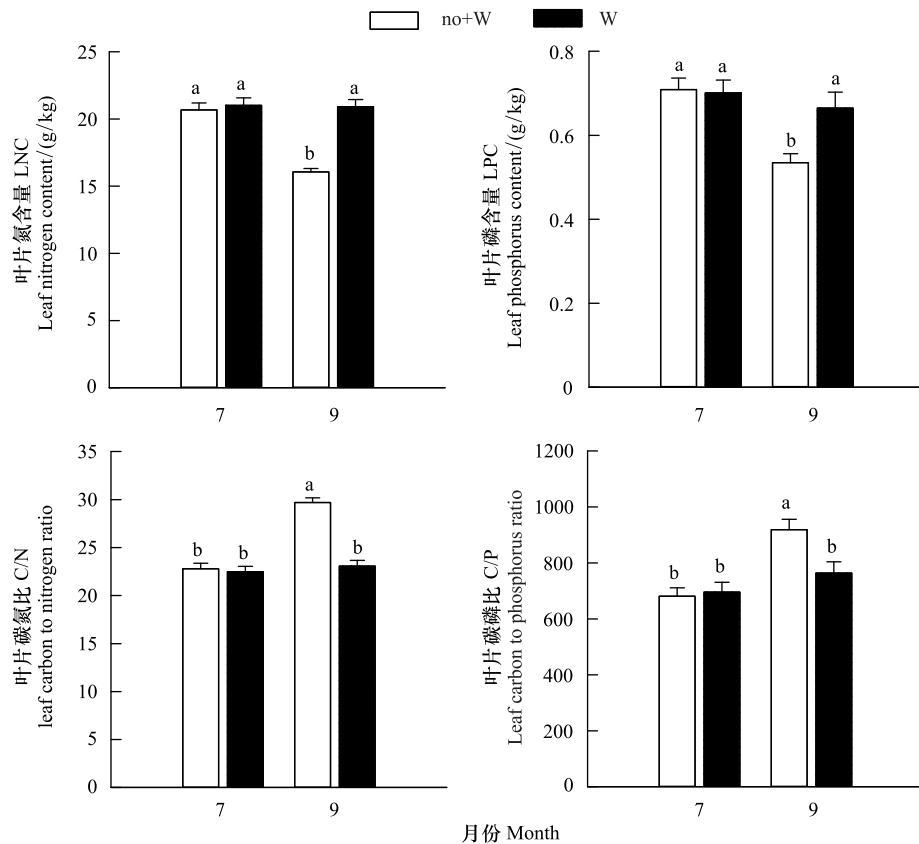


图5 季节和水分添加交互效应对短花针茅叶片属性的影响

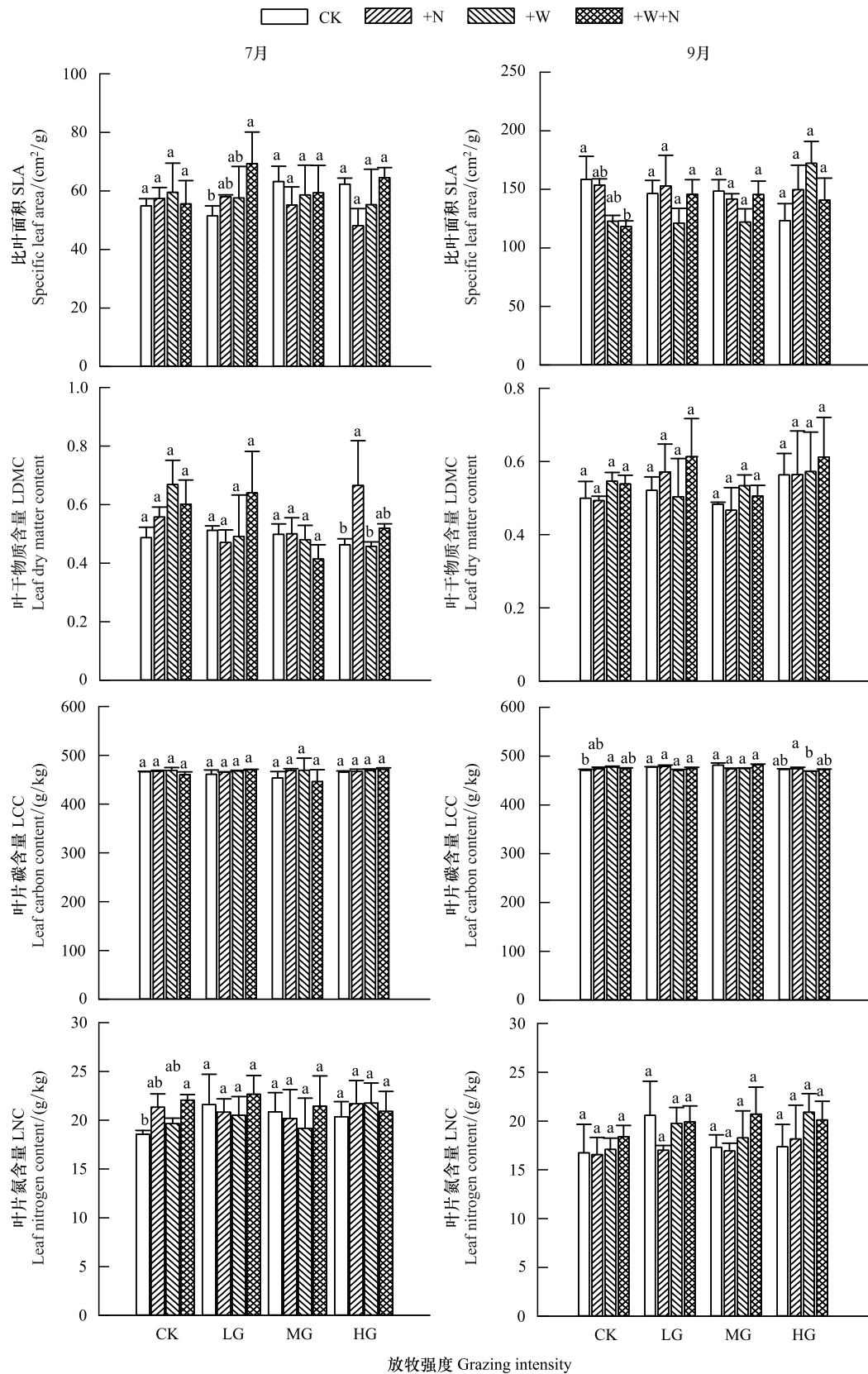
Fig.5 The interactive effect between season and water addition on leaf traits of *Stipa breviflora*

不同的小写字母表示水分处理间差异显著 ($P < 0.01$)

究显示,叶片的氮、磷含量高,光合能力强,促进叶片的快速生长,增加对资源的竞争能力,并且通过新老叶片间快速的养分转移,实现快速生长以适应环境^[36]。随着叶片生长、成熟和衰老的进程,植物代谢活动逐渐减弱,短花针茅在9月份的SLA、LCC、C/N、C/P显著高于7月,LN、LP也显著降低,这在一定程度上是植物其自身生长节律的结果^[30-31]。但是,本研究也发现短花针茅9月份的SLA显著高于7月份的。研究表明,高的SLA意味着光合速率高,生长也快^[37]。本研究分析这可能受8月中旬的模拟放牧影响有关,模拟放牧刺激了叶片的再生长,是植物对放牧的补偿生长^[38]。

放牧强度对短花针茅叶片的C/N产生显著影响,放牧降低了C/N,增加了LNC含量,这与王亚婷等^[39]和卫智军等^[40]的研究结果一致。家畜通过啃食刺激了叶片的生长,促进N素向幼嫩器官转移,迅速提高叶片中的叶绿素含量,促进光合作用和生长,这也是补偿生长的一种表现形式^[41],并且轻牧下短花针茅的LNC含量显著高于对照,这支持了放牧优化假说^[11]。适度的放牧可以最大限度的促进植物的生长^[42]。有研究表明,随着放牧强度的增大,在最适放牧强度之前,地上净初级生产力随着放牧强度的增大而增加,以后则随着放牧强度的增大而降低^[43-44]。这可能是短花针茅在中牧时LDMC显著低于对照和重牧的原因所在,LDMC可以更好地指示某一资源的获取、利用及有效性^[3, 45]。随着放牧强度的增加,短花针茅叶片的SLA在增大,这与王玺等^[26]和李江文等^[27]的研究结果相一致,是植物对放牧的补偿生长。

氮素和水分是干旱、半干旱草原生态系统格局和过程的限制性因子^[17-18]。如图7所示,氮素和水分添加提高了土壤STN和STP含量,可能受氮素和水分短期处理的影响,提高后的含量差异并不显著,也可能受短花针茅的吸收利用影响所致,氮素和水分添加增加了短花针茅的LNC与LPC含量,降低了C/N和C/P,且对



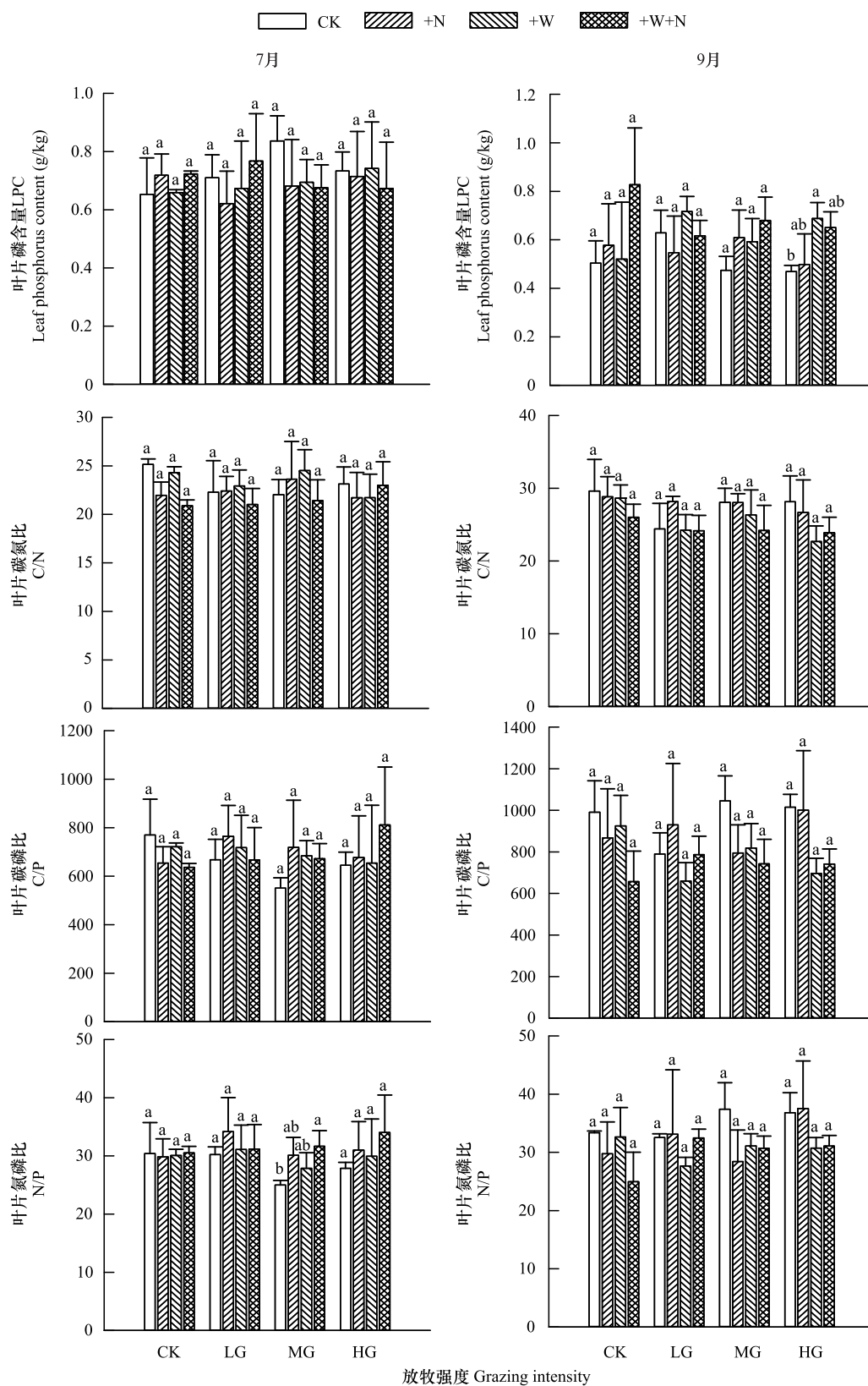


图 6 氮素和水分添加对不同放牧强度背景下短花针茅叶片属性的影响

Fig.6 The effect of nitrogen addition(+N), water addition(+W) on leaf traits of *Stipa breviflora* under different grazing intensities不同小写字母表示不同放牧强度间差异显著 ($P < 0.01$)

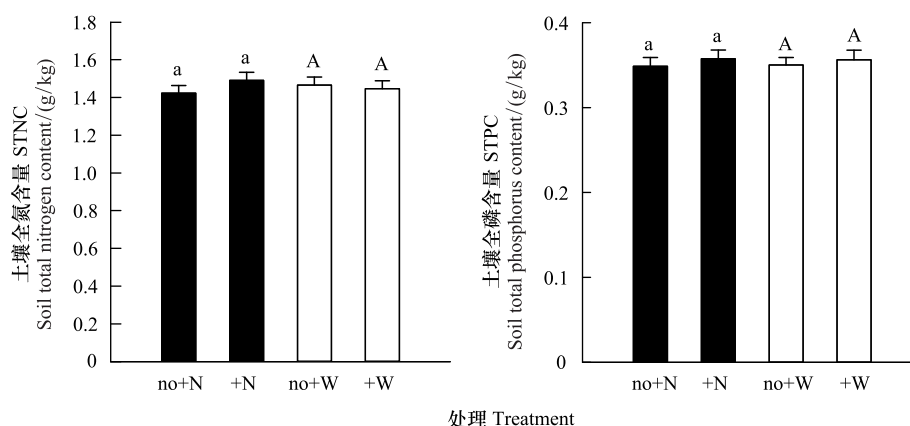


图7 氮、水添加对0—20 cm土层平均STN和STP含量的影响

Fig.7 The effect of N addition (+N), water addition (+W) on average soil total N (STN) and soil total phosphorus (STP) content at 0—20 cm soil

不同的小写字母表示氮素处理间差异显著 ($P < 0.01$), 不同的大写字母表示水分处理间差异显著 ($P < 0.01$)

LNC 和 C/N 的影响显著,这与 Ren 等^[25]与王雪等^[46]对内蒙古草原大针茅、克氏针茅、冰草和羊草的研究结果一致。氮素和水分添加可促进植物对氮素的吸收,LNC 含量增加,促进植物生长,以适应不利的环境^[25, 37]。季节和水分添加对短花针茅的 LNC 含量和 LPC 含量有显著的交互效应。相对于 7 月份,水分添加在 9 月份显著地增加了 LNC 和 LPC 含量,降低了 C/N 和 C/P。通过上述的讨论可知,受植物生长节律的调控,在生长季后期,植物叶片的 LNC、LPC 会降低,C/N 会增加,植物代谢活动逐渐减弱^[30-31],而通过 9 月份添加水分,短花针茅的 LNC 和 LPC 含量增加了,C/N 和 C/P 降低了,这促进了短花针茅在生长季后期的生长,这对其恢复和利用非常重要。

在不同放牧强度下,短花针茅叶片属性对氮素和水分添加的响应不同,并且因季节不同发生着变化。通过短花针茅叶片属性的综合分析来看,在 7 月中旬,轻度和重牧放牧背景下,+W+N 对短花针茅的恢复更好,中度放牧背景下,+N 的效果好;在 9 月中旬,轻度放牧背景下,+N 效果好,中度放牧背景下,+W+N 效果好,重度放牧背景下,+W 效果好。有研究显示,叶片属性指标在不同放牧强度下的响应是不同的^[47],本研究的研究结果也显示放牧强度对短花针茅叶片属性指标产生了不同的影响,这可能是导致不同放牧强度背景下对短花针茅所采取的氮素和水分的供给措施不同的主要原因,而不同月份最适外源氮素和水分供给措施的不同可能是因为叶片属性指标随着短花针茅生长节律而发生不同的改变而导致的。

4 结论

在内蒙古的荒漠草原上,放牧是主要的利用方式,适度的放牧可以增加群落优势种的叶片氮含量,促进其生长;在放牧背景下荒漠草原在外来资源氮素和水分的供给下,可提高优势物种的叶片氮含量,特别是在生长季后期水分添加增加了叶片氮和磷含量,这促进了优势种的生长;在不同季节,不同放牧强度背景下对短花针茅所采取的氮素和水分的供给措施也不同,这对其恢复和利用非常重要。

参考文献 (References):

- [1] Violle C, Navas M L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. Let the concept of plant trait be functional. *Oikos*, 2007, 116(5): 882-892.
- [2] Garnier E, Laurent G, Bellmann A, Debain S, Berthelie P, Ducout B, Roumet C, Navas M L. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 2001, 152(1): 69-83.
- [3] Vendramini F, Díaz S, Gurvich D E, Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Leaf traits as indicators of resource - use strategy in floras with

- succulent species. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 147-157.
- [4] Belsky A J. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science*, 1992, 3(2): 187-200.
- [5] Hickman K R, Hartnett D C. Effects of grazing intensity on growth, reproduction, and abundance of three palatable forbs in Kansas tallgrass prairie. *Plant Ecology*, 2002, 159(1): 23-33.
- [6] 王炜, 梁存柱, 刘钟龄, 郝敦元. 草原群落退化与恢复演替中的植物个体行为分析. *植物生态学报*, 2000, 24(3): 268-274.
- [7] Diaz S, Lavorel S, McIntyre S, Falczuk V, Casanoves F, Milchunas D G, Skarpe C, Rusch G, Sternberg M, Noy-Meir I, Landsberg J, Zhang W, Clark H, Campbell B D. Plant trait responses to grazing-a global synthesis. *Global Change Biology*, 2007, 13(2): 313-341.
- [8] 李西良, 侯向阳, 吴新宏, 萨茹拉, 纪磊, 陈海军, 刘志英, 丁勇. 草甸草原羊草茎叶功能性状对长期过度放牧的可塑性响应. *植物生态学报*, 2014, 38(5): 440-451.
- [9] Louault F, Pillar V D, Aufrère J, Garnier E, Soussana J F. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi - natural grassland. *Journal of Vegetation Science*, 2005, 16(2): 151-160.
- [10] 安慧. 放牧干扰对荒漠草原植物叶性状及其相互关系的影响. *应用生态学报*, 2012, 23(11): 2991-2996.
- [11] McIntire E J B, Hik D S. Grazing history versus current grazing: leaf demography and compensatory growth of three alpine plants in response to a native herbivore (*Ochotona collaris*). *Journal of Ecology*, 2002, 90(2): 348-359.
- [12] Smith S E. Variation in response to defoliation between populations of *Bouteloua curtipendula* var. *caespitosa* (Poaceae) with different livestock grazing histories. *American Journal of Botany*, 1998, 85(9): 1266-1272.
- [13] Zheng S X, Ren H Y, Lan Z C, Li W H, Wang K B, Bai Y F. Effects of grazing on leaf traits and ecosystem functioning in Inner Mongolia grasslands: scaling from species to community. *Biogeosciences*, 2010, 7(3): 1117-1132.
- [14] 陈佐忠, 汪诗平. 中国典型草原生态系统. 北京: 科学出版社, 2000.
- [15] 中华人民共和国农业部畜牧兽医司, 全国畜牧兽医总站. 中国草地资源. 北京: 中国科学技术出版社, 1996.
- [16] 刘钟龄, 王炜, 郝敦元, 梁存柱. 内蒙古草原退化与恢复演替机理的探讨. *干旱区资源与环境*, 2002, 16(1): 84-91.
- [17] Bai Y F, Wu J G, Xing Q, Pan Q M, Huang J H, Yang D L, Han X G. Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia Plateau. *Ecology*, 2008, 89(8): 2140-2153.
- [18] Bai Y F, Han X G, Wu J G, Chen Z Z, Li L H. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature*, 2004, 431(7005): 181-184.
- [19] 李文娇, 王慧, 赵建宁, 皇甫超河, 杨殿林. 氮素和水添加对贝加尔针茅草原植物功能群地上生物量的影响. *中国草地学报*, 2015, 37(2): 7-13.
- [20] 王晶, 王珊珊, 乔鲜果, 李昂, 薛建国, 哈斯木其尔, 张学耀, 黄建辉. 氮素添加对内蒙古退化草原生产力的短期影响. *植物生态学报*, 2016, 40(10): 980-990.
- [21] 魏金明, 姜勇, 符明明, 张玉革, 徐柱文. 水、肥添加对内蒙古典型草原土壤碳、氮、磷及 pH 的影响. *生态学杂志*, 2011, 30(8): 1642-1646.
- [22] 中国科学院内蒙古宁夏综合考察队. 内蒙古植被. 北京: 科学出版社, 1985.
- [23] 卫智军, 韩国栋, 赵钢, 李德新. 中国荒漠草原生态系统研究. 北京: 科学出版社, 2013.
- [24] Rusch G M, Skarpe C, Halley D J. Plant traits link hypothesis about resource-use and response to herbivory. *Basic and Applied Ecology*, 2009, 10(5): 466-474.
- [25] Ren H Y, Xu Z W, Huang J H, Clark C, Chen S P, Han X G. Nitrogen and water addition reduce leaf longevity of steppe species. *Annals of Botany*, 2011, 107(1): 145-155.
- [26] 王玺, 古琛, 王亚婷, 赵天启, 赵萌莉. 荒漠草原短花针茅茎叶功能性状对不同载畜率的响应. *中国草地学报*, 2017, 39(6): 40-46.
- [27] 李江文, 王忠武, 任海燕, 靳宇曦, 韩梦琪, 王舒新, 韩国栋. 荒漠草原建群种短花针茅功能性状对长期放牧的可塑性响应. *西北植物学报*, 2017, 37(9): 1854-1863.
- [28] 刘文亭, 卫智军, 吕世杰, 白玉婷, 肖嘉圃, 代景忠, 孙世贤. 内蒙古荒漠草原短花针茅叶片功能性状对不同草地经营方式的响应. *生态环境学报*, 2016, 25(3): 385-392.
- [29] 陆景陵. 植物营养学(第二版). 北京: 中国农业大学出版社, 2003.
- [30] Aerts R, Chapin III F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a Re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 1999, 30: 1-67.
- [31] Regina I S, Rico M, Rapp M, Gallego H A. Seasonal variation in nutrient concentration in leaves and branches of *Quercus pyrenaica*. *Journal of Vegetation Science*, 1997, 8(5): 651-654.
- [32] 李征, 韩琳, 刘玉虹, 安树青, 冷欣. 滨海盐地碱蓬不同生长阶段叶片 C、N、P 化学计量特征. *植物生态学报*, 2012, 36(10): 1054-1061.

- [33] 牛得草, 李茜, 江世高, 常佩静, 傅华. 阿拉善荒漠区 6 种主要灌木植物叶片 C:N:P 化学计量比的季节变化. 植物生态学报, 2013, 37(4): 317-325.
- [34] Aerts R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? *Journal of Ecology*, 1996, 84(4): 597-608.
- [35] Killingbeck K T. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 1996, 77(6): 1716-1727.
- [36] Ackerly D D, Bazzaz F A. Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree. *Oecologia*, 1995, 101(3): 289-298.
- [37] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [38] McNaughton S J. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist*, 1979, 113(5): 691-703.
- [39] 王亚婷, 王玺, 赵天启, 贾丽欣, 杨阳, 乔芙蓉, 张峰, 赵萌莉. 不同放牧强度上内蒙古短花针茅草原植物功能群水分和氮素利用效率相关分析. 生态环境学报, 2017, 26(6): 964-970.
- [40] 卫智军, 刘文亭, 吕世杰, 王天乐, 张爽, 丁莉君. 短花针茅种群高度对放牧调控的响应. 生态学杂志, 2017, 36(4): 885-891.
- [41] 贾婷婷, 袁晓霞, 赵洪, 杨玉婷, 罗开嘉, 郭正刚. 放牧对高寒草甸优势植物和土壤氮磷含量的影响. 中国草地学报, 2013, 35(6): 80-85.
- [42] 李永宏, 汪诗平. 放牧对草原植物的影响. 中国草地, 1999, (3): 11-19.
- [43] McNaughton S J. Serengeti migratory wildebeest: facilitation of energy flow by grazing. *Science*, 1976, 191(4222): 92-94.
- [44] 汪诗平, 王艳芬, 李永宏, 陈佐忠. 不同放牧率对草原牧草再生性能和地上净初级生产力的影响. 草地学报, 1998, 6(4): 275-281.
- [45] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 1999, 143(1): 155-162.
- [46] 王雪, 雒文涛, 庾强, 闫彩凤, 徐柱文, 李迈和, 姜勇. 半干旱典型草原养分添加对优势物种叶片氮磷及非结构性碳水化合物含量的影响. 生态学杂志, 2014, 33(7): 1795-1802.
- [46] 道日娜, 宋彦涛, 乌云娜, 霍光伟, 王晓朦, 徐志超. 克氏针茅草原植物叶片性状对放牧强度的响应. 应用生态学报, 2016, 27(7): 2231-2238.