DOI: 10.5846/stxb201911112377
侯东杰,陆帅志,王静,郭柯.典型草原围封后羊草地上功能性状对枯落物累积的响应.生态学报,2020,40(18):6522-6531.
Hou D J, Lu S Z, Wang J, Guo K.Response of aboveground plant functional traits of *Leymus chinensis* to litter accumulation in fenced grasslands. Acta Ecologica Sinica,2020,40(18):6522-6531.

典型草原围封后羊草地上功能性状对枯落物累积的响应

侯东杰[1,2],陆帅志[1,2],王静[1,2],郭　柯[1,2,*]
1 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
2 中国科学院大学, 北京　100049

摘要:植物功能性状反映植物适应环境变化过程中在不同器官形态与功能间的资源权衡与分配策略。典型草原围封后枯落物累积导致群落光照、热量和水分的重新分配并改变微环境特征。在此过程中植物地上功能性状将通过怎样的变化来适应新的环境,目前尚不清楚。2015—2017 年每年 8 月对内蒙古地区 3 种典型草原共有物种羊草(*Leymus chinensis*)的植株、叶片和茎干功能性状进行了测量与分析。结果表明:枯落物累积显著增加了羊草的植株高度、单株重量、茎叶比和总叶面积;枯落物累积显著增加了羊草的叶片长度、叶片重量、单叶面积、节间长度和茎干重量,这些性状属于敏感性状;枯落物累积对羊草的叶片数量和节间数量无显著影响,相对而言,这些性状属于惰性性状;羊草的单株重量与植株高度、叶片重量呈极显著的正相关关系($P<0.0001$);羊草的植株高度与节间数量、节间长度呈极显著的正相关关系($P<0.0001$)。本研究结果从植物地上功能性状的角度阐明了典型草原植物对环境变化的适应方式,可为围封草原的合理管理提供基础数据与理论依据。

关键词:植株性状;叶片性状;茎干性状;内蒙古

Response of aboveground plant functional traits of *Leymus chinensis* to litter accumulation in fenced grasslands

HOU Dongjie[1,2], LU Shuaizhi[1,2], WANG Jing[1,2], GUO Ke[1,2,*]
1 *State Key Laboratory of Vegetation and Environment Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100093, *China*
2 *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*

Abstract: Plant functional traits indicate nutrient trade-offs among organs and functions of plants to adapt to community environmental changes. Litter accumulation modifies community microenvironment by reallocating light, heat, and water in fenced grasslands. However, plant adaptive strategy in this process is still not well understood. In every August of 2015—2017, aboveground plant functional traits (i.e., plant, stem, and leaf) of *Leymus chinensis* were comprehensively measured in three typical grasslands in Inner Mongolia, China. The results were follows. Litter accumulation significantly increased height, aboveground biomass, stem to leaf biomass ratio, and total leaf area of plant. The length, biomass and area of leaf, internode length, and stem biomass were significantly increased in the litter accumulation treatment of the three grasslands. These traits could be considered as sensitive traits to litter accumulation. The leaf number and internode number being considered as inert traits had no significant response to litter accumulation. Plant biomass showed positive correlations with plant height and leaf biomass ($P<0.0001$). Similarly, plant height exhibited positive correlations with number and length of internode ($P<0.0001$). Our findings elucidate the plant adaptive strategy to environmental changes in the context of

基金项目:国家重点基础研究发展计划(2014CB138802);国家科技支撑计划(2015BAC02B05)
收稿日期:2019-11-11;　　**网络出版日期**:2020-07-11
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: guoke@ibcas.ac.cn

aboveground plant functional groups in fenced grasslands and provide basic data and theoretical foundation for the management of fenced grasslands.

Key Words: plant functional trait; leaf functional trait; stem functional trait; Inner Mongolia

草原是我国北方半干旱地区的地带性植被和代表性生态系统,具有重要的经济价值、生态价值和文化价值[1-2]。内蒙古草原作为我国北方草原的典型代表,由于过度放牧等强烈的人类活动,导致 90%的草原发生不同程度的退化,产生水土流失和生产力降低等问题[3]。围封作为一种投入低、见效快的退化草原修复措施[4-5],目前已在内蒙古地区大范围实施[6]。但长期围封引起部分区域地表枯落物的过量累积,导致群落内光照、热量和水分的重新分配并驱动群落结构和功能发生改变[7],在典型草原中尤为明显[8]。

植物功能性状可以反映在适应环境变化过程中,植物不同器官形态与功能间的资源权衡与分配策略[9-10],是连接植物种间关系、群落结构与功能对环境变化响应的一种重要研究手段[11]。植物茎干和叶片是植物地上部分的主要功能器官,对植物的生长、发育和繁殖具有重要影响,其功能性状分别与水分和养分运输、支持以及光合作用等过程密切相关[11-13]。当前研究表明,内蒙古草原地区不同放牧方式[9,14-15]、刈割制度[16]和水分和养分添加[17]后,植物茎干和叶片功能性状将发生不同程度的改变,表明干扰对植物功能性状产生深刻的影响。枯落物累积作为草原围封后形成的一种自然干扰,通过降低光照强度[18]和土壤温度并提高土壤水分,改变群落微环境特征[8]。植物将如何适应这种新的环境,目前尚不清楚。此外,也有研究表明,植物器官不同功能性状对环境的变化具有不一致的响应,例如茎高、总质量、叶面积等指标为放牧敏感指标,叶宽、茎粗等指标为放牧惰性指标[9]。在枯落物累积的影响下,植物器官不同功能性状是否具有一致的响应,目前同样缺乏详细的研究。

大针茅(*Stipa grandis*)草原、克氏针茅(*S. krylovii*)草原和羊草(*Leymus chinensis*)草原作为内蒙古典型草原的主要代表类型,具有广阔的分布范围,羊草是这 3 种草原的建群种或重要伴生种[19]。羊草属于多年生根茎禾草,具有丰富的地上和地下功能性状。然而与地下植物功能性状相比,羊草地上功能性状更易区分和准确测量并对群落环境变化更加敏感。此外,也有研究表明,内蒙古典型草原围封后枯落物累积驱动丛生禾草(大针茅或克氏针茅)草原向根茎禾草(羊草)草原产生演替性变化[8],表明羊草对典型草原围封后的环境具有更强的适应性。因此,本文以内蒙古 3 种典型草原围封后羊草功能性状为研究对象,探究羊草地上植株、茎干和叶片功能性状对枯落物累积的响应方式和差异,以期从植物功能性状的角度揭示典型草原围封后植物对环境变化的适应方式,并为围封草原的合理管理提供基础数据和理论依据。

1　材料与方法

1.1　研究区概括

3 种草原位于内蒙古自治区锡林郭勒草原内,大针茅草原(43°33′37″N,116°40′12″E)位于锡林浩特市白音锡勒牧场内的中国科学院草原生态系统研究定位站;克氏针茅草原(44°09′50″N,116°29′00″E)和羊草草原(44°09′44″N,116°29′08″E)位于锡林浩特市毛登牧场内的内蒙古大学草地生态学研究基地。3 种草原均属于温带大陆性季风气候,夏季高温多雨,冬季寒冷干燥,降水集中在生长季内。大针茅草原年均气温为 0.3℃,1 月平均气温为-21.6℃,7 月平均气温为 19.0℃,年均降水为 351.0 mm。克氏针茅草原和羊草草原的年均气温为 0.1℃,1 月平均气温为-19.0℃,7 月平均气温为 21.4℃,年均降水为 300.3 mm。3 种草原的土壤类型为栗钙土且具有相似的物种组成,常见物种包括:羊草、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、冰草(*Agropyron cristatum*)、寸草苔(*Carex duriuscula*)、菊叶委陵菜(*Potentilla tanacetifolia*)和乳白花黄芪(*Astragalus galactites*)等。

1.2　实验设计

3 种草原均于 2009 年开始围封,到 2014 年为止,共围封 5 年。草原在围封期间无任何外界干扰,植被和

土壤得到良好的恢复。实验采用随机区组设计,于 2014 年生长季结束后,在每种草原中分别建立 3 块 22 m × 50 m 的区组,各区组间的距离约为 200 m,以确保其独立性。随后在每个区组中随机选择一半(10 m × 50 m)作为枯落物去除处理小区(LR),剩余一半(10 m × 50 m)作为枯落物累积对照小区(CK),同一区组内不同处理间设有 2 m 的缓冲带。2014—2016 年生长季结束后,将枯落物去除处理小区中的地面枯落物(包括当年和往年植物茎、叶、花和果实等器官的残体)全部去除。2015—2017 年枯落物累积对照小区中的枯落物不做任何处理。实验期间 3 种草原枯落物保留小区中枯落物在地表处大量累积。枯落物累积显著增加群落高度($P<0.05$),但对土壤全碳、全氮和全磷含量无显著影响(表 1)。实验期间土壤温度和水分的动态特征详见 Hou 等[8]。

表 1 3 种草原群落枯落物累积、植被和土壤养分特征

Table 1 Characteristics of litter accumulation, vegetation, and soil nutrient in the three grasslands

群落类型 Community	年份 Year	实验处理 Experimental treatment	枯落物累积量 Litter accumulation/ (g/m^2)	群落高度 Community height/cm	土壤全碳含量 Soil total C content /%	土壤全氮含量 Soil total N content /%	土壤全磷含量 Soil total P content /(mg/kg)
大针茅草原	2015	LR	–	32.8±1.7B	1.34±0.25A	0.13±0.02A	354.3±35.0A
S. grandis grassland		CK	353.36±10.75a	45.4±2.5A	1.55±0.21A	0.15±0.01A	405.6±33.0A
	2016	LR	–	25.4±1.7B	1.43±0.17A	0.15±0.01A	350.5±17.7A
		CK	367.09±12.41a	32.3±1.5A	1.35±0.12A	0.15±0.01A	305.4±23.1A
	2017	LR	–	25.6±1.7B	1.35±0.21A	0.13±0.02A	352.5±19.0 A
		CK	378.30±8.76a	37.5±0.7A	1.34±0.18A	0.13±0.02A	363.6±21.6A
克氏针茅草原	2015	LR	–	24.2±1.7B	0.96±0.04A	0.12±0.01A	427.6±12.7A
S. krylovii grassland		CK	173.36±12.30b	31.3±2.7A	1.02±0.07A	0.12±0.01A	403.4±18.6A
	2016	LR	–	21.4±0.6B	0.90±0.04A	0.11±0.02A	344.0±6.2A
		CK	297.63±23.48a	27.3±2.1A	0.93±0.08A	0.12±0.01A	342.0±11.2A
	2017	LR	–	14.3±1.0B	0.98±0.07A	0.10±0.01A	374.5±11.4 A
		CK	311.12±13.67a	19.7±1.4A	0.98±0.10A	0.10±0.01A	369.4±6.5A
羊草草原	2015	LR	–	25.7±2.9B	1.58±0.16A	0.13±0.02A	347.4±25.0A
L. chinensis grassland		CK	193.99±11.93b	39.6±2.1A	1.55±0.13A	0.14±0.02A	374.1±23.8A
	2016	LR	–	19.8±2.9B	1.74±0.06A	0.15±0.01A	365.4±11.6A
		CK	290.13±44.14ab	26.5±2.1A	1.42±0.11A	0.14±0.01A	329.8±15.1A
	2017	LR	–	12.9±1.4B	1.26±0.06A	0.13±0.00A	353.7±8.8A
		CK	325.82±6.59a	22.7±1.8A	1.23±0.04A	0.13±0.00A	356.8±3.8A

LR:枯落物去除处理 Litter removal;CK:枯落物保留对照 Control;取 0—30 cm 的土壤进行养分含量测定;不同小写字母表示 3 种草原对照小区中不同年份间枯落物累积量具有显著差异($P<0.05$);不同大写字母表示相同草原内不同处理间群落高度和土壤全碳、全氮和全磷存在显著差异($P<0.05$)

1.3 样品采集与测定

2015—2017 年每年 8 月 15 日对 3 种草原不同处理的羊草样品进行采集。在每种草原的每个小区中随机选择成熟、健康的羊草植株 5 株,随后齐地面剪下并平整装入 4℃的保温箱中带回实验室对植株、叶片和茎干功能性状进行测定。

记录羊草的叶片数量和节间数量;随后利用直尺测量羊草的植株高度、叶片长度和节间长度,本研究中节间长度指相邻两片叶片间茎干的长度;再使用电子天平测量羊草的单株重量、叶片重量和茎干重量的鲜重;最后利用扫描仪对羊草叶片进行扫描,利用 Image J 软件处理图像并计算叶面积。

1.4 数据分析

羊草地上功能性状使用每个处理中 15 株羊草对应指标的平均值表示。羊草植株的茎叶比使用同一羊草植株的茎干重量与叶片重量的比值表示,计算公式如下:

$$茎叶比 = 茎干重量 / 叶片重量$$

羊草总叶面积为同一羊草植株各叶片面积之和,计算公式如下:

$$总叶面积 = \sum_{i=1}^{n} LA_i$$

其中,LA_i 为第 i 片叶片的面积。

使用单因素方差分析比较相同草原不同年份间枯落物累积量的差异,其中多重比较的方法选择 Turkey 法。使用一般线性模型(GLM)比较相同草原不同处理间群落高度、土壤全碳、土壤全氮、土壤全磷、羊草植株、茎干和叶片功能性状的差异,其中将处理因子和区组因子作为固定因子检验其主效应。本研究中区组因子对不同处理间羊草功能性状无显著影响。羊草的单株重量和植株高度与茎干和叶片功能性状使用一元线性回归模型定量计算。

羊草植株功能性状数据使用平均值±95%置信区间表示,其余数据均使用平均值±标准误表示。数据的统计与分析在 SPSS 26.0 中进行。

2　研究结果

2.1　羊草植株功能性状对枯落物累积的响应

枯落物累积显著提高羊草的植株高度($P<0.05$)(图 1),其中在大针茅草原、克氏针茅草原和羊草草原的对照处理中,羊草的植株高度分别提高 70.0%—82.2%、32.5%—65.8%和 47.1%—78.7%。与这 3 种草原枯落

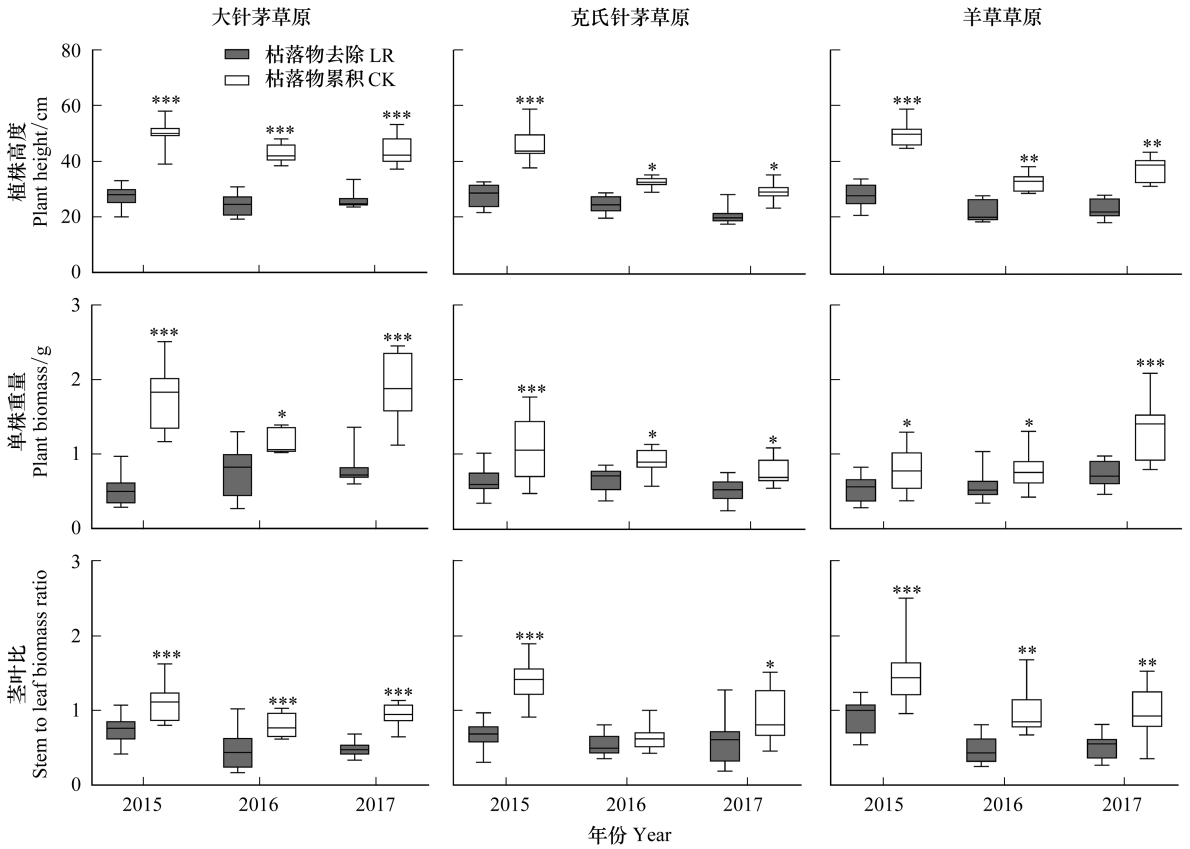

图 1　羊草植株功能性状特征

Fig.1　Characteristics of plant traits in *L. chinensis*

LR:枯落物去除处理 Litter removal;CK:枯落物保留对照 Control;数据表示方式为平均值 ± 95%置信区间;*、**和***表示在 0.05、0.01 和 0.001 水平两种处理间羊草高度、单株重和茎叶比存在显著差异

物去除处理中的羊草单株重量相比,枯落物累积显著提高羊草的单株重量 50.0%—240.0%、35.8%—65.6%和 38.6%—84.9%($P<0.05$)。此外,枯落物累积也显著提高羊草地上植株的茎叶比($P<0.05$)。

2.2 羊草叶片功能性状对枯落物累积的响应

除在 2015 年大针茅草原对照处理外,枯落物累积对羊草的叶片数量无显著影响,但显著增加羊草的叶片长度和叶片重量($P<0.05$)。与其他叶片相比,羊草的第一叶片长度对枯落物累积的响应不敏感。此外,枯落物累积对第一、二叶片重量无显著影响(图 2)。

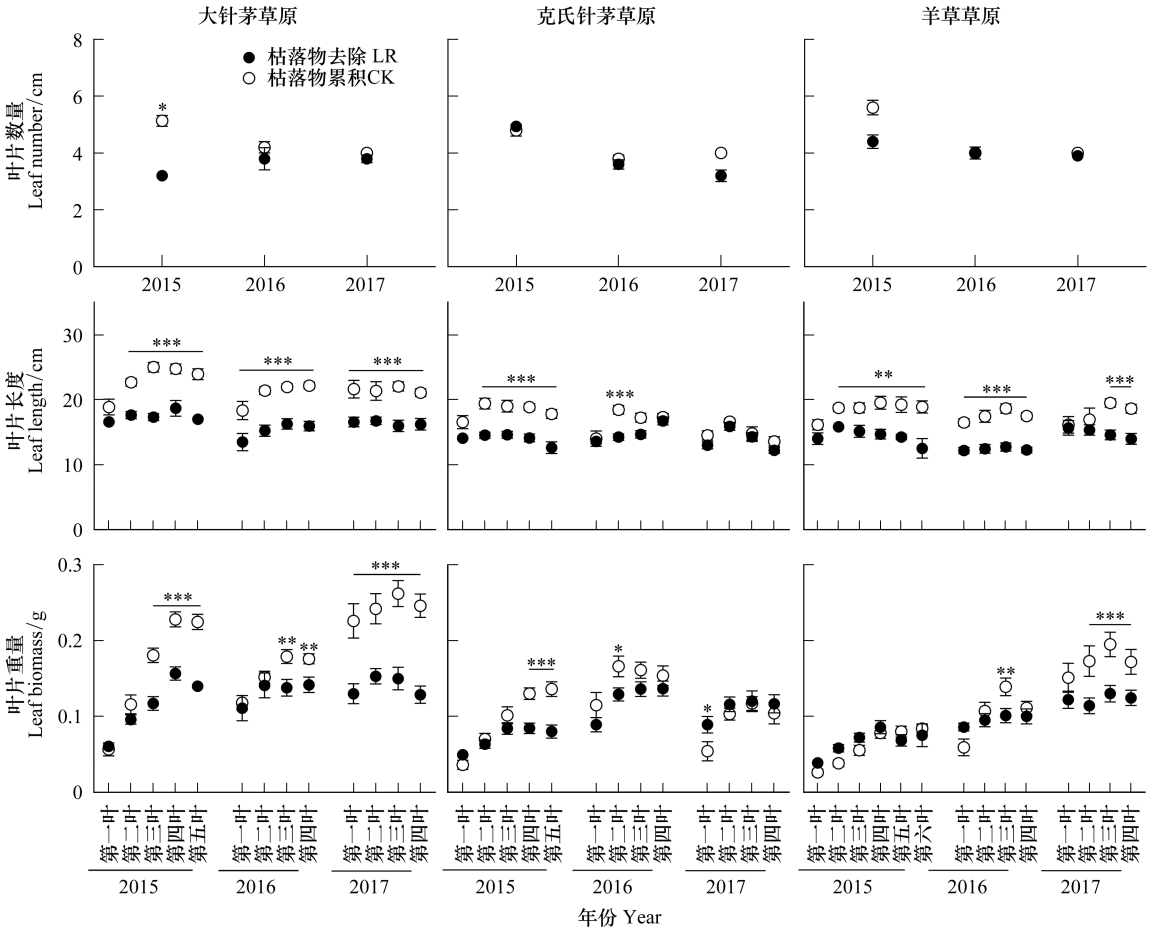

图 2 羊草叶片功能性状特征

Fig.2 Characteristics of leaf traits in *L. chinensis*

*、**和***表示在 0.05、0.01 和 0.001 水平两种处理间羊草叶片数、叶片长度和叶片重量存在显著差异

在 3 种草原中枯落物累积显著增加羊草总叶面积($P<0.05$),其中在大针茅草原对照处理中,羊草总叶面积增加 38.5%—60.9%,在克氏针茅草原和羊草草原中分别增加 32.5%—108.2%和 48.9%—102.5%。与羊草的第一叶叶面积相比,羊草其他叶片的叶面积对枯落物累积更加敏感($P<0.05$)(图 3)。

2.3 羊草茎干功能性状对枯落物累积的响应

在 3 种草原对照处理中,枯落物累积对羊草的节间数量无显著影响,但显著增加羊草的茎干重量和节间长度($P<0.05$)。在大针茅草原、克氏针茅草原和羊草草原的对照处理中,羊草的茎干重量分别增加112.5%—318.2%、47.8%—129.4%和 88.5%—164.0%。此外,与第五和第六节间长度相比,枯落物累积极显著增加第一到第四节间的长度($P<0.01$)(图 4)。

2.4 羊草茎叶功能性状与植株功能性状的关系

羊草的单株重量与植株高度和叶片重量呈极显著的正相关关系($P<0.0001$)(图 5)。与羊草的第一和第

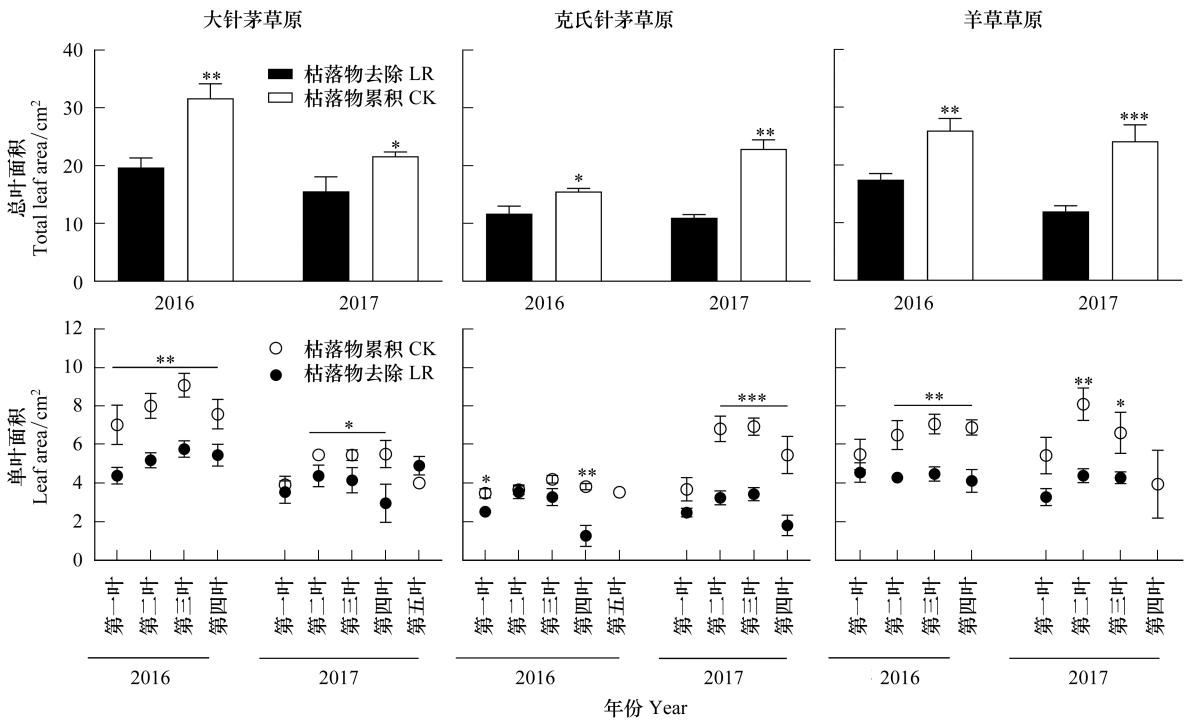

图 3　羊草叶面积特征

Fig.3　Characteristics of leaf area in *L. chinensis*

*、**和***表示在 0.05、0.01 和 0.001 水平两种处理间羊草叶片总叶面积和单叶面积存在显著差异

二叶片的重量相比,第三和第四叶片的重量对羊草单株重量具有更大的影响(R^2=0.56 和 0.75)。

羊草茎干功能性状对羊草植株高度具有显著影响(P<0.0001)(图 6)。羊草的植株高度与节间数量和节间长度呈极显著的正相关关系。与羊草第一节间长度相比,第二、三、四节间长度对植株高度的影响更大(R^2=0.56、0.70 和 0.58)。

3　讨论

3.1　枯落物累积对羊草茎干和叶片功能性状的影响

植物功能性状与环境变化具有密切的关系[10]。本研究发现枯落物累积显著增加羊草植株高度、单株重量、叶片长度、叶片重量、叶面积、茎干重量和节间长度等性状(图 1—4),表明枯落物累积导致群落环境发生显著变化。植物叶面积的增加与土壤水分具有正相关关系[17,20],枯落物累积显著提高土壤水分[8,21],导致羊草叶面积的增加。叶面积的提高有利于植物光合作用能力,增加碳水化合物的固定,导致植物叶片重量、茎干重量的增加。这也是羊草单株重量增加的主要原因(图 6)。典型草原围封后枯落物形成的物理阻隔层降低群落光照强度[8,22],导致羊草加强对光照的竞争[23],使其节间长度伸长(图 4),最终引起植株高度的增加(图 5)。枯落物累积也显著增加羊草植株的茎叶比(图 1),表明枯落物累积导致羊草提高对茎干营养物质的分配,与枯落物累积导致群落微环境趋于阴暗和潮湿的特征一致[8]。此外,值得关注的是枯落物累积对羊草第一叶片的长度、重量和叶面积无显著影响,表明枯落物累积对羊草不同叶片功能性状具有非对称性影响。与之相反的是,枯落物累积对羊草第四和第五叶片的节间长度无显著影响。枯落物层外部光照强度的剧烈增加是引起这种现象的主要原因,当羊草植株高度高于枯落物层时,光照强度显著增加,致使植物节间长度缩短[24]。

枯落物累积对羊草叶片数量与节间数量无显著影响,但对其他性状有显著影响(图 1—4),表明枯落物累

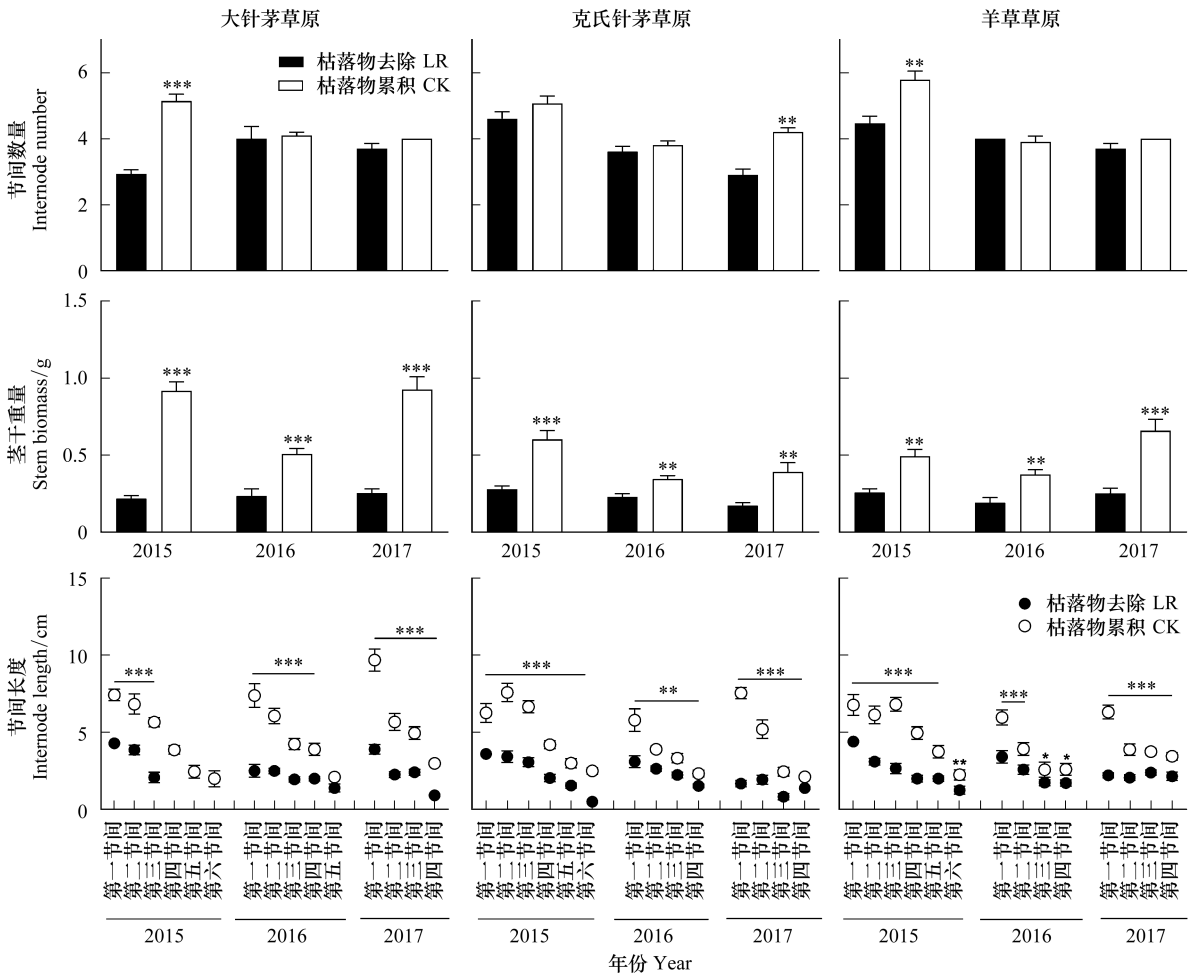

图 4 羊草茎干功能性状特征

Fig.4 Characteristics of stem traits in *L. chinensis*

*、** 和 *** 表示在 0.05、0.01 和 0.001 水平两种处理间羊草茎干节间数、茎干重和节间长度存在显著差异

积对羊草相同器官的不同功能性状具有非对称影响,其中叶片数量和节间数量为惰性性状,其他性状则为敏感性状。这与李西良等[9]和徐慧敏等[9]的研究结果一致,表明羊草植物功能性状的敏感性对于不同利用方式(放牧、刈割和围封)具有相同的响应。不同草原利用方式均会引起群落微环境发生改变[8,25],植物通过权衡资源分配及调控功能性状特征的策略,达到最优的生长状态。因此,与资源获取(光照、水分和养分等)直接相关的性状(植物高度、叶面积等性状)发生显著的变化,其他性状则具有保守性(叶片数量和节间数量等)。此外,与敏感性状相比,羊草的惰性性状可能更易受到遗传因素的调控,而非环境因素。因此,正是由于惰性功能性状和敏感功能性状的共同存在,其比值变化可以作为预测植物适应某胁迫过程中的一项重要指标,对未来植物功能性状的相关研究具有重要意义。

3.2 枯落物累积对羊草植株功能性状的影响

枯落物累积通过增加羊草叶片重量和面积、节间长度与茎干重量等功能性状,综合增加羊草的植株高度和单株重量(图 1 和图 5—6)。此外,羊草植株高度与单株重量具有极显著的正相关关系(图 5),表明羊草植株高度与单株重量具有强烈的耦合作用。羊草植株高度与重量的增加表明在枯落物累积的影响下,羊草对空间、养分等资源具有更强的获取力,也进一步说明羊草更加适应典型草原围封后的环境。这也从植物功能性状的角度佐证了内蒙古典型草原围封后丛生禾草草原向根茎禾草草原演替的观点[8]。

内蒙古典型草原放牧和刈割措施导致羊草植株高度、单株重量、叶片长度、叶面积等功能性状降

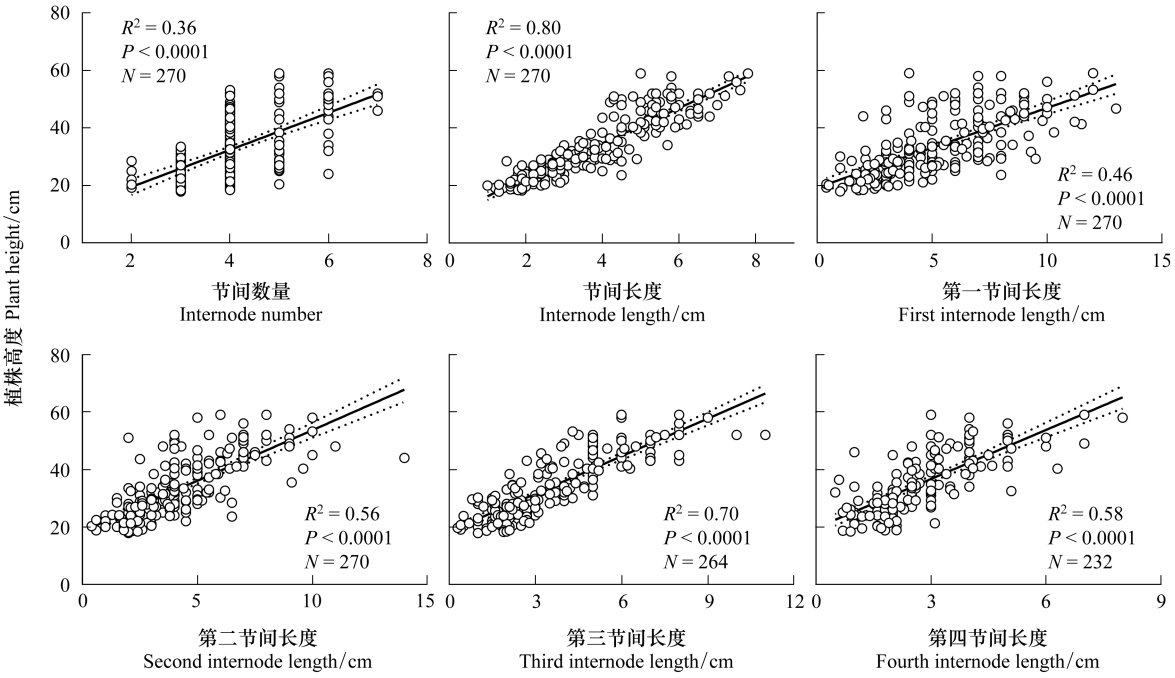

图 5　羊草植株高度与其他功能性状的关系

Fig.5　Relationships between plant height and other plant functional traits in *L. chinensis*

虚线表示 95%置信区间

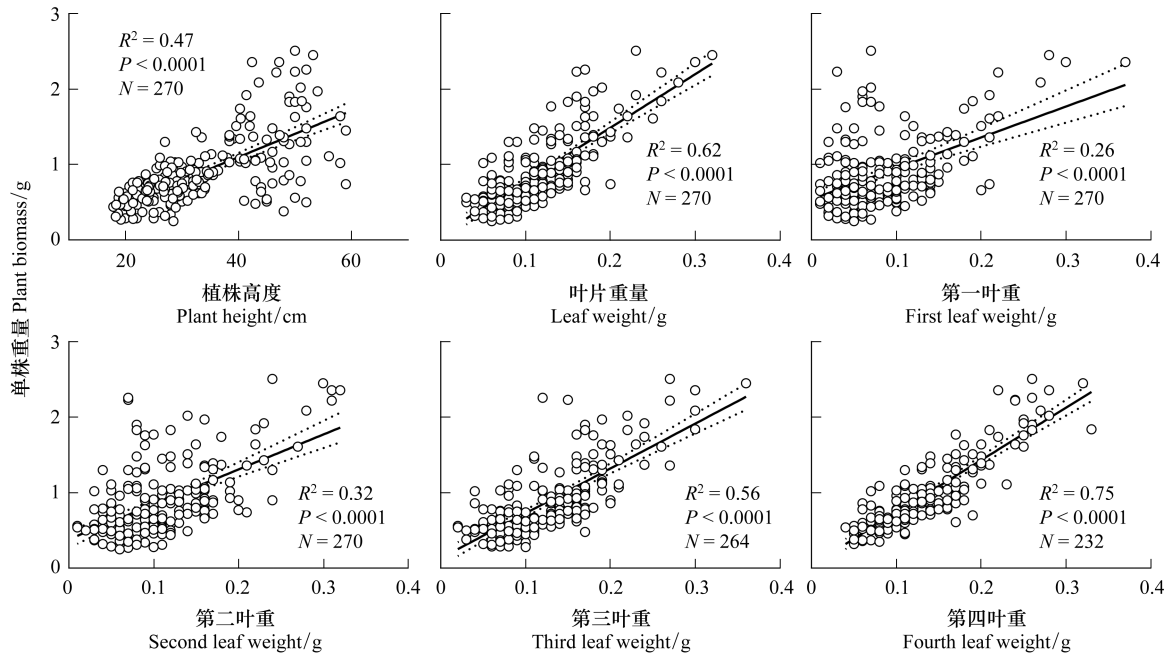

图 6　羊草单株重量与其他功能性状的关系

Fig.6　Relationships between plant biomass and other plant functional traits in *L. chinensis*

虚线表示 95%置信区间

低[9,14,26],但围封后枯落物累积可导致植株高度、叶片长度等功能性状显著增加(图 1—4),表明典型草原羊草植物功能性状对不同利用方式(放牧、刈割和围封)具有不同的响应。群落微环境的差异是导致不同管理

措施下羊草功能性状具有相反表现的主要原因。与放牧或刈割后形成的温暖、干燥的微环境相比[23,25],枯落物累积形成的阴暗和潮湿环境加强了羊草对光照的竞争[18],同时土壤水分的改善也有利于羊草的生长,最终导致羊草植株的升高和重量的增加。此外,已有研究报道植物矮小化是植物适应放牧干扰的一种综合防御策略[27]。与之相反的是当草原围封后由于枯落物的过量累积,植物可能将更多的营养物质分配到茎干,加强对光照资源的竞争能力。

本研究发现枯落物累积对羊草部分地上功能性状的影响并不显著(图 1—3)。群落枯落物累积量和枯落物形态特征可能是引起这种现象的主要原因。枯落物累积量决定其对光照、热量和水分再分配的能力[7],进一步影响羊草功能性状对环境变化的敏感性。大针茅草原枯落物累积量(353.36—378.30 g/m^2)高于克氏针茅草原(173.36—311.12 g/m^2)和羊草草原的(193.99—325.82 g/m^2)。因此,羊草地上功能性状变化在大针茅草原中更加显著。羊草的枯落物通常以立枯的形式存在于群落中,对生态因子具有更强的再分配作用,然而大针茅和克氏针茅的枯落物经过风吹、雪压等物理干扰,通常贴伏于地表处,对生态因子具有较弱的再分配能力(个人野外观察)。枯落物分布的不均匀性也可能影响群落光照、热量和水分的再分配。此外,本研究重点关注典型草原围封后枯落物累积对羊草地上植物功能性状的影响,缺乏对羊草根系功能性状的研究。根系是植物吸收水分和养分的主要器官并对植物地上功能性状具有重要的影响[11]。枯落物累积显著提高土壤水分[8],可能对根系功能性状产生影响,进一步影响植物对环境的适应性及种间竞争关系,这在未来也值得深入研究。

4 结论

围封作为一种简单有效且便于操作的退化草原修复措施,目前已在内蒙古地区大面积实施。围封导致枯落物在群落地表过量累积并引起微环境的变化。羊草通过改变地上功能性状的资源分配与权衡,以适应新的环境。羊草通过优化具有生理生态作用的茎干和叶片功能性状(叶片长度、叶片重量、茎干重量和节间长度等)适应新的环境,这些指标对枯落物累积具有敏感的指示作用。然而羊草具有形态功能的茎干和叶片功能性状(叶片数量和节间数量)对枯落物累积无明显的指示作用。羊草通过茎干和叶片功能性状综合调控植株功能性状(植株高度和单株重量等),以期更好的适应典型草原围封后的环境并加强在植物种间竞争中的优势。本研究从地上功能性状的角度上阐明典型草原围封后植物对枯落物累积的适应方式,同时也对草原的合理管理提出理论依据与支持。

参考文献(References):

[1] Han X G, Owens K, Wu X B, Wu J G, Huang J H. The grasslands of Inner Mongolia: a special feature. Rangeland Ecology & Management, 2009, 62(4): 303-304.

[2] Kang L, Han X G, Zhang Z B, Sun O J. Grassland ecosystems in China: review of current knowledge and research advancement. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2007, 362(1482): 997-1008.

[3] Jiang G M, Han X G, Wu J G. Restoration and management of the Inner Mongolia grassland require a sustainable strategy. Ambio, 2006, 35(5): 269-270.

[4] Yao X X, Wu J P, Gong X Y, Lang X, Wang C L, Song S Z, Ahmad A A. Effects of long term fencing on biomass, coverage, density, biodiversity and nutritional values of vegetation community in an alpine meadow of the Qinghai-Tibet Plateau. Ecological Engineering, 2019, 130: 80-93.

[5] Jing Z B, Cheng J M, Chen A. Assessment of vegetative ecological characteristics and the succession process during three decades of grazing exclusion in a continental steppe grassland. Ecological Engineering, 2013, 57: 162-169.

[6] Liu J H, Wu J J, Su H B, Gao Z H, Wu Z T. Effects of grazing exclusion in Xilin Gol grassland differ between regions. Ecological Engineering, 2017, 99: 271-281.

[7] Facelli J M, Pickett S T A. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. The Botanical Review, 1991, 57(1): 1-32.

[8] Hou D J, He W M, Liu C C, Qiao X G, Guo K. Litter accumulation alters the abiotic environment and drives community successional changes in two fenced grasslands in Inner Mongolia. Ecology and Evolution, 2019, 9(16): 9214-9224.

[9] 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.

[10] Mooney K A, Halitschke R, Kessler A, Agrawal A A. Evolutionary trade-offs in plants mediate the strength of trophic cascades. Science, 2010, 327(5973): 1642-1644.

[11] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(4): 325-339.

[12] He J S, Wang L, Flynn D F B, Wang X P, Ma W H, Fang J Y. Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. Oecologia, 2008, 155(2): 301-310.

[13] 罗璐, 申国珍, 谢宗强, 喻杰. 神农架海拔梯度上 4 种典型森林的乔木叶片功能性状特征. 生态学报, 2011, 31(21): 6420-6428.

[14] Li X L, Liu Z Y, Wang Z, Wu X H, Li X L, Hu J, Shi H X, Guo F H, Zhang Y, Hou X Y. Pathways of *Leymus chinensis* individual aboveground biomass decline in natural semiarid grassland induced by overgrazing: a study at the plant functional trait scale. PLoS One, 2015, 10(5): e0124443.

[15] 潘琰, 龚吉蕊, 宝音陶格涛, 罗亲普, 翟占伟, 徐沙, 王忆慧, 刘敏, 杨丽丽. 季节放牧下内蒙古温带草原羊草根茎叶功能性状的权衡. 植物学报, 2017, 52(3): 307-321.

[16] 徐慧敏, 白天晓, 安娜, 时光, 赵一安, 宝音陶格涛. 不同刈割制度对典型草原羊草功能性状的影响. 中国草地学报, 2016, 38(6): 60-65.

[17] 赵丹丹, 马红媛, 李阳, 魏继平, 王志春. 水分和养分添加对羊草功能性状和地上生物量的影响. 植物生态学报, 2019, 43(6): 501-511.

[18] Jensen K, Gutekunst K. Effects of litter on establishment of grassland plant species: the role of seed size and successional status. Basic and Applied Ecology, 2003, 4(6): 579-587.

[19] 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.

[20] 孟凡超, 张佳华, 姚凤梅. CO_2浓度升高和降水增加协同作用对玉米产量及生长发育的影响. 植物生态学报, 2014, 38(10): 1064-1073.

[21] Deutsch E S, Bork E W, Willms W D. Soil moisture and plant growth responses to litter and defoliation impacts in Parkland grasslands. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2010, 135(1/2): 1-9.

[22] Weltzin J F, Keller J K, Bridgham S D, Pastor J, Allen P B, Chen J. Litter controls plant community composition in a northern fen. Oikos, 2005, 110(3): 537-546.

[23] Wang J, Zhao M L, Willms W D, Han G D, Wang Z W, Bai Y F. Can plant litter affect net primary production of a typical steppe in Inner Mongolia? Journal of Vegetation Science, 2011, 22(2): 367-376.

[24] 韩建国. 草地学(第三版). 北京: 中国农业出版社, 2007.

[25] Yan Y C, Yan R R, Chen J Q, Xin X P, Eldridge D J, Shao C L, Wang X, Lv S J, Jin D Y, Chen J Q, Guo Z J, Chen B R, Xu L J. Grazing modulates soil temperature and moisture in a Eurasian steppe. Agricultural and Forest Meteorology, 2018, 262: 157-165.

[26] 张璐, 白天晓, 郝匕台, 邢小青, 郭之伟, 宝音陶格涛. 季节性放牧对羊草功能性状的影响. 中国草地学报, 2017, 39(5): 96-101.

[27] 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.