



放牧强度对草甸草原羊草功能性状的影响

侯路路, 闫瑞瑞, 张宇, 辛晓平

(中国农业科学院农业资源与农业区划研究所, 北京 100081)

摘要:【目的】研究草甸草原优势种羊草群落重要值(IV)和其功能性状对放牧强度的响应规律, 观察羊草是否通过调整自身各功能性状(如个体、茎、叶等)来适应外界环境的变化, 以便为草原合理放牧利用提供参考依据。【方法】通过控制试验设置6个放牧强度, 即对照(G0: 0)、轻度(G0.23: 0.23 cow. AU/hm²)、轻中度(G0.34: 0.34 cow. AU/hm²)、中度(G0.46: 0.46 cow. AU/hm²)、重度(G0.69: 0.69 cow. AU/hm²)、极重度(G0.92: 0.92 cow. AU/hm²), 3个重复, 采用随机区组排列。在每个处理中分别测定优势种羊草IV以及其植株性状(株高、茎重、叶重、茎叶比、单株重)和叶片性状(形态性状: 叶面积、单片叶重、比叶面积(SLA)、叶长、叶宽; 生理性状: 叶片C、N含量、C/N), 其中羊草IV通过随机选取试验小区内5个1 m×1 m群落样方调查得到, 羊草功能性状通过随机选取每个试验小区内的羊草单株进行测定。【结果】(1)与不放牧G0相比, 羊草IV的降低幅度随着放牧强度的增加依次为42.9%、66.0%、82.7%、91.8%、91.2%; (2)羊草植株性状(株高、茎重、叶重、茎叶比、单株重)随着放牧强度增加逐渐降低。不同放牧强度下羊草植株茎叶比均小于1, 并且与G0相比, G0.92显著降低39.22%; 叶片性状中叶面积、单片叶重、叶长、叶宽均随着放牧强度的增加逐渐降低, 而SLA却随着放牧强度的增加而增加, 且在G0.92时最大, 为136.61 cm²·g⁻¹, 其与G0、G0.23、G0.34、G0.46、G0.69相比, 增加幅度分别为23.7%、19.0%、17.8%、20.2%、13.2%; (3)羊草叶片C、N含量在极重度放牧(G0.92)下分别为44.2%、2.8%。随着放牧强度的增加, 羊草叶片C含量整体变化相对稳定, 但叶片N含量则不断增加, 相比于G0, G0.69与G0.92中N含量分别增加21.8%、43.2%; (4)相关分析表明, 羊草叶片SLA与N含量存在极显著正相关, 与C含量存在极显著负相关; 叶片形态性状与生理性状存在显著相关。同时典型相关分析表明, 形态性状中主要以单片叶重为主, 生理性状中以C/N为主。【结论】放牧强度改变了羊草的优势度, 使羊草植株个体变小, 茎叶比降低, 但羊草为适应外界环境的变化而改变自身叶片SLA、N含量, 尤其在极重度放牧条件下, SLA与N含量协同增加。

关键词: 放牧强度; 草甸草原; 羊草; 功能性状

Effects of Grazing Intensity on Functional Traits of *Leymus chinensis* in Meadow Steppe

HOU LuLu, YAN RuiRui, ZHANG Yu, XIN XiaoPing

(Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081)

Abstract: 【Objective】 The objective of this study was to study the response of important value (IV) and functional traits of dominant species of *Leymus chinensis* to grazing intensity in meadow steppe and to observe whether *Leymus chinensis* adapts to changes in the external environment by adjusting its various functional traits (such as plants, stems, leaves and so on), so as to

收稿日期: 2019-09-20; 接受日期: 2020-02-10

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0500608)、国家重点研发计划-中美政府间合作项目(2017YFE0104500)、国家自然科学基金面上项目(41771205)、中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(1610132018023, 1610132018009, 1610132019031)、呼伦贝尔科技计划项目(YYYFHZ201903)

联系方式: 侯路路, E-mail: 82101176057@caas.cn. 通信作者辛晓平, E-mail: xinxiaoping@caas.cn

provide reference for rational grazing utilization of grassland. 【Method】 Six grazing intensities were set by control experiments, including control (G0: 0), mild (G0.23: 0.23 cow.AU/hm²), light to moderate (G0.34: 0.34 cow.AU/hm²), moderate (G0.46: 0.46 cow.AU/hm²), heavy (G0.69: 0.69 cow.AU/hm²), and extremely very heavy (G0.92: 0.92 cow.AU/hm²), with three replicates. The IV of the dominant species of *Leymus chinensis* and its plant traits (plant height, stem weight, leaf weight, stem : leaf, and plant weight) and leaf traits (morphological traits: leaf area, single leaf weight, specific leaf area (SLA), leaf length, and leaf width; physiological traits: leaf carbon (C) and nitrogen (N) content, and C/N) were determined in each treatment. Among them, IV of *Leymus chinensis* was obtained by randomly selecting five 1 m×1 m plant community plots in the experiment plots. The functional characteristics of *Leymus chinensis* were determined by randomly selecting individual *Leymus chinensis* plants in each experiment plot. 【Result】 (1) Compared with G0, the decrease of *Leymus chinensis* IV was 42.9%, 66.0%, 82.7%, 91.8%, and 91.2% with the increase of grazing intensity. (2) *Leymus chinensis* plant traits (plant height, stem weight, leaf weight, and stem : leaf) decreased gradually with the increase of grazing intensity. The stem : leaf of *Leymus chinensis* plants was less than 1 in different grazing intensities, and G0.92 was significantly reduced by 39.22% compared with G0. The leaf area, leaf weight, leaf length and leaf width of leaf traits gradually decreased with the increase of grazing intensity. However, the SLA increased with the increase of grazing intensity, and it was the largest at G0.92, with a value of 136.61 cm²·g⁻¹, which increased 23.7%, 19.0%, 17.8%, 20.2%, and 13.2%, respectively, compared to G0, G0.23, G0.34, G0.46, and G0.69. (3) *Leymus chinensis* leaves C and N content was 44.2% and 2.8% under extremely heavy grazing (G0.92), respectively. With the increase of grazing intensity, the overall change of *Leymus chinensis* leaves C content was relatively stable, but leaves N content increased continuously. Compared with G0, the *Leymus chinensis* leaves N content in G0.69 and G0.92 increased by 21.8% and 43.2%, respectively. (4) Correlation analysis showed that *Leymus chinensis* leaves SLA was a significant positive correlation with N content and a significant negative correlation with C content. The leaf morphological traits were significantly correlated with physiological traits, the morphological traits were mainly with single leaf weight, and the physiological traits were mainly with C/N. 【Conclusion】 The grazing intensity changed the dominance of *Leymus chinensis* and made the individual *Leymus chinensis* plants smaller, reduced stem: leaf, but *Leymus chinensis* changed the leaves SLA and N content in response to changes in the external environment. Especially under extremely heavy grazing conditions, the SLA and N content increased synergistically.

Key words: grazing intensity; meadow steppe; *Leymus chinensis*; functional traits

0 引言

【研究意义】草地是较我国森林、农田分布最广的生态系统, 占我国陆地面积的 41%, 是我国北方的重要生态屏障, 也是畜牧业发展的重要资源基础^[1]。放牧是草地利用的主要方式之一^[2-4], 其可以改良草原, 也可以导致草原退化^[5]。由于近几十年来人类的过度放牧, 草原植物群落结构趋于简化, 生产力显著下降。草地退化改变了植物的生境条件, 因而不同植物在群落中的地位必然发生变化, 同时植物通过调整各功能性状 (如茎、叶、根系等) 以便适应环境的变化。放牧条件下植物通过自身某些形态结构和理化特征的改变来响应放牧的干扰, 主要体现在植株、叶片、根系等植物性状的差别上, 尤其叶片是适应环境变化最敏感的部位之一^[6-8]。从植物生理特征角度看, 植物 C/N 的变化会对植物的生理反应产生影响, 如影响矿质元素的循环、水分平衡等, 进一步改变植物群落的结构与功能^[9]; 群落优势种 C/N 特征对群落演替方向也有一定的指示作用^[10], 优势植物的地位及各功能

性状对表征生境的变化和生态系统的健康具有指示作用^[11]。而羊草不仅是草甸草原的优势种和建群种, 而且是牲畜适口性较强的植物之一^[12], 因此研究羊草在不同放牧强度下功能性状的变化, 具有很强的代表性, 能够为草原合理放牧利用提供数据参考。【前人研究进展】近年来, 植物功能性状对环境变化的响应受到诸多关注, 主要集中在研究 N、P 添加^[13]、季节性放牧^[14]、放牧强度^[15]对羊草功能性状 (株高、单株重、SLA、茎叶、叶片大小、N、P 等) 的影响, 以揭示羊草功能性状的变化规律。王炜等^[16]分析了植物个体层次特征, 结果表明过度放牧导致植物个体小型化, 个体小型化主要体现在植株高度变矮、植株节间缩短、叶片变小等。另外, 李西良等^[17]也发现羊草矮化型是其避牧适应对策, 是羊草通过不同性状间的自我权衡进行资源利用的结果。ZHENG 等^[18]对比了干旱和湿润年份不同放牧强度绵羊对羊草 (C₃)、糙隐子草 (C₄) 功能性状的影响, 结果表明在湿润年份羊草叶片有较高的 N 含量和光合速率, 说明气候的干湿状况直接影响羊草生理过程以及功能性状。【本研究切入点】尽

管目前对草原放牧利用方面进行了大量的实践研究，但是放牧干扰对植物性状的研究多以绵羊为放牧对象，而以放牧牛为试验对象研究羊草功能性状的变化较少，而且牛羊的采食方式、采食习性均有差异。【拟解决的关键问题】本研究依托不同放牧强度（G0，G0.23，G0.34，G0.46，G0.69，G0.92）试验，探讨优势种羊草重要值、植株性状、叶片性状在不同放牧强度下的变化特征，进一步揭示羊草功能性状与放牧强度之间的相互关系，旨在为草原合理放牧利用提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验区位于内蒙古呼伦贝尔国家野外观测站控制性放牧试验样地（49°32′—49°34′N，119°94′—119°96′E），海拔 670—677 m。该试验样地处于大兴安岭西麓丘陵向内蒙古高原的过渡区，属于温带半干旱大陆性气候，年均温-3—1℃，≥10℃年积温为 1 580—1 800℃，无霜期 110 d 左右，年平均降水量 350—400 mm，降水多集中在 7—9 月^[19]。土壤类型为黑钙土，植被类型为羊草+杂类草草甸草原，主要物种有羊草（*Leymus chinensis*）、贝加尔针茅（*Stipa Baicalensis*）、日荫营（*Carex pediformis*）、蓬子菜（*Galium verum*）、狭叶柴胡（*Bupleurum scorzonrifolium*）等。

1.2 试验设计

试验选择地形较为平坦，土壤和植被状况较一致的草地，面积为 90 hm²，用围栏围成 18 个等面积小区，各小区面积为 5 hm²（图 1）。根据家畜日食量以及当地牧草利用率情况，1 AU 等于一头 500 kg 成年牛，将 0.46 每公顷一个牛单位（0.46 cow.AU/hm²）定为理论载畜率，因此设置对照（G0：0）、轻度（G0.23：0.23 cow.AU/hm²）、轻中度（G0.34：0.34 cow.AU/hm²）、中度（G0.46：0.46 cow.AU/hm²）、重度（G0.69：0.69 cow.AU/hm²）、极重度（G0.92：0.92 cow.AU/hm²）6 个放牧强度，牛头数分别为 0、2、3、4、6、8 头，共计 69 头，试验设置 3 个重复，采用随机区组排列。试验用牛体重为 250—300 kg，组间差异不显著。放牧试验已经连续进行 10 年，于每年 6 月 1 日开始连续放牧，9 月 30 日结束。

1.3 测定指标与方法

样品采集于 2018 年 8 月 15 日进行，每个小区随机选取 5 个试验点，进行群落调查，样方大小为 1 m

×1 m，记录植物高度、盖度、多度、生物量，计算羊草重要值。重要值（IV）=（相对多度+相对高度+相对干重）/3。其中在每个小区随机选取 30 株羊草植株，用卷尺量取其自然高度后，将植株地上部齐地刈割带回实验室进行茎叶生物量测定。所有的茎叶样于烘箱 65℃烘干 48 h 至恒重并称重。随后，分别计算羊草单株重、茎重、叶重、茎叶比。同时，每个小区随机选取羊草植株 30—50 株，取完全张开且未被采食的叶片 75 片，分为 5 组，每组 15 片，测定叶片形态特征。每个叶片用便携式叶面积仪（LI-3000C，Li-Cor，Lincoln，NE，USA）测定其叶面积后，烘箱 65℃烘干 48 h 至恒重。干物质测定均根据 GB/T 6435-2014《饲料中水分的测定》在 105℃下进行矫正。SLA 表示叶片面积与其干重之比，计算羊草 SLA，并将每个小区叶片混合并粉碎过 1 mm 筛，测定碳（C）、氮（N）含量。C、N 含量用元素分析仪（vario EL III，Elementar，GER）测定。

1.4 数据处理与分析

数据用 Origin Pro 2017 作图，SPSS23.0 进行统计分析，羊草各性状进行单因素方差分析（One-Way ANOVA），Duncan 法进行显著性检验。同时将羊草叶片性状分为 2 组，分别为形态性状（叶面积，单片叶重，SLA，叶长、平均宽，叶片最大宽度）和生理性状（C、N，C/N）进行典型相关性分析。羊草所有功能性状之间进行 Pearson 相关性分析，并对各功能性状之间进行主成分分析（PCA）。

G0 0	牧道 Herd road	G0.23 0.23AU/hm ²	牧道 Herd road	G0 0
G0.46 0.46AU/hm ²		G0.69 0.69AU/hm ²		G0.34 0.34AU/hm ²
G0.92 0.92AU/hm ²		G0.46 0.46AU/hm ²		G0.92 0.92AU/hm ²
G0.34 0.34AU/hm ²		G0.92 0.92AU/hm ²		G0.46 0.46AU/hm ²
G0.69 0.69AU/hm ²		G0.34 0.34AU/hm ²		G0.69 0.69AU/hm ²
G0.23 0.23AU/hm ²		G0 0		G0.23 0.23AU/hm ²

图 1 试验设计图

Fig. 1 Experimental design

2 结果

2.1 羊草种群在群落中重要值 (IV) 的变化

羊草种群的重要值随着放牧强度增加呈显著降低趋势 ($P < 0.05$) (图 2)。不放牧处理 (G0) 的重要值达到 41.96%。与 G0 相比, G0.23、G0.34、G0.46、G0.69、G0.92 放牧强度下羊草 IV 降低幅度分别为 42.91%、66.00%、82.74%、91.87%、91.21%。羊草 IV 在低于中度放牧的处理间存在显著差异, 高于中度放牧的处理间不存在显著差异。

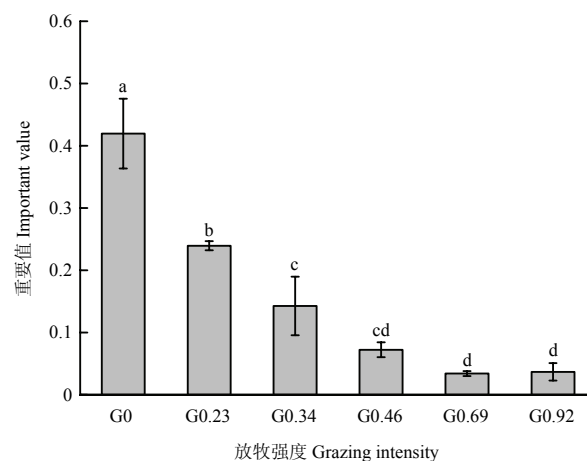
2.2 羊草个体生长特征的变化

羊草株高以及单株重随着放牧强度的增加而显著降低 (图 3)。其中, 羊草株高以 G0 最高, 为 58.01 cm, G0 与 G0.23、G0.34 处理之间不存在显著差异 ($P > 0.05$), 但与 G0 相比, G0.46、G0.69、G0.92 处理羊草株高显著降低 36.16%、63.40%、66.42%; 单株重以 G0 最高, 为 0.84 g/株, 与 G0 相比, 各放牧强度下羊草单株重均显著降低, 尤其 G0.69、G0.92 处理分别显著降低 72.53%、80.65%, 但 G0.69 与 G0.92 处理间不存在显著差异, 与 G0.23、G0.34、G0.46 处理存在显著差异 ($P < 0.05$)。

随着放牧强度的增加, 羊草植株的茎、叶重均逐渐降低 (图 4)。从羊草茎重来看, G0 茎重为 10.89 g/株, 与 G0 相比, G0.23、G0.34、G0.46、G0.69、G0.92 处理分别显著降低 32.51%、27.69%、35.81%、77.00%、85.72%。就叶重而言, G0.23、G0.34、G0.46 处理间并无显著差异, 但其与 G0、G0.69、G0.92 处理间存在显著差异 ($P < 0.05$), 其中 G0 的叶重为

14.28 g/株, 与 G0 相比, G0.69、G0.92 显著降低 69.12%、76.79%, 但 G0.69 和 G0.92 处理间并无显著差异。

羊草单株重在极重度放牧强度 (G0.92) 条件下显著降低 (图 3), 而在此放牧强度下茎、叶重减少的量分别占单株重减少的 45.99%、54.01%。不同放牧强度下羊草植株茎叶比均小于 1 (图 4), 并且与 G0 相比, G0.92 显著降低 39.22%。



不同字母表示处理间差异达到显著水平 ($P < 0.05$), 误差棒表示平均值 \pm 标准误。下同
Different letters indicate significantly different at 0.05 level, Error bar indicates mean \pm SE. The same as below

图 2 不同放牧强度羊草重要值的变化

Fig. 2 Changes in important values of *Leymus chinensis* with different grazing intensities

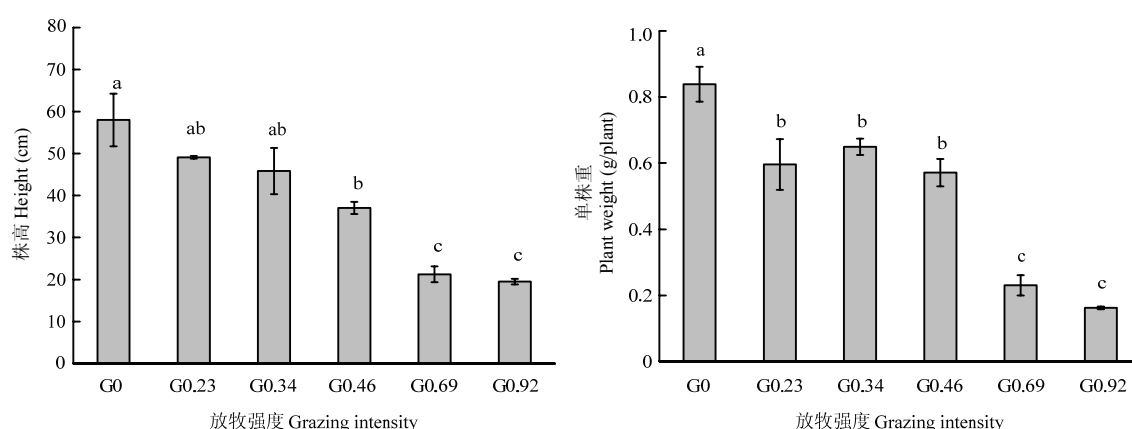


图 3 不同放牧强度羊草株高、单株重的比较

Fig. 3 Comparison of height and weight of *Leymus chinensis* with different grazing intensities

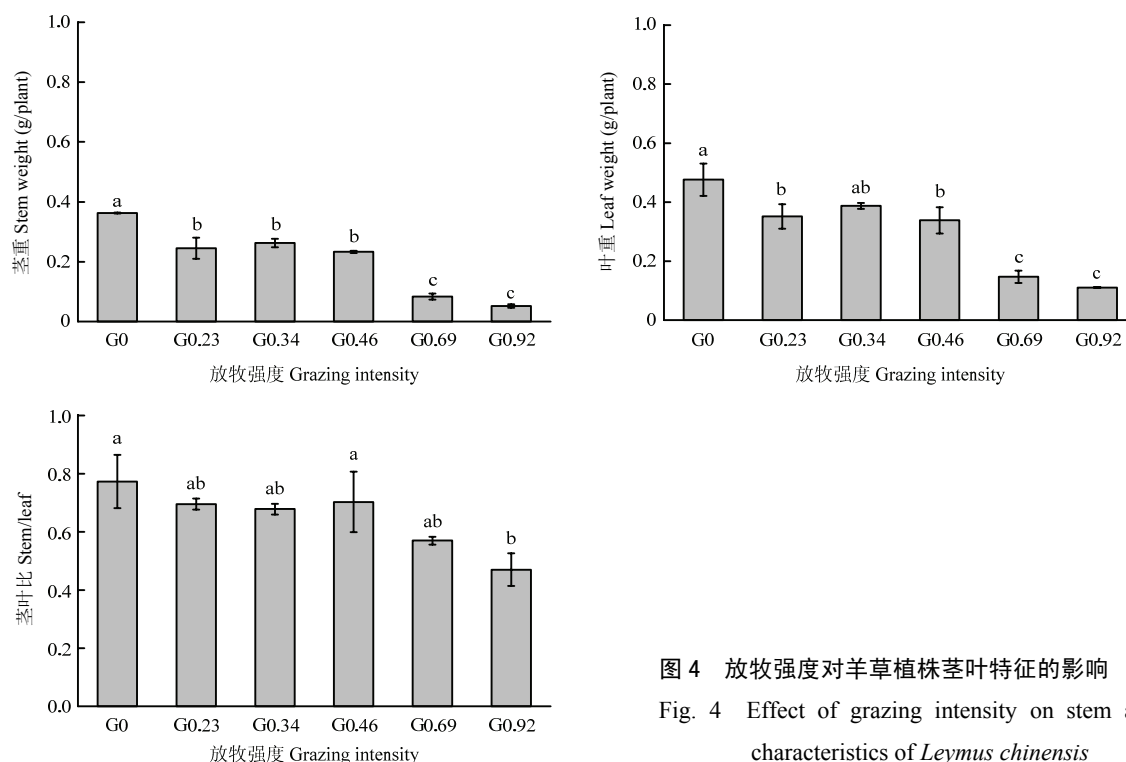


图4 放牧强度对羊草植株茎叶特征的影响

Fig. 4 Effect of grazing intensity on stem and leaf characteristics of *Leymus chinensis*

2.3 羊草叶片形态性状变化

羊草叶片形态性状受放牧强度的显著影响, 叶片的叶面积整体呈现逐渐降低的趋势, G0 显著高于 G0.69、G0.92 处理 ($P < 0.05$), 而与 G0.23、G0.34、G0.46 处理差异不显著。与 G0 相比, G0.69、G0.92 处理的羊草叶面积分别降低 50.29%、52.82% (图 5)。羊草单片叶重与叶面积存在相同的趋势, 与 G0 相比, G0.69、G0.92 放牧强度下羊草叶片干重分别显著减少 56.70%、64.80%。羊草 SLA 整体随着放牧强度的增加而增加, 且 G0.92 与 G0、G0.23、G0.34、G0.46、G0.69 存在显著差异 ($P < 0.05$), 增加幅度分别为 23.66%、19.04%、17.82%、20.17%、13.22%。羊草叶片长度、平均宽度以及最大宽度均具有相同的趋势, 即随着放牧强度的增加而减少, 并且 G0.69、G0.92 处理与 G0、G0.23、G0.34、G0.46 处理均存在显著差异 ($P < 0.05$)。

2.4 羊草叶片 C、N 含量变化

羊草叶片 C 含量随着放牧强度的增加整体呈现相对稳定的趋势, 其中 G0.92 条件下 C 含量低于 G0、G0.23、G0.34、G0.46、G0.69 处理 ($P < 0.05$), 与 G0、G0.23、G0.46 处理间存在显著差异 ($P < 0.05$)。羊草叶片 N 含量随着放牧强度的增加却逐渐增加, 并以 G0.92 处理最高, 为 2.83% (图 6), G0.69 处理相

比于 G0、G0.23、G0.34、G0.46 处理分别显著增加 21.79%、18.66%、12.42%、15.41%。G0.92 处理相比于 G0、G0.23、G0.34、G0.46、G0.69 处理依次增加 43.22%、40.95%、36.42%、38.59%、27.40%。羊草叶片 C/N 与 N 含量呈现相反的趋势, 并且相比于 G0, G0.69、G0.92 处理分别显著降低 22.14%、44.18%。

2.5 羊草功能性状之间的相关性

不同放牧强度下羊草各性状相关分析 (表 1) 表明, 羊草植株性状之间存在显著相关 ($P < 0.05$)。羊草叶片性状中, C 含量与 C/N、单片叶重、叶长、茎叶比显著相关, 而与其他性状指标之间不存在显著相关, SLA 与叶片 C 含量呈极显著负相关, 与 N 含量存在极显著正相关 ($P < 0.01$), 与其他性状指标均存在极显著性负相关 ($P < 0.01$)。同时, 典型相关分析 (表 2—3) 结果表明, 羊草的形态性状与生理性状存在显著相关, 相关性系数为 0.993, 羊草形态性状中 SLA 系数绝对值较大, 相关系数为 -0.837; 叶片重与形态性状的相关系数 (0.957) 最大, 表明叶片形态性状中主要以单片叶重为主; 生理性状中 C/N 的系数绝对值最大, 相关系数 (0.897) 也较大, 说明在叶片生理性状中主要以 C/N 为主。典型冗余分析表明叶片形态性状的典型变量可以解释整组变量的 76.90%, 叶片生理性状的典型变量可以解释整组变量的 67.00%。

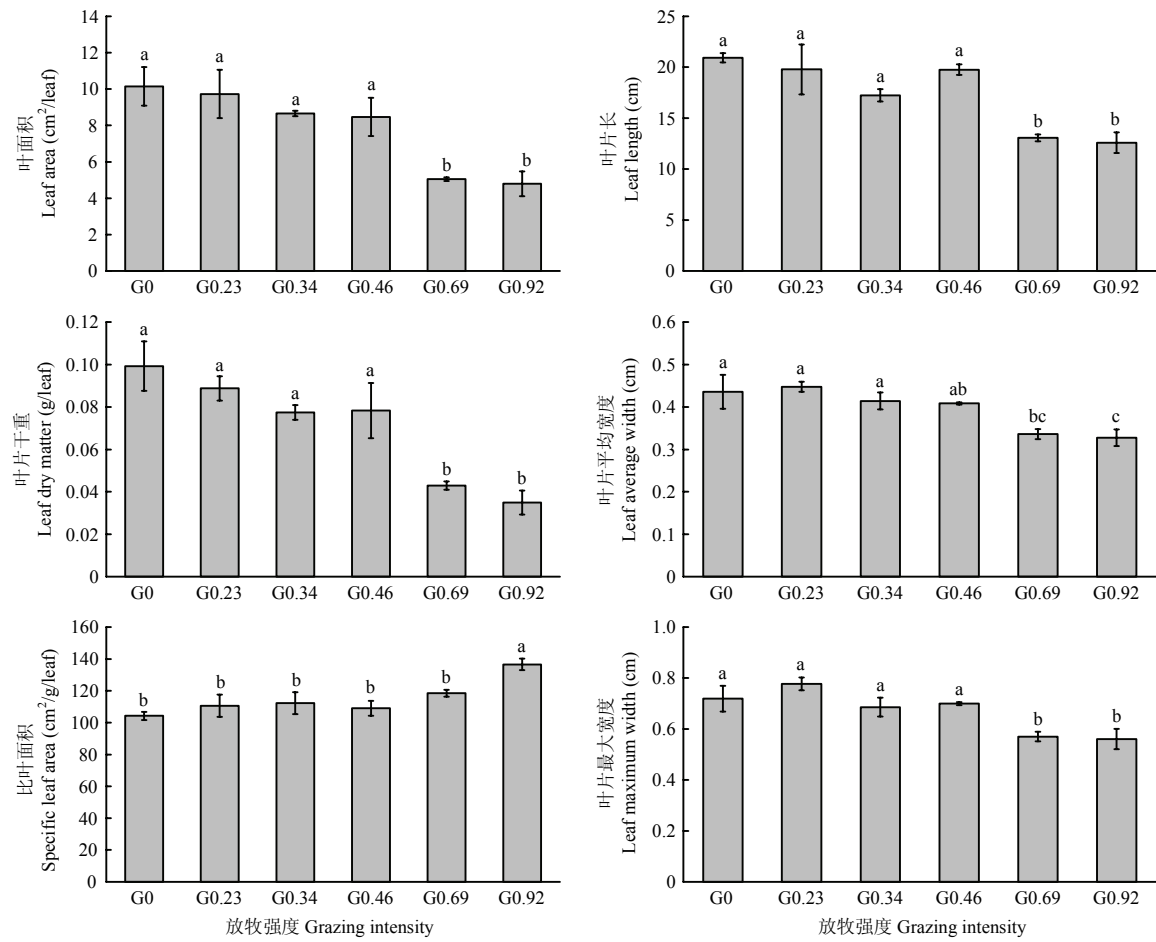


图 5 放牧强度对羊草叶片形态特征的影响

Fig. 5 Effects of grazing intensity on the morphological characteristics of *Leymus chinensis* leaves

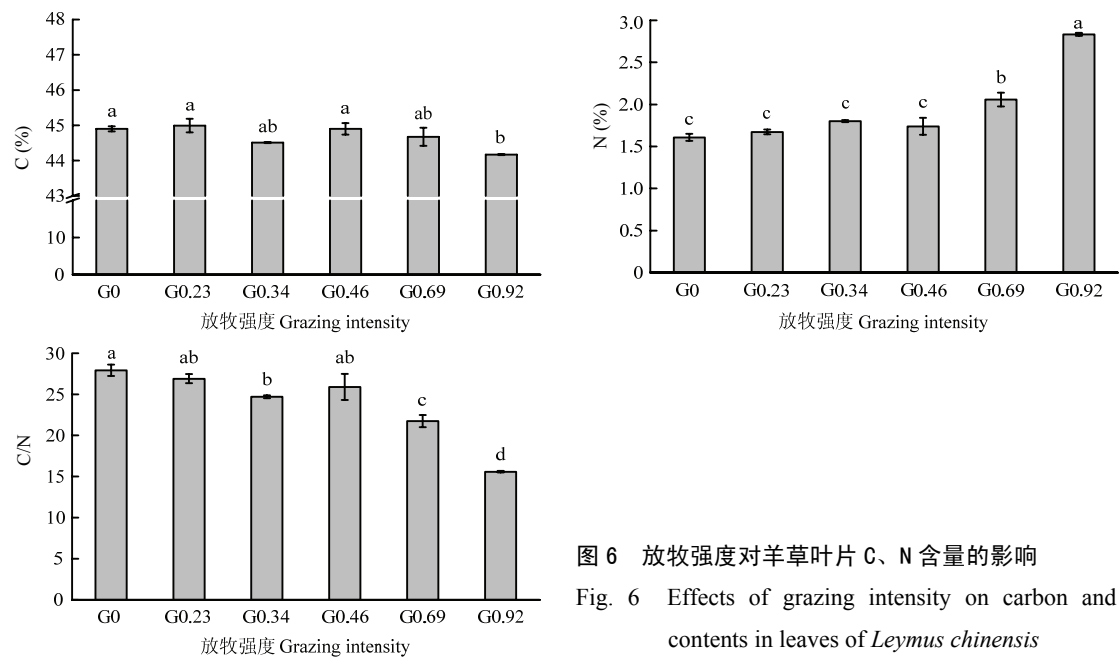


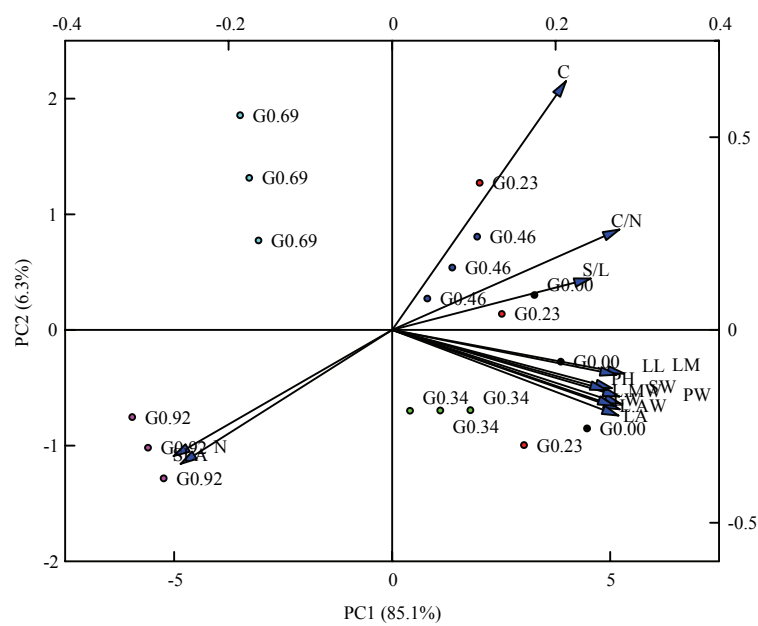
图 6 放牧强度对羊草叶片 C、N 含量的影响

Fig. 6 Effects of grazing intensity on carbon and nitrogen contents in leaves of *Leymus chinensis*

因表 1 中各性状间的强相关性，故将各性状进行主成分分析（图 7）。主成分分析表明，第一主成分（PC1）可以解释原始性状总变异的 85.1%，而第二主成分（PC2）只解释原始性状总变异的 6.3%。G0.69、G0.92 放牧强度在 PC1 的左边，G0.00、G0.23、G0.34、G0.46 放牧强度在 PC1 的右边，说明 PC1 与放牧程度有很大联系。其中，羊草叶片中 SLA、N 含量与 PC1 正相关，C/N、C 含量、茎叶比与 PC1 负相关，并且 G0.92 处理在 SLA 与 N 矢量方向的投影点最近。

表 2 羊草叶片形态性状与生理性状间的典型相关分析
Table 2 Canonical correlation analysis between leaf morphological and physiological traits of *Leymus chinensis*

	典型相关系数 Canonical correlations coefficient	显著性 Sig.
典型变量（I） Canonical variable（I）	0.993	0.001
典型变量（II） Canonical variable（II）	0.909	0.109
典型变量（III） Canonical variable（III）	0.759	0.271



PH: 植株高度; PW: 单株重; SW: 茎重; LW: 叶重; S/L: 茎叶比; LA: 叶面积; LM: 单片叶重; SLA: 比叶面积; LL: 叶片长度; LAMW: 叶片平均宽度; L.MW: 叶片最大宽度; N: 氮; C: 碳; C/N: 碳氮比
PH: Plant height; PW: Plant weight; SW: Stem weight; LW: Leaf weight; S/L: Stem to leaf ratio; LA: Leaf area; LM: Leaf mass; SLA: Specific leaf area; LL: Leaf length; L. AW: Leaf average width; L. MW: Leaf maximum width; N: Nitrogen; C: Carbon; C/N: Carbon to nitrogen ratio

图 7 羊草功能性状间的主成分分析（PCA）

Fig. 7 Principal component analysis (PCA) between functional traits of *Leymus chinensis*

3 讨论

3.1 放牧干扰改变羊草在群落中的地位

羊草是草甸草原肉牛的适口性植物（优良牧草）之一，而放牧会导致群落结构变化，本研究中随着放牧强度的增加，羊草重要值逐渐降低，这与蒙旭辉等^[20]在本地区开展放牧绵羊的控制性试验所得出的结论相吻合。由此可知，在放牧干扰条件下，羊草在群落中的地位逐渐降低，优势度逐渐降低。在轻度放牧条件下，羊草即使被采食，但仍处于优势状态，这是因为轻度放牧有利于提高草地生产力和增加物种多

样性^[21]，所以羊草重要值低于对照。当放牧强度达到重度（≥0.69 cow.AU/hm²）时，羊草已经由群落的优势种变为伴生种，因此中度、重度放牧条件下羊草重要值逐渐降低。本研究中，试验样地已经连续 10 年季节性放牧，在重度放牧强度下，羊草首先被选择并连续采食的情况下很难恢复，生存能力也可能降低，因此羊草重要值降低。这与王明君^[22]、于丰源等^[23]研究结果相反，他们认为羊草耐旱、耐盐碱、耐践踏，在重度放牧条件下更加具有生长优势，因此植物群落优势种优势度的变化可能与牧场的类别、优势种的多少、放牧持续的时间长短有关，在一定区域内刚开始

表 3 典型变量和典型变量之间的相关系数
Table 3 The correlation coefficient between the canonical variables

性状 Character (U)	典型变量 Canonical variable (I) u	r
X1	-2.003	0.899
X2	3.986	0.957
X3	0.455	-0.837
X4	-0.27	0.871
X5	-1.714	0.864
X6	1.313	0.827
性状 Character (V)	典型变量 Canonical variable (I) v	r
Y1	2.748	-0.814
Y2	-0.049	0.735
Y3	3.649	0.897

U: 形态变量; V: 理化变量; X1: 叶面积; X2: 叶片重; X3: 比叶面积; X4: 叶长; X5: 叶片平均宽; X6: 叶片最大宽度。Y1: 氮含量; Y2: 碳含量; Y3: 碳氮比
U: Morphological variable; V: Physicochemical variable; X1: Leaf area; X2: Leaf mass; X3: Specific leaf area; X4: Leaf length; X5: Leaf average width; X6: Leaf maximum width. Y1: Nitrogen content; Y2: Carbon content; Y3: Carbon to nitrogen ratio

重度放牧时, 羊草重要值并没有减低反而由于其他物种的减少, 其重要值增加, 但在长期重度放牧下羊草重要值降低, 说明草地状况在逐渐下降。

3.2 羊草植株功能性状在不同放牧强度下的协同变化

羊草单株大小随着放牧强度增加逐渐变小, 株高、茎重、叶重、单株重均逐渐降低, 其中在极重度放牧条件下, 羊草单株重减少, 而茎重减少的量小于叶重减少的量, 表明在重度放牧下羊草的叶对单株重降低的贡献稍高于茎的贡献。同时, 羊草茎叶比均小于 1, 表明羊草的光合产物在茎叶分配中偏向于叶片, 尤其在放牧强度较大时, 更加趋于向叶片分配增加, 这与王炜^[16]、张璐^[14]、ZHENG^[18]、李西良^[17]等学者研究结果均相同, 说明长期放牧后, 羊草植物的个体特征发生了改变, 并且总体形态都变小。比叶面积是植物的一个关键叶性状, 本研究结果发现, 羊草叶片性状中叶面积、单片叶重、叶长、叶宽均随放牧强度的增加而减少, 并且在重度和极重度放牧强度下呈显著性减少, 表明在受到放牧干扰的情况下, 羊草逐渐小型化^[16]。而羊草的比叶面积却随着放牧强度的增加而显著性增加, 与 ZHENG^[18]、潘琰^[3]、张璐^[14]等研究结

果一致, 这可能是因为重度放牧条件下, 由于植物本身的防御策略, 羊草叶面积降低, 受光面积变小, 但为了保证自身的生长, 故需通过提高对光资源的利用, 增加比叶面积而实现生长。也有学者认为植物比叶面积、N 含量的增加, 更有利于叶片更新和地上部再生^[18]。同时本研究发现植物各性状之间有很强的相关性, 叶片 SLA 与叶片中 C 含量呈极显著负相关, 与叶片中 N 含量呈极显著正相关, 表明植物的性状之间有明显的协同变化, 与晁永芳^[7]、韦兰英^[24]阐述的结论一致。

3.3 C/N 变化的意义

群落优势种 C/N 特征对群落演替方向有一定的指示作用^[10], 本研究发现羊草叶片 C 含量明显大于 N 含量, 并且随着放牧强度的增加 C 含量变化较小, N 含量随着放牧强度增加却逐渐增加, C/N 随着放牧强度的增加逐渐降低, 与银晓瑞^[10]、牛得草^[25]、李丹^[26]等研究结果一致。首先, 植物体内 C 含量相对稳定, 一般情况下, C 不会成为限制植物生长的因子, 而羊草作为肉牛喜食植物之一, 在 8 月份重度放牧条件下, 植株被不断地采食, 再生能力增加, 均为鲜嫩的绿草, 为了完成生活史, 主要靠提高自身叶片中 N 含量从而提高其比叶面积而增加光合作用。由此可知, 羊草为适应环境的改变进行营养生长使得其自身 N 含量增加; 其次, 在重度放牧条件下, 家畜排泄增加, 加速了养分循环, 土壤 N 含量可能增加, 从而植物吸收 N 含量增加。而动物则通过采食 N 含量高的植物提高自身蛋白吸收。同时, 生长速率理论表示生长速率较高的生物具有较低的 C/N^[25], C/N 下降表明草地在退化, C/N 越低, 退化越严重^[26]。ZHENG 等^[18]对典型草原不同放牧强度下 C₃、C₄ 植物功能性状的研究结果表明, 羊草 (C₃) 叶片 N 含量在干旱的年份与本研究结果相同, 随着放牧强度的增加羊草叶片 N 含量增加, 但湿润年份时 N 含量在重度放牧强度下并没有增加, 并且湿润年份羊草叶片 N 含量大于干旱年份。本研究区 2018 年雨水较多, 却仍然出现了在重度放牧强度下 N 含量显著增加的趋势, BAI 等^[27]也阐述了水分是影响植物生长、植物生物量的关键性因子, 因此羊草叶片 N 含量可能与草原类型、放牧家畜的种类、试验地季节性放牧的时期长短、气候因子有关。

植物功能性状不仅对草地退化有指示作用, 而且对放牧管理来说是很好的判断指标, 本研究中植物性状的变化仅于地上部, 在今后的研究中, 需要进一步

深入探究植物性状变化与地下部之间的关系, 同时分析土壤养分对植株性状变化的作用。

4 结论

放牧强度显著改变了羊草种群的优势度, 当放牧强度超过 0.46 cow.AU/hm² 时, 羊草的个体性状(株高、茎重、叶重、茎叶比、单株重)显著下降, 形态性状(叶面积、单片叶重、叶长、叶宽)也显著下降。同时羊草为适应生境条件的变化而改变自身叶片 SLA、N 含量, 当生境条件产生胁迫时, 羊草增加自身叶片 SLA、N 含量。因此对羊草功能性状的测定, 能够为草地合理放牧利用提供数据参考, 根据羊草功能性状的变化, 进一步为草地状况变化提供判断指标。

References

- [1] 王堃, 韩建国, 周禾. 中国草业现状及发展战略. 草地学报, 2002, 10(4): 293-297.
WANG K, HAN J G, ZHOU H. The current situation and developing strategy of Chinese grassland industry. *Acta Agrestia Sinica*, 2002, 10(4): 293-297. (in Chinese)
- [2] 侯向阳, 徐海红. 不同放牧制度下短花针茅荒漠草原碳平衡研究. 中国农业科学, 2011, 44(14): 3007-3015.
HOU X Y, XU H H. Research on carbon balance of different grazing systems in *Stipa breviflora* desert steppe. *Scientia Agricultura Sinica*, 2011, 44(14): 3007-3015. (in Chinese)
- [3] 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.
PAN Y, GONG J R, BAOYIN T G T, LUO Q P, ZHAI Z W, XU S, WANG Y H, LIU M, YANG L L. Effect of seasonal grazing on trade-off among plant functional traits in root, stem and leaf of *Leymus chinensis* in the temperate grassland of Inner Mongolia, China. *Chinese Bulletin of Botany*, 2017, 52(3): 307-321. (in Chinese)
- [4] 赵娜, 赵新全, 赵亮, 徐世晓, 邹小艳. 植物功能性状对放牧干扰的响应. 生态学报, 2016, 35(7): 1916-1926.
ZHAO N, ZHAO X Q, ZHAO L, XU S X, ZOU X Y. Progress in researches of the response of plant functional traits to grazing disturbance. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35(7): 1916-1926. (in Chinese)
- [5] 汪诗平, 王艳芬, 陈佐忠. 放牧生态系统管理. 北京: 科学出版社, 2003.
WANG S P, WANG Y F, CHEN Z Z. *Grazing Ecosystem Management*. Beijing: Science Press, 2003. (in Chinese)
- [6] 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.
LIU X J, MA K P. Plant functional traits-Concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica Vitae*, 2015, 45(4): 325-339. (in Chinese)
- [7] 晁永芳. 放牧活动对草原植物功能性状及其权衡关系的调控. 当代畜牧, 2018(2): 1-2.
CHAO Y F. Regulation of grazing activities on grassland plant functional traits and their trade-off relationships. *Contemporary Animal Husbandry*, 2018(2): 1-2. (in Chinese)
- [8] 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.
- [9] 戈峰. 现代生态学. 北京: 科学出版社, 2008: 94-112.
GE F. *Modern Ecology*. Beijing: Science Press, 2008: 94-112. (in Chinese)
- [10] 银晓瑞, 梁存柱, 王立新, 王炜, 刘钟龄, 刘小平. 内蒙古典型草原不同恢复演替阶段植物养分化学计量学. 植物生态学报, 2010, 34(1): 39-47.
YIN X R, LIANG C Z, WANG L X, WANG W, LIU Z L, LIU X P. Ecological stoichiometry of plant nutrients at different restoration succession stages in typical steppe of Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 34(1): 39-47.
- [11] LAVOREL S, GRIGULIS K, LAMARQUE P, COLACE M P, GARDEN D, GIREL J, PELLET G, DOUZET R. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, 2011, 99(1): 135-147.
- [12] 祝廷成. 羊草生物生态学. 吉林: 吉林科学技术出版社, 2004: 177-191.
ZHU T C. *Yang-cao Biological Ecology*. Jilin: Jilin Science and Technology Press, 2004: 177-191. (in Chinese)
- [13] 詹书侠, 郑淑霞, 王扬, 白永飞. 羊草的地上-地下功能性状对氮磷施肥梯度的响应及关联. 植物生态学报, 2016, 40(1): 36-47.
ZHAN S X, ZHENG S X, WANG Y, BAI Y F. Response and correlation of above-and below-ground functional traits of *Leymus chinensis* to nitrogen and phosphorus additions. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, 40(1): 36-47. (in Chinese)
- [14] 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.
ZHANG L, BAI T X, HAO B T, XING X Q, GUO Z W, BAIYIN T G T. Effect of seasonal grazing on plant functional traits of *Leymus chinensis*. *Chinese Journal of Grassland*, 2017, 39(5): 96-101. (in Chinese)

- Chinese)
- [15] 李琪, 宋彦涛, 霍光伟, 道日娜, 赵杨, 乌云娜. 羊草功能性状对放牧强度的响应. 安徽农业科学, 2016, 44(11): 75-78.
- LI Q, SONG Y T, HUO G W, DAO R N, ZHAO Y, WU Y N. Response of functional traits of *Leymus chinensis* to grazing intensity. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2016, 44(11): 75-78. (in Chinese)
- [16] 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.
- WANG W, LIANG C Z, LIU Z L, HAO D Y. Analysis of the plant individual behaviour during the degradation and restoring succession in steppe community. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2000, 24(3): 268-274. (in Chinese)
- [17] 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.
- LI X L, HOU X Y, WU X H, SA R L, JI L, CHEN H J, LIU Z Y, DING Y. Plastic responses of stem and leaf functional traits in *Leymus chinensis* to long-term grazing in a meadow steppe. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, 38(5): 440-451. (in Chinese)
- [18] ZHENG S X, LAN Z C, LI W H, SHAO R X, SHAN Y M, WAN H W, TAUBE F, BAI Y F. Differential responses of plant functional trait to grazing between two contrasting dominant C₃ and C₄ species in a typical steppe of Inner Mongolia, China. *Plant and Soil*, 2011, 340(1/2): 141-155.
- [19] 闫瑞瑞, 辛晓平, 张保辉, 闫玉春, 杨桂霞. 肉牛放牧梯度对呼伦贝尔草甸草原植物群落特征的影响. 中国草地学报, 2010, 32(3): 62-67.
- YAN R R, XIN X P, ZHANG B H, YAN Y C, YANG G X. Influence of cattle grazing gradient on plant community characteristics in Hulunber meadow steppe. *Chinese Journal of Grassland*, 2010, 32(3): 62-67. (in Chinese)
- [20] 蒙旭辉, 李向林, 辛晓平, 周尧治. 不同放牧强度下羊草草甸草原群落特征及多样性分析. 草地学报, 2009, 17(2): 239-244.
- MENG X H, LI X L, XIN X P, ZHOU Y Z. Study on community characteristics and α diversity under different grazing intensity on *Leymus chinensis*(Trin.)Tzvel. meadow steppe of Hulunbeier. *Acta Agrestia Sinica*, 2009, 17(2): 239-244. (in Chinese)
- [21] LI W H, XU F W, ZHENG S X, TAUBE F, BAI Y F. Patterns and thresholds of grazing-induced changes in community structure and ecosystem functioning: species-level responses and the critical role of species traits. *Journal of Applied Ecology*, 2017, 54(3): 963-975.
- [22] 王明君. 不同放牧强度对羊草草甸草原生态系统健康的影响研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2008.
- WANG M J. Effects of different grazing intensities on grassland ecosystem health of *Leymus chinensis* meadow steppe[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2008. (in Chinese)
- [23] 于丰源, 秦洁, 靳宇曦, 韩梦琪, 王舒新, 康静, 韩国栋. 放牧强度对草甸草原植物群落特征的影响. 草原与草业, 2018, 30(2): 31-37.
- YU F Y, QIN J, JIN Y X, HAN M Q, WANG S X, KANG J, HAN G D. Effect of grazing intensity on vegetation plant community characteristic of meadow steppe. *Grassland and Prataculture*, 2018, 30(2): 31-37. (in Chinese)
- [24] 韦兰英, 上官周平. 黄土高原不同退耕年限坡地植物比叶面积与养分含量的关系. 生态学报, 2008, 28(6): 2526-2535.
- WEI L Y, SHANGGUAN Z P. Relation between specific leaf areas and leaf nutrient contents of plants growing on slopelands with different farming abandoned periods in the Loess Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(6): 2526-2535. (in Chinese)
- [25] 牛得草, 董晓玉, 傅华. 长芒草不同季节碳氮磷生态化学计量特征. 草业科学, 2011, 28(6): 915-920.
- NIU D C, DONG X Y, FU H. Seasonal dynamics of carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Stipa bungeana*. *Pratacultural Science*, 2011, 28(6): 915-920. (in Chinese)
- [26] 李丹, 康萨如拉, 赵梦颖, 张庆, 任海娟, 任婧, 周俊梅, 王珍, 吴仁吉, 牛建明. 内蒙古羊草草原不同退化阶段土壤养分与植物功能性状的关系. 植物生态学报, 2016, 40(10): 991-1002.
- LI D, KANGSA R L, ZHAO M Y, ZHANG Q, REN H J, REN J, ZHOU J M, WANG Z, WU R J, NIU J M. Relationships between soil nutrients and plant functional traits in different degradation stages of *Leymus chinensis* steppe in Nei Mongol, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, 40(10): 991-1002. (in Chinese)
- [27] 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.

(责任编辑 林鉴非, 杨鑫浩)