

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2018-0199

张仁懿, 徐当会, 袁建立, 李文金, 艾得协措. 叶重比及株高质量比解释亚高寒草甸禾本科对氮素添加的积极响应. 草业科学, 2019, 36(10): 2631-2638.

ZHANG R Y, XU D H, YUAN J N, LI W J, Aidexiecuo. Using leaf mass fractions and height/mass ratios to explain the positive response of Gramineae to nitrogen addition on a sub-alpine meadow. Pratacultural Science, 2019, 36(10): 2631-2638.

叶重比及株高质量比解释亚高寒草甸 禾本科对氮素添加的积极响应

张仁懿, 徐当会, 袁建立, 李文金, 艾得协措

(兰州大学生命科学学院 / 草地农业生态系统国家重点实验室, 甘肃 兰州 730000)

摘要: 草地生态系统的氮素添加往往增强禾本科的优势度, 而该过程的作用机制却鲜有报道。本文以青藏高原亚高寒草甸为研究对象, 通过分析不同功能群植物对氮素添加的响应及形态特征差异, 探讨禾本科植物对氮素添加的适应机制。结果显示, 对照群落代表物种的叶重比、株高质量比与植株高度显著相关 ($P < 0.05$), 其中禾本科植物的叶重比和株高质量比分别为 77.86% 和 $34.32 \text{ cm} \cdot \text{g}^{-1}$, 显著高于杂类草的 66.12% 和 $7.20 \text{ cm} \cdot \text{g}^{-1}$ ($P < 0.05$)。氮素添加 $15 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 时显著提高群落生物量 ($P < 0.001$)、植株高度 ($P < 0.01$)、盖度 ($P < 0.01$) 以及叶绿素含量 ($P < 0.05$), 各功能群中仅禾本科和莎草科 (即禾草类) 生物量比例显著上升 (均为 $P < 0.001$)、仅禾本科的盖度显著上升 ($P < 0.01$); 添加氮素与否, 禾本科植物的平均植株高度均高于其他功能群植物 ($P < 0.001$)。因此, 禾本科植物较高的叶重比和株高质量比, 提高了其地上资源的竞争能力, 使其能够对氮素添加作出快速而有效的响应。

关键词: 禾草类; 氮添加; 叶重比例; 株高质量比

中图分类号: S812.29

文献标志码: A

文章编号: 1001-0629(2019)10-2631-08

Using leaf mass fractions and height/mass ratios to explain the positive response of Gramineae to nitrogen addition on a sub-alpine meadow

ZHANG Renyi, XU Danghui, YUAN Jianli, LI Wenjin, Aidexiecuo

(State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems / School of Life Science, Lanzhou University, Lanzhou 730000, Gansu, China)

Abstract: Nitrogen addition tends to increase the dominance of Gramineae in grassland ecosystems. However, the underlying mechanism is rarely reported. We analyzed the morphological characteristics and responses of functional groups to nitrogen addition to explore the adaptation mechanism of Gramineae to nitrogen addition on a sub-alpine meadow on the Qinghai-Tibet plateau. Results showed that the leaf mass fraction (LMF) and height/mass ratio (HMR) were significantly correlated with the plant height for a representative species ($P < 0.05$). The LMF and HMR of Gramineae were 77.86% and $34.32 \text{ cm} \cdot \text{g}^{-1}$, respectively, which is significantly higher ($P < 0.05$) than those of forbs (66.12% and $7.20 \text{ cm} \cdot \text{g}^{-1}$, respectively). Nitrogen addition ($15 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$) significantly increased the aboveground biomass ($P < 0.001$), plant height ($P < 0.01$), coverage ($P < 0.01$) and, chlorophyll content ($P < 0.05$) of the community, for which only the biomass proportions of only Gramineae and sedge increased significantly (both $P < 0.001$), and coverage of only Gramineae increased significantly ($P < 0.01$). Plant height of Gramineae was always higher than that of the other functional groups whether nitrogen was added or not ($P < 0.001$, respectively). Therefore, a high LMF and HMR of Gramineae enhances their competition potential for

收稿日期: 2019-04-16 接受日期: 2019-06-14

基金项目: 国家自然科学基金 (31600336); 兰州大学中央高校基本科研业务费专项资金 (lzujbky-2017-159)

通信作者: 张仁懿 (1983-), 男, 福建宁化人, 实验师, 博士, 主要从事生态学研究。E-mail: zrenyi@lzu.edu.cn

aboveground resources, and enables them to respond quickly and effectively to nitrogen addition.

Keywords: gramineous; N addition; leaf mass fraction; height/mass ratio

Corresponding author: ZHANG Renyi E-mail: zrenyi@lzu.edu.cn

随着科学技术的进步和社会经济的不断发展,频繁的人类活动正在直接(如化学肥料的使用)或间接地(如气候变暖加速了氮沉降及氮矿化过程)影响生态系统的养分循环^[1-3]。近半个世纪以来,人类活动在全球范围内已引起了植物可利用氮总量加倍^[4],且预计未来几十年内的氮素输入还将继续上升^[5]。作为有机体重要组成成分和生物地球化学系统的关键元素,植物可利用氮的变化通过影响植物的生理生态过程^[3]及物种间的竞争关系,改变着自然植被的群落结构和物种组成^[6]。

根据群落对添加养分或养分组合的响应模式,可以预测养分供应变化后群落发展的趋势。植物耐受范围内(即未对植物造成毒害作用)的氮素添加量,往往能够增强禾本科植物的优势度,这在高寒草甸^[7-8]、高草草原^[9]、荒漠草原^[10]以及典型草原^[11]等多种类型的草地植被得以验证^[12]。然而,禾本科植物对氮素增加的积极响应,当前研究多为对现象的简单描述^[13],却鲜有报道探讨其内在的作用机制。在养分添加试验中,随着限制性养分添加量的增加,物种对土壤养分的竞争得到释放或减弱,而地上资源(如光照和空间)的竞争增强。资源竞争由地下转为地上的过程,往往有利于增强冠层上层物种的适合度^[14-15]。因此,在养分添加试验中,物种潜在的植株高度成为衡量其竞争能力的重要指标。

对于光照成为主要限制因子的草地群落,在资源和能量一定的情况下,通过投资竖直叶片以增加植株高度,其生态效益往往都高于将其用于水平叶片和茎干的生长^[16]。从植株特征方面考虑,禾草类(禾本科和莎草科)植物多为长条的竖直叶,相当一部分的植株高度由叶片贡献;而非禾草类植物(归为杂类草)由于叶片相对短且水平,其植株高度主要由茎干支撑(图1)。为此推测禾本科在光竞争占主导地位的情况下,其竞争能力较高,且与其竖直叶支撑植株高度有关。为了验证这一假设,本研究以氮素为主要限制因子的亚高寒草甸^[17]为研究对象,以氮素添加的方式将资源的竞争从

地下为主转为地上,以期从地上资源竞争的角度解释禾本科植物响应氮素添加的适应机制。

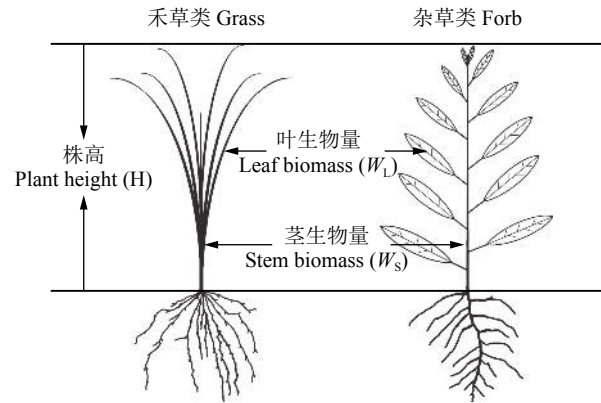


图1 草本植物植株示意图

Figure 1 Model of herbaceous plants

1 材料和方法

1.1 样地概述

试验样地位于青藏高原东缘的兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位研究站合作站,地理位置为34°56' N, 102°52' E;海拔2 900 m。土壤类型是含有砾石的沙壤土、微碱性,分类为亚高山草甸土。根据合作气象站的资料显示,该地年平均气温2.4 °C,降水量530 mm,蒸发量1 200 mm;最冷月份为12、1和2月份,平均温度-8.3 °C;而最热月份为6、7和8月份,平均温度11.9 °C;零度以上的年积温1 730 °C·d^[7]。植被类型属于多年生草本占优势的亚高寒草甸,所选样地春夏秋三季禁牧而冬季作为牧场开放放牧。

1.2 试验设置

2017年生长季初期(6月上旬),样地内设置面积10 m × 15 m大小、受扰动小的草地(坡度小于2°),划分为2 m × 1 m的区块20个,区块间距1 m以作过道和缓冲。随机选择其中10个区块进行处理(编号1-10),余下区块作为预留和本底调查区块。每个处理区块再次分割成两个1 m × 1 m的小区,分别进行添加氮素(尿素,添加量^[7]为15 g·m⁻²,记为N₁-N₁₀)和对照(记CK₁-CK₁₀)试验。

1.3 取样及测量

物种高度、盖度、叶绿素含量等指标测定及取样时间为当年植物生长高峰的 7 月下旬。选取该区域优势物种(根据预调查结果, 单物种平均盖度 > 2%) 作为代表种, 包括 4 种禾本科 (Gramineae) 植物: 垂穗披碱草 (*Elymus nutans*), 落草 (*Koeleria cristata*), 鹅观草 (*Roegneria kamoji*), 中华羊茅 (*Festuca sinensis*); 8 种非禾本科植物 (杂类草 Forbs): 细叶亚菊 (*Ajania tenuifolia*), 甘青蒿 (*Artemisia tangutica*), 二裂委陵菜 (*Potentilla bifurca*), 阿尔泰狗娃花 (*Heteropappus altaicus*), 小米草 (*Euphrasiapectinata*), 刺儿菜 (*Cirsium setosum*), 毛莲菜 (*Picris japonica*), 鹅绒委陵菜 (*Potentilla anserina*)。在本底调查区内, 每个代表物种取营养生长期的植株 10 株测定植株高度, 分茎、叶取回, 70 °C 烘干至恒重。并计算叶重比例 (leaf mass fraction, LMF)、单位生物量的植株高度 (height to mass ratio, HMR) 和单位叶生物量的植株高度 (height to leaf mass ratio, HLR)。计算公式如下:

叶重比 = 叶片生物量 / (叶生物量 + 茎生物量) × 100%;

株高质量比 = 植株高度 / 叶生物量;

株高叶重比 = 植株高度 / (叶生物量 + 茎生物量)。

分别在氮素添加和对照小区的中心, 设置 0.5 m × 0.5 m 的样方。然后用便携式叶绿素仪 (SPAD-502PLUS, 柯尼卡美能达公司, 日本) 测定代表物种的叶绿素含量 (单位: SPAD); 统计样方内的物种数、各物种的个体数 (分蘖或克隆植物以丛计)、平均高度 (株数大于 10 株测 10 株, 包括高、

中、低的个体) 以及估算盖度; 分种齐地剪下地上生物量, 装入信封带回实验室 70 °C 烘干至恒重。群落 (或功能群 FG: 禾本科 G、莎草科 S、豆科 L、蕨类 Fern 和杂类草 F) 生物量为样方内所有物种 (或功能群内所有物种) 地上生物量之和。

1.4 数据分析

采用多因素方差分析 (GLM) 分析代表物种叶绿素含量、高度、盖度以及多度对氮素添加的响应; 配对 *t* 检验 (Paired *t* test) 分析施肥处理对不同功能群植物生物量、盖度的影响; 使用线性回归来分析代表物种不同功能性状之间的关系; 单因素方差分析 (ANOVA) 比较代表物种的 LMF、HMR 以及 HLR 在禾本科和非禾本科植物间的差异。以上统计分析过程均在 SPSS 20.0 中完成。

2 结果与分析

所选样地的样方中共有物种 51 种, 其中对照样方物种数为 49 种 (禾本科 7 种; 莎草科 3 种; 豆科 4 种; 蕨类 1 种; 杂类草 34 种), 氮素添加样方物种数为 45 种 (禾本科 7 种; 莎草科 3 种; 豆科 2 种; 蕨类 1 种; 杂类草 32 种)。调查期间, 氮素添加引起的物种增加 2 种 (均为杂类草), 物种减少 6 种 (杂类草 4 种, 豆科 2 种), 物种净减少 4 种 (杂类草 2 种, 豆科 2 种)。

氮素添加处理下, 群落平均地上生物量为 395.59 g·m⁻² (表 1), 显著高于对照样方平均地上生

表 1 各功能群植物的地上生物量、盖度、平均高度以及植株数 ($n = 10$)
Table 1 Aboveground biomass, coverage, average height and number from functional groups ($n = 10$)

功能群 Functional group	地上生物 Aboveground biomass/(g·m ⁻²)		盖度 Coverage/%		高度 Height/cm		株数 Plant number/(plant·m ⁻²)	
	对照 CK	氮添加 +N	对照 CK	氮添加 +N	对照 CK	氮添加 +N	对照 CK	氮添加 +N
杂类草 Forb	99.73 ± 17.49	123.59 ± 19.08***	54.67 ± 3.53	55.12 ± 5.23	8.10 ± 2.49	11.61 ± 1.75	501.60 ± 5.00	392.40 ± 3.48***
禾本科 Gramineae	131.76 ± 18.52	235.44 ± 27.41***	26.86 ± 2.15	36.10 ± 4.59***	46.81 ± 4.63	53.83 ± 5.42	71.20 ± 9.28	87.20 ± 10.84
莎草科 Sedge	10.48 ± 1.47	32.75 ± 3.81***	2.32 ± 1.32	1.68 ± 0.92	8.47 ± 5.58	12.41 ± 6.90	19.60 ± 11.16	12.40 ± 13.80
豆科 Legume	0.66 ± 0.48	0.83 ± 0.77	1.35 ± 0.69	0.57 ± 0.47	3.94 ± 1.32	6.50 ± 2.12	16.80 ± 2.64	2.04 ± 4.24***
蕨类 Fern	3.81 ± 0.83	2.98 ± 0.83	2.29 ± 1.49	1.05 ± 1.26	11.33 ± 3.85	12.25 ± 4.60	5.20 ± 7.72	2.40 ± 9.20
合计 Total	246.44 ± 25.66	395.59 ± 41.76***	87.49 ± 1.31	94.52 ± 1.53**	13.38 ± 3.84	18.02 ± 1.66**	614.40 ± 7.68	496.44 ± 3.32***

*, **, *** 分别表示对照与处理间差异显著 ($P < 0.05$, $P < 0.01$, $P < 0.001$)。

*, **, *** indicate significant differences between control and treatment at 0.05, 0.01, and 0.001 levels, respectively.

物量 $246.44 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ (Paired t test, $P < 0.001$)。其中, 禾本科、莎草科及杂类草的地上生物量均显著上升 (均为 $P < 0.001$); 各功能群中, 仅禾本科和莎草科 (即禾草类) 占群落地上生物量的比例上升 (均为 $P < 0.001$), 分别从 53.47%、4.25% 上升至 59.52%、8.28%, 而豆科、蕨类和杂类草 (非禾草类植物) 地上生物量比例下降, 分别从 0.27%、1.55% 和 40.47% 下降至 0.21%、0.75% 和 31.24%。氮素添加显著提高群落盖度 ($P < 0.01$) 和平均高度 ($P < 0.01$), 而降低群落单位面积的植株数 ($P < 0.001$)。功能群水平的结果显示, 各功能群中仅禾本科植物的总盖度显著上升 ($P < 0.01$), 且仅禾本科植物的平均植株数增加 ($P > 0.05$); 无论添加氮素与否, 禾本科植物的平均植株高度始终高于其他功能群植物 ($P < 0.001$), 主要分布于群落冠层的上层。

代表物种叶绿素含量的测定结果显示, 对对照样

方内杂类草和禾本科的平均叶绿素含量分别为 36.34 和 29.25 SPAD; 而氮素添加处理后, 杂类草和禾本科的平均叶绿素含量分别上升至 46.83 和 48.03 SPAD (表 2)。GLM 分析显示, 氮素添加显著提高物种的叶绿素含量 ($P < 0.001$), 然而功能群 (禾本科和杂类草) 对叶绿素含量的影响并不显著 ($P > 0.05$), 且氮素添加和功能群未发现显著的交互作用 ($P > 0.05$)。

根据代表物种茎、叶生物量和植株高度的测量及计算, 该地区物种平均叶片生物量比、株高质量比和比叶重高分别为 70.39% 、 $17.07 \text{ cm}\cdot\text{g}^{-1}$ 和 $21.29 \text{ cm}\cdot\text{g}^{-1}$ 。其中, 禾本科植物的叶重比 ($P < 0.05$)、株高质量比 ($P < 0.01$) 和株高叶重比 ($P < 0.01$) 均显著高于杂类草 (表 2), 即禾本科植物无论是在光合器官的投入比例, 还是单位质量生物量获得的植株高度, 均高于杂类草植物。

表 2 代表物种叶重比、株高质量比、株高叶重比和叶绿素含量
Table 2 Leaf mass fraction, height/mass ratio, height/leaf mass ratio and chlorophyll of selected species

类群 Functional group	叶重比* Leaf mass fraction/%	株高质量比* Height to mass ratio/($\text{cm}\cdot\text{g}^{-1}$)	株高叶重比* Height to leaf mass ratio/($\text{cm}\cdot\text{g}^{-1}$)	叶绿素 Chlorophyll/SPAD	
				对照 CK	氮添加 + N
杂类草 Forb ($n = 8$)	66.12 ± 3.08	7.20 ± 1.41	10.80 ± 2.67	36.34 ± 2.33	46.83 ± 2.40
禾本科 Gramineae ($n = 4$)	77.86 ± 1.32	34.32 ± 2.79	39.66 ± 10.25	29.25 ± 0.38	48.03 ± 1.83
平均 Total ($n = 12$)	70.39 ± 2.64	17.07 ± 5.34	21.29 ± 5.78	35.09 ± 8.36	47.04 ± 8.19

*代表该指标在功能群间差异显著 ($P < 0.05$)

* represents significant differences among functional groups at the 0.05 level.

代表物种叶重比、株高质量比、株高叶重比与地上生物量、高度及盖度的相关分析 (表 3) 显示, 无论是否添加氮素, 物种平均高度与叶比例、比重高、比叶重高均显著相关 ($P < 0.05$); 而仅氮添加处理下, 叶比例分别与地上生物量、盖度显著相关。当禾本科、杂类草分别进行以上分析时, 叶重比、株高质量比、株高叶重比与地上生物量、高度及盖度两两之间均无显著相关 ($P > 0.05$)。

3 讨论和结论

限制性养分的添加, 可以提高草地群落的地上生物量, 然而同时也改变了原有的群落结构, 往往伴随着群落中物种的丧失^[18-20]。其中, 该过程地上生物量的增加, 主要由禾草类植物的积极响应所驱动^[21-23]。本研究验证了这一观点: 对于氮素为

主要限制养分的亚高寒草甸^[24], 约 $15 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ 的最适氮添加量^[23], 使禾草类植物 (禾本科和莎草科) 的生物量比例上升, 其中禾本科植物主导作用显著增强, 体现为生物量比例、盖度、丰度的上升 (表 1)。资源添加引起群落物种组成和群落结构的变化, 主要由资源竞争类型的改变来驱动: 植物可利用养分的增加, 释放或减弱了土壤养分的限制, 而对地上资源尤其是光照的竞争增强。有研究表明, 草地群落添加限制性养分的同时, 对下层植物进行补光处理, 能够有效防止物种多样性的丧失^[18]。也有学者认为, 物种多样性的丧失是地上资源 (光照)、地下资源 (养分) 共同作用的结果^[21]。总之, 限制性养分添加下, 光竞争是群落结构变化的重要驱动力, 竞争的结果有利于冠层上层的物种提高自身适合度, 而抑制处于冠层下层的物种, 甚至导致部分物种的丧失^[14-15]。

表 3 代表物种叶重比、株高质量比、株高叶重比与地上生物量、高度、盖度的相关系数
Table 3 Correlation coefficients between leaf mass fraction, height/mass ratio, height/leaf mass ratio and aboveground biomass, plant height and coverage for selected species

类别 Item	指标 Parameter	地上生物量 Aboveground biomass		高度 Height		盖度 Coverage	
		对照 CK	氮添加 + N	对照 CK	氮添加 + N	对照 CK	氮添加 + N
杂类草 Forb	叶重比 Leaf mass fraction	0.30	0.55	0.17	-0.06	0.32	0.65
	株高质量比 Height to mass ratio	0.00	-0.10	-0.31	-0.13	0.27	0.20
	株高叶重比 Height to leaf mass ratio	0.01	-0.10	-0.28	-0.09	0.25	0.08
禾本科 Gramineae	叶重比 Leaf mass fraction	-0.20	-0.26	-0.28	-0.33	-0.05	-0.11
	株高质量比 Height to mass ratio	-0.44	-0.42	-0.22	-0.28	-0.35	-0.39
	株高叶重比 Height to leaf mass ratio	-0.45	-0.42	-0.21	-0.27	-0.37	-0.41
所有代表种 Total	叶比例 Leaf mass fraction	0.42	0.73*	0.63*	0.59*	0.41	0.72*
	比重高 Height to mass ratio	0.01	0.20	0.69*	0.64*	0.03	0.23
	比叶重高 Height to leaf mass ratio	0.12	0.18	0.67*	0.63*	0.10	0.18

*代表相关分析显著相关($P < 0.05$)。

* represents significant correlation ($P < 0.05$).

青藏高原亚高寒草甸具有生长季短(5月-9月)、物种丰富(所选样地 51 种草本植物)、冠层郁闭(表 1)特征,群落中物种以有限的资源和能量获取更大的植株高度,是体现其光竞争能力的重要特征;当光照成为群落主要限制因子时,光竞争能力对植物的存活和繁殖尤为重要^[18]。虽然对于光照资源的竞争植物可采取两种策略(即适应低光强和躲避遮阴)^[25],对于亚高寒草甸主要组分种,遮阴耐受的策略并不是最佳的选择,因为遮阴的植物难以既保持较高的生物量,同时获得足够的能量在短生长季中完成生长、发育和繁殖等一系列过程^[26]。本研究中所选的代表物种是群落中的主要组分种,均通过躲避遮阴的策略增强自身的光竞争能力,表现为氮素添加后植株高度的增加、叶绿素含量的上升等(表 1、表 2)。而非主要组分种[如葶苈(*Draba nemorosa*)等]长期对冠层下层的适应,普遍表现为植株矮小、生命周期短特征,倾向于采取遮阴耐受的适应机制,在生物量、高度等方面难以对养分添加作出快速有效响应。因此,本研究讨论不同功能群植物光竞争能力的差异,以所选的优势物种展开。

亚高寒草甸限制性养分的添加,促进了禾草类尤其是禾本科植物的优势度(表 1),这与许多养分添加试验研究的结果一致^[7,9],这可能得益于禾草

类植物快速郁闭冠层的能力^[11],而其郁闭冠层的能力与垂直生长的叶片特征密切相关(图 1)。亚高寒草甸的自然群落中,禾本科植物投入光合器官(叶片)的生物量比及单位生物量获得的植株高度均高于杂类草(表 2),也就是说,同等的物质和能量投入,禾本科固定光照能量和二氧化碳的潜力更大。当养分限制得到释放时,植物生长进入正反馈的过程,在群落中的主导作用进一步增强。研究表明,作为对养分添加的响应,高寒草甸的禾本科植物增加了叶重比的投入,而杂类草需要牺牲光合器官、分配更多的生物量给茎秆,以获取更大的高度^[27]。事实上,无论是否添加氮素,亚高寒草甸的物种的叶重比和株高质量比均与植株高度显著相关(表 3);而物种对叶片生物量的投入比例,对氮素添加后郁闭冠层起到重要作用。因此,禾本科植物较高的叶重比及株高质量比,是其对氮素添加快速响应的作用机制,解释了其在植株高度、盖度和生物量增加幅度等方面的主导作用。

禾本科植物直立叶的特征,意味着其具有获得更大植株高度的潜力(表 1、表 2),能够在光照限制的郁闭群落中占据优势地位。即使不对群落添加限制性养分,仅对高寒、亚高寒草甸进行禁牧处理,禾本科和莎草科(即禾草类)的主导作用仍然得到增强^[28]。禾草类潜在的植株高度优势,并不

代表其在自然群落中对非禾草类的绝对竞争排除。本研究物种调查的结果显示,虽然亚高寒草甸禁牧群落中植株高度和生物量比例禾草类占优势,物种多样性却主要由非禾草类贡献(样地中禾本科和莎草科仅10种,而非禾草类有41种)。相对于禾草类增强潜在的光竞争能力,多数非禾草类可能倾向于采取适应冠层下层环境的策略,同时降低叶片受强光损伤的几率^[22,25]。自然植被总是存在一些扰动因子,缓冲了光竞争引起的竞争排除强度。例如,多数禾草类是草地植被的优良牧草,食草动物的取食选择抑制了自然群落禾草类的高度优势^[29];强风的发生易使高的植株倒伏,对高海拔地区的草地群落影响尤为重要^[30]。外界对群落结构的不断扰动,减弱了禾本科的高度优势,冠层间歇性的开放保证了亚高寒草甸丰富的物种多样性,这与中度干扰假说(IDH)的内容一致^[27,31]。高寒、亚高寒草甸的研究表明,金露梅(*Potentilla fruticosa*)灌丛对草本植物具有物理保护作用,避免草本植物植株倒伏和动物取食的发生,促进了群落结构上禾草类和非禾草类的垂直分层:禾草类主要处于冠层上层,而非禾草类主要处于下层。

综上所述,禾草类植物具有较高的潜在植株高度,这一特征有利于其在群落限制因子从地下转为地上时,增强竞争力与适合度。

总之,青藏高原亚高寒草甸 $15\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ 的氮添加量,显著增强了禾草类尤其是禾本科植物在群落中的主导作用,这与其竖直生长的叶片特征密切相关。与植株高度主要由茎干支撑的非禾草类植物相比,禾本科植物具有更大的叶重比及株高质量比,即在有限的资源和能量下,能够获得更大的植株高度和叶片生物量,使光竞争能力得到增强,而光竞争能力的增强进一步促进其资源和能量的积累,因此能够对氮素添加作出快速而有效的响应。此外,光竞争的增强引起了禾草类对其他部分物种的竞争排除,为了保持该地区物种的多样性,建议通过添加养分获得更高生物量的同时,增加适当类型、强度或频次的干扰,以降低冠层的郁闭度,缓解冠层下层物种所受的光竞争压力。

致谢: 本研究在野外调查及样品采集过程中,由兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位研究站提供试验样地及食宿条件,特表示感谢!

参考文献 References:

- [1] AERTS R, CHAPIN F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: A reevaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30: 1-67.
- [2] NEMANI R R, KEELING C D, HASHIMOTO H. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. *Science*, 2003, 300(6): 1560-1563.
- [3] LIU X, ZHANG Y, HAN W, TANG A, SHEN J, CUI Z, VITOUSEK P, ERISMAN J W, GOULDING K, CHRISTIE P, FANGMEIER A, ZHANG F. Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 2013, 494: 459-463.
- [4] VITOUSEK P M, NAYLOR R, CREWS T, DAVID M B, DRINKWATER L E, HOLLAND E, JOHNES P J, KATZENBERGER J, MARTINELLI L A, MATSON P A, NZIGUHEBA G, OJIMA D, PALM C A, ROBERTSON G P, SANCHEZ P A, TOWNSEND A R, ZHANG F S. Nutrient imbalances: Pollution remains response. *Science*, 2009, 326(19): 665-666.
- [5] 姚凡云, 朱彪, 杜恩在. ^{15}N 自然丰度法在陆地生态系统氮循环研究中的应用. *植物生态学报*, 2012, 36(4): 346-352.
YAO F Y, ZHU B, DU E. Use of ^{15}N natural abundance in nitrogen cycling of terrestrial ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(4): 346-352.
- [6] 张仁懿, 史小明, 李文金, 郭睿, 王刚. 亚高寒草甸物种内稳性与生物量变化模式. *草业科学*, 2015, 32(10): 1539-1547.
ZHANG R Y, SHI X M, LI W J, GUO R, WANF G. Response of species homeostasis and biomass on a sub-alpine grassland. *Pratacultural Science*, 2015, 32(10): 1539-1547.
- [7] REN Z, LI Q, CHU C, ZHAO L, ZHANG J, AI D, YANG Y, WANG G. Effects of resource additions on species richness and ANPP in an alpine meadow community. *Journal of Plant Ecology*, 2010, 3(1): 25-31.
- [8] SEMMARTIN M, OYARZABAL M, LORETI J, OESTERHELD M. Controls of primary productivity and nutrient cycling in a temperate grassland with year-round production. *Austral Ecology*, 2007, 32(4): 416-428.

- [9] WILSON S D, TILMAN D. Quadratic variation in old-field species richness along gradients of disturbance and nitrogen. *Ecology*, 2002, 83(2): 492-504.
- [10] BAI Y, WU J, CLARK C, NAEEM S, PAN Q, HUANG J H, ZHANG L, HAN X. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: Evidence from Inner Mongolia grasslands. *Global Change Biology*, 2010, 16(1): 358-372.
- [11] GÜSEWELL S. N: P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [12] 杨晓霞, 任飞, 周华坤, 贺金生. 青藏高原高寒草甸植物群落生物量对氮、磷添加的响应. *植物生态学报*, 2014, 38(2): 159-166.
YANG X X, REN F, ZHOU H K, HE J S. Responses of plant community biomass to nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow on the Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, 38(2): 159-166.
- [13] DICKSON T L, MITTELBACH G G, REYNOLDS H L, GROSS K L. Height and clonality traits determine plant community responses to fertilization. *Ecology*, 2014, 95(9): 2443-2452.
- [14] 辛小娟, 王刚, 杨莹博, 任正炜. 氮、磷添加对亚高山草甸地上/地下生物量分配的影响. *生态科学*, 2014, 33(3): 452-458.
XIN X J, WANG G, YANG Y B, REN Z W. Effects of N, P addition on above/below ground biomass allocation in a subalpine meadow. *Ecological Science*, 2014, 33(3): 452-458.
- [15] SPEHN E M, JOSHI J, SCHMID B, DIEMER M, KÖRNER C. Above-ground resource use increases with plant species richness in experimental grassland ecosystems. *Functional Ecology*, 2000, 14(3): 326-337.
- [16] 张仁懿, 徐当会, 杨智永, 杨莹博, 王刚. 植物 N: P 化学计量特征对亚高寒草甸限制类型的指示作用研究. *中国草地学报*, 2014, 36(3): 79-83.
ZHANG R Y, XU D H, YANG Z Y, YANG Y B, WANG G. The indicative function of N:P stoichiometry characteristics on the nutrient limitation on the sub-alpine grassland. *Chinese Journal of Grassland*, 2014, 36(3): 79-83.
- [17] HAUTIER Y, NIKLAUS P A, HECTOR A. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 2009, 324(1): 636-638.
- [18] 韩潼, 牛得草, 张永超, 江世高, 傅华. 施肥对玛曲县高寒草甸植物多样性及生产力的影响. *草业科学*, 2011, 28(6): 926-930.
HAN T, NIU D C, ZHANG Y C, JIANG S G, FU H. Effects of fertilization on characteristics of Maqu alpine meadow communities and production. *Pratacultural Science*, 2011, 28(6): 926-930.
- [19] 张杰琦, 李奇, 任正炜, 杨雪, 王刚. 氮素添加对青藏高原高寒草甸植物群落物种丰富度及其与地上生产力关系的影响. *植物生态学报*, 34(10): 1125-1131.
ZHANG J Q, LI Q, REN Z W, YANG X, WANG G. Effects of nitrogen addition on species richness and relationship between species richness and aboveground productivity of alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 23(1): 33-38.
- [20] LI W, WEN S J, HU W, DU G Z. Root-shoot competition interactions cause diversity loss after fertilization: A field experiment in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Journal of Plant Ecology*, 2011, 4(3): 138-146.
- [21] LIIRA J, ZOBEL K, MÄGI R, MOLENBERGHS G. Vertical structure of herbaceous canopies: The importance of plant growth-form and species-specific traits. *Plant Ecology*, 2002, 163(1): 123-134.
- [22] 张仁懿, 史小明, 李文金, 王刚, 郭睿. 氮、磷添加对亚高寒草甸地上生物量的影响. *生态科学*, 2016, 35(5): 15-20.
ZHANG R Y, SHI X M, LI W J, WANG G, GUO R. Effects of nitrogen and phosphorus addition on the plant aboveground biomass on a sub-alpine meadow. *Ecological Science*, 2016, 35(5): 15-20.
- [23] ZHANG R Y, SHI X M, LI W J, XU D H, WANG G. Responses of plant functional groups to natural nitrogen fertility on an alpine grassland in the Qinghai-Tibet plateau. *Russian Journal of Ecology*, 2016, 47(6): 532-539.
- [24] GOMMERS C M M, VISSER E J W, ONGE K R S, VOESENEK L A C J, PIERIK R. Shade tolerance: When growing tall is not an option. *Trends in Plant Science*, 2013, 18(2): 65-71.
- [25] DONG S K, LONG R J, HU Z Z, KANG M Y, PU X P. Productivity and nutritive value of some cultivated perennial grasses and mixtures in the alpine region of the Tibetan Plateau. *Grass and Forage Science*, 2003, 58: 302-308.
- [26] NIU K, LUO Y, PHILIPPE C, DU G. The role of biomass allocation strategy in diversity loss due to fertilization. *Basic and Applied Ecology*, 2008, 9(5): 485-493.
- [27] 都耀庭, 张东杰. 禁牧封育措施改良高寒地区退化草地的效果. *草业科学*, 2007, 24(7): 22-24.
DU Y T, ZHANG D J. Study on the spatial heterogeneity and distribution patterns of wild licorice in Ningxia. *Pratacultural*

Science, 2007, 24(7): 22-24.

- [28] 牛钰杰, 杨思维, 王贵珍, 刘丽, 花立民. 放牧干扰下高寒草甸植物功能群组成的时空变化: 以甘肃省天祝县为例. *草原与草坪*, 2017, 37(3): 29-35.
NIU Y J, YANG S W, WANG G Z, LIU L, HUA L M. Study on spatial-temporal change of plant functional group in alpine meadow under grazing: A case study in Tianzhu County, China. *Grassland and Turf*, 2017, 37(3): 29-35.
- [29] OLOFSSON J. Influence of herbivory and abiotic factors on the distribution of tall forbs along a productivity gradient: A transplantation experiment. *OIKOS*, 2001, 94: 351-357.
- [30] MÜLLER J, HEINZE J, JOSHI J, BOCH S, KLAUS V H, FISCHER M, PRATI D. Influence of experimental soil disturbances on the diversity of plants in agricultural grasslands. *Journal of Plant Ecology*, 2014, 7(6): 509-517.
- [31] WANG X T, NIELSEN U N, YANG X L, ZHANG L M, ZHOU X H, DU G Z, LI G X, CHEN S. Grazing induces direct and indirect shrub effects on soil nematode communities. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 121: 193-201.

(责任编辑 苟燕妮)

2019年9月国际市场主要畜产品与饲料价格分析

9月国际饲料价格除大豆、豆粉、棉籽饼和苜蓿粉外, 其他饲料价格持续下跌; 畜产品市场价格除瘦肉猪、牛奶、鸡肉和牛肉下跌外, 其他畜产品价格出现上涨。

一、国际饲料市场除大豆、豆粉、棉籽饼和苜蓿粉外, 其他饲料价格持续下跌

9月份大豆、豆粉和棉籽饼市场价格分别为322.79、291.17和269.74 USD·t⁻¹, 环比分别上涨2.64%、1.47%和0.98%。苜蓿粉价格为296.00 USD·t⁻¹, 保持不变。玉米、高粱、豆粕和菜籽市场平均价格分别为143.90、147.89、322.40和343.52 USD·t⁻¹, 环比分别下跌2.20%、1.34%、0.26%和0.54%。

二、畜产品市场价格除瘦肉猪、牛奶、鸡肉和牛肉价格下跌外, 其他畜产品价格持续上涨

9月份瘦肉猪、牛奶、欧盟鸡肉和牛肉市场价格分别为1.40、0.32、1.85和4.95 USD·kg⁻¹, 分别下跌9.78%、1.32%、24.86%和15.57%。其他畜产品, 育肥牛、新西兰羊肉、羊羔肉和欧盟猪肉市场价格分别为3.04、5.15、7.65和1.59 USD·kg⁻¹, 环比依次上涨0.40%、0.03%、5.00%和8.42%。

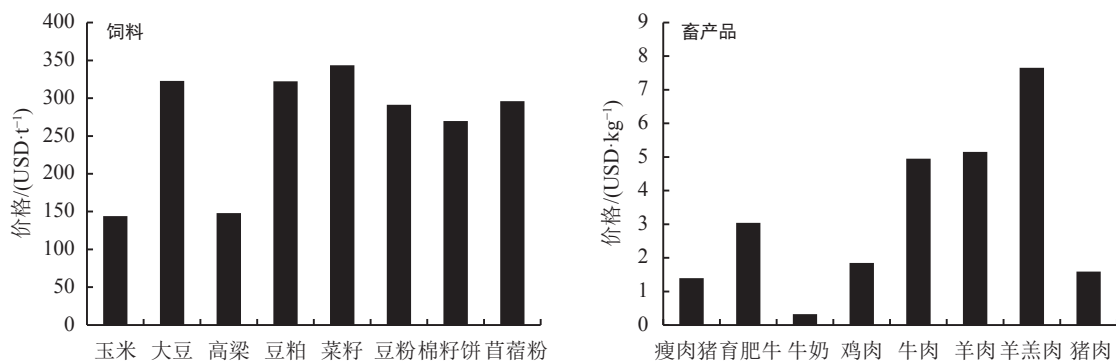


图1 2019年9月国际市场主要饲料与畜产品价格

数据来源: 国际市场商品价格网 <http://price.mofcom.gov.cn/>; 中国农业信息 <http://www.agri.gov.cn/>; 鸡肉 <http://www.indexmundi.com/>; 羊肉 <http://interest.co.nz/rural>; 牛肉 <http://www.thebeefsite.com/>; 猪肉 <http://www.thepigsite.com/>; 货币汇率 <http://qq.ip138.com/hl.asp>。

(兰州大学草地农业科技学院 杨春涛 整理)